

UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ

LORRAINE LOPES CAVALCANTE

ANTROPOCENO EM AMBIENTES AQUÁTICOS CONTINENTAIS:  
HOMOGENEIZAÇÃO FUNCIONAL E EFEITO DE ESPÉCIES EXÓTICAS NA  
DIVERSIDADE BETA DA ICTIOFAUNA

CURITIBA

2021

LORRAINE LOPES CAVALCANTE

ANTROPOCENO EM AMBIENTES AQUÁTICOS CONTINENTAIS:  
HOMOGENEIZAÇÃO FUNCIONAL E EFEITO DE ESPÉCIES EXÓTICAS NA  
DIVERSIDADE BETA DA ICTIOFAUNA

Tese apresentada ao curso de Pós  
Graduação em Ecologia e  
Conservação como requisito parcial à  
conclusão do curso de Doutorado,  
Setor de Ciências Biológicas,  
Universidade Federal do Paraná

Orientador: Prof. Dr. André Adrian  
Padial

Curitiba

2021

Universidade Federal do Paraná  
Sistema de Bibliotecas  
(Giana Mara Seniski Silva – CRB/9 1406)

Cavalcante, Lorraine Lopes

Antropoceno em ambientes aquáticos continentais : homogeneização funcional e efeito de espécies exóticas na diversidade beta da ictiofauna. / Lorraine Lopes Cavalcante. – Curitiba, 2021.

116 p.: il.

Orientador: André Andrian Padial.

Tese (doutorado) - Universidade Federal do Paraná, Setor de Ciências Biológicas. Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação.

1. Biodiversidade. 2. Bioinvasão. 3. Impacto ambiental. I. Título. II. Padial, André Andrian, 1981-. III. Universidade Federal do Paraná. Setor de Ciências Biológicas. Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação.

CDD (22. ed.) 577



MINISTÉRIO DA EDUCAÇÃO  
SETOR DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS  
UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ  
PRÓ-REITORIA DE PESQUISA E PÓS-GRADUAÇÃO  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO ECOLOGIA E  
CONSERVAÇÃO - 40001016048P6

## TERMO DE APROVAÇÃO

Os membros da Banca Examinadora designada pelo Colegiado do Programa de Pós-Graduação ECOLOGIA E CONSERVAÇÃO da Universidade Federal do Paraná foram convocados para realizar a arguição da tese de Doutorado de **LORRAINE LOPES CAVALCANTE** intitulada: **ANTROPOCENO EM AMBIENTES AQUÁTICOS CONTINENTAIS: HOMOGENEIZAÇÃO FUNCIONAL E EFEITO DE ESPÉCIES EXÓTICAS NA DIVERSIDADE BETA DA ICTIOFAUNA**, sob orientação do Prof. Dr. ANDRE ANDRIAN PADIAL, que após terem inquirido a aluna e realizada a avaliação do trabalho, são de parecer pela sua APROVAÇÃO no rito de defesa.

A outorga do título de doutora está sujeita à homologação pelo colegiado, ao atendimento de todas as indicações e correções solicitadas pela banca e ao pleno atendimento das demandas regimentais do Programa de Pós-Graduação.

CURITIBA, 15 de Dezembro de 2021.

Assinatura Eletrônica  
15/12/2021 11:09:32.0  
ANDRE ANDRIAN PADIAL  
Presidente da Banca Examinadora

Assinatura Eletrônica  
15/12/2021 20:28:12.0  
JEAN RICARDO SIMÕES VITULE  
Avaliador Interno (UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ)

Assinatura Eletrônica  
15/12/2021 11:49:28.0  
ANA CRISTINA PETRY  
Avaliador Externo (UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO DE JANEIRO)

Assinatura Eletrônica  
15/12/2021 11:03:58.0  
DILERMANDO P. LIMA JUNIOR  
Avaliador Externo (UNIVERSIDADE FEDERAL DO MATO GROSSO)

Assinatura Eletrônica  
15/12/2021 11:21:12.0  
NATALIA CARNEIRO LACERDA DOS SANTOS  
Avaliador Externo (UNIVERSIDADE DO ESTADO DE SANTA CATARINA)

Centro Politécnico - Setor de Ciências Biológicas - CURITIBA - Paraná - Brasil  
CEP 81531980 - Tel: (41) 3361-1595 - E-mail: ecologia@ufpr.br

Documento assinado eletronicamente de acordo com o disposto na legislação federal Decreto 8539 de 08 de outubro de 2015.

Gerado e autenticado pelo SIGA-UFPR, com a seguinte identificação única: 135477

**Para autenticar este documento/assinatura, acesse <https://www.pppg.ufpr.br/siga/visitante/autenticacaoassinaturas.jsp> e insira o código 135477**

A todos que lutaram e lutam contra a barbárie

## AGRADECIMENTOS

Em tempos de pandemia eu agradeço primeiramente por estar viva. E esse agradecimento sempre está acompanhado ao meu pedido a Deus para que console as famílias de mais de 600mil mortos pela ineficiência política.

Agradeço também aqueles que lutaram para que as coisas não fossem pior ainda. Na Universidade, obrigada aos alunos e professores, técnicos e setores terceirizados que sabem a sua importância. Nós fomos as ruas, debaixo de sol e chuva (realidade diária em Curitiba) para lutar e conversar, como só a educação permite. Obrigada aos profissionais na Secretaria de Educação e órgãos de fomento a pesquisa e ciência (federais CNPq e CAPES) que se mantiveram fazendo o melhor serviço em tempos de loucura. Eu recebi bolsa de doutorado durante todo o período de formação Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - CAPES – Brasil - finance Code 001.

Agradeço ao meu orientador prof. Padial por ter me ensinado muito e pelas palavras “vai dar certo” quando cheguei perdida, elas me ajudaram a achar um caminho. Obrigada aos colegas pelos inúmeros almoços no RU em excelente companhia, vocês me inspiram. Aos professores que são exemplos de como fazer pesquisa e educação, sem desconsiderar a força que as constroem.

Agradeço a família que criei em outra cidade tão diferente, principalmente as mulheres que mostram toda a nossa potência. Elas me seguraram inúmeras vezes e a saudade do peito fica maior. Eu mudei de região, mas tenho raízes seguras no Nordeste. Obrigada aos meus pais que sempre disseram “tu vai até o final”. Nesse final, obrigada a minha mãe e irmãs que cuidaram das coisas ao redor, permitindo-me fazer a escrita final. O cuidado doméstico invisível e não remunerado mas que possibilita todo o restante. Ao meu avó que mesmo sem saber onde eu estava e o que fiz, sempre pediu para eu ficar com Deus. Por fim, agradeço aos artistas que tantas vezes me fizeram companhia em momentos de solidão e criação. Obrigada também ao *scihub* por possibilitar informações públicas para o público.

Eu dedico essa tese às minhas avós, perdi ambas em pouco tempo. Além dos traços físicos delas que carrego em meu corpo, carrego também a fibra de segurar o peso e seguir.

“É um desperdício gastar a vida para perder a liberdade.

É uma questão de sobriedade”

Pepe Mujica, 2015

## RESUMO

Nos ambientes aquáticos os fatores mais ligados a perda de biodiversidade são alteração ambiental e invasão de espécies. Espécies exóticas invasoras são aquelas que ultrapassam suas barreiras biogeográficas naturais, principalmente por meio de ação antrópica, e no novo ambiente conseguem expandir suas populações. Devido ao número limitado de espécies que são invasoras, por efeito da seleção comercial e pesca esportiva, com sua expansão elas impactam a diversidade local, seja considerando biodiversidade taxonômica, funcional ou filogenética. Diversidade funcional tem se mostrado mais efetiva para entender as consequências das alterações ambientais nos processos ecossistêmicos. O fenômeno da redução da beta diversidade no tempo pela expansão de poucas espécies generalistas em detrimento de muitas especialistas é conhecida como Homogeneização Biótica. Apesar do crescimento de estudos sobre esse fenômeno, a Homogeneização Funcional ainda é pouco conhecida. Nesse sentido, realizamos uma revisão sistematizada sobre Homogeneização Funcional nos ecossistemas aquáticos. Por meio de levantamento bibliográfico, nós avaliamos os recentes trabalhos que formalmente testaram alterações na beta diversidade funcional de diferentes grupos biológicos e tipos de habitats aquáticos. Destacamos a falta de padronização nas pesquisas, baixa avaliação de padrões em ambientes marinhos, concentração de estudos em determinados domínios biogeográficos, pouco esclarecimento do significado dos traços funcionais selecionados e principalmente a falta de ligação entre homogeneização funcional e perda de serviços ecossistêmicos. Por fim, propomos um guia para esclarecer pontos importantes para o futuro da conservação desses ambientes. Em seguida, por meio de um banco de dados que cobre 80% da superfície terrestre, analisamos o efeito das espécies exóticas na beta diversidade da ictiofauna nas bacias hidrográficas em ampla escala. Utilizamos um modelo de análise de diversidade beta que permite conhecer a contribuição relativa das espécies (SCBD) e das bacias hidrográficas (LCBD) para toda a diversidade do domínio. As espécies nativas endêmicas e com comportamentos migratórios são importantes para a variação da diversidade da ictiofauna. Observamos em macro escala o efeito de exóticas em reduzir a beta diversidade taxonômica principalmente nos domínios Neártico e Paleartico. Esperamos com esses trabalhos contribuir para as avaliações de impacto nos ambientes aquáticos durante o Antropoceno.

**Palavras-chave:** Beta diversidade, ictiofauna, impactos, invasão biológica, homogenização funcional.

## ABSTRACT

In aquatic environments, the factors most linked to biodiversity loss are environmental change and species invasion. Invasive species are those that transcend their natural biogeographic barriers, mainly by anthropic action, and in the new environment to expand their populations. Due to the limited number of species that are invasive, because to commercial and sport fishing selection, with their expansion they increase alpha diversity, but can reduce beta diversity whether taxonomic, functional or phylogenetic. Functional diversity is more effectively to connect consequences of environmental change and ecosystem processes. The reduction of beta diversity over time is known as Biotic Homogenization. In this sense, we carried out a systematic review on Functional Homogenization in aquatic ecosystems. Through a bibliographic search, we evaluated recent works that tested changes in functional diversity with more diverse groups and types of habitat. We highlight the lack of standardization in research, low assessment in the marine environment, concentration of studies in certain domains, clarification of the meaning of the functional traits, and especially the lack of connection between functional homogenization and loss of ecosystem services. Finally, we propose a guide to support important points for the future of aquatic conservation. Then, through a database covering 80% of the Earth's surface, we analyzed the effect of exotic species (originating from another biogeographic realm) on the beta diversity of fish fauna in large-scale freshwater. We use a beta diversity analysis model that allows us to know the contribution of species (SCBD) and basin (LCBD) to the entire diversity of realm. Endemic and migratory behavior of native species, are important for variation in the diversity of the ichthyofauna. We observed on macro scale the effect of exotics in reducing taxonomic beta diversity mainly in the Nearctic and Palearctic realms and the importance of isolated basin to conservation. Thus, with these works we hope to contribute to impact assessments on aquatic environments.

**Keywords:** Beta diversity, ichthyofauna, impacts, biological invasion, homogenization

## Sumário

<b>APRESENTAÇÃO .....</b>	<b>09</b>
<b>INTRODUÇÃO GERAL .....</b>	<b>12</b>
<b>CAPÍTULO 1.....</b>	<b>14</b>
ABSTRACT .....	15
STATEMENTS AND DECLARATIONS .....	16
1. INTRODUCTION.....	17
2. MATERIALS AND METHODS.....	18
3. RESULTS.....	21
4. DISCUSSION .....	25
5. REFERENCES .....	35
APPENDIX .....	44
<b>CAPÍTULO 2 .....</b>	<b>47</b>
RESUMO .....	48
1. INTRODUÇÃO .....	50
2. MATERIAIS E MÉTODOS.....	51
3. RESULTADOS.....	55
4. DISCUSSÃO .....	76
5. CONSIDERAÇÕES FINAIS .....	82
6 REFERÊNCIAS.....	84
ANEXOS .....	90
<b>CONSIDERAÇÕES FINAIS DA TESE .....</b>	<b>100</b>
<b>REFERÊNCIAS DA TESE.....</b>	<b>101</b>

## APRESENTAÇÃO

1  
2 A tese publicada aqui é fruto de um trabalho realizado em dois anos de  
3 pandemia do novo coronavírus. Durante toda a jornada houveram três mudanças  
4 substanciais no meu doutoramento. No início do doutorado meu objetivo era avaliar  
5 as unidades de conservação marinhas no litoral do Paraná, sob orientação de outro  
6 professor do programa. Porém, não pude prosseguir por falta de verbas para as coletas  
7 e pouco interesse dos coordenadores.

8 No segundo ano desta pós-graduação iniciei um novo projeto com objetivo de  
9 avaliar a estrutura de populações de peixes marinhos por meio da análises de otólitos.  
10 Depois de entrar em contato com peixarias do litoral de SC até PE e aprender a retirar  
11 o material do crânio dos indivíduos coletados em Matinhos - PR, as espécies naquele  
12 ano não apareceram no período de costume no litoral brasileiro. Assim, fora  
13 necessário mudar novamente de ideia e recebi dados de coletas de peixes no  
14 Complexo Estuarino de Paranaguá - PR de 1998 a 2012. Desenvolvi um novo projeto  
15 intitulado “Diversidade Multidimensional da Ictiofauna no Complexo Estuarino de  
16 Paranaguá (CEP) -PR”. O objetivo firmou-se, ali, em avaliar as tendências temporais  
17 na alfa e beta diversidade em busca de processos de homogeneização ou diferenciação  
18 biótica diante do histórico de degradação do complexo estuarino, além disso, por meio  
19 da diversidade funcional e taxonômica, conhecer os processos que mais contribuem  
20 para a estrutura da comunidade em escala local e regional.

21 Nesse sentido, comecei a ter a co-orientação do Prof. Andre Padial, e iniciei os  
22 estudos na beta diversidade. Ainda em meu primeiro laboratório, contribui com as  
23 análises do artigo “Interannual analysis of beta diversity in transitional waters in the  
24 southern Brazilian coast” em processo de submissão. Em 2019, mudei para Curitiba e  
25 para o Laboratório de Análise e Síntese em Biodiversidade (coordenado pelo meu  
26 então co-orientador Prof. Andre Padial), o que me permitiu fazer parte do capítulo de  
27 livro já publicado, “Freshwater Studies in Atlantic Forest: general overview and  
28 prospects” e participar do projeto de monitoramento de longo prazo do Rio  
29 Guaraguaçu. Durante todo o ano de 2019 desenvolvi meu trabalho de doutorado,  
30 entretanto os dados do CEP apresentaram ser um desafio desde a organização até a  
31 análise, pela falta de padronização nas amostragens dos dados históricos de 1998-  
32 2012. Com diferenças no tempo e espaço entre as coletas, estudei vários métodos para  
33 poder encontrar padrões além das variações em escalas. Entretanto, fui reprovada no  
34 simpósio do curso (muito por limitações dos dados) e isso levou a escolha do antigo

35 orientador de retirar meu projeto e sua orientação no fim do meu terceiro ano de  
36 doutorado.

37 Enfrentei a partir daí uma nova orientação junto do Prof. Padial e iniciamos  
38 uma serie de projetos para concluir meu doutorado em cerca de um ano. Depois de  
39 uma reunião, diante da realidade de ataques a academia, corte de verbas e pouco  
40 tempo para finalizar meu trabalho, decidimos trabalhar com banco de dados e revisão  
41 bibliográfica. Terminei 2019 desenvolvendo meu primeiro capítulo e fui aprovada na  
42 qualificação. O segundo capítulo não fazia parte da reunião inicial, mas hoje está em  
43 processo de finalização para ser submetido e me permitir ter o título de doutora. O ano  
44 que se seguiu foi o início da Pandemia Covid-2019. Em 2020 com o fechamento da  
45 universidade eu tive que desenvolver os projetos em casa e diante de uma realidade  
46 cruel para todos. Além das mortes diárias também vimos a educação superior pública  
47 ser desmontada. Naquele ano, vivemos um afastamento mais do que físico.

48 Por fim, em 2021 pude finalizar o primeiro capítulo que hoje está submetido e  
49 espero que com as contribuições da banca, possa finalizar e submeter o capítulo 2  
50 com êxito. O capítulo 1 refere-se a uma lacuna que identificamos nos estudos de  
51 homogeneização dos ambientes aquáticos. Segundo a revisão sobre Homogeneização  
52 Biótica feita por Olden (2008), a maior parte das análises de alteração na diversidade  
53 beta é realizada com dados taxonômicos e em ambientes aquáticos continentais, sendo  
54 peixes o grupo mais utilizado. Dessa forma fizemos os levantamentos para  
55 diversidade funcional, que melhor apresenta os efeitos da homogeneização biótica nos  
56 ecossistemas, e buscamos todos os grupos que foram analisados. Esse capítulo está  
57 submetido na revista *Hydrobiology*, no número especial “Emerging Trends in Aquatic  
58 Ecology IV (ETAE IV)”. O segundo capítulo veio da ideia de avaliar a diversidade  
59 beta por meio dos índices relativamente pouco utilizados: SCBD e LCBD (Legendre e  
60 De Carceres, 2013). Esses indicadores que permitem destacar em ampla escala a  
61 importância de espécies e unidades geográficas (bacias) para a variação total da  
62 diversidade da ictiofauna, o que é extremamente útil para apontar locais importantes  
63 para conservação ou restauração. Pretendo submeter esse capítulo a revista  
64 *Freshwater Journal* e assim, está apresentado de acordo com as normas exigidas para  
65 publicação.

66 Ainda havia planos para um terceiro capítulo que, apesar de não ser incluso  
67 nesta oportunidade, já possui os dados a serem desenvolvidos. No fim de 2019, depois  
68 de participar do monitoramento do projeto Guaraguaçu, iniciei os trabalhos com

69 ecologia funcional de peixes pequenos do monitoramento. Retiramos fotos para  
70 análises morfométricas dos espécimes, o que permite saber variação inter e  
71 intraespecífica, e nosso objetivo consistia em avaliar a mudança do espaço eco-  
72 morfológico das espécies pequenos diante do gradiente de impactos do Rio  
73 Guaraguaçu. Infelizmente esse plano ficou para o futuro e esperamos que se  
74 concretize.

75

## INTRODUÇÃO GERAL

76  
77  
78  
79  
80  
81  
82  
83  
84  
85  
86  
87  
88  
89  
90  
91  
92  
93  
94  
95  
96  
97  
98  
99  
100  
101  
102  
103  
104  
105  
106  
107  
108  
109

Biodiversidade é sinônimo de variedade e sustenta serviços ecossistêmicos como ciclagem de nutrientes e sequestro de carbono (Diaz et al, 2006). A biodiversidade não se restringe apenas às espécies da comunidade, mas compreende toda a hierarquia biológica, desde alelos dentro dos cromossomos até aos reinos na divisão taxonômica, de indivíduos a metacomunidades e todas as interações e processos em cada um desses níveis de organização (Sarkar e Margules, 2002).

Existem várias formas de conhecer e analisar a diversidade dentro dos ecossistemas, uma das mais utilizadas é a partição da diversidade. Análises da diversidade particionada foram inseridas por Whittaker (1956; 1972), que chamou a diversidade dentro de uma comunidade de Alpha ( $\alpha$ ), diversidade Beta ( $\beta$ ) como diferenças no número de espécies de um local para outro ao longo de um gradiente e Gamma ( $\gamma$ ) como a diversidade total da área (Veech et al., 2002). Além de permitir entender o comportamento da diversidade em variadas escalas, a  $\beta$  diversidade possibilita avaliar impactos, seus efeitos e planejar formas de conservação da biodiversidade de forma mais eficiente (McGill, et al, 2015; Socolar et al, 2016).

Um dos fenômenos atuais que a diversidade beta possibilitou analisar é a Homogeneização Biótica. Esse termo se refere ao aumento da similaridade, ou seja, redução da diversidade beta com o tempo (Olden et al, 2006). O maior resultado disso é a perda de propriedades ecossistêmicas e com elas, os serviços prestados à humanidade (Diaz et al, 2007; Socolar et al, 2016). Processos como homogeneização biótica podem ainda ser melhor entendidos por meio da diversidade funcional, uma vez que os traços funcionais das espécies respondem mais aos processos ambientais e distúrbios (Calaça e Grelle, 2016). A diversidade funcional avalia a comunidade por meio dos traços funcionais dos indivíduos que impactam seu fitness e papel ecológico no ecossistema (Villéger et al., 2017). Quando avaliamos a diversidade beta funcional de uma comunidade e a mesma apresenta redução com o passar do tempo, nos referimos como Homogeneização Funcional.

A redução da diversidade beta, em várias escalas de análise, ocorrem principalmente por ações antrópicas. O Antropoceno é a nova era geológica onde processos antrópicos passam a governar as dinâmicas naturais alterando de diversas formas a biodiversidade em diferentes escalas (McGill et al., 2015, Socolar et al., 2016). Um dos grandes efeitos dessas alterações é a perda de espécies nativas e

110 introdução de espécies exóticas no mundo todo, o que já permite que alguns cientistas  
111 chamem de “Homogocene” (Olden et al., 2018).

112 Os ambientes de água doce são o segundo maior ecossistema estudado em  
113 homogeneização biótica, na grande maioria de forma taxonômica (Olden et al., 2018).  
114 A principal causa de homogeneização nesse ambiente é a invasão de espécies por  
115 interesses antrópicos, como aquicultura, pesca recreativa, ornamental e controle de  
116 pragas (Olden et al., 2008). Bacias hidrográficas são como “ilhas remotas” onde  
117 processos de especiação e extinção são específicos e migrações são raras (Oberdorff  
118 et al., 2011), entretanto, invasões ligadas a ações humanas são tão disseminadas nesse  
119 ambiente que já modificou o padrão latitudinal de tamanho (Regra de Bergmann) para  
120 a ictiofauna (Blanchet et al., 2010). O aumento da similaridade taxonômica entre  
121 bacias hidrográficas já foi comprovado por Vileger et al. (2017), principalmente para  
122 o *Paleoartic* e *Nearctic*, sendo o número de espécies invasoras o principal fator  
123 correlacionado. Entretanto, diagnóstico de homogeneização funcional nesses  
124 ambientes aquáticos e efeitos de invasão nos mesmos em uma escala macroecológica  
125 ainda são pouco conhecidos.

126 Os objetivos dessa tese foram avaliar o fenômeno de Homogeneização  
127 Funcional nos ambientes aquáticos, por meio de uma revisão bibliográfica, para  
128 identificar as informações que já possuímos sobre o tema e o que ainda é preciso  
129 melhorar para estudos futuros. Além disso, selecionamos um dos impactos ao  
130 ambiente aquático, invasão de espécies exóticas, e testamos o efeito disso na  
131 distribuição da diversidade beta entre bacias hidrográficas no mundo.

132

133

134 **CAPÍTULO 1**

135 Submetido ao periódico Hydrobiologia, e formatado nas normas gerais desse  
136 periódico

137

138 **Functional homogenization in aquatic ecosystems: a review and framework**  
139 **proposal**

140

141 Lorraine Lopes Cavalcante<sup>a\*</sup>, Vanessa Salete Daga<sup>b</sup>, Raul Rennó Braga<sup>a</sup> and Andre  
142 Andrian Padial,<sup>c,d</sup>

143

144 <sup>a</sup> Programa de Pós-graduação em Ecologia e Conservação, Laboratório de Análise e  
145 Síntese em Biodiversidade. Departamento de Botânica. Setor de Ciências Biológicas,  
146 Universidade Federal do Paraná, Curitiba, Paraná, Brazil.

147 <sup>b</sup> Independent researcher, Orlando, Florida, USA

148 <sup>c</sup> Programa de Pós-graduação em Botânica. Departamento de Botânica. Setor de  
149 Ciências Biológicas, Universidade Federal do Paraná, Curitiba, Paraná, Brazil.

150 <sup>d</sup> Programa de Pós-graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais.  
151 Núcleo de Pesquisa em Limnologia, Ictiologia e Aquicultura, Universidade Estadual  
152 de Maringá, Maringá, Paraná, Brazil.

153

154 \* Correspondence: Andre Andrian Padial, Laboratório de Análise e Síntese em  
155 Biodiversidade. Departamento de Botânica. Setor de Ciências Biológicas,  
156 Universidade Federal do Paraná, Curitiba, Paraná, Brazil. ORCID: 0000-0001-7893-  
157 0804; ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-8766-5974>; E-mail:  
158 [aapadial@gmail.com](mailto:aapadial@gmail.com)

159

160 Vanessa Salete Daga - ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-3707-716X>; E-mail:  
161 [vdaga47@gmail.com](mailto:vdaga47@gmail.com)

162 Raul Rennó Braga - ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-3642-2438>; E-mail:  
163 [raul.braga87@gmail.com](mailto:raul.braga87@gmail.com)

164 Lorraine Lopes Cavalcante - ORCID: 0000-0001-7893-0804; Email:  
165 [lorraineconvalcante.lc@gmail.com](mailto:lorraineconvalcante.lc@gmail.com)

166

167

168 **Abstract:** Biotic homogenization can be defined as an increase in the taxonomic,  
169 functional or genetic diversity similarity among communities through time. The  
170 purpose of this review was to summarize the existing quantitative evaluations of  
171 functional homogenization (FH) in aquatic ecosystems; as well as to propose a  
172 framework to guide future research. Few articles have quantitatively evaluated FH up  
173 to date. Fish in freshwaters was mostly investigated. Although FH is an expected  
174 pattern in most studies given Anthropocene and biological invasions, some reported  
175 transitions phases between functional differentiation and FH, depending on the  
176 temporal and spatial scales. FH patterns were mostly evidenced in freshwaters with  
177 relatively lower connectivity, and were usually associated to an increase in generalist  
178 non-native species. The poor link between traits and ecosystem functioning in most  
179 studies highlights to need for a better definition of functional measurements for  
180 several biological groups. We urge for standardized monitoring studies and further  
181 research in marine and estuarine ecosystems. Studies on cross-taxon effects as well as  
182 a better choice of complementary traits should be encouraged. For that, we suggested  
183 a framework to serve as guide for future studies, in order to better inform  
184 management and conservation of ecosystems services.

185

186 **Keywords:** biotic homogenization; beta diversity; Anthropocene; Homogenocene;  
187 functional traits; ecosystem services.

188

189

190

191

192

193

194

195 **Statements and Declarations**

196 **Funding**

197 L.L.C. received a PhD scholarship from ‘Coordenação de Aperfeiçoamento de  
198 Pessoal de Nível Superior (CAPES)’, Brazil – Finance Code 001. A.A.P. is also  
199 grateful for continuous financial support from ‘Conselho Nacional de  
200 Desenvolvimento Científico e Tecnológico’ (Process numbers: 301867/2018-6;  
201 402828/2016-0; 307984/2015-0).

202

203 **Conflicts of interest**

204 The authors declare that they have no competing interests

205

206 **Availability of data and material (data transparency)**

207 Data is fully available in the manuscript.

208

209 **Code availability (software application or custom code)**

210 Not applicable, all analyses made in free software.

211

212 **Author contributions**

213 All authors contributed to the study conception and design. Material preparation, data  
214 collection and analysis were performed by Lorraine Lopes Cavalcante. The first draft  
215 of the manuscript was written by Lorraine Lopes Cavalcante and all authors  
216 commented on previous versions of the manuscript. All authors read and approved the  
217 final manuscript.

218

219 **Acknowledgments**

220 We are grateful for public Brazilian agencies that support basic science in Brazil, and  
221 allowed us to write this manuscript; and we are sorry that the current Brazilian  
222 government is severely cutting budget for science and education in Brazil. L.L.C.  
223 received a PhD scholarship from ‘Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de  
224 Nível Superior (CAPES)’, Brazil – Finance Code 001. A.A.P. is also grateful for  
225 continuous financial support from ‘Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico  
226 e Tecnológico’ (Process numbers: 301867/2018-6; 402828/2016-0; 307984/2015-0).  
227 We are also grateful to Lúcio Luiz de Mascena Chagas for helping improving the  
228 design of figures.

## 229 **Introduction**

230

231           Understanding how and why biodiversity vary across the planet is a major  
232 goal in Ecology. Historically, counting species has been the most common way to  
233 analyze biodiversity (Wilson, 1988). Since the beginning of XXI century, other  
234 biodiversity facets such as the variation of species over space and time (i.e. the beta-  
235 diversity; Magurran, 2004) and the set of traits of species that relates to functioning of  
236 ecosystems (i.e., the functional diversity; Tilman, 2001; Mlambo, 2014; Laureto et al.,  
237 2015) have become popular for describing and explaining biodiversity patterns. Now,  
238 its consensus that biodiversity cannot be evaluated disregarding the massive anthropic  
239 changes on the planet, defining the Anthropocene era (Lewis & Maslin, 2015). In  
240 freshwater ecosystem, some human-mediated threats have synergistic effects  
241 (Dudgeon, 2019) and negative impacts on distribution of organisms worldwide.  
242 Among them, the construction of dams, change in land-use and biological invasions  
243 has direct and overwhelming impacts on native fauna and flora (e.g. Stokstad, 2005;  
244 Ellis et al., 2013; Capinha et al., 2015; Belliard et al., 2016).

245           One of the main consequences of changes in species distribution to  
246 biodiversity during Anthropocene is the biotic homogenization (or homogenisation)  
247 phenomenon (BH hereafter, see McKinney & Lockwood, 1999). Although BH was  
248 already mentioned by Charles Elton's seminal book 'The ecology of invasion by  
249 animals and plants' (Elton, 1958), the term was firstly described by McKinney &  
250 Lockwood (1999) as the replacement of native by non-native species in which few  
251 winners overcame many losers in the next mass extinction event. Later, the definition  
252 of BH was broadened to 'an increase in similarity of biotas over time' (Rahel, 2002),  
253 and to 'a decrease in beta-diversity over time' (Olden & Rooney, 2006). By  
254 simplifying ecological communities, BH can cause cascading impacts in community  
255 and ecosystem structure, functioning and services (e.g. Dornelas et al., 2014;  
256 Magurran, 2016). Given the nature of the biological units, BH can be identified  
257 considering taxonomic, functional and/or genetic levels (Olden et al., 2004). By far,  
258 taxonomic BH has been the most studied approach (Olden et al., 2018). Whereas the  
259 decrease in similarity of community trait composition, defining the 'functional  
260 homogenization' (FH hereafter, first described as 'ecological homogenization' by  
261 McKinney & Lockwood, 1999), face issues concerning to the lack of available data,  
262 trait choices and no consensus on the variety of indexes used, which are pointed out as

263 the main responsible for the still low number of studies (Olden et al., 2018; Padial et  
264 al., 2020).

265 Freshwater fish has been the most assessed biological group among BH  
266 studies on the aquatic ecosystems (Olden et al., 2018). Still, no consensus was  
267 reached considering the degree of global BH for fish. Villéger et al. (2011) argues that  
268 BH is still incipient on a global scale for fish, although evidences for the  
269 ‘Homogocene’ (or ‘Homogenocene’) in aquatic ecosystems has been increasing (see  
270 Padial et al., 2020). Su et al. (2021) showed compositional changes in freshwater fish  
271 towards BH, particularly for functional facet of fish biodiversity. Anyway, no one  
272 argues that Aquatic Homogenocene is a trending topic for fish – a biological group  
273 highly vulnerable and with urgent need for protection (Vitule et al., 2017; Su et al.,  
274 2020) and also for the other aquatic biological groups that maintain aquatic ecosystem  
275 functioning (Padial et al., 2020). Even so, there is much uncertainty of the extent of  
276 FH for the different groups; as well as doubts on the best choice of traits, spatial and  
277 temporal scales of studies, and analytical approaches (see also Olden et al., 2018;  
278 Padial et al., 2020). Such shortfalls were approached here in a literature review, which  
279 aims to synthesize and summarize currently available evidence on FH in aquatic  
280 ecosystems, to indicate major knowledge gaps, and to propose a framework to guide  
281 future research.

