



DIVERSIDADE FUNCIONAL DE COMUNIDADES DE PEIXES DE RIACHO

Fabrício Barreto Teresa¹, Carlos Alberto Sousa Rodrigues-Filho^{2,3} & Rafael Pereira Leitão^{2}*

¹ Universidade Estadual de Goiás, Campus Central, Laboratório de Biogeografia e Ecologia Aquática, BR 153, Área Km 99, CEP 75132-903. Anápolis, GO, Brasil.

² Universidade Federal de Minas Gerais, Instituto de Ciências Biológicas, Departamento de Genética, Ecologia e Evolução, Laboratório de Ecologia de Peixes, Avenida Presidente Antônio Carlos, nº 6627, Pampulha, CEP 31270-901, Belo Horizonte, MG, Brasil.

³ Universidade Federal de Minas Gerais, Programa de Pós-Graduação em Ecologia, Conservação e Manejo da Vida silvestre, Avenida Presidente Antônio Carlos, nº 6627, Pampulha, CEP 31270-901, Belo Horizonte, MG, Brasil.

E-mails: fabricioteresa@yahoo.com.br; carlosfilho918@gmail.com; ecorafa@gmail.com (*autor correspondente)

Resumo: Na última década houve notável aumento no número de estudos buscando incorporar as características funcionais das espécies na quantificação da diversidade das comunidades (*i.e.*, diversidade funcional). A abordagem funcional vem contribuindo para avanços na ecologia teórica e aplicada. Estudos desenvolvidos no Brasil representam uma porção significativa da produção científica mundial sobre diversidade funcional de peixes de riacho. Entretanto, há um claro viés, com a maior parte dos estudos avaliando a resposta das comunidades aos gradientes ambientais naturais e antrópicos. Outras linhas de investigação, como conservação e o efeito da biodiversidade sobre o funcionamento dos ecossistemas, ainda são escassas. Destacamos aqui as bases conceituais e metodológicas da abordagem funcional na ictiologia. Discutimos questões chave, como a seleção dos atributos funcionais em peixes de riacho, as principais facetas da diversidade funcional e os índices que podem ser utilizados para calculá-las, noções gerais sobre composição funcional, diversidade beta funcional e modelos nulos. Também abordamos o estado da arte dos estudos de diversidade funcional no Brasil e levantamos as principais lacunas e perspectivas para o avanço no conhecimento da ecologia funcional com peixes de riacho.

Palavras-chave: Biodiversidade; Ecologia de comunidades; Ecologia funcional; Neotrópico; Ictiofauna.

FUNCTIONAL DIVERSITY OF STREAM FISH: In the last decade there was a remarkable increase in the number of studies incorporating species functional traits to quantify the diversity of communities (*i.e.*, functional diversity). The functional approach has contributed to advances in theoretical and applied ecology. Studies developed in Brazil represent a significant portion of the world's scientific production on stream fish functional diversity. However, there is a clear bias, with most studies assessing communities' response to natural and anthropogenic environmental gradients. Other research areas such as conservation and the effect of biodiversity on ecosystem functioning are still scarce. Here we highlight the conceptual and methodological bases of the functional approach in ichthyology. We discuss key questions such as functional trait selection for stream fish, the main facets of functional diversity and indices to calculate them, general notions on functional composition, functional beta diversity and null models. We also address the state of the art of functional diversity studies in Brazil and raised the main

gaps and perspectives for advancing the knowledge of stream fish functional ecology.

Keywords: Biodiversity; Community Ecology; Functional Ecology; Ecologia funcional; Neotropics; Ichthyofauna.

INTRODUÇÃO

Incorporando as características das espécies na ecologia de comunidades

A biodiversidade envolve a variabilidade de formas de vida, a qual é expressa em múltiplas dimensões (Naeem *et al.* 2016). Apesar disso, os estudos de ecologia de comunidades tradicionalmente representam a biodiversidade a partir de uma das suas dimensões, na maioria das vezes, descrevendo-a a partir do número de espécies e da abundância de indivíduos. Essa abordagem não leva em conta outros aspectos como, por exemplo, as diferenças funcionais existentes entre indivíduos e espécies presentes nas comunidades. Tais diferenças podem ser representadas pelas demandas e nas formas que os peixes utilizam os recursos alimentares e do habitat, nas estratégias reprodutivas, nas tolerâncias às condições ambientais, ou mesmo nos efeitos que os peixes exercem no funcionamento do ecossistema (Villéger *et al.* 2017). As espécies apresentam grande variabilidade nessas características, por exemplo, pense nas diferenças dramáticas entre um lebiste (*Poecilia reticulata*) e uma traíra (*Hoplias malabaricus*). O primeiro possui pequeno tamanho corporal, fecundação interna e se alimenta de detritos nas margens de pequenos córregos; o segundo possui grande tamanho corporal, fecundação externa e é piscívoro. A incorporação dessas diferenças na quantificação da biodiversidade constitui a base da abordagem funcional na ecologia de comunidades. Assim, a diversidade funcional é a faceta da biodiversidade que leva em conta as diferenças funcionais por meio da quantificação da variabilidade dos atributos funcionais das espécies em uma comunidade (Diaz & Cabido 2001).

O reconhecimento da diversidade funcional como uma importante dimensão da biodiversidade também requer clareza quanto à definição de atributos funcionais (*functional traits*). Os atributos funcionais são quaisquer características mensuráveis (*e.g.*, morfológicas,

fisiológicas, comportamentais) que influenciam direta ou indiretamente as respostas do organismo às variações ambientais ou a outros organismos, e que podem ter efeitos sobre o funcionamento dos ecossistemas (Diaz & Cabido 2001, Violle 2007). Por exemplo, peixes com corpo achatado dorso-ventralmente frequentemente são encontrados associados ao substrato e em locais do riacho com forte correnteza, enquanto peixes com corpo comprimido lateralmente ocupam o meio da coluna d'água em locais de correnteza mais suave ou habitats lênticos (Casatti & Castro 2006). Peixes com a região dorsal do corpo escura e ventral clara (*i.e.*, mecanismo de contra-sombra) são menos susceptíveis à predação por aves (Keenleyside 1979). Peixes detritívoros podem alterar a deposição de matéria orgânica no fundo dos riachos, influenciando processos ecossistêmicos como produtividade primária e secundária (Taylor *et al.* 2006). Assim, a diversidade funcional proporciona uma visão mais mecanística dos processos ecológicos envolvidos nos padrões estruturais das comunidades e sua inter-relação com os ecossistemas. Além disso, permite a elaboração de modelos ecológicos com maior poder de generalização e previsibilidade (McGill *et al.* 2006, Dray & Legendre 2008).

Vejamos um exemplo contrastando duas comunidades hipotéticas de peixes de riacho, cada uma composta por espécies diferentes, mas com mesmo número de espécies (Figura 1). Se olharmos simplesmente para a riqueza de espécies, diríamos que as comunidades são igualmente diversas (ambas possuem cinco espécies). Mas, se considerarmos as diferenças entre as espécies, podemos notar que a comunidade B apresenta variabilidade de características morfológicas entre as espécies muito maior do que a comunidade A (Figura 1). Há um ramo de estudos bem estabelecido na ictiologia denominado ecomorfologia, cujo objetivo central é compreender as relações entre forma e função dos organismos e, assim, prever aspectos ecológicos das espécies, como habitat preferencial, forma de captura e tamanho de

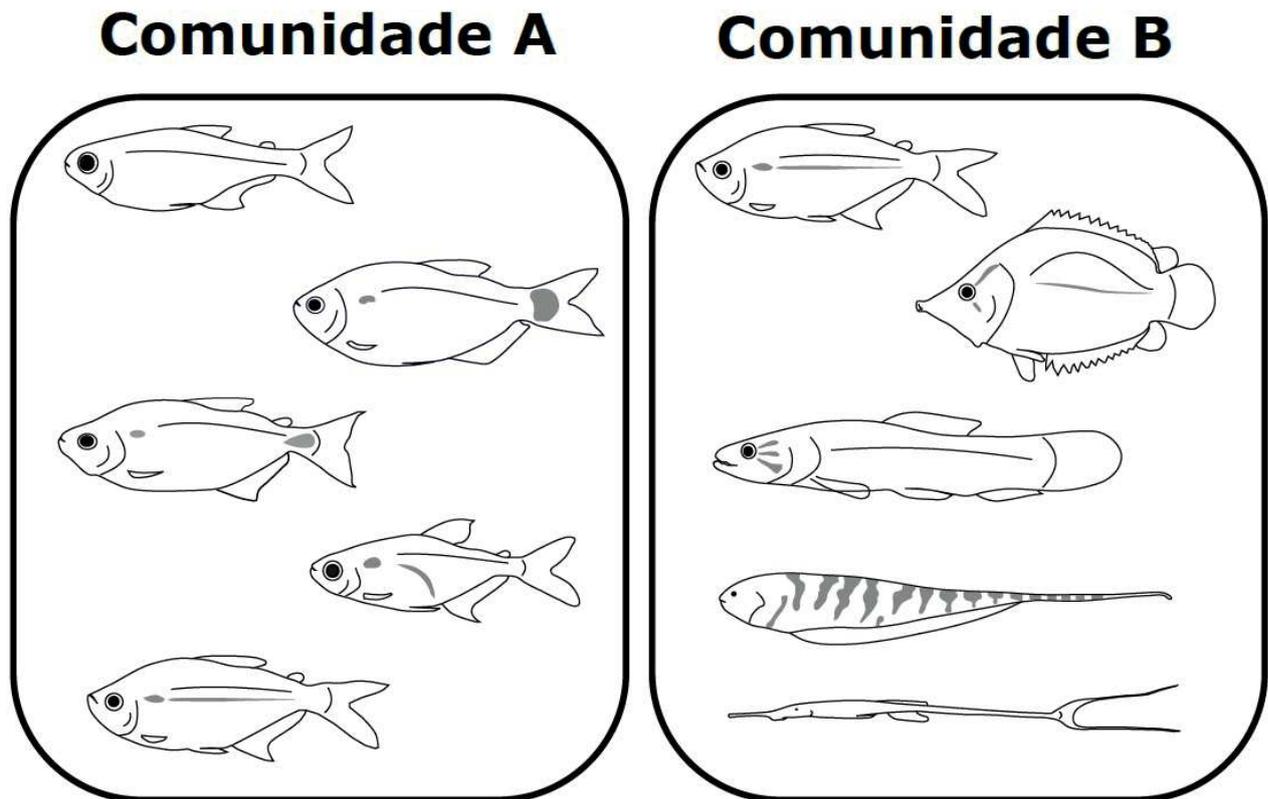


Figura 1. Duas comunidades hipotéticas de peixes de riacho apresentando o mesmo número de espécies e de indivíduos, mas que diferem no nível de variabilidade funcional (inferida pela morfologia) entre as espécies. A Comunidade A apresenta maior redundância e menor diversidade funcional em relação à comunidade B, que apresenta maior complementaridade e maior diversidade funcional.

