

ZONAÇÃO LONGITUDINAL DA ICTIOFAUNA EM AMBIENTES LÓTICOS

Fabio Cop Ferreira; Ursulla Pereira Souza & Miguel Petrere Jr

Laboratório de Pescarias Continentais. Departamento de Ecologia. Universidade Estadual Paulista (UNESP - Rio Claro).

E-mail: mpetrere@rc.unesp.br

O Ambiente físico

O primeiro modelo conceitual de bacia hidrográfica é conhecido da obra de John Playfair (1748-1819), “*Illustrations of the Huttonian Theory of the Earth*”, onde a relação entre o vale e o rio que o atravessa é definida da seguinte forma: “*cada rio consiste em um tronco principal, alimentado por um certo número de tributários, sendo que cada um deles corre em um vale proporcional ao seu tamanho, e o conjunto forma um sistema de vales comunicantes com declividades tão perfeitamente ajustadas que nenhum deles se une ao vale principal em um nível demasiado superior ou inferior; tal circunstância seria infinitamente improvável se cada vale não fosse obra do rio que o ocupa*” (Playfair, 1802).

Mais de um século depois, Horton (1945) considerou que uma bacia de drenagem deveria ser expressa através de uma abordagem quantitativa em termos (i) da ordem dos canais, (ii) da densidade de drenagem, (iii) da razão de bifurcação e (iv) da razão entre o comprimento e o número de riachos de uma dada ordem. Dentre estes conceitos, a definição de ordem de canal merece destaque, pois aparece como uma das formas mais simples de classificação de um trecho fluvial, sendo utilizada ainda hoje para expressar a relação entre o tamanho e a posição de um riacho na bacia. Trechos de ordem 1 são aqueles riachos que não recebem nenhum tributário. A junção de dois canais de ordem 1 formará um trecho de ordem 2 que permanecerá assim até a junção de dois canais de ordem 2, formando conseqüentemente um canal de ordem 3 e assim por diante (Horton, 1945, págs. 281-283). Esta forma de classificação é conhecida hoje como “Classificação de Strahler”, embora o próprio Strahler (1952) reconheça a autoria de Horton (1945).

Até meados da década de 50, já haviam sido estabelecidas as bases quantitativas que relacionavam os processos físicos de erosão, deposição e transporte de sedimentos

às características da declividade, geologia do terreno, capacidade de infiltração do solo, tipo de fluxo e precipitação (Horton, 1945, Sthaler, 1952, 1956, 1957, 1958, 1964).

O primeiro modelo de predição para sistemas lóticos relacionando possíveis processos biológicos à estrutura física ao longo do gradiente longitudinal foi elaborado por Vannote e colaboradores (1980). O modelo do Rio Contínuo (River Continuum Concept – RCC) utilizou alguns conceitos da dinâmica de funcionamento dos componentes físicos de sistemas fluviais, estabelecidos décadas antes na geociência, para prever a dinâmica de funcionamento da contraparte biológica. A hipótese é de que as características estruturais e funcionais das comunidades devem se ajustar ao estado médio do ambiente, estando condicionadas aos padrões de entrada, transporte, utilização e armazenamento da matéria orgânica. O sistema lótico é comparado a um arranjo linear, que da cabeceira à foz apresenta um aumento gradual de tamanho (largura ou ordem do canal), sendo que os trechos fluviais podem ser classificados em três grupos: (i) riachos de cabeceira (ordem 1-3), (ii) riachos pequenos e médios (ordem 4-6) e (iii) grandes rios (ordem > 6). Obviamente, a relação entre estes grupos e as respectivas ordens dos canais pode variar de acordo com o desenho da bacia. Conforme o canal aumenta em tamanho, Vannote et al. (1980) sugerem que a importância da entrada de material orgânico alóctone (proveniente do meio terrestre) deve diminuir no sentido montante-jusante, principalmente pela diminuição da relação entre a cobertura vegetal e a largura do canal, e que este padrão coincide com um aumento da produção primária devido à entrada de mais luminosidade no sistema. Conseqüentemente é observada uma mudança na relação entre produção primária (P) e respiração (R), caracterizando uma mudança gradual de um sistema heterotrófico para um sistema autótrofo. Outra relação predita pelo RCC é a da diminuição da matéria orgânica particulada grossa (CPOM) e o aumento da matéria orgânica particulada fina (FPOM) no sentido cabeceira-foz, devido aos efeitos da fragmentação resultantes de processos físicos e biológicos. Em grandes rios o efeito da cobertura vegetal é insignificante, entretanto a entrada de luz e, portanto, a produção primária ainda pode ser limitada pela turbidez e profundidade, gerando uma ligeira queda na relação P/R (Figura 1).