282

## 283 **Materials and Methods**

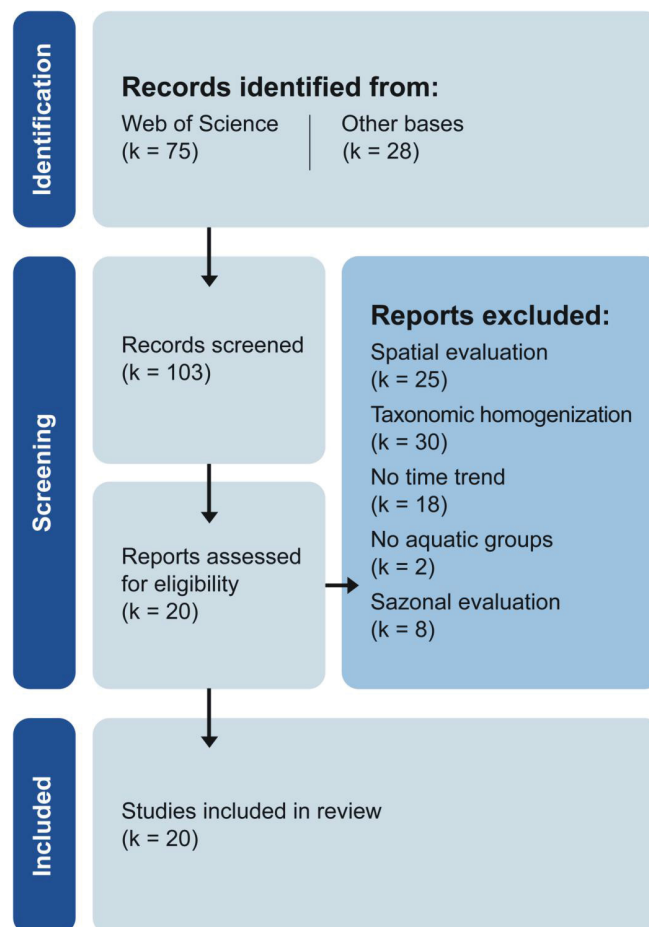
284

285 An extensive literature review was conducted to identify publications that quantified  
286 functional homogenization (FH) in aquatic ecosystems. In the Web of Science, the  
287 following keywords and combinations were used in the ‘topic’ search field:  
288 (“homogenisation” OR “homogenization” OR “dissimilarity” OR “diversit\*” OR  
289 “similarity”) AND (“functional” OR “trait\*” OR “attribut\*” OR “characteristi\*” OR  
290 “featur\*”) AND (“time serie” OR “monitoring\*” OR “temporal variation”) AND  
291 (“aquatic” OR “marine” OR “freshwater” OR “estuar\*” OR “ecoton\*” OR “river\*”  
292 OR “lake\*” OR “ocean”). More articles were sought in Google Scholar using the  
293 same terms; and in the Hydrobiologia’s Special Issue published in October-2020  
294 (‘The Aquatic Homogenocene’, volume 847, issue 18,  
295 <https://link.springer.com/journal/10750/volumes-and-issues/847-18>). Articles were  
296 searched from 2000 until 2020, following Olden et al. (2018), which showed a growth

297 in number of studies after 2005, also given the fact that the definition of the term  
 298 'biotic homogenization' occurred in a publication of 1999 (McKinney & Lockwood,  
 299 1999).

300 The studies selection followed the FH concept described as the change in  
 301 functional similarity between two or more communities over time (Olden et al., 2004).  
 302 Only articles that quantitatively assessed the FH in aquatic environments (i.e. articles  
 303 that calculated the community functional similarity at two different time periods)  
 304 were considered. According to the results of those articles, an increase in functional  
 305 similarity indicated FH, whereas a decrease in functional similarity indicated  
 306 functional differentiation (FD, hereafter) (Olden & Rooney, 2006). Studies that  
 307 mentioned FH but presented information about natural process in assemblages and  
 308 anthropic short-term effects were excluded. Theoretical articles, books and reviews  
 309 were not included in data set. A PRISMA scheme for the systematic review is shown  
 310 in Figure 1.

311



312

313 **Fig. 1** Scheme for the functional homogenization systematic review in aquatic  
314 environments according to PRISMA 2020 (Page et al., 2020). Other bases: Google  
315 Scholar database and articles published in the Special Issue entitled ‘The Aquatic  
316 Homogenocene’ published in *Hydrobiologia Journal* (volume 847, issue 18,  
317 <https://link.springer.com/journal/10750/volumes-and-issues/847-18>).

318

319 Information were gathered about (1) taxa employed, (2) biogeographic realm  
320 for freshwater (according to Abell et al., 2008) and marine ecoregions (Spalding et al.,  
321 2007), (3) aquatic ecosystem (freshwater, estuarine or marine), (4) habitat (e.g. river,  
322 lakes, lagoons, reservoirs, estuary and marine habitats), (5) metrics used, (6) trend of  
323 change in functional similarity over time (increase – FH, decrease - FD or without  
324 monotonic pattern), (7) total time of evaluation (first years to last years, categorized  
325 as: 140 to 99 years, 70 to 40 years, and 30 to 5 years), (8) spatial scales (global,  
326 regional, landscape and local), and (9) functional traits selected by group. Whenever  
327 possible, we also gathered data on biological invasions or information related to the  
328 changes in generalist and specialist species composition, aiming to further understand  
329 how these relationships are associated in functional similarity evaluations. For  
330 example, FH is expected to occur due to the establishment of a common suite of non-  
331 native species with similar ‘roles’ in the ecosystem (e.g. species functionally  
332 redundant), and the extinction of native species with unique functional ‘roles’ (i.e.  
333 specialists with no or little functional equivalent) (McKinney and Lockwood, 1999;  
334 Olden & Rooney, 2006). Information about the functional traits considered by the  
335 articles selected and the results (FH/FD) linked with generalist/specialist or  
336 invasion/extinction is available in Appendix 1 in Supplementary Material.

337 For the spatial scales, we used the definition of hierarchically nested-  
338 ecosystems in riverine environments by Rolls et al. (2018). This definition considers  
339 local scale when sampling sites were located within the same river, stream or wetland;  
340 landscape scale when sampling sites were located within the same drainage basis  
341 (river network including tributaries); and regional scale when sampling sites were  
342 located at different drainage basins. We considered samplings among lakes and  
343 reservoirs of a same drainage basin as being at a landscape scale, except those with  
344 occupancy rate in the drainage basin above 5%: in these cases (i.e. large water bodies),  
345 we classify as regional scale. The occupancy rate was retired data base Lakes and  
346 Reservoir Area by Freshwater Ecoregion (Hoekstra et al., 2010) that follows drainage

347 basins proposed by Abell et al. (2008). Global scale studies were considered as those  
348 involving more than one biogeographic realm. The metrics for the calculation beta  
349 diversity used are described according the original article of this review. Functional  
350 traits are showed in relative frequency in graphics made in software R (R Core Team,  
351 2021) and the images with schemes were improved in Illustrator Adobe.

352

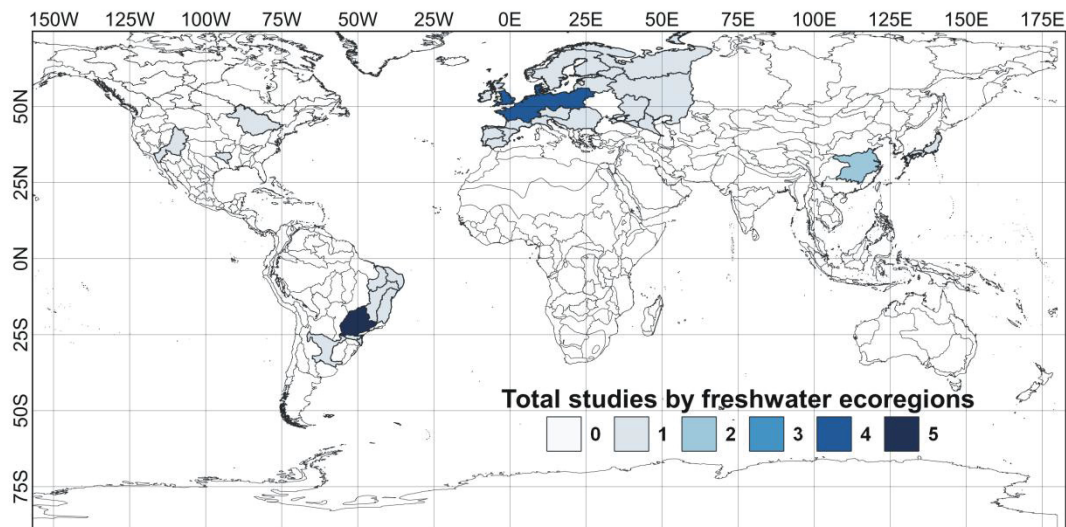
## 353 **Results**

354

355 The literature review resulted in 103 studies about FH in aquatic ecosystems. Of these,  
356 only 20 articles (19.4%) fitted the selection criteria of quantitative assessment of FH.  
357 Half of those publications (55%) reported FH, while 40% exhibited FD, and no trends  
358 was pointed for only one article (5%). The summary of the results are in Table 1 in  
359 Appendix. The habitat column in Table 1 represents also the ecosystem type and  
360 Ecoregion/ Realm Biogeographic Realm.

361 Fish was the most studied group in the analyses of FH in aquatic ecosystems  
362 (15 of 20 articles), followed by macrophytes (2), phytoplankton (1), zooplankton (1)  
363 and macro-invertebrates (1). The studies were concentrated in the Palearctic realm  
364 (45%), followed by Neotropic (30%) (Figure 2). Only one study was carried out in  
365 brackish water (estuaries), all others were performed in freshwater such as  
366 lakes/reservoirs (9) and rivers/streams (11). No study was found for marine  
367 ecosystems. The metrics used to estimate functional diversity were diverse, including  
368 indexes such as FRic, FEve, FDiv, FDispersion, functional beta-diversity, CWM and  
369 intersection of the convex hulls of assemblages in a multidimensional functional  
370 space (see their definition and acronyms in Lavorel et al., 2008; Villéger et al., 2008;  
371 Laliberté & Legendre, 2010; Baselga & Orme, 2012; Villéger et al., 2013).

372



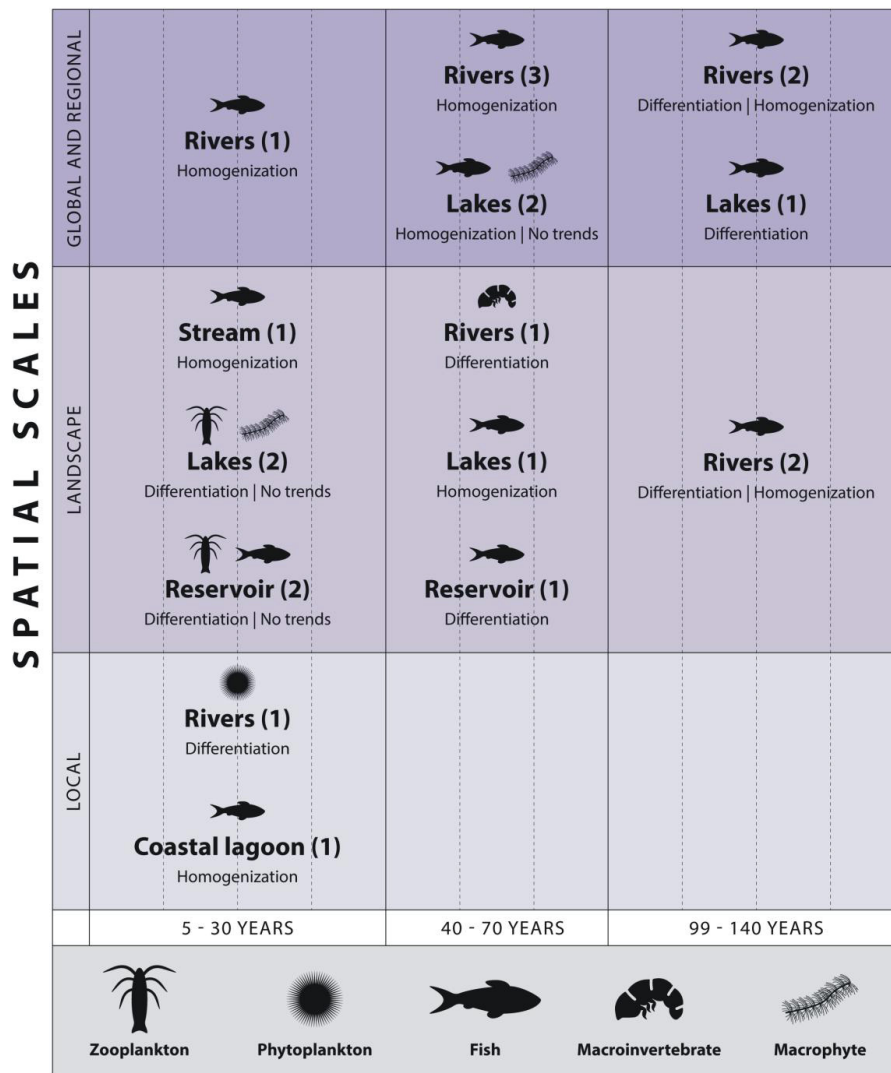
373  
374

375 **Fig. 2** Distribution of functional homogenization research in freshwater environment.  
376 Freshwater ecoregions divisions according to Abell et al. (2008). Besides these, one  
377 research was realized on brackish waters (i.e. estuaries) in the Central America  
378 (Villéger et al., 2010).

379

380 The temporal intervals in which FH was evaluated ranged from five to 140  
381 years. FH or FD varied with temporal and spatial scales, so we separated in three  
382 groups: (i) studies that considered 140 to 99 years, developed on global scale (N = 1),  
383 regional scale (N = 2), and landscape scale (N = 2), with predominance of FD; (ii)  
384 studies that considered between 70 to 40 years, conducted in landscape (N = 3) and  
385 regional scales (N= 5), in which FH predominated, and (iii) studies below 30 years in  
386 global scale (N = 2), landscape scale (N = 5) and regional scale (N = 1), in which had  
387 divergent results (Figure 3).

388



389  
390  
391  
392  
393  
394

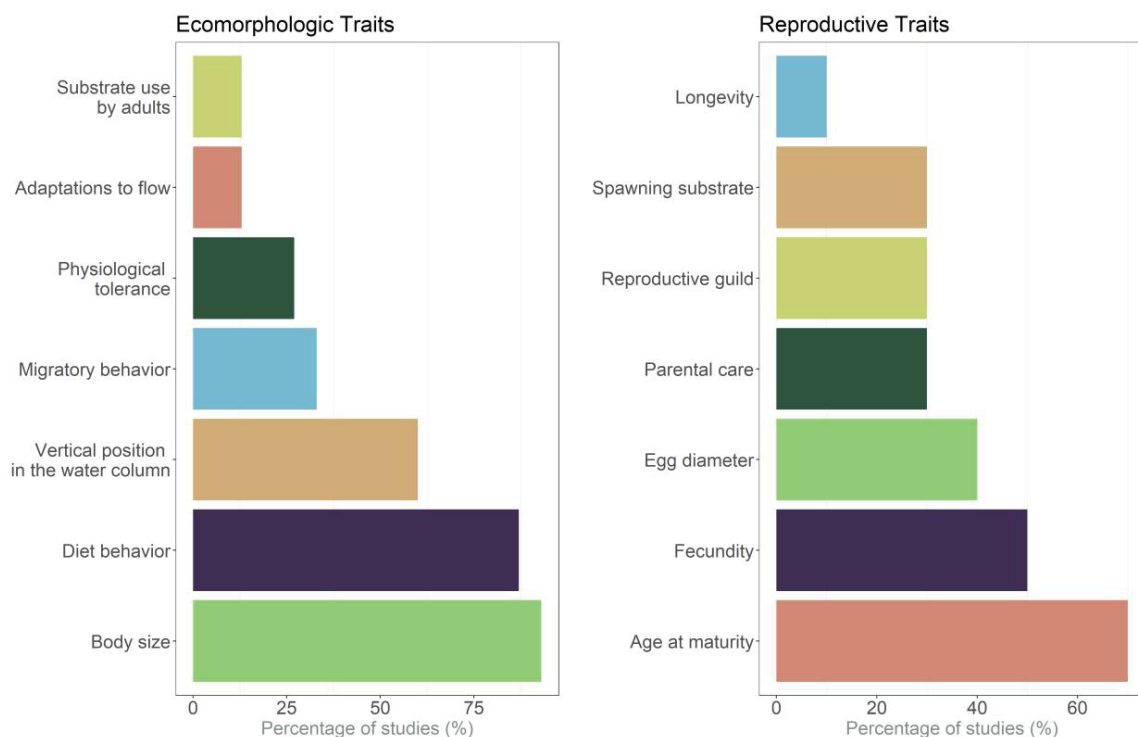
**Fig. 3** Temporal and spatial scales in studies about functional homogenization in this literature review. The number of studies evaluated in each habitat is within parenthesis. Trends of changes in functional similarity over time are also indicated.

395 Most studies showed a relationship between the introduction/establishment  
396 of invasive non-native species and extinction of native species as driving the changes  
397 in functional similarity (13 of 20 articles). Although few studies separated  
398 translocated from exotic species (N = 4), they showed important trends of change in  
399 functional similarity over time: FD was related to exotic species, and FH caused by  
400 translocated species. Some studies (N=3) indicated that the disappearance or extinction  
401 of native species was related to the reduction in functional diversity, and the effect  
402 seems to be more evident in lakes/reservoirs than in rivers. The studies that separated  
403 specialist and generalist species (N = 8) made a link between increased generalist

404 species as a consequence of anthropic alteration, leading to changes in functional  
 405 diversity. More information about specialist/generalist and invasion extinction effect  
 406 is available in Supplementary Material.

407 For fish, the most studied group in this literature review, the frequency of  
 408 traits used to assess the changes in functional similarity was detailed in the Figure 4.  
 409 Traits that are becoming more common over time in fish communities reported here  
 410 were rheophilic, lithophilic, lacustre, sedentary (i.e. not migratory), detritivore,  
 411 invertivore, fast population growth, no parental care, large body size and tolerant of  
 412 low oxygen levels. The traits that were pointed out with reduction for the freshwater  
 413 fish in the ecosystems here assessed were migratory, amphidromous, eurytopic,  
 414 phytophilic, herbivores, omnivores, piscivores, and macro-carnivores.

415



416

417

418 **Fig. 4** Traits of freshwater fish most used in FH studies. Traits for all groups in all  
 419 studies are indicated in Supplementary Material.

420

421 For phytoplankton the traits used were the following: common method of  
 422 propagation, life cycle, perennation and morphology. For macrophytes the traits used  
 423 were related to plant morphology, vegetative and sexual propagation, dispersion mode  
 424 and number of cycles per year. The functional traits used for invertebrates arthropods

425 were the following: body size, locomotion appendices, defense appendices, feeding  
426 habits, number of eggs, resistance, and reproduction types. For zooplankton, traits  
427 were body measures, structure to defense and swimming, presence off ocellus and  
428 color (more details in the Supplementary Material).

429

## 430 **Discussion**

431

432 Multiple facets of biodiversity have been used to describe the biodiversity crisis we  
433 are facing. Among them, functional facet represent the consequences of biodiversity  
434 loss to ecosystem functioning and services (Su et al., 2021). Here, we made an  
435 overview on FH in aquatic ecosystems, and it was clear to us how this scientific field  
436 is still incipient. More than showing scarcity of published papers quantifying FH, we  
437 also noted a lack of standardization in functional measurements and poor links with  
438 ecological patterns and implications for ecosystem services. Despite that, FH was  
439 already quantified for fish, macro-invertebrates, phytoplankton and macrophytes; on  
440 rivers, stream, reservoir, lakes and lagoon. This demonstrates how spread is the  
441 phenomenon; drove mainly by environment alteration and concomitant invasion of  
442 generalist non-native species.

443

### 444 *Patterns in publications in functional homogenization*

445 As expected, most FH studies approached mostly fish in freshwaters, and mostly the  
446 Palearctic realm. Fish are widely distributed and diverse, which explain the fact that  
447 they are good models to evaluate the changes in functional similarity over time. Also,  
448 fish science is historically traditional, and functional traits are becoming popular,  
449 particular to infer their role in ecosystem functioning. (Luiz et al., 2019). The few  
450 studies with other groups, the lack of analyses about cross-taxon and consequently on  
451 the different biological interactions reinforce the need to expand efforts on the topic.  
452 Xu et al. (2019), for example, showed congruent patterns in taxonomic and functional  
453 facets of biodiversity for fish and macrophytes across catchments at China, through  
454 the replacement of unique species mostly for functionally redundant species in both  
455 groups. So, if species co-occur and interact in congruent patterns of functional  
456 diversity, a still untested expectation is that FH in one or more could have synergistic  
457 effects on the other group. Relatedly, Fricke & Svenning (2020) demonstrated that  
458 introduced non-native species of plants and frugivorous reduced the modularity of

459 local networks, alter co-evolutionary traits and decrease stability at large spatial scales  
460 when interact disproportionately and develop mutualistic relationships with other  
461 introduced species in local networks, homogenizing their structure.

462         The lack of studies in estuaries and marine ecosystems highlights a serious  
463 gap in our knowledge about homogenization effects. In marine ecosystem important  
464 anthropic impacts like overexploitation are currently leading severe marine extinction  
465 (Dulvy et al., 2003). Due the balance in salt and freshwaters, estuarine zones have  
466 high spatial stratification that ultimately affect community response in short distances  
467 (Villéger et al., 2010), and are among the most important ecosystems to biodiversity  
468 conservation (Elliot et al., 2019). Up to date, FH patterns are still unknown in such  
469 ecosystems. Biodiversity patterns in aquatic ecosystems depend on connectivity,  
470 spatial extent, environment heterogeneity and the biological group (Heino et al., 2015).  
471 Thus, it is uncertain how Anthropocene may lead to FH in environments so variable  
472 and different from freshwaters, such as estuaries and coastal marine habitats.

473         The freshwater ecosystems mostly evaluated were within Palearctic and  
474 Neotropic realms. Palearctic realm experienced largest biodiversity change over the  
475 last centuries (Su et al., 2021) and are well studied in taxonomic biodiversity, with  
476 reports strong effect in taxonomic homogenization (Villéger et al., 2011; Olden et al.,  
477 2018; Peoples et al., 2020). Neotropic realm was relatively well evaluated considering  
478 its territorial extent, but proportionally poorly evaluated considering its species  
479 richness. Indeed, this realm has the highest fish diversity and vulnerability (Toussaint  
480 et al., 2016; Vitule et al., 2017; Su et al., 2019). The change in Palearctic realm was  
481 positively linked to industrialization, economic development and river fragmentation  
482 by dams, whose was a significant driver in Neotropic realm too (Su et al., 2021). Still  
483 the few studies were carried out in Neartic realm is likely a consequence of the  
484 paucity of FH studies already discussed before, given this region is mostly studied in  
485 many scientific fields including freshwater ecology (e.g. Stendera et al., 2012).

486         The metrics most used to estimated functional diversity were the most  
487 popular functional diversity indexes (summarized in Villéger et al., 2008). Such  
488 metrics are indeed suitable to evaluate complementary facets of functional diversity in  
489 the assessments of ecosystems and consequent anthropic impacts (Ahmed et al., 2019).  
490 However, it is important to choose for the best metric in each ecological assessment,  
491 because each one of them has its features and limitations. For instance, FRic might  
492 poorly access impact of invasion if non-native species are functionally redundant in a

493 community (a common pattern, see Skóra et al., 2015); FDiv is suitable to access the  
494 impact of species even in low abundance if they are more functionally unique species;  
495 whereas FDis may not be feasible in the evaluation of species with high abundance  
496 (Kuebbin et al., 2018). Even so, the choice of metrics was poorly explained in studies  
497 on FH.

498         Despite expected high levels of FH in coarser spatial grain and longer  
499 intervals of time, results in aquatic ecosystems are still not conclusive (McGill et al.,  
500 2015; Olden et al., 2018). Considering the BH phenomenon (not FH in particularly), it  
501 is important to note that rates are not constant and expected to be scale-dependent. As  
502 a consequence, perceived patterns of change in functional similarity will be  
503 influenced by the choice of the spatial grain size and the total time of investigation.  
504 For instance, Kirk et al. (2020) highlighted the BH phenomenon at large scales  
505 studying Great Plains—Rocky Mountain continuum; but also differentiation at finer  
506 scales. Also, they demonstrated that the extent of impacts, like damming, was an  
507 important factor in determining biotic processes at intermediate scales. The impact of  
508 reservoir damming was also demonstrated for Pineda et al. (2020) for functional  
509 structure of phytoplankton community, which reinforce the suspicious that FH depend  
510 on the nature and extent of the anthropogenic impact.

511         Considering temporal scales, it is important to note that transition phases  
512 from homogenization to differentiation were already reported for BH (Clavero &  
513 García-Berthou, 2006; Pool & Olden, 2012; Daga et al., 2020) and also for FH (Brito  
514 et al., 2020). In this sense, a definition of suitable temporal scales is central and likely  
515 dependent on the nature of the anthropogenic impact. For instance, impacts such as  
516 the invasion of an engineer invasive species may lead to a constant and immediate BH  
517 (Sato et al., 2021). On the other hand, the construction of damming and consequent  
518 environmental changes, including the likelihood of continuous species introductions,  
519 may lead to complex scale-dependent patterns of homogenization and differentiation  
520 (Daga et al., 2020).

521         It is also important to note that studies carried out with very old data  
522 probably underestimated the species richness due to likely sampling bias and lack of  
523 standardization. This only highlights the importance of continuous standardized  
524 monitoring of ecological data. Although ecological databases are increasing, the  
525 temporal replication is still an issue (see also Magurran et al., 2010). Long-term  
526 standardized monitoring at multiple scales in landscapes with varying anthropogenic

527 pressures needs to be encouraged, in order to better assessment FH and its main  
528 drivers, as well as synergism in anthropogenic impacts (see McComb & Cushman,  
529 2020).

530

531 *Invasion, extinction of species and functional homogenization*

532 FH and FD can be caused by invasive and non-native species, and effects may be  
533 dependent on the scale. For instance, Azzurro et al. (2014) and Skóra et al. (2015)  
534 suggested that the success of the non-natives lies in the fact that they add new traits in  
535 the community causing increase in functional diversity - FDiv. However, due to their  
536 dispersion towards different sites, they may reduce the FDiv at larger spatial scales  
537 (see also Vellend, 2017).

538         The hypothesis of invasions causing FH is probably the most evidenced. The  
539 mechanism explaining the role of invasives may not only involve direct replacement  
540 of natives by non-native species, but also synergistic effects with physical alteration  
541 of the environment that favors the introduced non-native species and negatively  
542 affects the presence of natives (Villéger et al., 2010; Pool & Olden, 2012; Cheng et al.,  
543 2014; Villéger et al., 2014; Jia et al., 2020). A study in reservoirs and rivers suggested  
544 that synergistic effects between environmental alteration and success of non-native  
545 species (Simões et al., 2020). Anthropogenic effects in environment can change  
546 reproduction and recruitment of natives and promote establishment of large bodied  
547 non-natives, which is observed for instance in damming processes in rivers (Brito et  
548 al., 2020; Daga et al., 2020). Some anthropic impacts result in increased water  
549 temperature and total nitrogen, as well as in the reduction of water transparency  
550 related to eutrophication; which in turn have been reported as long-term  
551 anthropogenic impacts causing changes in fish communities (Cheng et al., 2014; Jia et  
552 al., 2020).

553         Still with respect to non-native species, we argue that it is of major  
554 importance the distinction of exotic species from the realm and translocated species  
555 among basins in assessing FH (a much more negligible source of introductions, see  
556 Vitule et al., 2019). Biodiversity patterns may change according to the origin of non-  
557 native species. Some evidence support that FD seems to be related to exotic species,  
558 while FH was associated with translocated species (Matsuzaki et al., 2013; Villéger et  
559 al., 2014). Leprieur et al. (2008) and Liu et al. (2017) also suggest the role of  
560 translocated and exotic species promoting taxonomic homogenization and

561 differentiation, respectively. The exotic species had the most extreme traits, which  
562 explains the results of increasing of FDiv and consequent FD; while translocated  
563 species are often functionally close to native species that result in reduction of FDiv  
564 and thus FH (Su et al., 2020; Su et al., 2021). But exotic species could share similar  
565 functional traits with some native species reducing FD, so the change in functional  
566 dissimilarity depend on the uniqueness and richness of non-native species  
567 composition, and time total of evaluation in ecosystems (Matsuzaki et al., 2013; Brito  
568 et al., 2020; Su et al., 2021).

569 Invasions and extinctions leading to FH may be also dependent on the type  
570 of habitat analyzed too. Some studies indicated that species extinctions are related to  
571 reduction in FDiv, effects were more evident in lakes than in rivers (Matsuzaki et al.,  
572 2013; Cheng et al., 2014; Su et al., 2015). Rivers have relatively more physical  
573 connectivity than lakes, promoting higher organism dispersal and allowing species to  
574 be filtered by environment – thus highlighting niche variation and decreasing  
575 stochasticity. Niche variation and connectivity in turn may be related to community  
576 resiliency, what can make the effect of extinctions less detectable (Matsuzaki et al.,  
577 2013; Villéger et al., 2014; Burgad et al., 2019). In this context, it is expected that  
578 extinction causes FH particularly in more isolated habitats, where species may  
579 become be more niche-specialized over time (Clavel et al., 2011); and the loss of  
580 species means loss of unique traits and functions, particularly when functional  
581 redundancy is low (Matsuzaki et al., 2013; Su et al., 2015). Although still not assessed,  
582 this rationale can be applied to compare freshwaters – relatively more isolated – and  
583 marine ecosystems – relatively more continuous.

584

#### 585 *Specialist and generalist species in functional homogenization*

586 Other important issues for discussion are the relationship of increasing generalists and  
587 FH (Villéger et al., 2010; Marret al., 2013; Cheng et al., 2014; Burgad et al., 2019;  
588 Zeni et. al, 2020). Generalists have common traits related to higher tolerance to  
589 environmental variation and higher dispersion, causing FH (Marr et al., 2013; Zeni et  
590 al., 2020). Indeed, evidence seems consistent considering generalist increase and  
591 environmental change, such as suppression of riparian forest and seagrass, pollution  
592 of rivers reducing oxygen levels, input nutrients in lakes and change in  
593 hydrodynamics forming environments with lentic characteristics (Villéger et al., 2010;  
594 Cheng et al., 2014; Burgad et al., 2019; Zeni et al., 2020 ).

595 Even so, it was clear that there is still confusion in the classification of  
596 species into specialists and generalists. Some authors use the eco-morphological space  
597 as classification factor, whereas others did not specify the methods designation (Marr  
598 et al., 2013; Bugard et al., 2018). The eco-morphological space is defined based on  
599 quantitative and qualitative morphological measures, creating an  $n$ -dimensional space  
600 where species are distributed according to their trait. Those located at the extreme of  
601 the space or in the tail of the morphological and functional distribution are considered  
602 specialists (Su et al., 2019). Even so, there is a myriad of classification of  
603 specialization, and features such as environmental fluctuations and interactions  
604 between species can overestimate the allocation of specialists (Devictor et al., 2010),  
605 misleading interpretations on FH. Intraspecific morphological plasticity should also  
606 be considered, given their effects on life history and physiological characteristics  
607 (Buissonet al., 2013; Winemiller et al., 2015).

608

609 *Remarks on functional traits to assess functional homogenization*

610 The functional research is based on niche concepts, given that functional traits  
611 represent species requirements to the environment (Rosado et al., 2016). Taken the  
612 studies on FH revised here, we can highlight some key traits to assess FH, mainly for  
613 fish. Traits used for fish included life history strategies (reproductive traits and  
614 migration status) and multiple dimensions with diet and body size (habitat use,  
615 feeding, defense and metabolism) (see also Winemiller et al., 2015). Even so, it took  
616 our attention that attributes used were similar in studies at different scales, which may  
617 not be suitable. It still lacks a better definition of with traits better predict impacts on  
618 ecosystem processes or services at a particular spatial scale. For the other biological  
619 groups, the low number of studies highlights that the definition of traits to assess FH  
620 is still incipient.

