



MACROECOLOGIA DE PEIXES DE RIACHOS BRASILEIROS

Murilo Sversut Dias^{1}, Fernanda Aparecida da Silva Cassemiro², Dayani Bailly³, Laís Salgueiro Ribeiro⁴, Edison de Freitas Cossignani⁵, Weferson Júnio da Graça³, Augusto Frota³ & Gislene Torrente Vilara⁶*

¹ Universidade de Brasília, Instituto de Ciências Biológicas – Campus Darcy Ribeiro, Departamento de Ecologia, Asa Norte, CEP 70910-900, Brasília, DF, Brasil.

² Universidade Federal de Goiás, Instituto de Ciências Biológicas - Campus Samambaia, Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Evolução, Avenida Esperança, s/n, Térreo bloco ICB5, CEP 74001-970, Goiânia, GO, Brasil.

³ Universidade Estadual de Maringá, Centro de Ciências Biológicas, Departamento de Biologia, Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais e Núcleo de Pesquisas em Limnologia, Ictiologia e Aquicultura, Av. Colombo, 5790, CEP 87.020-900, Maringá, PR, Brasil.

⁴ Universidade de Brasília, Instituto de Ciências Biológicas – Campus Darcy Ribeiro, Programa de Pós-Graduação em Ecologia, Asa Norte, CEP 70910-900, Brasília, DF, Brasil.

⁵ Universidade Federal do ABC, Centro de Ciências Naturais e Humanas, Programa de Pós-Graduação em Evolução e Diversidade, Av. dos Estados, 5001, Bangu, CEP 09210-580, Santo André, SP, Brasil.

⁶ Universidade Federal de São Paulo – Campus Baixada Santista, Instituto do Mar, Edifício Central, Rua Silva Jardim, 136, CEP 11015-020, Santos, SP, Brasil.

E-mails: msdias@unb.br (*autor correspondente); fernandacassemiro@gmail.com; dayanibailly@gmail.com; laissalgueiroribeiro@gmail.com; edisonfcf@gmail.com; weferson@nupelia.uem.br; frota.augusto@gmail.com; gtvilara@unifesp.br.

Resumo: Estudos em Macroecologia lidam com padrões e processos em amplas escalas (espacial, temporal e taxonômica) que são muito abrangentes para serem estudados com experimentos replicados, manipulativos e controlados como é feito tradicionalmente na ecologia. Estudos macroecológicos têm sido primordialmente realizados com foco em vertebrados e plantas terrestres, enquanto os sistemas marinhos e principalmente os de água doce permanecem ainda pouco explorados. O objetivo deste trabalho é destacar alguns avanços dos campos de estudo da macroecologia no tocante a padrões espaciais de peixes em riachos brasileiros (padrões de diversidade alfa e beta). Por meio da coleta de informações de ocorrência de espécies de riacho em larga escala, nós encontramos maiores valores de riqueza total na Amazônia, no Cerrado e na Mata Atlântica e uma riqueza média geral de sete espécies por sub-bacia. Além disso, a composição de espécies foi diferente entre biomas, sendo evidenciados também elevados valores de substituição de espécies dentro deles. Em adição aos resultados obtidos, apresentaremos uma discussão que guiará o leitor à compreensão das possíveis causas e mecanismos subjacentes aos padrões encontrados em um contexto macroecológico.

Palavras-chave: biomas brasileiros; diversidade alfa; diversidade beta; fatores históricos; peixes de água doce; redes de rios; riqueza de espécies.

MACROECOLOGY OF BRAZILIAN STREAM FISHES: Studies in Macroecology deal with patterns and processes on large scale (spatial, temporal and taxonomic) and that by definition are too comprehensive to be studied with replicated, manipulative and controlled experiments as it has been traditionally performed in Ecology. Macroecological studies are still conducted with a focus on terrestrial vertebrates and plants, while marine systems and especially freshwater systems remain little explored. The objective of this study is to highlight some advances in the fields of study of aquatic macroecology (spatial patterns of alpha and beta diversity), using fish from Brazilian streams as the object of analysis. By gathering stream fish occurrence information from large scale data sets, we found high total richness in Amazonia, Cerrado and Atlantic Forest, and found on average seven species per sampling unit, with small variation related to the identity of the analyzed biomes. Yet, species composition is distinct between biomes and we found high turnover levels within them. We will guide the reader through possible causes and mechanisms of the identified patterns.

Keywords: Brazilian biomes; alfa diversity; beta diversity; historical factors; freshwater fish; riverine network; species richness.

INTRODUÇÃO

Quantas espécies de peixes de riacho existem no Brasil? Qual bioma brasileiro possui a maior diversidade gama de peixes de riacho? Dentro de cada bioma, qual é a diversidade alfa média? Quão grande é a diversidade beta de peixes entre os diferentes rios e riachos? Qual bioma possui a maior variação espacial na diversidade beta de peixes? Conhecer estas respostas bem como atributos das espécies são requisitos fundamentais para qualquer planejamento estratégico de conservação. No entanto, a abrangência dessas questões as tornam bastante difíceis de serem investigadas e respondidas. Parte dessa limitação ocorre porque as abordagens usualmente empregadas em estudos ecológicos em ambientes de água doce geralmente envolvem métodos manipulativos e amostragem em campo em escalas temporais e espaciais restritas (Dias *et al.* 2016). Assim, em um país de proporções continentais e com tamanha diversidade de peixes de água doce como o Brasil (Buckup *et al.* 2007, Reis *et al.* 2016, Tedesco *et al.* 2017a, Leroy *et al.* 2019), investigar essas questões é uma tarefa desafiadora. No entanto, há meios de se obter pelo menos respostas aproximadas para subsidiar ações de conservação.

Perspectiva histórica

A Ecologia se consolidou como ciência especialmente nas últimas décadas do século XX com o objetivo de compreender padrões de

distribuição e abundância dos organismos no espaço e no tempo. Dentre os fatores importantes desse processo de consolidação, destacam-se, por exemplo, a construção de teorias como exclusão competitiva (Gause 1932), o conceito de nicho das espécies (Hutchinson 1957) e a limitação de similaridade de nicho para garantir a coexistência entre espécies (MacArthur & Levins 1967). Como consequência, a competição entre organismos emerge com o fator determinante da ocorrência das espécies e da distribuição dos organismos em habitat naturais. Esse raciocínio foi em grande parte construído pelo fato dos estudos serem até então muito restritos a pequenas escalas espaciais e temporais (Levin 1992). Apesar de importante, a exclusão competitiva é raramente observada na natureza (Hardin 1960), pois em ambientes naturais existe uma grande complexidade de interações (Paine 1966) e dinâmicas espaço-temporais (Leibold & Chase 2018) que possibilitam a coexistência de muitas espécie similares. Além disso, hoje sabemos que, para explicar os padrões de distribuição e de abundância dos organismos, é necessário ampliar tanto a escala espacial quanto a escala temporal analisadas, pois os processos ecológicos envolvidos e a intensidade com que eles agem na distribuição dos organismos mudam em função da escala considerada (Ricklefs 1987, Levin 1992).

Como muitos estudos até o final da década de 1980 focaram essencialmente em escala local, havia a necessidade cada vez maior de respostas para as perguntas voltadas à explicação dos

padrões em escala regional dado o crescente e intenso impacto humano sobre os ecossistemas naturais. Ficava também cada vez mais claro que experimentos controlados e realizados em diferentes partes do mundo frequentemente originam respostas heterogêneas, levando a uma noção de forte contingência em Ecologia (*i.e.*, as respostas são variadas pois dependem, por exemplo, do clima da região, do conjunto de organismos e da história evolutiva). Ainda, foi constatado que padrões observados em larga escala não podiam ser compreendidos como a soma dos processos ocorrendo em microescala (McGill 2019), pois muitas vezes as respostas eram opostas, possuíam intensidades diferentes e/ou variáveis influenciadoras distintas nas diferentes escalas (McGill 2019). Assim, a demanda pela compreensão de processos em larga escala aliada à ausência de leis em Ecologia culminou em uma nova forma de enxergar os problemas ecológicos (Brown & Maurer 1987, Brown 1995).

Definição de Macroecologia

Com o grande interesse em entender padrões de diversidade em diferentes níveis biológicos e em larga escala, Brown & Maurer (1987) fundaram um novo programa de pesquisa chamado Macroecologia, intensamente estudado nos anos posteriores (Brown 1995, Maurer 1999, Gaston & Blackburn 2000). O termo representou claramente um chamado para estudos ecológicos em escala regional, afinal o prefixo “macro” carrega uma noção clara de amplas escalas espaciais, temporais (Beck *et al.* 2012, Magurran *et al.* 2019) ou mesmo taxonômicas (envolvendo centenas ou até milhares de espécies de um mesmo ou de diferentes grupos de organismos – *e.g.* mamíferos e aves) (McGill 2019). Estudos em larga escala envolvendo qualquer uma destas dimensões, bem como as suas combinações, estão dentro do escopo da Macroecologia (McGill 2019), embora ainda existam limitações de dados e de tecnologias para estudar todas estas dimensões simultaneamente. O advento de novas tecnologias foi preponderante para estudos em largas escalas de espaço e tempo, envolvendo muitas vezes múltiplas espécies. Se, por um lado, o avanço tecnológico da microscopia e dos aceleradores de partículas permitiu a observação de estruturas celulares e atômicas cada vez menores, o desenvolvimento de satélites,

o alto poder computacional e o crescente acesso a banco de dados digitais (ocorrência de espécies e séries temporais) e o desenvolvimento de hipóteses filogenéticas (Soares & Nakamura 2021) permitiram estudar sistemas e bancos de dados digitais cada vez mais amplos.

Ao integrar diferentes campos do conhecimento, tais como Ecologia, Biogeografia e Evolução, pode-se dizer que a Macroecologia visa entender as distribuições geográficas das espécies, padrões de abundância, de diversidade, de tamanho corporal e suas relações com variáveis ambientais (*e.g.* temperatura, índices de vegetação, energia disponível no ambiente) em largas escalas de espaço e/ou tempo (Kent 2005, Magurran *et al.* 2019). Também são frequentes as investigações de padrões de diversidade alfa e beta em função do grau de impacto humano (Borges *et al.* 2020). Além disso, a avaliação de padrões de diversidade em macroescalas tem aplicações práticas claras para a manutenção da biodiversidade, por exemplo, na identificação de áreas prioritárias para conservação (Brum *et al.* 2017).

No início dos estudos em Macroecologia houve um predomínio de análises com métricas simples e de suas relações com outros atributos vistos como fundamentais para compreender a história evolutiva e ecológica das espécies. Dentre essas métricas, o tamanho da área de distribuição (*e.g.*, a regra de Rapoport) e o tamanho corporal (*e.g.*, regra de Bergmann) de um organismo podem ser destacados, pois foram e continuam sendo amplamente estudados (Carvajal-Quintero *et al.* 2017, Carvajal-Quintero *et al.* 2019). McGill (2019) sugere que a Macroecologia seja vista como o estudo no nível de entidades ecológicas agregadas constituídas por um grande número de partículas em busca da generalidade, sendo que as comunidades e as espécies (as partículas) são as entidades ecológicas agregadas ao longo de suas distribuições geográficas.

