



## ECOLOGIA FILOGENÉTICA DE COMUNIDADES DE PEIXES DE RIACHO NEOTROPICAIS

*Bruno Eleres Soares<sup>1\*</sup> & Gabriel Nakamura<sup>2,3</sup>*

<sup>1</sup> Universidade Federal do Rio de Janeiro, Instituto de Biologia, Departamento de Ecologia, Programa de Pós-Graduação em Ecologia, Laboratório de Limnologia, Cidade Universitária, Ilha do Fundão, CEP 21941-902, CP 68020, Rio de Janeiro, RJ, Brasil.

<sup>2</sup> Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Departamento de Ecologia, Laboratório de Ecologia Filogenética e Funcional, Avenida Bento Gonçalves, 9500, CEP 91501-970, CP 15007, Porto Alegre, RS, Brasil.

<sup>3</sup> Instituto Nacional de Ciência e Tecnologia – Ecologia, Evolução e Conservação da Biodiversidade, Av. Esperança, s/n, CEP 74690-900, Goiania, GO, Brasil.

E-mails: [soares.e.bruno@gmail.com](mailto:soares.e.bruno@gmail.com) (\*autor correspondente); [gabriel.nakamura.souza@gmail.com](mailto:gabriel.nakamura.souza@gmail.com).

---

**Resumo:** A ictiofauna de riachos Neotropicais possui uma história evolutiva complexa, sendo composta tanto por linhagens antigas quanto recentes. Apesar dos padrões de diversidade de espécies de peixes de riacho serem relativamente bem conhecidos, o mesmo não ocorre em relação aos padrões de distribuição de clados e os fatores históricos responsáveis por tais padrões, que estão no escopo da ecologia filogenética. Entender o contexto evolutivo das comunidades pode levar a importantes inferências sobre os mecanismos em larga escala de tempo que as estruturam. Esta revisão tem como objetivos: (i) discutir os principais conceitos da ecologia filogenética e sua aplicação em peixes de riachos Neotropicais; e (ii) apresentar os principais métodos que podem ser aplicados neste contexto. A primeira seção inicia com uma apresentação das principais hipóteses filogenéticas propostas para peixes e discute brevemente como as lacunas relacionadas às espécies de riacho Neotropicais influenciam o avanço da ecologia filogenética. Em seguida, abordamos os principais conceitos da ecologia filogenética (sinal filogenético, estrutura filogenética de comunidades, diversidade filogenética), bem como as lacunas e o potencial de aplicação destes conceitos e ferramentas para ampliar o conhecimento sobre as comunidades de peixes de riacho Neotropicais. Na segunda seção, apresentamos os principais métodos que podem ser aplicados para o estudo da ecologia filogenética dentro desse contexto, incluindo um procedimento padronizado para obtenção e manipulação da árvore filogenética mais atual para peixes ósseos, métodos comparativos, medidas e análises para estrutura de comunidades, e medidas que podem ser aplicadas para a conservação de peixes de riacho Neotropicais. Por fim, discutimos as perspectivas para os próximos anos para a melhor compreensão da ecologia de comunidades sob uma perspectiva de processos históricos e atuais.

**Palavras-chave:** diversidade filogenética; ecologia de comunidades; ictiofauna; sinal filogenético; sistemas lóticos.

**PHYLOGENETIC ECOLOGY OF NEOTROPICAL STREAM FISH ASSEMBLAGES:** Neotropical stream fishes exhibit a complex evolutionary history and encompass both old and recent lineages. Patterns of species diversity of stream fishes are relatively well-studied for Neotropical streams, but not for patterns of clade distribution and historical factors that structure these assemblages, which are the main interests of phylogenetic ecology. Understanding the evolutionary context of communities provides important

insights into large-scale mechanisms that structure them. This review aims to: (i) discuss the main concepts of phylogenetic ecology and its application to Neotropical stream fishes; and (ii) highlight the main methods applied in this background. The first section presents the main phylogenetic hypothesis of fishes and discusses how their gaps in Neotropical stream fishes hinder phylogenetic ecology. Afterward, we discuss the main concepts of phylogenetic ecology (phylogenetic signal, community phylogenetic structure, and phylogenetic diversity), as well as gaps and potential applications of these concepts and tools to understand Neotropical stream fish assemblages. The second section introduces the main methods to address the phylogenetic ecology, including a standardized procedure to edit fish phylogenetic trees, comparative methods, and indices and analytical tools to understand community structure and conservation importance. Finally, we discuss the perspectives to the next years to better understand the Neotropical stream fish assemblages in the light of past and current historical processes.

**Keywords:** community ecology; ichthyofauna; lotic systems; phylogenetic diversity; phylogenetic signal.

---

## INTRODUÇÃO

Para compreender as razões que levam as espécies a ocuparem determinado local, observamos seus padrões de distribuição e o ambiente em que se encontram. Porém, ao focarmos unicamente em um retrato das distribuições atuais das espécies, deixamos de lado os eventos passados que as conduziram a apresentarem-se da forma que as vemos no presente. Mas como acessar o passado partindo apenas de um retrato atual? Como podemos compreender a importância de eventos que aconteceram há milhares de anos, mas já não estão mais disponíveis aos nossos olhos? Estas são algumas das perguntas que a ecologia filogenética busca responder.

A história evolutiva dos organismos é um fator chave na determinação dos padrões de distribuição da biodiversidade e da dinâmica das comunidades (Vellend 2010). A ecologia filogenética integra a história evolutiva aos padrões ecológicos em diferentes escalas, descrevendo e explicando padrões filogenéticos na distribuição e nos atributos funcionais das espécies (Cadotte *et al.* 2010). A ecologia filogenética permitiu importantes inferências sobre a estrutura de comunidades, padrões biogeográficos, processos ecossistêmicos e conservação (Cadotte *et al.* 2009, Gerhold *et al.* 2015, Faith 2018). Em uma perspectiva ecossistêmica, por exemplo, Cadotte *et al.* (2009) mostraram que comunidades de gramíneas com maior diversidade de linhagens evolutivas apresentam maior produtividade. Já em uma

perspectiva de comunidades, Brum *et al.* (2014) demonstraram que áreas sujeitas a diferentes usos da terra apresentam diferentes estruturas filogenéticas de primatas devido à filtragem diferencial das linhagens. Ainda assim, a ecologia filogenética pouco tem contribuído para o entendimento da ictiofauna de riachos Neotropicais em escala de comunidades.

Os peixes Neotropicais de água doce abrangem mais de 6.000 espécies descritas (Dagosta & de Pinna 2019) e a maior diversidade funcional entre as regiões biogeográficas do mundo (Toussaint *et al.* 2016). Esses peixes ocupam ampla variedade de habitat, tais como planícies de inundação e lagos, mas o maior número de espécies se concentra em riachos (Albert *et al.* 2020b), que apresentam alta diversidade ecológica e filogenética. Esses peixes abrangem tanto linhagens antigas que se originaram no Cretáceo Superior quanto linhagens que invadiram estes ambientes mais recentemente durante o Neógeno e o Quaternário (Bloom & Lovejoy 2017). Além disso, as hipóteses para a diversificação desses peixes são complexas e envolvem causas ecológicas, biogeográficas e climáticas (Albert *et al.* 2020b). Em tal cenário, a ecologia filogenética busca entender como os padrões históricos de diversificação da ictiofauna Neotropical se conectam com a estrutura e o funcionamento das comunidades atuais.

Neste artigo, discutiremos os principais conceitos que baseiam a ecologia filogenética, revisamos como a história evolutiva estrutura a variação ecológica de peixes em nível de

organismo e de comunidades, bem como apresentamos o potencial destes conceitos para auxiliar no entendimento dos padrões das comunidades de peixes de riachos Neotropicais. Também resumizamos os principais resultados encontrados neste contexto, apesar do baixo número de artigos que abordem a temática até onde conhecemos: dois artigos sobre sinal filogenético (Roa-Fuentes *et al.* 2015, Keppeler & Winemiller 2020), oito sobre estrutura de comunidades (Aquino & Colli 2017, Abreu *et al.* 2019, Bowen & Winemiller 2019, Craig *et al.* 2020, Nakamura *et al.* 2017, 2021, Roa-Fuentes *et al.* 2019, 2020) e nenhum com uma abordagem diretamente filogenética na conservação. Em seguida, na seção Aspectos Metodológicos, apresentaremos as principais ferramentas que podem ser aplicadas para o estudo da ecologia filogenética, incluindo a construção de árvores filogenéticas, métodos comparativos de atributos das espécies e análises da estrutura das comunidades. Iniciaremos nossa discussão apresentando a matéria-prima necessária para qualquer estudo de ecologia filogenética: as árvores filogenéticas.

