



Universidade de Brasília
Instituto de Ciências Biológicas
Programa de Pós-Graduação em Ecologia

Laís Salgueiro Ribeiro

Influência de fatores ecológicos e históricos nos padrões de diversidade de peixes de água doce

Orientador: Professor Dr. Murilo Sversut Dias

Brasília, DF
2021



Universidade de Brasília
Instituto de Ciências Biológicas
Programa de Pós-Graduação em Ecologia

Laís Salgueiro Ribeiro

Influência de fatores ecológicos e históricos nos padrões de diversidade de peixes de água doce

Orientador: Professor Dr. Murilo Sversut Dias

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia do Instituto de Biologia da Universidade de Brasília (UnB) como requisito parcial para obtenção do título de Mestre em Ecologia

Brasília, DF
2021

AGRADECIMENTOS

Este trabalho foi suado e dolorido, aflorou em mim inúmeras inseguranças e medos. Mas foi realizado com muita perseverança e muita vontade de vencer. É com muita gratidão que finalizo esse ciclo e agradeço ao universo pela chance de adquirir tanto conhecimento e pela chance de conhecer e conviver com pessoas incríveis ao longo da construção deste trabalho. Gostaria de agradecer a todos que, de alguma forma, fizeram parte desse processo.

Agradeço à Universidade de Brasília e ao Instituto de Biologia por me proporcionarem o acesso ao conhecimento e ao CNPq pela ajuda financeira.

Agradeço enormemente ao meu amigo e orientador, Murilo, por me receber de braços abertos e topor embarcar comigo nessa jornada. Muito obrigada por toda paciência, dedicação e conselhos. Além de ser um ser humano incrível, você é um profissional inspirador!

Aos colegas do laboratório de Limnologia (UnB) à minha turma de Mestrado pela parceria ao longo dessa jornada.

Às grandes amizades que pude fazer ao longo desse ciclo. Muito obrigada aos meus amigos Aline, Flávio, Regina e Elisa por terem feito essa jornada valer muito mais a pena; ser muito mais leve; demos boas risadas juntos. Obrigada também por serem parceiros em todas os momentos: nas alegrias, mas também nas dificuldades.

Agradeço aos meus pais, Márcia e Junior, por me mostrarem que o estudo e o conhecimento são as coisas mais importantes que se pode ter. Obrigada por sempre abrirem caminhos, segurarem minha mão e por toda confiança depositada em mim. Obrigada pela paciência, pelos conselhos, pelas risadas e pela dedicação. Sem vocês, nada disso seria possível.

Ao meu amado irmão, Pedro, meu exemplo de profissional e de ser humano, e à minha amada cunhada, Luana, pelas conversas, pelos conselhos e pelo cuidado. À minha Tia, Cida, pelos momentos de conforto e toda atenção e paciência com a minha ausência. À minha avó, Delaide, por todos os momentos leves e comidinhas deliciosas, obrigada por saber quando me mimar e quando puxar minha orelha!

Além dessas pessoas especiais, o mestrado me presenteou com a pessoa que esteve ao meu lado nas situações mais difíceis. Me deu forças para vencer o mestrado e, principalmente, a pandemia. Muito obrigada, meu amor, meu companheiro de vida, Alan, por todo apoio, todas as conversas, conselhos; muito obrigada por estar lado a lado comigo, vivendo junto todas as alegrias e todas as adversidades. Sou muito grata por toda paciência e todo cuidado doados a mim. Eu te amo!

SUMÁRIO

Lista de Figuras	6
<i>Drivers of phylogenetic structure in Amazon freshwater fishes</i>	6
<i>ANEXO. Macroecologia de peixes de riacho</i>	6
Lista de Tabelas	7
<i>Drivers of phylogenetic structure in Amazon freshwater fishes</i>	7
RESUMO	8
ABSTRACT	9
INTRODUÇÃO GERAL	10
Drivers of phylogenetic structure in Amazonian freshwater fish assemblages.	15
Abstract	16
Introduction.....	17
Material and Methods	20
<i>Biological Data and Phylogeny</i>	20
<i>Phylogenetic fish assemblage metrics</i>	22
<i>Historical and contemporary drivers</i>	23
<i>Statistical Analyses</i>	27
Results	28
<i>Spatial distribution of phylogenetic diversity metrics</i>	28
<i>Determinants of the three phylogenetic diversity metrics</i>	30
Discussion	35
<i>Regional scale contemporary drivers of Amazonian phylodiversity patterns</i>	35
<i>Regional scale historical drivers of Amazonian phylodiversity patterns</i>	36
<i>Basin wide drivers of phylodiversity</i>	38
References	41
Supporting Information.....	49
<i>Appendix 1</i>	49
<i>Appendix 2</i>	55
Conclusão	58
ANEXO: Macroecologia de peixes de riachos brasileiros	59
Resumo	60
Abstract	61
Box 1 – Glossário	62
Introdução.....	63
<i>Perspectiva histórica</i>	63
<i>Definição de Macroecologia</i>	65
Material e Métodos	67

<i>A construção do banco de dados</i>	67
<i>Seleção das sub-bacias de drenagem utilizadas</i>	69
<i>Analisando a diversidade alfa, beta e gama</i>	71
Resultados	73
<i>Diversidade alfa e gama de peixes de riachos</i>	73
<i>Diversidade beta de peixes de riachos</i>	75
Discussão	76
<i>A hipótese da área, climática, energética</i>	76
<i>Hipóteses históricas</i>	78
<i>Hipóteses sobre a forma e atributos dos corpos d'água</i>	79
Conclusões	82
Bibliografia	83

Lista de Figuras

Drivers of phylogenetic structure in Amazon freshwater fishes

Figure. 1. Standardized effect size of phylogenetic diversity calculated using 2086 native Amazonian freshwater fish species (genetic+polytomy tree). (a) sensu stricto (ses.PD), (b) mean phylogenetic pairwise distance (ses.MPD), and (c) mean nearest taxon distance (ses.MNTD). Negative values of ses.MNTD and ses.MPD indicate phylogenetically clustered assemblages, while positive ones phylogenetically overdispersed assemblages.

Figure. 2. Significant relationships between phylogenetic diversity (ses.PD) and phylogenetic relatedness (ses.MNTD and ses.MPD) metrics and the distance of sub-drainages from the river mouth, after controlling for all other drivers considered in our model. Axes represent partial regression residuals controlling for all other predictors and extracted from multiple regression models; these effects are calculated considering mean values of all the other predictors as they are scaled so that their mean values equal zero.

Figure. 3. Significant relationships between phylogenetic relatedness metrics (ses.MNTD and ses.MPD) and (a) Habitat natural fragmentation (Waterfall_log), (b) Proportion of sub-drainages surface covered by seawater at <1Mya (25m) and (c) Proportion of sub-drainages surface covered by seawater at ~5Mya (100m), after controlling for all other drivers considered in our model. These effects are partial regression residuals (see Fig 2 for further details).

Fig. S1.1. (a) Names and localization of the 97 sub-drainages and (b) distance (km) of each sub-drainage from the Amazon river mouth (from dark blue near the mouth to yellow for most upstream sub-drainages).

Fig. S1.2. Selected axis of Moran Eigenvector Maps (MEM) included in the ses.PD model. This spatial structure has been calculated based on watercourse spatial distance between all sub-drainage basins.

Fig. S1.3. Distribution values of PCA axis 3 (PC3_globEnv) for our 97 sub-drainages and its significant relationship with the phylogenetic metric ses.MPD (calculated for 2086 Amazonian freshwater fish species with genetic+polytomy tree), after controlling for all other drivers considered in our model.

Fig. S1.4. Distribution values of PCA axis 4 (PC4_globEnv) for our 97 sub-drainages and its significant relationship with the phylogenetic metric ses.MPD (calculated for 2086 Amazonian freshwater fish species with genetic+polytomy tree), after controlling for all other drivers considered in our model.

Fig. S1.5. Predicted mean values showing a significant effect of water type on ses.MPD values (calculated for 2086 Amazonian freshwater fish species with genetic+polytomy tree).

Figure. S2.6. Standardized effect size of phylogenetic diversity (ses.PD), mean phylogenetic distance (ses.MPD), and mean nearest taxon distance (ses.MNTD) calculated for 635 (genetic tree) native Amazonian freshwater fish species. Negative values of ses.MNTD and ses.MPD indicate phylogenetic clustered pattern, while positive ones, an overdispersed phylogenetic pattern.

ANEXO. Macroecologia de peixes de riacho

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 (laranja), Pampa (azul claro) e Pantanal (roxo).

Figura 2. a) Curvas de acumulação de espécies de peixes de riachos 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).

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).

Lista de Tabelas

Drivers of phylogenetic structure in Amazon freshwater fishes

Table 1. Pearson Correlation coefficients between species richness, endemism, and each of the three phylogenetic metrics calculated from the genetic+polytomy tree for 2086 freshwater fish species (phylogenetic diversity, PD; mean pairwise distance, MPD; and mean nearest taxa distance, MNTD). Values above the diagonal (upper triangle) refer to correlations between sub-drainages total species richness, endemic richness and raw phylogenetic metric values (i.e. without controlling for richness). Values below (lower triangle) refer to correlations between sub-drainages total species richness, endemic richness and standardized effect size (ses.) of the three phylogenetic metrics.

Table 2. Estimates, 95% confidence interval and p-values from the multiple regression models for phylogenetic diversity estimated using ses.PD, ses.MPD and ses.MNTD. Significant relationships ($p < 0.05$) are in bold.

Table S1.1. Loadings for each climatic (CurrClimate) and elevation (Elev) variable on the four PCA axes retained. Elev = Elevation. Temp = Temperature. Prec = Precipitation. SolRad and RO = Solar radiation and run off. AET, PET, and NPP = Actual Evapotranspiration, Potential Evapotranspiration, and Net Primary Productivity; Min, Max, Mean, Annual, CV, Range, and SD = minimum, maximum, mean, total annual, Coefficient of Variation, range, and Standard Deviation.

Table S2.2. Pearson Correlation coefficients between species richness, endemism, and each of the three phylogenetic metrics calculated from the genetic tree of 635 freshwater fish species (phylogenetic diversity, PD; mean pairwise distance, MPD; and mean nearest taxa distance, MNTD). Values above the diagonal (upper triangle) refer to correlations between sub-drainages total species richness, endemic richness and raw phylogenetic metric values (i.e.: without controlling for richness). Values below (lower triangle) refer to correlations between sub-drainages total species richness, endemic richness and standardized effect size (ses.) of the three phylogenetic metrics.

Table S2.3. Estimates, confidence intervals and p-values of the Regression models for the phylogenetic relatedness estimated with MNTD, MPD and PD metrics for 635 Amazon freshwater fish species in 97 sub-drainages, obtained by the genetic tree.

TÍTULO. Influência de fatores ecológicos e históricos nos padrões de diversidade de peixes de água doce
NOME DA AUTORA. Laís Salgueiro Ribeiro
CURSO: Ecologia
DATA DA DEFESA: 01/06/2021
ORIENTADOR: Murilo Sversut Dias

RESUMO

O padrão de diversidade dos organismos é dependente tanto de processos ecológicos como de processos históricos-evolutivos. Por isso, compreender quais são esses processos e qual a importância relativa deles é uma questão central na ecologia e na macroecologia. Os fatores ecológicos e históricos são mensurados a partir de diferentes facetas da diversidade, como a taxonômica e a filogenética. Essas facetas representam dimensões diferentes da diversidade e, por isso, são complementares. A faceta taxonômica da diversidade consiste em valores de riqueza e de endemismo das espécies, enquanto a faceta filogenética consiste na história evolutiva acumulada das linhagens. Atualmente, o estudo de comunidades utiliza a filogenética para elucidar as diferenças e as similaridades genéticas das comunidades e, assim, relacioná-las com fatores históricos que ocorreram ao longo do tempo geológico. No entanto, estudos macroecológicos ainda são realizados com foco em vertebrados terrestres e plantas, enquanto os sistemas aquáticos, principalmente os de água doce, permanecem pouco explorados. Sendo assim, o objetivo desta dissertação é destacar padrões espaciais de diversidade filogenética nas sub bacias da Bacia Amazônica, onde há aproximadamente 15% da diversidade de peixes de água doce do mundo. Além disso, discutimos o efeito dos fatores, principalmente históricos, na formação da fauna de peixes. Para isso, nós utilizamos a ocorrência e a árvore filogenética dos peixes e estimamos índices de diversidade filogenética para as 97 sub bacias amazônicas. Nós relacionamos os índices com fatores históricos e ecológicos a partir de regressões lineares, inferindo sobre os processos de diversificação e dispersão. Nossos resultados indicam que o padrão filogenético não aleatório observado nas sub bacias amazônicas é relacionado tanto com fatores ecológicos (e.g.: clima atual) quanto históricos (e.g.: incursões marinhas e fragmentação). Nesse sentido, nosso estudo corrobora com estudos prévios reafirmando a importância de ambos os fatores ecológicos e históricos na geração e manutenção do padrão de diversidade.

Palavras-chave: macroecologia; peixes de riacho; bacia Amazônica; diversidade; dispersão filogenética; fatores históricos

ABSTRACT

The pattern of diversity of organisms is dependent on both ecological and historical-evolutionary processes. Therefore, understanding what these processes are and what are their relative importance is a central issue in ecology and macroecology. Ecological and historical factors are measured from different facets of diversity, such as taxonomic and phylogenetic. These are complementary facets that represent different dimensions of diversity. The taxonomic facet of diversity consists of values of species richness and endemism, while the phylogenetic facet consists of the accumulated evolutionary history of the lineages. Currently, the study of communities uses phylogenetics to elucidate the genetic differences and similarities of communities, thus, relating them to historical factors that occurred over geological time. However, macroecological studies are still carried out with a focus on terrestrial vertebrates and plants, while aquatic systems, especially freshwater ones, remain little explored. Therefore, the objective of this dissertation is to highlight spatial patterns of phylogenetic diversity in the sub-basins of the Amazon Basin, where there are approximately 15% of the world's freshwater fish diversity. In addition, we discuss the effect of factors, mainly historical, on the formation of the fish fauna. For this, we used the occurrence of species and the phylogenetic tree, estimating indices of phylogenetic diversity in 97 Amazonian subdrainages. We related the indices with ecological and historical factors by linear regressions, discussing about the diversification and dispersion processes in sub drainages. Our results depict that the non-random phylogenetic pattern observed in the Amazon subbasins is related to both ecological (e.g.: current climate) and historical (e.g.: marine incursions and fragmentation) factors. In this sense, our study corroborates previous studies reaffirming the importance of both ecological and historical factors in the generation and maintenance of the diversity pattern.

Key-words: macroecology; freshwater fishes; Amazon basin; diversity; phylogenetic relatedness; historical factors

INTRODUÇÃO GERAL

A biodiversidade é heterogeneamente distribuída no globo, sendo que a riqueza de espécies aumenta dos polos em direção à linha do equador (fato chamado de Gradiente Latitudinal), onde está a maior biodiversidade do mundo (Mittelbach et al, 2007; Brown, 2014). Estudos sugerem que para explicar o Gradiente Latitudinal de espécies deve ser considerado tanto o efeito de fatores ambientais-ecológicos, quanto o de fatores históricos-evolutivos no pool regional das espécies (Chown, 2000; Schluter & Pennell, 2010). Isso porque ambos os fatores alteram as taxas de colonização, de especiação e de extinção das espécies no planeta (Rangel et al, 2018).

Há hipóteses dos fatores ecológicos e históricos que tentam explicar a variação da diversidade (Field et al, 2009). Uma das hipóteses ecológicas sugere que as altas taxas de especiação e as baixas taxas de extinção são mais observadas em áreas maiores do que em áreas menores, de forma que a riqueza de espécies é maior em grandes áreas (Losos & Schluter, 2000; Hugueny et al, 2011). Outra hipótese ecológica discute a relação entre a riqueza de espécies e a energia disponível no ambiente. Ela sugere que quanto maior a energia disponível no ambiente, maior serão as taxas metabólicas da população e o maior o número de indivíduos, o que culmina em maiores taxa de especiação e menores taxas de extinção (Guegán et al, 1998).

Com relação às hipóteses históricas, autores sugerem que as espécies podem se diversificar tanto por pressões climáticas quanto por pressões biogeográficas ao longo de milhares de anos (Hovikoski, 2006; Lovejoy et al, 2010). Um exemplo disso é a proposição de que ambientes mais ricos em espécies apresentaram maior estabilidade climática no tempo geológico (Rangel et al., 2018). Ainda, outro exemplo é o surgimento de barreiras biogeográficas naturais no habitat, que podem provocar mudanças climáticas e estruturais de paisagem, causando a extinção de espécies e modificando a diversidade regional.