A Macroecologia se tornou uma abordagem promissora por possuir uma perspectiva abrangente em termos teóricos, envolvendo investigações de processos e padrões ocorrendo em nível de espécies e comunidades em escalas regionais e até globais. Essa abordagem pode ser empregada tanto em estudos em ambientes terrestres, quanto aquáticos (Magurran *et al.* 2015, Newbold *et al.* 2015), com muitas aplicações

práticas, como por exemplo, prever impactos das invasões biológicas (Casseiro *et al.* 2018, Mantovano *et al.* 2021) e das mudanças climáticas (Tedesco *et al.* 2013, Oliveira *et al.* 2019, Ruaro *et al.* 2019). Contudo, a maioria dos estudos macroecológicos tem sido desenvolvido em ecossistemas terrestres, com pouca aplicação em ambientes aquáticos (Barbosa *et al.* 2012, Dias *et al.* 2016, Mantovano *et al.* 2021). Nesse sentido, tem sido enfatizada a necessidade de que ecólogos de água doce voltem a atenção para abordagens macroecológicas para melhor entender e gerenciar os sistemas aquáticos naturais (Thorp 2014).

Nós utilizaremos abordagem e métodos adotados na Macroecologia para responder as perguntas desafiadoras listadas no início da introdução. Por meio de dados de ocorrência de peixes em riachos brasileiros, identificamos padrões de diversidade alfa, beta e gama e discutimos os mecanismos macroecológicos envolvidos a fim de permitir a compreensão de algumas linhas de pesquisa deste ramo da Ecologia. Nós não pretendemos utilizar preditores ligados aos mecanismos para não distrair o leitor e não aumentar a complexidade do manuscrito. Vale ressaltar que esta análise não considerou qualquer influência humana nos padrões de diversidade de peixes de riacho. Os efeitos do desmatamento, uso múltiplo da terra (Borges *et al.* 2020, Dala-Corte *et al.* 2020), introduções biológicas e pesca ornamental, por exemplo, foram deliberadamente ignorados. Nós também optamos por não envolver outros fatores explicativos (*e.g.*, fatores físicos e químicos dos riachos e competição entre indivíduos), pois eles geralmente agem na microescala e têm sido discutidos em outros trabalhos (Jackson *et al.* 2001). Por fim, o foco aqui foi direcionado aos padrões espaciais, enquanto os temporais (Magurran *et al.* 2019) são uma via completamente aberta de pesquisa.

ASPECTOS METODOLÓGICOS

A construção do banco de dados

Apesar da alta diversidade de peixes de água doce do Brasil, há poucos estudos que consideram dados de ocorrência de espécies em macroescala. Com o intuito de diminuir essa lacuna de conhecimento, diversos bancos de dados e repositórios online disponibilizam informações sobre peixes. O

Global Biodiversity Information Facility (GBIF 2021), o FishNet2 (2021), o SpeciesLink (2021) se destacam por agregar informações sobre registros de ocorrências das espécies e o Fishbase (Froese & Pauly 2021) e o Catalog of Fishes (Fricke *et al.* 2021) por disponibilizarem informações sobre taxonomia, distribuição e história de vida das espécies do Brasil e do mundo. Outras bases de dados importantes têm sido publicadas (Tedesco *et al.* 2017a, Jézéquel *et al.* 2020) ou disponibilizadas por portais brasileiros (<https://portaldabiodiversidade.icmbio.gov.br/portal/>). Para este estudo, nós buscamos no GBIF, FishNet e SpeciesLink registros de ocorrências de espécies de peixes de água doce do Brasil. As informações de ocorrência encontradas são geralmente georreferenciadas (*i.e.*, possuem latitude e longitude), possuem informações sobre data, localidade, equipe de coleta, entre outros detalhes. Com esse esforço, compilamos um total de 59.872 registros de ocorrência (Figura 1a), compreendendo 2.171 espécies de peixes ósseos e cartilagosos.

Dadas as constantes descrições de espécies e revisões taxonômicas, os nomes das espécies foram revisados para a obtenção dos nomes atualmente válidos de acordo com o Catalog of Fishes (Fricke *et al.* 2021). Além disso, quando necessário, os lotes com exemplares testemunho foram analisados e/ou especialistas nos grupos foram consultados para corroborar a identificação e/ou distribuição das espécies. Nós também excluímos subespécies e espécies com as partículas *aff.*, *cf.*, *gr.*, *sp.* e *spp.* Feito isso, foi obtido para cada espécie válida o tipo de habitat ocupado (água doce, estuário e marinho) de acordo com as informações constantes no Catalog of Fishes. Isso nos permitiu filtrar somente as espécies de peixes habitando estritamente água doce (*i.e.*, excluindo espécies marinhas ou que tenham tolerância a água salobra). Espécies exóticas (*e.g.*, *Cyprinus carpio* Linnaeus, 1758), Cypriniformes, Cyprinidae: uma espécie nativa das bacias dos mares Negro, Cáspio, Aral e introduzida em muitas outras regiões do mundo; *Cichla monoculus* Spix & Agassiz, 1831, Cichliformes, Cichlidae: nativa das bacias do norte da América do Sul, mas introduzida nas bacias dos rios Paraná, Paraíba do Sul, Doce e São Francisco) foram excluídas do conjunto de dados. Para a

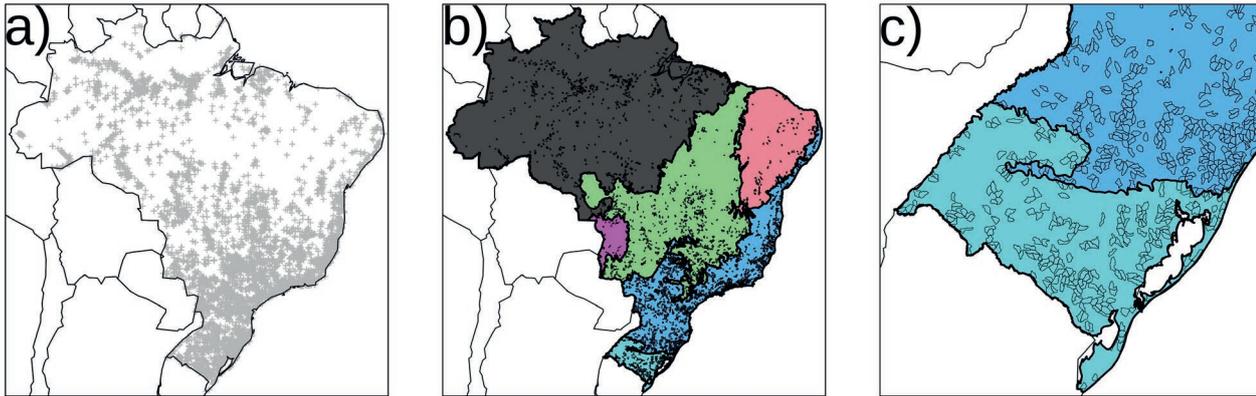


Figura 1. Representação da base de dados utilizada nesta análise: a) pontos de ocorrência utilizados; b) sub-bacias de drenagens selecionadas no Brasil de acordo com os critérios estabelecidos; e c) detalhe das sub-bacias na região Sul do país. Os biomas brasileiros estão representados nos polígonos coloridos: Amazônia (preto), Cerrado (verde), Mata Atlântica (azul escuro), Caatinga (rosa), Pampa (azul claro) e Pantanal (roxo).

Figure 1. Representation of the database used in this analysis: a) occurrence points; and b) drainage sub-basins selected in Brazil according to the established criteria; and c) a detail of the sub-basins in the South region of the country. Brazilian biomes are represented in colored polygons: Amazonia (black), Cerrado (green), Atlantic Forest (dark blue), Caatinga (pink), Pampa (light blue), and Pantanal (purple).

retirada dessas espécies, utilizamos Gubiani *et al.* (2018), sendo esta filtragem complementada pela definição da bacia de origem de cada espécie (Reis *et al.* 2003, Tedesco *et al.* 2017a, Fricke *et al.* 2021, Froese & Pauly 2021).

A obtenção de dados de ocorrência e a aferição são fundamentais na construção de bancos de dados bióticos e consomem a maior parte do tempo do processo. Bases de dados online podem apresentar vieses e erros (em cerca de 20% dos dados, sendo a maioria de identificação e georreferenciamento das espécies) (Freitas *et al.* 2020) que precisam ser minimizados (*e.g.*, validando os dados em outros repositórios) (Fricke *et al.* 2021) por meio de protocolos consolidados de busca e triagem (Culina *et al.* 2018). A maioria dos erros contidos nas informações disponibilizadas pelas bases de dados online aqui utilizadas correspondeu à nomenclatura desatualizada, sinônimas, espécies com identificações erradas, coordenadas geográficas erradas ou duplicadas, entre outros. Ressaltamos a importância da análise cuidadosa da informação por taxonomistas para minimizar este tipo de viés, inclusive utilizando novas ferramentas disponíveis para este fim (Andrade *et al.* 2020). Além disso, sempre que possível, é necessário sanar as dúvidas

relativas à identificação e distribuição das espécies examinando os exemplares testemunho depositados em coleções ictológicas, utilizando informações publicadas sobre as espécies e/ou consultando taxonomistas especialistas nos grupos. Essa checagem é fundamental quando se compila dados de diferentes fontes (Freitas *et al.* 2020) e, ao zelar por todo esse cuidado, estamos propensos a afirmar que o banco de dados de peixes de água doce aqui utilizado é de alta confiabilidade.

Seleção das sub-bacias de drenagem utilizadas

Para selecionar sub-bacias dos riachos brasileiros nós utilizamos *HydroBASIN*, uma importante base de dados global sobre bacias de drenagem (Lehner & Grill 2013). Esta base contém informações e polígonos delimitando bacias hidrográficas e suas sub-bacias em diferentes escalas espaciais gerados a partir de um algoritmo de acumulação de fluxo e de modelos de elevação digital (SRTM) de alta resolução (Lehner & Grill 2013). Atualmente, a delimitação das bacias hidrográficas também pode ser obtida em softwares *open source* (*e.g.*, QGIS), utilizando por exemplo a extensão TauDEM. Note que a decisão de qual escala e da utilização de bacias/

sub-bacias (*i.e.*, o grão do estudo) dependerá da pergunta do estudo.

Como as nossas perguntas iniciais são relacionadas aos riachos e suas sub-bacias de drenagem, utilizamos a escala mais fina presente na HydroBASIN (sub-bacias nível 12). Nós consideramos “riachos” os polígonos com menos de 500 km² de área rio acima (“UP_AREA”) e de 1^a - 5^a ordens de Strahler (Lehner & Grill 2013). As sub-bacias descritas com ordem 0 correspondem a agregação de pequenos riachos não pertencentes à mesma drenagem (*e.g.*, como acontece em diversos riachos costeiros) e por isso foram excluídas. É importante mencionar que tais dados estão sujeitos a imprecisões (*e.g.*, dificuldade no delineamento das fronteiras e as menores sub-bacias de drenagem frequentemente não são consideradas por causa da baixa resolução espacial dos polígonos). Porém, como a classificação foi feita por meio de uma metodologia consistente em escala global (Lehner & Grill 2013), esses problemas são minimizados. No total, 3.448 sub-bacias foram selecionadas no Brasil (Figura 1b,c).