### **Árvores filogenéticas na ecologia de peixes de riacho**

As árvores filogenéticas contam as trajetórias evolutivas das espécies. Consequentemente, uma filogenia fornece a informação básica para qualquer investigação do papel da evolução na distribuição das espécies ou da relação entre proximidade evolutiva e atributos dessas espécies. Com o advento da ecologia filogenética de comunidades (Webb *et al.* 2002), a construção de filogenias de espécies pertencentes a diferentes linhagens se tornou uma necessidade, visto que comunidades, em geral, não são formadas de espécies de uma mesma família ou ordem. Dessa maneira, a ausência de grandes filogenias para peixes, como as existentes para aves (Kimball *et al.* 2019) e mamíferos (Upham *et al.* 2019), tornou-se um fator limitante para o desenvolvimento da ecologia filogenética em comunidades de peixes Neotropicais.

O estudo das relações evolutivas em peixes Neotropicais está em grande parte restrito a grupos específicos (*e.g.* Characiformes por Oliveira *et al.* 2011), o que gera uma grande quantidade de informação difusa. Isso torna

necessária a construção de superárvores (ou árvores síntese *sensu* Li *et al.* 2019) para o estudo da ecologia filogenética, que consistem em árvores filogenéticas montadas a partir da junção de informação de duas ou mais filogenias. Esse método é pouco utilizado na ecologia filogenética de peixes, mas possibilita inferências ecológicas e biogeográficas (*e.g.* Nakamura *et al.* 2017). A construção de uma superárvore envolve: 1) a organização do parentesco entre as espécies do conjunto local de espécies a partir de hipóteses filogenéticas existentes; 2) a utilização de um algoritmo de datação desta topologia. O algoritmo BLADJ de ajuste de tamanho de ramos (*branch length adjuster*, em inglês) e algoritmos baseados em máxima verossimilhança e métodos não-paramétricos são bastante utilizados para isso (Rutschmann 2006).

A filogenia mais abrangente para peixes foi proposta por Rabosky *et al.* (2018) e é acessível pelo sítio remoto <https://fishtreeoflife.org/about>, e consiste em uma filogenia molecular datada abrangendo as principais linhagens de Actinopterygii. Essas filogenias representaram um grande avanço no estudo da evolução de peixes ósseos ao resumirem as relações filogenéticas de grandes grupos. Ainda assim, há lacunas na representatividade de espécies Neotropicais, particularmente de riachos. Por isso, são necessárias manipulações nesta filogenia para a aplicação em comunidades de peixes de riacho Neotropicais, basicamente através da adição de espécies do conjunto local. Estas adições devem ser realizadas com base em critérios claros e passíveis de reprodução.

### **Filogenia e atributos funcionais**

Espécies próximas filogeneticamente apresentam, em geral, atributos mais similares do que espécies distantes filogeneticamente (Felsenstein 1985). O grau de similaridade ecológica explicada pela proximidade filogenética entre espécies pode ser genericamente denominado sinal filogenético (Losos 2008). O sinal filogenético pode ser resultado de um modelo aleatório de evolução dos atributos, onde estes divergem pouco e de forma randômica (Losos 2008). Nesse cenário, conhecido como modelo browniano, ocorrem mudanças aleatórias do atributo ao longo de gerações, de forma que o valor final

do atributo depende do valor inicial e do tempo de diversificação (Felsenstein 1985). Outros modelos de evolução de atributos também podem explicar como as relações filogenéticas estruturam a variação em atributos ecológicos (Cadotte *et al.* 2017). Alguns deles podem levar a um sinal filogenético maior do que o esperado por um modelo browniano, nos quais forças evolutivas (*e.g.* seleção estabilizadora) restringem a diversificação do nicho e levam ao conservadorismo de nicho (Wiens & Graham 2005). Outros modelos levam a um fraco sinal filogenético. A seleção estabilizadora com múltiplos valores ótimos, por exemplo, favorece a divergência fenotípica e o baixo sinal filogenético.

Sinal filogenético é registrado em diversos atributos ecológicos de peixes, como no conteúdo nutricional (Vaitla *et al.* 2018), na resposta aguda a pesticidas (Hylton *et al.* 2018) e na ecologia trófica (Rodrigues *et al.* 2014, Parravicini *et al.* 2020). Estudos em escala local sugerem que a estrutura ecomorfológica (*i.e.*, o padrão nos atributos morfológicos das espécies que têm relação com atributos ecológicos, como área das nadadeiras) das comunidades também apresenta sinal filogenético (Oliveira *et al.* 2010, Soares *et al.* 2013). Em peixes de riachos da Mata Atlântica, os atributos ecomorfológicos dependem da ordem taxonômica, com diferenças evidentes entre Characiformes e Siluriformes (Roa-Fuentes *et al.* 2015). Em riachos costeiros e de planícies venezuelanas, as relações filogenéticas entre as espécies predizem tanto suas diferenças morfológicas quanto tróficas (Keppeler & Winemiller 2020). No entanto, ainda não se sabe se esses padrões são generalizáveis para outras escalas espaciais.

### ***A estrutura filogenética de comunidades***

A estrutura filogenética de comunidades representa os padrões de distribuição das linhagens evolutivas no espaço ou tempo. Desta maneira, algumas das principais questões que se visa entender a partir dessa abordagem são: Quais e quantas linhagens ocupam determinada área ou período do ano? As espécies de um mesmo local são mais próximas evolutivamente entre si que as de outro? Existem locais que apresentam maior concentração de história evolutiva do que outros? Estas compreendem as três questões básicas

quando investigamos a estrutura filogenética de comunidades (Tucker *et al.* 2017).

Inicialmente, o estudo da estrutura filogenética de comunidades foi proposto com o objetivo de entender os mecanismos subjacentes à organização das comunidades (Webb *et al.* 2002). Nesse contexto, o primeiro passo era entender o sinal filogenético em atributos ecológicos. No caso de atributos conservados filogeneticamente: (i) a similaridade limitante levaria à exclusão competitiva de espécies similares ecologicamente e próximas filogeneticamente, e a comunidade, portanto, apresentaria espécies distantes filogeneticamente (dispersão filogenética); e a (ii) filtragem ambiental selecionaria comunidades de espécies similares ecologicamente e próximas filogeneticamente (agrupamento filogenético). Estudos subsequentes evidenciaram que padrões similares de estrutura filogenética poderiam resultar de processos ecológicos diferentes e que um mesmo processo poderia levar a estruturas filogenéticas distintas (*e.g.* Gilbert & Webb, 2007). Por exemplo, comunidades agrupadas filogeneticamente podem ser resultado tanto da filtragem de atributos conservados filogeneticamente quanto por competição selecionando espécies de um mesmo clado (Godoy *et al.* 2014). Dessa forma, iniciou-se uma mudança de paradigma onde o estudo da estrutura filogenética das comunidades não era apenas um preditor direto dos processos estruturadores, mas um padrão para se entender processos macroecológicos e a coexistência local de linhagens (Gerhold *et al.* 2015).

Especificamente, estudos avaliando a estrutura filogenética de peixes de riacho Neotropicais são raros. Dentre esses, em uma análise global para peixes de riacho, Bower & Winemiller (2019) evidenciaram alta prevalência de comunidades agrupadas filogeneticamente e funcionalmente, indicando conservação de nicho ou seleção estabilizadora de atributos funcionais. Especificamente para riachos Neotropicais, alguns estudos avaliam questões macroecológicas através da estrutura filogenética das comunidades. Observa-se que riachos Neotropicais em formações geológicas mais antigas abrigam comunidades de peixes mais diversas filogeneticamente do que riachos em formações mais recentes (Aquino & Colli 2017).

Estudos também evidenciam como eventos geológicos, como a mudança de um riacho de cabeceira de uma bacia para outra ou a formação das drenagens atuais, promovem a dispersão de peixes entre áreas contíguas e a homogeneização da diversidade filogenética (Aquino & Colli 2017, Abreu *et al.* 2019, Craig *et al.* 2020).