Para testar como fatores ecológicos e históricos modularam os padrões de diversidade observados são usadas diferentes facetas da diversidade. Geralmente, a faceta taxonômica da diversidade (valores de riqueza e de endemismo das espécies) é a mais utilizada pelos ecólogos (Kullberg e Moilanen, 2014). Entretanto, há cada vez mais trabalhos mostrando que apesar da importância de se conhecer a diversidade taxonômica, se analisarmos somente ela, provavelmente perderemos informações importantes para reconstruir a história evolutiva acumulada das linhagens (diversidade filogenética; Ricklefs, 2007; Pyron & Burbrink, 2014). Isso porque a diversidade de espécies que observamos hoje também foi moldada pelos fatores históricos-evolutivos (e.g., Dias et al, 2014), que estão intimamente ligados a faceta filogenética da diversidade (Grandcolas, 1998; Helmus et al, 2007). Sendo assim, estudos recentes têm utilizado cada vez mais a relação filogenética entre espécies para explicar padrões de diversidade presentes (Ricklefs, 2007; Pyron & Burbrink, 2014).

O estudo de comunidades utilizando a filogenia dos organismos possibilita elucidar as diferenças e as similaridades filogenéticas das comunidades, o que pode ser relacionado com fatores que ocorreram ao longo do tempo geológico (Grandcolas, 1998; Helmus et al, 2007). Uma medida usada em estudos de comunidades é a dispersão filogenética. O índice de dispersão filogenética é uma representação multivariada e representa o quão filogeneticamente próximas são as espécies de um dado local, independentemente da riqueza de espécies (Vellend et al, 2011; Miller et al, 2017). Por exemplo, se a maior parte da assembleia é formada por espécies irmãs (filogeneticamente próximas), menor é a dispersão filogenética (valores negativos) e isso pode ser relacionado com eventos de especiação cladogênica por alopatria (e.g. Leprieur et al, 2016). Por outro lado, valores maiores que zero de dispersão podem ser um indicativo de assembleias formadas por eventos de dispersão e/ou colonização, já que a comunidade é formada por espécies mais distantes filogeneticamente. Ainda, a dispersão filogenética é usada para inferir possíveis

diferenças entre características funcionais das espécies (Tucker et al, 2017). Por exemplo, quando os recursos são abundantes e a competição entre as espécies não for exclusiva, o filtro ambiental selecionará somente as espécies resistentes (Miller et al, 2017). Então, podemos esperar que nesses ambientes a dispersão seja maior.

As comunidades aquáticas de água doce da região Neotropical são umas das mais diversas do mundo, sendo que, nessa região, os peixes de água doce são um grupo que se destaca por apresentar alta riqueza e diversidade (Lundberg et al, 2000). Por exemplo, no Brasil, onde encontramos a bacia de drenagem mais rica do mundo – a bacia Amazônica –, existem mais de 2500 espécies de peixes de água doce descritas (Buckup et al, 2007; Hoorn et al, 2010; Albert et al, 2011). Entretanto, esse grupo diverso é extremamente vulnerável e susceptível às variações de condições ambientais no rio e em suas proximidades, em diferentes escalas temporais e locais (Vörösmarty et al, 2010). Além disso, ainda pouco se sabe sobre quais os fatores ecológicos e históricos que determinam o padrão de diversidade dos peixes de água doce no Brasil e, principalmente, na bacia Amazônica.

Tendo em vista esse cenário, objetivamos apresentar os padrões de diversidade filogenética e dispersão (i.e.: distância) filogenética de peixes de água doce em 97 sub bacias da bacia Amazônica, relacionando-os com os possíveis efeitos de fatores ecológicos (escala ecológica) e históricos (escala geológica) na formação da fauna observada hoje nas sub bacias. Por fim, além do artigo principal, esta dissertação possui um artigo em anexo que também foi desenvolvido ao longo do meu mestrado. Esse artigo possui um teor explicativo, de forma que utiliza uma abordagem macroecológica para apresentar os padrões de diversidade taxonômica (padrões de diversidade alfa e beta) de peixes encontrados nos riachos brasileiros, relacionando-os com os possíveis efeitos de fatores ecológicos (escala ecológica) e históricos (escala geológica) que podem ter influenciado na formação na ictiofauna brasileira.

Referências Bibliográficas

- Albert, J. S., Carvalho, T. P., Petry, P., Holder, M. A., Maxime, E. L., Espino, J., Corahua, I., Quispe, R., Rengifo, B., Ortega, H. & Reis, R. E. 2011. Aquatic biodiversity in the Amazon: habitat specialization and geographic isolation promote species richness. *Animals*, 1(2), 205-241
- Brown, J. H. 2014. Why are there so many species in the tropics?. *Journal of biogeography*, 41(1), 8-22. doi.org/10.1111/jbi.12228
- Buckup, P. A., Menezes, N. A., & Ghazzi, M. S. A. 2007. Catálogo das espécies de peixes de água doce do Brasil (Vol. 1). Rio de Janeiro: Museu Nacional
- Chown, S. L., & Gaston, K. J. 2000. Areas, cradles and museums: the latitudinal gradient in species richness. *Trends in Ecology & Evolution*, 15(8), 311-315
- 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.org/10.1111/ele.12319
- Field, R., Hawkins, B. A., Cornell, H. V., Currie, D. J., Diniz-Filho, J. A. F., Guégan, J. F., Kaufman, D.M., Kerr, J. T., Mittelbach, G.G., Oberdorff, T., O'Brien, E. M. & Turner, J.R.G. 2009. Spatial species-richness gradients across scales: a meta-analysis. *Journal of biogeography*, 36(1), 132-147
- Guégan, J. F., Lek, S., & Oberdorff, T. 1998. Energy availability and habitat heterogeneity predict global riverine fish diversity. *Nature*, 391(6665), 382
- Grandcolas, P. 1998. Phylogenetic analysis and the study of community structure. *Oikos*, 397-400
- Helmus, M.R., Bland, T.J., Williams, C.K. & Ives, A.R. 2007. Phylogenetic measures of biodiversity. *The American Naturalist*, 169, E68-E83
- Hoorn, C., Wesselingh, F. P., Ter Steege, H., Bermudez, M. A., Mora, A., Sevink, J., Sanmartín, I., Sanchez-Meseguer, A., Anderson, C.L., Figueiredo, J.P., Jaramillo, C., Riff, D., Negri, F.R., Hooghiemstra, H., Lundberg, J., Stadler, T., Sarkinen, T. & Antonelli, A. 2010. Amazonia through time: Andean uplift, climate change, landscape evolution, and biodiversity. *science*, 330(6006), 927-931. doi.org/10.1126/science.1194585
- Hovikoski, J., Räsänen, M., Gingras, M., Lopéz, S., Romero, L., Ranzi, A., & Melo, J. 2007. Palaeogeographical implications of the Miocene Quendque Formation (Bolivia) and tidally-influenced strata in southwestern Amazonia. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 243(1-2), 23-41
- Hugueny, B., Movellan, A., & Belliard, J. 2011. Habitat fragmentation and extinction rates within freshwater fish communities: a faunal relaxation approach. *Global Ecology and Biogeography*, 20(3), 449-463
- Kullberg, P., & Moilanen, A. 2014. How do recent spatial biodiversity analyses support the convention on biological diversity in the expansion of the global conservation area network?. *Natureza & Conservacao*, 12(1), 3-10.
- Leprieur, F., Colosio, S., Descombes, P., Parravicini, V., Kulbicki, M., Cowman, P. F., Bellwood, D.R., Mouillot, D. & Pellissier, L. 2016. Historical and contemporary determinants of global phylogenetic structure in tropical reef fish faunas. *Ecography*, 39(9), 825-835
- Losos, J. B., & Schluter, D. 2000. Analysis of an evolutionary species-area relationship. *Nature*, 408(6814), 847
- Lovejoy, N. R., Willis, S. C., & Albert, J. S. 2010. Molecular signatures of Neogene biogeographical events in the Amazon fish fauna. C Hoorn F Wesselingh. *Amazonia: Landscape and Species Evolution: A look into the past*. Hoboken: Wiley-Blackwell, 405-417
- Lundberg, J.G.; Kottelat, M.; Smith, G.R.; Stiassny, M.L.J.; Gill, A.C. 2000. So many fishes, so little time: An overview of recent ichthyological discovery in continental waters. *Ann. Mo. Bot. Gard.* 87, 26-62
- Miller, E. T., Farine, D. R., & Trisos, C. H. 2017. Phylogenetic community structure metrics and null models: a review with new methods and software. *Ecography*, 40(4), 461-477
- 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.

- & Tureli, M. 2007. Evolution and the latitudinal diversity gradient: speciation, extinction and biogeography. *Ecology letters*, 10(4), 315-331
- Pyron, R. A., & Burbrink, F. T. 2014. Ecological and evolutionary determinants of species richness and phylogenetic diversity for island snakes. *Global ecology and biogeography*, 23(8), 848-856. doi: 10.1111/geb.12162
- 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
- Ricklefs, R. E. 2007. Estimating diversification rates from phylogenetic information. *Trends in ecology & evolution*, 22(11), 601-610
- Schluter, D., & Pennell, M. W. 2017. Speciation gradients and the distribution of biodiversity. *Nature*, 546(7656), 48
- Tucker, C. M., Cadotte, M. W., Carvalho, S. B., Davies, T. J., 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.org/10.1111/brv.12252
- Vellend, M., Cornwell, W. K., Magnuson-Ford, K., & Mooers, A. Ø. 2011. Measuring phylogenetic biodiversity. *Biological diversity: frontiers in measurement and assessment*. Oxford University Press, Oxford, 194-207
- Vörösmarty, C. J., McIntyre, P. B., Gessner, M. O., Dudgeon, D., Prusevich, A., Green, P., ... & Davies, P. M. 2010. Global threats to human water security and river biodiversity. *Nature*, 467(7315), 555-561.

Drivers of phylogenetic structure in Amazonian freshwater fish assemblages.

Running title: Phylodiversity in Amazonian freshwater fish

Autores: Laís Salgueiro, Fernanda Casseiro, James S. Albert, Renata Frederico, Max Hidalgo, Bernard Hugueny, Céline Jézéquel, Hernan Ortega, Pablo A Tedesco, Gislene Torrente-Vilara, Jansen A. S. Zuanon, Thierry Oberdorff, Murilo S. Dias

*Submetido à revista Journal of Biogeography

Abstract

Aim: Community phylogenetics provides important information about the evolutionary and ecological factors help structure regional species assemblages. Here, we analyze phylogenetic diversity (phylodiversity) patterns among fish species in 97 sub-drainages of the Amazon basin, to evaluate the roles of historical and contemporary processes in generating and maintaining the exceptional richness and endemism of Amazonian fish species assemblages.

Location: Amazon River basin

Taxon: Freshwater fishes

Methods: Using a large comprehensive database of freshwater fish species distributions, and a well-sampled molecular phylogeny of ray-finned (actinopterygian) fishes, we develop of multivariate statistical model to correlate estimated historical and contemporary environmental parameters with sub-drainage phylodiversity patterns. The model employs three phylogenetic metrics: i.e.: phylogenetic diversity (PD) *sensu stricto*, mean pairwise phylogenetic distance (MPD) between species capturing phylodiversity variation at older evolutionary timescales), and mean nearest taxon distance (MNTD) capturing variation in phylodiversity at younger evolutionary timescales.

Results: The model recovered significant effects of elevation gradients, contemporary climate, habitat fragmentation, water types, and past marine incursions on assemblage phylodiversity patterns. The model also found significantly negative relationships among the three phylogenetic metrics, and between these metrics and distance to mouth of the Amazon, representing a West-East longitudinal gradient.

Main conclusions: Our study revealed a highly non-random spatial and environmental distribution of our three phylogenetic diversity metrics across the 97 sub-drainages of the Amazon basin. Beyond significant regional effects of several environmental and historical drivers, we also found a significant West-East gradient of increasing phylogenetic diversity and phylogenetic relatedness, both patterns suggesting deeper evolutionary divergences among taxa located to the east, and more diverse, more recent radiations in the western sub-drainages. We conclude that western Amazonia can be seen as an evolutionary “cradle” of biodiversity for freshwater fishes in the Amazon basin as a whole.

Keywords: Amazon basin, fish assemblages, phylogenetic diversity, phylogenetic relatedness, fragmentation, elevation gradient, water type, historical contingencies.

Introduction

Biodiversity is heterogeneously distributed among regional and local species assemblages, driven by evolutionary and ecological processes that affect rates and conditions of new species originations (e.g. speciation and dispersal), removal (e.g. extirpation and extinction), modification (e.g. adaptation) and coexistence (i.e. facilitation) (Brown, 2014; Hovikoski et al., 2007; Mittelbach et al., 2007; Ricklefs, 2007). Historical drivers often involve past geological and/or climatic events such as the formation of biogeographical barriers to species colonization (e.g., rivers and mountains formation; Rangel et al., 2018) or historical climatic variability (e.g.: Dobrovolski et al., 2012; Mascarenhas et al., 2019; Svenning et al., 2015). Evaluating such historical effects often requires the use of phylogenetic data that can provide information on the diversification history and past dispersal events that may have shaped contemporary species assemblages (Faith, 1992; Lomolino et al., 2009; K. G. Miller et al., 2005; Pigot & Etienne, 2015). For example, assemblages will be formed by closely related groups and small branch length among species if high in situ diversification is responsible for high diversity (i.e.: clustered assemblage) (Tucker et al., 2017; Webb, 2000). On the other hand, the intense dispersal of species will produce a lack of phylogenetic community structure as species would come from different branches and distinct evolutionary history (i.e., overdispersed assemblage) (Dexter et al., 2017; Tucker et al., 2017; Webb, 2000). Understanding these processes can help shed light on evolutionary community assembly and the effects of historical drivers on current distribution of organisms (Crouch et al., 2019; Dexter et al., 2017; Graham, 2003; Leprieur et al., 2016; Pyron & Burbrink, 2014; Qian et al., 2020; Brody Sandel et al., 2020).

The Amazon basin is a major biodiversity hotspot (Antonelli et al., 2018; Malhi et al., 2008), which holds the highest freshwater biodiversity on earth (Tisseuil et al., 2013). The Amazon dwelling freshwater fishes represent ~15% (>2,400 validated species) of all freshwater fish species current described worldwide (Jézéquel et al., 2020; Tedesco et al., 2017). Despite recent advances

in describing fish diversity patterns in the Amazon basin (e.g.: Albert et al., 2020; Dagosta et al., 2020; Dagosta & Pinna, 2019), only one study so far has attempted to quantitatively analyze its basin-wide drivers (Oberdorff et al., 2019). Using 97 sub-drainage basins covering the entire Amazon system, this study revealed prominent influences of current climatic conditions and habitat size on sub-drainages species richness, whereas habitat size, current and past climatic stability, and isolation by waterfall better explained their endemic richness. All these drivers are already well known to promote or slow down extinction, speciation or immigration processes shaping in fine riverine fishes' assemblage structure and diversity (Albert et al., 2020; Hugueny, B., Oberdorff, T., & Tedesco, P. A, 2010; Oberdorff et al., 2019; Tedesco et al., 2017).

More surprisingly, Oberdorff et al.(2019) also highlighted at the Amazon basin a negative upriver-downriver (West-East) gradient in species richness. This pattern is contrary to the expectation of increasing diversity at more downriver locations along fluvial systems. This reversed gradient in species richness was associated to the peculiar history of the Amazon drainage network, which, after having been isolated as western and eastern basins since the Paleogene (from ~65 Ma) (Hoorn et al., 2010), only began flowing eastward most probably during mid to late Miocene (from ~9 to 5 Ma) (Hoorn et al., 2017; Latrubesse et al., 2010). During the early Miocene (from ~23 Ma), western Amazonian was occupied by a megawetland periodically connected to the Caribbean Sea (Bicudo et al., 2019; Jaramillo et al., 2017) and subjected to multiple marine incursions (C. Hoorn et al., 2010; McDermott, 2021), known as the Pebas system (Wesselingh, 2006). This wetland system was separated from the fluvial eastern Amazonia possibly by the Purus Arch (Figueiredo et al., 2009). Following this scheme, the unexpected reverse gradient in species richness found by Oberdorff et al. (2019) suggests that the main historical center of fish diversity was located westward with a potential second center of origin located eastward, but much smaller in size and diversity and that current fish dispersal and adaptation processes from the westward

center are currently progressing eastward, but not yet achieved (Oberdorff et al., 2019). However, considering the phylogenetic dimension may provide further information on the evolutionary assembly processes that may have shaped Amazonian contemporary fish species assemblages. A pattern of phylogenetic diversity congruent with the noticed reverse pattern of species richness will strengthen the hypothesis recently proposed by Fontenelle et al. (2021) that western Amazon may act as a species pump (sensu Haffer, 1969) for eastern fish assemblages, i.e.: diversity rich sub-drainages in western Amazonia due to higher speciation and persistence of older lineages, that gradually contribute lineage diversity to more species-poor sub-drainages in the East.

Further, if western Amazonia acts as a species pump for the whole Amazonian basin with currently incomplete dispersal, this would predict a pattern of geographically structured phylogenies with higher phylogenetic diversity sensu stricto for assemblages inhabiting western sub-drainages and a progressive decrease along the Amazon basin west/east gradient and with closely related species preferentially found in western Amazonia (i.e. phylogenetic clustering) due to extensive local in situ speciation in this region. Alternatively, if fish lineages have experienced frequent long-distance dispersal throughout their history, we expect random patterns of sub-drainage assemblage phylodiversity, with respect to relatedness and geography.