621 Even so, some general inferences could be drawn. The commonly-used traits  
622 for fish communities were indeed related to anthropic selection and environmental  
623 modification (Franssen et al., 2013; Brito et al., 2020; Su et al., 2020). Large size  
624 body, for example, is a general feature of non-natives species in freshwater given the  
625 anthropic selection for aquaculture and sport fishing, which led to changes in the  
626 Bergmann's rule for this group in freshwater (Blanchet et al., 2010; Su et al., 2020).  
627 Furthermore, it is important to note that traits for 'winner' and 'loser' species may  
628 differ between aquatic ecosystems, since in marine habitat body size trends in

629 populations has shown a slight reduction (Villéger et al., 2017), in line with the  
630 ‘trophic downgrading’ phenomenon (Estes et al., 2011).

631

632 *What do traits mean? Linking trait-based approaches and ecosystem functioning*

633 Morphological measures of several aquatic groups can inform about services like  
634 water quality and nutrient flow, and reproductive strategies are linked with species  
635 fitness and indirectly related with resilience and resistance of ecosystems (Mouillot et  
636 al., 2014; Villéger et al., 2017). However, as said in the previous topic, a definitive set  
637 of attributes that would better reveal the changes in functional similarity patterns in  
638 the community are still poorly assessed and unexplored (Hevia et al., 2017; Villéger  
639 et al., 2017).

640 Here, we suggest that the choice of traits should reflect the ecological  
641 processes of interest in FH evaluation. The final use of the functional traits is the  
642 consequence of anthropic impact in ecosystem services, so the choice of traits should  
643 reflect the ecosystem services assured by species impacted by environmental  
644 disturbances. Ecosystem services are benefits that humans obtain directly or indirectly  
645 from activities done by other species, such as provision, regulation, cultural and  
646 support services (Joly et al., 2019). We observed that few studies provided a  
647 meaningful relationship between impacts on the aquatic environment  
648 (overexploitation, non-native species, land use) and ecosystem services (Hevia et al.,  
649 2017). One example is the reports in the invasive zebra mussel (*Dreissena*  
650 *polymorpha* Pallas, 1771), which excessive filtration has altered ecosystem service in  
651 Grate Lakes - EUA and Europe (Vilà et al., 2010; Prather et al., 2013).

652 Considering the most studied group (fish) ecosystem services can be  
653 classified as fundamental, those without technological substitution at the moment and  
654 a pre-requisite for human existence; or demand-derived service, which are indirectly  
655 dependent on the natural environment and not fundamental to human existence  
656 (Holmlund & Hammer, 1999). Some examples of fundamental services provided by  
657 fish are: nutrient cycling, regulation of the trophic web and redistribution of nutrients  
658 between environments. As demand-derived services are: food production, vector  
659 control for human diseases, recreational (aesthetic) services and physical interactions  
660 (sport fishing). Taking body size as an example, we can think that the major effects of  
661 FH have been mitigated due to the maintaining of fish demand-derived services in a  
662 certain way. If we think about the loss of functional diversity given the spread of

663 invasive non-native species, food-provision and recreational production services may  
664 be guaranteed, but the fundamental services are uncertain. That is, biological  
665 invasions causing FH may even promote demand-derived services, but risking the  
666 fundamental services that cannot be substituted. Indeed, invasive fish commonly has  
667 cascade effects on trophic webs, for instance (Holmlund & Hammer, 1999; Estes et al.,  
668 2011; Cucherousset et al., 2012; Flood et al., 2020). As another example, invasive fish  
669 may with longer life-spans (expected given human selection to transport non-native  
670 species) may increase the time of nutrients in freshwater and reduce their flow for  
671 estuary or marine system (Marr et al., 2013). Thus, effects may not be perceived in the  
672 short term. So, a question for future studies is: how the modifications in trophic  
673 downgrading of native communities and introduction of non-native top consumers  
674 change the structure of the community and cause FH; and how this affects ecosystem  
675 services provided?

676 Relatedly, it seems there is a consensus in the decrease of long-distance  
677 migratory fish and their nutrient transport functions. There is indeed evidence that  
678 potamodromous fish are severely threatened in South America rivers (Bezerra et al.,  
679 2019), as well as in Europe and Asia (Cheng et al., 2014; Belliard et al., 2018). Other  
680 changes in ecosystem services include shifts in the abundance of estuarine species that  
681 move into freshwater or migratory fish invasion (Villérger et al., 2010; Marr et al.,  
682 2013; Su et al., 2015). Certainly, we can expect changes in ecosystem services with  
683 the loss and gain of species as a consequence of FH, and how fundamental ecosystem  
684 services would be affected is still uncertain.

685

#### 686 *Summary remarks and a framework for functional homogenization studies*

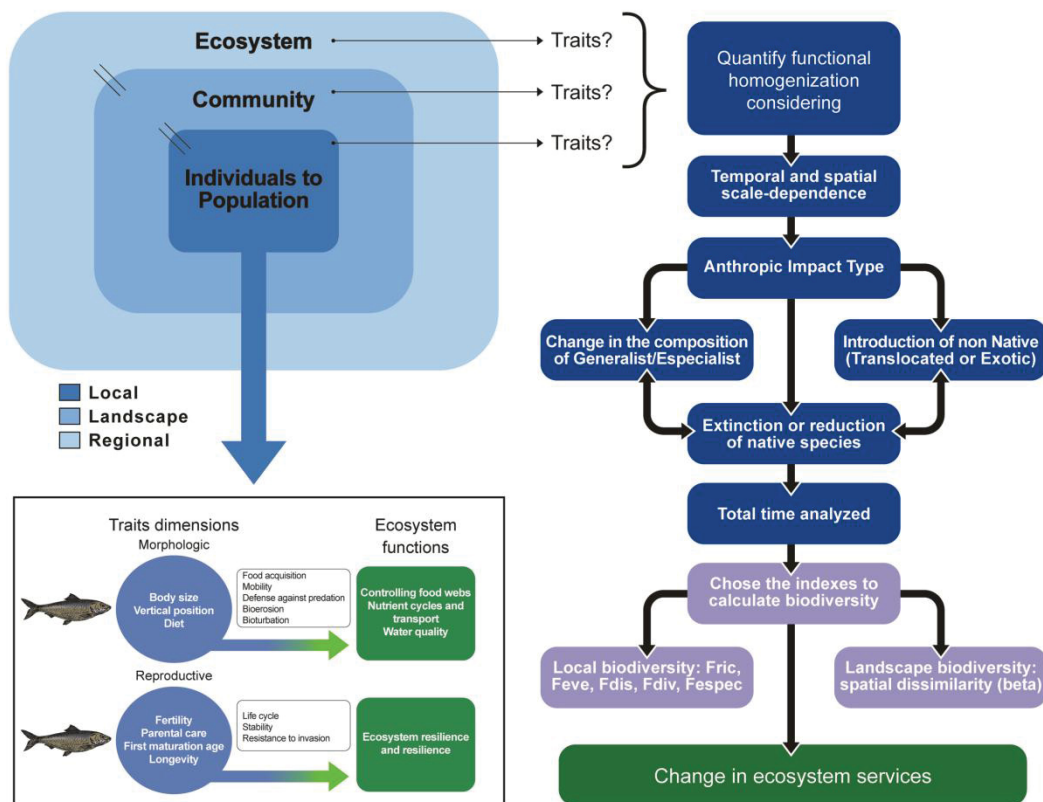
687 Here, we evaluated the FH in aquatic ecosystems through a systematic review, and  
688 pointed out the numerous existing knowledge gaps as a consequence of the paucity of  
689 quantitative studies. Even so, it is evident that what we defined as ‘functional  
690 homogenization phenomenon’ has been spreading in aquatic ecosystems, but studies  
691 are still concentrated in fish, and in freshwater habitats of the Palearctic realm.

692 Improving studies on FH other biological groups, are central given their  
693 complementary role in aquatic ecosystems (Flood et al., 2020). Studies also poorly  
694 addressed how the origin of species, evaluating the role of exotic and translocated  
695 species, as well as the loss of native species. FH can be generated by individual or  
696 synergistic effects of invasions and extinctions, and this should be further clarified.

697 We also believe that the evaluation of specialization and functional redundancy of  
698 species is central in FH studies; given that a better definition of generalist/specialist  
699 may help us to understand the multiple ecological processes maintained by diversity  
700 and the consequences for resilience and stability of ecosystems (Mouillot et al., 2011;  
701 Oliver et al., 2015; Floodet al., 2020). This may be challenge to be faced depending  
702 on the biological group and scale.

703 In order to organize recommendations, we have thus proposed a framework  
704 for FH studies in aquatic ecosystems that is intended to serve as a basis for future  
705 research (Figure 5). We advocate the following. The selection of traits is the initial  
706 step and must represent different niche dimensions according to the objective of study  
707 and the role of the biological group in ecosystems. Functional traits means  
708 characteristic affect or respond to ecosystem process (Mlambo, 2014) and the choice  
709 must reflect spatial scale and biologic organization (scales connected by traits in  
710 Figure 5). Traits representing intraspecific variation at population scale; traits that  
711 represent dispersion and interspecific variation at community or metacommunity scale;  
712 and traits related to broad distribution with environment conditions at ecosystem scale  
713 (see also Gilbert et al., 2015); all can inform how the changes in functional beta-  
714 diversity affects ecosystem functions, depending on the spatial scale. Habitat is  
715 important in aquatic evaluation because connectivity influence in dispersion. So dams,  
716 lakes, rivers, streams, lagoons, coastal or ocean habitats specifications etc. must be  
717 considered and discussed in evaluation of results. Some examples in local spatial  
718 scale and individual organization are showed with more details, highlighting as the  
719 link between different traits dimension (Villéger et al., 2017; Winemiller et al., 2015)  
720 can represent different ecosystem services facets. In this case, we provide an example  
721 for fish, but relationships between traits and functions must be clarified for the studied  
722 group. After the choice of the traits, it is important to describe: native/non-native  
723 proportion and translocated/exotic species; generalist/specialist replacement with  
724 correct classification; extent and nature of the anthropic impact type; as well as the  
725 total time of evaluation. In addition, the interplay between the introduction of non-  
726 native species, the extinction of native species, and environmental modification  
727 should be considered. Therefore, more important than thinking about a finer temporal  
728 scale to evaluate FH, we reinforce the need to evaluate FH depending on the nature  
729 and extent of anthropic impact on the studied spatial scale. For example, damming  
730 cause negative effects in the short and long term, but climate changes effects are

731 observed in a longer time. This also has an effect on the choice of functional traits that  
 732 will be used. The metrics used must reflect the data available and proposal of study.  
 733 Finally, all results must be linked to ecosystem services (green square): “supporting”,  
 734 “provisioning”, “regulating” and “cultural” (Joly et al., 2019). We are now facing a  
 735 severe biodiversity crisis in the Anthropocene; and empirical advances in FH are  
 736 urgent to inform and guide actions toward sustainability in aquatic ecosystems  
 737 worldwide.



738  
 739  
 740  
 741  
 742  
 743

**Fig. 5** Proposal framework to direct future studies about functional homogenization in aquatic ecosystems. See explanations and rationale of this framework in the last paragraph of the manuscript.

744 **References**

- 745 Abell, R., M. L. Thieme, C. Revenga, M. Bryer, M. Kottelat, N. Bogutskaya ... & M.  
746 L. Stiassny, 2008. Freshwater ecoregions of the world: a new map of  
747 biogeographic units for freshwater biodiversity conservation. *BioScience* 58: 403-  
748 414.
- 749 Ahmed, D.A., P.M. Van Bodegom & A. Tukker, 2019. Evaluation and selection of  
750 functional diversity metrics with recommendations for their use in life cycle  
751 assessments. *The International Journal of Life Cycle Assessment* 24: 485–500.
- 752 Azzurro, E., V.M. Tuset, A. Lombarte, F. Maynou, D. Simberloff, A. Rodríguez-  
753 Pérez & R.V. Solé, 2014. External morphology explains the success of biological  
754 invasions. *Ecology Letters* 17: 1455-1463.
- 755 Baselga, A. & C.D.L. Orme, 2012. betapart: an R package for the study of beta  
756 diversity. *Methods in Ecology and Evolution* 3: 808-812.
- 757 Baselga, A., 2010. Partitioning the turnover and nestedness components of beta  
758 diversity. *Global Ecology and Biogeography* 19: 134–143.
- 759 Belliard, C., P. Genovesi & J.M. Jeschke, 2016. Global patterns in threats to  
760 vertebrates by biological invasions. *Proceedings of the Royal Society B: Biological*  
761 *Sciences* 283: 20152454.
- 762 Belliard, J., S. Beslagic, O. Delaigue & E. Tales, 2018. Reconstructing long-term  
763 trajectories of fish assemblages using historical data: the Seine River basin (France)  
764 during the last two centuries. *Environmental Science and Pollution Research* 25:  
765 23430-23450.
- 766 Bellwood, D.R., P.C. Wainwright, C.J. Fulton & A. S. Hoey. 2006. Functional  
767 versatility supports coral reef biodiversity. *Proceedings of the Royal Society B*  
768 273:101–107
- 769 Bezerra, L.A.V., M.O. Freitas, V.S. Daga, T.V.T. Occhi, L. Faria, A.P.L. Costa, ... &  
770 J.R.S. Vitule, 2019. A network meta-analysis of threats to South American fish  
771 biodiversity. *Fish and Fisheries* 20: 620-639.
- 772 Blanchet, S., G. Grenouillet, O. Beauchard, P.A. Tedesco, F. Leprieur, H. H. Dürr &  
773 S. Brosse, 2010. Non-native species disrupt the worldwide patterns of freshwater  
774 fish body size: implications for Bergmann's rule. *Ecology Letters* 13: 421-431.
- 775 Brito, M.F., V.S. Daga & J. R. Vitule, 2020. Fisheries and biotic homogenization of  
776 freshwater fish in the Brazilian semiarid region. *Hydrobiologia* 847: 3877-3895.

- 777 Bruno, D., O. Belmar, A. Maire, A. Morel, B. Dumont & T. Datry, 2019. Structural  
778 and functional responses of invertebrate communities to climate change and flow  
779 regulation in alpine catchments. *Global change biology* 25: 1612-1628.
- 780 Buisson, L., G. Grenouillet, S. Villéger, J. Canal & P. Laffaille, 2013. Toward a loss  
781 of functional diversity in stream fish assemblages under climate change. *Global*  
782 *Change Biology* 19: 387-400.
- 783 Burgad, A.A., G.L. Adams & R. Adams, 2019. Temporal and spatial dynamics of fish  
784 community structure during watershed alteration in two Ouachita River systems.  
785 *Ecology of Freshwater Fish* 28: 459-472.
- 786 Campbell, S.E. & N.E. Mandrak, 2017. Dissecting spatiotemporal patterns of  
787 functional diversity through the lens of Darwin's naturalization conundrum.  
788 *Ecology and evolution* 7: 3861-3869.
- 789 Capinha, C., F. Essl, H. Seebens, D. Moser & H.M. Pereira, 2015. The dispersal of  
790 alien species redefines biogeography in the Anthropocene. *Science* 348: 1248-1251.
- 791 Cheng, L., S. Blanchet, G. Loot, S. Villéger, T. Zhang, S. Lek, ... & Z. Li, 2014.  
792 Temporal changes in the taxonomic and functional diversity of fish communities in  
793 shallow Chinese lakes: the effects of river-lake connections and aquaculture.  
794 *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 24: 23-34.
- 795 Clavel, J., R. Julliard & V. Devictor, 2011. Worldwide decline of specialist species:  
796 toward a global functional homogenization?. *Frontiers in Ecology and the*  
797 *Environment* 9: 222-228.
- 798 Clavero, M. & E. García-Berthou, 2006. Homogenization dynamics and introduction  
799 routes of invasive freshwater fish in the Iberian Peninsula. – *Ecological*  
800 *Applications* 16: 2313-2324.
- 801 Cucherousset, J., S. Blanchet & J.D. Olden, 2012. Non-native species promote trophic  
802 dispersion of food webs. *Frontiers in Ecology and the Environment* 10: 406-408.
- 803 Daga, V.S., J.D. Olden, E.A. Gubiani, P.A. Piana, A.A. Padial & J.R. Vitule, 2020.  
804 Scale-dependent patterns of fish faunal homogenization in Neotropical reservoirs.  
805 *Hydrobiologia*: 1-14.
- 806 Devictor, V., J. Clavel, R. Julliard, S. Lavergne, D. Mouillot, W. Thuiller... & N.  
807 Mouquet, 2010. Defining and measuring ecological specialization. *Journal of*  
808 *Applied Ecology* 47: 15-25.
- 809 Díaz, S., J. Fargione, F.S. Chapin III & D. Tilman, 2006. Biodiversity loss threatens  
810 human well-being. *PloS Biology* 4: e277.

- 811 Dornelas, M., N.J. Gotelli, B. McGill, H. Shimadzu, F. Moyes, C. Sievers, & A. E.  
812 Magurran, 2014. Assemblage time series reveal biodiversity change but not  
813 systematic loss. *Science* 344: 296-299.
- 814 Dudgeon D., 2019. Multiple threats imperil freshwater biodiversity in the  
815 Anthropocene. *Current Biology* 29: R960-R967.
- 816 Dulvy, N. K., Y. Sadovy & J. D. Reynolds, 2003 . Extinction vulnerability in marine  
817 populations. *Fish and Fisheries* 4: 25-64.
- 818 Elliot M., J.W. Day, R. Ramachandran & E. Wolanski, 2019. A synthesis: what is the  
819 future of the coasts, estuaries, deltas and other transitional habitats in 2050 and  
820 beyond? In Elliott M., J.W. Day, R. Ramachandran & E. Wolanski (eds) *Coasts  
821 and Estuaries the Future*. Elsevier, Oxford: 1-28.
- 822 Ellis, E. C., J.O. Kaplan, D.Q. Fuller, S. Vavrus, K.K. Goldewijk & P.H. Verburg,  
823 2013. *Used planet: A global history*. *Proceedings of the National Academy of  
824 Sciences* 110: 7978-7985.
- 825 Elton C.S., 1958. *The ecology of invasion by animals and plants*. Methuen, London.
- 826 Estes, J.A., J. Terborgh, J.S. Brashares, M.E Power, J. Berger, W.J. Bond ... & R.J.  
827 Marquis, 2011. Trophic downgrading of planet Earth. *Science* 333: 301-306.
- 828 Flood, P.J., A. Duran, M. Barton, A.E. Mercado-Molina & J.C. Trexler, 2020.  
829 *Invasion impacts on functions and services of aquatic ecosystems*. *Hydrobiologia*:  
830 1-16.
- 831 Franssen, N.R., J. Harris, S.R. Clark, J.F. Schaefer & L.K. Stewart, 2013. Shared and  
832 unique morphological responses of stream fishes to anthropogenic habitat  
833 alteration. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 280: 20122715.
- 834 Fricke, E.C., & J.C. Svenning, 2020. Accelerating homogenization of the global  
835 plant–frugivore meta-network. *Nature* 585: 74-78.
- 836 Gibert, J.P., A.I. Dell, J.P. DeLong & S. Pawar, 2015. Scaling-up trait variation from  
837 individuals to ecosystems. *Advances in Ecological Research* 52: 1-17.
- 838 Heino, J., A. S. Melo, T. Siqueira, J. Soininen, S. Valanko & L. M. Bini, 2015.  
839 *Metacommunity organisation, spatial extent and dispersal in aquatic systems*:  
840 *patterns, processes and prospects*. *Freshwater Biology* 60: 845-869.
- 841 Hevia, V., B. Martín-López, S. Palomo, M. García-Llorente, F. de Bello & J. A.  
842 González, 2017. Trait-based approaches to analyze links between the drivers of  
843 change and ecosystem services: Synthesizing existing evidence and future  
844 challenges. *Ecology and Evolution* 7: 831-844.

- 845 Hoekstra, J. M., J. L. Molnar, M. Jennings, C. Revenga, M. D. Spalding, T. M.  
846 Boucher ... & K. Ellison, 2010. The atlas of global conservation: changes,  
847 challenges, and opportunities to make a difference. University of California Press,  
848 Berkeley.
- 849 Holmlund, C. M. & M. Hammer, 1999. Ecosystem services generated by fish  
850 populations. *Ecological Economics* 29: 253-268.
- 851 Jia, Y., M.J. Kennard, Y. Liu, X. Sui, K. Li, G. Wang & Y. Chen, 2020. Human  
852 disturbance and long-term changes in fish taxonomic, functional and phylogenetic  
853 diversity in the Yellow River, China. *Hydrobiologia* 847: 3711-3725.
- 854 Joly C.A., M.C.G. Padgurschi, A.P.F. Pires, A.A. Agostinho., A.C. Marques, Amaral  
855 A.G. ... & R.D. Loyola, 2019. Capítulo 1: Apresentando o Diagnóstico Brasileiro  
856 de Biodiversidade e Serviços Ecosistêmicos. In Joly C.A.; Scarano F.R.; Seixas  
857 C.S.; Metzger J.P.; Ometto J.P.,... & P. Toledo (eds). 1º Diagnóstico Brasileiro de  
858 Biodiversidade e Serviços Ecosistêmicos. Editora Cubo, São Carlos pp.351.
- 859 Kirk, M.A., B.M. Maitland, & F.J. Rahel, 2020. Spatial scale, reservoirs and  
860 nonnative species influence the homogenization and differentiation of Great  
861 Plains—Rocky Mountain fish faunas. *Hydrobiologia* 847:3743–3757.
- 862 Kuebbing, S.E., D.S. Maynard & M.A. Bradford, 2018. Linking functional diversity  
863 and ecosystem processes: A framework for using functional diversity metrics to  
864 predict the ecosystem impact of functionally unique species. *Journal of Ecology*  
865 106: 687-698.
- 866 Laliberté, E. & P. Legendre, 2010. A distance-based framework for measuring  
867 functional diversity from multiple traits. *Ecology* 91: 299-305.
- 868 Laureto, L.M.O., M.V. Cianciaruso & D.S.M. Samia, 2015. Functional diversity: an  
869 overview of its history and applicability. *Natureza & Conservação* 13: 112-116.
- 870 Lavorel, S., K. Grigulis, S. McIntyre, N.S. Williams, D. Garden, J. Dorrough ... & A.  
871 Bonis, 2008. Assessing functional diversity in the field—methodology matters!.  
872 *Functional Ecology* 22: 134-147.
- 873 Legendre, P. & L. Legendre, 2012. *Numerical Ecology*. Elsevier, Amsterdam
- 874 Leprieur, F., Beauchard, O., Hugueny, B., Grenouillet, G. & S. Brosse, 2008. Null  
875 model of biotic homogenization: A test with the European freshwater fish fauna.  
876 *Diversity and Distributions* 14: 291-300.
- 877 Lewis, S.L. & M.A. Maslin, 2015. Defining the Anthropocene. *Nature* 519: 171-180.

- 878 Lindholm, M., J. Alahuhta, J. Heino, J. Hjort & H. Toivonen, 2020. Changes in the  
879 functional features of macrophyte communities and driving factors across a 70-  
880 year period. *Hydrobiologia* 847:3811-3827.
- 881 Liu, C., D. He, Y. Chen & J. D. Olden, 2017. Species invasions threaten the antiquity  
882 of China's freshwater fish fauna. *Diversity and Distributions* 23: 556–566.
- 883 Luiz, O.J., J.D. Olden, M.J. Kennard, D.A. Crook, M.M. Douglas, T.M. Saunders &  
884 A. J. King, 2019. Trait-based ecology of fishes: A quantitative assessment of  
885 literature trends and knowledge gaps using topic modelling. *Fish and Fisheries* 20:  
886 1100– 1110.
- 887 Magurran, A.E., 2004. *Measuring Biological diversity*. Blackwell, Oxford.
- 888 Magurran, A.E., S.R. Baillie, S.T. Buckland, J.McP. Dick, D.A. Elston, E.M.  
889 Scott, ... & A.D. Watt, 2010. Long-term datasets in biodiversity research and  
890 monitoring: assessing change in ecological communities through time. *Trends in*  
891 *Ecology & Evolution* 24: 574-582.
- 892 Magurran, A.E., 2016. How ecosystems change. *Science* 351: 448-449.
- 893 Marr, S.M., J.D. Olden, F. Leprieur, I. Arismendi, M. Cáleta, D.L. Morgan, ... & E.  
894 García-Berthou, 2013. A global assessment of freshwater fish introductions in  
895 mediterranean-climate regions. *Hydrobiologia* 719: 317-329.
- 896 Matsuzaki, S.I.S., T. Sasaki & M. Akasaka, 2013. Consequences of the introduction  
897 of exotic and translocated species and future extirpations on the functional  
898 diversity of freshwater fish assemblages. *Global Ecology and Biogeography*  
899 22:1071-1082.
- 900 McComb, B.C., & S.A. Cushman, 2020. Editorial: Synergistic Effects of Pervasive  
901 Stressors on Ecosystems and Biodiversity. *Frontiers in Ecology and Evolution* 8:  
902 1-4.
- 903 McGill, B.J., M. Dornelas, N.J. Gotelli & A.E. Magurran, 2015. Fifteen forms of  
904 biodiversity trend in the Anthropocene. *Trends in Ecology & Evolution* 30: 104-  
905 113.
- 906 McKinney, M. & J. Lockwood, 1999. Biotic homogenization: a few winners replacing  
907 many losers in the next mass extinction. *Trends in Ecology & Evolution* 14: 450-  
908 453.
- 909 Mlambo, M.C., 2014. Not all traits are 'functional': insights from taxonomy and  
910 biodiversity-ecosystem functioning research. *Biodiversity and Conservation* 23:  
911 781-790.

- 912 Mouillot D., S. Villéger , V. Parravicini, M. Kulbicki, J.E. Arias-Gonzalez, M. Bender,  
913 P. Chabanet, S.R. Floeter, A. Friedlander, L. Vigliola & D.R. Bellwood, 2014.  
914 Functional over-redundancy and high functional vulnerability in global fish faunas  
915 on tropical reefs. *Proceedings of the National Academy of Science* 111:13757-  
916 13762.
- 917 Mouillot, D., S. Villéger, M. Scherer-Lorenzen & N. W. Mason, 2011. Functional  
918 structure of biological communities predicts ecosystem multifunctionality. *PloS*  
919 *One* 6: e17476.
- 920 Olden, J.D. & T.P. Rooney, 2006. On defining and quantifying biotic homogenization.  
921 *Global Ecology Biogeography* 15: 113-120.
- 922 Olden, J.D., N.L. Poff, M.R. Douglas, M.E. Douglas & K.D. Fausch, 2004.  
923 Ecological and evolutionary consequences of biotic homogenization. *Trends in*  
924 *Ecology & Evolution* 19: 18-24.
- 925 Olden, J.D., L. Comte & X. Giam, 2018. The Homogocene: a research prospectus for  
926 the study of biotic homogenisation. *NeoBiota* 37: 23-36.
- 927 Oliver, T.H., M.S. Heard, N.J. Isaac, D.B. Roy, D. Procter, F. Eigenbrod, ... & V.  
928 Proença, 2015. Biodiversity and resilience of ecosystem functions. *Trends in*  
929 *Ecology & Evolution* 30: 673-684.
- 930 Padial, A.A., J.R.S. Vitule, & J.D. Olden, 2020. Preface: Aquatic Homogenocene—  
931 understanding the era of biological re-shuffling in aquatic ecosystems.  
932 *Hydrobiologia* 847: 3705-3709.
- 933 Page, M.J., J.R McKenzie, P.M. Bossuyt, I. Boutron, T.C. Hoffmann, C.D. Mulrow, ...  
934 & D. Moher, 2020. Updating guidance for reporting systematic reviews:  
935 development of the PRISMA 2020 statement. *MetaArXiv Preprints*.
- 936 Peoples, B.K., A.J.S. Davis, S.R. Midway, J.D. Olden, & L. Stoczynski, 2020.  
937 Landscape-scale drivers of fish faunal homogenization and differentiation in the  
938 eastern United States. *Hydrobiologia* 847: 3727-3741.
- 939 Pineda, A., P. Iatskiu, S. Jati, A.C. Paula, B.F. Zanco, C.C. Bonecker, ... & L.C.  
940 Rodrigues, 2020. Damming reduced the functional richness and caused the shift to  
941 a new functional state of the phytoplankton in a subtropical region. *Hydrobiologia*  
942 847: 3857-3875.
- 943 Podani, J. & D. Schmera, 2011. A new conceptual and methodological framework for  
944 exploring and explaining pattern in presence – absence data. *Oikos* 120: 1625–  
945 1638.

- 946 Pool, T.K., & J.D. Olden, 2012. Taxonomic and functional homogenization of an  
947 endemic desert fish fauna. *Diversity and Distributions* 18:, 366-376.
- 948 Prather, C.M., S.L. Pelini, A. Laws, E. Rivest, M. Woltz, C.P. Bloch, ... & A. Joern,  
949 2013. Invertebrates, ecosystem services and climate change. *Biological Reviews*  
950 88: 327-348.
- 951 R Core Team (2021). R: A language and environment for statistical computing. R  
952 Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- 953 Rahel, F.J. 2002. Homogenization of freshwater faunas. *Annual Review of Ecology*  
954 *and Systematics* 33: 291-315.
- 955 Rolls, R.J., J. Heino, D.S. Ryder, B.C., Chessman, I.O. Grown, R.M. Thompson, &  
956 K.B. Gido, 2018. Scaling biodiversity responses to hydrological regimes.  
957 *Biological Review* 93: 971-995.
- 958 Rosado, B.H., M.S. Figueiredo, E.A. de Mattos, & C.E. Grelle, 2016. Eltonian  
959 shortfall due to the Grinnellian view: functional ecology between the mismatch of  
960 niche concepts. *Ecography* 39: 1034-1041.
- 961 Sato, R.Y., A.P.L. Costa & A.A. Padial, 2021. The invasive tropical tanner grass  
962 decreases diversity of the native aquatic macrophyte community at two scales in a  
963 subtropical tidal river. *Acta Botanica Brasilica* 35: 140-150.
- 964 Simoes, N.R., L.S. Braghin, G.A. Duré, J.S. Santos, S.L. Sonoda & C.C. Bonecker,  
965 2020. Changing taxonomic and functional  $\beta$ -diversity of cladoceran communities  
966 in Northeastern and South Brazil. *Hydrobiologia* 847: 3845-3856.
- 967 Skóra, F., V. Abilhoa, A.A. Padial, & J.R.S. Vitule, 2015. Darwin's hypotheses to  
968 explain colonization trends: evidence from a quasi-natural experiment and a new  
969 conceptual model. *Diversity and Distributions* 21: 583-594.
- 970 Spalding, M.D., H.E. Fox, G.R. Allen, N. Davidson, Z.A. Ferdaña, M.A.X.  
971 Finlayson, ... & J. Robertson, 2007. Marine ecoregions of the world: a  
972 bioregionalization of coastal and shelf areas. *BioScience* 57: 573-583.
- 973 Stendera, S., R. Adrian, N. Bonada, M. Cañedo-Argüelles, B. Hugueny, ... & D.  
974 Hering, 2012. Drivers and stressors of freshwater biodiversity patterns across  
975 different ecosystems and scales: a review. *Hydrobiologia* 696: 1-28.
- 976 Stokstad, E. 2005. Taking the pulse of earth's life-support systems. *Science* 308: 41-  
977 43.