Apesar disso, variações locais nos fatores ambientais também podem determinar a composição filogenética das comunidades. Por exemplo, as mudanças ambientais que ocorrem à montante de riachos reduzem a diversidade filogenética local ao selecionar linhagens com tolerância ao frio (Blanchet *et al.* 2014). Em riachos Neotropicais, Roa-Fuentes *et al.* (2019) destacaram que comunidades de peixes em paisagens antropizadas apresentam estruturas filogenéticas aleatórias, portanto sem evidências de processos determinísticos selecionando linhagens. Por outro lado, mudanças em variáveis ambientais como pH, velocidade da água e profundidade selecionam linhagens adaptadas às condições locais (Nakamura *et al.* 2017, 2021, Roa-Fuentes *et al.* 2020).

Dada à baixa quantidade de estudos que utilizaram a abordagem filogenética em peixes de riacho, e a enorme diversidade que o grupo apresenta (Albert *et al.* 2020b), destacamos a necessidade do direcionamento de esforços para o desenvolvimento de estudos de ecologia filogenética de comunidades de peixes de riacho. Esses estudos podem evidenciar como processos históricos interagem com processos locais na estruturação das comunidades de peixes em riachos Neotropicais. Por fim, ressaltamos que a ecologia filogenética de comunidades não vem para substituir a abordagem tradicional baseada em espécies, mas sim para complementá-la. A abordagem filogenética possibilita identificar mecanismos subjacentes à estruturação das comunidades que nem sempre é possível apenas com a abordagem taxonômica. Por exemplo, comunidades completamente distintas do ponto de vista de espécies podem compartilhar muitas semelhanças do ponto de vista evolutivo, indicando processos ecológicos que podem atuar em longas escalas de tempo para a seleção de certos atributos das espécies. Atentar para o componente taxonômico nos dá apenas uma parte da figura complexa que é a diversidade nas comunidades

biológicas, ainda mais quando se trata de um grupo hiperdiverso como peixes dulcícolas.

### ***Ecologia filogenética e conservação***

A intensificação das ameaças à biodiversidade de ambientes dulcícolas exige um planejamento de conservação urgente e eficiente (Albert *et al.* 2020a), mas que é fortemente limitado pelos recursos disponíveis. Cabe à ciência, então, entender a importância da biodiversidade para os serviços e processos ecossistêmicos e estabelecer objetivos práticos para a conservação da biodiversidade (Margules & Pressey 2000). Pode-se priorizar diferentes alvos para a conservação (*e.g.* espécie ou local) e basear as decisões em diferentes facetas da diversidade (*e.g.* diversidade taxonômica ou genética). Uma abordagem importante é a priorização da maior quantidade de história evolutiva possível em determinada região (Faith 1992).

A estratégia de priorizar a maior quantidade de diversidade filogenética é fundamentada na expectativa de conservar a maior quantidade de diversidade fenotípica, de serviços ecossistêmicos, do potencial evolutivo e do potencial de uso futuro da biodiversidade (Tucker *et al.* 2019). De fato, a diversidade filogenética se mostra um bom preditor de alguns processos e serviços ecossistêmicos, tais como produtividade primária e estabilidade temporal de comunidades de plantas de pradaria (Cadotte *et al.* 2009, 2012). Para comunidades de peixes Neotropicais, ainda não se sabe a relação entre a diversidade filogenética e processos/serviços ecossistêmicos, tais como produção de biomassa para pesca, regulação de populações de presas ou reciclagem de nutrientes (Holmlund & Hammer 1999). No entanto, observa-se alta congruência entre diversidade filogenética e diversidade funcional (*e.g.* Nakamura *et al.* 2017) e, para sistemas lóticos neárticos, alta congruência entre áreas prioritárias derivadas das duas abordagens (Strecker *et al.* 2011). Por outro lado, Mazel *et al.* (2018) demonstram que a conservação de história evolutiva é pouco consistente para conservar a diversidade funcional.

A abordagem filogenética para a conservação compartilha métodos com a ecologia de comunidades, mas diferencia-se desta por realçar a importância de determinada área ou espécie e

a complementariedade entre estes elementos, *i.e.* conservar áreas ou espécies que permitam proteger a maior quantidade de história evolutiva possível (Véron *et al.* 2019). Espécies isoladas filogeneticamente, por exemplo, contribuem mais para a diversidade filogenética total de uma área (Redding *et al.* 2008). Em relação a áreas, aquelas que abrigam linhagens endêmicas contribuem mais para a diversidade filogenética porque abrigam uma porção da história evolutiva que não está incluída nas demais áreas (Sechrest *et al.* 2002). Assim, medidas da contribuição de uma espécie ou de uma área para a diversidade filogenética total de um grupo de espécies são necessárias para estabelecer espécies/áreas prioritárias para a conservação. Essa abordagem é importante para programas como o *EDGE of Existence*, que organiza uma lista de priorização de espécies com base no status de ameaça e na distintividade evolutiva ([www.edgeofexistence.org/](http://www.edgeofexistence.org/)). No entanto, ainda é uma abordagem ausente em programas de conservação no Brasil.

## ASPECTOS METODOLÓGICOS

Nesta seção, apresentaremos os principais métodos aplicados na ecologia filogenética e como tais métodos podem ser utilizados para o estudo de peixes de riachos Neotropicais. Adicionalmente, uma lista de funções em ambiente R que permite explorar os métodos apresentados é fornecida no Apêndice 1.

### ***Construindo e utilizando filogenias***

A construção de árvores filogenéticas é complexa e envolve uma grande variedade de métodos que, por si só, teriam conteúdo para ocupar um livro inteiro. Portanto, nesta seção, não abordaremos os métodos de construção de árvores, mas daremos ênfase à obtenção e adequação de filogenias publicadas para uma investigação da ecologia filogenética de peixes de riachos Neotropicais.

Ao utilizarmos amostras que envolvem poucas espécies, o procedimento de edição pode ser feito manualmente, adicionando ou mantendo as espécies de interesse na filogenia utilizada como base. Esse procedimento é mais difícil de ser executado e passível de erros quanto maior for o número de espécies. Para padronizar a edição de filogenias e promover a reprodutibilidade

deste procedimento, Nakamura *et al.* (2021) desenvolveram um pacote em linguagem R que automatiza a edição de filogenias para conjuntos locais de espécies. O procedimento de edição adiciona as espécies do conjunto local de espécies que não estão presentes na filogenia de Rabosky *et al.* (2018) seguindo uma ordem de proximidade de acordo com a hierarquia taxonômica, de modo que, primeiro são adicionadas as espécies de mesmo gênero como espécies-irmãs das espécies congêneras da árvore, depois são adicionadas as espécies com representantes da mesma família presente na árvore e por fim espécies que apresentem representantes de mesma ordem. Em cada uma dessas etapas o usuário poderá decidir em qual, ou entre quais, gêneros ou famílias a espécie que será inserida apresenta maior proximidade. O resultado deste procedimento é uma árvore filogenética em formato adequado para análises posteriores.

### ***Filogenia e similaridade ecológica - Métodos comparativos***

Dois métodos bastante utilizados para estimar a força do sinal filogenético são o K de Blomberg (Blomberg *et al.* 2003) e o  $\lambda$  de Pagel (Pagel 1999). Ambos quantificam o sinal filogenético considerando um modelo browniano de evolução de caracteres, e permitem comparar o sinal filogenético entre atributos e hipóteses filogenéticas distintas. A estatística K quantifica o quanto a estrutura filogenética explica a variação nos atributos e, em alguns casos, indica um sinal filogenético mais forte do que esperado em um modelo browniano. O  $\lambda$  estima a similaridade na covariância fenotípica entre as espécies em relação à covariância esperada por um modelo browniano. Esses índices lidam com atributos quantitativos, e alternativas para analisar o sinal filogenético em atributos qualitativos são a Estatística D (Fritz & Purvis 2010) e o teste de Mantel com modelos evolutivos (Debastiani & Duarte 2017). Para outros métodos com propriedades similares, veja Münkemüller *et al.* (2012).

O sinal filogenético pode ocorrer em certa profundidade ou parte de uma árvore, mas não em outras. Essa heterogeneidade no sinal filogenético pode ser avaliada através de abordagens baseadas em análises de ordenação. Esse tipo de abordagem foi iniciado com a

regressão de autovetores filogenéticos (PVR; Diniz-Filho *et al.* 1998). Inicialmente, particiona-se a distância filogenética em eixos de variação com a aplicação de uma análise de ordenação. Cada eixo representa uma bifurcação na árvore filogenética, da bifurcação mais basal às mais terminais. Em seguida, aplica-se regressões sequenciais do primeiro ao último eixo de variação com o atributo ecológico de interesse para avaliar quais porções da filogenia explicam a variação ecológica. Outros métodos, como o mapeamento de autovetores filogenéticos (PEM) e correlogramas filogenéticos também permitem identificar em que distâncias filogenéticas ocorre sinal filogenético (Diniz-Filho 2001, Guénard *et al.* 2013).