Here, relying on a large comprehensive database of freshwater fish species distribution in the Amazon basin (Jézéquel et al., 2020) and taking advantage of a recently published, well-sampled molecular phylogeny of actinopterygian fishes (Rabosky, 2020; Rabosky et al., 2018), we analyzed phylogenetic diversity patterns of fish assemblages in our 97 sub-drainages. Examining the same diversity drivers as previously defined in Oberdorff et al., (2019), we determine which of these drivers were most closely associated with sub-drainage patterns of phylogenetic diversity using the phylogenetic diversity sensu stricto (PD, Faith, 1992), the mean pairwise phylogenetic

distance between species in terms of branch length (MPD, Webb et al., 2002), and the mean nearest taxon distance (MNTD, Webb et al., 2002).

We first expect our three phylodiversity metrics to be, together or separately, significantly related to the same drivers already found to act significantly on sub-drainages richness and endemism patterns (Oberdorff et al., 2019). More specifically, we expect assemblages in sub-drainages that have been climatically stable overtime or located in high temperature/productivity areas to present higher phylogenetic diversity per se than expected due to persistence of phylogenetic lineages (lower extinction) and in situ diversification (i.e. positive PD and MPD, and negative MNTD values); assemblages in sub-drainages located in highly fragmented areas (i.e., with large number of waterfalls) to present lower phylogenetic diversity per se than expected due to fewer immigration events and higher phylogenetic clustering due to high in situ diversification of few lineages (i.e. negative PD, MPD, and MNTD values); assemblages in sub-drainages located in areas having suffered from past marine incursions to present lower phylogenetic diversity per se than expected due to increased lineages extinction and eventually higher phylogenetic clustering due to in situ diversification of few remaining lineages (i.e. negative PD and possibly negative MNTD values); assemblages in sub-drainages currently located in high elevation, steep gradient areas to present lower phylogenetic diversity per se than expected due to fewer immigration events and higher extinction risks in such harsh habitat conditions (i.e. negative PD and MPD values).

Material and Methods

Biological Data and Phylogeny

Occurrence records of fish have been compiled and constantly updated under the AmazonFish project (www.amazon-fish.com) by mobilizing and integrating all information available in published articles, books, gray literature, online databases, worldwide museums and

Universities, and expeditions conducted during the project. The database currently contains 232,936 georeferenced records for 2,406 valid native freshwater fish species from 514 genera and 56 families (Jézéquel et al., 2020). As we were interested in riverine organisms, we excluded all species from the genus *Orestias* (i.e. 15 species) because they are mostly restricted to lakes in the Andes highlands (Scott et al., 2020). As far as we know this database contains the most complete and up-to-date information currently available on freshwater fish species distribution for the entire Amazon drainage basin.

Our defined fish assemblages consist of species presence/absence in each of the 97 sub-drainages covering the entire Amazon basin. The full methodology for sub-basins delineation is detailed in Oberdorff et al.(2019) and (Jézéquel et al., 2020). Briefly, we classified our sub-drainage basins based on the HydroBASIN framework (Lehner & Grill, 2013) and combined different HydroBASIN levels to retain only sub-basins > 20,000 km² to optimize sampling effort (Oberdorff et al., 2019) (see **Appendix Fig. S1.1 in Supporting Information**).

We obtained phylogenetic information on Amazonian fishes from the global supertree established by Rabosky et al. (2018). The backbone of this ultrametric supertree consists of 11,638 species for which genetic data have been available, a calibration with 130 fossil points (hereafter, genetic tree) and the insertion of 19,888 species based on a stochastic polytomy resolution algorithm (Rabosky, 2020). In the Amazon basin, we found 635 species for which genetic data were available and 1451 for which inclusion was based on the polytomy algorithm, resulting in 2086 fish species in the final pruned tree (87% of the entire fish fauna) (hereafter, genetic-polytomy tree). This final global fish tree consists of one hundred tree samples from the posterior distribution and has been consistently used to estimate fish diversification rates at the global scale (Rabosky, 2020).

Phylogenetic fish assemblage metrics

We calculated Phylogenetic Diversity (PD), Mean Phylogenetic Diversity (MPD), and the Mean Nearest Taxon Distance (MNTD) metrics for each sub-drainage based on occurrence fish record and the phylogenetic tree data to evaluate the phylogenetic fish patterns in the Amazon basin. The first consist of the total branch length of all species occurring in a given sub-drainage (Faith, 1992), whereas the other two represent a mean relatedness of fish species (i.e., phylogenetic dispersion of clades) composing each of sub-drainage basin assemblages (Cadotte et al., 2010; Swenson, 2009; Webb, 2000). MPD describes a single assemblage by calculating mean pairwise branch distances of all species within a given assemblage, whereas MNTD calculates the mean values of only the shortest distances between taxa (Tucker et al., 2017). Although similar in computation, MPD gives information on deep evolutionary history of all taxa and broad divergent events occurring between taxa in all phylogenetic tree while MNTD focuses on divergent events occurring between taxa at the tips of the phylogenetic tree, and hence at a more recent evolutionary time scale (Webb, 2000). The use of distinct phylogenetic metrics and assemblage relatedness is justified as the historical events linked to the Amazon basin evolution occurred at different time scales (Li et al., 2019).

A potential bias related to these three phylogenetic metrics (PD, MPD and MNTD) is the fact they are all sensible to the total species richness present in each assemblage (Cadotte et al., 2010; Brody Sandel, 2018; Tucker & Cadotte, 2013). To avoid this bias and remove this richness dependence of the metrics (Kembel et al., 2010; E. T. Miller et al., 2017; Webb et al., 2002), we performed the richness-standardised versions of these measures (hereafter named ses.PD, ses.MPD and ses.MNTD) (Brody Sandel, 2018). These richness-standardised versions were automatically calculated with efficient algorithms computed by *PhyloMeasures* package (Tsirogiannis & Sandel, 2016), as all assemblages has the same richness. This package is based on evaluating analytical

expressions for the mean and variance of each non-standardised metric (Tsirogiannis et al., 2012, 2014). For interpretation of the standardised metrics, high positive ses values indicate high phylogenetic diversity (ses.PD) and high phylogenetic overdispersion (both with ses.MPD and ses.MNTD) in assemblages compared to the expected values of assemblages containing the same number of species. Conversely, low ses values indicate low PD and phylogenetic clustering (both with ses.MPD and ses.MNTD) compared to the null expectations based on assemblages containing the same number of species. This approach ensures our phylogenetic metrics are not affected by distinct species richness in sub-drainage basins.

Pearson correlation among metrics from only genetic and genetic+poly trees were high and statistically significant (ses.PD = 0.69, $p < 0.001$; ses.MPD= 0.83, $p < 0.001$; ses.MNTD = 0.45, $p < 0.001$). This demonstrates consistent patterns of metrics in Amazon Basin for both phylogenetic trees, so we focused here on the models using only the genetic+polytomy tree. All these metrics, null models and ses calculations have been performed under R environment (*R Core team*, 2020) using ‘pd.query’, ‘mpd.query’ and ‘mntd.query’ from *PhyloMeasures* package (Tsirogiannis & Sandel, 2016).

Historical and contemporary drivers

Large scale biodiversity patterns can be explained by a range of ecological and historical drivers (Brown, 2014; Ricklefs, 2004), and most of these drivers also apply for freshwater fishes at large spatial scales (Hugueny, B., Oberdorff, T., & Tedesco, P. A., 2010). These drivers can be summarized under climate/productivity, area/environmental heterogeneity, historical/evolutionary, and spatial hypotheses. Data sources and definitions of the drivers used in this study are presented in detail in Oberdorff et al. (2019), and we only provide here a brief overview of each of them. All

predictors described below have been extracted for each of the 97 sub-drainage basins, providing a mean single value for each of them.

We included variables related to the Amazon basin geological history from distinct time periods. We identified the sub-basins potentially belonging (1) or not (0) to the Pebas system at ~23 Mya (sensu Hoorn et al., 2010), the surface area of each sub-basin under sea water considering a sea-level rise of 25 m (<1 Mya) and of 100 m (~ 5 Mya) during recent Pleistocene marine incursions (Miller et al., 2005), and the Quaternary climate stability within the sub-basin (from ~ 21 kya to present). We used Quaternary climate reconstructions of mean, max and min annual temperatures and precipitations at the Last Glacial Maximum (LGM; 21 kyr) from three GCM models (CCSM, MIROC, and MPI) and calculated the difference between current and LGM mean values (from the three models) of the same variables to describe climate stability (Diff_CurrentLGM). The difference between the LGM climate and the present climate is one of the strongest climatic shifts in all of the Quaternary (Oberdorff et al., 2019; Sandel et al., 2011). We then performed a Principal Component Analysis (PCA) based on correlation on the difference between current-past climate and retained the first three axes explaining 88% of total variation. We considered correlation coefficients higher than 0.25 (negative or positive) as the variables better explaining each PCA axis. PC1_ Diff_CurrentLGM is positively associated to maximum precipitation (0.27), mean (0.52) and maximum (0.57) temperature; and negatively associated to minimum (-0.45) and annual precipitation (-0.32). PC2_ Diff_CurrentLGM is positively related to minimum temperature (0.29) and negatively associated with annual (0.63) and maximum (0.66) precipitation. The PC3_ Diff_CurrentLGM is positively associated to minimum precipitation (0.39) and minimum (0.87) temperature.

We further estimated the fragmentation of sub-drainage basins, a key driver of freshwater fish diversity at large scale (Dias et al., 2013), by using the number of waterfalls within each sub-

basin using data available from <http://wp.geog.mcgill.ca/hydrolab/hydrofalls/>. We used the distance of each sub-drainages to the river mouth (km) to represent the longitudinal gradient of each of the sub-drainages within the Amazon River network (see Oberdorff et al., 2019 for a detailed explanation).

To estimate the effect of current climate and productivity, we used the annual mean and seasonality (CV of intra-year monthly values) of temperature (Temp), precipitation (Prec), actual evapotranspiration (AET), potential evapotranspiration (PET), net primary productivity (NPP), solar radiation (SolRad), run-off (RO), and the lowest (or highest) value of minimum (or maximum) temperature of the coldest (or warmest) month from WorldClim (version 1). These variables measure the mean current climatic condition, the seasonal climatic variability and the energy availability within each sub-drainage basin. We also included elevation (mean, minimum, maximum, range; in m) as climate and elevation are usually linked. Since these predictors are not the main goal here, we conducted a Principal Components Analyses (PCA) based on correlations on these variables to reduce multicollinearity. We used the first four PCA axes, which explained 85% of total variability, as synthetic predictors describing current climate and elevation gradient (**Table S1.1 in Appendix 1**). For results interpretation, we considered correlation coefficients higher than 0.25 (negative or positive) as the variables better explaining each PCA axis. PC1_GlobEnv is positively associated to net primary productivity seasonality (0.25) a negatively associated to minimum temperature (-0.26). PC2 axis is positively associated to precipitation seasonality (0.30), seasonal actual evapotranspiration (0.31), minimum (0.25) and maximum (0.37) potential net primary productivity and maximum temperature (0.30), and negatively associated to minimum precipitation (-0.29) and mean net primary productivity (-0.25). PC3_GlobEnv is positively associated to minimum solar radiation (0.29); and negatively correlated to annual precipitation (-0.27), maximum (-0.32) and annual (-0.28) actual evapotranspiration, maximum (-

0.28) and seasonal (-0.30) potential evapotranspiration, and temperature seasonality (-0.34). Finally, PC4_GlobEnv is positively related to elevation: mean (0.28), maximum (0.25), variation (0.26) and range (0.37); minimum potential evapotranspiration (0.37) and mean net primary productivity (0.32); and negatively related to potential evapotranspiration seasonality (-0.29) and temperature seasonality (-0.27) (see **Table S1.1**).

Habitat size and habitat diversity were estimated using the surface area of the sub-drainage basin (km²; Area), the network density (i.e., length of the riverine network divided by the surface area of the sub-basin, a measure of habitat availability for fishes; NetwD), the land cover heterogeneity (i.e., the Shannon diversity index based on the proportion of native land cover classes within each sub-drainage basin; CoverDiv), and the soil heterogeneity (i.e., the Shannon diversity index based on the proportion of each soil type within each sub-drainage basin; SoilDiv).

Amazonian waters are divided into three distinct biogeochemical water types or “colors”, differentiated by sediment composition, geochemistry and optical characteristics: *whitewaters* have an Andean origin (e.g. the Madeira River and the Amazon mainstem), characterized by their low transparency due to large amounts of sediment particles and a neutral pH (pH ~7); nutrient poor *blackwaters* mostly draining the Precambrian Guiana shield (e.g. the Negro River) characterized by their low-transparency and acidic waters (pH < 5); and nutrient-poor, low-sediment, high-transparency, and slightly acidic *clearwaters* (pH ~ 6) mostly draining the Brazilian and Guianas shields (e.g. the Tapajós and Xingu Rivers) (Sioli, 1984). Fish assemblages structure differs between water types (e.g.: Bogotá-Gregory et al., 2020) so we classified sub-basins according to their main water type using (Venticinque et al., 2016) (see also **Fig. S2 from Oberdorff et al., 2019**). The three water types were coded as categorical variables.

Finally, the number of sampling sites divided by the surface area of each sub-basin was also included in our models (SamplingEffort). This last predictor is important to control for a potential sampling effort effect in our models as previously noticed by (Oberdorff et al., 2019).

Statistical Analyses

Prior to the analyses, we log-transformed ($\log[x+1]$) some predictors (i.e., surface area, number of waterfalls, sampling effort, elevation mean and elevation range) to reduce the effects of extreme values. As sea level predictors are proportion values bounded between 0 and 1, we applied an *arcsin square root transformation*. Finally, we standardized predictors by subtracting the mean and dividing by two times the standard deviation in order to get comparable coefficients for our models (Gelman, 2008).

We fitted multiple linear regression models to determine the drivers of our three phylodiversity metrics (i.e. ses.PD, ses.MNTD and ses.MPD). We calculated the Variance Inflation Factor (VIF) for each driver after model fitting, they were all below 9, suggesting that multicollinearity was not an issue in our models (Dormann et al., 2008). We checked normality of residuals and model assumptions by drawing histograms of models' residuals and plotting model residuals against each predictor. Using Cook's distance, we also checked for eventual influential observations in our models.

We tested for spatial autocorrelation in model residuals by calculating the Moran's I statistic and its p-values, using the inverse of the watercourse distance among pairs of sub-drainages as weights. When spatial autocorrelation was detected, we constructed Moran's Eigenvector Maps (MEM, Dray et al., 2006) computed with watercourse distance. The spatial vectors related to the spatial structure for each predictor were obtained from a forward selection algorithm that avoids type I error (Blanchet et al., 2008), and we included the selected MEMs as

predictors in multiple regression models to control for spatial autocorrelation. After including MEMs in models, we recalculated Variance Inflation Factor (VIF), and found high VIF values for ses.PD models for some explanatory variables (i.e.: distance, PC1_GlobEnv and MEM1, MEM3 , VIF>10). However, we maintained all variables in our models to remove spatial autocorrelation.

All analyses have been conducted in R environment (*R Core Team, 2020*) using GISTools ((Chen, 2014), ggeffects (Lüdecke et al., 2021), ggplot2 (Wickham et al., 2020), vegan (Oksanen et al., 2020), rgeos (Bivand et al., 2020), effects (Fox, Weisberg, Price, Friendly, et al., 2020), adespatial (Dray et al., 2021) and car (Fox, Weisberg, Price, Adler, et al., 2020) packages.

Results

Spatial distribution of phylogenetic diversity metrics

The ses.PD values varied between 1.88 and -4.32 (mean= -0.75, sd=1.17; **Fig. 1a**), Coari (1.88) and Blanco Baures (1.87) being the sub-drainages with highest phylogenetic diversity; Ucayali2 (-4.33) and Urubamba (-4.32) are those with the lowest values. Globally, high ses.PD values are found in sub-drainages located near the Amazon main course, and low ses.PD values in peripheral sub-drainages. Values of ses.MPD vary between 2.43 and -6.25, with mean value of -1.90 (sd= 2.15; **Fig. 1b**), suggesting that phylogenetic clustering is more frequent than overdispersion in the sub-drainages analyzed. The northeast sub-drainages Trombetas1 (2.43) and Amazon9 (1.91) have the highest positive, and the northwest sub-drainages Curaray (-6.25) and Napo2 (-5.77) the lowest ses.MPD values. As for ses.PD, we observed that ses.MPD displays the highest values along the Amazon main course and the lowest values at the periphery of the Amazon basin. For ses.MNTD, more negative than positive values are also found (mean= -1.03, sd= 0.96; range= -3.98-0.58; **Fig. 1c**), suggesting that most sub-drainages present a clustered phylogenetic pattern. The sub-drainages Maues (0.58) and Jamanxim (0.58) have the largest positive ses.MNTD values, and Urubamba (-3.98) and Mantaro (-3.20) the highest negative values.