Figure 1. Two hypothetical stream fish communities with the same number of species and individuals, but that differ in the level of functional variability (inferred by morphology) among the species. Community A has higher redundancy and lower functional diversity in relation to community B, which has higher complementarity and functional diversity.

presas (Winemiller 1991). Portanto, se assumirmos a existência da relação entre morfologia e função, podemos inferir, baseado apenas nas imagens, que a comunidade B apresenta maior diversidade funcional do que a comunidade A. Também podemos dizer que a comunidade A apresenta maior redundância funcional (sobreposição de funções), enquanto a comunidade B apresenta maior complementaridade funcional (funções distintas que se complementam) entre as espécies. Esse conjunto de informações pode levar a importantes implicações. Por exemplo, espera-se uma utilização mais variada dos recursos disponíveis no riacho pela comunidade B (morfologia indicativa de espécies que exploram o fundo, as margens e o meio da coluna d'água) quando comparada à comunidade A (composta exclusivamente por espécies nadadoras de coluna d'água). Essa diferenciação na utilização dos

recursos pode permitir a coexistência de um maior número de espécies e também influenciar os processos ecológicos no ecossistema (Song *et al.* 2014). Este é apenas um exemplo simples de como a noção de diversidade funcional nos proporciona uma compreensão mais completa sobre as comunidades.

Estudos sobre diversidade funcional da ictiofauna de riachos brasileiros

A utilização de atributos das espécies para descrever padrões em comunidades bióticas não é uma novidade. Entretanto, as últimas duas décadas foram pujantes no desenvolvimento conceitual e metodológico no campo da ecologia funcional (*e.g.*, Petchey & Gaston 2002, Villéger *et al.* 2008, Mouillot *et al.* 2013). Como resultado, foram obtidos avanços significativos em diferentes linhas de investigação dentro da Ecologia de

Comunidades como um todo, com destaque para: 1) Respostas a distúrbios antrópicos; 2) Variação ao longo de gradientes ambientais e espaciais; 3) Conservação da biodiversidade; 4) Mecanismos de montagem de comunidades (*community assembly*); 5) Efeito da biodiversidade no funcionamento de ecossistemas. Particularmente para ictiofauna de riacho, as duas primeiras linhas citadas acima concentram a maior parte dos estudos que utilizaram explicitamente índices de diversidade funcional, contribuindo com cerca de 80 % da produção sobre o tema (Tabela 1). Um ponto que merece destaque é o elevado número relativo de estudos realizados no Brasil, representando mais da metade da produção global (Tabela 1).

Os primeiros estudos utilizando índices de diversidade funcional para ictiofauna de riacho no Brasil tiveram enfoque nas respostas das comunidades às alterações da paisagem, particularmente considerando o uso da terra por atividade agrícola e pecuária na região sudeste (Teresa & Casatti *et al.* 2012, Casatti *et al.* 2015). Posteriormente, os estudos nessa temática foram expandidos para outras regiões e biomas, como o Cerrado (Carvalho & Tejerina-Garro 2015a), o Pampa (Dala-Corte *et al.* 2016, 2019) e a Amazônia (Bordignon *et al.* 2015, Leitão *et al.* 2018, Benone *et al.* 2020), embora ainda permaneçam importantes lacunas geográficas (*e.g.*, Pantanal e Caatinga).

Os estudos nesta linha vêm utilizando variados tipos de atributos funcionais e índices, avançando no entendimento de relações hierárquicas entre diferentes escalas espaciais (Dala-Corte *et al.* 2016, Leitão *et al.* 2018) e incorporando a diversidade beta na dimensão espacial (Dala-Corte *et al.*, 2019, Roa-Fuentes *et al.* 2019) e temporal (Zeni *et al.* 2020).

Enquanto os efeitos das mudanças no uso do solo têm sido bem estudados, impactos de outros distúrbios antrópicos (*e.g.*, mineração, poluição, introdução de espécies não nativas, mudanças climáticas) são bem menos explorados. Índices de diversidade funcional também vêm sendo aplicados para compreender as variações da estrutura da ictiofauna de riacho brasileiros ao longo de gradientes ambientais naturais, ou em relação a fatores espaciais e estocásticos. As investigações nesta linha têm envolvido a avaliação da diversidade funcional em múltiplas escalas, envolvendo meso-habitat (Teresa & Casatti 2012), segmentos de riacho dentro de bacia hidrográficas específicas (Carvalho & Tejerina-Garro 2015b, Gonçalves *et al.* 2017, Rodrigues-Filho *et al.* 2017, 2020, Nakamura *et al.* 2018, Stegmann *et al.* 2020), ou mesmo entre biomas (Rodrigues-Filho *et al.* 2018) e continentes (Bower & Winemiller 2019). Apesar desta amplitude de abordagens considerando diferentes escalas

Tabela 1. Número de estudos, distribuídos em diferentes linhas de investigação, que aplicaram índices de diversidade ou identidade funcional para a ictiofauna de riacho no mundo e no Brasil. A busca por artigos foi realizada no *Web of Science* (último acesso em outubro de 2020), utilizando as seguintes palavras-chave: (*Biological traits OR Species trait OR Functional Diversity OR Functional structure OR Functional trait*) AND *Stream AND Fish*. No total, foram retornadas 889 informações bibliográficas de estudos publicados entre 1990 e 2020. No entanto, apenas aqueles artigos que utilizaram explicitamente índices de diversidade e/ou identidade funcional foram considerados, restando 78 artigos.

Table 1. Number of studies, distributed across different subjects, that used indexes of functional diversity and identity to stream ichthyofauna globally and in Brazil. We searched for papers in *Web of Science* (last access in October 2020), using the following key-words: (*Biological traits OR Species trait OR Functional Diversity OR Functional structure OR Functional trait*) AND *Stream AND Fish*. We found 889 studies published between 1990 and 2020. However, we consider only the 78 studies that explicitly used indexes of functional diversity and/or identity.

Linha de investigação	Mundo	Brasil
Resposta a distúrbios antrópicos	23	12
Variação ao longo de gradientes ambientais e espaciais	16	10
Conservação da biodiversidade	4	2
Mecanismos de montagem de comunidades	6	3
Biodiversidade e funcionamento de ecossistemas	1	1
TOTAL	50	28

espaciais, ainda são raros os estudos abordando a dimensão temporal (mas ver Silva & Teresa 2017, Zeni *et al.* 2020). Também ainda são raras as abordagens incorporando explicitamente a história biogeográfica como fator estruturador das comunidades contemporâneas (Rodrigues-Filho *et al.* 2018).

Do ponto de vista da conservação e manejo de riachos e bacias hidrográficas, a diversidade funcional pode proporcionar informações valiosas. Por exemplo, a diversidade funcional pode ser utilizada como alvo na seleção de áreas prioritárias para a conservação (Strecker *et al.* 2011), ou para avaliar os efeitos da extinção das espécies (Leitão *et al.* 2016, Castanho *et al.* 2020). Os descritores de diversidade funcional também possuem grande potencial para serem utilizados no biomonitoramento (Branquinho *et al.* 2019). O desempenho dos indicadores funcionais em capturar o estado de conservação dos riachos é superior ao das métricas taxonômicas (Teresa & Casatti 2017). Isso ocorre porque os efeitos dos distúrbios antrópicos sobre as espécies são mediados pelos atributos funcionais. Além disso, as métricas funcionais, especialmente aquelas baseadas na abundância, podem prover avisos antecipados por não necessitarem da perda de espécies para serem reativas (Mouillot *et al.* 2013, Branquinho *et al.* 2019).

Apesar da relevância de se considerar a dimensão funcional para a conservação da biodiversidade, os estudos nessa temática com riachos no Brasil ainda são escassos (Carvalho & Tejerina-Garro 2015b). Também são evidentes as lacunas em algumas linhas de pesquisa como mecanismos montagem de comunidades e a relação da biodiversidade com o funcionamento dos ecossistemas. Voltaremos a tratar sobre os vieses e lacunas na última seção. Por ora, abordaremos os aspectos metodológicos e decisões importantes para a realização de estudos com diversidade funcional.

ASPECTOS METODOLÓGICOS

Quais e quantos atributos funcionais devem ser incluídos?