As adaptações morfológicas e comportamentais das comunidades aquáticas resultantes dos fatores citados acima foram discutidas principalmente com base na fauna de invertebrados, sendo reconhecidos quatro grupos funcionais: (i) fragmentadores, (ii) pastadores, (iii) coletores e (iv) predadores. A abundância dos fragmentadores é maior nos trechos iniciais devido à maior contribuição da CPOM, enquanto os coletores

seguem o sentido inverso, sendo dominantes nos trechos inferiores da bacia devido à predominância da FPOM. Os pastadores são pouco abundantes nos trechos iniciais e finais devido à baixa produção primária nestes trechos, mas particularmente dominantes nas porções intermediárias, enquanto a contribuição relativa dos predadores tende a ser semelhante ao longo de todo o contínuo (Figura 2). O modelo do Rio Contínuo prevê que a matéria que entra no sistema nos trechos de cabeceira e que não é processada no local deve ser carregada rio abaixo e totalmente utilizada pelas comunidades ao longo da bacia, de forma que a dinâmica do sistema como um todo permaneça em equilíbrio.

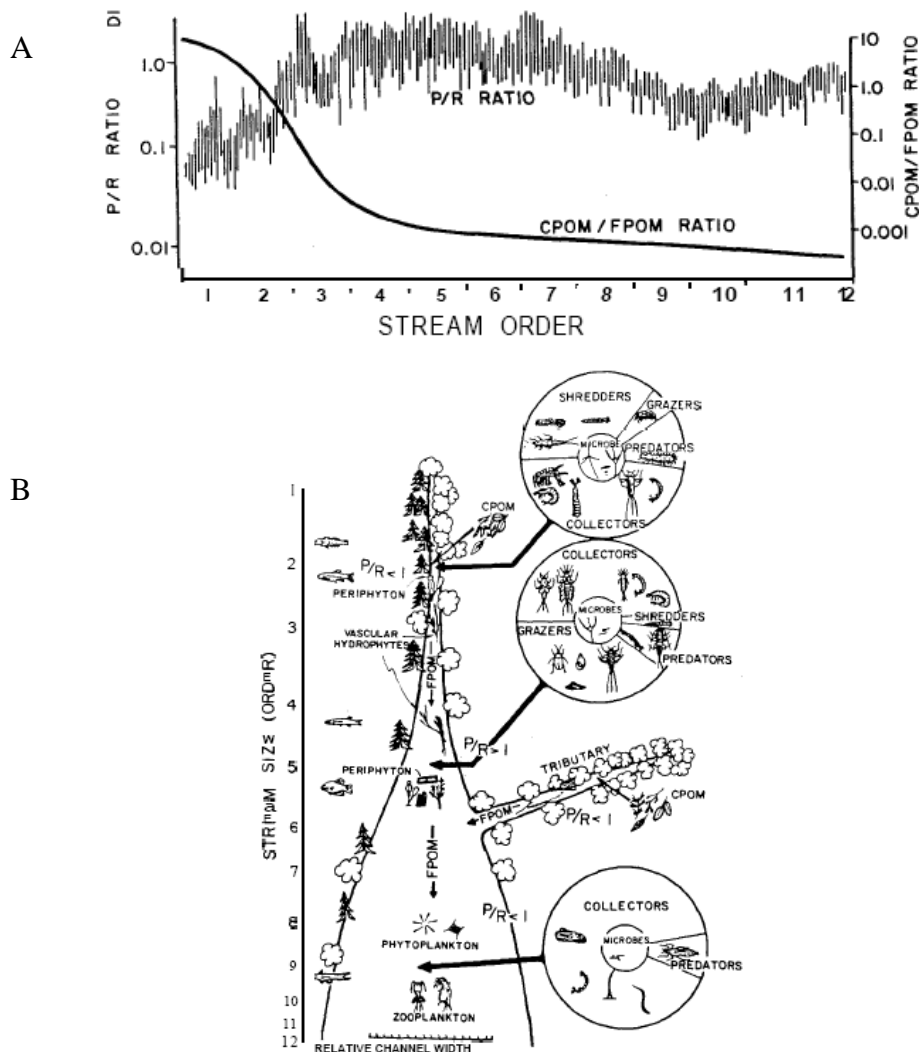


Figura 1: A) Aumento hipotético na relação entre produção (P) e respiração (R) e diminuição na relação entre matéria orgânica particulada grossa (CPOM) e matéria orgânica particulada fina (FPOM) conforme aumenta a ordem do canal. B) Relação predita entre o aumento do tamanho do canal e as mudanças graduais nos componentes bióticos e abióticos de sistema (Extraído de Vannote et al., 1980).

A aparente simplicidade do RCC, comparando o sistema fluvial a um contínuo linear, embora alvo de muitas críticas, foi responsável por torná-lo um dos modelos mais influentes nos últimos 30 anos, no que se refere à explicação dos mecanismos responsáveis pelos padrões biológicos nestes ambientes. Sua base conceitual serviu de suporte para a construção de modelos mais elaborados e destinados à interpretação de propriedades mais específicas e que alteram as previsões do contínuo. Por exemplo, qual o efeito das inundações laterais que ocorrem sazonalmente em grandes bacias