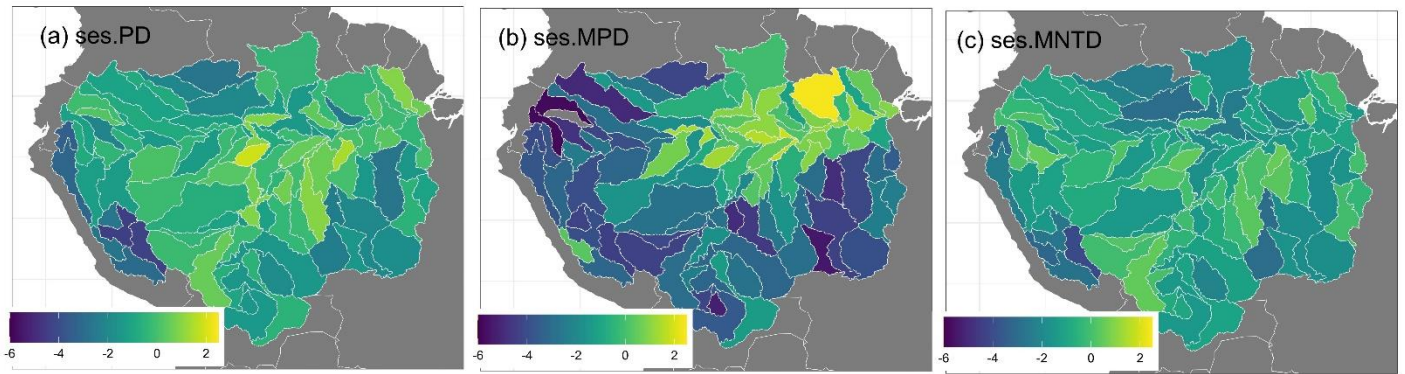


Fig. 1. Standardized effect size of phylogenetic diversity calculated using 2086 native Amazonian freshwater fish species (genetic+polytomy tree). (a) sensu stricto (ses.PD), (b) mean phylogenetic pairwise distance (ses.MPD), and (c) mean nearest taxon distance (ses.MNTD). Negative values of ses.MNTD and ses.MPD indicate phylogenetically clustered assemblages, while positive ones phylogenetically overdispersed assemblages.

Phylogenetic metrics calculated from genetic tree (635 fish species) presented a similar distribution to the three phylogenetic metrics calculated from genetic+polytomy tree (see **Fig. S2.6 in Supporting Information**). The ses.PD metric varies between 3.52 and -2.28 (0.51, sd=1.08; **Figure S2.6a**). We found ses.MPD more negative values varying between 1.39 and -5.28 (mean=-1.58, sd= 1.88; **Figure S2.6b**) and ses.MNTD varying between 3.07 and -2.35 (-0.27, sd=1.09; **Figure S2.6c**).

Table 1. Pearson Correlation coefficients between species richness, endemism, and each of the three phylogenetic metrics calculated from the genetic+polytomy tree for 2086 freshwater fish species (phylogenetic diversity, PD; mean pairwise distance, MPD; and mean nearest taxa distance, MNTD). Values above the diagonal (upper triangle) refer to correlations between sub-drainages total species richness, endemic richness and raw phylogenetic metric values (i.e. without controlling for richness). Values below (lower triangle) refer to correlations between sub-drainages total species richness, endemic richness and standardized effect size (ses.) of the three phylogenetic metrics.

	Richness	Endemism	PD	MPD	MNTD
Richness	-	-	0.98	0.43	-0.84
Endemism	0.44	-	0.38	0.02	-0.37
ses.PD	0.14	-0.21	-	0.52	-0.89
ses.MPD	0.09	-0.18	0.43	-	0.51
ses.MNTD	-0.04	-0.21	0.79	-0.01	-

Pearson correlations show that ses.PD, ses.MPD and ses.MNTD are unrelated to taxonomic metrics (richness and endemism), whereas ses.PD is correlated to ses.MPD and ses.MNTD (lower triangle, **Table 1**; see **Table S2.2 in Supporting Information** for genetic tree results). The raw values of all phylogenetic metrics showed much high correlation values among each other and the other taxonomic metrics (upper triangle, **Table 1**; see **Table S2.2** for genetic tree results).

Determinants of the three phylogenetic diversity metrics

None of our selected historical predictors have effect on ses.PD, this last metric being only significantly negatively related to sub-drainage surface area and distance of the sub-drainage from the Amazon River mouth (**Fig. 2a**; **Table 2**). Note that there is also a marginally significant positive effect of sub-drainage network density (i.e.: the length of the riverine network divided by the surface area of the sub-drainage) on ses.PD. There is a significant spatial structure in model residuals, which has been controlled for by including the three selected MEMs (**Fig. S1.2**).

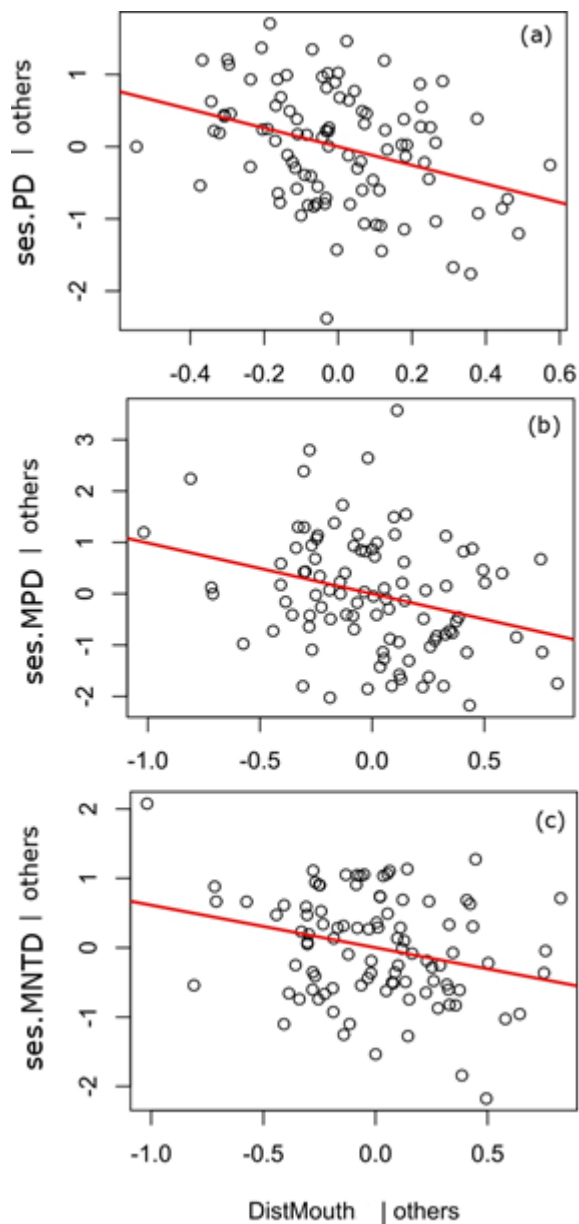


Fig. 2. Significant relationships between phylogenetic diversity (ses.PD) and phylogenetic relatedness (ses.MNTD and ses.MPD) metrics and the distance of sub-drainages from the river mouth, after controlling for all other drivers considered in our model. Axes represent partial regression residuals controlling for all other predictors and extracted from multiple regression models; these effects are calculated considering mean values of all the other predictors as they are scaled so that their mean values equal zero.

The ses.MPD is positively influenced by the surface of sub-drainage covered by sea water at ~5Mya (**Fig. 3b**), negatively related to distance from river mouth (**Fig. 2b**) and related to current climate (positive effect of PC3_globEnv, and negatively related to PC4_GlobEnv) (**Fig. S1.3-S1.4; Table S1.1**). Values of ses.MPD are also significantly related to water types, white and clear waters having lower values compared to black waters (**Fig. S1.5**). Finally, significant negative effects of natural fragmentation (i.e. the total number of waterfall; **Fig. 3a**), sub-drainage surface covered by sea water at <1Mya (**Fig. 3c**), distance from river mouth (**Fig. 2c**), and surface area of sub-drainage are observed for ses.MNTD values. Similar coefficients emerged when evaluating the same models with genetic tree even if significance of predictors changed slightly (see **Table S2.3**).

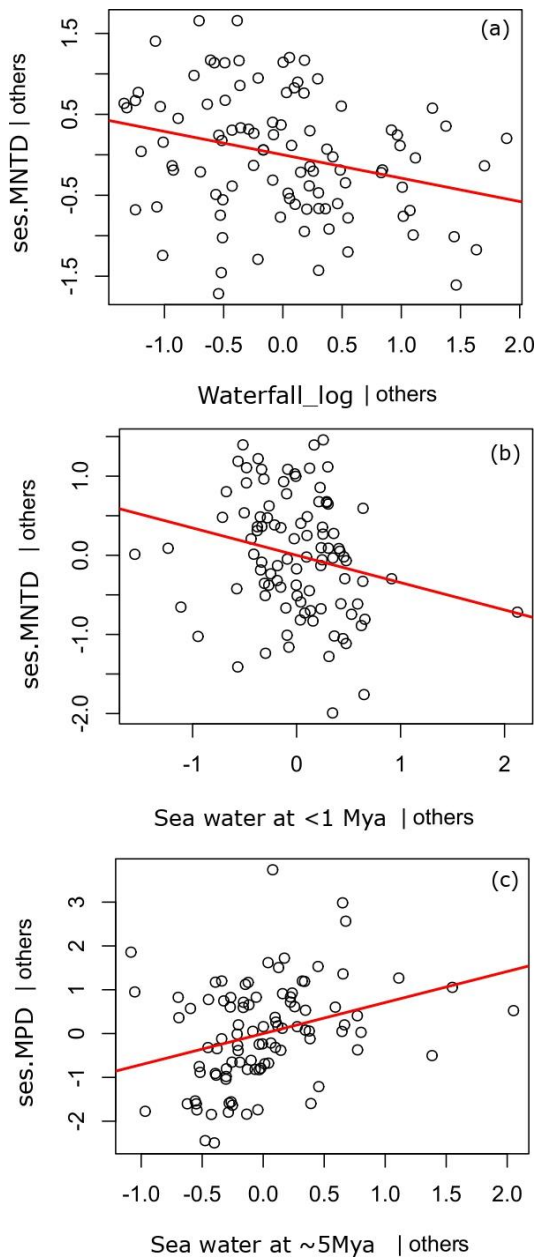


Fig. 3. Significant relationships between phylogenetic relatedness metrics (ses.MNTD and ses.MPD) and (a) Habitat natural fragmentation (Waterfall_log), (b) Proportion of sub-drainages surface covered by seawater at <1Mya (25m) and (c) Proportion of sub-drainages surface covered by seawater at ~5Mya (100m), after controlling for all other drivers considered in our model. These effects are partial regression residuals (see Fig 2 for further details).

Table 2. Estimates, 95% confidence interval and p-values from the multiple regression models for phylogenetic diversity estimated using ses.PD, ses.MPD and ses.MNTD. Significant relationships ($p < 0.05$) are in bold.

	ses.PD		ses.MPD		ses.MNTD	
	<i>Estimates (CI)</i>	<i>p</i>	<i>Estimates (CI)</i>	<i>p</i>	<i>Estimates (CI)</i>	<i>p</i>
(Intercept)	-1.05 (-1.95 – -0.15)	0.023	-1.00 (-2.22 – 0.22)	0.108	-1.27 (-2.09 – -0.45)	0.003
WaterColor [Clear]	-0.20 (-1.14 – 0.75)	0.683	-1.10 (-2.35 – 0.16)	0.085	-0.24 (-1.07 – 0.60)	0.579
WaterColor [White]	0.48 (-0.31 – 1.27)	0.229	-1.18 (-2.28 – -0.08)	0.036	0.28 (-0.45 – 1.02)	0.449
NetwD	0.19 (-0.02 – 0.40)	0.075	-0.12 (-0.42 – 0.18)	0.432	0.12 (-0.08 – 0.32)	0.230
Area	-0.33 (-0.63 – -0.03)	0.030	0.02 (-0.35 – 0.39)	0.909	-0.27 (-0.51 – -0.02)	0.033
SoilDiv	0.08 (-0.17 – 0.33)	0.506	0.24 (-0.10 – 0.58)	0.160	0.05 (-0.18 – 0.27)	0.686
DistMouth	-1.29 (-2.12 – -0.46)	0.003	-0.99 (-1.73 – -0.25)	0.009	-0.61 (-1.11 – -0.12)	0.016
CoverDiv	-0.12 (-0.47 – 0.23)	0.511	-0.01 (-0.50 – 0.48)	0.959	-0.01 (-0.34 – 0.32)	0.945
PC1_Diff_CurrentLGM	-0.08 (-0.45 – 0.29)	0.654	0.37 (-0.14 – 0.87)	0.151	0.14 (-0.20 – 0.48)	0.413
PC2_Diff_CurrentLGM	-0.01(-0.36 – 0.34)	0.959	-0.22 (-0.66 – 0.21)	0.315	0.01 (-0.28 – 0.31)	0.920
PC3_Diff_CurrentLGM	-0.04 (-0.35 – 0.27)	0.803	-0.19 (-0.61 – 0.23)	0.379	0.07 (-0.21 – 0.35)	0.615
PebasLake	0.08 (-0.72 – 0.88)	0.844	0.17 (-0.82 – 1.16)	0.726	0.20 (-0.46 – 0.86)	0.551
Sea water at <1Mya	-0.26 (-0.63 – 0.11)	0.165	0.42 (-0.10 – 0.93)	0.111	-0.35 (-0.69 – 0.00)	0.050
Sea water at ~5Mya	0.16 (-0.19 – 0.51)	0.358	0.71 (0.22 – 1.20)	0.005	-0.14 (-0.47 – 0.19)	0.397
Waterfall	-0.16 (-0.42 – 0.09)	0.201	0.20 (-0.14 – 0.53)	0.240	-0.29 (-0.51 – -0.06)	0.012
PC1_GlobEnv	0.46 (-0.19 – 1.11)	0.162	-0.07 (-0.82 – 0.67)	0.847	-0.15 (-0.65 – 0.35)	0.548
PC2_GlobEnv	-0.17 (-0.61 – 0.27)	0.449	0.45 (-0.08 – 0.98)	0.093	0.04 (-0.32 – 0.39)	0.827
PC3_GlobEnv	-0.17(-0.46 – 0.11)	0.225	0.55 (0.19 – 0.92)	0.003	-0.23 (-0.48 – 0.01)	0.063
PC4_GlobEnv	-0.14 (-0.38 – 0.11)	0.268	-0.43 (-0.75 – -0.10)	0.011	-0.00(-0.22 – 0.22)	0.989
SamplingEffort	-0.22 (-0.48 – 0.04)	0.096	-0.22(-0.58 – 0.15)	0.242	-0.22(-0.46 – 0.03)	0.084
MEM3	-0.47 (-0.84 – -0.11)	0.012	-	-	-	-
MEM1	0.18 (-0.40 – 0.77)	0.537	-	-	-	-
MEM6	-0.16 (-0.36 – 0.05)	0.127	-	-	-	-
R ² / R ² adjusted	0.587 / 0.464		0.738 / 0.674		0.414 / 0.270	
Moran's I (<i>p value</i>)	-0.01 (p= 0.67)		-0.01 (p= 0.60)		-0.01 (p= 0.14)	

Discussion

Both contemporary and historical drivers play an important role in explaining current patterns of biodiversity (Coronado et al., 2015; Crouch et al., 2019; Ricklefs, 1987, 2004). Here, using a large data set on freshwater fish distribution in the Amazon basin (Jézéquel et al., 2020) and a recent phylogenetic super tree (Rabosky, 2020), we found marked and contrasting phylogenetic signatures of fish assemblages across the 97 sub-drainages, whatever the phylogenetic metric analyzed (i.e. ses.PD, ses.MPD, ses.MNTD). As far as we know, this is the first study applying this phylogenetic framework and its drivers at the scale of the whole Amazon basin (but see e.g.: Craig et al., 2020 for an application at more regional scale and Dagosta et al., 2021). These contrasting signatures were related to various historical and contemporary drivers most often similar, as expected, to the ones related to richness and endemism patterns (Oberdorff et al., 2019).

Regional scale contemporary drivers of Amazonian phylodiversity patterns

We found effects of some current environmental drivers on assemblage phylogenetic structure in our 97 sub-drainages. The third and fourth PCA axes describing current climate were respectively positively and negatively linked to ses.MPD values that captures the variation in phylodiversity at deep time scales. The former is linked to high energy availability and stable climatic conditions whereas the latter is negatively related to high elevation and steep gradients (see **Fig. S1.3 and S1.4 in Appendix 1**). Both relationships indicate more overdispersed fish assemblages in sub-drainages located in the eastern part along the Amazon mainstem, in sub-drainages located in low elevation and in less steep gradient areas. Sub-drainages in such conditions may accumulate lineages due to lower extinction and higher colonization probabilities (Carvajal-Quintero et al., 2019; Oberdorff et al., 2019). High elevation areas, on the other hand, are more restricted to colonization by highly adapted species and subject to numerous random extinction

events due to habitat harshness (Datry et al., 2016). This may result in species poor assemblages with low lineage diversification over the long term. High fish endemism levels in stable climatic sub-drainages and low total richness in sub-drainages with high elevation and steep gradients are reported in Oberdorff et al. (2019), but our results point only to a marginally significant and negative relationship between ses.MNTD and the stability PCA axis.