A decisão sobre quais atributos funcionais devem ser incluídos em um estudo sobre diversidade funcional é crítico, porque os padrões encontrados

podem ser muito distintos dependendo do conjunto de atributos selecionados (Saito *et al.* 2016). Essa escolha depende inicialmente da pergunta do estudo e da escala dos processos estudados. Tomemos como exemplo um estudo cujo objetivo é investigar a resposta das comunidades de peixes à urbanização. Nesse caso, devem ser incluídos atributos que reflitam a resposta dos peixes a esse distúrbio: tolerância à hipóxia (riachos urbanizados apresentam menor concentração de oxigênio), uso do habitat (simplificação da estrutura física do canal), dieta (mudanças na disponibilidade de recursos alimentares) e tamanho (a alta imprevisibilidade ambiental nos riachos urbanizados deve favorecer organismos de ciclo de vida curto, geralmente de menor tamanho). Em relação à escala, é importante considerar que atributos diferentes podem estar associados aos processos locais e regionais (vide Rosado *et al.* 2013).

A classificação dos atributos quanto à resposta ou efeito (Petchey & Gaston 2006) também é importante na decisão sobre quais devem ser considerados (Figura 2). Os atributos de resposta são associados à resposta dos organismos às variações ambientais. Nesse caso, os atributos selecionados devem ter relação com o gradiente ambiental em questão, como no exemplo acima sobre a resposta dos peixes à urbanização. Os atributos de efeito são associados aos efeitos dos organismos nos processos ecossistêmicos (*e.g.*, ciclagem de nutrientes, produtividade, controle de populações). Por exemplo, o papel dos peixes na regeneração da mata ciliar depende da capacidade dos organismos em dispersar sementes. Nesse caso, atributos relacionados com o efeito (dispersão de sementes), tais como dieta, comportamento alimentar, tamanho do corpo e anatomia dentária e bucal poderiam ser informativos (Galetti *et al.* 2008). Alguns atributos podem ser tanto de resposta, quanto de efeito. A dieta dos peixes é um atributo que está relacionado com a resposta dos peixes ao desmatamento, já que peixes que se alimentam de insetos terrestres tendem a declinar em áreas desmatadas em detrimento do aumento das populações de consumidores de algas e detritos (Zeni *et al.* 2017). Esse mesmo atributo é associado com efeitos ecossistêmicos, uma vez que a dieta é um preditor da excreção, influenciando a



Figura 2. Os atributos funcionais podem ser classificados como resposta ou efeito, estando respectivamente associados às respostas dos organismos às variações ambientais e à sua influência em processos ecossistêmicos.

Figure 2. Functional traits can be classified as response or effect traits, being respectively associated to the organism responses to environmental variations and to their influence on ecosystem processes.

ciclagem de nutrientes em riachos (Pilati & Vanni 2007).

Não há um número correto de atributos para representar a diversidade funcional de uma comunidade, mas algumas considerações podem ser feitas a esse respeito. O desconhecimento sobre os atributos funcionais para muitas espécies (déficit Raunkjærano, *sensu* Hortal *et al.* 2015) limita o número de atributos a serem incluídos no estudo. Isso pode resultar na subestimativa da variabilidade funcional interespecífica e gerar padrões de redundância funcional que seriam artefato da pouca informação funcional que foi incluída. Por outro lado, também deve-se atentar à inclusão de atributos não informativos ou redundantes que inflam as análises sem contrapartida de acréscimo de informações relevantes. Por exemplo, considerando que o comprimento do trato digestório é um importante indicador do hábito alimentar em peixes (*i.e.*, intestinos curtos e longos indicando, respectivamente, uma dieta mais carnívora ou mais herbívora), a inclusão desse atributo em conjunto com a dieta é desnecessária.

Como descrever os atributos?

Os atributos funcionais podem ser descritos de diferentes formas: nominal, binário, ordinal, binário multivariado, quantitativo e quantitativo multivariado. Na maioria das vezes, a forma pela qual os atributos são descritos depende do grau de informação disponível para as espécies do estudo. Tomemos o atributo “dieta” como exemplo. É possível descrevê-lo atribuindo a guilda trófica para cada espécie, de acordo com dados da literatura, ou seja, uma classificação nominal (Figura 3).

Entretanto, com um pouco mais de informação, é possível descrever esse mesmo atributo como binário multivariado, atribuindo-se presença ou ausência de cada categoria trófica (Figura 3). Ao avaliar o conteúdo estomacal dos peixes, seria possível ter maior detalhamento, como a importância de cada item na dieta em termos de abundância, volume ou frequência (quantitativo multivariado, Figura 3). Nota-se neste exemplo que a resolução mais grosseira assume que as duas primeiras espécies (lambaris) são idênticas (ambas onívoras). Porém, com o aumento na resolução, é possível perceber que somente uma das espécies se alimenta de detrito. Na melhor resolução, as diferenças entre as espécies se amplificam, evidenciando uma tendência de maior consumo de vegetais na primeira e de insetos na segunda. De forma similar, com a resolução mais detalhada, é possível observar que as duas últimas espécies compartilham parcialmente os recursos alimentares, informação que não é encontrada nas menores resoluções (Figura 3).

O aumento da resolução na caracterização dos atributos funcionais demanda maior investimento de tempo, especialmente quando o número de espécies é elevado. Porém, esse esforço resulta em melhor representatividade da variabilidade fenotípica interespecífica, o que pode refletir nos padrões de diversidade das comunidades e na capacidade de compreender processos ecológicos (da Silva *et al.* 2019). Como nem sempre é possível obter alta resolução para todos os atributos, é comum utilizar uma matriz final composta por atributos descritos de formas diferentes (*e.g.*, nominal e quantitativo multivariado). Para lidar com essas situações, são utilizados cálculos

		Aumento da resolução								
		Nominal	Binário - multivariado				Quantitativo - multivariado			
			Insetos	Detritos	Vegetais	Peixes	Insetos	Detritos	Vegetais	Peixes
	Onívoro	1	1	1	0	30%	25%	45%	0%	
	Onívoro	1	0	1	0	70%	0%	30%	0%	
	Piscívoro	1	0	0	1	15%	0%	0%	85%	
	Insetívoro	1	0	0	1	80%	0%	0%	20%	

Figura 3. Exemplo hipotético, evidenciando três formas distintas de resolução na caracterização da dieta das espécies de peixes.

Figure 3. Hypothetical example showing three different resolutions to characterize fish species diet.

específicos de distância entre as espécies (*i.e.*, distância de Gower), passo que antecede o cálculo dos índices de diversidade funcional (Pavoine *et al.* 2009).

Os atributos que proporcionam a informação diretamente associada com a função que se pretende investigar são conhecidos como *hard traits*. Esses atributos podem ser difíceis de serem obtidos e, nesses casos, uma alternativa é a utilização de atributos dos organismos que indiretamente representem a mesma informação, conhecidos como *soft traits* (Petchey & Gaston, 2006). Por exemplo, a contribuição dos peixes para a ciclagem de nutrientes pode ser obtida a partir da excreção por unidade de massa (*hard trait*). Essa informação, no entanto, não está disponível para muitas espécies. Uma alternativa nesse caso seria utilizar a massa corporal (*soft trait*) que é uma característica dos organismos fortemente associada com a excreção (Allgeier *et al.* 2015). Muitos estudos de diversidade funcional com peixes têm utilizado atributos ecomorfológicos como *soft traits* (*e.g.*, Casatti *et al.* 2015). A literatura proporciona bom suporte para o uso destes atributos como substitutos do uso do habitat e ecologia trófica (Winemiller 1991, Montaña & Winemiller 2013, López-Fernández *et al.* 2014). Entretanto, é importante considerar que nem todo atributo ecomorfológico é necessariamente um atributo funcional no sentido *stricto*, sendo

necessário justificar a sua inclusão, considerando os aspectos já discutidos sobre os atributos de resposta e efeito. Importante também estar advertido de que a ecomorfologia pode não capturar a real variabilidade intra e interespecífica do aspecto ecológico de interesse (Manna *et al.* 2018) e também não representa adequadamente dimensões importantes do nicho das espécies, como aspectos de história de vida, fisiologia e comportamento (Winemiller *et al.* 2015).

As facetas da diversidade funcional

Há inúmeros índices capazes de descrever a diversidade funcional de comunidades locais (*i.e.*, diversidade alfa), os quais podem capturar aspectos diferentes. Em analogia aos componentes da diversidade taxonômica, os índices de diversidade funcional podem ser agrupados em riqueza, uniformidade (ou regularidade) e divergência funcional (Figura 4) (Mason *et al.* 2005, Villéger *et al.* 2008, Tucker *et al.* 2017). Os índices de riqueza funcional representam a soma ou amplitude de informações funcionais da comunidade. Os índices de uniformidade funcional descrevem a regularidade na distribuição dos atributos na comunidade, podendo levar em conta a abundância das espécies. Os índices de divergência permitem avaliar quão diferente em termos funcionais são as espécies que compõem a comunidade. Cada uma dessas facetas captura