Nós sobreposamos as sub-bacias e os registros de ocorrência de cada espécie em cada uma, gerando uma matriz de presença e ausência das espécies. Repetimos o mesmo procedimento separadamente para cada bioma. Neste estudo, consideramos todos os biomas brasileiros (Amazônia, Caatinga, Cerrado, Mata Atlântica, Pampa e Pantanal) para analisar os padrões de diversidade alfa, beta e gama das espécies de peixes de riacho.

Analizando a diversidade alfa, beta e gama

Nós calculamos curvas de acumulação de espécies (feitas com 1.000 permutações) com o conjunto total de dados e separando por bioma para analisar, respectivamente, a riqueza gama de riachos no Brasil e por bioma. As curvas de acumulação permitem avaliar se a riqueza contabilizada aumenta à medida que novas amostras (*i.e.*, sub-bacias) são incluídas (*i.e.*, novas espécies restam a amostrar). A curva de acumulação de espécies atinge um platô quando a maior parte das espécies já foi coletada e poucas novas são acrescentadas com o aumento no esforço de coleta (Gotelli & Colwell 2001, Alves *et al.* 2021). Assim, é possível analisar quais biomas são potencialmente os mais ricos, quais deles

atingiram o platô e quais ainda precisam de mais esforço de amostragem e/ou taxonômico. Também comparamos, em média, quantas espécies são encontradas nas sub-bacias nos diferentes biomas (*i.e.*, diversidade alfa).

Para avaliar a diversidade beta (Benone & Montag 2021), calculamos uma matriz de dissimilaridade par-a-par a partir da matriz de espécies por locais utilizando o índice de dissimilaridade de Simpson (Bsim), pois ele constitui uma medida de substituição de espécies independente de diferenças de riqueza entre locais (Baselga 2012). A substituição de espécies refere-se ao fato de as espécies serem substituídas ao longo de um gradiente ecológico (ambiental, espacial e/ou temporal). Tal variação é resultado da perda e/ou ganho simultâneos de espécies devido aos filtros ambientais, limitação de dispersão, interações entre espécies e/ou eventos históricos. Em seguida, transformamos a dissimilaridade em similaridade calculando o seu complemento (1-Bsim) para avaliar o quão similar é a fauna de peixes entre sub-bacias em cada bioma e ao longo do espaço.

Como a diversidade beta é uma variação da composição de espécies (Benone & Montag 2021), nós utilizamos duas medidas complementares para estimar esta variação entre biomas. Primeiramente, calculamos a média e o desvio padrão para todos os valores de similaridade entre sub-bacias dentro de cada um dos biomas, pois menores valores de similaridade indicam faunas mais diferentes (*i.e.*, maior diversidade beta). Em seguida, criamos um gráfico de diminuição da similaridade (eixo y) ao longo do espaço geográfico (eixo x) (Nekola & White 1999). Nós calculamos a distância geográfica entre pares de sub-bacias utilizando as coordenadas geográficas médias das sub-bacias e a distância Euclidiana, gerando uma matriz de distância par-a-par. Embora saibamos que a distância pelo curso d'água seria a mais adequada (Landeiro *et al.* 2011, Tonkin *et al.* 2018), calcular as distâncias aquáticas entre bacias de drenagens distintas é desafiador e a distância Euclidiana serve para ilustrar a análise da diversidade beta ao longo do espaço. A diminuição de similaridade ao longo do espaço dá uma ideia de quão semelhante são as comunidades de peixes quando comparadas em uma mesma escala espacial, bem como do quão rapidamente

a similaridade diminui à medida que a distância entre sub-bacias aumenta. Quanto maior é a taxa de diminuição (*i.e.*, mais negativamente inclinada é a curva), maior será a taxa de substituição de espécies e, portanto, maior a diversidade beta. Para não distrair o leitor, nós também usamos arbitrariamente 1.000 km de distância para comparação dos valores de similaridade, embora seja usual utilizar métricas mais sofisticadas (Araújo *et al.* 2013). Por fim, agrupamos em cada um dos seis biomas a fauna de peixes detectados nas sub-bacias, estabelecendo os seis biomas como as unidades amostrais avaliadas. Assim nós utilizamos a matriz de presença/ausência resultante para calcular a similaridade entre os biomas (1-Bsim, veja acima) e utilizamos o Escalonamento Multidimensional Não-Métrico (NMDS) (Legendre & Legendre 2012) para sumarizar visualmente semelhanças e diferenças na composição de espécies entre biomas em um gráfico bidimensional.

CONCLUSÕES

Diversidade alfa e gama de peixes de riacho

No total 2.171 espécies foram registradas nos riachos brasileiros de 1ª a 5ª ordem (Figura 2a). A curva de acumulação de espécies contendo os dados de todos os biomas brasileiros parece se aproximar de um platô, mas possivelmente muitas outras novas espécies e/ou novos registros serão detectados à medida que novas amostragens forem realizadas. Considerando cada um dos biomas separadamente, a Amazônia apresentou a maior riqueza total de espécies (1.253 espécies), com valor quase duas vezes maior que o Cerrado (676 espécies) e a Mata Atlântica (674 espécies, Figura 2a). Pampa (199 espécies), Pantanal (160 espécies) e Caatinga (91 espécies) apresentaram as menores riquezas. As curvas de acumulação de espécies são distintas entre os biomas. Enquanto as curvas da Mata Atlântica e Pampa mostraram indícios de um platô, Cerrado e Caatinga apresentaram tendência de acúmulo de espécies; Amazônia e Pantanal mostraram a maior tendência de acúmulo e estão muito distantes de uma tendência de platô. Na maioria dos biomas há, portanto, grande necessidade de alocar maior esforço amostral para gerar melhores estimativas de riqueza e consequente descoberta de novas espécies e/ou

novos registros. No geral, as sub-bacias brasileiras de 1ª - 5ª ordem possuem uma riqueza alfa média baixa (média = 7,6, desvio padrão = 11,7), porém estes valores são ligeiramente diferentes quando analisados por bioma. A variabilidade na riqueza também é muito grande, variando de 1 até mais de 100 espécies na Amazônia. Pantanal (média = 14,0 espécies), Amazônia (11,7 espécies) e o Pampa (9,5 espécies) possuem os maiores valores de riqueza média por bacia, enquanto Mata Atlântica (6,5 espécies), Cerrado (5,6 espécies) e Caatinga (3,1 espécies) possuem os menores valores (Figura 2b).

Diversidade beta de peixes de riacho

Os valores de similaridade média por bioma ficaram abaixo de 0,20 (*i.e.*, alta diversidade beta entre riachos, Figura 3a). Pampa (0,18) e Pantanal (0,15) apresentaram os maiores valores de similaridade média, seguidos pela Caatinga (0,11), Mata Atlântica (0,09), Cerrado (0,06) e Amazônia (0,05, Figura 3a). Ao comparar a diminuição da similaridade em função da distância geográfica entre biomas, nós encontramos respostas distintas. A Caatinga e o Pampa apresentaram similaridade inicial alta ($y \sim 0,27$ quando $x = 0$) e ela diminui intensamente até $\sim 0,06$ quando sub-bacias distantes 1.000 km são comparadas (Figura 3b). A Mata Atlântica e o Cerrado possuem curvas semelhantes, com similaridade inicial $\sim 0,18$ e valores de similaridade comparáveis aos anteriores (0,05-0,09) quando $x = 1.000$ km (Figura 3b). O Pantanal possui similaridade inicial $\sim 0,15$ e se manteve estável com o aumento da distância espacial. A Amazônia possui os menores níveis de similaridade inicial (0,07) e a diminuição da similaridade em função da distância foi menor que nos demais biomas (0,05 quando $x = 1.000$ km; Figura 3b). A fauna de peixes diverge entre os seis biomas analisados, sendo Pampa, Amazônia e Caatinga as três maiores divergências e Pantanal, Mata Atlântica e Cerrado os biomas com maiores semelhanças entre si (Figura 3c).

Interpretando os padrões de diversidade de peixes de riachos brasileiros

Há um contínuo debate na literatura sobre os processos que determinam os padrões espaciais de diversidade em amplas escalas espaciais (Willig *et al.* 2003, Mittelbach *et al.* 2007, Brown 2014). Após dois séculos de trabalho, os padrões

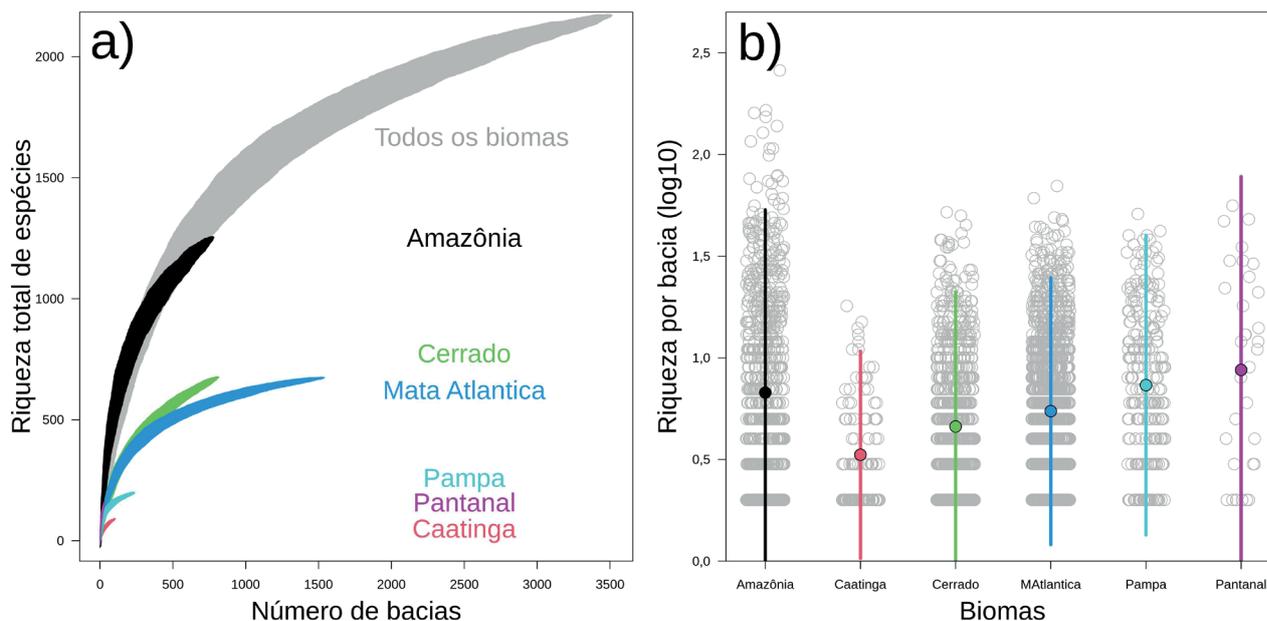


Figura 2. a) Curvas de acumulação de espécies de peixes de riacho nos biomas brasileiros, onde limites dos polígonos representam o intervalo de confiança das estimativas de riqueza; e b) riqueza média por bacia em cada um dos biomas e seus respectivos intervalos de confiança (linhas).