Our results also depict an effect of water types on ses.MPD, black waters hosting assemblages more phylogenetically overdispersed (only at high phylogenetic levels) than their clear and white waters counterparts (**Fig. S1.5**). This pattern may be due to the specific characteristics of black water stained by tannins and humic acids leached from vegetation and having low pH (pH~5 or lower) and low autochthonous productivity (Bogotá-Gregory et al., 2020). These characteristics create strong barriers to colonization for species unfitting these specific conditions that necessitate long term adaptation (Beheregaray et al., 2015; Crampton, 2019; Dagosta & Pinna, 2019; Gonzalez, Wilson & Wood, 2006; Van Nynatten et al., 2015) and may have thus promoted lineages diversification through isolation processes.

Regional scale historical drivers of Amazonian phylodiversity patterns

Freshwater fishes are highly limited by connectivity among habitats (Carvajal-Quintero et al., 2019; Rahel, 2007; Tonkin et al., 2018). The negative relationship found between the number of waterfalls and the phylogenetic metric ses.MNTD (**Fig. 3a**), capturing the variation in phylodiversity at shallow evolutionary time, suggests that intensely fragmented sub-drainages have assemblages formed by closely related species (i.e., assemblage showing a phylogenetic clustering pattern), which can be attributed to allopatric speciation due to reduced population dispersal and consequent reduced gene flow among fragmented populations (Dias et al., 2013; Tedesco et al., 2012). Peripheral sub-drainages of the Amazon basin drain fragmented landscapes (e.g.: ancient,

cratonic rivers in the Brazilian and Guiana shields and recent Andean mountains) (Bicudo et al., 2019; Hoorn et al., 2010) and contain high fish endemism levels (Oberdorff et al., 2019). Furthermore, although *ses.PD* and *ses.MPD* showed no significant link with habitat fragmentation by waterfalls, low associated values of both metrics indicate lower phylogenetic diversity *sensu stricto* than expected in sub-drainages with comparable species richness. Together, these findings support the idea of recent speciation events coupled with both high extinction and/or low colonization rates in fragmented sub-drainages (Albert et al., 2011).

The Amazon basin has been subject in the past to a series of marine incursions in both its western (e.g.: Bicudo et al., 2019; C. Hoorn et al., 2010) and eastern (e.g.: Christ et al., 2021) parts and on ancient (Eocene to Miocene periods in the West; Pozo and Pebas systems) and more recent (Pleistocene marine incursions in the East) time scales. These marine incursions have favored the adaptation of several marine lineages to fresh water environment (Bloom & Lovejoy, 2017; Fontenelle et al., 2021; Lovejoy et al., 2006) but also probably led to high extinctions due to the concomitant elimination of freshwater habitats in areas affected by these marine incursions (Oberdorff et al., 2019). In agreement with this last hypothesis, we found a slightly significant negative relationship between *ses.MNTD* and eastern sub-drainages impacted by the last sea level rise during the middle Pleistocene (<1Mya, ~25m) (Christ et al., 2021), meaning that assemblages in these sub-drainages are more phylogenetically clustered than expected. This may be due to high extinction rates of lowland freshwater fish species in submerged areas that reduced their overall species richness and diversification processes in the remaining, higher elevation, isolated areas (Oberdorff et al. 2019). We also found that the phylogenetic metric *ses.MPD*, capturing the variation in phylodiversity at high phylogenetic levels, was positively related to eastern sub-drainages having experienced older and longer marine incursions (~5Mya, from 50 to 100 m and a duration of ~0.8 Mya) (Haq et al., 1987). Given that phylogenetic diversity *sensu stricto* (*ses.PD*)

is not significantly higher than in other sub-drainages and that many marine-derived species such as anchovies, flatfishes, pufferfishes, drum, needlefishes, and stingrays are present in these sub-drainages, we suggest that the increase in ses.MPD is related to the presence of marine-derived lineages in these sub-drainage assemblages.

The presence, extension, and attributes of the Pebas system is still uncertain (Bicudo et al., 2019; Hoorn et al., 2010; McDermott, 2021), and our results show no significant effect of our categorical variable the “Pebas Lake system” (sensu Hoorn et al., 2010) on assemblage phylogeny patterns. There was no marked indication of structured phylogenetic diversity – overdispersed or clustered fish assemblages structured phylogenies – that could have been produced by extinction, dispersal and diversification of lineages within the Pebas system. However, the rather rough variable we used here may have missed some key areas of the historical Pebas system, failing to capture any significant phylogenetic structure. This is most probable as we did find a strong phylogenetic structure along the Amazonian West/East gradient. As previously said, the geographical boundaries of the Pebas are uncertain and vary substantially according to authors (Fontenelle et al., 2021).

Basin wide drivers of phylogeny

We found a significant pattern of fish assemblage phylogenetic diversity along the Amazon west/east gradient. Phylogenetic diversity sensu stricto (ses.PD) and ses.MPD metric increases in sub-drainages from west to east meaning that western assemblages are less phylogenetically diversified, at least in term of lineages, than eastern ones (**Fig. 1a, b**). This result is inconsistent with the prediction of higher lineages diversity in sub-drainages of Western Amazonia and thus refutes the hypothesis that this region acts as a broad species pump for the whole basin, as recently suggested by Fontenelle et al. (2021) for marine-derived lineages only. This increase in

assemblages phylogenetic diversity (*sensu stricto*) from west to east, already highlighted by Dagosta et al. (2020), is surprising insofar as this pattern is also opposite to the one noticed by Oberdorff et al. (2019) for species richness (i.e. sub-drainages species richness slightly but significantly decreases along a West-East gradient). However, we also found here a decreasing pattern of phylogenetic clustering from west to east (as measured by the *ses.MNTD* metric, **Fig. 1c**) suggesting large and recent radiations of fewer lineages in sub-drainages of the western Amazon that may have generated in fine higher overall species richness over time compared to more eastern ones. Following this pattern, western Amazonia can be seen as an evolutionary cradle of biodiversity (i.e.: location with unusually high rates of speciation) rather than a species pump region. On the other hand, the lower phylogenetic diversity in western assemblages compared to eastern ones suggests either historical unsuccessful colonization events or most probably intense lineages extinction in this region.

Indeed, the repeated transitions between Eocene and Miocene periods from fluvial-like systems to wetlands (Pozo and Pebas systems)(Antoine et al., 2016; Bicudo et al., 2019) produced strong habitat filtering for species that, together with complex salinity gradients due to periodical connections of the system to the Caribbean region, may have promoted some lineages extinction and remaining lineages diversification in the successive fluvio/lacustrine systems. The analysis of fossil records potentially available in this region (e.g.: Chabain et al., 2017) may shed further light on these possible extinction processes (e.g.: Chabain et al., 2017). In contrast, the easterly flowing proto-Amazon system (eastward of the Purus Arch) has been geologically and hydrologically more stable than western Amazonia during the past 30 millions of years (Bicudo et al., 2019; Hoorn et al., 2010; Sacek, 2014), probably causing higher phylogenetic diversity *sensu stricto* due to accumulation and persistence of lineages in this area over a longer period of time (Coronado et al., 2015). Furthermore, fish assemblages in this eastern region (downstream part of the Amazon

current longitudinal gradient and near the historical West-East Amazon divide of Purus Arch) may benefit from lineages accumulation due to the conjunction of the three Amazon water types and to local colonization of species historically inhabiting both sides of the historical barrier (Dagosta et al., 2020).

To conclude, our study has revealed a highly non-random spatial and environmental distribution of our three phylogenetic diversity metrics (ses.PD, ses.MPD, ses.MNTD) across the 97 sub-drainages covering the Amazon basin. This suggests that diversification most often occurs within specific geographic areas (e.g.: fragmented areas, water types, western vs eastern Amazonia) and that the long-distance dispersal of species is still rare among these areas (but see Fontenelle et al. 2021 for marine-derived lineages). However, it is still relevant analyze the variation in species composition between our 97 subdrainage assemblages (i.e., taxonomic Beta diversity, sensu Whittaker, 1960), since it will bring a more precise picture of the effect of dispersal limitation in shaping current fish assemblages in the Amazon basin.

References

- Albert, J. S., Carvalho, T. P., Petry, P., Holder, M. A., Maxime, E. L., Espino, J., Corahua, I., Quispe, R., Rengifo, B., Ortega, H., & Reis, R. E. (2011). Aquatic Biodiversity in the Amazon: Habitat Specialization and Geographic Isolation Promote Species Richness. *Animals*, 1(2), 205–241. <https://doi.org/10.3390/ani1020205>
- Albert, J. S., Tagliacollo, V. A., & Dagosta, F. (2020). Diversification of Neotropical Freshwater Fishes. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 51(1), 27–53. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-011620-031032>
- Antoine, P.-O., Abello, M. A., Adnet, S., Altamirano Sierra, A. J., Baby, P., Billet, G., Boivin, M., Calderón, Y., Candela, A., Chabain, J., Corfu, F., Croft, D. A., Ganerød, M., Jaramillo, C., Klaus, S., Marivaux, L., Navarrete, R. E., Orliac, M. J., Parra, F., ... Salas-Gismondi, R. (2016). A 60-million-year Cenozoic history of western Amazonian ecosystems in Contamana, eastern Peru. *Gondwana Research*, 31, 30–59. <https://doi.org/10.1016/j.gr.2015.11.001>
- Antonelli, A., Ariza, M., Albert, J., Andermann, T., Azevedo, J., Bacon, C., Faurby, S., Guedes, T., Hoorn, C., Lohmann, L. G., Matos-Maraví, P., Ritter, C. D., Sanmartín, I., Silvestro, D., Tejedor, M., Steege, H. ter, Tuomisto, H., Werneck, F. P., Zizka, A., & Edwards, S. V. (2018). Conceptual and empirical advances in Neotropical biodiversity research. *PeerJ*, 6, e5644. <https://doi.org/10.7717/peerj.5644>
- Beheregaray, L. B., Cooke, G. M., Chao, N. L., & Landguth, E. L. (2015). Ecological speciation in the tropics: Insights from comparative genetic studies in Amazonia. *Frontiers in Genetics*, 5. <https://doi.org/10.3389/fgene.2014.00477>
- Bicudo, T. C., Sacek, V., de Almeida, R. P., Bates, J. M., & Ribas, C. C. (2019). Andean Tectonics and Mantle Dynamics as a Pervasive Influence on Amazonian Ecosystem. *Scientific Reports*, 9(1), 16879. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-53465-y>
- Bivand, R., Rundel, C., Pebesma, E., Stuetz, R., Hufthammer, K. O., Giraudoux, P., Davis, M., & Santilli, S. (2020). *rgeos: Interface to Geometry Engine - Open Source ('GEOS') (0.5-5)* [Computer software]. <https://CRAN.R-project.org/package=rgeos>
- Blanchet, F. G., Legendre, P., & Borcard, D. (2008). Modelling directional spatial processes in ecological data. *Ecological Modelling*, 215(4), 325–336. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2008.04.001>
- 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. <https://doi.org/10.1111/jbi.12954>
- Bogotá-Gregory, J. D., Lima, F. C. T., Correa, S. B., Silva-Oliveira, C., Jenkins, D. G., Ribeiro, F. R., Lovejoy, N. R., Reis, R. E., & Crampton, W. G. R. (2020). Biogeochemical water type influences community composition, species richness, and biomass in megadiverse Amazonian fish assemblages. *Scientific Reports*, 10(1), 15349. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-72349-0>
- Brown, J. H. (2014). Why are there so many species in the tropics? *Journal of Biogeography*, 41(1), 8–22. <https://doi.org/10.1111/jbi.12228>
- Cadotte, M. W., Davies, T. J., 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. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2009.01405.x>
- Carvajal-Quintero, J., 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*, 116(27), 13434–13439.
<https://doi.org/10.1073/pnas.1902484116>
- Chabain, J., Antoine, P.-O., Altamirano-Sierra, A. J., Marivaux, L., Pujos, F., Salas Gismondi, R., & Adnet, S. (2017). Cenozoic batoids from Contamana (Peruvian Amazonia) with focus on freshwater potamotrygonins and their paleoenvironmental significance. *Geobios*, 50(5), 389–400. <https://doi.org/10.1016/j.geobios.2017.10.003>
- Chen, C. B. and H. (2014). *GISTools: Some further GIS capabilities for R* (0.7-4) [Computer software]. <https://CRAN.R-project.org/package=GISTools>
- Christ, A. J., Bierman, P. R., Schaefer, J. M., Dahl-Jensen, D., Steffensen, J. P., Corbett, L. B., Peteet, D. M., Thomas, E. K., Steig, E. J., Rittenour, T. M., Tison, J.-L., Blard, P.-H., Perdrial, N., Dethier, D. P., Lini, A., Hidy, A. J., Caffee, M. W., & Southon, J. (2021). A multimillion-year-old record of Greenland vegetation and glacial history preserved in sediment beneath 1.4 km of ice at Camp Century. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 118(13). <https://doi.org/10.1073/pnas.2021442118>
- Coronado, E. N. H., Dexter, K. G., Pennington, R. T., Chave, J., Lewis, S. L., Alexiades, M. N., Alvarez, E., Oliveira, A. A. de, Amaral, I. L., Araujo-Murakami, A., Arets, E. J. M. M., Aymard, G. A., Baraloto, C., Bonal, D., Brienen, R., Cerón, C., Valverde, F. C., Fiore, A. D., Farfan-Rios, W., ... Phillips, O. L. (2015). Phylogenetic diversity of Amazonian tree communities. *Diversity and Distributions*, 21(11), 1295–1307.
<https://doi.org/10.1111/ddi.12357>
- Craig, J. M., Carvalho, T. P., Chakrabarty, P., Derouen, V., Ortega, H., Petry, P., Reis, R. E., Tagliacollo, V. A., Albert, J. S., 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). <https://doi.org/10.1590/1982-0224-2020-0004>
- Crampton, W. G. R. (2019). Electroreception, electrogenesis and electric signal evolution. *Journal of Fish Biology*, 95(1), 92–134. <https://doi.org/10.1111/jfb.13922>
- Crouch, N. M. A., Capurro, J. M. G., Hackett, S. J., & Bates, J. M. (2019). Evaluating the contribution of dispersal to community structure in Neotropical passerine birds. *Ecography*, 42(2), 390–399. <https://doi.org/10.1111/ecog.03927>
- Dagosta, F. C. P., Pinna, M. de, Peres, C. A., & Tagliacollo, V. A. (n.d.). Existing protected areas provide a poor safety-net for threatened Amazonian fish species. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, n/a(n/a). <https://doi.org/10.1002/aqc.3461>
- Dagosta, F. C. P., & Pinna, M. D. (2019). The Fishes of the Amazon: Distribution and Biogeographical Patterns, with a Comprehensive List of Species. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 2019(431), 1–163. <https://doi.org/10.1206/0003-0090.431.1.1>
- Datry, T., Melo, A. S., Moya, N., Zubieta, J., Barra, E. D. la, & Oberdorff, T. (2016). Metacommunity patterns across three Neotropical catchments with varying environmental harshness. *Freshwater Biology*, 61(3), 277–292. <https://doi.org/10.1111/fwb.12702>
- Dexter, K. G., Lavin, M., Torke, B. M., Twyford, A. D., Kursar, T. A., Coley, P. D., Drake, C., Hollands, R., & Pennington, R. T. (2017). Dispersal assembly of rain forest tree communities across the Amazon basin. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 114(10), 2645–2650. <https://doi.org/10.1073/pnas.1613655114>
- 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. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2012.07724.x>