Algumas perguntas ecológicas buscam comparar atributos ecológicos de diversas espécies diante de cenários diferentes ou estabelecer a relação entre variáveis ambientais e atributos ecológicos. No entanto, as respostas para tais perguntas podem ser enviesadas pela história evolutiva das espécies. Um determinado atributo pode variar positivamente em um gradiente ambiental, mas espécies pertencendo a linhagens com alto sinal filogenético e valores diferentes podem ofuscar a relação atributo-gradiente porque o aumento no valor de atributo partirá de pontos iniciais distintos. Para corrigir tais problemas, deve-se considerar o componente filogenético na variação dos atributos. Uma forma para controlar o efeito do componente filogenético sobre os atributos ecológicos é o contraste filogenético independente (PIC; Felsenstein, 1985). Esse método transforma os valores dos atributos ecológicos em valores independentes da filogenia e que podem ser utilizados posteriormente em métodos estatísticos convencionais. Um método alternativo é a análise de regressão filogenética (pGLS). Esses métodos geram atributos funcionais independentes de sinal filogenético que podem ser posteriormente aplicados em comparações de atributos ou em análises da composição funcional das comunidades, evitando assim erros estatísticos em testes de hipótese (Duarte *et al.* 2018). Esses métodos permitem entender como a variação nos atributos ecológicos está organizada na filogenia dos organismos estudados. Portanto, são necessários para compreender a história evolutiva dos organismos estudados e permitem

conectar estrutura filogenética das comunidades com a estrutura funcional.

### ***Estrutura filogenética de comunidades de peixes Neotropicais***

Existem inúmeros métodos pelos quais a estrutura filogenética de comunidades pode ser analisada, que podem, de maneira geral, ser agrupados em dois grandes grupos. O primeiro grupo compreende métodos indiretos, que resumem os padrões da estrutura filogenética das comunidades a partir de índices. O segundo compreende métodos diretos, e relacionam os padrões filogenéticos das comunidades com variáveis explicativas através do ajuste de modelos mecanísticos aos padrões observados de diversidade filogenética. Na abordagem indireta, a estrutura filogenética é representada a partir de índices de diversidade que podem ser relacionados através de métodos univariados ou multivariados com parâmetros ambientais (*e.g.* pH, profundidade) ou geográficos (*e.g.* bacia, distância) para entender como tais fatores estruturam a diversidade filogenética. Na abordagem direta, as variáveis preditoras são relacionadas diretamente com a composição filogenética das comunidades, incluindo necessariamente métodos multivariados. As variáveis preditoras utilizadas dependerão das hipóteses de interesse a serem testadas. Por exemplo, se o intuito do estudo é mostrar como fatores associados a ações antrópicas afetam a estrutura filogenética de comunidades, fatores locais são mais adequados. Por outro lado, se o objetivo do estudo estiver associado a entender o papel de processos históricos na estruturação das comunidades, variáveis em maior escala associadas à formação de bacias hidrográficas serão mais adequadas (*e.g.* tipo de solo).

Os índices de estrutura filogenética de comunidades são inúmeros e descrevem os padrões deixados pelos processos históricos evolutivos na distribuição e abundância atual das espécies (Gerhold *et al.* 2018). Em termos operacionais, esses índices quantificam a variação de linhagens evolutivas em um conjunto de espécies de um local (diversidade- $\alpha$ ) ou entre conjuntos de espécies de diferentes locais (diversidade- $\beta$ ). Apesar da enorme quantidade de índices, estes podem ser categorizados em três

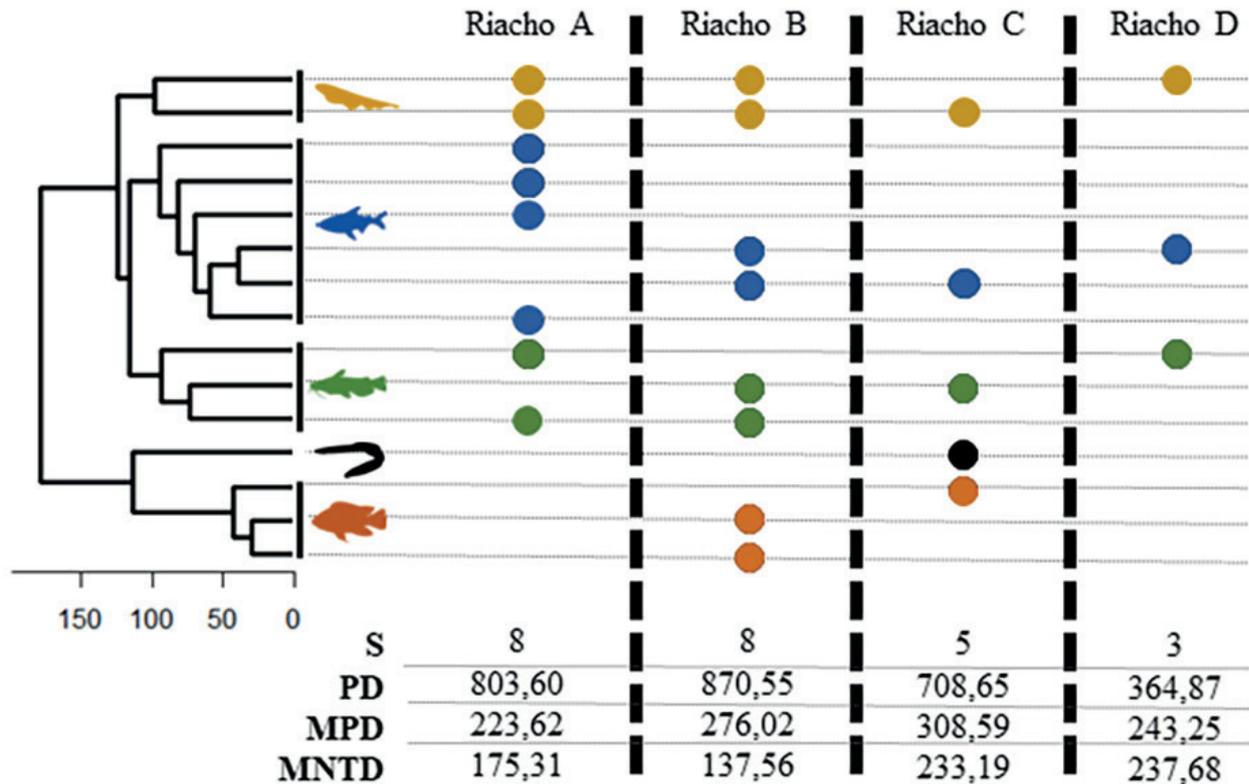
grupos que descrevem três dimensões diferentes da diversidade filogenética: (i) o total da história evolutiva (riqueza); (ii) a distância filogenética média entre as espécies (divergência); e (iii) a assimetria nas distâncias filogenéticas entre as espécies (regularidade). Esses índices apresentam propriedades distintas e podem ser utilizados de forma complementar para descrever a estrutura filogenética das comunidades (Tucker *et al.* 2017).

Os índices de riqueza evolutiva possibilitam entender quando uma determinada comunidade apresenta maior história evolutiva que outra. Por exemplo, podemos utilizar um índice de riqueza filogenética para entender se riachos de uma determinada bacia hidrográfica apresentam maior acúmulo de história evolutiva que riachos de outra bacia. Os índices de divergência possibilitam acessar indiretamente o quanto as espécies de um dado local são mais ou menos distintas que a de outro. Essa informação pode ser útil para testar hipóteses relacionadas ao efeito de fatores ambientais ou coexistência de espécies. Por exemplo, podemos nos perguntar se a distância filogenética média entre espécies de riachos prístinos é maior devido à maior disponibilidade de habitat do que em riachos antropizados. Por fim, os índices de regularidade indicam o quanto a história evolutiva contida em um local está distribuída na evolução do grupo. Por exemplo, podemos investigar se a presença de um dado predador em riachos pode restringir as linhagens deste ambiente nas poucas que compartilham determinada característica evolutiva. Elaborar uma lista de índices vai para além do escopo deste artigo, mas uma revisão abrangente pode ser encontrada em Tucker *et al.* (2017).