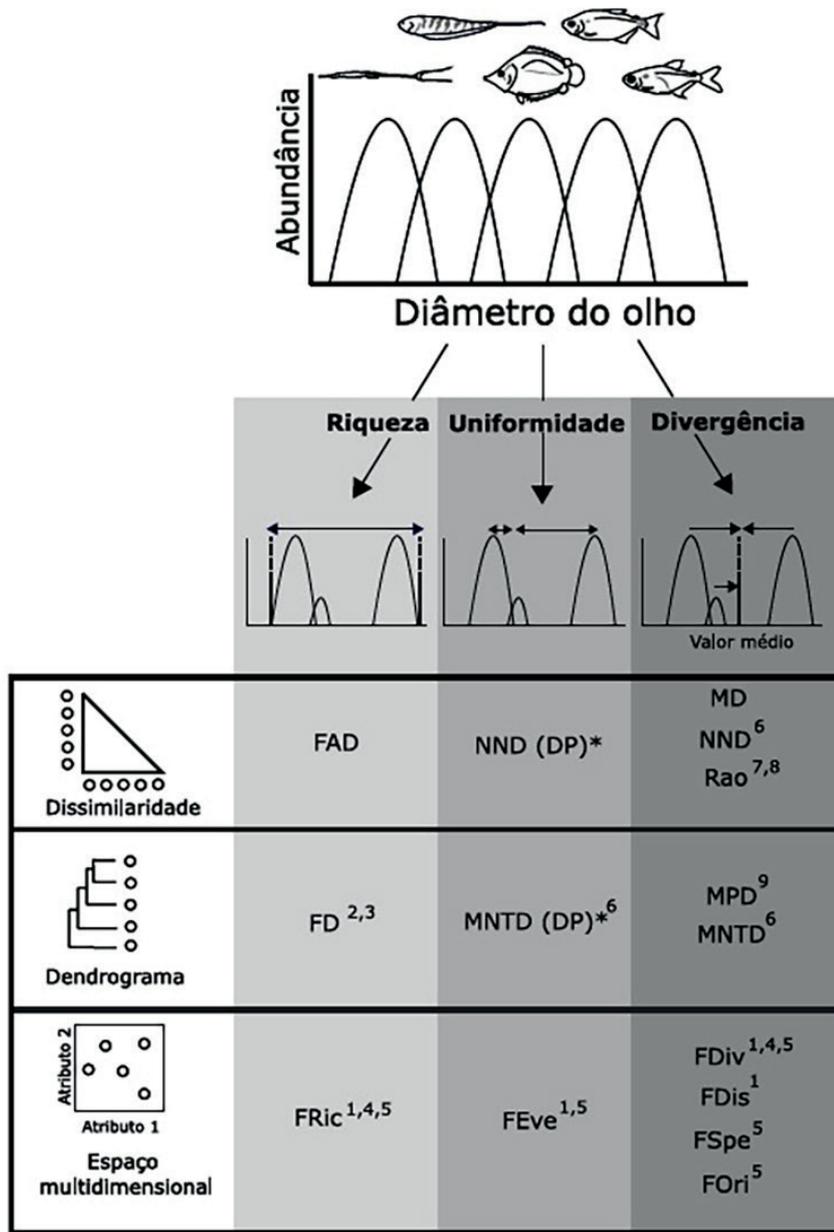


Figura 4. Resumo dos principais índices de diversidade funcional baseados na dissimilaridade original entre espécies, dendrograma e espaço multidimensional (círculos representando as espécies), agrupados de acordo com as três facetas da diversidade: riqueza, uniformidade e divergência. As facetas estão representadas de forma simplificada a partir do esquema hipotético da distribuição de abundância ao longo de valores de um atributo funcional (diâmetro do olho) de três espécies presentes em uma comunidade local, formada a partir do *pool* com cinco espécies de peixes. Veja nome dos índices ao longo do texto. Pacotes e funções para o cálculo dos índices no *software* R: 1 – FD(dbFD), 2 – *picante*(pd), 3 – *BAT*(alpha), 4 – *Cati*(Fred), 5 – (multidimFD), 6 – *picante*(mntd), 7 – *SYNCSA*(rao.diversity), 8 – *ade4*(divc), 9 – *picante*(mpd). *DP = desvio padrão.

Figure 4. The most frequently used functional diversity indexes based on original dissimilarity between species, dendrogram and multidimensional space (circles representing the species), grouped according to the three facets of diversity: richness, uniformity and divergence. The facets are represented from the hypothetical scheme of abundance distribution along values of a functional trait (eye diameter) of three species present in a local community formed from a pool with five fish species. Index names are along text. Packages and functions to calculate the indexes in R software: 1 – *FD*(dbFD), 2 – *picante*(pd), 3 – *BAT*(alpha), 4 – *Cati*(Fred), 5 – (multidimFD), 6 – *picante*(mntd), 7 – *SYNCSA*(rao.diversity), 8 – *ade4*(divc), 9 – *picante*(mpd). *DP = standard deviation.

aspectos específicos da estrutura funcional das comunidades e sua utilização deve ser justificada de acordo com os objetivos do estudo. Por exemplo, a riqueza funcional tem sido utilizada para informar sobre a perda de diversidade com a extinção das espécies (*e.g.*, Leitão *et al.* 2016, Castanho *et al.* 2020). Descrever o quanto as espécies se complementam ou se sobrepõem em termos de papéis funcionais (uniformidade e divergência funcional) pode ser útil para a compreensão de processos envolvidos em padrões de co-ocorrência, das respostas das comunidades a distúrbios e dos efeitos da biodiversidade sobre o funcionamento de ecossistemas. Compreender essas facetas, as informações que elas proporcionam, os fundamentos dos índices que as descrevem e quais perguntas elas ajudam a responder, pode fornecer um bom guia para a seleção do “kit” de medidas mais apropriadas para cada estudo (Figura 4). Nesse contexto, Tucker *et al.* (2017) proporciona uma boa revisão para diversidade filogenética, mas que pode ser aplicada para diversidade funcional.

Como medir a diversidade funcional?

Os diversos índices disponíveis na literatura para descrever a diversidade funcional podem ser classificados em índices baseados em grupos funcionais, dissimilaridade funcional entre pares de espécies, dendrograma funcional e espaço funcional multidimensional. A seguir, apresentamos seus princípios e características gerais e a faceta da diversidade que cada índice descreve (Figura 4).

Riqueza de grupos funcionais

A riqueza de grupos funcionais (RGF) é um descritor de riqueza funcional e consiste na contagem do número de grupos de espécies formados de acordo com o compartilhamento de atributos funcionais. Essa abordagem apresenta algumas limitações metodológicas, como: i) arbitrariedade na formação dos agrupamentos; ii) desconsidera a variabilidade funcional entre as espécies que compõem um mesmo grupo (assume-se que espécies do mesmo grupo são 100% redundantes); iii) desconsidera o grau com que as espécies de grupos distintos diferem (assume-se que as espécies de quaisquer grupos diferentes são 100% complementares); iv) a quantificação

é dependente do número de grupos definidos a priori; e v) desconsidera a abundância das espécies (Petchey & Gaston, 2006). A utilização de grupos funcionais tem se mostrado útil para predição da organização das comunidades de peixes (*e.g.*, Winemiller & Rose 1992, Welcomme *et al.* 2006, Teresa *et al.* 2015), mas, para a quantificação da diversidade funcional, há outras alternativas não afetadas pelas limitações apresentadas acima.

Índices baseados em dissimilaridade

Há vários índices baseados diretamente nas dissimilaridades funcionais entre os pares de espécies. A diferença entre eles envolve a forma como essas dissimilaridades são consideradas. O índice pode ser baseado na média das distâncias entre os pares de espécie (MD = *Mean Dissimilarity*) (Heemsbergen *et al.* 2004), na soma das distâncias entre os pares de espécies (FAD = *Functional Attribute Diversity*) (Walker *et al.* 1999) e na média ou desvio padrão das distâncias entre espécies mais similares (NND = *Nearest-Neighbor Distances*) (Winemiller 1991).

Outro índice bastante utilizado nos estudos de diversidade funcional é a Diversidade Quadrática de Rao (Rao), que consiste na soma das dissimilaridades entre os pares de espécies ponderado pelas respectivas abundâncias (Rao 1982, Botta-Dukat 2005). Em outras palavras, expressa a diferença funcional entre dois indivíduos capturados aleatoriamente na comunidade. É interessante notar que o índice de Rao é o análogo funcional do índice de diversidade taxonômica de Simpson. Quando todas as espécies são funcionalmente diferentes entre si, Rao é igual ao índice de Simpson (diferença entre ambos é igual a zero). No outro extremo, quando todas as espécies são idênticas, a diferença entre Rao e Simpson é igual a 1. Essa relação entre Rao e Simpson revela, portanto, o grau de redundância e complementaridade entre as espécies da comunidade, e dessa lógica resulta o índice de Redundância Funcional (FR = *Functional Redundancy*) (de Bello *et al.* 2007).

Uma consideração importante sobre os índices de diversidade funcional baseados na dissimilaridade, particularmente aqueles calculados a partir da média das dissimilaridades, como Rao, MD, MPD e MNTD (discutiremos os dois últimos na seção seguinte), é o seu

comportamento matemático com a adição ou remoção de espécies da comunidade. Esses índices são não monotônicos, ou seja, se retirarmos um subconjunto de espécies de uma comunidade o valor do índice para a comunidade remanescente pode aumentar, pois isso pode aumentar a distância média entre as espécies remanescentes.

Índices baseados em dendrograma

Os índices baseados em dendrogramas foram adaptados a partir de índices propostos para quantificar a diversidade filogenética (Webb 2000), dada a similaridade topológica entre filogenias e dendrogramas obtidos em análises de agrupamento a partir dos atributos funcionais (Petchev & Gaston 2002). Os índices mais utilizados são FD (*Functional Diversity*) (Petchev & Gaston 2002), MPD (*Mean Pairwise Distance*) e MNTD (*Mean Nearest Taxon Distance*) (Webb 2000). FD consiste na soma do comprimento dos ramos de um dendrograma (reunindo o *pool* de espécies, *i.e.*, total de espécies considerando todas as comunidades envolvidas no estudo) necessários para conectar as espécies que ocorrem na comunidade focal. MPD é a média das distâncias entre os pares de espécies da comunidade focal e MNTD é a média das distâncias entre as espécies da comunidade focal com a respectiva espécie funcionalmente mais similar (“vizinho mais próximo”). Para MPD e MNTD utiliza-se a distância deduzida pelo dendrograma (distância cofenética). Entretanto, ambos os índices podem ser calculados sem a necessidade de construção do dendrograma, diretamente a partir de uma matriz de dissimilaridade funcional entre as espécies; nesse caso, MPD seria igual a MD.