- Dobrovolski, R., Melo, A. S., Cassemiro, F. A. S., & Diniz-Filho, J. A. F. (2012). Climatic history and dispersal ability explain the relative importance of turnover and nestedness components of beta diversity. *Global Ecology and Biogeography*, 21(2), 191–197. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2011.00671.x>
- Dormann, C. F., Purschke, O., Márquez, J. R. G., Lautenbach, S., & Schröder, B. (2008). Components of Uncertainty in Species Distribution Analysis: A Case Study of the Great Grey Shrike. *Ecology*, 89(12), 3371–3386. <https://doi.org/10.1890/07-1772.1>
- Dray, S., Bauman, D., Blanchet, G., Borcard, D., Clappe, S., Guenard, G., Jombart, T., Larocque, G., Legendre, P., Madi, N., & Wagner, H. H. (2021). *adespatial: Multivariate Multiscale Spatial Analysis* (0.3-14) [Computer software]. <https://CRAN.R-project.org/package=adespatial>
- Dray, S., Legendre, P., & Peres-Neto, P. R. (2006). Spatial modelling: A comprehensive framework for principal coordinate analysis of neighbour matrices (PCNM). *Ecological Modelling*, 196(3), 483–493. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2006.02.015>
- Faith, D. P. (1992). Conservation evaluation and phylogenetic diversity. *Biological Conservation*, 61(1), 1–10. [https://doi.org/10.1016/0006-3207\(92\)91201-3](https://doi.org/10.1016/0006-3207(92)91201-3)
- Figueiredo, J., Hoorn, C., Ven, P. van der, & Soares, E. (2009). Late Miocene onset of the Amazon River and the Amazon deep-sea fan: Evidence from the Foz do Amazonas Basin. *Geology*, 37(7), 619–622. <https://doi.org/10.1130/G25567A.1>
- Fontenelle, J. P., Marques, F. P. L., Kolmann, M. A., & Lovejoy, N. R. (n.d.). Biogeography of the neotropical freshwater stingrays (Myliobatiformes: Potamotrygoninae) reveals effects of continent-scale paleogeographic change and drainage evolution. *Journal of Biogeography*, n/a(n/a). <https://doi.org/10.1111/jbi.14086>
- Fox, J., Weisberg, S., Price, B., Adler, D., Bates, D., Baud-Bovy, G., Bolker, B., Ellison, S., Firth, D., Friendly, M., Gorjanc, G., Graves, S., Heiberger, R., Krivitsky, P., Laboissiere, R., Maechler, M., Monette, G., Murdoch, D., Nilsson, H., ... R-Core. (2020). *car: Companion to Applied Regression* (3.0-10) [Computer software]. <https://CRAN.R-project.org/package=car>
- Fox, J., Weisberg, S., Price, B., Friendly, M., Hong, J., Andersen, R., Firth, D., Taylor, S., & R Core Team. (2020). *effects: Effect Displays for Linear, Generalized Linear, and Other Models* (4.2-0) [Computer software]. <https://CRAN.R-project.org/package=effects>
- Gelman, A. (2008). Scaling regression inputs by dividing by two standard deviations. *Statistics in Medicine*, 27(15), 2865–2873. <https://doi.org/10.1002/sim.3107>
- Gonzalez, R. J., Wilson, R. W. & Wood, C. M. (2006). *Fish Physiology: The Physiology of Tropical Fishes* (1st ed., Vol. 21). A. L. Val, V.M.F. Almeida-Val, & D.J. Randall. <https://www.elsevier.com/books/fish-physiology-the-physiology-of-tropical-fishes/val/978-0-12-350445-6>
- Graham, M. H. (2003). Confronting Multicollinearity in Ecological Multiple Regression. *Ecology*, 84(11), 2809–2815. <https://doi.org/10.1890/02-3114>
- Haffer. (1969). Speciation in amazonian forest birds. *Science (New York, N.Y.)*, 165(3889), 131–137. <https://doi.org/10.1126/science.165.3889.131>
- Haq, B. U., Hardenbol, J., & Vail, P. R. (1987). Chronology of Fluctuating Sea Levels Since the Triassic. *Science*, 235(4793), 1156–1167. <https://doi.org/10.1126/science.235.4793.1156>
- Hoorn, C., Wesselingh, F. P., Steege, H. ter, Bermudez, M. A., Mora, A., Sevink, J., Sanmartín, I., Sanchez-Meseguer, A., Anderson, C. L., Figueiredo, J. P., Jaramillo, C., Riff, D., Negri, F. R., Hooghiemstra, H., Lundberg, J., Stadler, T., Särkinen, T., & Antonelli, A. (2010). Amazonia Through Time: Andean Uplift, Climate Change, Landscape Evolution, and Biodiversity. *Science*, 330(6006), 927–931. <https://doi.org/10.1126/science.1194585>

- Hoorn, Carina, Bogotá-A, G. R., Romero-Baez, M., Lammertsma, E. I., Flantua, S. G. A., Dantas, E. L., Dino, R., do Carmo, D. A., & Chemale, F. (2017). The Amazon at sea: Onset and stages of the Amazon River from a marine record, with special reference to Neogene plant turnover in the drainage basin. *Global and Planetary Change*, *153*, 51–65. <https://doi.org/10.1016/j.gloplacha.2017.02.005>
- Hovikoski, J., Räsänen, M., Gingras, M., Lopéz, S., Romero, L., Ranzi, A., & Melo, J. (2007). Palaeogeographical implications of the Miocene Quendeque Formation (Bolivia) and tidally-influenced strata in southwestern Amazonia. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, *243*(1), 23–41. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2006.07.013>
- Hugueny, B., Oberdorff, T., & Tedesco, P. A. (2010). *Community ecology of river fishes: A large-scale perspective*. In *American Fisheries Society Symposium* (Vol. 73, pp. 29-62).
- Jaramillo, C., Romero, I., D’Apolito, C., Bayona, G., Duarte, E., Louwye, S., Escobar, J., Luque, J., Carrillo-Briceño, J. D., Zapata, V., Mora, A., Schouten, S., Zavada, M., Harrington, G., Ortiz, J., & Wesselingh, F. P. (2017). Miocene flooding events of western Amazonia. *Science Advances*, *3*(5), e1601693. <https://doi.org/10.1126/sciadv.1601693>
- 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., ... Oberdorff, T. (2020a). A database of freshwater fish species of the Amazon Basin. *Scientific Data*, *7*(1), 96. <https://doi.org/10.1038/s41597-020-0436-4>
- 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., ... Oberdorff, T. (2020b). A database of freshwater fish species of the Amazon Basin. *Scientific Data*, *7*(1), 96. <https://doi.org/10.1038/s41597-020-0436-4>
- Kembel, S. W., Cowan, P. D., Helmus, M. R., Cornwell, W. K., Morlon, H., Ackerly, D. D., Blomberg, S. P., & Webb, C. O. (2010). Picante: R tools for integrating phylogenies and ecology. *Bioinformatics*, *26*(11), 1463–1464. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btq166>
- Latrubesse, E. M., Cozzuol, M., da Silva-Caminha, S. A. F., Rigsby, C. A., Absy, M. L., & Jaramillo, C. (2010). The Late Miocene paleogeography of the Amazon Basin and the evolution of the Amazon River system. *Earth-Science Reviews*, *99*(3), 99–124. <https://doi.org/10.1016/j.earscirev.2010.02.005>
- 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. <https://doi.org/10.1002/hyp.9740>
- Leprieur, F., Descombes, P., Gaboriau, T., Cowman, P. F., Parravicini, V., Kulbicki, M., Melián, C. J., de Santana, C. N., Heine, C., Mouillot, D., Bellwood, D. R., & Pellissier, L. (2016). Plate tectonics drive tropical reef biodiversity dynamics. *Nature Communications*, *7*(1), 11461. <https://doi.org/10.1038/ncomms11461>
- Li, C., Zhang, Y., Zha, D., Yang, S., Huang, Z. Y. X., & Boer, W. F. de. (2019). Assembly processes of waterbird communities across subsidence wetlands in China: A functional and phylogenetic approach. *Diversity and Distributions*, *25*(7), 1118–1129. <https://doi.org/10.1111/ddi.12919>

- Lomolino, M. V., Brown, J. H., & Sax, D. F. (2009). Island Biogeography Theory. In *The Theory of Island Biogeography Revisited* (pp. 13–51). Princeton University Press.
<https://www.degruyter.com/document/doi/10.1515/9781400831920.13/html>
- Lovejoy, N. R., Albert, J. S., & Crampton, W. G. R. (2006). Miocene marine incursions and marine/freshwater transitions: Evidence from Neotropical fishes. *Journal of South American Earth Sciences*, 21(1), 5–13. <https://doi.org/10.1016/j.jsames.2005.07.009>
- Lüdecke, D., Aust, F., Crawley, S., & Ben-Shachar, M. S. (2021). *ggeffects: Create Tidy Data Frames of Marginal Effects for “ggplot” from Model Outputs* (1.0.2) [Computer software]. <https://CRAN.R-project.org/package=ggeffects>
- Malhi, Y., Roberts, J. T., Betts, R. A., Killeen, T. J., Li, W., & Nobre, C. A. (2008). Climate Change, Deforestation, and the Fate of the Amazon. *Science*, 319(5860), 169–172.
<https://doi.org/10.1126/science.1146961>
- Mascarenhas, R., Miyaki, C. Y., Dobrovolski, R., & Batalha-Filho, H. (2019). Late Pleistocene climate change shapes population divergence of an Atlantic Forest passerine: A model-based phylogeographic hypothesis test. *Journal of Ornithology*, 160(3), 733–748.
<https://doi.org/10.1007/s10336-019-01650-1>
- McDermott, A. (2021). News Feature: A sea in the Amazon. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 118(10). <https://doi.org/10.1073/pnas.2102396118>
- Miller, E. T., Farine, D. R., & Trisos, C. H. (2017). Phylogenetic community structure metrics and null models: A review with new methods and software. *Ecography*, 40(4), 461–477.
<https://doi.org/10.1111/ecog.02070>
- Miller, K. G., Kominz, M. A., Browning, J. V., Wright, J. D., Mountain, G. S., Katz, M. E., Sugarman, P. J., Cramer, B. S., Christie-Blick, N., & Pekar, S. F. (2005). The Phanerozoic Record of Global Sea-Level Change. *Science*, 310(5752), 1293–1298.
<https://doi.org/10.1126/science.1116412>
- 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., ... Turelli, M. (2007). Evolution and the latitudinal diversity gradient: Speciation, extinction and biogeography. *Ecology Letters*, 10(4), 315–331.
<https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2007.01020.x>
- 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., ... Zuanon, J. (2019). Unexpected fish diversity gradients in the Amazon basin. *Science Advances*, 5(9), eaav8681.
<https://doi.org/10.1126/sciadv.aav8681>
- Oksanen, J., Blanchet, F. G., Friendly, M., Kindt, R., Legendre, P., McGlinn, D., Minchin, P. R., O’Hara, R. B., Simpson, G. L., Solymos, P., Stevens, M. H. H., Szoecs, E., & Wagner, H. (2020). *vegan: Community Ecology Package* (2.5-7) [Computer software].
<https://CRAN.R-project.org/package=vegan>
- Pigot, A. L., & Etienne, R. S. (2015). A new dynamic null model for phylogenetic community structure. *Ecology Letters*, 18(2), 153–163. <https://doi.org/10.1111/ele.12395>
- Pyron, R. A., & Burbrink, F. T. (2014). Ecological and evolutionary determinants of species richness and phylogenetic diversity for island snakes. *Global Ecology and Biogeography*, 23(8), 848–856. <https://doi.org/10.1111/geb.12162>
- Qian, H., Cao, Y., Li, D., Chu, C., Sandel, B., & Wang, X. (2020). Geographic patterns and environmental correlates of phylogenetic relatedness and diversity for freshwater fish

- assemblages in North America. *Ecography*, 43(12), 1814–1824.
<https://doi.org/10.1111/ecog.05280>
- R: *The R Project for Statistical Computing*. (n.d.). Retrieved April 28, 2021, from <https://www.r-project.org/>
- Rabosky, D. L. (2020). Speciation rate and the diversity of fishes in freshwaters and the oceans. *Journal of Biogeography*, 47(6), 1207–1217. <https://doi.org/10.1111/jbi.13839>
- 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.
<https://doi.org/10.1038/s41586-018-0273-1>
- 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.
<https://doi.org/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). <https://doi.org/10.1126/science.aar5452>
- Ricklefs, R. E. (1987). Community Diversity: Relative Roles of Local and Regional Processes. *Science*, 235(4785), 167–171. <https://doi.org/10.1126/science.235.4785.167>
- Ricklefs, R. E. (2004). A comprehensive framework for global patterns in biodiversity. *Ecology Letters*, 7(1), 1–15. <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2003.00554.x>
- Ricklefs, R. E. (2007). Estimating diversification rates from phylogenetic information. *Trends in Ecology & Evolution*, 22(11), 601–610. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2007.06.013>
- Sacek, V. (2014). Drainage reversal of the Amazon River due to the coupling of surface and lithospheric processes. *Earth and Planetary Science Letters*, 401, 301–312.
<https://doi.org/10.1016/j.epsl.2014.06.022>
- Sandel, B., Arge, L., Dalsgaard, B., Davies, R. G., Gaston, K. J., Sutherland, W. J., & Svenning, J.-C. (2011). The Influence of Late Quaternary Climate-Change Velocity on Species Endemism. *Science*, 334(6056), 660–664. <https://doi.org/10.1126/science.1210173>
- Sandel, Brody. (2018). Richness-dependence of phylogenetic diversity indices. *Ecography*, 41(5), 837–844. <https://doi.org/10.1111/ecog.02967>
- Sandel, Brody, Weigelt, P., Kreft, H., Keppel, G., Sande, M. T. van der, Levin, S., Smith, S., Craven, D., & Knight, T. M. (2020). Current climate, isolation and history drive global patterns of tree phylogenetic endemism. *Global Ecology and Biogeography*, 29(1), 4–15.
<https://doi.org/10.1111/geb.13001>
- Scott, S., Rojas, P., & Vila, I. (2020). Meristic and morphological differentiation of Orestias species (Teleostei; Cyprinodontiformes) from the southern Altiplano. *Environmental Biology of Fishes*, 103(8), 939–951. <https://doi.org/10.1007/s10641-020-00995-4>
- Sioli, H. (1984). *The Amazon and its main affluents: Hydrography, morphology of the river courses, and river types*. https://doi.org/10.1007/978-94-009-6542-3_5
- Svenning, J.-C., Eiserhardt, W. L., Normand, S., Ordonez, A., & Sandel, B. (2015). The Influence of Paleoclimate on Present-Day Patterns in Biodiversity and Ecosystems. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 46(1), 551–572.
<https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-112414-054314>
- Swenson, N. G. (2009). Phylogenetic Resolution and Quantifying the Phylogenetic Diversity and Dispersion of Communities. *PLOS ONE*, 4(2), e4390.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0004390>

- Tedesco, P. A., Leprieur, F., Hugueny, B., Brosse, S., Dürr, H. H., Beauchard, O., Busson, F., & Oberdorff, T. (2012). Patterns and processes of global riverine fish endemism. *Global Ecology and Biogeography*, 21(10), 977–987. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2011.00749.x>
- Tedesco, P. A., Paradis, E., Lévêque, C., & Hugueny, B. (2017). Explaining global-scale diversification patterns in actinopterygian fishes. *Journal of Biogeography*, 44(4), 773–783. <https://doi.org/10.1111/jbi.12905>
- Tisseuil, C., Cornu, J.-F., Beauchard, O., Brosse, S., Darwall, W., Holland, R., Hugueny, B., Tedesco, P. A., & Oberdorff, T. (2013). Global diversity patterns and cross-taxa convergence in freshwater systems. *Journal of Animal Ecology*, 82(2), 365–376. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12018>
- Tonkin, J. D., Heino, J., & Altermatt, F. (2018). Metacommunities in river networks: The importance of network structure and connectivity on patterns and processes. *Freshwater Biology*, 63(1), 1–5. <https://doi.org/10.1111/fwb.13045>
- Tsirogiannis, C., & Sandel, B. (2016). PhyloMeasures: A package for computing phylogenetic biodiversity measures and their statistical moments. *Ecography*, 39(7), 709–714. <https://doi.org/10.1111/ecog.01814>
- Tsirogiannis, C., Sandel, B., & Cheliotis, D. (2012). Efficient Computation of Popular Phylogenetic Tree Measures. In B. Raphael & J. Tang (Eds.), *Algorithms in Bioinformatics* (pp. 30–43). Springer. https://doi.org/10.1007/978-3-642-33122-0_3
- Tsirogiannis, C., Sandel, B., & Kalvisa, A. (2014). New Algorithms for Computing Phylogenetic Biodiversity. In D. Brown & B. Morgenstern (Eds.), *Algorithms in Bioinformatics* (pp. 187–203). Springer. https://doi.org/10.1007/978-3-662-44753-6_15
- Tucker, C. M., & Cadotte, M. W. (2013). Unifying measures of biodiversity: Understanding when richness and phylogenetic diversity should be congruent. *Diversity and Distributions*, 19(7), 845–854. <https://doi.org/10.1111/ddi.12087>
- Tucker, C. M., Cadotte, M. W., Carvalho, S. B., Davies, T. J., 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. <https://doi.org/10.1111/brv.12252>
- Van Nynatten, A., Bloom, D., Chang, B. S. W., & Lovejoy, N. R. (2015). Out of the blue: Adaptive visual pigment evolution accompanies Amazon invasion. *Biology Letters*, 11(7), 20150349. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2015.0349>
- Venticinque, E., Forsberg, B., Barthem, R., Petry, P., Hess, L., Mercado, A., Cañas, C., Montoya, M., Durigan, C., & Goulding, M. (2016). An explicit GIS-based river basin framework for aquatic ecosystem conservation in the Amazon. *Earth System Science Data*, 8(2), 651–661. <https://doi.org/10.5194/essd-8-651-2016>
- Webb, C. O. (2000). Exploring the Phylogenetic Structure of Ecological Communities: An Example for Rain Forest Trees. *The American Naturalist*, 156(2), 145–155. <https://doi.org/10.1086/303378>
- 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. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.33.010802.150448>
- Wesselingh, F. P. (2006). Miocene long-lived lake Pebas as a stage of mollusc radiations, with implications for landscape evolution in western Amazonia. *Scripta Geologica*, 133, 1–17.
- Whittaker, R. H. (1960). Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. *Ecological Monographs*, 30(3), 279–338. <https://doi.org/10.2307/1943563>

Wickham, H., Chang, W., Henry, L., Pedersen, T. L., Takahashi, K., Wilke, C., Woo, K., Yutani, H., Dunnington, D., & RStudio. (2020). *ggplot2: Create Elegant Data Visualisations Using the Grammar of Graphics* (3.3.3) [Computer software]. <https://CRAN.R-project.org/package=ggplot2>

Supporting Information

Appendix 1

Table S1.1. Loadings for each climatic (CurrClimate) and elevation (Elev) variable on the four PCA axes retained. Elev = Elevation. Temp = Temperature. Prec = Precipitation. SolRad and RO = Solar radiation and run off. AET, PET, and NPP = Actual Evapotranspiration, Potential Evapotranspiration, and Net Primary Productivity; Min, Max, Mean, Annual, CV, Range, and SD = minimum, maximum, mean, total annual, Coefficient of Variation, range, and Standard Deviation.