Os índices de diversidade- $\alpha$  mais comuns são índices de riqueza (PD) e divergência (MPD e MNTD). O índice mais conhecido é o PD (Faith, 1992), que quantifica o total de história evolutiva através da soma dos ramos de uma árvore filogenética do conjunto de espécies. Como uma medida de riqueza, o PD depende do número de espécies nas comunidades, portanto riachos abrigando um maior número de espécies, em geral, apresentarão maior PD. No entanto, riachos com o mesmo número de espécies apresentam valores maiores de PD caso incluam um número maior de linhagens. Na Figura 1, por exemplo, observamos que os riachos A e B apresentam

o mesmo número de espécies, mas o riacho A apresenta menor PD do que o riacho B, porque abriga apenas ordens pertencentes à mesma linhagem evolutiva (Ostariophysi), enquanto o riacho B inclui espécies de outra linhagem (Cichliformes). A distância filogenética média (MPD; Webb *et al.* 2002) é calculada a partir da média das distâncias par-a-par entre todas as espécies, e a distância média do táxon mais próximo (MNTD; Webb *et al.* 2002) é calculada a partir da média da distância entre cada espécie e seu vizinho mais próximo na árvore filogenética. Como medidas de divergência, o número de espécies não determina os valores de diversidade filogenética. O riacho com maior valor de MPD na Figura 1, por exemplo, não apresenta a maior riqueza, mas sim uma distribuição mais equitativa das espécies nas linhagens do conjunto regional de espécies. O MPD é sensível às ramificações mais basais da árvore, enquanto o MNTD é mais sensível aos padrões de ramificação terminais (Mazel *et al.* 2016). Isso significa que os valores de MPD dependem principalmente do número de espécies que divergiram nos ramos mais basais (próximos a raiz da árvore filogenética), enquanto os valores de MNTD dependem principalmente dos eventos de especiação que ocorrem em tempos mais recentes da história filogenética do grupo (próximos da ponta da árvore filogenética). Assim, o riacho B apresenta maior MPD do que o riacho A por representar o maior número de linhagens do conjunto regional de espécies, mas menor MNTD por englobar pares de espécies irmãs na filogenia dada. Índices de regularidade são menos utilizados na literatura, mas podem ser calculados através da variância das distâncias filogenéticas par-a-par (VPD) ou da variância nas distâncias do táxon mais próximo para cada espécie (VNPd).

Pode-se avaliar a diversidade- $\beta$  através de índices ou de técnicas de ordenação baseados nas informações filogenéticas e das comunidades. Os índices de maior destaque são: UniFrac (Lozupone & Knight 2005), COMDIST e COMDISTNT (Webb *et al.* 2008). Esses índices quantificam a similaridade na estrutura filogenética entre pares de comunidades. UniFrac é calculado a partir da soma dos ramos em comum entre as árvores filogenéticas de duas comunidades, sendo, assim, uma medida de riqueza. COMDIST e COMDISTNT quantificam a diferença na estrutura filogenética



**Figura 1.** Diversidade filogenética de comunidades hipotéticas de peixes de riacho representando as diferenças entre índices de diversidade- $\alpha$ . O conjunto regional de espécies inclui Gymnotiformes (amarelo), Characiformes (azul), Siluriformes (verde), Synbranchiformes (preto) e Cichliformes (laranja).

**Figure 1.** Phylogenetic diversity of hypothetical stream fish communities representing the differences among  $\alpha$ -diversity indices. The regional pool of species includes Gymnotiformes (yellow), Characiformes (blue), Siluriformes (green), Synbranchiformes (black), and Cichliformes (orange).

entre pares de comunidades, sendo, portanto, índices de divergência. COMDIST quantifica a distância filogenética média entre as espécies de duas comunidades, enquanto COMDISTNT quantifica a média da distância filogenética mínima entre espécies das duas comunidades, sendo análogos aos índices MPD e MNTD, respectivamente.

Técnicas de ordenação fornecem um caminho robusto para quantificar se a relação entre variáveis ambientais e composição de comunidades é mediada por processos evolutivos passados (Duarte *et al.* 2016). O método de grupos difusos (Pillar & Duarte 2010) descreve a distribuição das linhagens nos sítios amostrais e permitiu o desenvolvimento de outras técnicas para entender a diversidade- $\beta$  filogenética. A proposta de Duarte *et al.* (2018) possibilita testar duas hipóteses sequenciais: i) se as comunidades apresentam alguma variação de composição em relação a uma variável ambiental; e ii) se esta variação, quando existente, é mediada

pela história evolutiva das espécies analisadas. Especificamente para peixes de riachos Neotropicais, poderíamos testar, utilizando a abordagem de Duarte *et al.* (2008), se efeitos de retirada de vegetação ripária pode ocasionar mudanças na composição de espécies e das linhagens evolutivas que ocupam riachos. Tal informação é importante para que possamos avaliar o quanto ações antrópicas podem ter efeitos profundos no processo evolutivo das espécies e comunidades. Outras ramificações incluem o cálculo direto de índices de diversidade- $\beta$  (Nakamura *et al.* 2020) e a geração de eixos de variação filogenética da comunidade (Debastiani & Duarte 2014). Além disso, outras técnicas de ordenação, como a RLQ com uma abordagem filogenética explícita proposta por Pavoine *et al.* (2011), também permitem compreender a variação na composição de linhagens frente a mudanças ambientais. Essas ferramentas podem ser aplicadas para compreender se riachos pertencentes a diferentes

bacias apresentam clados distintos de peixes ou se esta diferença é decorrente de processos locais associados a variáveis ambientais (Súarez *et al.* 2007).

### ***Diversidade filogenética aplicada à conservação***

A contribuição de uma espécie para a diversidade filogenética pode ser expressa através da distintividade evolutiva (Redding *et al.* 2008). Algumas medidas consideram apenas o número de nós separando as espécies em uma filogenia, mas tais medidas possuem baixa resolução e baixa acurácia ao ignorar os tempos de divergência (Pavoine *et al.* 2005). Duas métricas importantes que incorporam o tamanho de ramos no cálculo da distintividade evolutiva são a divisão igual (Redding & Mooers 2006) e a divisão proporcional (Isaac *et al.* 2007). Esses índices podem ser utilizados para identificar espécies importantes para a conservação na ausência de informações diretas sobre grau de ameaça, ou complementando estas informações para a construção de listas de espécies ameaçadas (Winter *et al.* 2013). Nesse último caso, como o que ocorre no programa *EDGE*, mescla-se a informação de distintividade filogenética e o grau de ameaça, de forma que se gera índices que quantificam o grau de ameaça das linhagens.

Abordagens que focam na importância de espécies para a conservação são comuns, mas é essencial selecionar áreas prioritárias para o manejo em larga-escala. Métricas em nível de comunidades, em especial o PD e o  $ses.PD$  (tamanho de efeito padronizado do PD, que indica o quanto a diversidade filogenética é maior ou menor do que seria esperado ao acaso para o conjunto regional de espécies), podem ser aplicadas para calcular a contribuição de áreas para a diversidade filogenética do conjunto regional de espécies e se áreas apresentam conjuntos muito dispersos ou agrupados filogeneticamente. No entanto, a priorização espacial segue uma abordagem de complementaridade entre áreas, e não apenas a seleção de áreas com os mais altos níveis de diversidade. Para isso, informações filogenéticas podem ser incorporadas em abordagens que incluam inicialmente a modelagem de distribuição de espécies e em seguida uma priorização espacial, tal como o Zonation, mas baseada na

probabilidade de ocorrência das linhagens por área e na complementaridade entre áreas para a priorização (Strecker *et al.* 2011, Pollock *et al.* 2015).