- 978 Su, G., J. Xu, M. Akasaka, J.G. Molinos & S.M. Shin-ichiro, 2015. Human impacts  
979 on functional and taxonomic homogenization of plateau fish assemblages in  
980 Yunnan, China. *Global Ecology and Conservation* 4: 470-478.
- 981 Su, G., S. Villéger, & S. Brosse, 2019. Morphological diversity of freshwater fishes  
982 differs between realms, but morphologically extreme species are widespread.  
983 *Global Ecology and Biogeography* 28: 211- 221.
- 984 Su, G., S. Villéger, & S. Brosse, 2020. Morphological sorting of introduced  
985 freshwater fish species within and between donor realms. *Global Ecology and*  
986 *Biogeography* 29: 803-813.
- 987 Su, G., M. Logez, J. Xu, S. Tao, S. Villéger, & S. Brosse, 2021. Human impacts on  
988 global freshwater fish biodiversity. *Science* 371: 835-838.
- 989 Tedesco, P.A., O. Beauchard, R. Bigorne, S. Blanchet, L. Buisson, L. Conti, ... & T.  
990 Oberdorff, 2017. Data Descriptor: A global database on freshwater fish species  
991 occurrence in drainage basins. *Scientific Data* 4: 1-6.
- 992 Tilman, D., 2001. Functional Diversity. *Encyclopedia of Biodiversity* 3: 109-120
- 993 Toussaint, A., N. Charpin, S. Brosse, & S. Villéger, 2016. Global functional diversity  
994 of freshwater fish is concentrated in the Neotropics while functional vulnerability  
995 is widespread. *Scientific Reports* 6: 1-9.
- 996 Vellend, M., 2017. The biodiversity conservation paradox. *American Scientist* 105:  
997 94-101.
- 998 Vilà, M., C. Basnou, P. Pyšek, M. Josefsson, P. Genovesi, S. Gollasch, ... & DAISIE  
999 partners, 2010. How well do we understand the impacts of alien species on  
1000 ecosystem services? A pan-European, cross-taxa assessment. *Frontiers in Ecology*  
1001 *and the Environment* 8: 135-144.
- 1002 Villéger, S., Mason, N.W., & D. Mouillot, 2008. New multidimensional functional  
1003 diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology* 89:  
1004 2290-2301.
- 1005 Villéger, S., J.R. Miranda, D.F. Hernández & D. Mouillot, 2010. Contrasting changes  
1006 in taxonomic vs. functional diversity of tropical fish communities after habitat  
1007 degradation. *Ecological applications* 20: 1512-1522.
- 1008 Villéger, S., S. Blanchet, O. Beauchard, T. Oberdorff, & S. Brosse, 2011.  
1009 Homogenization patterns of the world's freshwater fish faunas. *Proceedings of the*  
1010 *National Academy of Sciences* 108: 18003-18008.

- 1011 Villéger, S., G. Grenouillet, & S. Brosse, 2013. Decomposing functional  $\beta$ -diversity  
1012 reveals that low functional  $\beta$ -diversity is driven by low functional turnover in  
1013 European fish assemblages. *Global Ecology and Biogeography* 22: 671-681.
- 1014 Villéger, S., G. Grenouillet & S. Brosse, 2014. Functional homogenization exceeds  
1015 taxonomic homogenization among European fish assemblages. *Global ecology and*  
1016 *biogeography* 23: 1450-1460.
- 1017 Villéger, S., S. Brosse, M. Mouchet, D. Mouillot, & M.J. Vanni, 2017. Functional  
1018 ecology of fish: current approaches and future challenges. *Aquatic Sciences* 79:  
1019 783-801.
- 1020 Vitule, J.R., A.A. Agostinho, V.M. Azevedo-Santos, V.S. Daga, W.R. Darwall, D.  
1021 Fitzgerald, ... & K. O. Winemiller, 2017. We need better understanding about  
1022 functional diversity and vulnerability of tropical freshwater fishes. *Biodiversity*  
1023 *and Conservation* 26: 757-762.
- 1024 Vitule, J.R., T.V.T. Occhi, B. Kang, S-I. Matsuzaki, L.A. Bezerra, V.S. Daga ... &  
1025 A.A. Padial, 2019. Intra-country introductions unraveling global hotspots of alien  
1026 fish species. *Biodiversity and Conservation* 28: 3037-3043.
- 1027 Vitule, J.R.S., F. Skóra & V. Abilhoa, 2012. Homogenization of freshwater fish  
1028 faunas after the elimination of a natural barrier by a dam in Neotropics. *Diversity*  
1029 *and Distributions* 18: 111-120.
- 1030 Wilson, E.O., 1988. *Biodiversity*. The National Academies Press, Washington, DC.
- 1031 Winemiller, K.O., D.B. Fitzgerald, L.M. Bower, & E.R. Pianka, 2015. Functional  
1032 traits, convergent evolution, and periodic tables of niches. *Ecology Letters* 18: 737-  
1033 751.
- 1034 Xu, J., J. García Molinos, G. Su, S. I. S. Matsuzaki, M. Akasaka, H. Zhang, & J.  
1035 Heino, 2019. Cross-taxon congruence of multiple diversity facets of freshwater  
1036 assemblages is determined by large-scale processes across China. *Freshwater*  
1037 *Biology* 64: 1492-1503.
- 1038 Zeni, J.O., D.J. Hoeninghaus, C.A. Roa-Fuentes & L. Casatti, 2020. Stochastic species  
1039 loss and dispersal limitation drive patterns of spatial and temporal beta diversity of  
1040 fish assemblages in tropical agroecosystem streams. *Hydrobiologia* 847: 3829-  
1041 3843.
- 1042 Zhang, M., J.G. Molinos, X. Zhang & J. Xu, 2018. Functional and taxonomic  
1043 differentiation of macrophyte assemblages across the Yangtze River floodplain  
1044 under human impacts. *Frontiers in plant science* 9: 387.

## APPENDIX

**Table 1.** Summary data from studies on FH in aquatic ecosystems. The functional metrics used\* are described below the table. More information on the references is available in Supplementary Material.

Author, year	Taxa	Range of years measured	Functional metrics used*	Trend of functional similarity	Habitat	Spatial scale	Biogeographic Realm
Campbell & Mandrak, 2017	Fish	140	FDIs	Differentiation	Lakes	Regional	Nearctic
Bruno et al., 2019	Macroinvertebrate	40	FRic/FEve/ FDiv	Differentiation	Rivers	Landscape	Palaearctic
Belliard et al., 2018	Fish	130	Difference in proportion of trait modalities	Differentiation	Rivers	Landscape	Palaearctic
Matsuzaki et al., 2013	Fish	100	FRic/ FDiv	Differentiation	Rivers	Regional	Palaearctic
Brito et al., 2020	Fish	64	CWM	Differentiation	Reservoir	Landscape	Neotropical
Daga et al., 2020	Fish	5	CWM	Differentiation	Reservoir	Landscape	Neotropical
Zhanget al., 2018	Macrophyte	30	FRic/FEve/ FDiv/ Beta diversity (Turnover and Nestedness)	Differentiation	Lakes	Landscape	Palaearctic
Vitule et al., 2012	Fish	29	Jaccard's coefficient of percentage similarity and NMDS	Homogenization	Rivers	Regional	Neotropical

1045

1046

1047

				Func. Diss: Percentage of overlap in functional space								
Su et al., 2015	Fish		60						Homogenization	Lakes	Regional	Palaearctic
Cheng et al., 2014	Fish		40	FRic					Homogenization	Lakes	Landscape	Palaearctic
Pool & Olden, 2012	Fish		99	CS <sub>BC</sub>					Homogenization	Rivers	Landscape	Nearctic
Villéger et al., 2014	Fish		48		Func. Diss: Percentage of overlap in functional space				Homogenization	Rivers	Regional	Palaearctic
Marr et al., 2013	Fish		100		Average change in pairwise functional similarity ( $\Delta$ FS)				Homogenization	Rivers	Global	-
Villéger et al., 2010	Fish		20		FRic/FDiv/FEve/ FEspec				Homogenization	Coastal lagoon	Local	Nearctic
Burgad et al., 2019	Fish		42		Functional $\beta$ sim				Homogenization/ Unchanged	Rivers	Regional	Nearctic
Lindholm et al., 2020	Macrophyte		70		Functional $\beta$ -diversity/ FRic				Unchanged	Lakes	Regional	Palaearctic
Jia et al., 2020	Fish		50		FRic/FEve/ FDiv				Homogenization	Rivers	Regional	Palaearctic
Simões et al., 2020	Zooplankton		10		FRic/ BF (Func. Diss)				Homogenization/ Unchanged	Lakes/ reservoir	Landscape	Neotropic
Zeni et al., 2020	Fish		10		Beta diversity and components				Homogenization	Stream	Landscape	Neotropic

Pineda et al., 2020	Phytoplankton:	19	Dissimilarity among functional groups (RFG)	Differentiation/ Unchanged	Rivers	Local	Neotropical
---------------------	----------------	----	---	-------------------------------	--------	-------	-------------

- 1048 \* The functional metrics used: CS<sub>BC</sub>: Compositional similarity (CS) for functional matrix calculated according to the Bray-Curtis index;
- 1049 Func.Diss and BF: Functional dissimilarity is the dissimilarity in the occupation of the multidimensional functional space defined by functional
- 1050 traits. (Villéger et al., 2013); FRic, FEve, FDiv (Villéger et al., 2008); FDis (Laliberté & Legendre, 2010); CWM (Lavorel et al., 2008); FEspec:
- 1051 Functional specialization by Bellwood et al. (2006); Functional  $\beta$ sim: Functional species replacement in two communities ( $\beta$ sim - Baselga, 2010)
- 1052 assessed using the convex hull volume intersections in multidimensional functional space (Villéger et al., 2014) Functional  $\beta$ -diversity:
- 1053 Functional beta diversity based on Sørensen dissimilarity index (Legendre & Legendre, 2012). Beta diversity and components: According to
- 1054 Baselga (2010). Dissimilarity among RFG: Beta diversity and components replacement and richness difference according Podani & Schmera
- 1055 (2011).
- 1056

## CAPÍTULO 2

Formatado nas normas gerais do periódico *Freshwater Biology*

### **Espécies Não-Nativas Reduzem e o Endemismo Aumenta a Contribuição das Bacias Hidrográficas para a Diversidade Beta Da Ictiofauna Em Ampla Escala**

Lorraine Lopes Cavalcante <sup>a</sup>, Thiago Vinícius Trento Occhi<sup>a</sup>, André Adrian Padial<sup>a,b,c</sup>

<sup>a</sup> Programa de Pós-graduação em Ecologia e Conservação, Laboratório de Análise e Síntese em Biodiversidade. Departamento de Botânica. Setor de Ciências Biológicas, Universidade Federal do Paraná, Curitiba, Paraná, Brazil.

<sup>b</sup> Programa de Pós-graduação em Botânica. Departamento de Botânica. Setor de Ciências Biológicas, Universidade Federal do Paraná, Curitiba, Paraná, Brazil.

<sup>c</sup> Programa de Pós-graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais. Núcleo de Pesquisa em Limnologia, Ictiologia e Aquicultura, Universidade Estadual de Maringá, Maringá, Paraná, Brazil.

#### **Agradecimentos**

Primeira autora agradece ao apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior – Brasil (CAPES) – Código de Financiamento 001”, e Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (Números de processo: 301867/2018-6; 402828/2016-0; 307984/2015-0).

#### **Conflito de Interesses**

Os autores declaram nenhum conflito de interesses

#### **Dados disponíveis**

Os dados organizados estão disponíveis com os autores mediante requisição, e foram obtidos de bases globais gratuitamente disponíveis.

#### **ORCID**

Lorraine Lopes Cavalcante, ORCID: 0000-0001-7893-0804

Thiago Vinícius Trento Occhi, ORCID: 0000-0001-9746-4941

Andre Andrian Padial, ORCID: 16 0000-0001-7893-0804

**Resumo:**

1. A invasão biológica é um dos maiores impactos antrópicos na diversidade de peixes de água doce. Apesar desse consenso, análises 1 quantitativas do efeito de espécies exóticas em grande escala ainda são necessários. Nosso objetivo foi avaliar, em escala global, o efeito de espécies exóticas na distribuição da diversidade beta dos diferentes domínios biogeográficos de ecossistemas aquáticos continentais.

2. Usamos índices apropriados para estimar a contribuição relativa de espécies nativas e exóticas (Species Contribution to Beta Diversity – SCBD) e bacias hidrográficas (Local Contribution to Beta Diversity – LCBD) para a diversidade beta total no domínios biogeográfico. Reunimos características que podem estar relacionadas a altos valores de SCBD e LCBD e avaliamos a distribuição da diversidade beta nas bacias sem a presença de exóticas para avaliar seus impactos em grande escala.

3. As espécies nativas são menos distribuídas e suas características como comportamento migratório e atributos generalistas são importantes para a variação da diversidade da ictiofauna. As espécies exóticas apresentaram, em média, valores maiores de SCBD, relacionado com o fato de ocuparem mais bacias concentradas em uma região invadida. As presenças das exóticas nas bacias foram relacionadas com reduções na dissimilaridade entre as bacias em grande escala. As bacias mais importantes para os reinos considerando o LCDB foram, em geral, endorréicas, mais isoladas geograficamente, com riqueza relativamente baixa, porém com alto endemismo.

4. Concluimos que as espécies nativas mais importantes para a diversidade beta são restritas na sua distribuição, enquanto as exóticas são mais distribuídas e concentradas em uma região dentro do domínio biogeográfico invadido. Dessa forma, ações de manejo devem ser prioritárias nessas regiões. Ressaltamos que as espécies exóticas têm a capacidade de reduzir a diversidade beta em grande escala, e que as bacias endorréicas devem receber especial atenção para conservação e prevenção de impactos.

5. Com base nos padrões dos dados, demonstramos que as decisões para a gestão de ambientes de água doce não podem ser feitas sem considerar a presença e o efeito de espécies exóticas nos ecossistemas aquáticos e este tema transcende as fronteiras geopolíticas.

**Palavras-chave:** SCBD, LCBD, peixes de água doce, espécies exóticas, domínio biogeográfico

## 1. Introdução

Bacias hidrográficas são como ilhas para a ictiofauna devido à limitação na dispersão de organismos que se deslocam quase exclusivamente pelos cursos d'água (Carvajal-Quintero et al., 2019). Assim, a evolução ocorre de certa forma independente entre bacias, gerando alta diversidade global (Tedesco et al., 2012; Su et al., 2019). Nesse sentido, padrões da diversidade de peixes nativos em ampla escala são influenciados por paleo-conexão de bacias hidrográficas, processos eco-evolutivos e variabilidade ambiental em diferentes escalas (Leprieur et al., 2009; Dias et al., 2014; Carvajal-Quintero et al., 2019). No Antropoceno, a ação antrópica é a principal modeladora de processos em escala global alterando a diversidade da ictiofauna em ambientes continentais (Steneck et al., 2019; Padial et al., 2020; Su et al., 2021). Um dos maiores impactos antrópicos que altera padrões em biodiversidade é a invasão biológica (Leprieur et al., 2008b; Olden et al., 2018; Pyšek et al., 2020;). Devido ao confinamento da biota pelo isolamento espacial, as bacias hidrográficas estão entre os ambientes mais vulneráveis à invasão de espécies (Pyšek et al., 2020).

Espécies não nativas são aquelas que ultrapassaram suas barreiras biogeográficas naturais por alguma intervenção humana, seja direta ou indireta (Pyšek et al., 2020). Elas podem ser exóticas (tem origem fora do domínio analisado) ou translocadas (origem em outra bacia do mesmo domínio analisado) (Leprieur et al., 2008b). Quando espécies (sejam exóticas, translocadas ou mesmo nativas) rapidamente aumentam sua área de ocorrência causando danos na economia, cultura, meio ambiente e/ou na saúde humana são chamadas de invasoras (Pyšek et al., 2020). Suas distribuições estão mais ligadas a atividades humanas do que a processos naturais, e seus impactos estão mais relacionados com as características do ecossistema receptor (Leprieur et al., 2008a; Leprieur et al., 2009; Toussaint et al., 2016). Espécies invasoras podem promover efeitos em cascata entre taxa em todos os níveis de organização dos ecossistemas; desde alterações ambientais, modificando toda a nova região que ocupa, até mudanças na composição taxonômica, funcional e genética de populações nativas (e.g. Pyšek et al., 2020). Há estimativas que invasoras possam contribuir com até 33% das extinções em ambientes terrestres e aquáticos continentais (Pyšek et al., 2020).

Uma forma de avaliar o impacto de exóticas invasoras é estimar a diferença na diversidade entre locais invadidos e não invadidos. A diversidade beta mensura a heterogeneidade na composição biótica, funcional ou filogenética entre áreas (Socolar

et al., 2016; Su et al., 2019). Legendre e De Cáceres (2013) propuseram um método de análise em diversidade beta que permite estimar o papel relativo das espécies (*Species Contribution to Beta Diversity* - SCBD) e dos locais (*Local Contribution to Beta Diversity* - LCBD) para a variabilidade total de uma região composta por várias unidades amostrais. Altos valores de SCBD indicam espécies que variam mais entre unidades amostrais da região. Dessa forma espécies muito raras ou muito comuns em todas as unidades amostrais contribuem pouco para a variação de toda a região. De forma similar, altos valores de LCBD indicam locais de composição única na região, podendo ser locais prioritários para conservação se as composições únicas forem compostas por espécies de interesse (e.g. raras ou endêmicas) em locais preservados (veja descrição dos índices em Legendre e De Cáceres 2013). Dessa forma, é possível usar bases globais de dados para identificar as espécies com distribuições mais influentes na região (exóticas ou nativas), os locais mais relevantes para a conservação (ou restauração), assim como características de locais e espécies que estão relacionados com os indicadores descritos acima. A partir da disponibilização de grandes bancos de dados (e.g. Tedesco et al., 2017), é possível uma avaliação em ampla escala dos padrões e processos em diversidade beta entre bacias hidrográficas (Carvajal-Quintero et al., 2019; Su et al., 2019; Su et al., 2021).

Nosso objetivo foi avaliar o efeito das espécies exóticas na distribuição da diversidade beta (SCBD e LCBD) da ictiofauna nos domínios biogeográficos de ambientes aquáticos continentais. Além disso, avaliamos as espécies (exóticas e nativas) e bacias hidrográficas que mais contribuem para a diversidade dos diferentes domínios biogeográficos globais (veja Tedesco et al., 2017). Também exploramos características das espécies e bacias relacionados com a variabilidade da ictiofauna. Esperamos que as bacias com alta invasão biológica tenham menor contribuição relativa (menores valores de LCDB), e que as espécies com comportamento migratório que tenham uma distribuição em várias (mas não todas) bacias sejam aquelas que principalmente contribuem para a diversidade beta (altos valores de SCDB) na escala de domínio biogeográfico.

## **2. Material e Métodos**

### **2.1. Banco de Dados**

Os dados de composição por bacia hidrográfica nos domínios biogeográficos foram obtidos no banco de dados da ictiofauna de Tedesco et al. (2017). Essa base de dados cobre mais de 80% da superfície da Terra, separando o ecossistema de águas continentais em sete domínios biogeográficos: *Nearctic*, *Neotropic*, *Afrotropic*, *Palaearctic*, *Indo-Malay*, *Australasia* e *Oceania*. Devido a dados discrepantes, optamos por não avaliar os padrões de diversidade para o domínio Oceania. A base de dados possui informações de 14.953 espécies habitantes permanentes ou ocasionais dos ambientes dulcícolas e estuarinos contemplando nativas e exóticas (Tedesco et al., 2017). Atualizamos a base de dados com a retirada das espécies extintas de acordo com a revisão de Su et al. (2021). Com o banco de dados atualizado, utilizamos o registro “fishbase.valid.name” como registro oficial das espécies por bacia e a classificação de exóticas para as espécies que não são originárias do domínio. Devido a limitação nas informações, não foi possível classificar as espécies translocadas entre bacias de um mesmo domínio como sendo exóticas. Essa ainda é uma limitação da base de dados, visto que espécies translocadas podem ter um papel fundamental para descrever os hotspots de invasão das bacias hidrográficas (Vitule et al., 2019)

## **2.2. Análises dos índices LCBD e SCBD e seleção dos valores mais importantes**

Todas as análises foram realizadas na linguagem R (R Core Team, 2021). Avaliamos a diversidade beta por meio do método proposto por Legendre & De Cáceres (2013) que tem a vantagem de poder separar a Beta Diversidade Total - BDT em “Contribuição do Local para Beta Diversidade” (LCBD) e “Contribuição das Espécies para Beta Diversidade” (SCBD). Utilizamos o pacote *adespatial* (Dray et al., 2021) para estimarmos os índices BDT, SCBD e LCBD por meio da função *beta.div*, com transformação de Hellinger *a priori*, para a matriz de comunidade de cada domínio biogeográfico.

Valores de SCBD representam a contribuição relativa das espécies na área de estudo, interpretado aqui como a contribuição relativa das espécies de peixes para diversidade beta geral de cada domínio biogeográfico. LCBD significa a contribuição relativa da composição de espécies do local para a diversidade beta geral da região (aqui a escala é o domínio biogeográfico), interpretado aqui como a singularidade das bacias hidrográficas (unidades amostrais) quanto a composição da ictiofauna para cada domínio biogeográfico. Bacias hidrográficas com valores de LCBD acima do valor médio do domínio são interpretados aqui como aquelas relativamente mais

importantes quanto a singularidade da ictiofauna dentro de cada domínio biogeográfico. Essas bacias podem representar locais com espécies endêmicas ou muito invadidas (Legendre e De Cáceres, 2013).

Decidimos utilizar os *outliers* para identificar as espécies mais importantes na distribuição de SCBD nos domínios. Tais *outliers* foram facilmente identificados para Indo-Malay, Afrotropico e Australasia devido a magnitude relativa de valores de SCDB. Para Neotropico, Neartico e Paleartico não houve *outliers*, então selecionamos as cinco primeiras espécies nativas e as cinco primeiras exóticas para descrição. Para exóticas, selecionamos também as cinco primeiras espécies com maiores valores de SCBD nos domínios Indo-Malay, Afrotropico e Australasia. Para as espécies selecionadas com alto SCDB, buscamos informações na base de dados FishBase (Froese e Pauly, 2021) e literatura especializada considerando hábitos ecológicos que possam influenciar na distribuição das espécies, como habitat e uso da coluna d'água (Anexo 1). Para as espécies de exóticas, além das bases de dados já citadas, também consultamos Global Invasive Species Database - GISD (Pagad et al., 2015) e Invasive Species Compedium (CABI, 2021) (Tabela 1 do Anexo 1 no Material Suplementar).

Observamos o gráfico de dispersão LCBD x Riqueza de Espécies e selecionamos a partir dele, as bacias mais importantes para representar cada domínio. Para essas bacias reunimos informações sobre classificação de *status* endorréicas (bacias que não drenam para o mar), número de espécies nativas e exóticas de acordo com Tedesco et al. (2017), endemismo na comunidade e grau de vulnerabilidade das espécies (IUCN, 2021) de acordo com Fishbase. Essas informações tiveram como objetivo entender fatores ligados aos valores altos de LCBD em ampla escala.

### **2.3. Variáveis preditoras e Beta regressão**

Os valores de SCBD das espécies são usualmente relacionados com sua distribuição na área de estudo (Legendre & De Cáceres, 2013). Assim, calculamos a sua ocupância (ou *Basin Occupation*) como sendo o número total de bacias hidrográficas onde a espécie ocorre, e relacionamos a ocupância com os valores de SCDB. Na escala de domínio biogeográfico, a ocupância indica a distribuição geográfica das espécies. Para entender a distribuição de LCBD entre bacias hidrográficas, nós analisamos a relação desse índice de cada bacia com a riqueza de nativas e exóticas das bacias, esperando uma relação positiva e negativa, respectivamente.

Para entender a relação entre SCBD e ocupância, assim como entre LCBD com riqueza de nativas e exóticas utilizamos a função *betareg* do pacote *betareg* (Cribari-Neto & Zeileis, 2010). A beta regressão é mais apropriado para dados de beta diversidade cuja natureza dos dados varia dentro do intervalo entre 0-1 sem valores fixos de 0 e 1; e a heterocedasticidade dos modelos é relevada utilizando link de ligação *logit* (Cribari-Neto e Zeileis, 2010). Utilizamos link de ligação *logit* para SCBD e *cauchit* para LCBD (exceto Paleartico). A seleção de modelos com diferentes *links* se deu por meio da função *sapply* (pacote *base* no R Core Team).

Para todas os domínios exceto *Neotropic*, os valores de SCBD foram transformados para SCBD x 10, visto o alto número de valores próximos a 0. Essa transformação não foi adequada para Neotropico, pela sua desproporcional riqueza de espécies. Nesse caso, a distribuição de SCBD entre as espécies gerou uma quantidade exacerbada de números muito próximos a zero, impossibilitando análise por meio de beta regressão. Assim para esse reino, os valores de SCBD foram previamente transformados por uma função logística (abaixo) e a regressão se deu por meio de um modelo linear simples.

$$\log(\text{SCBD} / (1 - \text{SCBD}) + 0.01)$$

Além disso, para testar se há diferença entre grupos de nativas e exóticas quanto à distribuição de SCBD e ocorrência dentro de cada reino, realizamos um teste não-paramétrico Mann-Whitney (Wilcoxon *rank sum* ou U teste). Esse teste avalia a igualdade de medianas para grupos de tamanhos amostrais diferentes e independentes. Também testamos diferenças entre os valores de ocupância das espécies nativas e exóticas com maiores valores de SCBD, utilizando os primeiros 200 registros no banco de dados GBIF (Global Biodiversity Information Facility ) com o pacote *rgbif* (Chamberlain, 2017).

#### **2.4. Efeito das espécies exóticas na distribuição da diversidade beta**

Por fim, avaliamos o impacto de espécies exóticas na distribuição da diversidade beta entre bacias comparando a distribuição de LCBD com e sem a presença de não-nativas (Anexo 3 do Material Suplementar). Os gráficos foram gerados usando o pacote *ggplot2* (Wickham, 2016), utilizando as mesmas definições de bacias do banco de dados do Tedesco et al. (2017).

### **3. Resultados:**

#### **3.1. Contribuição das Espécies para a Diversidade beta - SCBD**

As espécies nativas apresentaram os maiores valores absolutos de SCBD em cada domínio, com única representação da exótica *Salmo trutta* (Linnaeus, 1758) no domínio Australasia (Tabela 1). Esse domínio apresentou a segunda maior proporção de exóticas (3.59%), inferior apenas de entre Nearctico (7.25%) e superior a Palearctico (2.50%).

As espécies mais representativas mostraram as mais diversas características entre si, entretanto, a maior parte delas realizam algum tipo de migração e toleraram ampla variação ambiental.

Tabela 1. Lista das espécies de peixes com maiores valores de SCBD em cada reino biogeográfico de água doce (exceto *Salmo trutta*†(Linnaeus, 1758), exótica na Australasia). As informações de habitat e posição vertical na coluna de água foram retiradas do banco de dados Fishbase e literatura especializada quando possível. Occ: Ocupância (Ocupância relativa%). Para Habitat: EU/Euryhalino refere-se a espécies capazes de ocupar ambientes de diferentes salinidades mas não para desova necessariamente; FRE/Freshwater refere-se a espécies que ocupam águas dulcícolas sem migrações; PO/Potamódromo: vivem em freshwater and make migratory in fresh water; CA/Catádomos: vivem em água doce e vão para estuário/oceno para desovar; ANA/Anádromos: sobem os rios vindo dos oceanos para desovar; AM/Anfidromos: migram da água doce para água salgada ou vice-versa em algum estágio do ciclo de vida, não necessariamente para desova. Para Posição Vertical na coluna d'água: DE/Demersal: vivem próximo ou no fundo do ambiente aquático; BP/Bento-pelágico: ocorrem na coluna de água ou no fundo do ambiente aquático; PN/Pelágico-nerfítico: ocorrem na coluna de água e na região próxima a costa. †Máximo de ocupância no reino.

Domínio	Espécie (Autor, ano)	SCBD	Ordem	Família	Occ	Habitat	Posição Vertical	Comportamento Migratório
Afrotropic	<i>Aphanius dispar</i> (Rüppell, 1829)	0.040	Cyprinodontiformes	Aphaniidae	21 (7,44%)	EU	DE	Não migratório
	<i>Garra barreimiae</i> (Fowler & Steinitz, 1956)	0.039	Cyprinodontiformes	Cyprinidae	16 (5,67%)	FRE	BP	Não migratório
Australasia	<i>Galaxias maculatus</i> (Jenyns, 1842)	0.029	Galaxiiformes	Galaxiidae	339‡ (46,7%)	CA	BP	Descem o rio para desovar no estuário
	<i>Anguilla australis</i> (Richardson, 1841)	0.024	Anguilliformes	Anguillidae	303‡ (41,7%)	CA	BP	Migram para o mar para desovar

<i>Leipottherapon unicolor</i> (Günther, 1859)	0.020	Centrarchiformes	Terapontidae	116 (16%)	PO	DE	Migram dentro de corpos de água doce	
	0.020	Salmoniformes	Salmonidae	207 (28,5%)	ANA	PN	Sobem os rios para desovar	
	0.018	Atheriniformes	Melanotaeniidae	138 (19,03%)	FRE	BP	Não migratório	
	0.018	Galaxiiformes	Galaxiidae	195 (26,8%)	AM	BP	Não migratórios. Vivem em riachos, mas larvas podem ocasionalmente ser encontradas em águas marinhas	
	0.014	Cypriniformes	Cyprinidae	92 (27,05%)	FRE	BP	Não migratório	
	0.011	Anabantiformes	Channidae	187 (55%)	PO	BP	Não migratório	
	0.013	Cyprinodontiformes	Anablepidae	50 (11,7%)	FRE	BP	Não migratório	
	0.011	Siluriformes	Heptapteridae	187‡ (43,8%)	FRE	BP	Não migratório	
	<i>Barbodes binotatus</i> (Valenciennes, 1842)	0.011	Anabantiformes	Channidae	187 (55%)	PO	BP	Não migratório
<i>Channa gachua</i> (Hamilton, 1822)	0.011	Anabantiformes	Channidae	187 (55%)	PO	BP	Não migratório	
<i>Jenynsia multidentata</i> (Jenyns, 1842)	0.013	Cyprinodontiformes	Anablepidae	50 (11,7%)	FRE	BP	Não migratório	
<i>Rhamdia quelen</i> (Quoy&Gaimard,	0.011	Siluriformes	Heptapteridae	187‡ (43,8%)	FRE	BP	Não migratório	

1824)												
<i>Dajaus monticola</i> (Bancroft, 1834)	0.011	Mugiliformes	Mugilidae	92 (21,5%)	AM	PN	Juvenis desenvolvem-se em ambiente marinhos antes de retornar para rios					
<i>Poecilia reticulata</i> (Peters, 1859)	0.010	Cyprinodontiformes	Poeciliidae	91 (21,3%)	CA	BP	Não migratório					
<i>Hoplias malabaricus</i> (Bloch, 1794)	0.010	Characiformes	Erythrinidae	150 (35,2%)	CA	BP	Não migratório					
<i>Salvelinus alpinus</i> (Linnaeus, 1758)	0.025	Salmoniformes	Salmonidae	61 (20,6%)	ANA	PN	Migração parcial é comum, mas o grau de anadromia varia entre populações					
<i>Oncorhynchus mykiss</i> (Walbaum, 1792)	0.020	Salmoniformes	Salmonidae	133‡ (44,9%)	ANA	BP	Habitam principalmente água doce, mas há estoques de anádromos					
<i>Gasterosteus aculeatus</i> (Linnaeus, 1758)	0.019	Perciformes	Gasterosteida e	122‡ (41,2%)	ANA	BP	Anadromia varia entre populações					
<i>Pungitius pungitius</i> (Linnaeus, 1758)	0.018	Perciformes	Gasterosteida e	70 (23,6%)	ANA	BP	Populações marinhas vivem próximo da costa e sobem os rios para desovar					
<i>Nearctic</i>												

	<i>Salvelinus fontinalis</i> (Mitchill, 1814)	0.016	Salmoniformes	Salmonidae	111 (37,5%)	ANA	BP	Anadromia varia entre populações
	<i>Salmo trutta</i> (Linnaeus, 1758)	0.022	Salmoniformes	Salmonidae	332‡ (32,19%)	ANA	PN	Migram para rios e córregos para desovar
	<i>Esox lucius</i> (Linnaeus, 1758)	0.021	Esociformes	Esocidae	319‡ (30,8%)	FRE	P	Não migram em geral, mas alguns podem percorrer grandes distâncias
<i>Palaearctic</i>	<i>Rutilus rutilus</i> (Linnaeus, 1758)	0.020	Cypriniformes	Leuciscidae	278 (26,9%)	PO	BP	Curtas migrações para desova
	<i>Leucaspis delineatus</i> (Heckel, 1843)	0.018	Cypriniformes	Leuciscidae	144 (13,9%)	FRE	P	Não migratório
	<i>Salvelinus alpinus</i> (Linnaeus, 1758)	0.017	Salmoniformes	Salmonidae	109 (10,5%)	ANA	PN	Migração parcial é comum, mas o grau de anadromia varia entre populações

A distribuição das espécies com maiores valores de SCBD variaram entre domínios. No domínio Afrotropico, as espécies *Aphanius dispar* (Rüppell, 1829) e *Garra barreimiae* (Fowler & Steinitz, 1956) destacando-se como *outliers*, cobriram apenas 9% do território no domínio. Na Australasia as duas mais representativas em SCBD foram aquelas mais distribuídas, ocupando quase metade do território (Figura 2). Em outros domínios, como Indo-Malay, as espécies com maiores valores de SCBD diferem muito entre suas distribuições relativas, *Barbodes binotatus* (Valenciennes, 1842) ocupando 27% do território e *Channa gachua* (Hamilton, 1822) ocupando 55% do território (Tabela 1 e Figura 2). Algumas das espécies com maiores valores de SCBD possuem a maior ocupância no Neotropico, como *Rhamdia quelen* (Quoy&Gaimard, 1824) e *Hoplias malabaricus* (Bloch, 1794), no entanto, é a espécie *Jenynsia multidentata* (Jenyns, 1842) menos distribuída, que possui maior valor absoluto de SCBD. A relação entre SCBD foi positiva com a ocupância nas bacias ( $P < 0.000$ ) e com altos valores de  $R_{adj}^2$  (34% a 77%) como preditora para ambos os grupos (nativas e exóticas) em todos os domínios (Figura 1).