tropicais (Junk et al., 1989; Junk & Wantzen, 2004)? Qual o efeito da junção de tributários de baixa ordem aos trechos finais de uma bacia (Osborne & Willey, 1992; Benda et al., 2004)? Qual o efeito de barragens artificiais em diferentes pontos do sistema (Ward & Stanford, 1983)? O RCC aparece como um modelo de referência para estas e outras situações particulares.

Recentemente Thorp et al. (2006) propuseram uma síntese teórica do funcionamento dos ecossistemas de rios e riachos (Riverine Ecosystem Synthesis – RES) unindo as contribuições publicadas entre 1980 e 2004, na tentativa de fornecer novos elementos para a compreensão destes ambientes. A RES se fundamenta nos conceitos de zonação das características hidrológicas e geomorfológicas, que são responsáveis por formar manchas hidrogeomórficas (Hydrogeomorphic Patches - HP). As condições climáticas, declividade e conectividade do sistema influenciam estas manchas pela modificação do transporte de água, sedimento, matéria orgânica e nutrientes. Os autores sugerem que a definição das HP's deve utilizar de técnicas e terminologias da geomorfologia fluvial, o que tornaria sua classificação menos arbitrária do que a definição geralmente utilizada para “trechos”, “seções” ou “segmentos” (Frissell et al., 1986). Exemplos destas manchas são os canais encaixados ou anastomosados, braços de rios, lagoas conectadas ou não ao canal principal, baías, planícies alagadas, etc. As HP's se diferenciam nas características laterais, verticais, na estrutura interna, complexidade hidrológica, produtividade do sistema, metabolismo, ciclagem de nutrientes, transporte de matéria orgânica, etc. e servem de suporte para a definição das zonas funcionais (Functional Process Zones – FPZ), definidas quando são considerados os mecanismos ecológicos que atuam nestas manchas. Embora as FPZ's sejam definidas como zonas, elas não estão diretamente relacionadas à caracterização histórica deste termo, pois uma mesma FPZ pode estar presente várias vezes ao longo do sistema de uma forma não previsível (Figura 2). Os autores reconhecem, entretanto,