## **CONCLUSÃO**

O avanço na ecologia filogenética de peixes de riachos Neotropicais ainda ocorre lentamente. Isso pode ter inúmeras causas, como as lacunas no conhecimento filogenético de peixes Neotropicais ou a falta de familiaridade de ecólogos com tópicos da sistemática e biogeografia. É indiscutível que o conhecimento sobre a taxonomia e a sistemática de peixes de riachos Neotropicais ainda é incompleto, apesar das constantes descrições de espécies e avanços no conhecimento filogenético das espécies. No entanto, muitas perguntas nas quais a ecologia filogenética está interessada podem ser respondidas satisfatoriamente com a resolução filogenética que possuímos e com um método padronizado, como o proposto em Nakamura *et al.* (2021) para obtenção de árvores filogenéticas. Por fim, a integração da ecologia filogenética no entendimento das comunidades de peixes de riachos Neotropicais só será possível com uma maior interdisciplinaridade entre ecologia, sistemática e biogeografia. A abordagem filogenética para peixes de riachos Neotropicais possibilita entender como um grupo megadiverso evoluiu seus atributos nesse tipo de ambiente (abordagem comparativa) e entender como esses atributos limitam a distribuição das espécies em um contexto filogenético (abordagem de comunidades ou macroevolutiva). Algumas perguntas que a ecologia filogenética pode ajudar a responder, por exemplo, englobam se determinados impactos antrópicos selecionam linhagens específicas ou se as interações entre as espécies são determinadas por sua história evolutiva.

Com isso, pode-se finalmente integrar a ecologia filogenética ao entendimento das comunidades de peixes de riachos Neotropicais, no qual poderá contribuir, principalmente, por três caminhos. Primeiramente, entender os processos históricos e padrões filogenéticos dos atributos ecológicos (e funcionais) permitirá uma integração da diversidade funcional com processos evolutivos. Além disso, a estrutura filogenética das comunidades pode revelar como

processos ecológicos moldaram a evolução das linhagens em diferentes escalas. Por fim, entender a eficiência da diversidade filogenética como um *proxy* para processos ecossistêmicos e no manejo de espécies e paisagens pode realçá-la como uma importante ferramenta para a conservação, dada a relativa facilidade de acesso a hipóteses filogenéticas.

## AGRADECIMENTOS

Agradecemos à Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado do Rio de Janeiro (FAPERJ) pela bolsa de pós-doutorado concedida a BES (processo E-26/202-061/2020) e ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pela bolsa de desenvolvimento tecnológico concedida a GN (processo nº 381020/2020-7). Também agradecemos aos colegas do Laboratório de Ecologia de Peixes da UFRJ e aos revisores anônimos por suas recomendações neste manuscrito.

## REFERÊNCIAS

- Abreu, J. M. S., Craig, J. M., Albert, J. S., & Piorski, N. M. 2019. Historical biogeography of fishes from coastal basins of Maranhão State, northeastern Brazil. *Neotropical Ichthyology*, 17(2), 1–10. DOI: 10.1590/1982-0224-20180156
- Albert, J. S., Destouni, G., Duke-Sylvester, S. M., Magurran, A. E., Oberdorff, T., Reis, R. E., Winemiller, K. O., & Ripple, W. J. 2020a. Scientists' warning to humanity on the freshwater biodiversity crisis. *Ambio*. DOI: 10.1007/s13280-020-01318-8
- Albert, J. S., Tagliacollo, V. A., & Dagosta, F. 2020b. Diversification of Neotropical Freshwater Fishes. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 51(1), annurev-ecolsys-011620-031032. DOI: 10.1146/annurev-ecolsys-011620-031032
- Aquino, P. P. U., & Colli, G. R. 2017. Headwater captures and the phylogenetic structure of freshwater fish assemblages: a case study in Central Brazil. *Journal of Biogeography*, 44(1), 207–216. DOI: 10.1111/jbi.12870
- Blanchet, S., Helmus, M. R., Brosse, S., & Grenouillet, G. 2014. Regional vs local drivers of phylogenetic and species diversity in stream fish communities. *Freshwater Biology*, 59(3), 450–462. DOI: 10.1111/fwb.12277
- Blomberg, S. P., Garland, T., & Ives, A. R. 2003. Testing for phylogenetic signal in comparative data: Behavioral traits are more labile. *Evolution*, 57(4), 717–745. DOI: 10.1111/j.0014-3820.2003.tb00285.x
- Bloom, D. D., & Lovejoy, N. R. 2017. On the origins of marine-derived freshwater fishes in South America. *Journal of Biogeography*, 44(9), 1927–1938. DOI: 10.1111/jbi.12954
- Bower, L. M., & Winemiller, K. O. 2019. Intercontinental trends in functional and phylogenetic structure of stream fish assemblages. *Ecology and Evolution*, (October), 1–15. DOI: 10.1002/ece3.5823
- Brum, F. T., Debastiani, V. J., Loyola, R. D., & Duarte, L. da S. 2014. Clade-specific impacts of human land use on primates. *Natureza & Conservação*, 6(3), 144–149.
- Cadotte, M. W., Cavender-Bares, J., Tilman, D., & Oakley, T. H. 2009. Using Phylogenetic, Functional and Trait Diversity to Understand Patterns of Plant Community Productivity. *PLoS ONE*, 4(5), e5695. DOI: 10.1371/journal.pone.0005695
- Cadotte, M. W., Davies, T. J., & Peres-Neto, P. R. 2017. Why phylogenies do not always predict ecological differences. *Ecological Monographs*, 87(4), 535–551. DOI: 10.1002/ecm.1267
- Cadotte, M. W., Dinnage, R., & Tilman, D. 2012. Phylogenetic diversity promotes ecosystem stability. *Ecology*, 93(8), S223–S233. DOI: 10.1890/11-0426.1
- Cadotte, M. W., Jonathan Davies, T., Regetz, J., Kembel, S. W., Cleland, E., & Oakley, T. H. 2010. Phylogenetic diversity metrics for ecological communities: Integrating species richness, abundance and evolutionary history. *Ecology Letters*, 13(1), 96–105. DOI: 10.1111/j.1461-0248.2009.01405.x
- Craig, J. M., Carvalho, T. P., Chakrabarty, P., Derouen, V., Ortega, H., Petry, P., Reis, R. E., Tagliacollo, V. A., & Albert, J. S. 2020. Using community phylogenetics to assess phylogenetic structure in the Fitzcarrald region of Western Amazonia. *Neotropical Ichthyology*, 18(2), 1–16. DOI: 10.1590/1982-0224-2020-0004
- Dagosta, F. C. P., & de Pinna, M. 2019. The fishes of the Amazon: Distribution and biogeographical