Figure 2. a) Accumulation curves of stream fish species in Brazilian biomes, where the polygon limits correspond to the confidence interval of richness estimates; and b) average richness per basin in each biome and its corresponding confidence interval (lines).

continuam a nos intrigar porque as causas variam em função de diversos fatores (e.g., história de vida, escala e fatores estocásticos). Tanto processos ecológicos quanto evolutivos e em diferentes escalas são fundamentais para entender os padrões da biodiversidade (Ricklefs 1987, 2004, Harrison & Cornell 2008, Brown 2014). Com isso, identificar os processos e a importância relativa deles se tornou uma questão central. Nós discutiremos aqui alguns potenciais processos causadores dos padrões de diversidade de peixes de riachos brasileiros, mas ressaltamos que eles não são mutuamente exclusivos e outros podem estar envolvidos (Willig *et al.* 2003, Mittelbach *et al.* 2007, Brown 2014).

A hipótese da área, climática, energética

Baseado nas curvas de acumulação, nós identificamos que a variação espacial da diversidade em riachos brasileiros é alta e os biomas Amazônia, Cerrado e Mata Atlântica apresentaram elevada riqueza de espécies. Estes três são também os maiores biomas brasileiros e por isso não é de se surpreender que possuam as maiores riquezas de espécies. Áreas maiores têm menores taxas de extinção, são ambientalmente

mais heterogêneas e promovem maiores taxas de especiação (Hugueny *et al.* 2010). Além disso, o Brasil possui predominantemente clima tropical e uma hipótese ecológica amplamente utilizada para explicar a elevada riqueza é a da energia ambiental e produtividade (Wright 1983, Currie 1991). Essa hipótese postula que a riqueza de espécies de um nível trófico é determinada pela disponibilidade de energia nos níveis inferiores, gerando uma relação positiva entre a riqueza e energia disponível no ecossistema (Wright 1983). Quanto mais energia, maior será a disponibilidade dela para os produtores, alargando as bases da pirâmide energética e suportando mais espécies nos diferentes níveis tróficos. Assim, regiões tropicais teriam maior riqueza de espécies por receberem anualmente mais energia. Vários estudos em água doce forneceram suporte para uma relação espécie-energia em peixes (Oberdorff *et al.* 2011, Bailly *et al.* 2016, Vieira *et al.* 2018).

Por outro lado, como os peixes são organismos ectotérmicos, estudos sugerem que a temperatura pode afetar diretamente o metabolismo destes organismos (Allen *et al.* 2002, Brown *et al.* 2004). A Teoria Metabólica da Ecologia prediz, para organismos ectotérmicos, uma associação

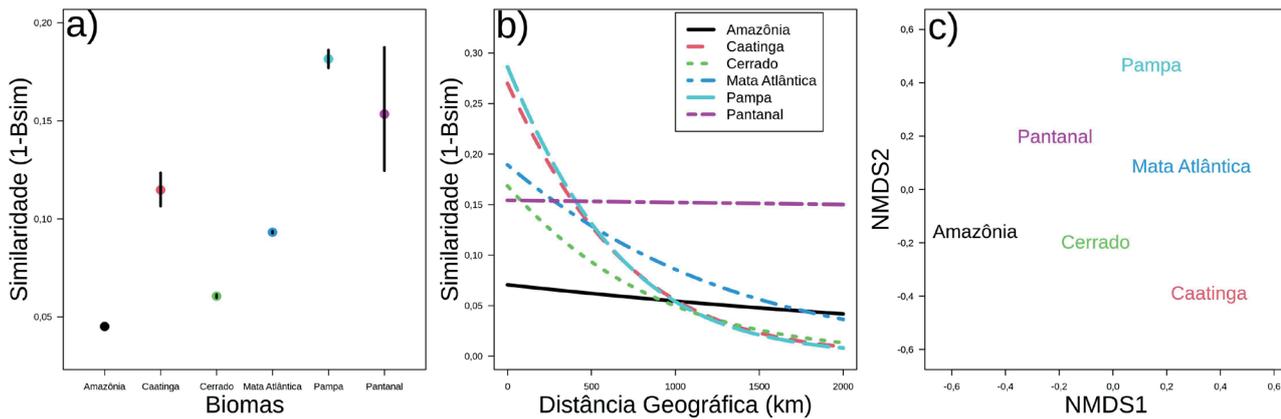


Figura 3. a) Similaridade média por bioma, b) diminuição da similaridade em função da distância geográfica (em quilômetros) e c) a composição total da fauna sumarizada em eixos de Escalonamento Multidimensional Não-Métrico (NMDS).

Figure 3. a) Average similarity by biome and, b) decrease in similarity as a function of geographical distance (in kilometers), and c) the total fish fauna composition summarized by axis of a Non-Metric Multidimensional Scaling (NMDS).

positiva entre a taxa de especiação e a temperatura ambiental (Brown *et al.* 2004), pois a temperatura do ambiente estaria diretamente ligada à velocidade da atividade celular e bioquímica dos organismos, o que aumentaria as taxas de especiação e/ou extinção nas comunidades em grandes escalas temporais. Este é um potencial mecanismo explicativo da alta diversidade nos trópicos, tendo suas predições confirmadas para peixes de água doce brasileiros em reservatórios (Bailly *et al.* 2014). Contudo, críticas à teoria indicam que suas predições não se aplicam aos menores níveis taxonômicos e as premissas desta teoria (*e.g.*, invariância do tamanho corporal e abundância com temperatura) são raramente encontrados na natureza (Cassemiro & Diniz-Filho 2010). Independentemente do mecanismo energético ou metabólico, o clima atual explica grande parte da variabilidade do gradiente de riqueza global de organismos terrestres e aquáticos (Hawkins *et al.* 2003).

Hipóteses históricas

A alta riqueza de espécies de peixes de riacho nos biomas tropicais pode ser resultado do clima atual, embora mudanças climáticas, que ocorreram ao longo de milhares de anos, também sejam responsáveis pelos padrões de diversidade que encontramos atualmente (Ricklefs 2004, Hugueny *et al.* 2010, Brown 2014). Variações de temperatura no Quaternário provavelmente tiveram um papel fundamental nas taxas de

diversificação das espécies terrestres Neotropicais (Rangel *et al.* 2018). Além disso, regiões com clima mais constante no tempo geológico podem ter tido menores taxas de extinção e/ou maiores taxas de especiação, acumulando mais e/ou perdendo menos espécies ao longo do tempo (Mittelbach *et al.* 2007). Com condições climáticas no geral mais estáveis, a Amazônia pode ter tido maior capacidade de acumular espécies ao longo do tempo do que, por exemplo, a Caatinga. Riachos da Caatinga têm menor riqueza (total e por sub-bacia) e maior similaridade na composição de espécies comparados aos dos três biomas mais diversos (*i.e.*, Amazônia, Cerrado e Mata Atlântica). Além da potencial lacuna de conhecimento (Figura 1a), este resultado também pode ser atribuído à alta variabilidade climática passada e a redução dos níveis de precipitação no Nordeste brasileiro durante o Quaternário (Rodrigues-Filho *et al.* 2018). Tanto na Amazônia, quanto na Mata Atlântica, um maior nível de endemismo está associado a locais sujeitos a menores mudanças climáticas passadas, sugerindo menor extinção em áreas climaticamente mais estáveis (Cheng *et al.* 2013, Carnaval *et al.* 2014, Harrison & Noss 2017, Rangel *et al.* 2018, Oberdorff *et al.* 2019). Com a mudança recente (em escala geológica) no clima da região, muitas espécies de peixes podem ter sido extintas localmente, reduzindo a riqueza total e por sub-bacia (Tedesco *et al.* 2005), simplificando a comunidade (Rodrigues-Filho *et al.* 2018) e aumentando a similaridade média na

composição de peixes de riacho.

Outros fatores históricos importantes na determinação da biodiversidade de peixes de água doce são a origem evolutiva das linhagens e a variação no nível do mar durante o Quaternário. A origem evolutiva das espécies dita a faixa de condições ecológicas e fisiológicas toleráveis que elas podem suportar e se manter ao longo do tempo. A hipótese da Conservação de Nicho Filogenético prediz que as espécies filogeneticamente relacionadas possuem nichos similares aos dos seus ancestrais e tendem a permanecer em seu nicho fundamental ao longo do tempo geológico (Wiens & Graham 2005, Hawkins *et al.* 2012). Logo, as linhagens tropicais de peixes tendem a se manter e acumular mais espécies (*i.e.*, maior especiação e/ou menor extinção) em regiões tropicais (*e.g.*, Amazônia) comparadas às regiões extratropicais (*e.g.*, Pampa). Por outro lado, bacias de drenagem que se conectaram no evento conhecido como Último Máximo Glacial (20.000 anos atrás) possuem ictiofaunas mais ricas, menores níveis de endemismo e mais similares quando comparadas às bacias não conectadas (Dias *et al.* 2014, Carvajal-Quintero *et al.* 2019). Entretanto, esse fator tem um peso menor nos padrões encontrados, pois riachos de 1ª a 3ª ordens são mais isolados em relação ao canal principal do rio e, portanto, menos sujeitos à colonização. Além disso, espécies de pequeno porte como grande parte da ictiofauna de riacho (Castro 1999, 2021) são possivelmente colonizadores pouco efetivos (Radinger & Wolter 2014).

Hipóteses sobre a forma e atributos dos corpos d'água

A relação da similaridade em função da distância geográfica revela padrões distintos e uma diminuição acentuada para quatro dos seis biomas analisados. Esta diminuição da similaridade pode ser devida a diferenças nas condições ambientais entre locais que não correspondem às condições ótimas para o estabelecimento das espécies (*i.e.*, filtro ambiental) e/ou à incapacidade das espécies de se dispersar por todas as sub-bacias (*i.e.*, limitação de dispersão). Os biomas brasileiros possuem variações marcantes nos habitat (*e.g.*, alta variabilidade na vegetação e tipos de água), são compostos por diferentes bacias de drenagem (*e.g.*, Mata Atlântica e Cerrado) e possuem diversas

barreiras (*i.e.*, corredeiras e cachoeiras) que dificultam a dispersão dos organismos aquáticos (Rahel 2007, Tonkin *et al.* 2018, Carvajal-Quintero *et al.* 2019). Quanto maior for o número de potenciais barreiras entre sub-bacias, menor será a conectividade entre populações e/ou comunidades, menor será a dispersão, maior será a diferenciação genética entre as populações (Thomaz *et al.* 2016, Roxo *et al.* 2017, Tedesco *et al.* 2017b) e o nível de endemismo (Dias *et al.* 2013). Consequentemente, a similaridade da ictiofauna de riacho tende a diminuir intensamente com o aumento da distância na maioria dos biomas, da mesma forma como predito na bacia do rio Mississippi na América do Norte (Muneepeerakul *et al.* 2008). Capturas de rios e mistura de fauna por conta de mudanças de curso fluvial nos sistemas de rios/riachos também são mecanismos prováveis na escala de tempo geológico (Aquino & Colli 2016, Albert *et al.* 2020) e podem contribuir para os altos valores de similaridade entre bacias contíguas ou muito próximas.