Esses índices têm sido amplamente utilizados em estudos de ecologia funcional, incluindo ictiofauna de riacho (*e.g.*, Casatti *et al.* 2015, Castanho *et al.* 2020). Contudo, as dissimilaridades deduzidas pelo dendrograma podem resultar em perda de informação sobre a dissimilaridade real entre as espécies (Maire *et al.*, 2015). Isso pode ocorrer quando o agrupamento hierárquico, expresso pelo dendrograma, não representa a complexa relação de similaridade entre as espécies. Apesar dessa limitação, há formas de diagnosticar o grau com que essas distorções ocorrem em cada caso (Maire *et al.* 2015), o que pode auxiliar na tomada de decisão quanto à seleção do índice de

diversidade funcional a ser utilizado.

Índices baseados no espaço multidimensional

Os diferentes atributos funcionais podem ser considerados dimensões distintas em um espaço multidimensional onde as espécies são ordenadas. A partir dos padrões de distribuição das espécies nesse espaço funcional multidimensional, é possível obter índices que vão indicar diferentes facetadas da diversidade funcional. Entre eles, destacam-se a Riqueza Funcional (FRic = *Functional Richness*), Uniformidade Funcional (FEve = *Functional Evenness*), Divergência Funcional (FDiv = *Functional Divergence*) (Villéger *et al.* 2008) e Dispersão Funcional (FDis = *Functional Dispersion*) (Laliberté & Legendre 2010). Nesses casos, as espécies presentes no *pool* são ordenadas utilizando como dimensões os atributos funcionais diretamente ou, alternativamente, utilizando as coordenadas de autovetores obtidos em ordenações (*e.g.*, PCA, PCoA). Essa última estratégia é útil quando as informações funcionais são expressas em matrizes de dissimilaridade funcional. Ordenações também são utilizadas quando há necessidade de redução no número de dimensões funcionais para o cálculo de alguns índices (*e.g.*, FRic) em que o número de espécies na comunidade focal deve ser maior do que o número de atributos (Villéger *et al.* 2008).

Por ser bastante intuitivo e expressar a amplitude de combinações de atributos presentes na comunidade, FRic é um dos índices mais utilizados nessa família. É calculado a partir do volume do espaço multidimensional ocupado pelas espécies que compõem a comunidade focal, delimitando o mínimo polígono convexo. Entretanto, como trata-se de uma métrica baseada somente nas espécies posicionadas nos extremos (vértices) do espaço funcional da comunidade, não captura a forma como este é ocupado pelas demais espécies. Por isso, ele é normalmente associado com os outros índices desta família. FEve representa a regularidade com que as espécies e suas abundâncias são distribuídas no espaço funcional. Portanto, trata-se de uma métrica que informa sobre a ocupação do nicho ecológico definido pelo espaço funcional. FDiv também captura a forma pela qual o espaço funcional é ocupado pelas espécies, ponderando pela abundância. Diferentemente de FEve, FDiv

é sensível à dispersão das espécies no espaço funcional em relação à média das espécies, independentemente do volume do espaço funcional (Villéger *et al.* 2008). FDis captura a dispersão das espécies no espaço funcional e consiste na distância média da posição das espécies no espaço funcional em relação ao centroide, cuja posição pode ser ponderada pela abundância das espécies da comunidade focal (Laliberté & Legendre 2010).

Especialização e Originalidade Funcional

A posição das espécies no espaço multidimensional ou dendrograma funcional fornece informações quanto ao grau com que cada uma delas se diferencia em relação às demais, indicando seu nível de especialização funcional, e o quão única cada espécie é em sua combinação de atributos, ou seja, sua originalidade ou unicidade funcional. Essas informações podem ser úteis para a predição da estrutura das comunidades (Mouillot *et al.* 2013), para o papel das espécies em processos ecológicos (Viole *et al.* 2017), ou mesmo para a detecção de espécies funcionalmente únicas no contexto de extinções (*e.g.*, Buisson *et al.* 2013, Leitão *et al.* 2016). As métricas mais comumente utilizadas (*e.g.*, Pavoine *et al.* 2005, Mouillot *et al.* 2008, 2013) resumem, em um valor, o grau de especialização ou originalidade funcional de cada espécie. Em seguida, essas informações podem ser escalonadas para o nível da comunidade, por exemplo, calculando a média ou a soma dos valores para as espécies que ocorrem na comunidade, ponderando ou não pela abundância (*e.g.*, FOr = *Functional Originality*; FSpe = *Functional Specialization*) (Clavel *et al.*, 2013).

Composição funcional & Diversidade β funcional

Enquanto as medidas de diversidade funcional capturam a variabilidade dos atributos funcionais, a composição funcional representa a presença/dominância de determinados atributos funcionais na comunidade (*i.e.*, identidade funcional da comunidade). Uma forma de descrever a composição funcional consiste no cálculo da média dos atributos das espécies presentes na comunidade, ponderando pela

abundância relativa das espécies, conhecido como CWM (*Community-Weighted Mean*) (Lavelle *et al.*, 2008). O CWM sintetiza as informações de cada atributo funcional em um único valor, representando os atributos dominantes na comunidade. Ao lidar com atributos nominais, o CWM pode ser representado nominalmente pelo atributo dominante (Casatti *et al.* 2012) ou, alternativamente, cada estado nominal do atributo pode ser convertido em uma variável binária, atribuindo-se presença ou ausência para as espécies. Em estudos com múltiplos atributos, os índices calculados para cada um podem ser combinados em uma matriz, tendo os CWMs como variáveis e as comunidades como amostras. Essa matriz é uma representação da variação da composição funcional das comunidades e possui uma estrutura análoga à matriz de composição de espécies (atributos x comunidades ao invés de espécies x comunidades), o que possibilita sua utilização como variável resposta ou preditora em análises estatísticas tradicionalmente utilizadas em ecologia, como regressão múltipla, ordenações e análises canônicas. Nos estudos com peixes de riacho, o CWM tem sido útil para descrever a resposta das comunidades aos gradientes ambientais naturais (*e.g.*, Santos *et al.* 2019) e antrópicos (Leitão *et al.* 2018), contribuindo para a elucidação de mecanismos envolvidos na relação organismo-ambiente (vide também análise RLQ no Material Suplementar). Vale ressaltar que, por se tratar de uma média, o CWM omite as variações nos valores dos atributos. Além disso, a autocorrelação filogenética também deve ser considerada nas análises utilizando composição funcional, uma vez que alguns atributos podem ser conservados ao longo da história evolutiva (Soares & Nakamura 2021). Com isso, os padrões funcionais podem refletir a composição filogenética das comunidades e seus processos históricos subjacentes e não necessariamente os processos de nicho relativos à associação atributo funcional – ambiente (Duarte *et al.* 2018).

O grau com que a composição funcional varia entre comunidades (*i.e.*, diversidade β funcional) pode envolver diferentes mecanismos. A composição funcional de duas comunidades pode diferir devido à substituição de espécies com atributos funcionais distintos (*functional turnover*) ou quando uma comunidade possui um

subconjunto dos atributos presentes na outra (*i.e.*, padrão de aninhamento; *functional nestedness*). Nesse caso, há na literatura estratégias para decompor a diversidade beta funcional nesses componentes (Villéger *et al.* 2013, Cardoso *et al.* 2014). Outra abordagem interessante consiste na determinação da contribuição relativa de cada comunidade local (LCBD) e de cada espécie (SCBD) para a variação total na composição funcional das comunidades (Nakamura *et al.* 2020).

CONCLUSÃO

Lacunas & Perspectivas

Apesar dos estudos sobre diversidade funcional com peixes de riacho terem apresentado forte crescimento no Brasil, ainda existem evidentes lacunas em algumas linhas de investigação (Tabela 1). Além disso, os estudos de diversidade funcional também são afetados pelo nosso desconhecimento sobre os atributos funcionais, assim como vieses nas escalas espaciais e temporais de investigação. Exploraremos nessa seção algumas dessas lacunas e destacaremos possíveis direções para estudos futuros.

Se o nosso desconhecimento sobre aspectos básicos da biodiversidade, como a identidade taxonômica e a distribuição das espécies, ainda é grande, ele é ainda maior quando consideramos os atributos das espécies e suas respectivas funções nos ecossistemas. Apesar de avanços na obtenção de dados sobre atributos funcionais das espécies provenientes dos estudos de ecologia funcional e de estudos autoecológicos acumulados ao longo do tempo, esse conhecimento ainda é incipiente para a grande maioria das espécies encontradas nos nossos riachos. Consequentemente, os pesquisadores direcionam seus esforços para a obtenção de um número reduzido de atributos funcionais. Os atributos escolhidos normalmente são aqueles indiretamente relacionados com a função de interesse (*i.e.*, *soft traits*), sendo que, muitas vezes, essa relação é somente inferida e não validada. Por outro lado, atributos potencialmente informativos, mas difíceis de serem obtidos, como atributos fisiológicos, reprodutivos e comportamentais, são bem menos representados (Vitule *et al.* 2017). Ao ignorar esses atributos subestima-se a variabilidade funcional interespecífica da comunidade,

podendo comprometer a capacidade de prever processos ecológicos. Por exemplo, espécies que compõem a mesma guilda trófica podem exercer pressão de consumo diferente (Nunes *et al.* 2020), influenciando diferentemente a dinâmica trófica do ecossistema. Pequenos lambaris, dominantes em riachos Neotropicais, são normalmente posicionados no meio do espaço funcional quando somente dieta e uso do habitat são considerados (Ribeiro *et al.* 2016). Entretanto, algumas dessas espécies podem desempenhar papéis chave para o funcionamento dos riachos, por exemplo, por meio da excreção desproporcionalmente alta de nutrientes (Small *et al.* 2011). Comportamentos que resultam na perturbação do substrato, como especulação do fundo em busca de alimento, ou preparação do ninho e oviposição podem modular a dinâmica de deposição e suspensão de sedimento, influenciando a produtividade primária e distribuição de detritos (Gelwick *et al.* 1997). Esses são apenas alguns exemplos que ilustram a importância desses atributos, normalmente ignorados nos estudos sobre o funcionamento dos ecossistemas de riacho.