- patterns, with a comprehensive list of species. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 431, 1–22.
- Debastiani, V. J., & Duarte, L. da S. 2014. PCPS – an R-package for exploring phylogenetic eigenvectors across metacommunities. *Frontiers of Biogeography*, 6(3), 144–148.
- Debastiani, V. J., & Duarte, L. da S. 2017. Evolutionary Models and Phylogenetic Signal Assessment via Mantel Test. *Evolutionary Biology*, 44(1), 135–143. DOI: 10.1007/s11692-016-9396-1
- Diniz-Filho, J. A.F. 2001. Phylogenetic autocorrelation under distinct evolutionary processes. *Evolution*, 55(6), 1104–1109. DOI: 10.1111/j.0014-3820.2001.tb00630.x
- Diniz-Filho, José Alexandre Felizola, De Sant’Ana, C. E. R., & Bini, L. M. 1998. An eigenvector method for estimating phylogenetic inertia. *Evolution*, 52(5), 1247–1262. DOI: 10.1111/j.1558-5646.1998.tb02006.x
- Duarte, L. D. S., Debastiani, V. J., Carlucci, M. B., & Diniz-Filho, J. A. F. 2018. Analyzing community-weighted trait means across environmental gradients: should phylogeny stay or should it go? *Ecology*, 99(2), 385–398. DOI: 10.1002/ecy.2081
- Duarte, L. D. S., Debastiani, V. J., Freitas, A. V. L., & Pillar, V. D. 2016. Dissecting phylogenetic fuzzy weighting: theory and application in metacommunity phylogenetics. *Methods in Ecology and Evolution*, 7(8), 937–946. DOI: 10.1111/2041-210X.12547
- Faith, D. P. 1992. Conservation evaluation and phylogenetic diversity. *Biological Conservation*, 61(1), 1–10. DOI: 10.1016/0006-3207(92)91201-3
- Faith, D. P. 2018. Biodiversity’s option value: A comment on Maier (2018). *Ambio*, 47(6), 735–736. DOI: 10.1007/s13280-018-1069-0
- Felsenstein, J. 1985. Phylogenies and the comparative method. *The American Naturalist*, 125(1), 1–15.
- Fritz, S. A., & Purvis, A. 2010. Selectivity in mammalian extinction risk and threat types: A new measure of phylogenetic signal strength in binary traits. *Conservation Biology*, 24(4), 1042–1051. DOI: 10.1111/j.1523-1739.2010.01455.x
- Gerhold, P., Cahill, J. F., Winter, M., Bartish, I. V., & Prinzing, A. 2015. Phylogenetic patterns are not proxies of community assembly mechanisms (they are far better). *Functional Ecology*, 29(5), 600–614. DOI: 10.1111/1365-2435.12425
- Gerhold, P., Carlucci, M. B., Procheş, Ş., & Prinzing, A. 2018. The Deep Past Controls the Phylogenetic Structure of Present, Local Communities. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 49(1), 477–497. DOI: 10.1146/annurev-ecolsys-110617-062348
- Gilbert, G. S., & Webb, C. O. 2007. Phylogenetic signal in plant pathogen-host range. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 104(12), 4979–4983. DOI: 10.1073/pnas.0607968104
- Godoy, O., Kraft, N. J. B., & Levine, J. M. 2014. Phylogenetic relatedness and the determinants of competitive outcomes. *Ecology Letters*, 17(7), 836–844. DOI: 10.1111/ele.12289
- Guénard, G., Legendre, P., & Peres-Neto, P. 2013. Phylogenetic eigenvector maps: A framework to model and predict species traits. *Methods in Ecology and Evolution*, 4(12), 1120–1131. DOI: 10.1111/2041-210X.12111
- Holmlund, C. M., & Hammer, M. 1999. Ecosystem services generated by fish populations. *Ecological Economics*, 29, 253–268.
- Hylton, A., Chiari, Y., Capellini, I., Barron, M. G., & Glaberman, S. 2018. Mixed phylogenetic signal in fish toxicity data across chemical classes. *Ecological Applications*, 28(3), 605–611. DOI: 10.1002/eap.1698
- Isaac, N. J. B., Turvey, S. T., Collen, B., Waterman, C., & Baillie, J. E. M. 2007. Mammals on the EDGE: Conservation priorities based on threat and phylogeny. *PLoS ONE*, 2(3). DOI: 10.1371/journal.pone.0000296
- Keppeler, F. W., & Winemiller, K. O. 2020. Incorporating indirect pathways in body size–trophic position relationships. *Oecologia*, 194(1–2), 177–191. DOI: 10.1007/s00442-020-04752-3
- Kimball, R. T., Oliveros, C. H., Wang, N., White, N. D., Barker, F. K., Field, D. J., Ksepka, D. T., Chesser, R. T., Moyle, R. G., Braun, M. J., Brumfield, R. T., Faircloth, B. C., Smith, B. T., & Braun, E. L. 2019. A Phylogenomic Supertree of Birds. *Diversity*, 11(7), 109. DOI: 10.3390/d11070109
- Losos, J. B. 2008. Phylogenetic niche conservatism, phylogenetic signal and the relationship between phylogenetic relatedness and

- ecological similarity among species. *Ecology Letters*, 11(10), 995–1003. DOI: 10.1111/j.1461-0248.2008.01229.x
- Lozupone, C., & Knight, R. 2005. UniFrac: A new phylogenetic method for comparing microbial communities. *Applied and Environmental Microbiology*, 71(12), 8228–8235. DOI: 10.1128/AEM.71.12.8228-8235.2005
- Margules, C. R., & Pressey, R. L. 2000. Systematic conservation planning. *Nature*, 405(6783), 243–253. DOI: 10.1038/35012251
- Mazel, F., Davies, T. J., Gallien, L., Renaud, J., Groussin, M., Münkemüller, T., & Thuiller, W. 2016. Influence of tree shape and evolutionary time-scale on phylogenetic diversity metrics. *Ecography*, 39(10), 913–920. DOI: 10.1111/ecog.01694
- Mazel, F., Pennell, M. W., Cadotte, M. W., Diaz, S., Dalla Riva, G. V., Grenyer, R., Leprieur, F., Mooers, A. O., Mouillot, D., Tucker, C. M., & Pearse, W. D. 2018. Prioritizing phylogenetic diversity captures functional diversity unreliably. *Nature Communications*, 9(1). DOI: 10.1038/s41467-018-05126-3
- Münkemüller, T., Lavergne, S., Bzeznik, B., Dray, S., Jombart, T., Schiffers, K., & Thuiller, W. 2012. How to measure and test phylogenetic signal. *Methods in Ecology and Evolution*, 3(4), 743–756. DOI: 10.1111/j.2041-210X.2012.00196.x
- Nakamura, G., Vicentin, W., & Suárez, Y. R. 2017. Functional and phylogenetic dimensions are more important than the taxonomic dimension for capturing variation in stream fish communities. *Austral Ecology*, 1–11. DOI: 10.1111/aec.12529
- Nakamura, G., Vicentin, W., & Suárez, Y. R. 2021. Taxonomic and phylogenetic beta diversity in headwater stream fish communities of the Paraná and Paraguay river basins. *Neotropical Ichthyology*, 19(1), e200126.
- Nakamura, G., Richter, A., & Soares, B. E. 2021. FishPhyloMaker: An R package to generate phylogenies for ray-finned fishes. *bioRxiv*. DOI: 10.1101/2021.05.07.442752
- Nakamura, G., Vicentin, W., Suárez, Y. R., & Duarte, L. 2020. A multifaceted approach to analyzing taxonomic, functional, and phylogenetic  $\beta$ -diversity. *Ecology*. DOI: 10.1002/ecy.3122
- Oliveira, C., Avelino, G. S., Abe, K. T., Mariguela, T. C., Benine, R. C., Ortí, G., Vari, R. P., & Corrêa E Castro, R. M. 2011. Phylogenetic relationships within the speciose family Characidae (Teleostei: Ostariophysi: Characiformes) based on multilocus analysis and extensive ingroup sampling. *BMC Evolutionary Biology*, 11(1), 1–25. DOI: 10.1186/1471-2148-11-275
- Oliveira, E. F., Goulart, E., Breda, L., Minte-Vera, C. V., Paiva, L. R. de S., & Vismara, M. R. 2010. Ecomorphological patterns of the fish assemblage in a tropical floodplain: effects of trophic, spatial and phylogenetic structures. *Neotropical Ichthyology*, 8(3), 569–586. DOI: 10.1590/S1679-62252010000300002
- Pagel, M. 1999. Inferring historical patterns of biological evolution. *Nature*, 401(October 1999), 877–884.
- Parravicini, V., Casey, J. M., Schiettekatte, N. M. D., Brandl, S. J., Pozas-Schacre, C., Carlot, J., Edgar, G. J., Graham, N. A. J., Harmelin-Vivien, M., Kulbicki, M., Strona, G., Stuart-Smith, R. D. & Vii, J. 2020. Global gut content data synthesis and phylogeny delineate reef fish trophic guilds. *bioRxiv*. p. 1–34. DOI: 10.1101/2020.03.04.977116
- Pavoine, S., Ollier, S., & Dufour, A. B. 2005. Is the originality of a species measurable? *Ecology Letters*, 8(6), 579–586. DOI: 10.1111/j.1461-0248.2005.00752.x
- Pavoine, S., Vela, E., Gachet, S., De Bélair, G., & Bonsall, M. B. 2011. Linking patterns in phylogeny, traits, abiotic variables and space: A novel approach to linking environmental filtering and plant community assembly. *Journal of Ecology*, 99(1), 165–175. DOI: 10.1111/j.1365-2745.2010.01743.x
- Pillar, V. D., & Duarte, L. da S. 2010. A framework for metacommunity analysis of phylogenetic structure. *Ecology Letters*, 13(5), 587–596. DOI: 10.1111/j.1461-0248.2010.01456.x
- Pollock, L. J., Rosauer, D. F., Thornhill, A. H., Kujala, H., Crisp, M. D., Miller, J. T., & McCarthy, M. A. 2015. Phylogenetic diversity meets conservation policy: Small areas are key to preserving eucalypt lineages. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 370(1662), 1–10. DOI: 10.1098/rstb.2014.0007
- Rabosky, D. L., Chang, J., Title, P. O., Cowman, P. F., Sallan, L., Friedman, M., Kaschner, K., Garilao, C., Near, T. J., Coll, M., & Alfaro, M. E. 2018. An