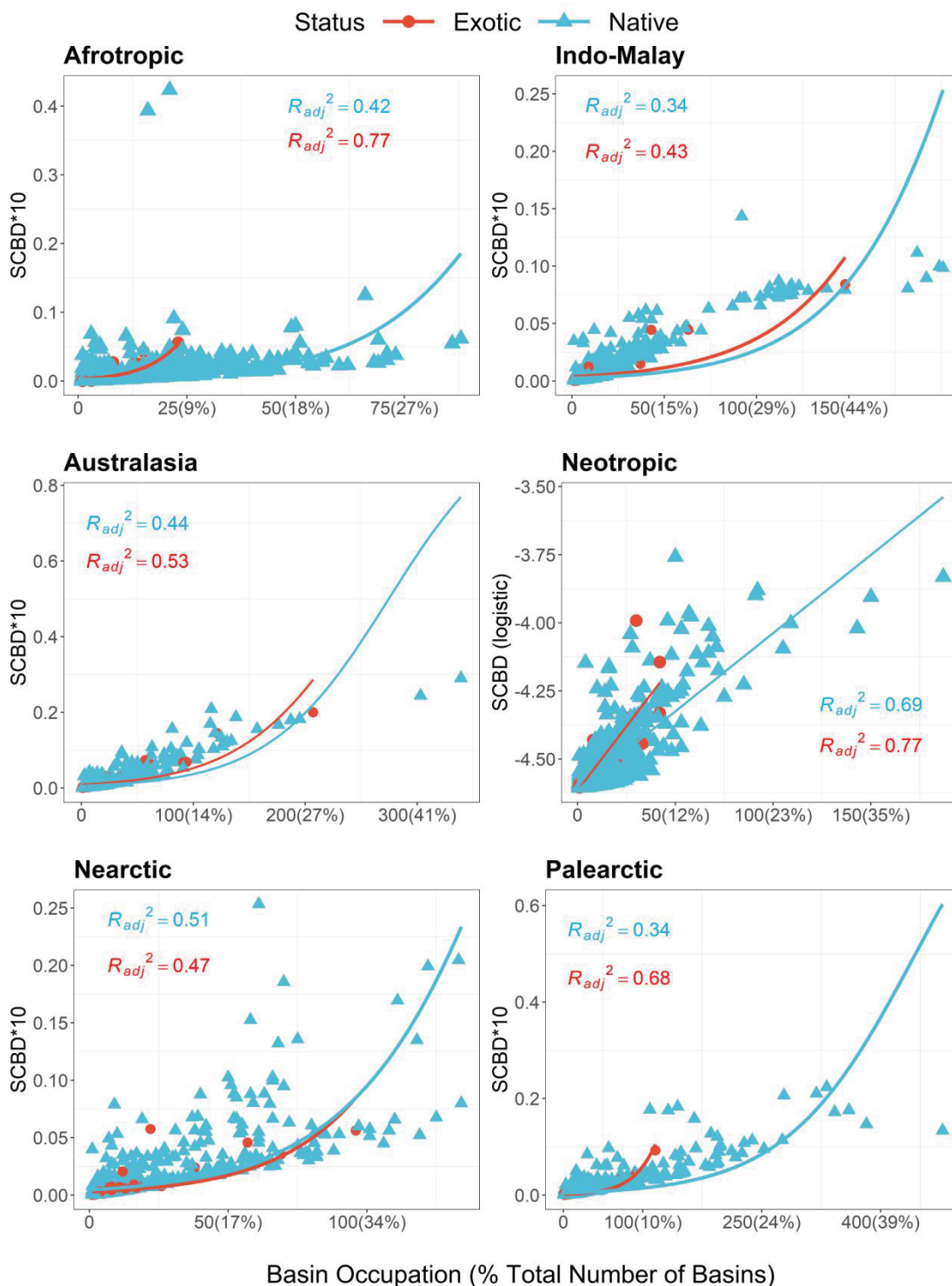


Figura 1. Beta regressão entre SCBD e ocupância (*Basin Occupation*) da ictiofauna de ambientes aquáticos continentais em cada domínio biogeográfico (ver Tedesco et al., 2017). Valores de SCBD foram transformados ( $\times 10$ ) para análise com beta regressão. Apenas para *Neotropic*, a regressão refere-se a modelo linear e SCBD foi transformado com função logística (ver secção Métodos para explicação detalhada). Eixo x representa o número absoluto de bacias ocupadas e entre parênteses o valor relativo em relação ao número total de bacias dentro do domínio. Todas as relações, nativas (azul) e exóticas (vermelho) em todos os domínios, foram positivas e significativas ( $p < 0.000^{***}$ ).

A distribuição dos valores de SCBD entre os grupos de nativas e exóticas diferiram, exceto para *Nearctic* e *Palaearctic* (Figura 2, resultados estatísticos completos em Anexo). *Neotropic* mostrou uma diferença mais clara na separação entre nativas e exóticas quanto ao SCBD e ocupância, com medianas menores para nativas. A ocupância das espécies também diferiu entre grupos, exceto para *Indo-Malay*, *Nearctic* e *Palaearctic* (Figura 2, resultados estatísticos completos em Anexo). Observamos que a maioria das espécies nativas possuem distribuições mais restritas, elas ocupam poucas ou uma única bacia, enquanto que uma minoria das espécies é amplamente distribuída. A maioria das exóticas distribuem-se por muitas bacias, mas não chegam a ocupar metade do domínio e estão restritas a uma região.

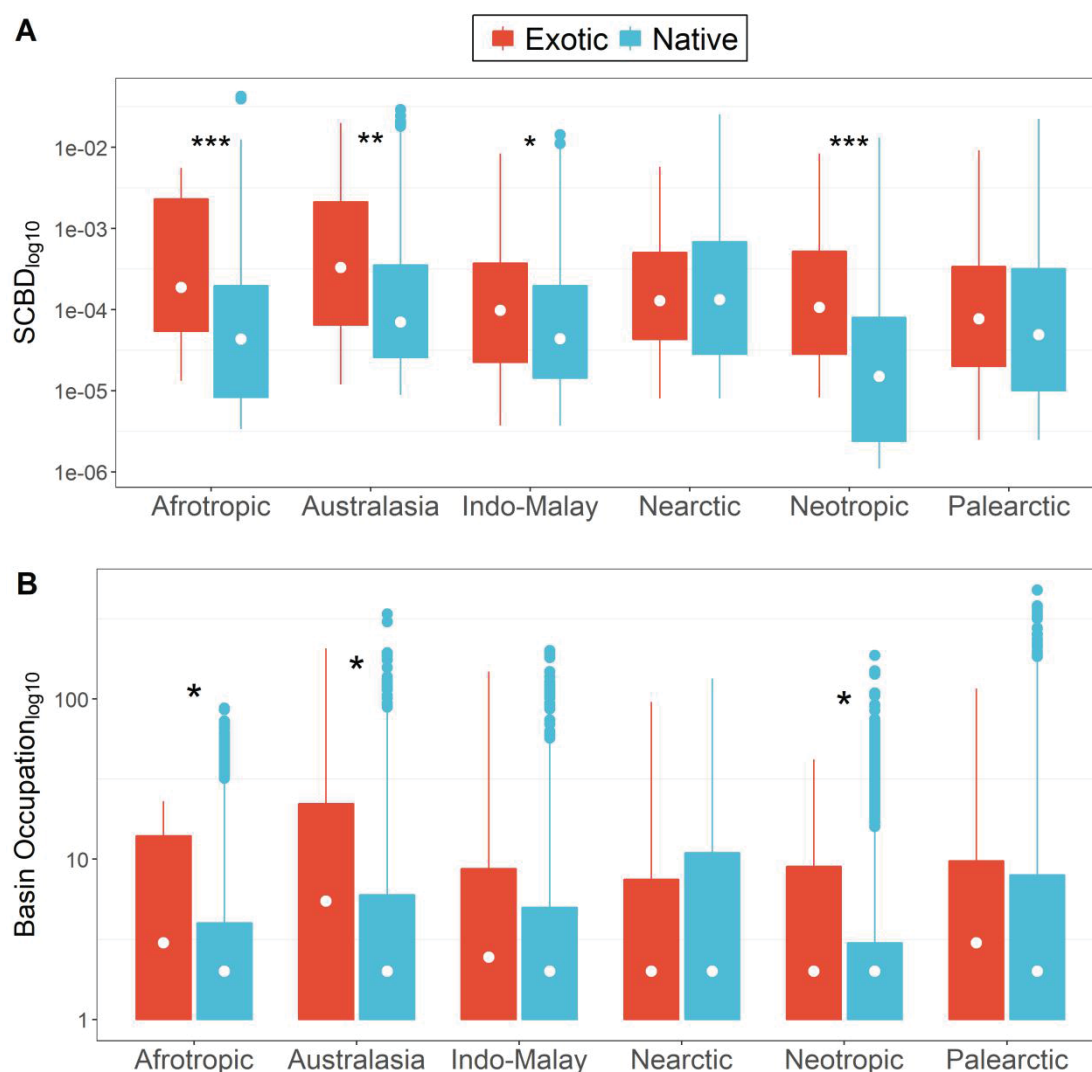


Figura 2. Distribuição de SCBD (A) e Ocupância (B) entre os grupos de espécies nativas (Native/Nativo em azul) e exóticas (Exotic/Exótica em vermelho) nos domínios biogeográficos de

ecossistemas aquáticos continentais. SCBD e Ocupância foram padronizados com log10 para comparações. O ponto branco em cada boxplot representa a mediana de SCBD e Ocupância (distribuição) de cada grupo (Nativa e Exótica) nos domínios biogeográficos de ecossistemas aquáticos continentais. As diferenças entre grupos foram analisadas por meio de teste não paramétrico Mann-Whitney (veja resultados completos em Anexos), e resultados significativos são indicados com asteriscos ( $***p < 0.001$ ;  $**p < 0.01$ ;  $*p < 0.05$ ).

### **3.2. Contribuição dos Locais (bacias hidrográficas) para Diversidade Beta - LCBD**

As bacias hidrográficas com os maiores valores de LCBD em geral possuem menor riqueza de espécies (Figura 3) e alta ocorrência de espécies endêmicas e raras (Tabela 2 em Anexos). Por exemplo, no *Afrotropic* as duas bacias com maiores valores de LCBD (*Danakil depression* e *Faruhy Tsimanampetsotsa*) possuem apenas duas e uma espécies, respectivamente, e todas restritas a ecossistemas aquáticos isolados. Em outros domínios, as bacias com altos valores de LCBD apresentaram riquezas maiores, mas ainda com composição de espécies mais restritas quanto à distribuição geográfica. Essas espécies restritas mostraram ser capazes de ocupar ambientes com grande variação ambiental e muitas são classificadas como vulneráveis (VU) ou em perigo (EN) (Informações completas na Tabela 2 em Anexos). De forma interessante, as bacias com as maiores riquezas também se mostraram com contribuições acima da média geral para a diversidade beta (Figura 3).

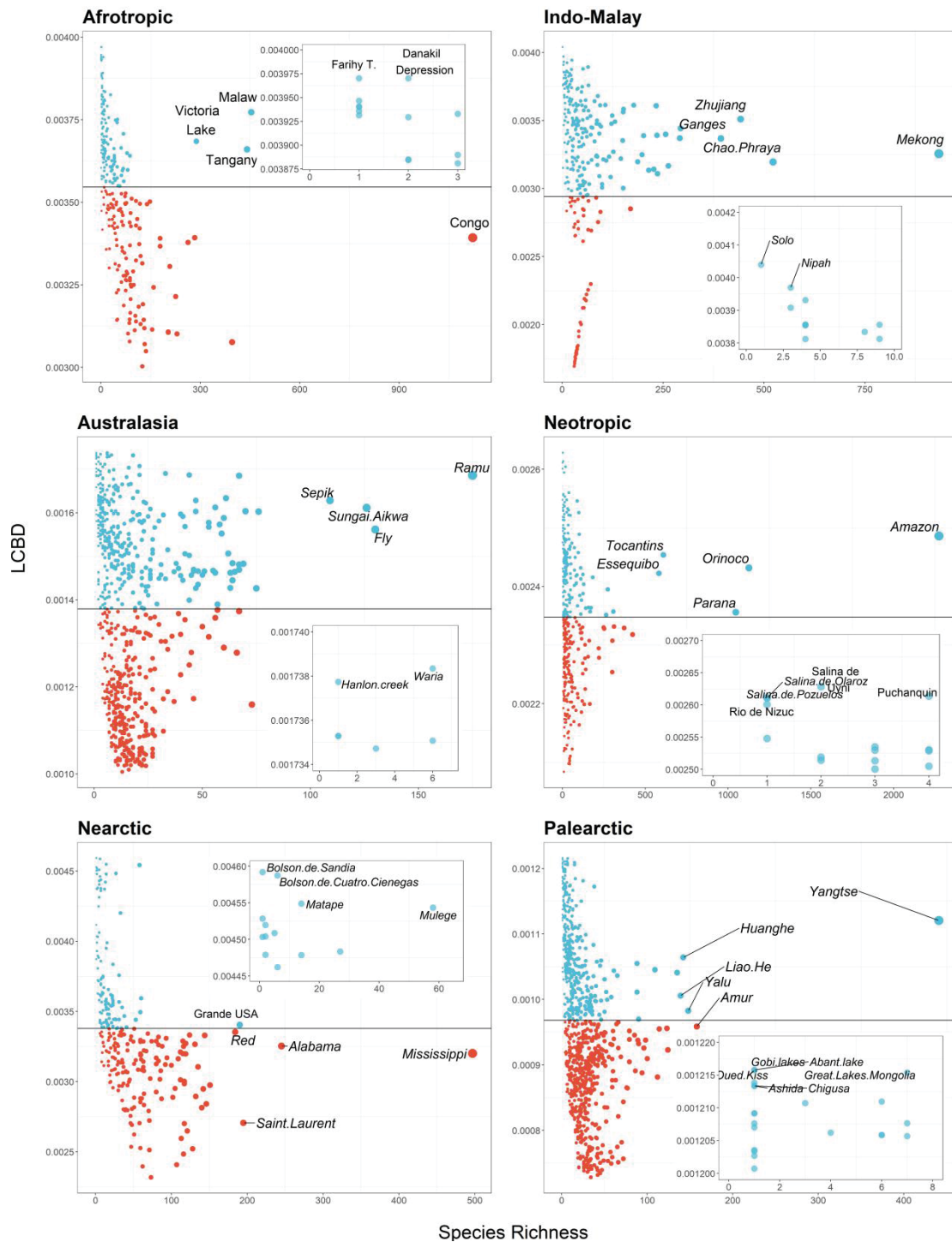
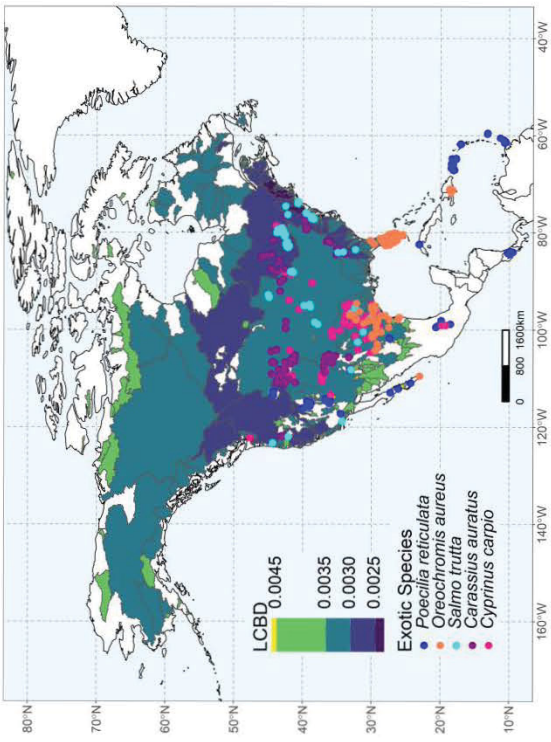
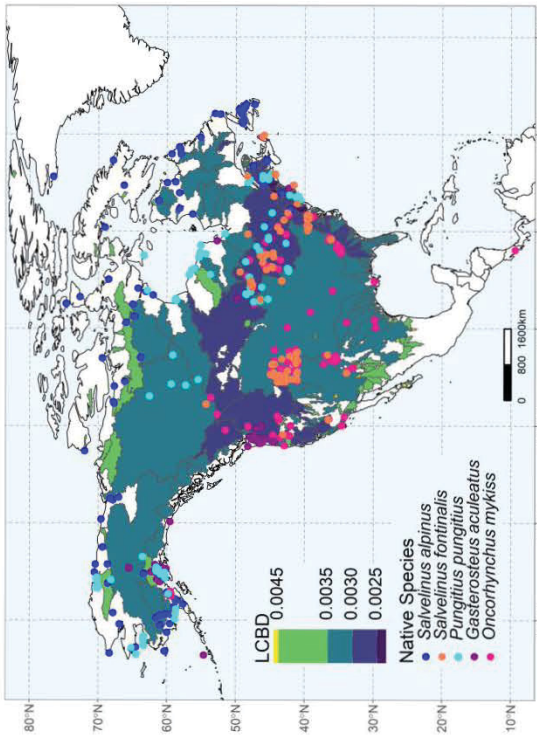
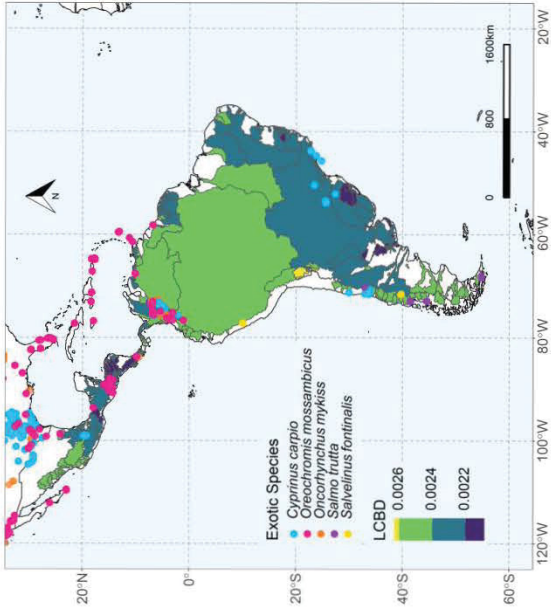
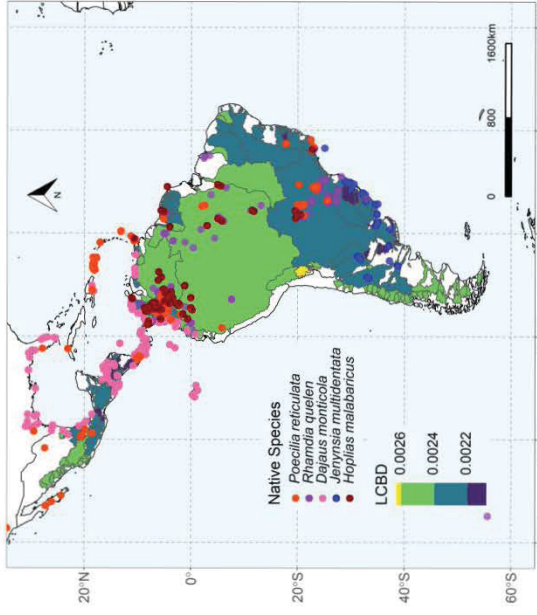
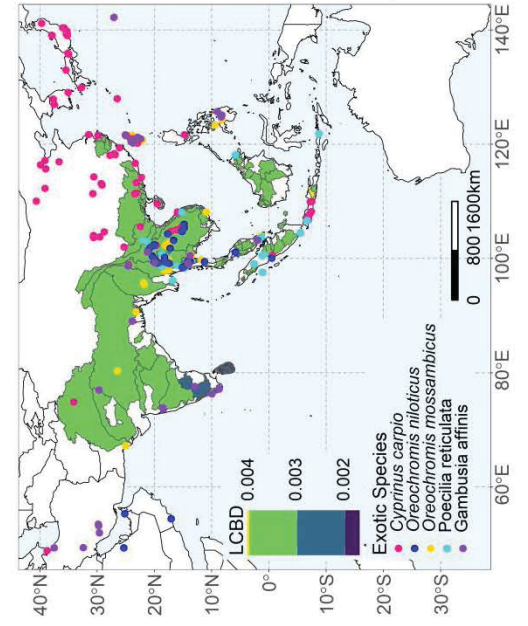
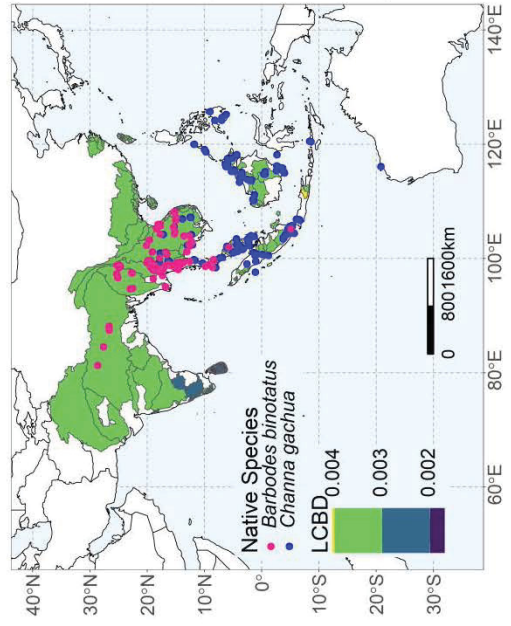
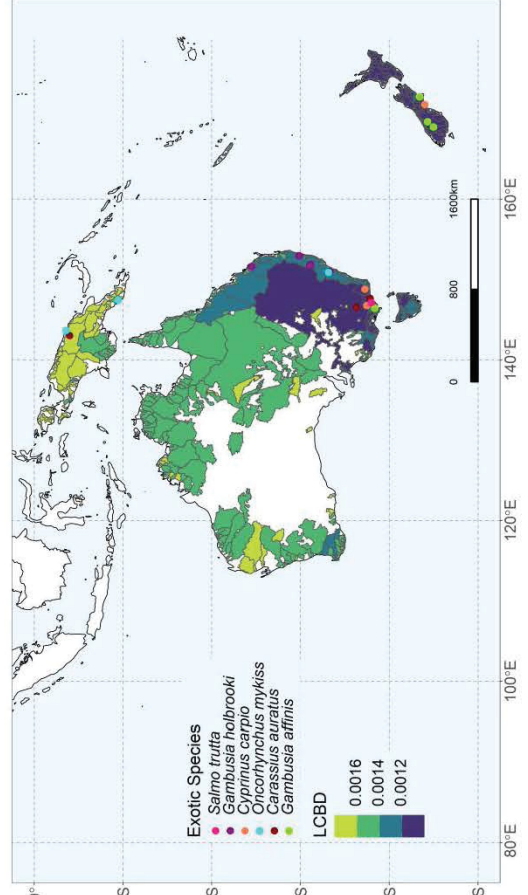
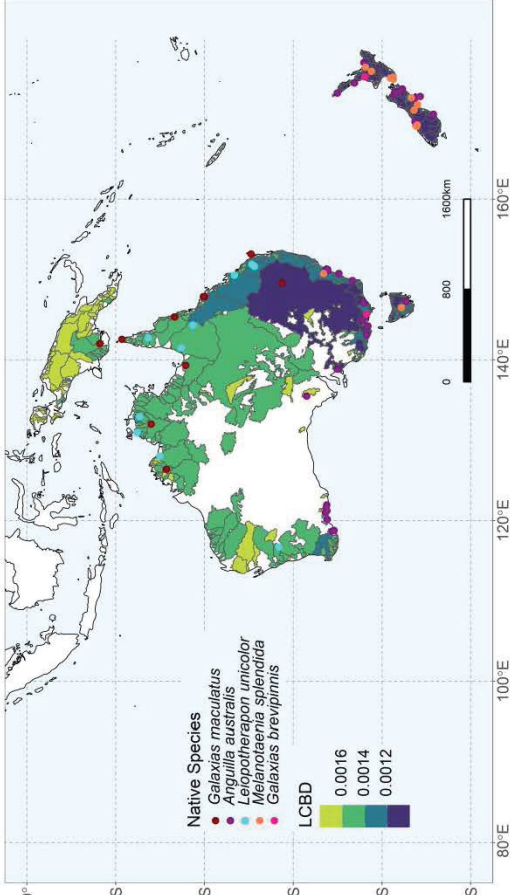


Figura 3. Relação entre LCBD e riqueza da ictiofauna (*Species Richness* - eixo x) nas bacias hidrográficas em cada domínio biogeográfico de água doce. Os pontos em azul representam as bacias com valores de LCBD acima da média (marcada com linha preta horizontal). Em destaque nos quadros internos estão as bacias com maiores valores de LCBD e baixa riqueza de espécies. Também estão nomeadas as bacias com grande riqueza acima da média geral (e abaixo para *Nearctic.*, *Afrotropic* e *Palearctic*). O tamanho dos pontos refere-se a riqueza de espécies. O eixo y representa os valores de LCBD (contribuição local para diversidade beta) tanto nos gráficos maiores quanto nos menores em destaque. O eixo x representa a riqueza de espécies para os gráficos maiores e os menores em destaque.

Quando observamos a distribuição de beta diversidade entre bacias e a localização das espécies com maiores valores de SCBD, identificamos que as mesmas não ocuparam as bacias hidrográficas com maiores valores de LCBD, sejam nativas ou exóticas (Figura 4). Avaliando apenas o efeito da invasão biológica na distribuição de LCBD entre bacias hidrográficas, observamos que a presença de exóticas alterou a distribuição de LCBD em todos os domínios biogeográficos (Figura 5). Os domínios *Nearctic* e *Palaearctic*, com maiores riquezas proporcionais de exóticas, mostraram diferenças mais claras principalmente em locais de maior isolamento geográfico. A mudança com a retirada das exóticas representou perda de beta diversidade em algumas bacias e ganho em outras, mas em macro escala, destaca-se a perda de dissimilaridade em geral. A relação de LCBD com riqueza de nativas e exóticas mostrou-se significativa, exceto para *Neotropic* e exóticas do *Afrotropic* (Tabela 2), com  $R^2$  baixo para todos os reinos. A relação foi negativa para a maioria, exceto para nativas do *Indo-Malay* e *Australasia*.