que a probabilidade da ocorrência de determinados tipos de HP's e das respectivas FPZ's é diferente de acordo com a posição longitudinal na bacia, acompanhando o decréscimo na elevação, declividade e aumento no volume d'água. No entanto quando são comparadas regiões com diferentes climas ou relevos, a previsibilidade sobre a ocorrência e posição de uma FPZ pode se tornar mais difícil. Da mesma forma, a dinâmica temporal de cada FPZ's é altamente variável. Por exemplo, em riachos íngremes de encostas, não ocorrem áreas laterais alagadas. Uma precipitação intensa resulta num rápido aumento do fluxo d'água dentro do canal, mas que retorna a seu nível normal após poucas horas. Já em trechos menos íngremes, formam-se as planícies de inundação e as lagoas marginais que permanecem alagadas por meses. Em regiões de cabeceira com baixa declividade (riachos de altitude) é comum a presença de brejos ou pequenos alagados. Embora em menor escala, os processos biológicos que ocorrem em épocas de chuva intensa nestes ambientes podem ser mais similares aos que ocorrem em áreas alagadas, do que aqueles que ocorrem nos trechos íngremes de encosta logo abaixo. Em comparação com o RCC, esta síntese de sistemas lóticos adiciona uma série de complexidades estruturais e ecológicas e pode ser tratada em diferentes escalas. Por exemplo, manchas de habitats consideradas importantes para a fauna de peixes podem não ser relevantes se considerada a macrofauna de invertebrados, o zooplâncton ou a comunidade de macrófitas. Para cada um destes organismos devem ser delimitadas diferentes FPZ's. Da mesma forma, uma abordagem local que considerasse somente o trecho estuarino envolveria a quantificação de variáveis diferentes daquelas que seriam consideradas numa escala maior de bacia hidrográfica. Saindo do plano conceitual, a utilidade deste modelo dependerá de como as manchas hidrogeomórficas e as respectivas zonas funcionais poderão ser adequadamente mapeadas em campo e de como elas serão utilizadas para compreendermos os mecanismos ecológicos que operam nestes sistemas.

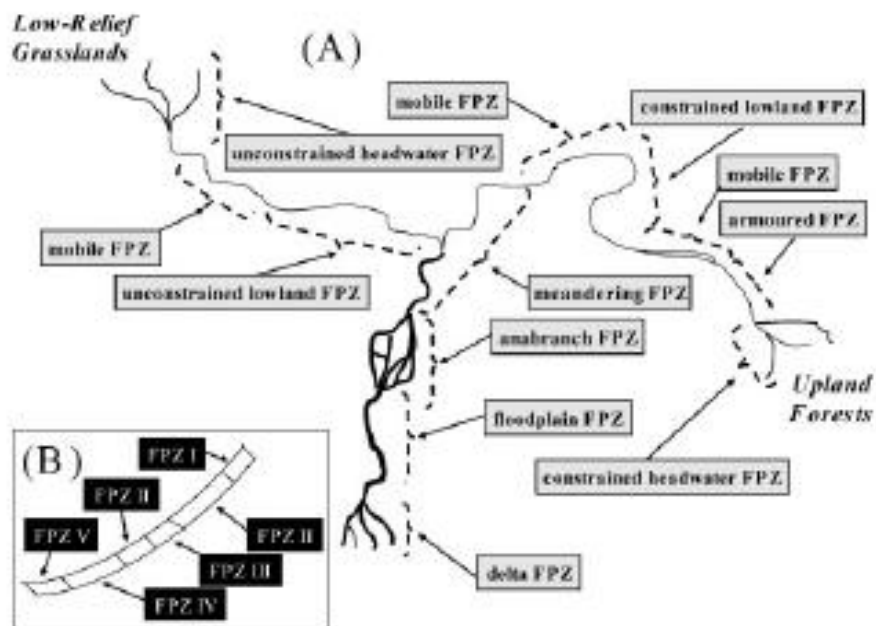


Figura 2: Visão esquemática de uma bacia de drenagem apontando vários tipos de zonas funcionais (FPZ) (Extraído de Thorp et al., 2006).

Efeitos sobre a fauna de peixes

A influência da posição longitudinal na bacia sobre a composição da fauna de peixes já havia sido reconhecida até meados do século XX. Embora raramente citados em trabalhos mais recentes, alguns temas relacionados à sucessão longitudinal, riqueza e diversidade de espécies de peixes já haviam sido abordados durante este período, destacando-se o papel da complexidade estrutural, distância da foz, composição do substrato, variações de temperatura na água, profundidade e cobertura vegetal (Shelford, 1911, Huet, 1959, Kuehne, 1962, Sheldon, 1968). Uma busca rápida em qualquer base de pesquisa eletrônica mostra como estes temas continuam guiando a pesquisa científica em sistemas lóticos. Shelford (1911) notou, por exemplo, que espécies de peixes habitando a mesma região ao longo do gradiente longitudinal e vivendo, portanto, sob as mesmas condições ambientais, raramente seriam morfologicamente semelhantes. O autor propôs que os mecanismos biológicos destes padrões deveriam ser estudados através de uma abordagem experimental. Note que estas observações foram feitas décadas antes do desenvolvimento de princípios ecológicos como a exclusão competitiva (Gause, 1932) ou do espaço de nicho (Hutchinson, 1957). Com relação à pesca de água interiores, o trabalho original de Antipa (1910) *apud* Welcomme (1979)