	PC1	PC2	PC3	PC4
ElevMean_log	0.24	-0.13	-0.10	0.28
Elev_max	0.20	-0.23	-0.15	0.25
Elev_min	0.23	-0.08	-0.02	-0.07
Elev_std	0.19	-0.22	-0.15	0.26
ElevRge_log	0.20	-0.13	-0.20	0.37
CurrClimate_precAnn	-0.23	-0.12	-0.27	0.04
CurrClimate_precMin	-0.15	-0.29	-0.21	-0.16
CurrClimate_precCV	0.16	0.30	0.16	0.15
CurrClimate_precMax	-0.18	0.11	-0.23	0.24
CurrClimate_ro_mean	-0.21	-0.06	-0.04	0.08
CurrClimate_aetMax	-0.15	0.20	-0.32	0.17
CurrClimate_aetMin	-0.20	-0.24	-0.19	-0.17
CurrClimate_aetAnn	-0.24	-0.08	-0.28	0.03
CurrClimate_aetCV	0.18	0.31	0.05	0.16
CurrClimate_petMax	0.01	0.37	-0.28	0.09
CurrClimate_petMin	-0.17	0.25	0.10	0.37
CurrClimate_petCV	0.21	0.10	-0.30	-0.29
CurrClimate_npp_mn	-0.12	-0.25	-0.12	0.32
CurrClimate_npp_cv	0.25	-0.08	-0.12	0.01
CurrClimate_tempMin	-0.26	0.07	-0.03	-0.05
CurrClimate_tempMax	-0.17	0.30	-0.18	0.02
CurrClimate_tempMean	-0.24	0.18	-0.14	-0.04
CurrClimate_tempCV	0.21	0.08	-0.34	-0.27
CurrClimate_SolRad_mn	-0.22	-0.14	0.29	0.18
CurrClimate_SolRad_cv	0.20	0.17	-0.18	0.00
Proportion of variance	0.49	0.23	0.08	0.05
Cumulative proportion	0.49	0.72	0.80	0.85

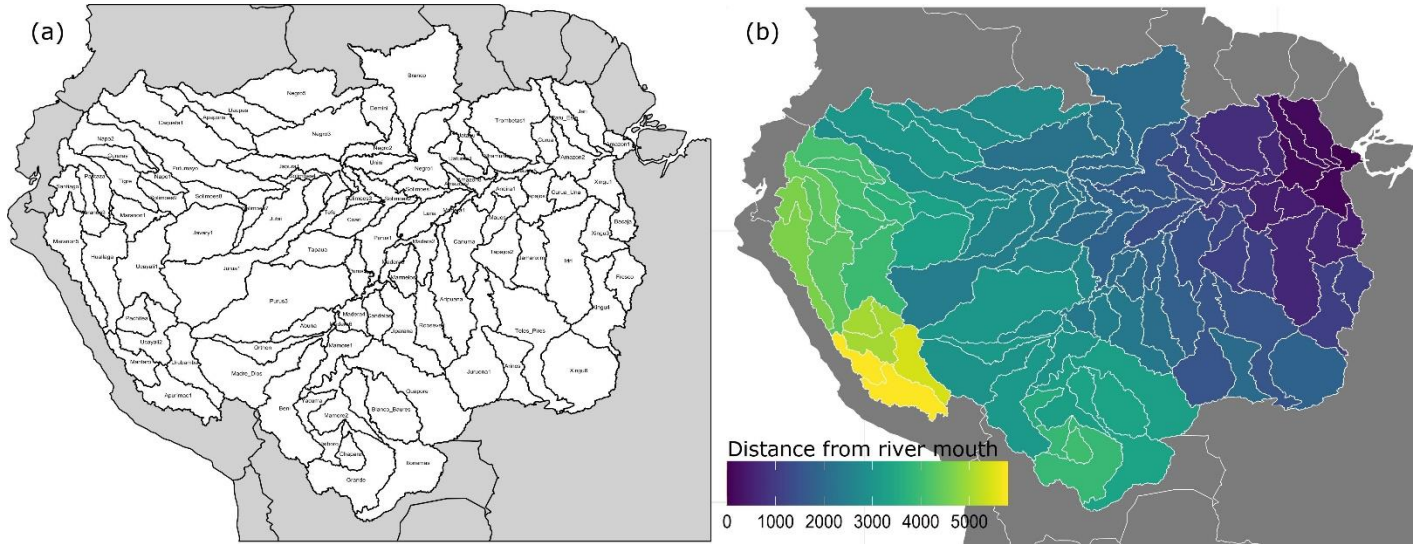


Fig. S1.1. (a) Names and localization of the 97 sub-drainages and (b) distance (km) of each sub-drainage from the Amazon river mouth (from dark blue near the mouth to yellow for most upstream sub-drainages).

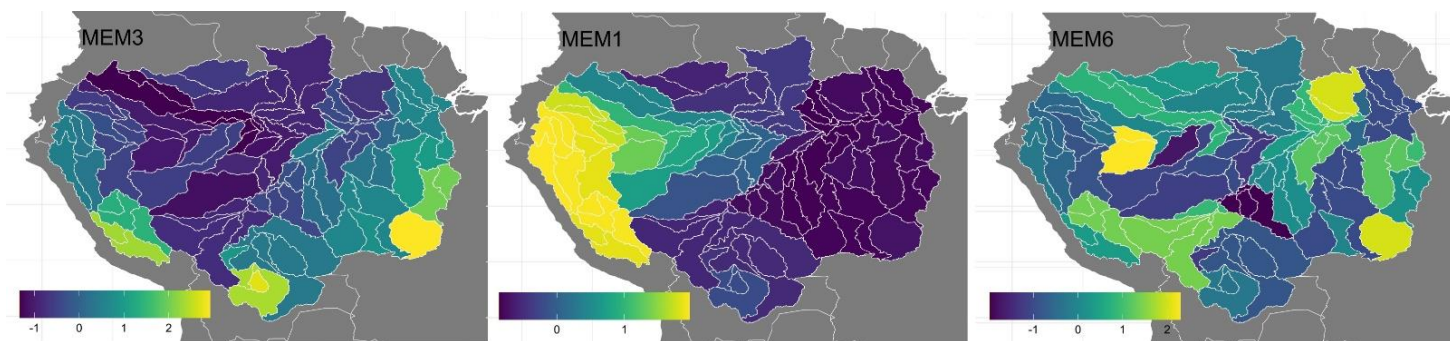


Fig. S1.2. Selected axis of Moran Eigenvector Maps (MEM) included in the ses.PD model. This spatial structure has been calculated based on watercourse spatial distance between all sub-drainage basins.

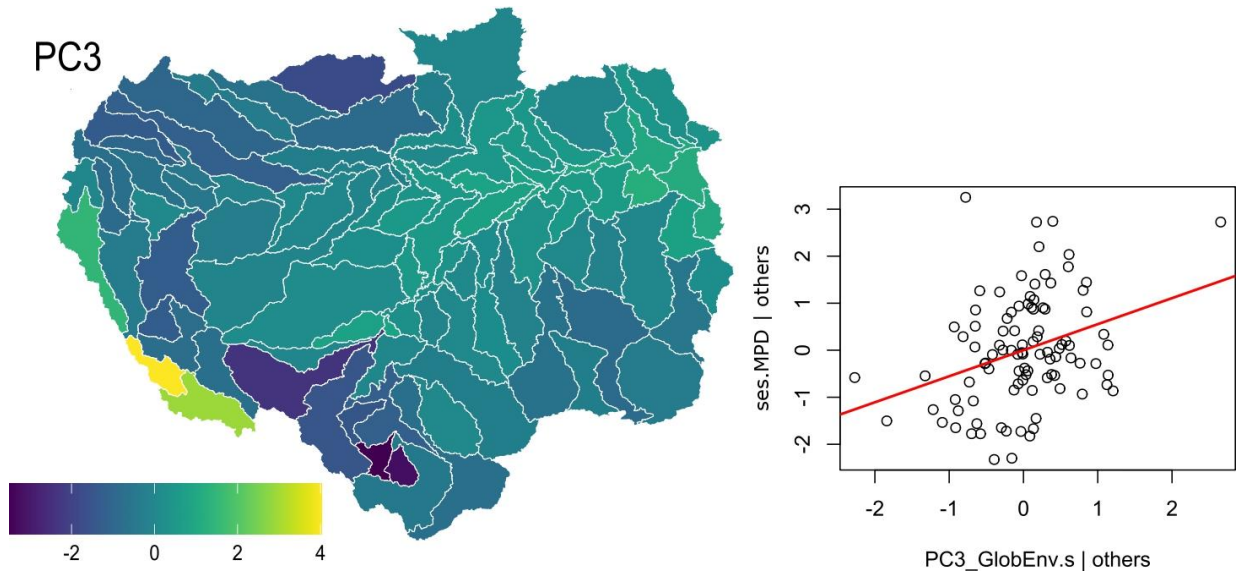


Fig. S1.3. Distribution values of PCA axis 3 (PC3_globEnv) for our 97 sub-drainages and its significant relationship with the phylogenetic metric ses.MPD (calculated for 2086 Amazonian freshwater fish species with genetic+polytomy tree), after controlling for all other drivers considered in our model.

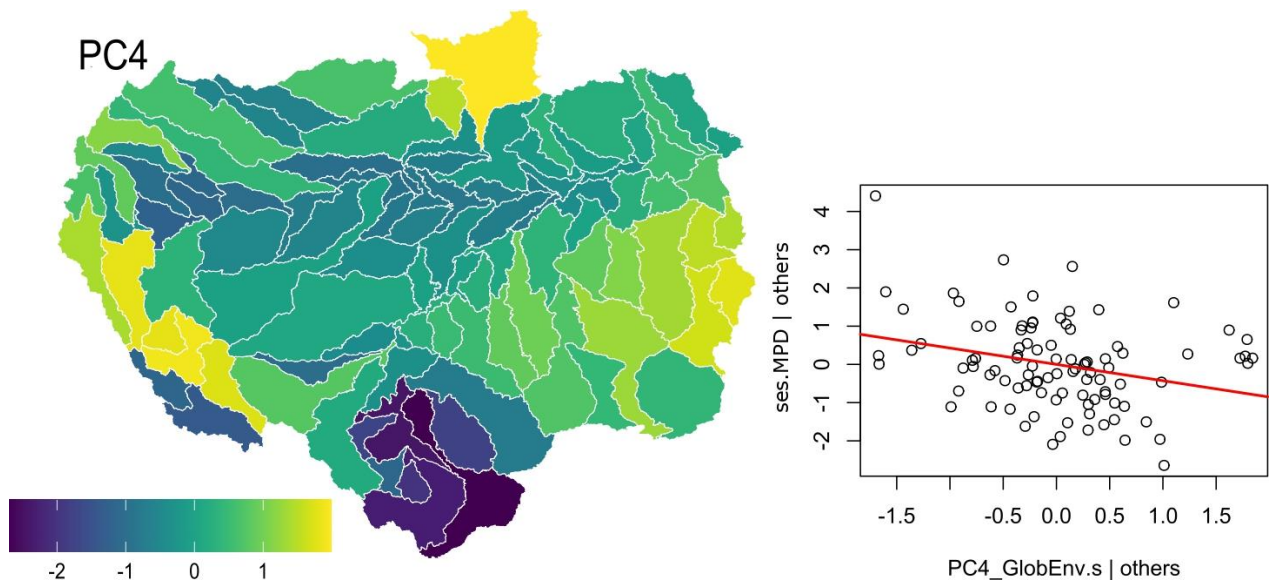


Fig. S1.4. Distribution values of PCA axis 4 (PC4_globEnv) for our 97 sub-drainages and its significant relationship with the phylogenetic metric ses.MPD (calculated for 2086 Amazonian freshwater fish species with genetic+polytomy tree), after controlling for all other drivers considered in our model.

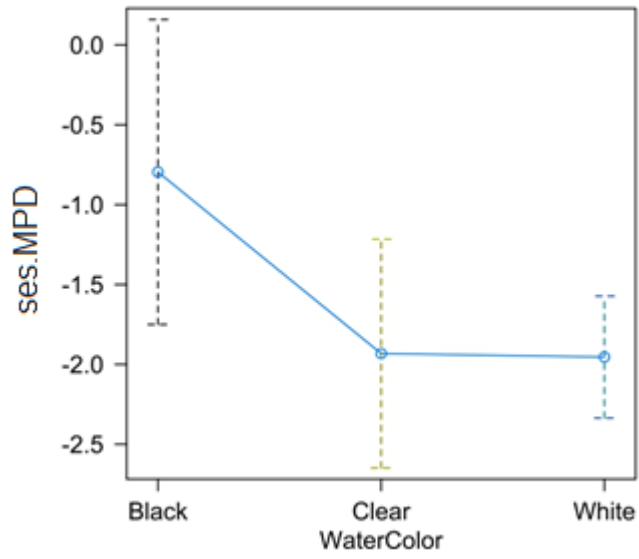


Fig. S1.5. Predicted mean values showing a significant effect of water type on ses.MPD values (calculated for 2086 Amazonian freshwater fish species with genetic+polytomy tree).

Appendix 2

Table S2.2. Pearson Correlation coefficients between species richness, endemism, and each of the three phylogenetic metrics calculated from the genetic tree of 635 freshwater fish species (phylogenetic diversity, PD; mean pairwise distance, MPD; and mean nearest taxa distance, MNTD). Values above the diagonal (upper triangle) refer to correlations between sub-drainages total species richness, endemic richness and raw phylogenetic metric values (i.e. without controlling for richness). Values below (lower triangle) refer to correlations between sub-drainages total species richness, endemic richness and standardized effect size (ses.) of the three phylogenetic metrics.