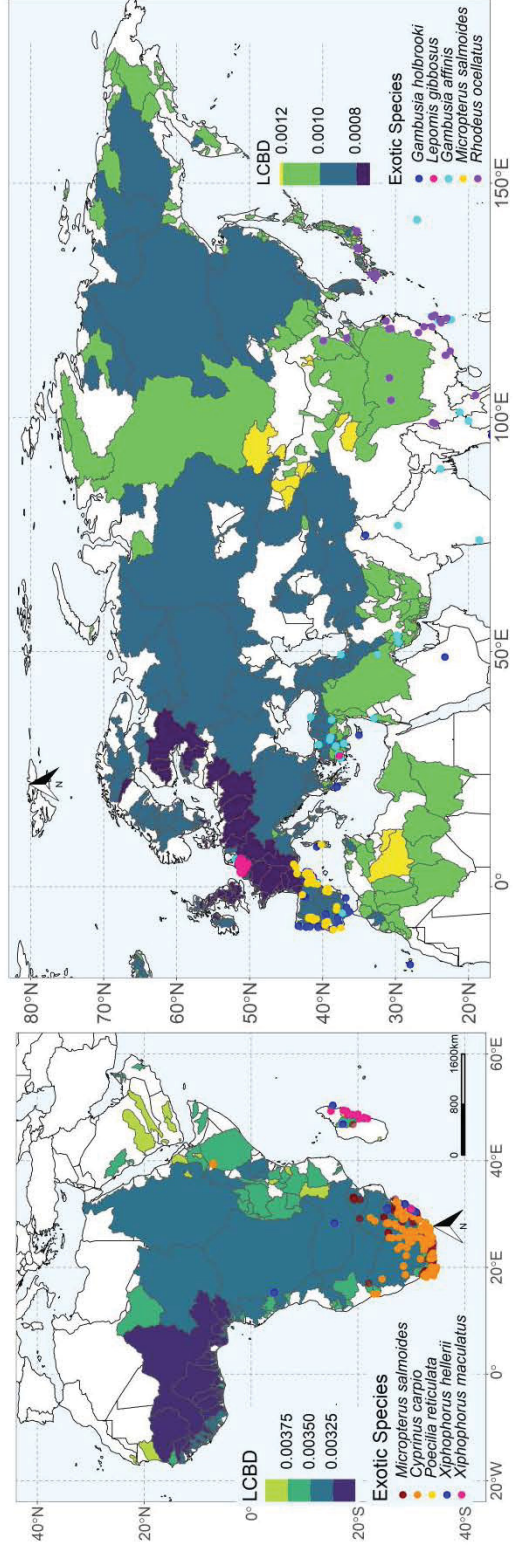
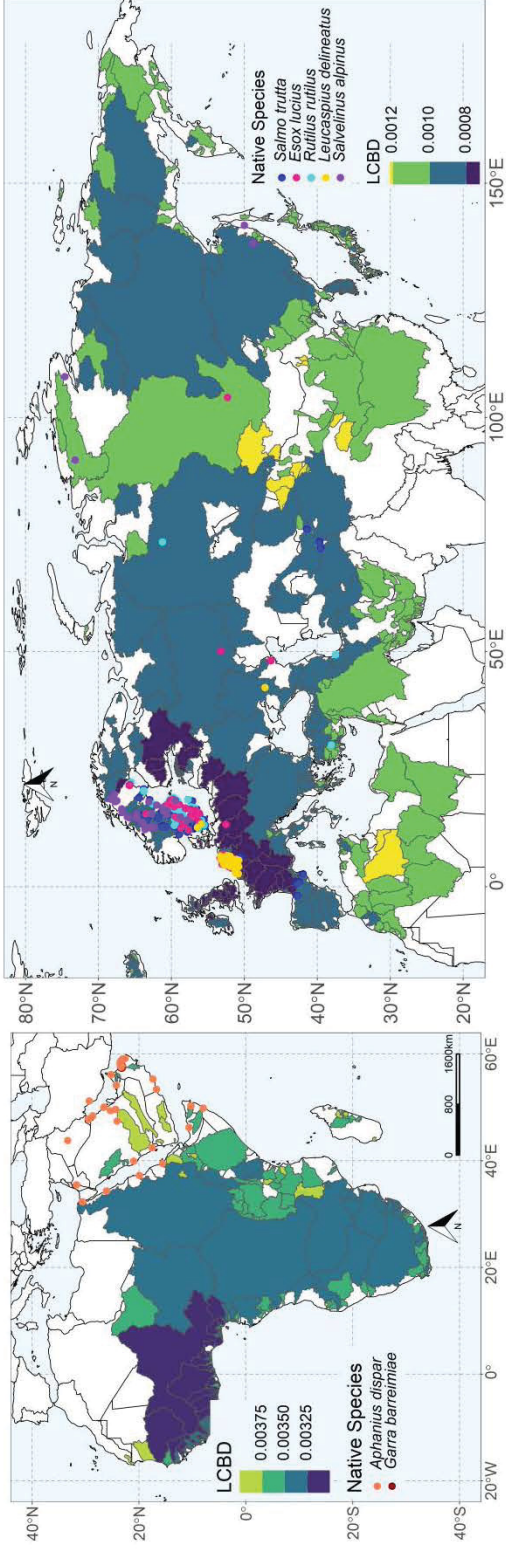
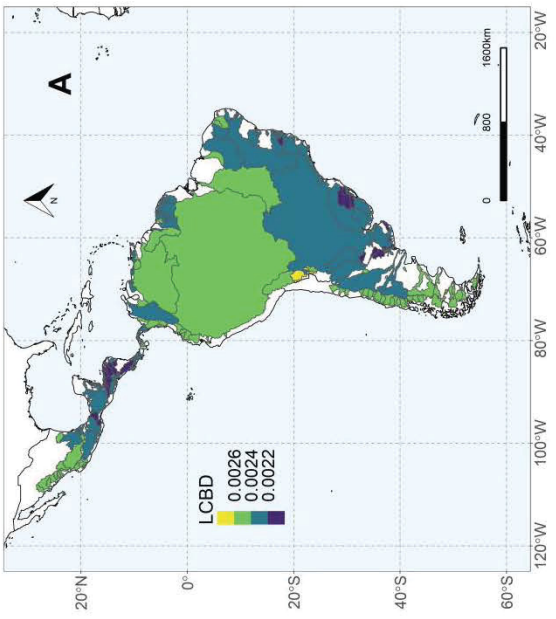
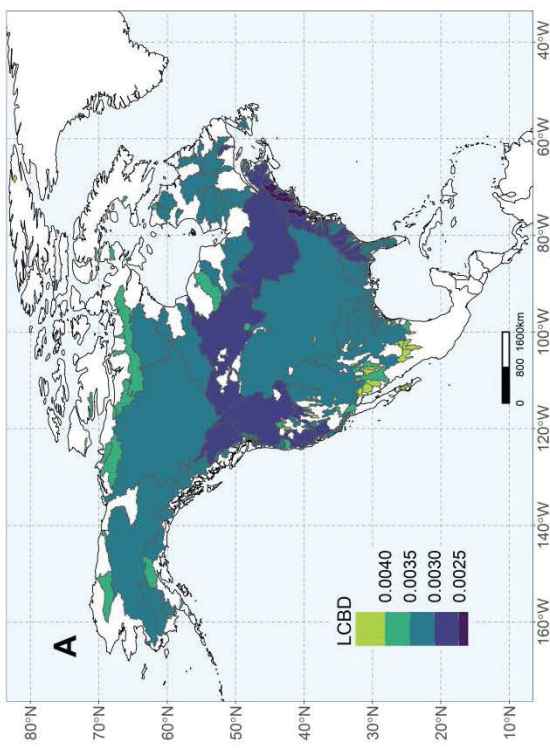
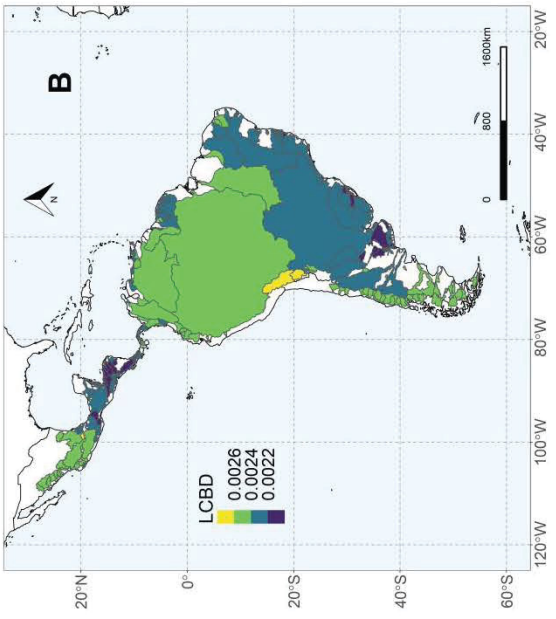
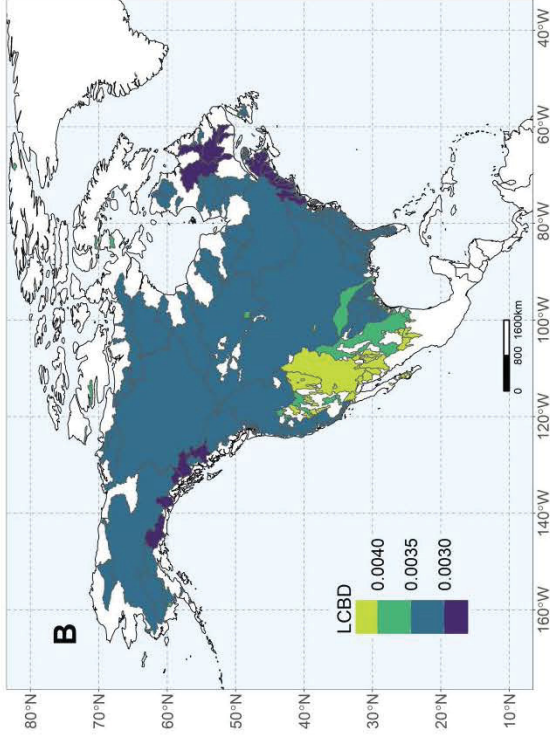
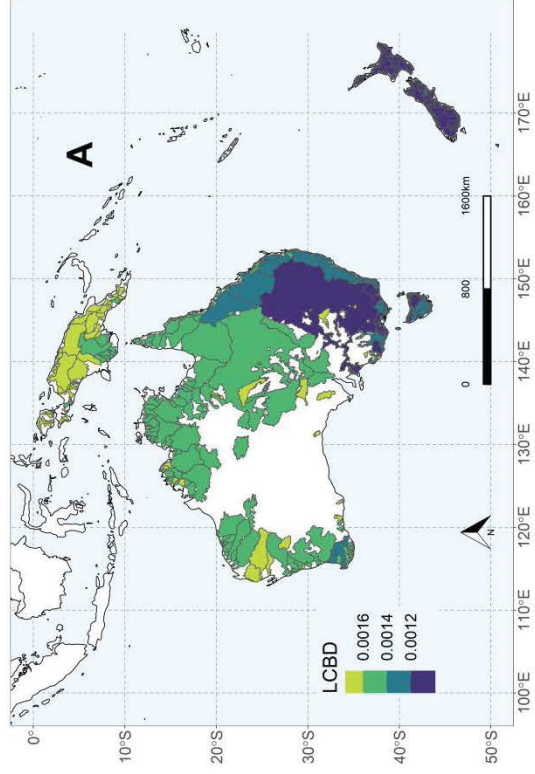
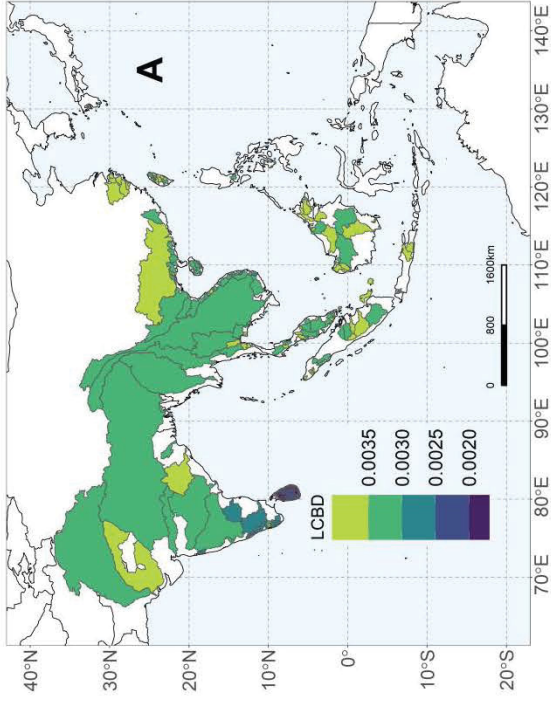
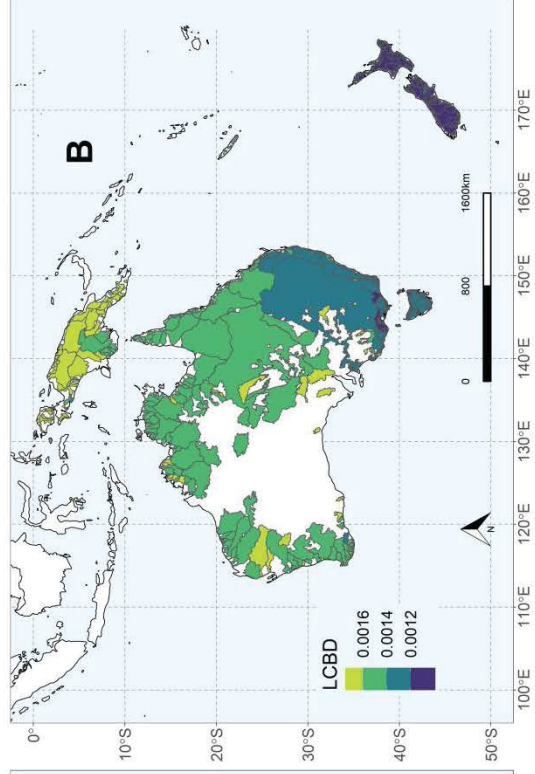
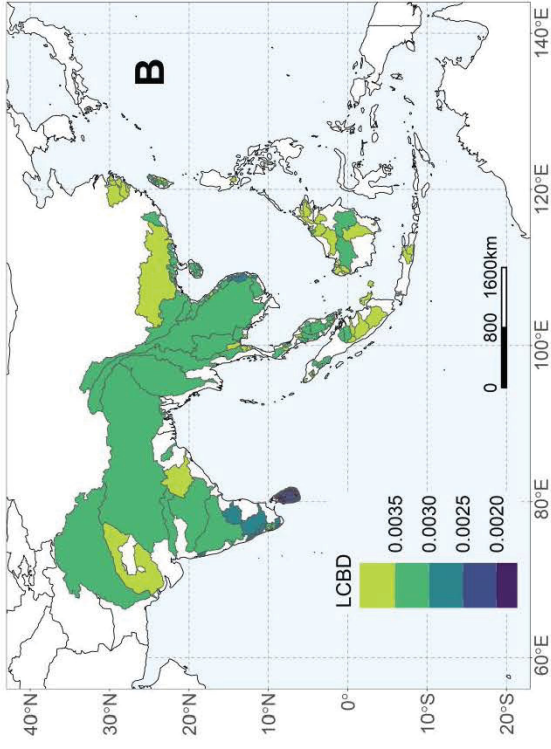


Figura 4. Distribuição espécies nativas e exóticas da ictiofauna com maiores valores de SCBD nos domínios biogeográficos de águas continentais. As bacias hidrográficas estão coloridas de acordo com os intervalos de LCBBD para cada domínio. Os pontos correspondem as 200 primeiras ocorrências das espécies de acordo com GBIF. Pontos na legenda de LCBBD foram usados como separadores decimais para submissão em inglês.





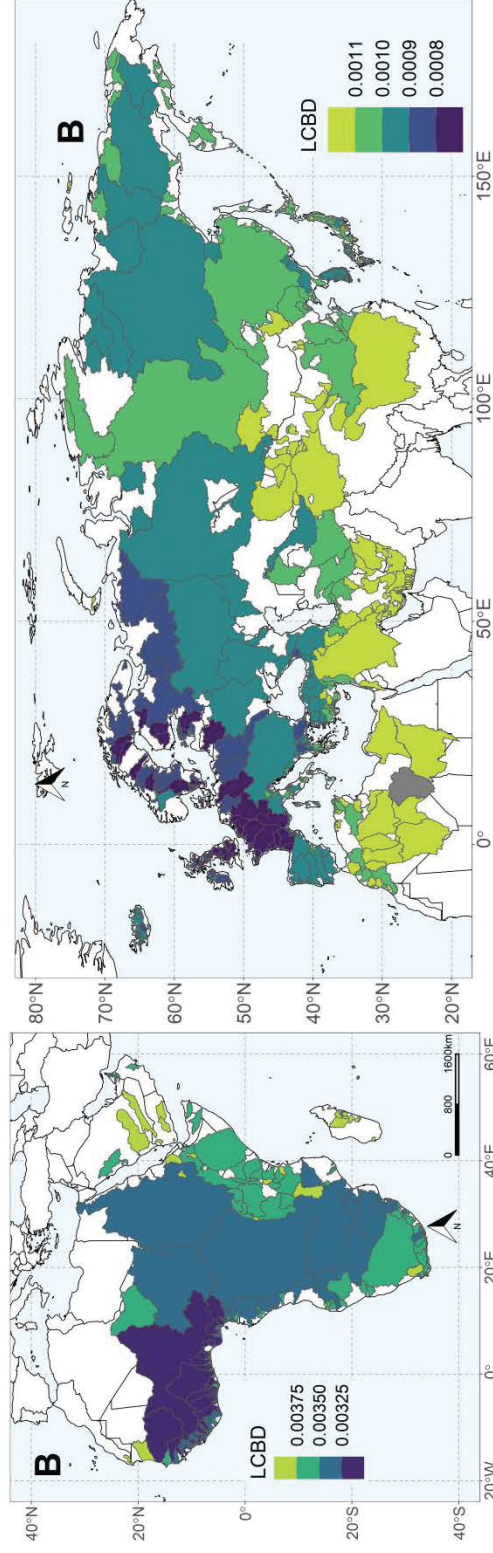
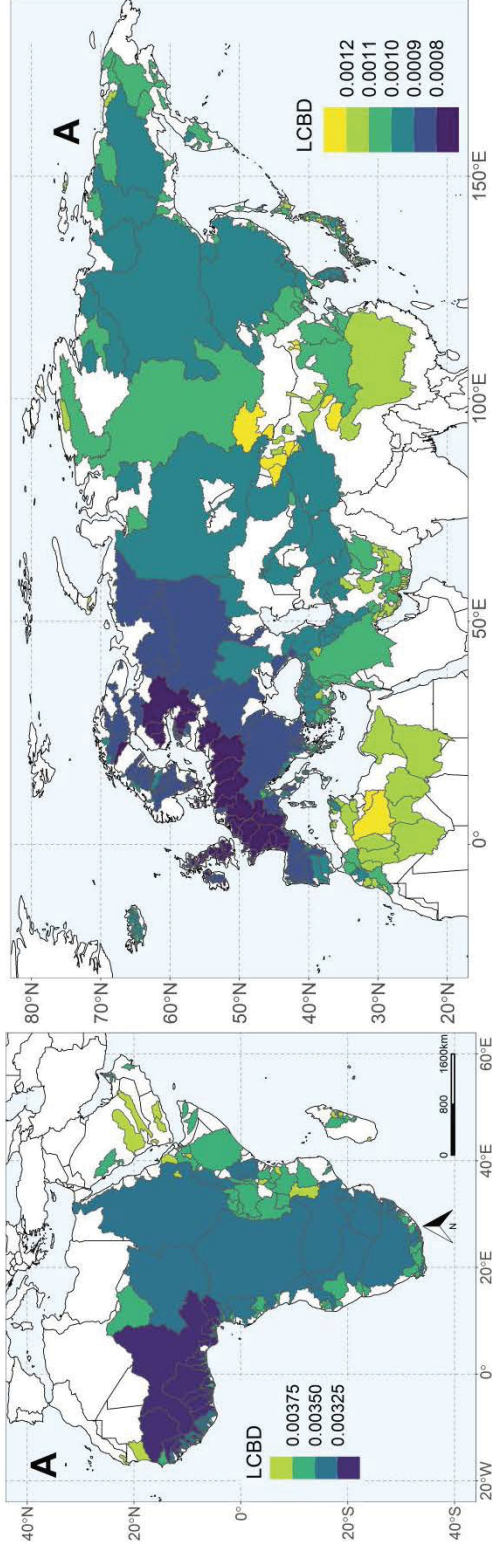


Figure 5. Distribuição de LCBD nas bacias hidrográficas nos domínios biogeográficos de águas continentais. Distribuição de LCBD com presença de exóticas (A) e Distribuição de LCBD sem presença de exóticas (B). Pontos na legenda de LCBD foram usados como separadores decimais para submissão em inglês.

Tabela 2. Beta regressão entre LCBd e riqueza de espécies nos domínios biogeográficos de água doce. LCBd representa a especificidade da composição de espécies de cada bacia no domínio. \*\*\* $p < 0.001$ ; \*\* $p < 0.01$ ; \* $p < 0.05$ .

Domínio	Status	Coefficiente	Erro Padrão	z	p	Pseudo-R <sup>2</sup> do Modelo
<i>Afrotropic</i>	(Intercept)	-87,954	0,357	-245,993	0,000***	
	Riqueza de Exóticas	-0,006	0,122	-0,053	0,958	
	Riqueza de Nativas	-0,036	0,004	-8,639	0,000***	0,16
<i>Australasia</i>	(Intercept)	-222,87	1,678	-132,75	0,000***	
	Riqueza de Exóticas	-9,58	0,746	-12,84	0,000***	
	Riqueza de Nativas	0,269	0,0719	3,745	0,000***	0,19
<i>Indo-Malay</i>	(Intercept)	-107,89	1,931	-55,85	0,000***	
	Riqueza de Exóticas	-3,62	0,724	-5,001	0,000***	
	Riqueza de Nativas	0,131	0,023	5,57	0,000***	0,04
<i>Neotropic</i>	(Intercept)	-1.356e+02	3.460e-01	-391,892	0,000***	
	Riqueza de Exóticas	-9.444e-02	1.034e-01	-0,913	0,361	
	Riqueza de Nativas	1.929e-03	2.167e-03	0,890	0,373	0,002
<i>Nearctic</i>	(Intercept)	-87,560	0,804	-108,71	0,000***	
	Riqueza de Exóticas	-0,4322	0,059	-7,284	0,000***	
	Riqueza de Nativas	-0,112	0,020	-5,367	0,000***	0,28
<i>Palaearctic</i>	(Intercept)	-6,896	0,004	-1469,0	0,000***	0,16

	Riqueza de Exóticas	-0,0091	0,0008	-10,74	0,000***
	Riqueza de Nativas	-0,0010	0,00017	-5,938	0,000***

#### 4. Discussão

Nesse estudo, padrões interessantes para conservação em macro escala puderam ser interpretados avaliando a diversidade beta da ictiofauna de ambientes aquáticos continentais. Assim como pressupomos, características relacionadas à dispersão e tolerância ambiental parecem estar ligadas a maior contribuição relativa das espécies para a variação total da diversidade beta nos domínios biogeográficos. Entre os grupos de espécie nativa e exótica, as espécies invasoras são as que possuem maior variação nos domínios e mais contribuem (em mediana) para diversidade beta da ictiofauna. Mas ao contrário do que esperávamos, a relação SCBD com ocupância foi positiva tanto para nativas quanto exóticas, e sem uma relação clara com valores intermediários. As bacias que mais contribuem para a variação total são aquelas com composição de espécies raras e endêmicas: em geral, endorrêicas e isoladas geograficamente. Essas são regiões que merecem atenção para preservação da diversidade de peixes de água doce nos domínios biogeográficos. Ademais, algumas das bacias mais ricas em espécies ainda podem ter resultados positivos com manejo de conservação visando principalmente o controle de espécies exóticas. De fato, é nítido claro o efeito das espécies exóticas na redução da diversidade beta nos ecossistemas de água doce em macro escala.

Em geral, foram espécies nativas possuíram os maiores valores absolutos de SCBD. Como o número de espécies nativas ainda é muito maior que invasoras para todos os domínios, e portanto, é esperado que as espécies que mais contribuem para indicadores gerais de diversidade beta sejam as nativas. Apesar disso, em mediana, o papel da invasoras se destaca. A contribuição relativa para a diversidade beta depende mais da ictiofauna do domínio que espécies cosmopolitas (i.e. que ocorrem em mais de um domínio biogeográfico) ocorrem, mais do que da identidade taxonômica. Por exemplo *Salvelinus alpinus* (Linnaeus, 1758) é a espécie mais importante no *Nearctic* e a quarta mais importante no *Palaearctic*. Considerando características das nativas, aquelas em *Palaearctic*, *Nearctic* e *Australasia* foram as mais distribuídas no domínio. Em geral, as espécies da ictiofauna nessas regiões possuem maiores tamanhos de corpo em média, e traços ligados a altas capacidades de dispersão (Dias et al., 2014). As espécies também convergiram no comportamento migratório; tanto nativas quanto exóticas apresentaram aspectos generalistas e *eurytopicos* (ocorrem em mais que um tipo de habitat) (Fishbase, 2021; Global Invasive Species Database, 2021). De fato, capacidade de dispersão, traços ecológicos

migratórios e generalistas podem influenciar sua distribuição geográfica e assim seus valores de SCBD (Hellmann et al., 2008).

Porém, as características importantes para diversidade beta da ictiofauna de água doce também dependem também do domínio avaliado e das ecorregiões dentro dos domínios biogeográficos. Para o *Afrotropic*, as espécies nativas com maiores valores de SCBD foram não migratórias, pequenas em tamanho corporal, ocorrendo em ambientes isolados e restritas a Península Arábica ocupando apenas 9% do território. Considerando estritamente espécies de peixes de água doce (Leroy et al., 2019), essa região é uma área de transição ancestral entre *Palaearctic* e *Afrotropic*, assim, as espécies que só ocorrem em áreas de transição terão maior variação. Para o *Indo-Malay* as espécies são amplamente distribuídas e pertencem a um complexo de espécies, com informações ainda incompletas sobre suas definições (Jeiranaiprepame, 2017; Ng et al., 2021). De qualquer forma, nossos resultados indicam que avaliar características ecológicas relacionadas à variação espacial pode trazer elucidacões interessantes sobre a contribuição relativa das características funcionais para diversidade beta de peixes, considerando a escala espacial e as relações evolutivas.

A ocupância das espécies nas bacias (um indicador da distribuição) explica de forma razoável os valores de SCBD em macro escala. Ela variou entre as espécies mais importantes em SCBD entre e dentro dos domínios biogeográficos. Porém, em geral as relações foram positivas e significantivas, tanto para nativas e exóticas. Em ampla escala, a curva de relação SCBD e ocupância mostrou-se assimétrica com aparente concentração a direita, o que difere de outros trabalhos em menor escala onde baixos valores de SCBD são esperados para as espécies com pouca e muita ocupância em uma relação unimodal (Legendre e De Cáceres 2013; Silva et al., 2018; Gavioli et al., 2018; Heino & Grönroos, 2017; Pozzobom et al., 2020). Nessa escala, a maioria das nativas não variam dentro do domínio (por serem muito restritas/endêmicas) e provavelmente compartilham processos históricos e ecológicos em comum (Tedesco et al., 2012; Carvajal-Quintero et al., 2019). Dessa forma, as espécies que possuem maior variação são, em geral, as poucas nativas que tem maiores distribuições. Leprieur et al. (2009), avaliando a ictiofauna na Europa, encontrou padrões de aninhamento para nativas, com fatores geográficos e ambientais importantes na seleção de espécies. Para *Neotropic*, a maioria das espécies nativas ocupam uma única ecoregião ou bacia hidrográfica e 90% ocupam apenas cinco ou

poucas bacias (Albert et al., 2020), característica que pode ser visualizado na grande diferença entre SCBD e ocupância de nativas e exóticas.

Por outro lado, as espécies exóticas apresentam as medianas dos valores de SCDB significativamente maiores em quase todos os domínios, indicando como espécies exóticas impactam a diversidade beta em ambientes invadidos. No domínio Australasia, segundo em proporção de exóticas, *Salmo trutta* (Linnaeus, 1758) está entre as espécies com maiores contribuições para dissimilaridade. O fato de exóticas possuírem em geral maiores valores de SCBD (exceto no *Nearctic* e *Palaearctic*) pode ser reflexo da sua distribuição entre bacias hidrográficas dentro dos domínios. Exóticas ocupam mais bacias (em mediana) restritas a uma região dentro do domínio (coerente com a maior inclinação das curvas na Figura 2), gerando alta variação do grupo e assim maior contribuição relativa de SCBD. Para Europa, já foi sugerido que espécies exóticas mostraram um padrão espacial aninhado não aleatório resultado de introduções mediadas por humanos, na qual barreiras geográficas não foram muito importantes para variação na composição (Leprieur et al., 2009). Na Península Ibérica, Clavero & García-Berthou (2006) mostram que espécies introduzidas expandem de forma não aleatória, ocupando bacias próximas e gerando uma distribuição espacialmente centrada. Nos Estados Unidos, espécies exóticas exibiram maior dominância e variação espacial na distribuição do que nativas (Guo et al., 2014). Ainda são poucos os trabalhos que avaliam a distribuição espacial entre nativas e exóticas em maiores escalas, apesar do potencial para a planos globais de conservação da diversidade nos ecossistemas aquáticos.

Apesar desse padrão aninhado esclarecido nos domínios *Nearctic* e *Palaearctic*, não houve diferença entre SCBD de exóticas e nativas. O histórico de invasão nesses domínios são os maiores e mais antigos (Toussaint et al., 2016) e a igualdade nas medianas de SCDB pode indicar que exóticas são estão tão distribuídas quanto nativas em menor e maior escala. Nos Estados Unidos, Guo et al. (2014) não encontrou uma relação negativa esperada em menor escala entre exóticas e nativas, o que pode ocorrer devido a forte competição ou saturação de espécies nesse nível, e sugere que em menor escala a riqueza de exóticas seja semelhante a nativas. De fato, isso pode se relacionar com processos de transição entre diferenciação e homogeneização após eventos de invasão (Padial et al., 2020 e referências citadas nesse artigo). Nos domínios com menor histórico de invasões, algumas espécies exóticas provavelmente ainda contribuem com diferenciação – e consequentemente maior SCDB – por não

estarem tão amplamente distribuídas do que aquelas em domínios com históricos mais longos de invasão.

Dessa forma é importante ressaltar que a grande importância de SCDB não significa que as exóticas são as mais importantes para manutenção da diversidade dos domínios. É amplamente demonstrado que espécies exóticas reduzem a diversidade taxonômica e funcional (Milardi et al., 2019) e alteram padrões e processos em todos os níveis de organização biológica (Cucherousset et al., 2011). No *Neotropic*, *Salmo trutta* (Linnaeus, 1758) foi a mais importante exótica, juntamente com outras trutas e carpas, *Oncorhynchus mykiss* (Walbaum, 1792) e *Cyprinus carpio* (Linnaeus, 1758). *O. mykiss* e *S. trutta* são espécies de trutas de maior sucesso introduzidas no *Neotropic* com grande distribuição, principalmente no sul da América do Sul (região das bacias com maiores valores de LCBD na Patagônia), mas também em locais de grande diversidade e endemismo como cabeceiras da bacia do Amazonas e Lago Titicaca (uma das bacias mais importantes em LCBD do *Neotropic*) (Arismendi et al., 2019). Esse lago ancestral é descrito como centro de dispersão da fauna para ecossistemas de água doce no ambiente extremo do platô Andino (Vila et al., 2007). As exóticas citadas são responsáveis pela redução e extinção de populações nativas por predação, competição, deslocamento de habitats e doenças (Arismendi et al., 2019). Na Austrália, *S. trutta* é atualmente uma das espécies mais distribuídas ao longo das bacias hidrográficas, competindo com nativas funcionalmente similares do gênero. (Su et al., 2021).

Espécies de tilápias estão entre as invasoras com maiores valores de SCBD no *Indo-Malay* e *Nearctic*. Elas são responsáveis por alterar o ciclo biogeoquímico dos reservatórios de aquicultura causando *blooms* de cianobactérias (Cucherousset et al., 2011). No *Nearctic*, e de forma semelhante no *Afrotropic*, *Poecilia reticulata* (Peters, 1859) teve altos valores de SCBD, apesar de menos distribuída que as demais exóticas importantes. Essa espécie de *guppy* invadiu ecossistemas do Alto Platô Mexicano (região com as bacias de maior valor de LCBD e portanto mais importante para conservação da diversidade beta), causando redução das espécies endêmicas ameaçadas de extinção (Camacho-Cervantes et al., 2014). No *Palaearctic*, espécies exóticas do gênero *Gambusia* sp. estão entre as mais distribuídas entre bacias. Essas espécies de *moquitofish* foram amplamente introduzidas para controle biológico, porém hoje causam impactos nas taxas vitais de peixes e anfíbios nativos (Cucherousset et al., 2011). É provável que outros impactos de espécies exóticas

sejam reportados nos ecossistemas dependendo do domínio que é introduzida, uma vez que ainda estão em processo de ampliar sua distribuição principalmente por ações humanas, agindo de forma sinérgica com impactos antrópicos específicos dos domínios invadidos (Hellmann et al., 2008; Arismendi et al., 2019; Su et al., 2021).

As bacias hidrográficas que mais contribuem para diversidade beta nos domínios de água doce possuem em geral, menor riqueza, concentração de espécies raras/endêmicas e muitas são endorréicas (não drenam para o mar). Essas bacias parecem representar locais de maior isolamento histórico dentro dos domínios, e assemelham-se as regiões de altas taxas de endemismo (Levêque et al., 2008; Albert et al., 2020), alta substituição de espécies (turnover) (Leprieur et al., 2011) e, infelizmente, algumas estão entre os *hotspot* de invasoras (Leprieur et al., 2008a). Para o *Neotropic*, por exemplo, as bacias com grandes valores foram principalmente localizadas no platô central dos Andes (Bolívia- Argentina-Chile) e Patagônia (Argentina). Os ecossistemas aquáticos altiplanos são locais únicos com baixa riqueza e alto endemismo de espécies que vivem sob condições climáticas extremas típicas de montanha. Para o platô Andino são conhecidos apenas quatro gêneros de peixes acima de 3 km de altitude, um deles recentemente descrito (Firpo Lacoste et al., 2020). Apesar dessa grande importância, esses locais estão atualmente ameaçados pela introdução de espécies de Salmonidae (Vila et al., 2007; Aigo et al., 2008).

A relação de LCBD e riqueza de espécies mostrou-se negativa tanto para exóticas (exceto *Afrotropic*) quanto nativas, em quase todos os domínios. Nossas hipóteses consideravam esse tipo de relação apenas para exóticas, uma vez que o aumento de exóticas resultaria em uma composição similar compartilhada entre bacias e um aumento de nativas uma diferenciação entre bacias. Com a relação negativa de LCBD e riqueza de espécies para a maioria dos domínios, não seria esperado a contribuição relativa acima da média das bacias mais ricas em espécies. Essas bacias também estão entre as maiores em área em seus domínios, com alta proporção de espécies endêmicas, muito importantes para atividades socio-econômicas e também impactadas com introdução de espécies (Fu et al., 2003; Jellyman et al., 2015; Albert et al., 2020). Apesar disso, é importante ressaltar que essas bacias com alta riqueza de espécies não estão entre as com maior valor de LCDB, e os esforços de conservação passam não somente pela prevenção de invasões, mas também pelo controle das invasoras já estabelecidas que afetam os indicadores da diversidade beta.