Tanto o Pantanal quanto a Amazônia possuem particularidades que podem explicar a suave diminuição de similaridade em função do espaço. O primeiro possui uma dinâmica de alagamento anual em grande parte do bioma que homogeneiza a fauna entre bacias de riachos diferentes (alta similaridade média entre bacias) (Thomaz *et al.* 2006). Além disso, comparações par-a-par de longa distância podem envolver principalmente sub-bacias de planície e estas são mais sujeitas ao efeito do alagamento, causando o aumento de similaridade com o aumento da distância. A Amazônia, por outro lado, possui uma ictiofauna muito diversa, pois os rios foram formados desconectados e sofreram grande reorganização nos últimos milhões de anos (Dagosta & Pinna 2017, Oberdorff *et al.* 2019). Como a formação da bacia tal qual conhecemos hoje é relativamente recente na escala geológica, as espécies podem não ter tido tempo de se dispersar pelo sistema (Oberdorff *et al.* 2019), de colonizar áreas mais distantes e gerar maiores valores de similaridade.

Embora a diversidade de espécies seja determinada por diferentes fatores locais, regionais, históricos e evolutivos, ela também pode ser explicada por propriedades físicas do habitat (*e.g.*, rede de drenagem dendrítica) e/ou simplesmente pelo acaso, independente de

qualquer outro fator. O Efeito do Domínio Médio (Colwell & Lees 2000) prediz que se as áreas de distribuição das espécies fossem aleatoriamente atribuídas ao longo de um domínio limitado e com restrições geométricas (*e.g.*, uma bacia de drenagem), cujo centro do domínio (*i.e.*, as células centrais ou o canal principal da bacia de drenagem) seria o local onde as espécies tenderiam a ter maior sobreposição de ocorrências e maior riqueza de espécies comparado aos seus limites (*i.e.*, células na borda ou riachos nas cabeceiras da bacia). Esse efeito gera um pico de riqueza no meio e baixos valores nas margens do domínio (Colwell & Lees 2000), o que ajudaria a explicar a baixa riqueza de espécies nos riachos de cabeceira. Outra proposta para explicar o padrão de diversidade é a Teoria Neutra da Biodiversidade (Hubbell 2001). Ela gerou muito debate na literatura pois pressupõe que não existem diferenças biológicas entre membros de uma comunidade (*i.e.*, organismos são neutros, demograficamente e funcionalmente iguais). Baseado em uma dinâmica puramente estocástica, os padrões de diversidade (*e.g.*, relação riqueza - área, distribuições de abundâncias e diminuição de similaridade ao longo do espaço) gerados são muito similares aos encontrados em quaisquer comunidades biológicas (Hubbell 2001). Baixa riqueza de espécies nos pequenos corpos d'água, alta substituição de espécies ao longo do espaço (ambos observados neste trabalho) e aumento de riqueza em direção ao canal central da bacia são alguns dos padrões observados em rios/riachos em larga escala segundo uma dinâmica puramente neutra (Muneepeerakul *et al.* 2008). Obviamente esses modelos possuem limitações e são simplificações da diversidade biológica existente, mas podem ser úteis no desenvolvimento de hipóteses nulas testáveis (Maurer & McGill 2004).

Finalmente, rios/riachos são sistemas dendríticos que se assemelham ao padrão de ramificação de uma árvore, por isso a dispersão dos organismos estritamente aquáticos é limitada aos ramos do sistema de drenagem (Grant *et al.* 2007, Tonkin *et al.* 2018) e os processos biológicos são influenciados pela estrutura do sistema estudado. Por exemplo, apesar de sistemas dendríticos serem mais sensíveis à fragmentação por causa da intensa restrição à movimentação (Fagan 2002), estruturas detríticas mais complexas aumentam

a estabilidade das populações rio abaixo (Yeakel *et al.* 2014), a persistência das populações (Mari *et al.* 2014) e até a variabilidade genética (Thomaz *et al.* 2016). Assim, a posição de um riacho na bacia de drenagem, a conectividade dendrítica das sub-bacias ou mesmo a estrutura da bacia de drenagem principal são fatores importantes, embora não considerados aqui, para explicar diversidade alfa e beta em riachos brasileiros (Dala-Corte *et al.* 2017, Lampert *et al.* 2018), pois zonas mais centrais terão maior colonização (Hitt & Angermeier 2008, Hitt & Roberts 2012), menor substituição e maior riqueza de espécies (Carrara *et al.* 2012). Processos estocásticos, de dispersão e conectividade têm sido cada vez mais estudados em ecologia aquática (Altermatt 2013, Heino *et al.* 2014, Rinaldo *et al.* 2014, Tedesco *et al.* 2017b, Tonkin *et al.* 2018, Vieira *et al.* 2018, Carvajal-Quintero *et al.* 2019, Oberdorff *et al.* 2019).

Lacunas e perspectivas

A diversidade gama de peixes de riacho é alta e espacialmente diversa entre os biomas brasileiros, por isso estratégias de conservação devem considerar essas peculiaridades para melhor manter essa diversidade em longo prazo. Nosso objetivo aqui foi apresentar a temática da Macroecologia, ilustrar abordagens, ferramentas e discutir padrões e processos determinantes da fauna de peixes de riacho em larga escala. Obviamente, muitos outros processos são plausíveis e devem ser considerados para determinar qual deles tem o maior peso na escala de análise considerada (Vieira *et al.* 2018). Separar os efeitos dos diferentes processos não é um passo trivial e deve envolver técnicas estatísticas mais sofisticadas, melhores delineamentos e até simulações (Rangel *et al.* 2018).

Uma das grandes lacunas nos estudos sobre a ictiofauna de riacho do Brasil é superar a dificuldade de construir uma base de dados com amostragem representativa e mais completa possível, tanto espaço-temporalmente quanto taxonomicamente. Ainda existem muitas lacunas de conhecimento (Dias *et al.* 2016) e sub-bacias pouco estudadas, principalmente nos biomas do Norte e Nordeste do país. O contínuo trabalho de pesquisa e inventários nessas regiões é fundamental para preencher lacunas de conhecimento ante a perda da biodiversidade.

Por outro lado, pesquisadores trabalhando em regiões mais amostradas conseguem aumentar cada vez mais a precisão das ocorrências e diminuir as lacunas de informações taxonômicas, ecológicas e evolutivas dos peixes. Finalmente, os padrões observados aqui são focados em métricas comumente utilizadas em Ecologia (*e.g.*, diversidade alfa, beta e gama), muito embora a biodiversidade de peixes englobe múltiplas facetas (*e.g.*, funcional e filogenética, Teresa *et al.* 2021, Soares & Nakamura 2021). Elas respondem diferentemente aos fatores ecológicos, históricos e evolutivos e, por isso, podem contribuir com informações relevantes sobre os processos determinantes da ictiofauna. Cabe a nós, cientistas, explorá-las e montar as peças desse grande quebra-cabeça utilizando ferramentas e abordagens, como as aqui apresentadas dentro do escopo da macroecologia, para preencher essas lacunas e contribuir para a conservação da fauna de rios/riachos ao longo do tempo.

AGRADECIMENTOS

Nós agradecemos ao Fabrício Teresa pela discussão durante a germinação deste projeto; à V. F. Batista-Silva, R. Ré, J. H. D. Ferreira e E. V. do Couto pelo apoio na construção do banco de dados de ocorrência das espécies; ao Cláudio Zawadzki (Loricariidae), Carlos Oliveira (*Astyanax*, *Deuterodon* e *Psalidodon*), Luiz Birindelli (*Leporinus*), Luiz Tencatt (Callichthyidae) e Renata Ota (*Hyphessobrycon*) que foram fundamentais para sanar dúvidas na identificação e na ocorrência de algumas espécies; ao Nupélia pelo apoio logístico. Somos gratos às agências de fomento que financiam nossos estudos (MSD: FAPDF 00193.00001819/2018-75; EFC: CAPES Código de Financiamento 001; FASC: Programa Nacional de Pós-Doutoramento PNPd/CAPES pela bolsa concedida; WJG: CNPq pela bolsa de Produtividade em Pesquisa processo número 305200/2018-6) e Fundação Araucária pelo auxílio financeiro para coletas de peixes em riachos paranaenses. Este artigo teve apoio do Instituto Nacional de Ciência e Tecnologia em Ecologia, Evolução e Conservação da Biodiversidade (MCTIC/CNPq: 465610/2014-5; www.eecbio.ufg.br/) e da Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de Goiás.

REFERÊNCIAS

- Albert, J. S., Tagliacollo, V. A., & Dagosta, F. 2020. Diversification of Neotropical Freshwater Fishes. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 51, In press. DOI: 10.1146/annurev-ecolsys-011620-031032
- Allen, A. P., Brown, J. H., & Gillooly, J. F. 2002. Global biodiversity, biochemical kinetics, and the energetic-equivalence rule. *Science*, 297(5586), 1545–1548. DOI: 10.1126/science.1072380
- Altermatt, F. 2013. Diversity in riverine metacommunities: a network perspective. *Aquatic Ecology*, 47(3), 365–377. DOI: 10.1007/s10452-013-9450-3
- Alves, C. B. M. A., Pompeu, P. S., Mazzoni, R., & Brito, M. F. G. 2021. Avanços em métodos de coleta de peixes e caracterização de habitat de riachos tropicais. *Oecologia Australis*, 25(2), 247–265. DOI: 10.4257/oeco.2021.2502.03
- Andrade, A. F. A. de, Velazco, S. J. E., & De Marco Júnior, P. 2020. ENMTML: An R package for a straightforward construction of complex ecological niche models. *Environmental Modelling & Software*, 125, 104615. DOI: 10.1016/j.envsoft.2019.104615
- Aquino, P. P. U., & Colli, G. R. 2016. 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
- Araújo, E. S., Marques, E. E., Freitas, I. S., Neuberger, A. L., Fernandes, R., & Pelicice, F. M. 2013. Changes in distance decay relationships after river regulation: similarity among fish assemblages in a large Amazonian river. *Ecology of Freshwater Fish*, 22(4), 543–552. DOI: <https://doi.org/10.1111/eff.12054>
- Bailly, D., Cassemiro, F. A. S., Agostinho, C. S., Marques, E. E., & Agostinho, A. A. 2014. The metabolic theory of ecology convincingly explains the latitudinal diversity gradient of Neotropical freshwater fish. *Ecology*, 95(2), 553–562. DOI: 10.1890/13-0483.1
- Bailly, D., Cassemiro, F. A. S., Winemiller, K. O., Diniz-Filho, J. A. F., & Agostinho, A. A. 2016. Diversity gradients of Neotropical freshwater fish: evidence of multiple underlying factors in human-modified systems. *Journal of*