Enquanto para determinados grupos taxonômicos, como as plantas e alguns poucos grupos animais, já há sistemas padronizados de denominação de atributos e base de dados representativa (Cornelissen *et al.* 2003, Moretti *et al.* 2017), para os peixes essas iniciativas ainda são localizadas e compreendem um número limitado de espécies (*e.g.*, Frimpong & Angermeier 2009). Apesar disso, a disponibilização de dados funcionais como material suplementar ou em repositórios de acesso público, assim como a padronização da forma como os atributos funcionais são definidos (*e.g.*, Winemiller *et al.* 2015) e medidos, já proporcionam significativo avanço e devem ser incentivadas. Essas iniciativas favorecem especialmente a realização de estudos em amplas escalas que requerem informações para muitas espécies de regiões distintas. De fato, os estudos de diversidade funcional com peixes em riachos no Brasil seguem a tendência geral dos estudos de ecologia (Dias *et al.* 2016), sendo predominantemente realizados em escala local e em pequenas escalas temporais (mas ver Teresa & Casatti 2017, Rodrigues-Filho *et al.* 2018). A ampliação de escala deve permitir avanços significativos tanto do ponto de vista teórico (*e.g.*,

relação entre processos e padrões macroecológicos e evolutivos) quanto aplicado (*e.g.*, priorização de espécies e regiões funcionalmente insubstituíveis e/ou vulneráveis em planejamento sistemático de conservação).

O papel da composição e diversidade funcional das comunidades no funcionamento dos ecossistemas foi considerada uma das 100 questões fundamentais da ecologia (Sutherland *et al.* 2013). Entretanto, enquanto essa questão tem sido bem estudada em plantas (Diaz & Cabido 2001), os avanços com animais são mais tímidos (de Bello *et al.* 2010). O efeito das comunidades sobre os processos ecossistêmicos pode ser mediado pela composição funcional e pela variabilidade com que os atributos se distribuem na comunidade (*e.g.*, riqueza, uniformidade e/ou divergência funcional). A primeira abordagem sustenta a ideia de que os atributos funcionais dominantes são determinantes para as funções ecossistêmicas. Por exemplo, comunidades com a dominância de espécies de maior tamanho corporal devem excretar mais nutrientes do que comunidades mais heterogêneas (Allgeier *et al.* 2015). A segunda abordagem enfatiza o papel da complementaridade de funções desempenhadas pelos organismos no funcionamento do ecossistema (de Bello *et al.* 2010). Esse processo pode ser ilustrado por um dos poucos experimentos realizados com peixes em riachos (Leduc *et al.* 2015), em que foi observado aumento da produtividade secundária de peixes em decorrência da redução das interações competitivas em cenários com maior diversidade funcional. Esse tema representa um vasto campo de pesquisa a ser explorado.

Ainda há inúmeras lacunas de conhecimento ou limitações nos estudos de diversidade funcional com peixes de riachos. Os desafios são ainda maiores em um país megadiverso como o Brasil, que abriga riachos ambientalmente variados e extremamente distintos em termos de diversidade e funcionamento. Uma vez reconhecidos, esse desconhecimento e limitações também representam uma oportunidade para importantes avanços na ecologia funcional, desafiando os ecólogos de riachos a superá-los.

AGRADECIMENTOS

Agradecemos ao Bruno Eleres Soares, Gabriel Nakamura, Luisa Resende Manna e Naraiana Loureiro Benone por sugestões ao manuscrito. Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico - CNPq, pela bolsa de produtividade em pesquisa de FBT (#306912/2018-0), pela bolsa de doutorado de CASRF (#140249/2018-4), e pelo financiamento de projeto de RPL (#436007/2018-5). Este estudo também contou com apoio do Projeto Proecos (P&D ANEEL/CEMIG GT-599) e da Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de Minas Gerais (FAPEMIG – APQ01611-17).

REFERÊNCIAS

- Allgeier, J. E., Wenger, S. J., Rosemond, A. D., Schindler, D. E., & Layman, C. A. 2015. Metabolic theory and taxonomic identity predict nutrient recycling in a diverse food web. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 112(20), E2640–E2647. DOI: 10.1073/pnas.1420819112
- de Bello, F., Lavorel, S., Díaz, S., Harrington, R., Cornelissen, J. H. C., Bardgett, R. D., Berg, M. P., Cipriotti, P., Feld, C. K., Hering, D., Martins da Silva, P., Potts, S. G., Sandin, L., Sousa, J. P., Storkey, J., Wardle, D. A., & Harrison, P. A. 2010. Towards an assessment of multiple ecosystem processes and services via functional traits. *Biodiversity and Conservation*, 19(10), 2873–2893. DOI: 10.1007/s10531-010-9850-9
- de Bello, F., Lepš, J., Lavorel, S., & Moretti, M. 2007. Importance of species abundance for assessment of trait composition: an example based on pollinator communities. *Community Ecology*, 8(2), 163–170. DOI: 10.1556/ComEc.8.2007.2.3
- Benone, N. L., Leal, C. G., dos Santos, L. L., Mendes, T. P., Heino, J., & Montag, L. F. A. 2020. Unravelling patterns of taxonomic and functional diversity of Amazon stream fish. *Aquatic Sciences*, 82: 75. DOI: 10.1007/s00027-020-00749-5
- Bordignon, C. R., Casatti, L., Pérez-Mayorga, M. A., Teresa, F. B., & Brejão, G. L. 2015. Fish complementarity is associated to forests in Amazonian streams. *Neotropical Ichthyology*, 13(3), 579–590. DOI: 10.1590/1982-0224-20140157
- Botta-Dukát, Z. 2005. Rao's quadratic entropy as a measure of functional diversity based

- on multiple traits. *Journal of Vegetation Science*, 16(1), 533–540. DOI: 10.1016/S0002-9394(34)90317-2
- Bower, L.M., & Winemiller, K. O. 2019. Fish assemblage convergence along stream environmental gradients: an intercontinental analysis. *Ecography*, 42(10), 1691–1702. DOI: 10.1111/ecog.04690
- Branquinho C., Serrano H. C., Nunes A., Pinho P., & Matos P. 2019. Essential biodiversity change indicators for evaluating the effects of Anthropocene in ecosystems at a global scale. In: E. Casetta, J. Marques da Silva J. & D. Vecchi (Eds.), *From Assessing to Conserving Biodiversity*. pp. 137-163. Cham: Springer.
- Buisson, L., Grenouillet, G., Villéger, S., Canal, J., & Laffaille, P. 2013. Toward a loss of functional diversity in stream fish assemblages under climate change. *Global Change Biology*, 19(2), 387–400. DOI: 10.1111/gcb.12056
- Cardoso, P., Rigal, F., Carvalho, J. C., Fortelius, M., Borges, P. A., Podani, J., & Schmera, D. 2014. Partitioning taxon, phylogenetic and functional beta diversity into replacement and richness difference components. *Journal of Biogeography*, 41(4), 749-761. DOI: 10.1111/jbi.12239
- Carvalho, R. A., & Tejerina-Garro, F. L. 2015a. Environmental and spatial processes: what controls the functional structure of fish assemblages in tropical rivers and headwater streams? *Ecology of Freshwater Fish*, 24(2), 317–328. DOI: 10.1111/eff.12152
- Carvalho, R. A., & Tejerina-Garro, F. L. 2015b. Relationships between taxonomic and functional components of diversity: implications for conservation of tropical freshwater fishes. *Freshwater Biology*, 60(9), 1854–1862. DOI: 10.1111/fwb.12616
- Casatti, L., & Castro, R. M. C. 2006. Testing the ecomorphological hypothesis in a headwater riffles fish assemblage of the rio São Francisco, southeastern Brazil. *Neotropical Ichthyology*, 4(2), 203–214. DOI: 10.1590/S1679-62252006000200006
- Casatti, L., Teresa, F. B., Gonçalves-Souza, T., Bessa, E., Manzotti, A. R., Gonçalves, C. S., & Zeni, J. O. 2012. From forests to cattail: how does the riparian zone influence stream fish? *Neotropical Ichthyology*, 10(1), 205–214. DOI: 10.1590/S1679-62252012000100020
- Casatti, L., Teresa, F. B., Zeni, J. O., Ribeiro, M. D., Brejão, G. L., & Ceneviva-Bastos, M. 2015. More of the Same: High Functional Redundancy in Stream Fish Assemblages from Tropical Agroecosystems. *Environmental Management*, 55(6), 1300–1314. DOI: 10.1007/s00267-015-0461-9
- Castanho, D. G. R., Deus, C. P., Zuanon, J., Santorelli, S., Leitão, R. P., & Teresa, F. B. 2020. Simulation of over-exploitation of ornamental fish and its consequences for the functional structure of assemblages of Amazonian streams. *Ecology of Freshwater Fish*, (December), eff.12524. DOI: 10.1111/eff.12524
- Clavel, J., Poulet, N., Porcher, E., Blanchet, S., Grenouillet, G., Pavoine, S., Biton, A., Seon-Massin, N., Argillier, C., Daufresne, M., Teillac-Deschamps, P., & Julliard, R. 2013. A New Freshwater Biodiversity Indicator Based on Fish Community Assemblages. *PLoS ONE*, 8(11), e80968. DOI: 10.1371/journal.pone.0080968
- Cornelissen, J. H. C., Lavorel, S., Garnier, E., Díaz, S., Buchmann, N., Gurvich, D. E., Reich, P. B., ter Steege, H., Morgan, H. D., van der Heijden, M. G. A., Pausas, J. G., & Poorter, H. 2003. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 51(4), 335. DOI: 10.1071/BT02124
- Dala-Corte, R. B., Giam, X., Olden, J. D., Becker, F. G., Guimarães, T. F., & Melo, A. S. 2016. Revealing the pathways by which agricultural land-use affects stream fish communities in South Brazilian grasslands. *Freshwater Biology*, 61(11), 1921–1934. DOI: 10.1111/fwb.12825
- Dala-Corte, R. B., Sgarbi, L. F., Becker, F. G., & Melo, A. S. 2019. Beta diversity of stream fish communities along anthropogenic environmental gradients at multiple spatial scales. *Environmental Monitoring and Assessment*, 191(5), 288. DOI: 10.1007/s10661-019-7448-6
- 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., Anjos, M. B., Mendonça, F. P., & Tedesco, P. A. 2016. Trends in studies of Brazilian stream fish assemblages. *Natureza & Conservação*, 14(2), 106–111. DOI: 10.1590/S1679-62252016000200006