No *Afrotrropic*, as bacias muito ricas em espécies e com altos valores de LCBD são endorréicas representadas por lagos ancestrais (Victoria, Tanganyika, Malawi - lagos com mais de 100,000 anos) com alto índice de endemismo de ciclídeos (Lévêque et al., 2008). Nesses lagos ocorreu a introdução de espécies translocadas que hoje hibridizam e competem com nativas causando redução ou desaparecimento total de algumas populações (Cucherousset et al., 2011). Infelizmente, pela escassez de dados organizados, ainda é desconhecido o papel das espécies translocadas (i.e. exóticas para uma bacia, mas nativa para outra dentro de um mesmo domínio) nos indicadores de diversidade beta analisados aqui.

Uma exceção foi a grande bacia do Congo, que não mostrou valores relativos de diversidade beta acima da média, apesar de ter porcentagem baixa de exóticas e mostrar-se menos impactada que outras bacias de similar riqueza (Su et al., 2021). Situação semelhante ocorreu na bacia do rio Amur no *Paelearctic*. Esse rio tem um antigo histórico de pressão antrópica e atualmente está em situação crítica devido a poluição, uso da terra, urbanização, alteração do regime hidrológico e introdução de espécies, o que resultou no desaparecimento de muitas nativas (Novomodny et al., 2004). No domínio *Nearctic*, a situação foi inversa, onde apenas uma bacia de grande riqueza mostrou uma composição de espécies ainda acima da média. A bacia do Rio Grande é uma próxima geograficamente das bacias mais importantes em LCBD e compartilha algumas espécies restritas com elas, as demais possuem longo histórico de impactos antrópicos (Su et al., 2021). Mesmo a bacia do Rio Mississippi considerada o maior refúgio para peixes de água doce e com alto grau de endemismo no domínio (Dias et al., 2014), hoje parece já não contribuir com uma composição diferenciada

Apenas a riqueza de espécies não foi um preditor significativo para o LCBD das bacias no *Neotropic*. Esse domínio é o mais diverso em ictiofauna de ambientes continentais (Lévêque et al., 2008; Albert et al., 2020). Era de fato esperado que a enorme diversidade dessa bacia não possa ser explicada por um único fator (Albert et al., 2011; Dias et al., 2014). Dessa forma, outros indicativos de processos podem ser até mais importantes para entender a distribuição de beta diversidade no *Neotropic*, como histórico de paleo-conexão e processos eco-evolutivos na região (Carvajal-Quintero et al., 2019; Leprieur et al., 2011).

A relação positiva entre LCBD e riqueza de espécies ocorreu apenas nos domínios *Indo-Malay* e *Australasia*. As bacias mais importantes mostraram

composição de espécies marinhas associadas a recifes costeiros, ou seja, não são sistemas isolados mas sim sistemas de transição, o que pode explicar a relação positiva devido a introdução de novas espécies na comunidade (Kong et al., 2017). Essa condição pode ter influenciado na dissimilaridade da composição com as demais bacias e na resiliência a pressão de invasoras (Milardi et al., 2019), uma vez que não houve uma grande variação da distribuição do LCBD com e sem exóticas em ilhas oceânicas.

Comparando os mapas com e sem exóticas, é possível observar que a presença dessas espécies causaram aumento, redução ou não alteração na beta diversidade das bacias nos domínios biogeográficos, com um padrão de redução da dissimilaridade na maior parte das bacias hidrográficas com exóticas. A avaliação do efeito de exóticas nessa escala, revela a capacidade de redução da beta diversidade dessas espécies com o aumento da sua distribuição geográfica após introdução (Leprieur et al., 2008a; Toussaint et al., 2016; Liu et al., 2017). O efeito de exóticas também se apresenta ao observarmos bacias com condições similares e próximas geograficamente daquelas de maior valor de LCBD no *Neotropic* apresentaram contribuições relativas menores juntamente com grandes proporções de exóticas. No *Nearctic*, com a retirada de exóticas observamos um aumento de LCBD no platô Mexicano, local de alto endemismo (Levêque et al., 2008).

## 5. Considerações finais

Em suma, os resultados de SCBD em macro escala mostraram que poucas nativas possuem grande variação nos domínios (SCBD), mas as exóticas em geral tem maior contribuição na beta diversidade entre bacias hidrográficas. Isso demonstra a importância de proteger a fauna de peixes nativos das regiões, pois grande parte são restritos e que efeitos das exóticas ainda são em geral, concentrados em uma região. Exóticas ocorrem em mais bacias que a maioria das nativas, e devido a sua origem de seleção antrópica, distribuem-se de forma semelhante entre si e ligadas a ações antrópicas.. Esses padrões devem ser considerados no planejamento de ações de manejo, que ultrapassem as fronteiras geopolíticas.

Por fim, destacamos que a distribuição de LCBD mostrou que a riqueza de espécies da bacia pouco explica sua importância para diversidade beta do domínio. Em geral, as mais importantes foram aquelas com histórico de isolamento, endemismo ou em alguns casos áreas de transição entre ecossistemas de água doce e

marinhos. Outro ponto importante para conservação é o fato de que espécies com altos valores de SCBD não ocuparam as bacias com altos valores de LCBD. Isso influencia nas escolhas de preservação entre espécies ou regiões.

## 6. Referencias

- Aigo, J., Cussac, V., Peris, S., Ortubay, S., Gómez, S., López, H., ... & Battini, M. (2008). Distribution of introduced and native fish in Patagonia (Argentina): patterns and changes in fish assemblages. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 18(4), 387-408.
- Albert, J. S., Carvalho, T. P., Petry, P., Holder, M. A., Maxime, E. L., Espino, J., ... Reis, R. E. (2011). Aquatic biodiversity in the Amazon: habitat specialization and geographic isolation promote species richness. *Animals*, 1(2), 205-241. DOI: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, 27-53. DOI:10.1146/annurev-ecolsys-011620-031032
- Al-Daham, N. K., Huq, M. F., & Sharma, K. P. (1977). Notes on the ecology of fishes of the genus *Aphanius* and *Gambusia affinis* in southern Iraq. *Freshwater Biology*, 7(3), 245-251.
- Arismendi, I., Penaluna, B., Gomez-Uchida, D., Di Prinzio, C., Rodríguez-Olarte, D., Carvajal-Vallejos, F. M., & Savaria, P. (2019). Trout and char of South America. *Trout and char of the world*, 279-311.
- Bostock, B. M., Adams, M., Laurensen, L. J. B., & Austin, C. M. (2006). The molecular systematics of *Leiopotherapon unicolor* (Günther, 1859): testing for cryptic speciation in Australia's most widespread freshwater fish. *Biological Journal of the Linnean Society*, 87(4), 537-552.
- CABI, 2021. Invasive Species Compendium. Wallingford, UK: CAB International. [www.cabi.org/isc](http://www.cabi.org/isc).
- Camacho-Cervantes, M., Garcia, C. M., Ojanguren, A. F., & Magurran, A. E. (2014). Exotic invaders gain foraging benefits by shoaling with native fish. *Royal Society Open Science*, 1(3), 140101.
- Carvajal-Quintero, J., Villalobos, F., Oberdorff, T., Grenouillet, G., Brosse, S., Hugueny, B., ... & 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.
- Chamberlain, S. (2017). *rgbif*: Interface to the Global 'Biodiversity' Information Facility 'API'. R package version 0.9.8. <https://CRAN.R-project.org/package=rgbif>

- Clavero, M., & García-Berthou, E. (2006). Homogenization dynamics and introduction routes of invasive freshwater fish in the Iberian Peninsula. *Ecological Applications*, 16(6), 2313-2324.
- Coates, D. (1993). Fish ecology and management of the Sepik-Ramu, New Guinea, a large contemporary tropical river basin. *Environmental Biology of Fishes*, 38(4), 345-368.
- Cucherousset, J., & Olden, J. D. (2011). Ecological impacts of nonnative freshwater fishes. *Fisheries*, 36(5), 215-230.
- Dias, M. S., Oberdorff, T., Hugueny, B., Leprieur, F., Jézéquel, C., Cornu, J. F., ... & Tedesco, P. A. (2014). Global imprint of historical connectivity on freshwater fish biodiversity. *Ecology Letters*, 17(9), 1130-1140.
- Firpo Lacoste, F., Andreoli Bize, J., & Fernández, L. (2020). First record sheds light on the distribution of the cyprinodontiform genus *Jenynsia* (Günther, 1866) in the High Andean Plateau. *Journal of Fish Biology*, 97(5), 1590-1594.
- Froese, R. and D. Pauly. Editors. 2021.FishBase. World Wide Web electronic publication.  
[www.fishbase.org](http://www.fishbase.org), ( 06/2021 )
- Fu, C., Wu, J., Chen, J., Wu, Q., & Lei, G. (2003). Freshwater fish biodiversity in the Yangtze River basin of China: patterns, threats and conservation. *Biodiversity & Conservation*, 12(8), 1649-1685.
- Gavioli, A., Milardi, M., Castaldelli, G., Fano, E. A., & Soininen, J. (2019). Diversity patterns of native and exotic fish species suggest homogenization processes, but partly fail to highlight extinction threats. *Diversity and Distributions*, 25(6), 983-994.
- Gomes, L. D. C., Golombieski, J. I., Gomes, A. R. C., & Baldisserotto, B. (2000). *Biologia do jundiá Rhamdia quelen (TELEOSTEI, PIMELODIDAE)*. *Ciência Rural*, 30, 179-185.
- Goyenola, G., Iglesias, C., Mazzeo, N., & Jeppesen, E. (2011). Analysis of the reproductive strategy of *Jenynsia multidentata* (Cyprinodontiformes, Anablepidae) with focus on sexual differences in growth, size, and abundance. *Hydrobiologia*, 673(1), 245-257.
- Guo, Q., & Olden, J. D. (2014). Spatial scaling of non-native fish richness across the United States. *PLoS One*, 9(5), e97727.

- H. Wickham. *ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis*. Springer-Verlag New York, 2016
- Heino, J., & Grönroos, M. (2017). Exploring species and site contributions to beta diversity in stream insect assemblages. *Oecologia*, 183(1), 151-160.
- Hellmann, J. J., Byers, J. E., Bierwagen, B. G., & Dukes, J. S. (2008). Five potential consequences of climate change for invasive species. *Conservation biology*, 22(3), 534-543.
- Jearranai-preame, P. (2017). Morphological differentiation among isolated populations of dwarf snakehead fish, *Channa gachua* (Hamilton, 1822) using truss network analysis. *Acta Biologica Szegediensis*, 61(2), 119-128.
- Jellyman, D. J., Gehrke, P. C., & Harris, J. H. (2015). Freshwater fisheries of Australasia. *Freshwater fisheries ecology*, 404-418.
- Kirchner, S., Sattmann, H., Haring, E., Plan, L., Victor, R., & Kruckenhauser, L. (2017). Investigating gene flow between the blind cavefish *Garra barreimiae* and its conspecific surface populations. *Scientific reports*, 7(1), 1-15.
- Klemetsen, A., Amundsen, P. A., Dempson, J. B., Jonsson, B., Jonsson, N., O'Connell, M. F., & Mortensen, E. (2003). Atlantic salmon *Salmo salar* L., brown trout *Salmo trutta* L. and Arctic charr *Salvelinus alpinus* (L.): a review of aspects Migrates to rivers and streams with swift current to spawn of their life histories. *Ecology of freshwater fish*, 12(1), 1-59.
- Kong H, Chevalier M, Laffaille P, Lek S (2017) Spatio-temporal variation of fish taxonomic composition in a South-East Asian flood-pulse system. *PLoS ONE* 12(3): e0174582. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0174582>
- Kovalenko, K. E., Pelicice, F. M., Kats, L. B., Kotta, J., & Thomaz, S. M. (2021). Aquatic invasive species: introduction to the Special Issue and dynamics of public interest. *Hydrobiologia*, 848(9), 1939-1953.
- Legendre, P., & De Cáceres, M. (2013). Beta diversity as the variance of community data: dissimilarity coefficients and partitioning. *Ecology letters*, 16(8), 951-963.
- Leprieur, F., Beauchard, O., Blanchet, S., Oberdorff, T., & Brosse, S. (2008a). Fish invasions in the world's river systems: when natural processes are blurred by human activities. *PLoS biology*, 6(2), e28.
- Leprieur, F., Beauchard, O., Hugueny, B., Grenouillet, G., & Brosse, S. (2008b). Null model of biotic homogenization: a test with the European freshwater fish fauna. *Diversity and Distributions*, 14(2), 291-300.

- Leprieur, F., Olden, J. D., Lek, S., & Brosse, S. (2009). Contrasting patterns and mechanisms of spatial turnover for native and exotic freshwater fish in Europe. *Journal of Biogeography*, 36(10), 1899-1912.
- Leprieur, F., Tedesco, P. A., Hugueny, B., Beauchard, O., Dürr, H. H., Brosse, S., & Oberdorff, T. (2011). Partitioning global patterns of freshwater fish beta diversity reveals contrasting signatures of past climate changes. *Ecology letters*, 14(4), 325-334.
- Leroy, B., Dias, M. S., Giraud, E., Hugueny, B., Jézéquel, C., Leprieur, F., ... & Tedesco, P. A. (2019). Global biogeographical regions of freshwater fish species. *Journal of biogeography*, 46(11), 2407-2419.
- Levêque, C., Oberdorff, T., PAUGy, D., Stiassny, M. L. J., & Tedesco, P. A. (2008). Global diversity of fish (Pisces) in freshwater. In *Freshwater animal diversity assessment* (pp. 545-567). Springer, Dordrecht.
- Liu, C., D. He, Y. Chen & J. D. Olden, 2017. Species invasions threaten the antiquity of China's freshwater fish fauna. *Diversity and Distributions* 23: 556–566.
- Milardi, M., Gavioli, A., Soininen, J., & Castaldelli, G. (2019). Exotic species invasions undermine regional functional diversity of freshwater fish. *Scientific reports*, 9(1), 1-10.
- Molony, B., & Molony, B. (2001). Environmental requirements and tolerances of rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) and brown trout (*Salmo trutta*) with special reference to Western Australia: a review (Vol. 130). Department of Fisheries, Government of Western Australia.
- Ng, C. K. C., & Tan, J. (2021) Cryptic species and grey zone speciation of the *Barbodes binotatus* complex (Teleostei, Cyprinidae) in Sundaland. *Journal of Fish Biology*.
- Novomodny, G., Sharov, P., & Zolotukhin, S. (2004). Amur fish: wealth and crisis. WWF, Vladivostok, Russia.
- Olden, J. D., L. Comte & X. Giam, 2018. The Homogocene: a research prospectus for the study of biotic homogenisation. *NeoBiota* 37: 23–36.
- Padial, A.A., Vitule, J.R.S., & J.D. Olden, 2020. Preface: Aquatic Homogenocene—understanding the era of biological re-shuffling in aquatic ecosystems. *Hydrobiologia*, 847: 3705-3709

- Pagad, S., Genovesi, P., Carnevali, L., Scalera, R., & Clout, M. (2015). IUCN SSC Invasive Species Specialist Group: invasive alien species information management supporting practitioners, policy makers and decision takers. *Management of Biological Invasions*, 6(2), 127.
- Pozzobom, U. M., Heino, J., Brito, M. T. D. S., & Landeiro, V. L. (2020). Untangling the determinants of macrophyte beta diversity in tropical floodplain lakes: insights from ecological uniqueness and species contributions. *Aquatic Sciences*, 82, 1-11.
- Pyšek, P., Hulme, P. E., Simberloff, D., Bacher, S., Blackburn, T. M., Carlton, J. T., ... & Richardson, D. M. (2020). Scientists' warning on invasive alien species. *Biological Reviews*, 95(6), 1511-1534.
- R Core Team (2021). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- Rolls, R. J., Chessman, B. C., Heino, J., Wolfenden, B., Grouns, I. O., Cheshire, K. J., ... & Butler, G. L. (2021). Consequences of hydrological alteration for beta diversity of fish assemblages at multiple spatial scales. *Science of The Total Environment*, 798, 149170.
- Scott Chamberlain (2017). *rgbif: Interface to the Global 'Biodiversity' Information Facility 'API'*. R package version 0.9.8. <https://CRAN.R-project.org/package=rgbif>
- Silva B., M. T., Heino, J., Pozzobom, U. M., & Landeiro, V. L. (2020). Ecological uniqueness and species richness of zooplankton in subtropical floodplain lakes. *Aquatic Sciences*, 82(2), 1-13.
- Socolar, J. B., Gilroy, J. J., Kunin, W. E., & Edwards, D. P. (2016). How should beta-diversity inform biodiversity conservation?. *Trends in ecology & evolution*, 31(1), 67-80.
- Steneck, R. S., & Pauly, D. (2019). Fishing through the Anthropocene. *Current Biology*, 29(19), R987-R992.
- Stéphane Dray, David Bauman, Guillaume Blanchet, Daniel Borcard, Sylvie Clappe, Guillaume Guenard, Thibaut Jombart, Guillaume Laroque, Pierre Legendre, Naima Madi and Helene H Wagner (2021). *adespatial: Multivariate Multiscale Spatial Analysis*. R package version 0.3-14. <https://CRAN.R-project.org/package=adespatial>

- Su, G., Logez, M., Xu, J., Tao, S., Villéger, S., & Brosse, S. (2021). Human impacts on global freshwater fish biodiversity. *Science*, 371(6531), 835-838.
- Su, G., Villéger, S., & Brosse, S. (2019). Morphological diversity of freshwater fishes differs between realms, but morphologically extreme species are widespread. *Global Ecology and Biogeography*, 28(2), 211-221.
- Tedesco, P. A., Leprieur, F., Hugué, B., Brosse, S., Dürr, H. H., Beauchard, O., ... & Oberdorff, T. (2012). Patterns and processes of global riverine fish endemism. *Global Ecology and Biogeography*, 21(10), 977-987.
- Toussaint, A., Beauchard, O., Oberdorff, T., Brosse, S., & Villéger, S. (2014). Historical assemblage distinctiveness and the introduction of widespread non-native species explain worldwide changes in freshwater fish taxonomic dissimilarity. *Global Ecology and Biogeography*, 23(5), 574-584.
- Toussaint, A., Beauchard, O., Oberdorff, T., Brosse, S., & Villéger, S. (2016). Worldwide freshwater fish homogenization is driven by a few widespread non-native species. *Biological Invasions*, 18(5), 1295-1304.
- Vila, I., Pardo, R., & Scott, S. (2007). Freshwater fishes of the Altiplano. *Aquatic Ecosystem Health & Management*, 10(2), 201-211.
- Vitule, J. R., Agostinho, A. A., Azevedo-Santos, V. M., Daga, V. S., Darwall, W. R., Fitzgerald, D. B., ... & Winemiller, K. O. (2017). We need better understanding about functional diversity and vulnerability of tropical freshwater fishes. *Biodiversity and Conservation*, 26(3), 757-762.
- Vitule, J. R., Occhi, T. V., Kang, B., Matsuzaki, S. I., Bezerra, L. A., Daga, V. S., ... & Padial, A. A. (2019). Intra-country introductions unraveling global hotspots of alien fish species. *Biodiversity and Conservation*, 28(11), 3037-3043.

## ANEXOS

Tabela 1, As cinco espécies exóticas com maiores valores de SCBD (Contribuição relativa das espécies para a diversidade beta geral segundo Legendre & De Cáceres, 2013) para os domínios biogeográfico de acordo com Tedesco et al., (2017), Occ: ocupância (número total de bases que a espécie ocupa no reino), Habitat, Posição Vertical e Comportamento migratório de acordo com Fishbase (Froese & Pauly, 2021). Informações sobre a origem do Reino de acordo com GSDI (Pagad et al., 2015) e Invasive Species Compendium (CABI, 2021). Habitat: F = Freshwater (Água doce); B = Estuarino (Brackish); M = Marinho (Marine). Posição Vertical: BP = bentopelágico; PN = pelágico-nerfítico; DE = demersal. Comportamento migratório: NM = não migratório; POTA = potamódromo (vive em água doce e faz migrações em água doce); ANA = anádromo (sobre rios vindos do mar para reprodução); AM = anfídromos (migrando de água doce para água salgada ou vice-versa em algum estágio do ciclo de vida mas não para reprodução).

Domínio	Espécie Exótica (Author, year)	SCBD	Occ	Origem	Família	Habitat	Posição Vertical	Migração
<i>Afrotrópica</i>	<i>Micropterus salmoides</i> (Lacepède, 1802)	0,0055	23	Nearctic	Centrarchidae	F	BP	NM
	<i>Poecilia reticulata</i> (Peters, 1859)	0,0042	15	Neotropic	Poeciliidae	F; B	BP	NM
	<i>Cyprinus carpio</i> (Linnaeus, 1758)	0,0033	23	Paleartic	Cyprinidae	F; B	BP	POTA
	<i>Xiphophorus hellerii</i>	0,0027	13	Neotropic	Poeciliidae	F; B	BP	NM







Table 2. Bacias hidrográficas com os maiores valores de LCBD (Contribuição relativa do local para a diversidade beta segundo Legendre & De Cáceres, 2013). *Status* Endorréico (bacia de drenagem que normalmente retém água e não permite escoamento). Riqueza de exóticas e nativas, composição de espécies segundo Tedesco et al, (2017). Bacias com mais de 10 espécies, a lista foi suprimida. Lista vermelha da IUCN de acordo com Fishbase (2021): EN: Ameaçada (Em perigo); LC: Pouco preocupante (Least Concern), CR: Criticamente em perigo (Critically Endangered); DD: dados deficientes; NE: Não avaliado, Status de endemismo: END: endêmico.

Domínio	Bacia Hidrográfica	<i>Status</i> Endorréico	Riqueza de Exóticas	Riqueza de Nativas	LCBD	Composição de espécies	Lista Vermelha IUCN	Condição de Endemismo
<i>Afrotropic</i>	Danakil Depression		0	2	0,003970	<i>Aphanius stiasnyae</i> (Getahun & Lazara, 2001)	EN	END
						<i>Danakilia franchettii</i> (Vinciguerra, 1931)		
	Farihy Tsimanampetsotsa		0	1	0,003970	<i>Typhleotris madagascariensis</i> (Petit, 1933)	EN	END
<i>Australasia</i>	Waria		0	6	0,001738	<i>Balistapus undulatus</i> (Park, 1797)	NE	END
						<i>Chaetodon lunulatus</i>		



									(Herre, 1927)			
Neotropic	Salina de Uyuni	Endortheic	0	2	0,002628				<i>Orestias agassizii</i> (Valenciennes, 1846)	NE	No	
									<i>Trichomycterus atochae</i> (Allen, 1942)	NE	END	
	Puchanquin			0	4	0,002613			<i>Agonopsis chiloensis</i> (Jenyns, 1840)	NE	No	
									<i>Brachygalaxias bullocki</i> (Regan, 1908)	DD	No	
									<i>Cottoperca gobio</i> (Günther, 1861)	NE	END	
									<i>Ilucoetes fimbriatus</i> (Jenyns, 1842)	NE	No	
	Salina de Olaroz	Endortheic	0	1	0,002611				<i>Trichomycterus roigi</i> (Arratia & Menu-Marque, 1984)	NE	No	
	Salina de Pozuelos	Endortheic	0	1	0,002611				<i>Trichomycterus roigi</i> (Arratia & Menu-Marque, 1984)	NE	No	



Abant lake	Endortheic	0	1	0,001215	<i>Salmo abaniticus</i> (Tortonese, 1954)	VU	END
Great Lakes Mongolia	Endortheic	0	7	0,001215	<i>Barbatula compressirostris</i> (Warpachowski, 1897)	NE	END
					<i>Oreoleuciscus angusticephalus</i> (Bogutskaya, 2001)	NE	END
					<i>Oreoleuciscus dsapchynensis</i> (Warpachowski, 1889)	NE	END
					<i>Oreoleuciscus humilis</i> (Warpachowski, 1889)	NE	No
					<i>Oreoleuciscus potanini</i> (Kessler, 1879)	NE	No
					<i>Thymallus brevirostris</i> (Kessler, 1879)	NE	
					<i>Triplophysa gundriseri</i> (Prokofiev, 2002)	NE	END
Oued Kiss		0	1	0,001213	<i>Carasobarbus harterti</i> (Günther, 1901)	VU	No



## CONSIDERAÇÕES FINAIS DA TESE

Ambos os trabalhos apresentados nessa tese demonstram consequências concretas dos impactos Antrópicos nos ecossistemas aquáticos. No primeiro capítulo, nós apontamos a realidade da Homogeneização Funcional para o ambiente aquático oriundo de invasões de espécies, alterações nos regimes hidrológicos, uso inadequado da paisagem e alterações ambientais. São necessárias algumas padronizações nos estudos do tema, urgente realização de monitoramento de longo prazo em ambientes marinhos e ligações diretas entre alteração funcional com serviços ecossistêmicos. A revisão sistemática mostrou que mudanças na diversidade beta funcional já são algo presente nos ecossistemas aquáticos avaliando diferentes escalas espaciais, temporais e em vários taxa.

Um dos maiores impactos antrópicos bem documentados em vários ecossistemas e processos ecológicos é a invasão biológica. No segundo capítulo, destacamos o efeito dessas espécies na redução da diversidade beta em ambientes aquáticos continentais em ampla escala, e que da mesma forma que mudanças climáticas, essa é uma problemática que ultrapassa as fronteiras geopolíticas. Esses resultados e evidências reforçam a necessidade de controle contra invasão de espécies, principalmente em políticas que evitem a entrada de exóticas. Além disso, destacamos bacias hidrográficas e espécies, juntamente com algumas de suas características, que devem ser focadas na conservação, além de apontar estratégias de manejo que devem considerar a presença de exóticas e podem ser ainda concentradas em uma região.

A redução da diversidade beta, tanto funcional como taxonômica indicadas no primeiro e segundo capítulo respectivamente, significa perda de resiliência e resistência dos ecossistemas aquáticos frente aos impactos em curso e aos vindouros, especialmente nas unidades biogeográficas onde os efeitos da pegada humana ainda estão inicialmente sendo registrados. Essas perdas somam-se a outros impactos, como mudanças climáticas e poluição ambiental, levando a cenários difíceis de prever e consequentemente, poder precaver danos a sociedade humana. Todas as informações organizadas nessa tese são úteis para basear a urgência de preservação e conservação em ambientes aquáticos, uma vez que são ecossistemas altamente ligados à subsistência humana.

## REFERÊNCIAS DA TESE

- Abell, R., M. L. Thieme, C. Revenga, M. Bryer, M. Kottelat, N. Bogutskaya ... & M. L. Stiassny, 2008. Freshwater ecoregions of the world: a new map of biogeographic units for freshwater biodiversity conservation. *BioScience* 58: 403-414.
- Ahmed, D.A., P.M. Van Bodegom & A. Tukker, 2019. Evaluation and selection of functional diversity metrics with recommendations for their use in life cycle assessments. *The International Journal of Life Cycle Assessment* 24: 485–500.
- Aigo, J., Cussac, V., Peris, S., Ortubay, S., Gómez, S., López, H., ... & Battini, M. (2008). Distribution of introduced and native fish in Patagonia (Argentina): patterns and changes in fish assemblages. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 18(4), 387-408.
- Albert, J. S., Carvalho, T. P., Petry, P., Holder, M. A., Maxime, E. L., Espino, J., ... Reis, R. E. (2011). Aquatic biodiversity in the Amazon: habitat specialization and geographic isolation promote species richness. *Animals*, 1(2), 205-241. DOI: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, 27-53. DOI:10.1146/annurev-ecolsys-011620-031032
- Al-Daham, N. K., Huq, M. F., & Sharma, K. P. (1977). Notes on the ecology of fishes of the genus *Aphanius* and *Gambusia affinis* in southern Iraq. *Freshwater Biology*, 7(3), 245-251.
- Arismendi, I., Penaluna, B., Gomez-Uchida, D., Di Prinzio, C., Rodríguez-Olarte, D., Carvajal-Vallejos, F. M., & Savaria, P. (2019). Trout and char of South America. *Trout and char of the world*, 279-311.
- Azzurro, E., V.M. Tuset, A. Lombarte, F. Maynou, D. Simberloff, A. Rodríguez-Pérez & R.V. Solé, 2014. External morphology explains the success of biological invasions. *Ecology Letters* 17: 1455-1463.
- Baselga, A. & C.D.L. Orme, 2012. betapart: an R package for the study of beta diversity. *Methods in Ecology and Evolution* 3: 808-812.
- Baselga, A., 2010. Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. *Global Ecology and Biogeography* 19: 134–143.

- Belliard, C., P. Genovesi & J.M. Jeschke, 2016. Global patterns in threats to vertebrates by biological invasions. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 283: 20152454.
- Belliard, J., S. Beslagic, O. Delaigue & E. Tales, 2018. Reconstructing long-term trajectories of fish assemblages using historical data: the Seine River basin (France) during the last two centuries. *Environmental Science and Pollution Research* 25: 23430-23450.
- Bellwood, D.R., P.C. Wainwright, C.J. Fulton & A. S. Hoey. 2006. Functional versatility supports coral reef biodiversity. *Proceedings of the Royal Society B* 273:101–107
- Bezerra, L.A.V., M.O. Freitas, V.S. Daga, T.V.T. Occhi, L. Faria, A.P.L. Costa, ... & J.R.S. Vitule, 2019. A network meta-analysis of threats to South American fish biodiversity. *Fish and Fisheries* 20: 620-639.
- Blanchet, S., G. Grenouillet, O. Beauchard, P.A. Tedesco, F. Leprieur, H. H. Dürr & S. Brosse, 2010. Non-native species disrupt the worldwide patterns of freshwater fish body size: implications for Bergmann's rule. *Ecology Letters* 13: 421-431.
- Bostock, B. M., Adams, M., Laurenson, L. J. B., & Austin, C. M. (2006). The molecular systematics of *Leiopotherapon unicolor* (Günther, 1859): testing for cryptic speciation in Australia's most widespread freshwater fish. *Biological Journal of the Linnean Society*, 87(4), 537-552.
- Brito, M.F., V.S. Daga & J. R. Vitule, 2020. Fisheries and biotic homogenization of freshwater fish in the Brazilian semiarid region. *Hydrobiologia* 847: 3877-3895.
- Bruno, D., O. Belmar, A. Maire, A. Morel, B. Dumont & T. Datry, 2019. Structural and functional responses of invertebrate communities to climate change and flow regulation in alpine catchments. *Global change biology* 25: 1612-1628.
- Buisson, L., G. Grenouillet, S. Villéger, J. Canal & P. Laffaille, 2013. Toward a loss of functional diversity in stream fish assemblages under climate change. *Global Change Biology* 19: 387-400.