no rio Danúbio verificou uma relação direta entre o rendimento pesqueiro e a frequência e intensidade dos períodos de cheia. Estes eventos, quando o rio extravasa para a planície de inundação, ocorrem com mais intensidade nos trechos inferiores das bacias e mostram que o funcionamento dos ecossistemas lóticos não pode ser considerado isoladamente do meio terrestre que os circunda (Junk et al. 1989).

Uma seqüência natural destes estudos foi a delimitação de zonas ao longo do contínuo nas quais prevaleceriam diferentes grupos de espécies. Inicialmente o conceito de zonação surgiu para explicar a composição da fauna de peixes em rios do leste Europeu (Huet, 1959). Foram definidos 5 trechos ao longo do gradiente longitudinal: (i) riachos rasos e com fluxo rápido de corrente próximo às cabeceiras (Trout Zone), (ii) riachos um pouco mais fundos que os anteriores com predomínio de corredeiras (Grayling Zone), (iii) canais lóticos nos trechos médios das bacias (Barbel Zone), (iv) trechos lânticos nas porções médias das bacias (Bream Zone), e (v) trechos finais próximos à foz da bacia (Smelt Zone), este último constituído das regiões de águas salobras e da porção estuarina. Em trabalhos recentes, observa-se uma preocupação em utilizar o padrão de zonação longitudinal como ferramenta para o monitoramento da integridade do sistema lótico, utilizando-o como referência para situações de alterações não naturais do meio hídrico. De fato algumas bacias hidrográficas cujo padrão natural de fluxo foi altamente modificado pela construção de barragens ou pela retificação do canal, já não apresentam um padrão de zonação como descrito por Huet (1959).

Entretanto, classificações que estejam baseadas estritamente em caracteres taxonômicos são válidas apenas localmente. É importante a incorporação de caracteres bionômicos que permitam a comparação entre assembléias de peixes distintas taxonomicamente, mas que estejam sujeitas aos mesmos tipos de pressões seletivas (Aarts & Nienhuis, 2003). Sabe-se que variáveis como velocidade da água, profundidade e disponibilidade de abrigo para as diferentes fases de vida influenciam o estabelecimento de populações em rios e riachos. Em trechos de cabeceira onde há o predomínio de corredeiras rasas, existe uma tendência às espécies apresentarem corpo achatado e de comportamento fortemente associado ao substrato e que estas características são convergentes, inclusive entre as faunas de diferentes continentes (Lamouroux et al., 2002; Winemiller et al., 2008). Nestes ambientes de cabeceira, onde o fluxo d'água é muitas vezes intenso e imprevisível, o sucesso reprodutivo das espécies é garantido por estratégias reprodutivas diferenciadas, como a proteção dos ovos depositando-os em fendas de rochas (*lithophils*, sensu Balon, 1975). Outros ambientes,

como lagoas laterais marginais que permanecem isoladas do canal principal durante parte de ano apresentam outros tipos de limitação, entre elas o baixo teor de oxigênio.

No sentido de delimitar alguns critérios importantes para a manutenção das populações de peixes em diferentes trechos de uma bacia hidrográfica, foi proposto o conceito de “guildas ambientais” (Welcomme et al., 2006, Tabela 1). Para a definição destas “guildas” foram considerados quatro critérios: (i) a posição ocupada preferencialmente dentro do sistema lótico, (ii) os padrões de movimentação e migração, (iii) as estratégias reprodutivas e (iv) o grau de resistência a anoxia. No canal principal (*eupotamon*) foram reconhecidas as áreas marginais e o centro do canal e, ao longo do contínuo fluvial, a bacia foi subdividida nos setores superior (*rhithron*) e médio-inferior (*potamon*). Além do canal principal foram reconhecidos outros tipos de ambientes como: canais anastomosados com fluxo sazonal e áreas de remanso laterais conectados ao canal principal (*parapotamon*), lagoas sazonalmente conectadas ao canal principal (*plesiopotamon*), baías desconectadas do canal principal cuja água brota do solo (*paleopotamon*), a planície de inundação, o estuário e lagoas costeiras (Figura 3). As estratégias reprodutivas basearam-se nos grupos definidos por Balon (1975). Diferentes estratégias alimentares não foram utilizadas por serem consideradas muito variáveis e dependentes de padrões locais e/ou sazonais de disponibilidade de alimento, além de mudarem ao longo do desenvolvimento ontogenético.