- 10.1016/j.ncon.2016.06.003
- Díaz, S., & Cabido, M. 2001. Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem process. *British Journal of Developmental Psychology*, 24(2), 419–427. DOI: 10.1348/026151005X50753
- Dray, S., & Legendre, P. 2008. Testing the species traits-environment relationship: the fourth-corner problem revisited. *Ecology*, 89(12), 3400–3412. DOI: 10.1890/08-0349.1
- Duarte, L. D. S., Debastiani, V. J., Carlucci, M. B., & Diniz-Filho, J. A. F. 2018. Analyzing community-weighted trait means across environmental gradients: should phylogeny stay or should it go? *Ecology*, 99(2), 385–398. DOI: 10.1002/ecy.2081
- Frimpong, E. A., & Angermeier, P. L. 2009. Fish Traits: A Database of Ecological and Life-history Traits of Freshwater Fishes of the United States. *Fisheries*, 34(10), 487–495. DOI: 10.1577/1548-8446-34.10.487
- Galetti, M., Donatti, C. I., Pizo, M. A., Giacomini, H. C. 2008. Big fish are the best: seed dispersal of *Bactris glaucescens* by the pacu fish (*Piaractus mesopotamicus*) in the Pantanal, Brazil. *Biotropica*, 40(3): 386–389. DOI: 10.1111/j.1744-7429.2007.00378.x
- Gelwick, F. P., Stock, M. S., & Matthews, W. J. 1997. Effects of Fish, Water Depth, and Predation Risk on Patch Dynamics in a North-Temperate River Ecosystem. *Oikos*, 80(2), 382. DOI: 10.2307/3546606
- Gonçalves, B. B., Tejerina-Garro, F. L., & Carvalho, R. A. 2017. Effects of area and available energy on fish assemblages of tropical streams. *Marine and Freshwater Research*, 68(4), 772. DOI: 10.1071/MF15431
- Heemsbergen, D. A., Berg, M. P., Loreau, M., van Hal, J. R., Faber, J. H., & Verhoef, H. A. 2004. Biodiversity Effects on Soil Processes Explained by Interspecific Functional Dissimilarity. *Science*, 306(5698), 1019–1020. DOI: 10.1126/science.1101865
- Hortal, J., de Bello, F., Diniz-Filho, J. A. F., Lewinsohn, T. M., Lobo, J. M., & Ladle, R. J. 2015. Seven Shortfalls that Beset Large-Scale Knowledge of Biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 46(1), 523–549. DOI: 10.1146/annurev-ecolsys-112414-054400
- Keenleyside, M. H. A. 1979. Diversity and adaptation in fish behaviour. Springer-Verlag (Ed.), Berlin: Heidelberg: p. 210.
- Laliberté, E., & Legendre, P. 2010. A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology*, 91(1), 299–305. DOI: 10.1890/08-2244.1
- Lavorel, S., Grigulis, K., McIntyre, S., Williams, N. S. G., Garden, D., Dorrough, J., Berman, S., Quétier, F., Thébault, A., & Bonis, A. 2007. Assessing functional diversity in the field – methodology matters! *Functional Ecology*, 22(1), 071124124908001-???. DOI: 10.1111/j.1365-2435.2007.01339.x
- Leduc, A. O. H. C., da Silva, E. M., & Rosenfeld, J. S. 2015. Effects of species vs. functional diversity: Understanding the roles of complementarity and competition on ecosystem function in a tropical stream fish assemblage. *Ecological Indicators*, 48, 627–635. DOI: 10.1016/j.ecolind.2014.09.027
- Leitão, R. P., Zuanon, J., Mouillot, D., Leal, C. G., Hughes, R. M., Kaufmann, P. R., Villéger, S., Pompeu, P. S., Kasper, D., de Paula, F. R., Ferraz, S. F. B., & Gardner, T. A. 2018. Disentangling the pathways of land use impacts on the functional structure of fish assemblages in Amazon streams. *Ecography*, 41(1), 219–232. DOI: 10.1111/ecog.02845
- Leitão, R. P., Zuanon, J., Villéger, S., Williams, S. E., Baraloto, C., Fortunel, C., Mendonça, F. P., & Mouillot, D. 2016. Rare species contribute disproportionately to the functional structure of species assemblages. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 283(1828), 20160084. DOI: 10.1098/rspb.2016.0084
- López-Fernández, H., Arbour, J., Willis, S., Watkins, C., Honeycutt, R. L., & Winemiller, K. O. 2014. Morphology and Efficiency of a Specialized Foraging Behavior, Sediment Sifting, in Neotropical Cichlid Fishes. *PLoS ONE*, 9(3), e89832. DOI: 10.1371/journal.pone.0089832
- Maire, E., Grenouillet, G., Brosse, S., & Villéger, S. 2015. How many dimensions are needed to accurately assess functional diversity? A pragmatic approach for assessing the quality of functional spaces. *Global Ecology and Biogeography*, 24(6), 728–740. DOI: 10.1111/geb.12299

- Manna, L. R., Villéger, S., Rezende, C. F., & Mazzoni, R. 2018. High intraspecific variability in morphology and diet in tropical stream fish communities. *Ecology of Freshwater Fish*, 28(1), 41–52. DOI: 10.1111/eff.12425
- Mason, N. W. H., Mouillot, D., Lee, W. G., & Wilson, J. B. 2005. Functional richness, functional evenness and functional divergence: the primary components of functional diversity. *Oikos*, 11(1), 112–118. DOI: 10.3892/ol.2017.6468
- McGill, B. J., Enquist, B. J., Weiher, E., & Westoby, M. 2006. Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology and Evolution*, 21(4), 178–185. DOI: 10.1016/j.tree.2006.02.002
- Montaña, C. G., & Winemiller, K. O. 2013. Evolutionary convergence in Neotropical cichlids and Nearctic centrarchids: evidence from morphology, diet, and stable isotope analysis. *Biological Journal of the Linnean Society*, 109(1), 146–164. DOI: 10.1111/bij.12021
- Mouillot, D., Culioli, J. M., Pelletier, D., & Tomasini, J. A. 2008. Do we protect biological originality in protected areas? A new index and an application to the Bonifacio Strait Natural Reserve. *Biological Conservation*, 141(6), 1569–1580. DOI: 10.1016/j.biocon.2008.04.002
- Mouillot, D., Graham, N. A. J., Villéger, S., Mason, N. W. H., & Bellwood, D. R. 2013. A functional approach reveals community responses to disturbances. *Trends in Ecology & Evolution*, 28(3), 167–177. DOI: 10.1016/j.tree.2012.10.004
- Naeem, S., Prager, C., Weeks, B., Varga, A., Flynn, D. F. B., Griffin, K., Muscarella, R., Palmer, M., Wood, S., & Schuster, W. 2016. Biodiversity as a multidimensional construct: a review, framework and case study of herbivory's impact on plant biodiversity. *Proceedings of the Royal Society B*. 283, 20153005. DOI: 10.1098/rspb.2015.3005
- Nakamura, G., Vicentin, W., & Suárez, Y. R. 2018. Functional and phylogenetic dimensions are more important than the taxonomic dimension for capturing variation in stream fish communities. *Austral Ecology*, 43(1), 2–12. DOI: 10.1111/aec.12529
- Nakamura, G., Vicentin, W., Suárez, Y. R., & Duarte, L. 2020. A multifaceted approach to analyzing taxonomic, functional, and phylogenetic β diversity. 101(10), e03122. DOI: 10.1002/ecy.3122
- Nunes, L. T., Morais, R. A., Longo, G. O., Sabino, J., & Floeter, S. R. 2020. Habitat and community structure modulate fish interactions in a neotropical clearwater river. *Neotropical Ichthyology*, 18(1). DOI: 10.1590/1982-0224-2019-0127
- Pavoine, S., Ollier, S., & Dufour, A. B. 2005. Is the originality of a species measurable? *Ecology Letters*, 8(6), 579–586. DOI: 10.1111/j.1461-0248.2005.00752.x
- Pavoine, Sandrine, Vallet, J., Dufour, A.-B., Gachet, S., & Daniel, H. 2009. On the challenge of treating various types of variables: application for improving the measurement of functional diversity. *Oikos*, 118(3), 391–402. DOI: 10.1111/j.1600-0706.2009.16668.x
- Petchey, O. L., & Gaston, K. J. 2002. Functional diversity (FD), species richness and community composition. *Ecology Letters*, 5(3), 402–411. DOI: 10.1046/j.1461-0248.2002.00339.x
- Petchey, O. L., & Gaston, K. J. 2006. Functional diversity: back to basics and looking forward. *Ecology Letters*, 9(6), 741–758. DOI: 10.1111/j.1461-0248.2006.00924.x
- Pilati, A., & Vanni, M. J. 2007. Ontogeny, diet shifts, and nutrient stoichiometry in fish. *Oikos*, 116(10), 1663–1674. DOI: 10.1111/j.2007.0030-1299.15970.x
- Rao, R. 1982. Diversity and Dissimilarity. *Theoretical Population Biology*, 21(1), 24–43. DOI: 10.13140/RG.2.1.3901.9924
- Ribeiro, M. D., Teresa, F. B., & Casatti, L. 2016. Use of functional traits to assess changes in stream fish assemblages across a habitat gradient. *Neotropical Ichthyology*, 14(1), 1–10. DOI: 10.1590/1982-0224-20140185
- Roa-Fuentes, C. A., Heino, J., Cianciaruso, M. V., Ferraz, S., Zeni, J. O., & Casatti, L. 2019. Taxonomic, functional, and phylogenetic β -diversity patterns of stream fish assemblages in tropical agroecosystems. *Freshwater Biology*, 64(3), 447–460. DOI: 10.1111/fwb.13233
- Rodrigues-Filho, C. A. S., Gurgel-Lourenço, R. C., Lima, S. M. Q., de Oliveira, E. F., & Sánchez-Botero, J. I. 2017. What governs the functional diversity patterns of fishes in the headwater streams of the humid forest enclaves: environmental conditions, taxonomic diversity or biotic interactions? *Environmental Biology of Fishes*, 100(9), 1023–1032. DOI: 10.1007/