- Burgad, A.A., G.L. Adams & R. Adams, 2019. Temporal and spatial dynamics of fish community structure during watershed alteration in two Ouachita River systems. *Ecology of Freshwater Fish* 28: 459-472.
- CABI, 2021. *Invasive Species Compendium*. Wallingford, UK: CAB International. [www.cabi.org/isc](http://www.cabi.org/isc).
- Calaça, A. M., & Grelle, C. E. V. 2016. Diversidade funcional de comunidades: discussões conceituais e importantes avanços metodológicos. *Oecologia Australis*, 20(4): 401-416.
- Camacho-Cervantes, M., Garcia, C. M., Ojanguren, A. F., & Magurran, A. E. (2014). Exotic invaders gain foraging benefits by shoaling with native fish. *Royal Society Open Science*, 1(3), 140101.
- Campbell, S.E. & N.E. Mandrak, 2017. Dissecting spatiotemporal patterns of functional diversity through the lens of Darwin's naturalization conundrum. *Ecology and evolution* 7: 3861-3869.
- Capinha, C., F. Essl, H. Seebens, D. Moser & H.M. Pereira, 2015. The dispersal of alien species redefines biogeography in the Anthropocene. *Science* 348: 1248-1251.
- Carvajal-Quintero, J., Villalobos, F., Oberdorff, T., Grenouillet, G., Brosse, S., Hugueny, B., ... & 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.
- Cheng, L., S. Blanchet, G. Loot, S. Villéger, T. Zhang, S. Lek, ... & Z. Li, 2014. Temporal changes in the taxonomic and functional diversity of fish communities in shallow Chinese lakes: the effects of river–lake connections and aquaculture. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 24: 23-34.
- Clavel, J., R. Julliard & V. Devictor, 2011. Worldwide decline of specialist species: toward a global functional homogenization?. *Frontiers in Ecology and the Environment* 9: 222-228.
- Clavero, M. & E. García-Berthou, 2006. Homogenization dynamics and introduction routes of invasive freshwater fish in the Iberian Peninsula. – *Ecological Applications* 16: 2313-2324.
- Clavero, M., & García-Berthou, E. (2006). Homogenization dynamics and introduction routes of invasive freshwater fish in the Iberian Peninsula. *Ecological Applications*, 16(6), 2313-2324.

- Coates, D. (1993). Fish ecology and management of the Sepik-Ramu, New Guinea, a large contemporary tropical river basin. *Environmental Biology of Fishes*, 38(4), 345-368.
- Cucherousset, J., & Olden, J. D. (2011). Ecological impacts of nonnative freshwater fishes. *Fisheries*, 36(5), 215-230.
- Cucherousset, J., S. Blanchet & J.D. Olden, 2012. Non-native species promote trophic dispersion of food webs. *Frontiers in Ecology and the Environment* 10: 406-408.
- Daga, V.S., J.D. Olden, E.A. Gubiani, P.A. Piana, A.A. Padial & J.R. Vitule, 2020. Scale-dependent patterns of fish faunal homogenization in Neotropical reservoirs. *Hydrobiologia*: 1-14.
- Devictor, V., J. Clavel, R. Julliard, S. Lavergne, D. Mouillot, W. Thuiller... & N. Mouquet, 2010. Defining and measuring ecological specialization. *Journal of Applied Ecology* 47: 15-25.
- Díaz, M. S., Oberdorff, T., Hugueny, B., Leprieur, F., Jézéquel, C., Cornu, J. F., ... & Tedesco, P. A. (2014). Global imprint of historical connectivity on freshwater fish biodiversity. *Ecology Letters*, 17(9), 1130-1140.
- Díaz, S., J. Fargione, F.S. Chapin III & D. Tilman, 2006. Biodiversity loss threatens human well-being. *PloS Biology* 4: e277.
- Dornelas, M., N.J. Gotelli, B. McGill, H. Shimadzu, F. Moyes, C. Sievers, & A. E. Magurran, 2014. Assemblage time series reveal biodiversity change but not systematic loss. *Science* 344: 296-299.
- Dudgeon D., 2019. Multiple threats imperil freshwater biodiversity in the Anthropocene. *Current Biology* 29: R960-R967.
- Dulvy, N. K., Y. Sadovy & J. D. Reynolds, 2003 . Extinction vulnerability in marine populations. *Fish and Fisheries* 4: 25-64.
- Elliot M., J.W. Day, R. Ramachandran & E. Wolanski, 2019. A synthesis: what is the future of the coasts, estuaries, deltas and other transitional habitats in 2050 and beyond? In Elliott M., J.W. Day, R. Ramachandran & E. Wolanski (eds) *Coasts and Estuaries the Future*. Elsevier, Oxford: 1-28.
- Ellis, E. C., J.O. Kaplan, D.Q. Fuller, S. Vavrus, K.K. Goldewijk & P.H. Verburg, 2013. Used planet: A global history. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 110: 7978-7985.

- Elton C.S., 1958. The ecology of invasion by animals and plants. Methuen, London.
- Estes, J.A., J. Terborgh, J.S. Brashares, M.E Power, J. Berger, W.J. Bond ... & R.J. Marquis, 2011. Trophic downgrading of planet Earth. *Science* 333: 301-306.
- Firpo Lacoste, F., Andreoli Bize, J., & Fernández, L. (2020). First record sheds light on the distribution of the cyprinodontiform genus *Jenynsia* (Günther, 1866) in the High Andean Plateau. *Journal of Fish Biology*, 97(5), 1590-1594.
- Flood, P.J., A. Duran, M. Barton, A.E. Mercado-Molina & J.C. Trexler, 2020. Invasion impacts on functions and services of aquatic ecosystems. *Hydrobiologia*: 1-16.
- Franssen, N.R., J. Harris, S.R. Clark, J.F. Schaefer & L.K. Stewart, 2013. Shared and unique morphological responses of stream fishes to anthropogenic habitat alteration. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 280: 20122715.
- Fricke, E.C., & J.C. Svenning, 2020. Accelerating homogenization of the global plant–frugivore meta-network. *Nature* 585: 74-78.
- Froese, R. and D. Pauly. Editors. 2021. FishBase. World Wide Web electronic publication.  
www.fishbase.org, ( 06/2021 )
- Fu, C., Wu, J., Chen, J., Wu, Q., & Lei, G. (2003). Freshwater fish biodiversity in the Yangtze River basin of China: patterns, threats and conservation. *Biodiversity & Conservation*, 12(8), 1649-1685.
- Gavioli, A., Milardi, M., Castaldelli, G., Fano, E. A., & Soininen, J. (2019). Diversity patterns of native and exotic fish species suggest homogenization processes, but partly fail to highlight extinction threats. *Diversity and Distributions*, 25(6), 983-994.
- Gibert, J.P., A.I. Dell, J.P. DeLong & S. Pawar, 2015. Scaling-up trait variation from individuals to ecosystems. *Advances in Ecological Research* 52: 1-17.
- Gomes, L. D. C., Golombieski, J. I., Gomes, A. R. C., & Baldisserotto, B. (2000). *Biologia do jundiá Rhamdia quelen* (TELEOSTEI, PIMELODIDAE). *Ciência Rural*, 30, 179-185.
- Goyenola, G., Iglesias, C., Mazzeo, N., & Jeppesen, E. (2011). Analysis of the reproductive strategy of *Jenynsia multidentata* (Cyprinodontiformes, Anablepidae)

with focus on sexual differences in growth, size, and abundance. *Hydrobiologia*, 673(1), 245-257.

- Guo, Q., & Olden, J. D. (2014). Spatial scaling of non-native fish richness across the United States. *PLoS One*, 9(5), e97727.
- H. Wickham. *ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis*. Springer-Verlag New York, 2016
- Heino, J., & Grönroos, M. (2017). Exploring species and site contributions to beta diversity in stream insect assemblages. *Oecologia*, 183(1), 151-160.
- Heino, J., A. S. Melo, T. Siqueira, J. Soiminen, S. Valanko & L. M. Bini, 2015. Metacommunity organisation, spatial extent and dispersal in aquatic systems: patterns, processes and prospects. *Freshwater Biology* 60: 845-869.
- Hellmann, J. J., Byers, J. E., Bierwagen, B. G., & Dukes, J. S. (2008). Five potential consequences of climate change for invasive species. *Conservation biology*, 22(3), 534-543.
- Hevia, V., B. Martín-López, S. Palomo, M. García-Llorente, F. de Bello & J. A. González, 2017. Trait-based approaches to analyze links between the drivers of change and ecosystem services: Synthesizing existing evidence and future challenges. *Ecology and Evolution* 7: 831-844.
- Hoekstra, J. M., J. L. Molnar, M. Jennings, C. Revenga, M. D. Spalding, T. M. Boucher ... & K. Ellison, 2010. *The atlas of global conservation: changes, challenges, and opportunities to make a difference*. University of California Press, Berkeley.
- Holmlund, C. M. & M. Hammer, 1999. Ecosystem services generated by fish populations. *Ecological Economics* 29: 253-268.
- Jearanaipreame, P. (2017). Morphological differentiation among isolated populations of dwarf snakehead fish, *Channa gachua* (Hamilton, 1822) using truss network analysis. *Acta Biologica Szegediensis*, 61(2), 119-128.
- Jellyman, D. J., Gehrke, P. C., & Harris, J. H. (2015). Freshwater fisheries of Australasia. *Freshwater fisheries ecology*, 404-418.
- Jia, Y., M.J. Kennard, Y. Liu, X. Sui, K. Li, G. Wang & Y. Chen, 2020. Human disturbance and long-term changes in fish taxonomic, functional and phylogenetic diversity in the Yellow River, China. *Hydrobiologia* 847: 3711-3725.

- Joly C.A., M.C.G. Padgurschi, A.P.F. Pires, A.A. Agostinho., A.C. Marques, Amaral A.G. ... & R.D. Loyola, 2019. Capítulo 1: Apresentando o Diagnóstico Brasileiro de Biodiversidade e Serviços Ecossistêmicos. In Joly C.A.; Scarano F.R.; Seixas C.S.; Metzger J.P.; Ometto J.P.,... & P. Toledo (eds). 1º Diagnóstico Brasileiro de Biodiversidade e Serviços Ecossistêmicos. Editora Cubo, São Carlos pp.351.
- Kirchner, S., Sattmann, H., Haring, E., Plan, L., Victor, R., & Kruckenhauser, L. (2017). Investigating gene flow between the blind cavefish *Garra barreimiae* and its conspecific surface populations. *Scientific reports*, 7(1), 1-15.
- Kirk, M.A., B.M. Maitland, & F.J. Rahel, 2020. Spatial scale, reservoirs and nonnative species influence the homogenization and differentiation of Great Plains—Rocky Mountain fish faunas. *Hydrobiologia* 847:3743–3757.
- Klemetsen, A., Amundsen, P. A., Dempson, J. B., Jonsson, B., Jonsson, N., O'connell, M. F., & Mortensen, E. (2003). Atlantic salmon *Salmo salar* L., brown trout *Salmo trutta* L. and Arctic charr *Salvelinus alpinus* (L.): a review of aspects Migrates to rivers and streams with swift current to spawnof their life histories. *Ecology of freshwater fish*, 12(1), 1-59.
- Kong H, Chevalier M, Laffaille P, Lek S (2017) Spatio-temporal variation of fish taxonomic composition in a South-East Asian flood-pulse system. *PLoS ONE* 12(3): e0174582. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0174582>
- Kovalenko, K. E., Pelicice, F. M., Kats, L. B., Kotta, J., & Thomaz, S. M. (2021). Aquatic invasive species: introduction to the Special Issue and dynamics of public interest. *Hydrobiologia*, 848(9), 1939-1953.
- Kuebbing, S.E., D.S. Maynard & M.A. Bradford, 2018. Linking functional diversity and ecosystem processes: A framework for using functional diversity metrics to predict the ecosystem impact of functionally unique species. *Journal of Ecology* 106: 687-698.
- Laliberté, E. & P. Legendre, 2010. A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology* 91: 299-305.
- Laureto, L.M.O., M.V. Cianciaruso & D.S.M. Samia, 2015. Functional diversity: an overview of its history and applicability. *Natureza & Conservação* 13: 112-116.

- Lavorel, S., K. Grigulis, S. McIntyre, N.S. Williams, D. Garden, J. Dorrough ... & A. Bonis, 2008. Assessing functional diversity in the field—methodology matters!. *Functional Ecology* 22: 134-147.
- Legendre, P. & L. Legendre, 2012. *Numerical Ecology*. Elsevier, Amsterdam
- Legendre, P., & De Cáceres, M. (2013). Beta diversity as the variance of community data: dissimilarity coefficients and partitioning. *Ecology letters*, 16(8), 951-963.
- Leprieur, F., Beauchard, O., Blanchet, S., Oberdorff, T., & Brosse, S. (2008a). Fish invasions in the world's river systems: when natural processes are blurred by human activities. *PLoS biology*, 6(2), e28.
- Leprieur, F., Beauchard, O., Hugueny, B., Grenouillet, G. & S. Brosse, 2008. Null model of biotic homogenization: A test with the European freshwater fish fauna. *Diversity and Distributions* 14: 291-300.
- Leprieur, F., Beauchard, O., Hugueny, B., Grenouillet, G., & Brosse, S. (2008b). Null model of biotic homogenization: a test with the European freshwater fish fauna. *Diversity and Distributions*, 14(2), 291-300.
- Leprieur, F., Olden, J. D., Lek, S., & Brosse, S. (2009). Contrasting patterns and mechanisms of spatial turnover for native and exotic freshwater fish in Europe. *Journal of Biogeography*, 36(10), 1899-1912.
- Leprieur, F., Tedesco, P. A., Hugueny, B., Beauchard, O., Dürr, H. H., Brosse, S., & Oberdorff, T. (2011). Partitioning global patterns of freshwater fish beta diversity reveals contrasting signatures of past climate changes. *Ecology letters*, 14(4), 325-334.
- Leroy, B., Dias, M. S., Giraud, E., Hugueny, B., Jézéquel, C., Leprieur, F., ... & Tedesco, P. A. (2019). Global biogeographical regions of freshwater fish species. *Journal of biogeography*, 46(11), 2407-2419.
- Levêque, C., Oberdorff, T., PAUGy, D., Stiassny, M. L. J., & Tedesco, P. A. (2008). Global diversity of fish (Pisces) in freshwater. In *Freshwater animal diversity assessment* (pp. 545-567). Springer, Dordrecht.
- Lewis, S.L. & M.A. Maslin, 2015. Defining the Anthropocene. *Nature* 519: 171-180.

- Lindholm, M., J. Alahuhta, J. Heino, J. Hjort & H. Toivonen, 2020. Changes in the functional features of macrophyte communities and driving factors across a 70-year period. *Hydrobiologia* 847:3811-3827.
- Liu, C., D. He, Y. Chen & J. D. Olden, 2017. Species invasions threaten the antiquity of China's freshwater fish fauna. *Diversity and Distributions* 23: 556–566.
- Liu, C., D. He, Y. Chen & J. D. Olden, 2017. Species invasions threaten the antiquity of China's freshwater fish fauna. *Diversity and Distributions* 23: 556–566.
- Luiz, O.J., J.D. Olden, M.J. Kennard, D.A. Crook, M.M. Douglas, T.M. Saunders & A. J. King, 2019. Trait-based ecology of fishes: A quantitative assessment of literature trends and knowledge gaps using topic modelling. *Fish and Fisheries* 20: 1100– 1110.
- Magurran, A.E., 2004. *Measuring Biological diversity*. Blackwell, Oxford.
- Magurran, A.E., 2016. How ecosystems change. *Science* 351: 448-449.
- Magurran, A.E., S.R. Baillie, S.T. Buckland, J.McP. Dick, D.A. Elston, E.M. Scott, ... & A.D. Watt, 2010. Long-term datasets in biodiversity research and monitoring: assessing change in ecological communities through time. *Trends in Ecology & Evolution* 24: 574-582.
- Marr, S.M., J.D. Olden, F. Leprieur, I. Arismendi, M. Cáleta, D.L. Morgan, ... & E. García-Berthou, 2013. A global assessment of freshwater fish introductions in mediterranean-climate regions. *Hydrobiologia* 719: 317-329.
- Matsuzaki, S.I.S., T. Sasaki & M. Akasaka, 2013. Consequences of the introduction of exotic and translocated species and future extirpations on the functional diversity of freshwater fish assemblages. *Global Ecology and Biogeography* 22:1071-1082.
- McComb, B.C., & S.A. Cushman, 2020. Editorial: Synergistic Effects of Pervasive Stressors on Ecosystems and Biodiversity. *Frontiers in Ecology and Evolution* 8: 1-4.
- McGill, B.J., M. Dornelas, N.J. Gotelli & A.E. Magurran, 2015. Fifteen forms of biodiversity trend in the Anthropocene. *Trends in Ecology & Evolution* 30: 104-113.

- McKinney, M. & J. Lockwood, 1999. Biotic homogenization: a few winners replacing many losers in the next mass extinction. *Trends in Ecology & Evolution* 14: 450-453.
- Milardi, M., Gavioli, A., Soininen, J., & Castaldelli, G. (2019). Exotic species invasions undermine regional functional diversity of freshwater fish. *Scientific reports*, 9(1), 1-10.
- Mlambo, M.C., 2014. Not all traits are ‘functional’: insights from taxonomy and biodiversity-ecosystem functioning research. *Biodiversity and Conservation* 23: 781-790.
- Molony, B., & Molony, B. (2001). Environmental requirements and tolerances of rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) and brown trout (*Salmo trutta*) with special reference to Western Australia: a review (Vol. 130). Department of Fisheries, Government of Western Australia.
- Mouillot D., S. Villéger, V. Parravicini, M. Kulbicki, J.E. Arias-Gonzalez, M. Bender, P. Chabanet, S.R. Floeter, A. Friedlander, L. Vigliola & D.R. Bellwood, 2014. Functional over-redundancy and high functional vulnerability in global fish faunas on tropical reefs. *Proceedings of the National Academy of Science* 111:13757-13762.
- Mouillot, D., S. Villéger, M. Scherer-Lorenzen & N. W. Mason, 2011. Functional structure of biological communities predicts ecosystem multifunctionality. *PLoS One* 6: e17476.
- Ng, C. K. C., & Tan, J. (2021) Cryptic species and grey zone speciation of the *Barbodes binotatus* complex (Teleostei, Cyprinidae) in Sundaland. *Journal of Fish Biology*.
- Novomodny, G., Sharov, P., & Zolotukhin, S. (2004). Amur fish: wealth and crisis. WWF, Vladivostok, Russia.
- Oberdorff, T., 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*.
- Olden, J. D., L. Comte & X. Giam, 2018. The Homogocene: a research prospectus for the study of biotic homogenisation. *NeoBiota* 37: 23–36.
- Olden, J.D. & T.P. Rooney, 2006. On defining and quantifying biotic homogenization. *Global Ecology Biogeography* 15: 113-120.

- Olden, J.D., L. Comte & X. Giam, 2018. The Homogocene: a research prospectus for the study of biotic homogenisation. *NeoBiota* 37: 23-36.
- Olden, J.D., N.L. Poff, M.R. Douglas, M.E. Douglas & K.D. Fausch, 2004. Ecological and evolutionary consequences of biotic homogenization. *Trends in Ecology & Evolution* 19: 18-24.
- Oliver, T.H., M.S. Heard, N.J. Isaac, D.B. Roy, D. Procter, F. Eigenbrod, ... & V. Proença, 2015. Biodiversity and resilience of ecosystem functions. *Trends in Ecology & Evolution* 30: 673-684.
- Padial, A.A., J.R.S. Vitule, & J.D. Olden, 2020. Preface: Aquatic Homogenocene—understanding the era of biological re-shuffling in aquatic ecosystems. *Hydrobiologia* 847: 3705-3709.
- Padial, A.A., Vitule, J.R.S., & J.D. Olden, 2020. Preface: Aquatic Homogenocene—understanding the era of biological re-shuffling in aquatic ecosystems. *Hydrobiologia*, 847: 3705-3709
- Pagad, S., Genovesi, P., Carnevali, L., Scalera, R., & Clout, M. (2015). IUCN SSC Invasive Species Specialist Group: invasive alien species information management supporting practitioners, policy makers and decision takers. *Management of Biological Invasions*, 6(2), 127.
- Page, M.J., J.R. McKenzie, P.M. Bossuyt, I. Boutron, T.C. Hoffmann, C.D. Mulrow, ... & D. Moher, 2020. Updating guidance for reporting systematic reviews: development of the PRISMA 2020 statement. *MetaArXiv Preprints*.
- Peoples, B.K., A.J.S. Davis, S.R. Midway, J.D. Olden, & L. Stoczynski, 2020. Landscape-scale drivers of fish faunal homogenization and differentiation in the eastern United States. *Hydrobiologia* 847: 3727-3741.
- Pineda, A., P. Iatskiu, S. Jati, A.C. Paula, B.F. Zanco, C.C. Bonecker, ... & L.C. Rodrigues, 2020. Damming reduced the functional richness and caused the shift to a new functional state of the phytoplankton in a subtropical region. *Hydrobiologia* 847: 3857-3875.
- Podani, J. & D. Schmera, 2011. A new conceptual and methodological framework for exploring and explaining pattern in presence – absence data. *Oikos* 120: 1625–1638.
- Pool, T.K., & J.D. Olden, 2012. Taxonomic and functional homogenization of an endemic desert fish fauna. *Diversity and Distributions* 18:, 366-376.

- Pozzobom, U. M., Heino, J., Brito, M. T. D. S., & Landeiro, V. L. (2020). Untangling the determinants of macrophyte beta diversity in tropical floodplain lakes: insights from ecological uniqueness and species contributions. *Aquatic Sciences*, 82, 1-11.
- Prather, C.M., S.L. Pelini, A. Laws, E. Rivest, M. Woltz, C.P. Bloch, ... & A. Joern, 2013. Invertebrates, ecosystem services and climate change. *Biological Reviews* 88: 327-348.
- Pyšek, P., Hulme, P. E., Simberloff, D., Bacher, S., Blackburn, T. M., Carlton, J. T., ... & Richardson, D. M. (2020). Scientists' warning on invasive alien species. *Biological Reviews*, 95(6), 1511-1534.
- R Core Team (2021). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- R Core Team (2021). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Rahel, F.J. 2002. Homogenization of freshwater faunas. *Annual Review of Ecology and Systematics* 33: 291-315.
- Rolls, R. J., Chessman, B. C., Heino, J., Wolfenden, B., Grown, I. O., Cheshire, K. J., ... & Butler, G. L. (2021). Consequences of hydrological alteration for beta diversity of fish assemblages at multiple spatial scales. *Science of The Total Environment*, 798, 149170.
- Rolls, R.J., J. Heino, D.S. Ryder, B.C., Chessman, I.O. Grown, R.M. Thompson, & K.B. Gido, 2018. Scaling biodiversity responses to hydrological regimes. *Biological Review* 93: 971-995.
- Rosado, B.H., M.S. Figueiredo, E.A. de Mattos, & C.E. Grelle, 2016. Eltonian shortfall due to the Grinnellian view: functional ecology between the mismatch of niche concepts. *Ecography* 39: 1034-1041.
- Sato, R.Y., A.P.L. Costa & A.A. Padial, 2021. The invasive tropical tanner grass decreases diversity of the native aquatic macrophyte community at two scales in a subtropical tidal river. *Acta Botanica Brasilica* 35: 140-150.
- Sarkar, S., & Margules, C. 2002. Operationalizing biodiversity for conservation planning. *Journal of biosciences*, 27(4), 299-308.

- Scott Chamberlain (2017). *rgbif*: Interface to the Global 'Biodiversity' Information Facility 'API'. R package version 0.9.8. <https://CRAN.R-project.org/package=rgbif>
- Silva B., M. T., Heino, J., Pozzobom, U. M., & Landeiro, V. L. (2020). Ecological uniqueness and species richness of zooplankton in subtropical floodplain lakes. *Aquatic Sciences*, 82(2), 1-13.
- Simoes, N.R., L.S. Braghin, G.A. Duré, J.S. Santos, S.L. Sonoda & C.C. Bonecker, 2020. Changing taxonomic and functional  $\beta$ -diversity of cladoceran communities in Northeastern and South Brazil. *Hydrobiologia* 847: 3845-3856.
- Skóra, F., V. Abilhoa, A.A. Padial, & J.R.S. Vitule, 2015. Darwin's hypotheses to explain colonization trends: evidence from a quasi-natural experiment and a new conceptual model. *Diversity and Distributions* 21: 583-594.
- Socolar, J. B., Gilroy, J. J., Kunin, W. E., & Edwards, D. P. (2016). How should beta-diversity inform biodiversity conservation?. *Trends in ecology & evolution*, 31(1), 67-80.
- Spalding, M.D., H.E. Fox, G.R. Allen, N. Davidson, Z.A. Ferdaña, M.A.X. Finlayson, ... & J. Robertson, 2007. Marine ecoregions of the world: a bioregionalization of coastal and shelf areas. *BioScience* 57: 573-583.
- Stendera, S., R. Adrian, N. Bonada, M. Cañedo-Argüelles, B. Hugueny, ... & D. Hering, 2012. Drivers and stressors of freshwater biodiversity patterns across different ecosystems and scales: a review. *Hydrobiologia* 696: 1-28.
- Steneck, R. S., & Pauly, D. (2019). Fishing through the Anthropocene. *Current Biology*, 29(19), R987-R992.
- Stéphane Dray, David Bauman, Guillaume Blanchet, Daniel Borcard, Sylvie Clappe, Guillaume Guenard, Thibaut Jombart, Guillaume Larocque, Pierre Legendre, Naima Madi and Helene H Wagner (2021). *adespatial*: Multivariate Multiscale Spatial Analysis. R package version 0.3-14. <https://CRAN.R-project.org/package=adespatial>
- Stokstad, E. 2005. Taking the pulse of earth's life-support systems. *Science* 308: 41-43.
- Su, G., J. Xu, M. Akasaka, J.G. Molinos & S.M. Shin-ichiro, 2015. Human impacts on functional and taxonomic homogenization of plateau fish assemblages in Yunnan, China. *Global Ecology and Conservation* 4: 470-478.

- Su, G., Logez, M., Xu, J., Tao, S., Villéger, S., & Brosse, S. (2021). Human impacts on global freshwater fish biodiversity. *Science*, 371(6531), 835-838.
- Su, G., M. Logez, J. Xu, S. Tao, S. Villéger, & S. Brosse, 2021. Human impacts on global freshwater fish biodiversity. *Science* 371: 835-838.
- Su, G., S. Villéger, & S. Brosse, 2019. Morphological diversity of freshwater fishes differs between realms, but morphologically extreme species are widespread. *Global Ecology and Biogeography* 28: 211- 221.
- Su, G., S. Villéger, & S. Brosse, 2020. Morphological sorting of introduced freshwater fish species within and between donor realms. *Global Ecology and Biogeography* 29: 803-813.
- Su, G., Villéger, S., & Brosse, S. (2019). Morphological diversity of freshwater fishes differs between realms, but morphologically extreme species are widespread. *Global Ecology and Biogeography*, 28(2), 211-221.
- Tedesco, P. A., Leprieur, F., Hugueny, B., Brosse, S., Dürr, H. H., Beauchard, O., ... & Oberdorff, T. (2012). Patterns and processes of global riverine fish endemism. *Global Ecology and Biogeography*, 21(10), 977-987.
- Tedesco, P.A., O. Beauchard, R. Bigorne, S. Blanchet, L. Buisson, L. Conti, ... & T. Oberdorff, 2017. Data Descriptor: A global database on freshwater fish species occurrence in drainage basins. *Scientific Data* 4: 1-6.
- Tilman, D., 2001. Functional Diversity. *Encyclopedia of Biodiversity* 3: 109-120
- Toussaint, A., Beauchard, O., Oberdorff, T., Brosse, S., & Villéger, S. (2014). Historical assemblage distinctiveness and the introduction of widespread non-native species explain worldwide changes in freshwater fish taxonomic dissimilarity. *Global Ecology and Biogeography*, 23(5), 574-584.
- Toussaint, A., Beauchard, O., Oberdorff, T., Brosse, S., & Villéger, S. (2016). Worldwide freshwater fish homogenization is driven by a few widespread non-native species. *Biological Invasions*, 18(5), 1295-1304.
- Toussaint, A., N. Charpin, S. Brosse, & S. Villéger, 2016. Global functional diversity of freshwater fish is concentrated in the Neotropics while functional vulnerability is widespread. *Scientific Reports* 6: 1-9.
- Vellend, M., 2017. The biodiversity conservation paradox. *American Scientist* 105: 94-101.
- Veech, J. A., Summerville, K. S., Crist, T. O., & Gering, J. C. 2002. The additive partitioning of species diversity: recent revival of an old idea. *Oikos*, 99(1), 3-9.

- Vila, I., Pardo, R., & Scott, S. (2007). Freshwater fishes of the Altiplano. *Aquatic Ecosystem Health & Management*, 10(2), 201-211.
- Vilà, M., C. Basnou, P. Pyšek, M. Josefsson, P. Genovesi, S. Gollasch, ... & DAISIE partners, 2010. How well do we understand the impacts of alien species on ecosystem services? A pan-European, cross-taxa assessment. *Frontiers in Ecology and the Environment* 8: 135-144.
- Villéger, S., G. Grenouillet & S. Brosse, 2014. Functional homogenization exceeds taxonomic homogenization among European fish assemblages. *Global ecology and biogeography* 23: 1450-1460.
- Villéger, S., G. Grenouillet, & S. Brosse, 2013. Decomposing functional  $\beta$ -diversity reveals that low functional  $\beta$ -diversity is driven by low functional turnover in European fish assemblages. *Global Ecology and Biogeography* 22: 671-681.
- Villéger, S., J.R. Miranda, D.F. Hernández & D. Mouillot, 2010. Contrasting changes in taxonomic vs. functional diversity of tropical fish communities after habitat degradation. *Ecological applications* 20: 1512-1522.
- Villéger, S., Mason, N.W., & D. Mouillot, 2008. New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology* 89: 2290-2301.
- Villéger, S., S. Blanchet, O. Beauchard, T. Oberdorff, & S. Brosse, 2011. Homogenization patterns of the world's freshwater fish faunas. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 108: 18003-18008.
- Villéger, S., S. Brosse, M. Mouchet, D. Mouillot, & M.J. Vanni, 2017. Functional ecology of fish: current approaches and future challenges. *Aquatic Sciences* 79: 783-801.
- Vitule, J. R., Agostinho, A. A., Azevedo-Santos, V. M., Daga, V. S., Darwall, W. R., Fitzgerald, D. B., ... & Winemiller, K. O. (2017). We need better understanding about functional diversity and vulnerability of tropical freshwater fishes. *Biodiversity and Conservation*, 26(3), 757-762.
- Vitule, J. R., Occhi, T. V., Kang, B., Matsuzaki, S. I., Bezerra, L. A., Daga, V. S., ... & Padial, A. A. (2019). Intra-country introductions unraveling global hotspots of alien fish species. *Biodiversity and Conservation*, 28(11), 3037-3043.
- Vitule, J.R., A.A. Agostinho, V.M. Azevedo-Santos, V.S. Daga, W.R. Darwall, D. Fitzgerald, ... & K. O. Winemiller, 2017. We need better understanding about

functional diversity and vulnerability of tropical freshwater fishes. *Biodiversity and Conservation* 26: 757-762.

- Vitule, J.R., T.V.T. Occhi, B. Kang, S-I. Matsuzaki, L.A. Bezerra, V.S. Daga ... & A.A. Padial, 2019. Intra-country introductions unraveling global hotspots of alien fish species. *Biodiversity and Conservation* 28: 3037-3043.
- Vitule, J.R.S., F. Skóra & V. Abilhoa, 2012. Homogenization of freshwater fish faunas after the elimination of a natural barrier by a dam in Neotropics. *Diversity and Distributions* 18: 111-120.
- Wilson, E.O., 1988. *Biodiversity*. The National Academies Press, Washington, DC.
- Winemiller, K.O., D.B. Fitzgerald, L.M. Bower, & E.R. Pianka, 2015. Functional traits, convergent evolution, and periodic tables of niches. *Ecology Letters* 18: 737-751.
- Xu, J., J. García Molinos, G. Su, S. I. S. Matsuzaki, M. Akasaka, H. Zhang, & J. Heino, 2019. Cross-taxon congruence of multiple diversity facets of freshwater assemblages is determined by large-scale processes across China. *Freshwater Biology* 64: 1492-1503.
- Zeni, J.O., D.J. Hoeinghaus, C.A. Roa-Fuentes & L. Casatti, 2020. Stochastic species loss and dispersal limitation drive patterns of spatial and temporal beta diversity of fish assemblages in tropical agroecosystem streams. *Hydrobiologia* 847: 3829-3843.
- Zhang, M., J.G. Molinos, X. Zhang & J. Xu, 2018. Functional and taxonomic differentiation of macrophyte assemblages across the Yangtze River floodplain under human impacts. *Frontiers in plant science* 9: 387.