	Richness	Endemism	PD	MPD	MNTD
Richness	-	0.44	0.92	0.28	-0.67
Endemism	0.44	-	0.31	0.05	-0.24
ses.PD	0.11	-0.05	-	0.40	-0.69
ses.MPD	-0.03	-0.14	0.47	-	0.19
ses.MNTD	-0.37	-0.20	0.76	0.33	-

Table S2.3. Estimates, confidence intervals and p-values of the Regression models for the phylogenetic relatedness estimated with MNTD, MPD and PD metrics for 635 Amazon freshwater fish species in 97 sub-drainages, obtained by the genetic tree.

	ses.PD_gen		ses.MPD_gen		ses.MNTD_gen	
	<i>Estimates (CI)</i>	<i>p</i>	<i>Estimates (CI)</i>	<i>p</i>	<i>Estimates (CI)</i>	<i>p</i>
(Intercept)	0.31 (-0.63 – 1.24)	0.517	-0.94 (-1.99 – 0.12)	0.081	0.08 (-0.85 – 1.00)	0.871
WaterColor [Clear]	-0.09 (-1.06 – 0.88)	0.860	-0.22 (-1.30 – 0.86)	0.686	-0.70 (-1.65 – 0.25)	0.147
WaterColor [White]	0.23 (-0.59 – 1.06)	0.573	-0.71 (-1.67 – 0.24)	0.138	-0.32 (-1.15 – 0.52)	0.455
NetwD	0.19 (-0.04 – 0.41)	0.100	0.15 (-0.11 – 0.41)	0.248	0.13 (-0.10 – 0.36)	0.259
Area	-0.09 (-0.40 – 0.22)	0.554	-0.15 (-0.47 – 0.16)	0.340	-0.45 (-0.73 – -0.17)	0.002
SoilDiv	0.11(-0.16 – 0.38)	0.412	0.18 (-0.11 – 0.47)	0.216	0.15 (-0.10 – 0.41)	0.239
DistMouth	-0.82 (-1.87 – 0.23)	0.123	-1.08 (-1.72 – -0.44)	0.001	-0.51 (-1.07 – 0.05)	0.076
CoverDiv	0.00 (-0.36 – 0.36)	0.996	0.17 (-0.25 – 0.59)	0.432	-0.09 (-0.46 – 0.28)	0.627
PC1_Diff_CurrentLGM	-0.18 (-0.58 – 0.21)	0.361	-0.24 (-0.67 – 0.20)	0.279	-0.27 (-0.66 – 0.11)	0.161
PC2_Diff_CurrentLGM	0.20 (-0.15 – 0.56)	0.261	-0.41 (-0.79 – -0.04)	0.032	0.20 (-0.13 – 0.54)	0.225
PC3_Diff_CurrentLGM	-0.13 (-0.45 – 0.19)	0.426	-0.11 (-0.47 – 0.25)	0.551	-0.15 (-0.47 – 0.17)	0.363
PebasLake	0.13 (-0.69 – 0.95)	0.746	-0.23 (-1.09 – 0.62)	0.587	0.04 (-0.71 – 0.80)	0.910
Sea water at <1Mya	-0.11 (-0.49 – 0.26)	0.553	0.51 (0.06 – 0.96)	0.026	-0.17 (-0.56 – 0.22)	0.384
Sea water at ~5Mya	0.20 (-0.17 – 0.56)	0.283	0.39 (-0.03 – 0.81)	0.069	0.01 (-0.36 – 0.38)	0.950
Waterfall	0.00 (-0.26 – 0.26)	0.996	0.14 (-0.15 – 0.43)	0.348	-0.01 (-0.26 – 0.25)	0.962
PC1_GlobEnv	0.16 (-0.52 – 0.84)	0.641	-0.08 (-0.72 – 0.57)	0.814	0.26 (-0.30 – 0.83)	0.356
PC2_GlobEnv	-0.32 (-0.78 – 0.14)	0.166	0.34 (-0.12 – 0.80)	0.142	-0.48 (-0.88 – -0.08)	0.020
PC3_GlobEnv	0.15 (-0.16 – 0.46)	0.353	0.30 (-0.01 – 0.62)	0.059	0.15 (-0.13 – 0.42)	0.296
PC4_GlobEnv	0.25 (-0.03 – 0.53)	0.085	-0.02 (-0.30 – 0.26)	0.884	0.25 (0.01 – 0.50)	0.043
SamplingEffort	-0.06 (-0.33 – 0.22)	0.684	-0.49 (-0.80 – -0.17)	0.003	-0.37 (-0.65 – -0.09)	0.010
MEM [, 1]	0.15 (-0.64 – 0.94)	0.704				
MEM [, 2]	0.16 (-0.38 – 0.70)	0.556				
MEM [, 3]	-0.22 (-0.61 – 0.17)	0.264				
<i>Moran's I (p value)</i>	-0.01 (p=0.33)		-0.01 (p=0.38)		-0.01 (p=0.37)	
R ² / R ² adjusted	0.468 / 0.310		0.740 / 0.676		0.414 / 0.269	

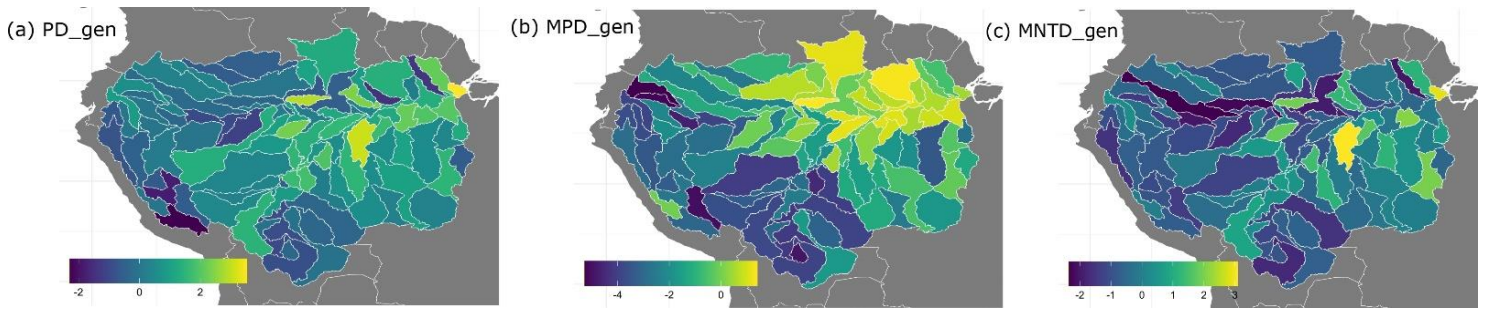


Fig. S2.6. Standardized effect size of phylogenetic diversity (ses.PD), mean phylogenetic distance (ses.MPD), and mean nearest taxon distance (ses.MNTD) calculated for 635 (genetic tree) native Amazonian freshwater fish species. Negative values of ses.MNTD and ses.MPD indicate phylogenetic clustered pattern, while positive ones, an overdispersed phylogenetic pattern.

Conclusão

Na presente dissertação, exploramos os padrões de diversidade filogenética e os efeitos de fatores ecológicos e históricos nesses padrões das sub bacias da Amazônia, local que se destaca por apresentar a maior biodiversidade da fauna de peixes de água doce no mundo. Nós evidenciamos uma distribuição espacial não-randômica das três métricas de diversidade filogenética nas sub-bacias que são relacionadas com fatores ecológicos (e.g.: área, clima atual) e históricos (e.g.: fragmentação natural, incursões marinhas). Além desses efeitos de fatores regionais, observamos um gradiente significativo de oeste para leste na dispersão e na diversidade filogenética, sugerindo que a porção oeste da bacia Amazônica pode ser um “berçário evolutivo” para a biodiversidade de peixes de água doce. Por fim, reforçamos que conhecer os padrões de diversidade filogenética é relevante, já que essa faceta nos permite investigar quais os prováveis processos evolutivos-históricos que afetaram a diversidade que observamos atualmente. Além disso, como observamos neste trabalho, a diversidade filogenética é espacialmente diversa na bacia Amazônica, sendo assim, as estratégias para a conservação da ictiofauna devem considerar essas peculiaridades para ser mais efetiva.

ANEXO: Macroecologia de peixes de riachos brasileiros

MACROECOLOGIA DE PEIXES DE RIACHOS BRASILEIROS

Running title: Macroecologia de peixes de riachos

Autores: Murilo Sversut Dias, Fernanda Aparecida da Silva Casseiro, Dayani Bailly, **Laís Salgueiro Ribeiro**, Edison de Freitas Cossignani, Weferson Júnior da Graça, Augusto Frota & Gislene Torrente Villara

*Publicado na revista Oecologia Australis

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 à padrões espaciais de peixes em riachos brasileiros (padrões de diversidade alfa e beta). Por meio da coleta de informações de ocorrência de espécies de riachos 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.

Abstract

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.

Box 1 – Glossário

Diversidade alfa ou Riqueza de espécies: número total de espécies encontrado em um sítio na escala local (*i.e.*, dentro de um habitat ou em uma parcela).

Diversidade beta: uma medida da diferença na composição de espécies, ou substituição de espécies (*i.e.*, *turnover*), entre dois ou mais habitats 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 habitats 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.

Introdução

Quantas espécies de peixes de riachos existem no Brasil? Qual bioma brasileiro possui a maior diversidade gama de peixes de riachos? 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 emergiu com o fator determinante da ocorrência das espécies e da distribuição dos organismos em habitats naturais. Este 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 por muitas espécies 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 permitiram a observação de estruturas celulares e atômicas cada vez menores, o desenvolvimento de satélites, o alto poder computacional e o crescente acesso à 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 assembleias 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 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). Neste 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, nós 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 riachos. 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.

Material e Métodos

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; www.gbif.org), o FishNet2 (www.fishnet2.net), o SpeciesLink (www.splink.cria.org.br) se destacam por agregar informações sobre registros de ocorrências das espécies e o Fishbase (www.fishbase.de) (Froese & Pauly 2021)

e o Catalog of Fishes (www.calacademy.org/scientists/projects/eschmeyers-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 esse 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 nós compilamos um total de 59.872 registros de ocorrência (Figura 1a), compreendendo 2.134 espécies de peixes ósseos e cartilaginosos.

Dado 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* 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 retirada dessas espécies, nós 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 ocorrências 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 testemunhos depositados em coleções ictiológicas, 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, nós 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* (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, nós 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 1a - 5a 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 sobrepusemos as sub-bacias e os registros de ocorrência para extrair a informação de presença ou ausência de cada espécie em cada uma das sub-bacias, 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 riachos.

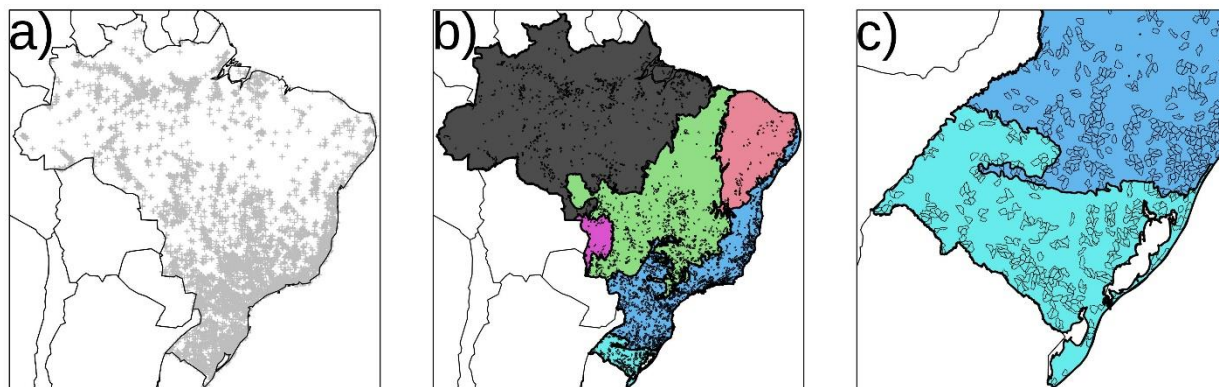


Figura 1. Representação da base de dados utilizada nesta análise: a) pontos de ocorrência utilizados; b) sub-bacias de drenagens selecionadas no Brasil de acordo com os critérios estabelecidos; e c) detalhe das sub-bacias na região Sul do país. Os biomas brasileiros estão representados nos polígonos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

Analisando 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). 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. Nós 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), nós 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 das 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, nós 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 assembleias 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.

Resultados

Diversidade alfa e gama de peixes de riachos

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 (1253 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).

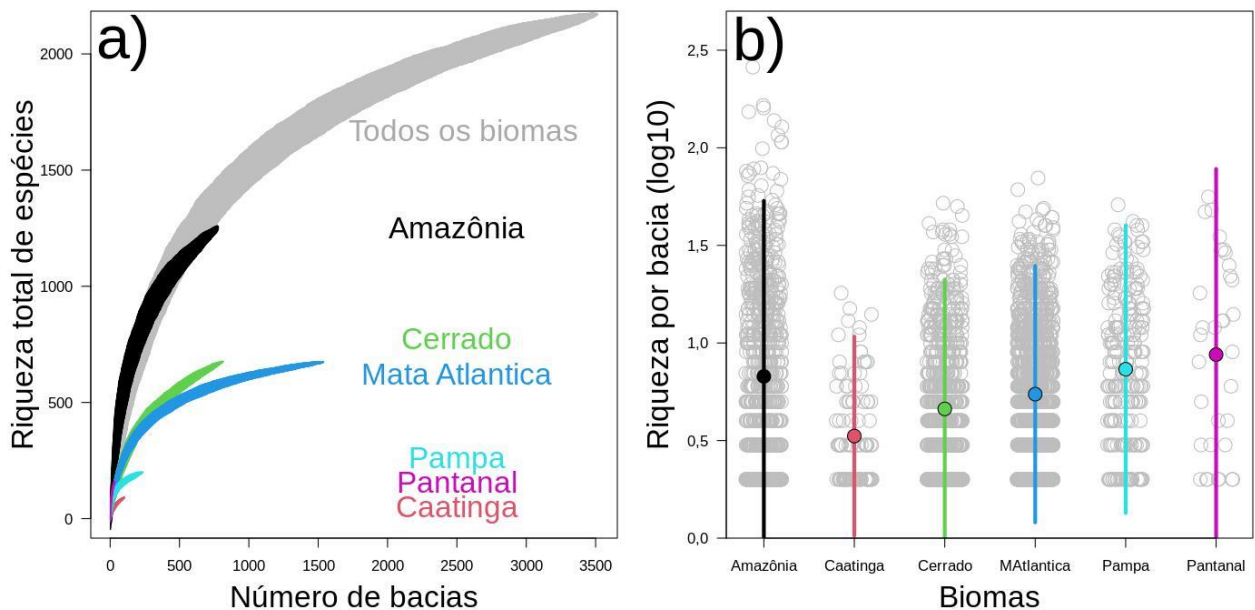


Figura 2. a) Curvas de acumulação de espécies de peixes de riachos nos biomas brasileiros, onde limites dos polígonos representam o intervalo de confiança das estimativas de riqueza; e b) riqueza média por bacia em cada um dos biomas e seus respectivos intervalos de confiança (linhas).

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).

Diversidade beta de peixes de riachos

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 diminuiu 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).

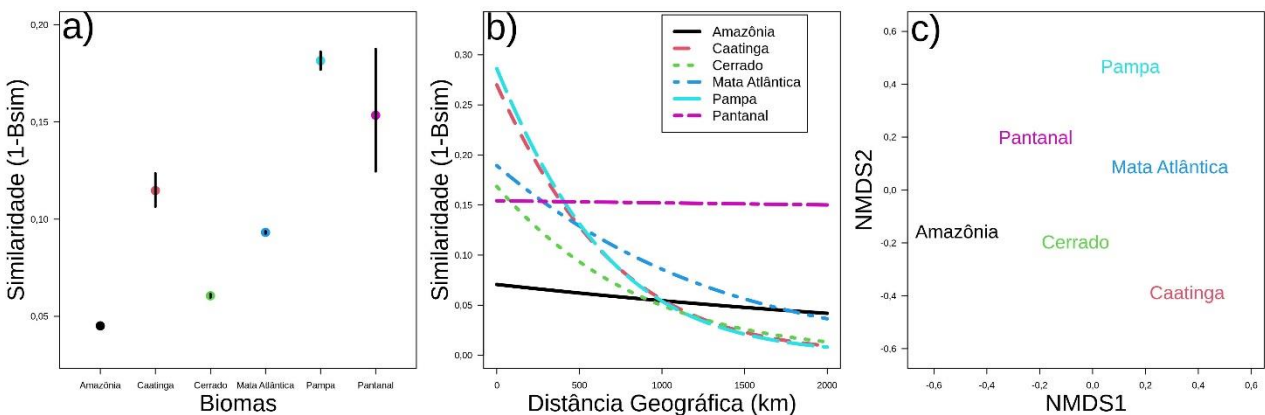


Figura 3. a) Similaridade média por bioma, b) diminuição da similaridade em função da distância geográfica (em quilômetros) e c) a composição total da fauna sumarizada em eixos de Escalonamento Multidimensional Não-Métrico (NMDS).

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

Discussão

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 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). Esta 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 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 assembleias 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), inclusive em ambientes modificados como em reservatórios hidrelétricos (Bailly *et al.* 2016).

Hipóteses históricas

A alta riqueza de espécies de peixes de riachos nos biomas tropicais pode ser resultado do clima atual, embora mudanças climáticas que ocorreram ao longo de milhares de anos também são 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 comparado aos 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 assembleia (Rodrigues-Filho *et al.* 2018) e aumentando a similaridade média na composição de peixes de riachos.

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, este 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 riachos (Castro 1999) 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 a incapacidade das espécies de se dispersar por todas as sub-bacias (*i.e.*, limitação de dispersão). Os biomas brasileiros possuem variações marcantes nos habitats (*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 assembleias, 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 riachos 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 o 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). Este efeito gera um pico de riqueza no meio e baixos valores nas margens do domínio (Colwell & Lees 2000), o que ajudaria 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 assembleia (*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 estes 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 da 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).

Conclusões

A diversidade gama de peixes de riachos 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 riachos 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 riachos 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, Benone & Montag, 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 macroecológica, para preencher essas lacunas e contribuir para a conservação da fauna de rios/riachos ao longo do tempo.

Bibliografia

- 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
- 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.
- 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
- Cassemiro, 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
- Cassemiro, 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. e. 1999. Evolução da ictiofauna de riachos sul-americanos: padrões gerais e possíveis processos causais. *Oecologia Australis*, 6(1), 139–155.
- 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., Hugué, 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: 10.1890/0012-9658(2002)083[3243:CFAERI]2.0.CO;2
- 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.
- 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.
- 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-Pedreiros, 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*. 3 edition 3 edition 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., Huguény, 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., Alhousseini, 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, Antiquiera, 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., Cassemiro, 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
- 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
- Thorp, 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