- s10641-017-0603-4
- Rodrigues-Filho, C. A. S., Gurgel-Lourenço, R. C., Ramos, E. A., Novaes, J. L. C., Garcez, D. S., Costa, R. S., & Sánchez-Botero, J. I. 2020. Metacommunity organization in an intermittent river in Brazil: the importance of riverine networks for regional biodiversity. *Aquatic Ecology*, 54(1), 145–161. DOI: 10.1007/s10452-019-09732-1
- 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
- Saito, V. S., Cianciaruso, M. V., Siqueira, T., Fonseca-Gessner, A. A., & Pavoine, S. 2016. Phylogenies and traits provide distinct insights about the historical and contemporary assembly of aquatic insect communities. *Ecology and Evolution*, 6(9), 2925–2937. DOI: 10.1002/ece3.2081
- Santos, L. L., Benone, N. L., Soares, B. E., Barthem, R. B., & Montag, L. F. A. 2019. Trait–environment relationships in Amazon stream fish assemblages. *Ecology of Freshwater Fish*, 28(3), 424–433. DOI: 10.1111/eff.12465
- Silva, D. M. A., & Teresa, F. B. 2017. Response of fish communities to intense drought in Brazilian savanna streams. *Revista Ambiente e Água*, 12(4), 618–628. DOI: 10.4136/1980-993X
- Silva, M. C., Teodoro, G. S., Bragion, E. F. A., & van den Berg, E. 2019. The role of intraspecific trait variation in the occupation of sharp forest-savanna ecotones. *Flora*, 253(March), 35–42. DOI: 10.1016/j.flora.2019.03.003
- Small, G. E., Pringle, C. M., Pyron, M., & Duff, J. H. 2011. Role of the fish *Astyanax aeneus* (Characidae) as a keystone nutrient recycler in low-nutrient Neotropical streams. *Ecology*, 92(2), 386–397. DOI: 10.1890/10-0081.1
- Soares, B. E., & Nakamura, G. 2021. Ecologia filogenética de assembleias de peixes de riachos neotropicais. *Oecologia Australis*, 25(2), 434–449. DOI: 10.4257/oeco.2021.2502.13
- Song, Y., Wang, P., Li, G., & Zhou, D. 2014. Relationships between functional diversity and ecosystem functioning: a review. *Acta Ecologica Sinica*, 34(2): 85–91. DOI: 10.1016/j.chnaes.2014.01.001
- Stegmann, L. F., Leitão, R. P., Zuanon, J., & Magnusson, W. E. 2019. Distance to large rivers affects fish diversity patterns in highly dynamic streams of Central Amazonia. *PLOS ONE*, 14(10), e0223880. DOI: 10.1371/journal.pone.0223880
- Sutherland, W. J., Freckleton, R. P., Godfray, H. C. J., Beissinger, S. R., Benton, T., Cameron, D. D., Carmel, Y., Coomes, D. A., Coulson, T., Emmerson, M. C., Hails, R. S., Hays, G. C., Hodgson, D. J., Hutchings, M. J., Johnson, D., Jones, J. P. G., Keeling, M. J., Kokko, H., Kunin, W. E., Lambin, X., Lewis, O. T., Malhi, Y., Mieszkowska, N., Milner-Gulland, E. J., Norris, K., Phillimore, A. B., Purves, D. W., Reid, J. M., Reuman, D. C., Thompson, K., Travis, J. M. J., Turnbull, L. A., Wardle, D. A., & Wiegand, T. 2013. Identification of 100 fundamental ecological questions. *Journal of Ecology*, 101(1), 58–67. DOI: 10.1111/1365-2745.12025
- Taylor, B. D., Flecker, A. S., & Hall Jr, R. O. 2006. Loss of a Harvested Fish Species Disrupts Carbon Flow in a Diverse Tropical River. *Science*, 313(5788), 833–836; DOI: 10.1126/science.1128223
- Teresa, F. B., & Casatti, L. 2012. Influence of forest cover and mesohabitat types on functional and taxonomic diversity of fish communities in Neotropical lowland streams. *Ecology of Freshwater Fish*, 21(3), 433–442. DOI: 10.1111/j.1600-0633.2012.00562.x
- Teresa, F. B., & Casatti, L. 2017. Trait-based metrics as bioindicators: Responses of stream fish assemblages to a gradient of environmental degradation. *Ecological Indicators*, 75, 249–258. DOI: 10.1016/j.ecolind.2016.12.041
- Teresa, F. B., Casatti, L., & Cianciaruso, M. V. 2015. Functional differentiation between fish assemblages from forested and deforested streams. *Neotropical Ichthyology*, 13(2), 361–370. DOI: 10.1590/1982-0224-20130229
- 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: 10.1111/

- brv.12252
- Villéger, S., Brosse, S., Mouchet, M., Mouillot, D., & Vanni, M. J. 2017. Functional ecology of fish: current approaches and future challenges. *Aquatic Sciences*, 79(4), 783–801. DOI: 10.1007/s00027-017-0546-z
- Villéger, S., Grenouillet, G., & Brosse, S. 2013. Decomposing functional β -diversity reveals that low functional β -diversity is driven by low functional turnover in European fish assemblages. *Global Ecology and Biogeography*, 22(6), 671–681. DOI: 10.1111/geb.12021
- Villéger, S., Mason, N. W. H., & Mouillot, D. 2008. New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology*, 89(8), 2290–2301. DOI: 10.1890/07-1206.1
- Violle, C., Navas, M. L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., & Garnier, E. 2007. Let the concept of trait be functional! *Oikos*, 116(5), 882–892. DOI: 10.1111/j.2007.0030-1299.15559.x
- Violle, C., Thuiller, W., Mouquet, N., Munoz, F., Kraft, N. J. B., Cadotte, M. W., Livingstone, S. W., & Mouillot, D. 2017. Functional Rarity: The Ecology of Outliers. *Trends in Ecology & Evolution*, 32(5), 356–367. DOI: 10.1016/j.tree.2017.02.002
- Vitule, J. R. S., Agostinho, A. A., Azevedo-Santos, V. M., Daga, V. S., Darwall, W. R. T., Fitzgerald, D. B., Frehse, F. A., Hoeinghaus, D. J., Lima-Junior, D. P., Magalhães, A. L. B., Orsi, M. L., Padial, A. A., Pelicice, F. M., Petrere, M., Pompeu, P. S., & Winemiller, K. O. 2017. We need better understanding about functional diversity and vulnerability of tropical freshwater fishes. *Biodiversity and Conservation*, 26(3), 757–762. DOI: 10.1007/s10531-016-1258-8
- Walker, B., Kinzig, A., Langridge, J., Walker, B., Kinzig, A., & Langridgel, J. 1999. Plant attribute diversity, resilience, and ecosystem function: the nature and significance of dominant and minor species. *Ecosystems*, 2(2), 95–113.
- Webb, C. O. 2000. Exploring the phylogenetic structure of ecological communities: An example for rain forest trees. *American Naturalist*, 156(2), 145–155. DOI: 10.1086/303378
- Welcomme, R. L., Winemiller, K. O., & Cowx, I. G. 2006. Fish environmental guilds as a tool for assessment of ecological condition of rivers. *River Research and Applications*, 22(3), 377–396. DOI: 10.1002/rra.914
- Winemiller, K. O. 1991. Ecomorphological Diversification in Lowland Freshwater Fish Assemblages from Five Biotic Regions. *Ecological Monographs*, 61(4), 343–365. DOI: 10.2307/2937046
- Winemiller, K. O., Fitzgerald, D. B., Bower, L. M., & Pianka, E. R. 2015. Functional traits, convergent evolution, and periodic tables of niches. *Ecology Letters*, 18(8), 737–751. DOI: 10.1111/ele.12462
- Winemiller, K. O., & Rose, K. A. 1992. Patterns of Life-History Diversification in North American Fishes: implications for Population Regulation. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 49(10), 2196–2218. DOI: 10.1139/f92-242
- Zeni, J. O., Hoeinghaus, D. J., & Casatti, L. 2017. Effects of pasture conversion to sugarcane for biofuel production on stream fish assemblages in tropical agroecosystems. *Freshwater Biology*, 62(12), 2026–2038. DOI: 10.1111/fwb.13047
- Zeni, J. O., Hoeinghaus, D. J., Roa-Fuentes, C. A., & Casatti, L. 2020. Stochastic species loss and dispersal limitation drive patterns of spatial and temporal beta diversity of fish assemblages in tropical agroecosystem streams. *Hydrobiologia*, 1, 1–15. DOI: 10.1007/s10750-020-04356-1

Material Suplementar

Análises complementares.

Complementary analyzes.

Submitted: 16 August 2020

Accepted: 10 March 2021

*Associate Editors: Rosana Mazzoni
e Érica Pellegrini Caramaschi*