- Biogeography, 43(8), 1679–1689. DOI: 10.1111/jbi.12749
- Barbosa, F. G., Schneck, F., & Melo, A. S. 2012. Use of ecological niche models to predict the distribution of invasive species: a scientometric analysis. *Brazilian Journal of Biology = Revista Brasileira De Biologia*, 72(4), 821–829. DOI: 10.1590/s1519-69842012000500007
- Baselga, A. 2012. The relationship between species replacement, dissimilarity derived from nestedness, and nestedness. *Global Ecology and Biogeography*, 21(12), 1223–1232. DOI: 10.1111/j.1466-8238.2011.00756.x
- Beck, J., Ballesteros-Mejia, L., Buchmann, C. M., Dengler, J., Fritz, S. A., Gruber, B., Hof, C., Jansen, F., Knapp, S., Kreft, H., Schneider, A.-K., Winter, M., & Dormann, C. F. 2012. What's on the horizon for macroecology? *Ecography*, 35(8). DOI: 10.1111/j.1600-0587.2012.07364.x
- Benone, N. & Montag, L. 2021. Métodos quantitativos para mensurar a diversidade taxonômica em peixes de riachos. *Oecologia Australis*, 25(2), 399–415. DOI: 10.4257/oeco.2021.2502.11
- Borges, P. P., Dias, M. S., Carvalho, F. R., Casatti, L., Pompeu, P. S., Cetra, M., Tejerina-Garro, F. L., Suárez, Y. R., Nabout, J. C., & Teresa, F. B. 2020. Stream fish metacommunity organisation across a Neotropical ecoregion: The role of environment, anthropogenic impact and dispersal-based processes. *PLOS ONE*, 15(5), e0233733. DOI: 10.1371/journal.pone.0233733
- Brown, J. H. 1995. *Macroecology*. 1st ed. University of Chicago Press.
- Brown, J. H. 2014. Why are there so many species in the tropics? *Journal of Biogeography*, 41(1), 8–22. DOI: 10.1111/jbi.12228
- Brown, J. H., Gillooly, J. F., Allen, A. P., Savage, V. M., & West, G. B. 2004. Toward a metabolic theory of ecology. *Ecology*, 85(7), 1771–1789. DOI: 10.1890/03-9000
- Brown, J. H., & Maurer, B. A. 1987. Evolution of species assemblages: effects of energetic constraints and species dynamics on the diversification of the North American avifauna. *The American Naturalist*, 130(1), 1–17.
- Brum, F. T., Graham, C. H., Costa, G. C., Hedges, S. B., Penone, C., Radeloff, V. C., Rondinini, C., Loyola, R., & Davidson, A. D. 2017. Global priorities for conservation across multiple dimensions of mammalian diversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 114(29), 7641–7646. DOI: 10.1073/pnas.1706461114
- Buckup, P. A., Menezes, N. A., & Ghazzi, M. S. 2007. *Catálogo das espécies de peixes de água doce do Brasil*. Rio de Janeiro: Museu Nacional.
- Carnaval, A. C., Waltari, E., Rodrigues, M. T., Rosauer, D., VanDerWal, J., Damasceno, R., Prates, I., Strangas, M., Spanos, Z., Rivera, D., Pie, M. R., Firkowski, C. R., Bornschein, M. R., Ribeiro, L. F., & Moritz, C. 2014. Prediction of phylogeographic endemism in an environmentally complex biome. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 281(1792), 20141461. DOI: 10.1098/rspb.2014.1461
- Carrara, F., Altermatt, F., Rodriguez-Iturbe, I., & Rinaldo, A. 2012. Dendritic connectivity controls biodiversity patterns in experimental metacommunities. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 109(15), 5761–5766. DOI: 10.1073/pnas.1119651109
- Carvajal-Quintero, J. D., Januchowski-Hartley, S. R., Maldonado-Ocampo, J. A., Jézéquel, C., Delgado, J., & Tedesco, P. A. 2017. Damming Fragments Species' Ranges and Heightens Extinction Risk. *Conservation Letters*, 10(6), 708–716. DOI: <https://doi.org/10.1111/conl.12336>
- Carvajal-Quintero, J.D., Villalobos, F., Oberdorff, T., Grenouillet, G., Brosse, S., Hugueny, B., Jézéquel, C., & Tedesco, P. A. 2019. Drainage network position and historical connectivity explain global patterns in freshwater fishes' range size. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 201902484. DOI: 10.1073/pnas.1902484116
- Casemiro, F. A. S., Bailly, D., da Graça, W. J., & Agostinho, A. A. 2018. The invasive potential of tilapias (Osteichthyes, Cichlidae) in the Americas. *Hydrobiologia*, 817(1), 133–154. DOI: 10.1007/s10750-017-3471-1
- Casemiro, F. A. S., & Diniz-Filho, J. A. F. 2010. Deviations from predictions of the metabolic theory of ecology can be explained by violations of assumptions. *Ecology*, 91(12), 3729–3738. DOI: 10.1890/09-1434.1
- Castro, R.M.C. 1999. Evolução da ictiofauna de riachos sul-americanos: padrões gerais e possíveis processos causais. In: Caramaschi,

- E.P., Mazzoni, R. & P. Peres-Neto: Ecologia de Peixe de Riacho. Série Oecologia Brasiliensis, vol. VI. PPGE-UFRJ p.139–155.
- Castro, R. M. C. 2021. Evolução da ictiofauna de riachos sul-americanos (Castro, 1999) revisitada após mais de duas décadas: padrões gerais e possíveis processos causais. *Oecologia Australis*, 25(2), 232–246. DOI: 10.4257/oeco.2021.2502.02
- Cheng, H., Sinha, A., Cruz, F. W., Wang, X., Edwards, R. L., d’Horta, F. M., Ribas, C. C., Vuille, M., Stott, L. D., & Auler, A. S. 2013. Climate change patterns in Amazonia and biodiversity. *Nature Communications*, 4, ncomms2415. DOI: 10.1038/ncomms2415
- Colwell, R. K., & Lees, D. C. 2000. The mid-domain effect: geometric constraints on the geography of species richness. *Trends in Ecology & Evolution*, 15(2), 70–76. DOI: 10.1016/S0169-5347(99)01767-X
- Culina, A., Crowther, T. W., Ramakers, J. J. C., Gienapp, P., & Visser, M. E. 2018. How to do meta-analysis of open datasets. *Nature Ecology & Evolution*, 2(7), 1053–1056. DOI: 10.1038/s41559-018-0579-2
- Currie, D. J. 1991. Energy and large-scale patterns of animal- and plant-species richness. *The American Naturalist*, 137(1), 27–49.
- Dagosta, F. C. P., & Pinna, M. de. 2017. Biogeography of Amazonian fishes: deconstructing river basins as biogeographic units. *Neotropical Ichthyology*, 15(3), e170034. DOI: 10.1590/1982-0224-20170034
- Dala-Corte, R. B., Becker, F. G., & Melo, A. S. 2017. The importance of metacommunity processes for long-term turnover of riffle-dwelling fish assemblages depends on spatial position within a dendritic network. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 74(1), 101–115. DOI: 10.1139/cjfas-2016-0049
- Dala-Corte, R. B., Melo, A. S., Siqueira, T., Bini, L. M., Martins, R. T., Cunico, A. M., Pes, A. M., Magalhães, A. L. B., Godoy, B. S., Leal, C. G., Monteiro-Júnior, C. S., Stenert, C., Castro, D. M. P., Macedo, D. R., Lima-Junior, D. P., Gubiani, É. A., Massariol, F. C., Teresa, F. B., Becker, F. G., Souza, F. N., Valente-Neto, F., Souza, F. L., Salles, F. F., Brejão, G. L., Brito, J. G., Vitule, J. R. S., Simião-Ferreira, J., Dias-Silva, K., Albuquerque, L., Juen, L., Maltchik, L., Casatti, L., Montag, L., Rodrigues, M. E., Callisto, M., Nogueira, M. A. M., Santos, M. R., Hamada, N., Pamplin, P. A. Z., Pompeu, P. S., Leitão, R. P., Ruaro, R., Mariano, R., Couceiro, S. R. M., Abilhoa, V., Oliveira, V. C., Shimano, Y., Moretto, Y., Suárez, Y. R., & Roque, F. de O. 2020. Thresholds of freshwater biodiversity in response to riparian vegetation loss in the Neotropical region. *Journal of Applied Ecology*, 57(7), 1391–1402. DOI: <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13657>
- Dias, M. S., Cornu, J.-F., Oberdorff, T., Lasso, C. A., & Tedesco, P. A. 2013. Natural fragmentation in river networks as a driver of speciation for freshwater fishes. *Ecography*, 36(6), 683–689. DOI: 10.1111/j.1600-0587.2012.07724.x
- Dias, M. S., Oberdorff, T., Hugueny, B., Leprieur, F., Jézéquel, C., Cornu, J.-F., Brosse, S., Grenouillet, G., & Tedesco, P. A. 2014. Global imprint of historical connectivity on freshwater fish biodiversity. *Ecology Letters*, 17(9), 1130–1140. DOI: 10.1111/ele.12319
- Dias, M. S., Zuanon, J., Couto, T. B. A., Carvalho, M., Carvalho, L. N., Espírito-Santo, H. M. V., Frederico, R., Leitão, R. P., Mortati, A. F., Pires, T. H. S., Torrente-Vilara, G., Vale, J. do, Anjos, M. B. dos, Mendonça, F. P., & Tedesco, P. A. 2016. Trends in studies of Brazilian stream fish assemblages. *Natureza & Conservação*, 14(2), 106–111. DOI: 10.1016/j.ncon.2016.06.003
- Fagan, W. F. 2002. Connectivity, fragmentation, and extinction risk in dendritic metapopulations. *Ecology*, 83(12), 3243–3249. DOI: <https://doi.org/bzzkfw>
- Fishnet2. 2021. Fishnet2 portal. Disponível em: <http://www.fishnet2.org> (05/2021).
- Freitas, T. M. S., Montag, L. F. A., Jr, P. D. M., & Hortal, J. 2020. How reliable are species identifications in biodiversity big data? Evaluating the records of a neotropical fish family in online repositories. *Systematics and Biodiversity*, 18(2), 181–191. DOI: 10.1080/14772000.2020.1730473
- Fricke, R., Eschmeyer, W. N., & van der Laan, R. 2021. Eschmeyer’s catalog of fishes: genera, species, references. (Retrieved on from <http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp>).
- Froese, R., & Pauly, D. 2021. FishBase. (Retrieved on from <http://www.fishbase.org>).
- Gaston, K. J., & Blackburn, T. M. 2000. Pattern and