- inverse latitudinal gradient in speciation rate for marine fishes. *Nature*, 559(7714), 392–395. DOI: 10.1038/s41586-018-0273-1
- Redding, D. W., Hartmann, K., Mimoto, A., Bokal, D., DeVos, M., & Mooers, A. 2008. Evolutionarily distinctive species often capture more phylogenetic diversity than expected. *Journal of Theoretical Biology*, 251(4), 606–615. DOI: 10.1016/j.jtbi.2007.12.006
- Redding, D. W., & Mooers, A. O. 2006. Incorporating evolutionary measures into conservation prioritization. *Conservation Biology*, 20(6), 1670–1678. DOI: 10.1111/j.1523-1739.2006.00555.x
- Roa-Fuentes, Camilo A., Heino, J., Cianciaruso, M. V., Ferraz, S., Zeni, J. O., & Casatti, L. 2019. Taxonomic, functional, and phylogenetic  $\beta$ -diversity patterns of stream fish assemblages in tropical agroecosystems. *Freshwater Biology*, 64(3), 447–460. DOI: 10.1111/fwb.13233
- Roa-Fuentes, Camilo 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*, 7. DOI: 10.1007/s10750-020-04396-7
- Roa-Fuentes, Camilo Andrés, Casatti, L., & Romero, R. de M. 2015. Phylogenetic signal and major ecological shifts in the ecomorphological structure of stream fish in two river basins in Brazil. *Neotropical Ichthyology*, 13(1), 165–178. DOI: 10.1590/1982-0224-20140045
- Rodrigues, L. R., Fontoura, N. F., & Da Motta Marques, D. 2014. Food-web structure in a subtropical coastal lake: How phylogenetic constraints may affect species linkages. *Marine and Freshwater Research*, 65(5), 453–465. DOI: 10.1071/MF12259
- Rutschmann, F. 2006. Molecular dating of phylogenetic trees: A brief review of current methods that estimate divergence times. *Diversity and Distributions*, 12(1), 35–48. DOI: 10.1111/j.1366-9516.2006.00210.x
- Sechrest, W., Brooks, T. M., Da Fonseca, G. A. B., Konstant, W. R., Mittermeier, R. A., Purvis, A., Rylands, A. B., & Gittleman, J. L. 2002. Hotspots and the conservation of evolutionary history. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 99(4), 2067–2071. DOI: 10.1073/pnas.251680798
- Soares, B. E., Ruffeil, T. O. B., & Montag, L. F. de A. 2013. Ecomorphological patterns of the fishes inhabiting the tide pools of the Amazonian coastal zone, Brazil. *Neotropical Ichthyology*, 11(4), 845–858. DOI: 10.1590/S1679-62252013000400013
- Strecker, A. L., Olden, J. D., Whittier, J. B., & Paukert, C. P. 2011. Defining conservation priorities for freshwater fishes according to taxonomic, functional, and phylogenetic diversity. *Ecological Applications*, 21(8), 3002–3013. DOI: 10.1890/11-0599.1
- Súarez, Y. R., Valério, S. B., Tondado, K. K., Florentino, A. C., Felipe, T. R. A., Ximenes, L. Q. L., & Da Silva Lourenço, L. 2007. Fish species diversity in headwaters streams of Paraguay and Paraná basins. *Brazilian Archives of Biology and Technology*, 50(6), 1033–1042. DOI: 10.1590/S1516-89132007000700014
- Sullivan, J. P., Muriel-Cunha, J., & Lundberg, J. G. 2013. Phylogenetic Relationships and Molecular Dating of the Major Groups of Catfishes of the Neotropical Superfamily Pimelodoidea (Teleostei: Siluriformes). *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, 162(162), 89–110. DOI: 10.1635/053.162.0106
- Toussaint, A., Charpin, N., & Brosse, S. 2016. Global functional diversity of freshwater fish is concentrated in the Neotropics. *Nature*, 6, 22125. DOI: 10.1038/srep22125
- Tucker, C. M., Aze, T., Cadotte, M. W., Cantalapiedra, J. L., Chisholm, C., Díaz, S., Grenyer, R., Huang, D., Mazel, F., Pearse, W. D., Pennell, M. W., Winter, M., & Mooers, A. O. 2019. Assessing the utility of conserving evolutionary history. *Biological Reviews*, 94(5), 1740–1760. DOI: 10.1111/brv.12526
- Tucker, C. M., Cadotte, M. W., Carvalho, S. B., Jonathan Davies, T., Ferrier, S., Fritz, S. A., Grenyer, R., Helmus, M. R., Jin, L. S., Mooers, A. O., Pavoine, S., Purschke, O., Redding, D. W., Rosauer, D. F., Winter, M., & Mazel, F. 2017. A guide to phylogenetic metrics for conservation, community ecology and macroecology. *Biological Reviews*, 92(2), 698–715. DOI: 10.1111/brv.12252
- Upham, N. S., Esselstyn, J. A., & Jetz, W. 2019. Inferring the mammal tree: Species-level sets of phylogenies for questions in ecology,

- evolution, and conservation. *PLoS Biology*. 17, 1–44. DOI: 10.1371/journal.pbio.3000494
- Vaitla, B., Collar, D., Smith, M. R., Myers, S. S., Rice, B. L., & Golden, C. D. 2018. Predicting nutrient content of ray-finned fishes using phylogenetic information. *Nature Communications*, 9(1), 1–10. DOI: 10.1038/s41467-018-06199-w
- Vellend, M. 2010. Conceptual synthesis in community ecology. *Quarterly Review of Biology*, 85(2), 183–206. DOI: 10.1086/652373
- Véron, S., Saito, V., Padilla-García, N., Forest, F., & Bertheau, Y. 2019. The Use of Phylogenetic Diversity in Conservation Biology and Community Ecology: A Common Base but Different Approaches. *The Quarterly Review of Biology*, 94(2), 123–148. DOI: 10.1086/703580
- Webb, C. O., Ackerly, D. D., & Kembel, S. W. 2008. Phylocom: Software for the analysis of phylogenetic community structure and trait evolution. *Bioinformatics*, 24(18), 2098–2100. DOI: 10.1093/bioinformatics/btn358
- Webb, C. O., Ackerly, D. D., McPeck, M. A., & Donoghue, M. J. 2002. Phylogenies and Community Ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 33(1), 475–505. DOI: 10.1146/annurev.ecolsys.33.010802.150448
- Wiens, J. J., & Graham, C. H. 2005. Niche conservatism: Integrating evolution, ecology, and conservation biology. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 36, 519–539. DOI: 10.1146/annurev.ecolsys.36.102803.095431
- Winter, M., Devictor, V., & Schweiger, O. 2013. Phylogenetic diversity and nature conservation: Where are we? *Trends in Ecology and Evolution*, 28(4), 199–204. DOI: 10.1016/j.tree.2012.10.015

*Submitted: 8 August 2020*

*Accepted: 5 April 2021*

*Associate Editors: Érica Pellegrini Caramaschi,*

*Rosana Mazzoni*

*e Rafael Pereira Leitão*

## APÊNDICE

Glossário de termos úteis necessários para compreender os conceitos apresentados neste artigo.

---

Sinal filogenético	Medida estatística que indica a dependência dos valores de atributos das espécies devido às suas proximidades filogenéticas.
Estrutura filogenética de comunidades	Relações evolutivas que um conjunto de espécies apresenta em um dado local.
Agrupamento filogenético	Padrão encontrado em comunidades onde o conjunto de espécies componentes são mais próximas entre si do que o esperado ao acaso dado o conjunto regional de espécies.
Dispersão filogenética	Padrão encontrado em comunidades onde o conjunto de espécies que a compõe são mais distantes entre si do que o esperado ao acaso dado o conjunto regional de espécies.
Conservação de nicho	Tendência das espécies em manterem atributos ecológicos ancestrais
Seleção estabilizadora	Processo evolutivo no qual os atributos das espécies tendem a ser direcionados para um dado valor.
Modelo browniano	Modelo matemático que descreve o acúmulo de variação de um dado atributo em função do tempo.
PIC	Contrastes filogenéticos independentes (Phyogenetic Independent Contrasts). Método estatístico que retira a não independência dos atributos causados pelo processo evolutivo (assumindo que os atributos evoluíram através de um modelo browniano).
pGLS	Modelo estatístico utilizado para controlar o efeito da não independência dos atributos causados pelo processo evolutivo.
Erro tipo I	Valor que indica a probabilidade de rejeitar a hipótese nula (geralmente ausência de efeito) quando esta é verdadeira.
Distintividade evolutiva	Índice que indica o quão único é uma linhagem evolutivamente, ou seja, apresenta grande parte da história evolutiva que não é compartilhada com outras espécies.

---