- process in macroecology. Blackwell Science Ltd.
- Gause, G. F. 1932. Experimental Studies on the Struggle for Existence. *Journal of Experimental Biology*, 9, 389–402.
- GBIF. 2021. Global Biodiversity Information Facility. Disponível em: <https://www.gbif.org> (05/2021).
- 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. DOI: 10.1046/j.1461-0248.2001.00230.x
- Grant, E. H. C., Lowe, W. H., & Fagan, W. F. 2007. Living in the branches: population dynamics and ecological processes in dendritic networks. *Ecology Letters*, 10(2), 165–175. DOI: 10.1111/j.1461-0248.2006.01007.x
- Gubiani, É. A., Ruaro, R., Ribeiro, V. R., Eichelberger, A. C. A., Bogoni, R. F., Lira, A. D., Cavalli, D., Piana, P. A., & da Graça, W. J. 2018. Non-native fish species in Neotropical freshwaters: how did they arrive, and where did they come from? *Hydrobiologia*, 817(1), 57–69. DOI: 10.1007/s10750-018-3617-9
- Hardin, G. 1960. The Competitive Exclusion Principle. *Science*, 131(3409), 1292–1297. DOI: 10.1126/science.131.3409.1292
- Harrison, S., & Cornell, H. 2008. Toward a better understanding of the regional causes of local community richness. *Ecology Letters*, 11(9), 969–979. DOI: 10.1111/j.1461-0248.2008.01210.x
- Harrison, S., & Noss, R. 2017. Endemism hotspots are linked to stable climatic refugia. *Annals of Botany*, 119(2), 207–214. DOI: 10.1093/aob/mcw248
- Hawkins, B. A., Field, R., Cornell, H. V., Currie, D. J., Guégan, J.-F., Kaufman, D. M., Kerr, J. T., Mittelbach, G. G., Oberdorff, T., O'Brien, E. M., Porter, E. E., & Turner, J. R. G. 2003. Energy, water, and broad-scale geographic patterns of species richness. *Ecology*, 84(12), 3105–3117. DOI: 10.1890/03-8006
- Hawkins, B. A., McCain, C. M., Davies, T. J., Buckley, L. B., Anacker, B. L., Cornell, H. V., Damschen, E. I., Grytnes, J.-A., Harrison, S., Holt, R. D., Kraft, N. J. B., & Stephens, P. R. 2012. Different evolutionary histories underlie congruent species richness gradients of birds and mammals. *Journal of Biogeography*, 39(5), 825–841. DOI: 10.1111/j.1365-2699.2011.02655.x
- Heino, J., Melo, A. S., Siqueira, T., Soininen, J., Valanko, S., & Bini, L. M. 2014. Metacommunity organisation, spatial extent and dispersal in aquatic systems: patterns, processes and prospects. *Freshwater Biology*, 60(5), 845–869. DOI: 10.1111/fwb.12533
- Hitt, N. P., & Angermeier, P. L. 2008. Evidence for fish dispersal from spatial analysis of stream network topology. *Journal of the North American Benthological Society*, 27(2), 304–320. DOI: 10.1899/07-096.1
- Hitt, N. P., & Roberts, J. H. 2012. Hierarchical spatial structure of stream fish colonization and extinction. *Oikos*, 121(1), 127–137. DOI: 10.1111/j.1600-0706.2011.19482.x
- Hubbell, S. 2001. *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*. Princeton Univ Pr.
- Hugueny, B., Oberdorff, T., & Tedesco, P. A. 2010. Community ecology of river fishes: a large-scale perspective. In: *Community ecology of stream fishes: concepts, approaches, and techniques*. pp. 29–62. Bethesda, Maryland, USA: (ed. Gido, K.B. & Jackson D.A.). American Fisheries Society.
- Hutchinson, G. E. 1957. Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, 22, 415–427.
- ICMBio. 2021. Portal da biodiversidade. Disponível em: <https://portaldabiodiversidade.icmbio.gov.br> (05/2021).
- Jackson, D. A., Peres-Neto, P. R., & Olden, J. D. 2001. What controls who is where in freshwater fish communities: the roles of biotic, abiotic, and spatial factors. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 58(1), 157–170.
- Jézéquel, C., Tedesco, P. A., Bigorne, R., Maldonado-Ocampo, J. A., Ortega, H., Hidalgo, M., Martens, K., Torrente-Vilara, G., Zuanon, J., Acosta, A., Agudelo, E., Barrera Maure, S., Bastos, D. A., Bogotá Gregory, J., Cabeceira, F. G., Canto, A. L. C., Carvajal-Vallejos, F. M., Carvalho, L. N., Cella-Ribeiro, A., Covain, R., Donascimento, C., Dória, C. R. C., Duarte, C., Ferreira, E. J. G., Galuch, A. V., Giarrizzo, T., Leitão, R. P., Lundberg, J. G., Maldonado, M., Mojica, J. I., Montag, L. F. A., Ohara, W. M., Pires, T. H. S., Pouilly, M., Prada-Pedrerros, S., de Queiroz, L. J., Rapp Py-Daniel, L., Ribeiro, F.

- R. V., Ríos Herrera, R., Sarmiento, J., Sousa, L. M., Stegmann, L. F., Valdiviezo-Rivera, J., Villa, F., Yunoki, T., & Oberdorff, T. 2020. A database of freshwater fish species of the Amazon Basin. *Scientific Data*, 7(1). DOI: 10.1038/s41597-020-0436-4
- Kent, M. 2005. Biogeography and macroecology. *Progress in Physical Geography: Earth and Environment*, 29(2), 256–264. DOI: 10.1191/0309133305pp447pr
- Lampert, V. R., Dala-Corte, R. B., Schultz Artioli, L. G., & Bernhardt Fialho, C. 2018. Do riffle and pool fish assemblages respond differently to longitudinal position along a subtropical stream network? *Fundamental and Applied Limnology*, 192(2), 115–128. DOI: 10.1127/fal/2018/1186
- 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
- Legendre, P., & Legendre, L. 2012. *Numerical Ecology*. 3rd ed. Amsterdam: Elsevier.
- Lehner, B., & Grill, G. 2013. Global river hydrography and network routing: baseline data and new approaches to study the world's large river systems. *Hydrological Processes*, 27(15), 2171–2186. DOI: 10.1002/hyp.9740
- Leibold, M. A., & Chase, J. M. 2018. *Metacommunity ecology*. Vol. 59 2ed ed. Princeton University Press: p. 504.
- Leroy, B., Dias, M. S., Giraud, E., Hugueny, B., Jézéquel, C., Leprieur, F., Oberdorff, T., & Tedesco, P. A. 2019. Global biogeographical regions of freshwater fish species. *Journal of Biogeography*, 46(11), 2407–2419. DOI: 10.1111/jbi.13674
- Levin, S. A. 1992. The Problem of pattern and scale in ecology: the Robert H. MacArthur Award Lecture. *Ecology*, 73(6), 1943. DOI: 10.2307/1941447
- MacArthur, R. H., & Levins, R. 1967. The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. *The American Naturalist*, 101(921), 377–385. DOI: 10.1086/282505
- Magurran, A. E., Dornelas, M., Moyes, F., Gotelli, N. J., & McGill, B. 2015. Rapid biotic homogenization of marine fish assemblages. *Nature Communications*, 6, 8405. DOI: 10.1038/ncomms9405
- Magurran, A. E., Dornelas, M., Moyes, F., & Henderson, P. A. 2019. Temporal β diversity—A macroecological perspective. *Global Ecology and Biogeography*, 28(12), 1949–1960. DOI: 10.1111/geb.13026
- Mantovano, T., Diniz, L. P., de Oliveira da Conceição, E., Rosa, J., Bonecker, C. C., Bailly, D., Ferreira, J. H. D., Rangel, T. F., & Lansac-Tôha, F. A. 2021. Ecological niche models predict the potential distribution of the exotic rotifer *Kellicottia bostoniensis* (Rousselet, 1908) across the globe. *Hydrobiologia*, 848(2), 299–309. DOI: 10.1007/s10750-020-04435-3
- Mari, L., Casagrandi, R., Bertuzzo, E., Rinaldo, A., & Gatto, M. 2014. Metapopulation persistence and species spread in river networks. *Ecology Letters*, 17(4), 426–434. DOI: 10.1111/ele.12242
- Maurer, B. A. 1999. *Untangling ecological complexity: the macroscopic perspective*. University of Chicago Press.
- Maurer, B. A., & McGill, B. J. 2004. Neutral and non-neutral macroecology. *Basic and Applied Ecology*, 5(5), 413–422. DOI: 10.1016/j.baae.2004.08.006
- McGill, B. J. 2019. The what, how and why of doing macroecology. *Global Ecology and Biogeography*, 28(1), 6–17. DOI: 10.1111/geb.12855
- Mittelbach, G. G., Schemske, D. W., Cornell, H. V., Allen, A. P., Brown, J. M., Bush, M. B., Harrison, S. P., Hurlbert, A. H., Knowlton, N., Lessios, H. A., McCain, C. M., McCune, A. R., McDade, L. A., McPeck, M. A., Near, T. J., Price, T. D., Ricklefs, R. E., Roy, K., Sax, D. F., Schluter, D., Sobel, J. M., & Turelli, M. 2007. Evolution and the latitudinal diversity gradient: speciation, extinction and biogeography. *Ecology Letters*, 10(4), 315–331. DOI: 10.1111/j.1461-0248.2007.01020.x
- Muneepeerakul, R., Bertuzzo, E., Lynch, H. J., Fagan, W. F., Rinaldo, A., & Rodriguez-Iturbe, I. 2008. Neutral metacommunity models predict fish diversity patterns in Mississippi–Missouri basin. *Nature*, 453(7192), 220–222. DOI: 10.1038/nature06813
- Nekola, J. C., & White, P. S. 1999. The distance decay of similarity in biogeography and ecology. *Journal of Biogeography*, 26(4), 867–878.

- Newbold, T., Hudson, L. N., Hill, S. L. L., Contu, S., Lysenko, I., Senior, R. A., Börger, L., Bennett, D. J., Choimes, A., Collen, B., Day, J., De Palma, A., Díaz, S., Echeverria-Londoño, S., Edgar, M. J., Feldman, A., Garon, M., Harrison, M. L. K., Alhusseini, T., Ingram, D. J., Itescu, Y., Kattge, J., Kemp, V., Kirkpatrick, L., Kleyer, M., Correia, D. L. P., Martin, C. D., Meiri, S., Novosolov, M., Pan, Y., Phillips, H. R. P., Purves, D. W., Robinson, A., Simpson, J., Tuck, S. L., Weiher, E., White, H. J., Ewers, R. M., Mace, G. M., Scharlemann, J. P. W., & Purvis, A. 2015. Global effects of land use on local terrestrial biodiversity. *Nature*, 520(7545), 45–50. DOI: 10.1038/nature14324
- Oberdorff, T., Dias, M. S., Jézéquel, C., Albert, J. S., Arantes, C. C., Bigorne, R., Carvajal-Valleros, F. M., Wever, A. D., Frederico, R. G., Hidalgo, M., Hugueny, B., Leprieur, F., Maldonado, M., Maldonado-Ocampo, J., Martens, K., Ortega, H., Sarmiento, J., Tedesco, P. A., Torrente-Vilara, G., Winemiller, K. O., & Zuanon, J. 2019. Unexpected fish diversity gradients in the Amazon basin. *Science Advances*, 5(9), eaav8681. DOI: 10.1126/sciadv.aav8681
- Oberdorff, Thierry, Tedesco, P. A., Hugueny, B., Leprieur, F., Beauchard, O., Brosse, S., & Dürr, H. H. 2011. Global and regional patterns in riverine fish species richness: a review. *International Journal of Ecology*, 2011, 967631. DOI: 10.1155/2011/967631
- Oliveira, A. G. de, Bailly, D., Cassemiro, F. A. S., Couto, E. V. do, Bond, N., Gilligan, D., Rangel, T. F., Agostinho, A. A., & Kennard, M. J. 2019. Coupling environment and physiology to predict effects of climate change on the taxonomic and functional diversity of fish assemblages in the Murray-Darling Basin, Australia. *PLOS ONE*, 14(11), e0225128. DOI: 10.1371/journal.pone.0225128
- Paine, R. T. 1966. Food Web Complexity and Species Diversity. *The American Naturalist*, 100(910), 65–75.
- Radinger, J., & Wolter, C. 2014. Patterns and predictors of fish dispersal in rivers. *Fish and Fisheries*, 15(3), 456–473. DOI: 10.1111/faf.12028
- Rahel, F. J. 2007. Biogeographic barriers, connectivity and homogenization of freshwater faunas: it's a small world after all. *Freshwater Biology*, 52(4), 696–710. DOI: 10.1111/j.1365-2427.2006.01708.x
- Rangel, T. F., Edwards, N. R., Holden, P. B., Diniz-Filho, J. A. F., Gosling, W. D., Coelho, M. T. P., Cassemiro, F. A. S., Rahbek, C., & Colwell, R. K. 2018. Modeling the ecology and evolution of biodiversity: biogeographical cradles, museums, and graves. *Science*, 361(6399), eaar5452. DOI: 10.1126/science.aar5452
- Reis, R. E., Albert, J. S., Di Dario, F., Mincarone, M. M., Petry, P., & Rocha, L. A. 2016. Fish biodiversity and conservation in South America. *Journal of Fish Biology*, 89(1), 12–47. DOI: 10.1111/jfb.13016
- Reis, R. E., Kullander, S. O., & Ferraris, C. J. 2003. Check-list of Freshwater Fishes of South and Central America. EDIPUCS.
- Ricklefs, R. E. 1987. Community diversity: relative roles of local and regional processes. *Science*, 235(4785), 167–171. DOI: 10.1126/science.235.4785.167
- Ricklefs, R. E. 2004. A comprehensive framework for global patterns in biodiversity. *Ecology Letters*, 7(1), 1–15. DOI: 10.1046/j.1461-0248.2003.00554.x
- Rinaldo, A., Rigon, R., Banavar, J. R., Maritan, A., & Rodriguez-Iturbe, I. 2014. Evolution and selection of river networks: Statics, dynamics, and complexity. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 201322700. DOI: 10.1073/pnas.1322700111
- Rodrigues-Filho, C. A. S., Leitão, R. P., Zuanon, J., Sánchez-Botero, J. I., & Baccaro, F. B. 2018. Historical stability promoted higher functional specialization and originality in Neotropical stream fish assemblages. *Journal of Biogeography*, 45(6), 1345–1354. DOI: 10.1111/jbi.13205
- Roxo, F. F., Lujan, N. K., Tagliacollo, V. A., Waltz, B. T., Silva, G. S. C., Oliveira, C., & Albert, J. S. 2017. Shift from slow- to fast-water habitats accelerates lineage and phenotype evolution in a clade of Neotropical suckermouth catfishes (Loricariidae: Hypoptopomatinae). *PLOS ONE*, 12(6), e0178240. DOI: 10.1371/journal.pone.0178240
- Ruaro, R., Conceição, E. O., Silva, J. C., Cafofo, E. G., Angulo-Valencia, M. A., Mantovano, T., Pineda, A., Paula, A. C. M. de, Zanco, B. F., Capparros, E. M., Moresco, G. A., Oliveira, I. J. de, Antiqueira, J. L., Ernandes-Silva, J., Silva, J. V. F. da, Adelino, J. R. P., Santos, J. A. dos, Ganassin, M. J. M., Iquematsu, M. S., Landgraf, G. O., Lemes, P.,

- Casemiro, F. A. S., Batista-Silva, V. F., Diniz-Filho, J. A. F., Rangel, T. F., Agostinho, A. A., & Bailly, D. 2019. Climate change will decrease the range of a keystone fish species in La Plata River Basin, South America. *Hydrobiologia*, 836(1), 1–19. DOI: 10.1007/s10750-019-3904-0
- Soares, B. E., & Nakamura, G. 2021. Ecologia filogenética de comunidades de peixes de riachos Neotropicais. *Oecologia Australis*, 25(2), 434–449. DOI: 10.4257/oeco.2021.2502.13
- speciesLink. 2021. speciesLink portal. Disponível em: <http://www.splink.cria.org.br> (05/2021).
- Tedesco, P. A., Beauchard, O., Bigorne, R., Blanchet, S., Buisson, L., Conti, L., Cornu, J.-F., Dias, M. S., Grenouillet, G., Hugueny, B., Jézéquel, C., Leprieur, F., Brosse, S., & Oberdorff, T. 2017a. A global database on freshwater fish species occurrence in drainage basins. Version 1. *Scientific Data*, 4(1), 1–6. DOI: 10.1038/sdata.2017.141
- Tedesco, P. A., Oberdorff, T., Cornu, J.-F., Beauchard, O., Brosse, S., Dürr, H. H., Grenouillet, G., Leprieur, F., Tisseuil, C., Zaiss, R., & Hugueny, B. 2013. A scenario for impacts of water availability loss due to climate change on riverine fish extinction rates. *Journal of Applied Ecology*, 50, 1105–1115. DOI: 10.1111/1365-2664.12125
- Tedesco, P. A., Oberdorff, T., Lasso, C. A., Zapata, M., & Hugueny, B. 2005. Evidence of history in explaining diversity patterns in tropical riverine fish. *Journal of Biogeography*, 32(11), 1899–1907. DOI: 10.1111/j.1365-2699.2005.01345.x
- Tedesco, P. A., Paradis, E., Lévêque, C., & Hugueny, B. 2017b. Explaining global-scale diversification patterns in actinopterygian fishes. *Journal of Biogeography*, 44(4), 773–783. DOI: 10.1111/jbi.12905
- Teresa, F. B., Rodrigues-Filho, C. A. S., & Leitão, R. P. 2021. Diversidade funcional de comunidades de peixes de riacho. *Oecologia Australis*, 25(2), 416–433. DOI: 10.4257/oeco.2021.2502.12
- Thomaz, A. T., Christie, M. R., & Knowles, L. L. 2016. The architecture of river networks can drive the evolutionary dynamics of aquatic populations. *Evolution*, 70(3), 731–739. DOI: 10.1111/evo.12883
- Thomaz, S. M., Bini, L. M., & Bozelli, R. L. 2006. Floods increase similarity among aquatic habitats in river-floodplain systems. *Hydrobiologia*, 579(1), 1–13. DOI: 10.1007/s10750-006-0285-y
- Thorpe, J. H. 2014. Metamorphosis in river ecology: from reaches to macrosystems. *Freshwater Biology*, 59(1), 200–210. DOI: 10.1111/fwb.12237
- Tonkin, J. D., Altermatt, F., Finn, D. S., Heino, J., Olden, J. D., Pauls, S. U., & Lytle, D. A. 2018. The role of dispersal in river network metacommunities: Patterns, processes, and pathways. *Freshwater Biology*, 63(1), 141–163. DOI: 10.1111/fwb.13037
- 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. de A., Zuanon, J., Aquino, P. D. P. U. de, Cetra, M., Tejerina-Garro, F. L., Duboc, L. F., Corrêa, R. C., Pérez-Mayorga, M. A., Brejão, G. L., Mateussi, N. T. B., Castro, M. A. de, Leitão, R. P., Mendonça, F. P. de, Silva, L. R. P. da, 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
- Wiens, J. J., & Graham, C. H. 2005. Niche Conservatism: Integrating Evolution, Ecology, and Conservation Biology. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 36(1), 519–539. DOI: 10.1146/annurev.ecolsys.36.102803.095431
- Willig, M. R., Kaufman, D. M., & Stevens, R. D. 2003. Latitudinal gradients of biodiversity: pattern, process, scale, and synthesis. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 34(1), 273–309. DOI: 10.1146/annurev.ecolsys.34.012103.144032
- Wright, D. H. 1983. Species-energy theory: an extension of species-area theory. *Oikos*, 41(3), 496–506. DOI: 10.2307/3544109
- Yeakel, J. D., Moore, J. W., Guimarães, P. R., & Aguiar, M. a M. de. 2014. Synchronisation and stability in river metapopulation networks. *Ecology Letters*, 17(3), 273–283. DOI: 10.1111/ele.12228

Submitted: 09 August 2020

Accepted: 06 May 2021

Associate Editor: Rafael Leitão

APÊNDICE

Glossário de termos utilizados no artigo

Diversidade alfa ou Riqueza de espécies	Número total de espécies encontrado em um sítio na escala local (<i>i.e.</i> , dentro de um habitat ou em uma parcela).
Diversidade beta	Uma medida da diferença na composição de espécies, ou substituição de espécies (<i>i.e.</i> , <i>turnover</i>), entre dois ou mais habitat ou sítios dentro de uma região.
Diversidade gama	Uma medida do número total de espécies em uma região, sendo esta definida por uma grande área geográfica composta por muitos habitat e comunidades.
Escala local ou microescala	Pequena extensão espacial (< 1 m até poucos quilômetros quadrados), melhor definida pelo tamanho do organismo em estudo. Nesta escala há grande probabilidade de ocorrerem interações entre as diferentes espécies ocorrendo no mesmo local
Escala regional	Grande extensão espacial (milhares de quilômetros quadrados), representando por exemplo, um país, bioma ou bacia hidrográfica. Frequentemente é definida como a escala em que processos de especiação e extinção afetam a biodiversidade e a partir da qual espécies presentes no pool regional podem colonizar uma comunidade local.
Espécie nativa	Espécie que ocorre naturalmente em um determinado habitat ou região.
Espécie não-nativa ou exótica	Espécie introduzida por ações humanas em determinado habitat ou região em que não ocorre naturalmente.
Espécie endêmica	Espécie que ocorre apenas em uma dada área, a qual pode corresponder, por exemplo, um bioma, uma bacia hidrográfica, uma sub bacia, um tributário ou riacho.