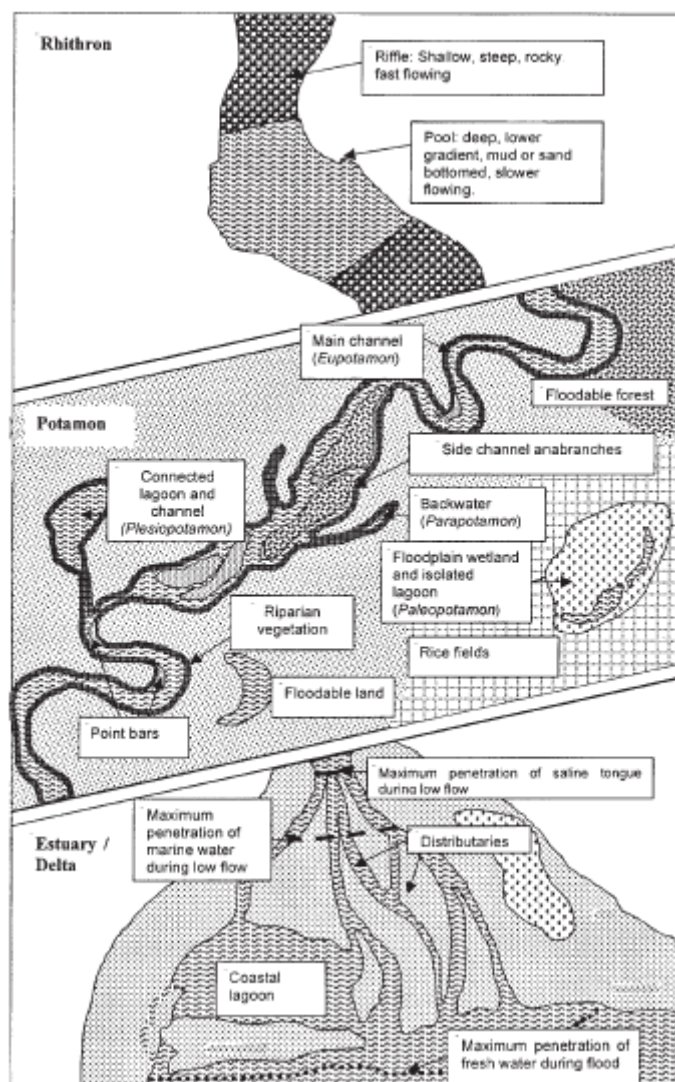


Figura 3: Diagrama dos principais tipos de habitats em uma bacia hidrográfica (Extraído de Welcomme et al., 2006).

Tabela 1: Classificação e características principais das “guildas ambientais” (Welcomme et al., 2006). Os nomes em inglês foram mantidos como referência, pois são de ampla aplicação na literatura embora muitos deles não apresentem um termo correspondente na língua portuguesa.

Trechos superiores (*Rhithronic guilds*)

Riffle guilds: Habitam corredeiras e trechos pedregosos. São peixes de pequeno porte com adaptações para se manterem fixos ao substrato (espinhos, corpo achatado, ventosas). Geralmente desovam no substrato em fendas de rochas onde os ovos permanecem protegidos. Podem ser insetívoros ou perifitívoros raspadores, especializados em retirar algas aderidas ao substrato.

Pool guild: Habitam poções com fluxo d’água reduzido e, em geral, ficam protegidos sob a vegetação. Podem se alimentar de itens que ficam a deriva, no fundo ou que caem da vegetação alóctone. A reprodução pode ser semelhante ao grupo anterior ou os ovos podem permanecer presos à vegetação.

Trechos médios e inferiores de água doce (*Potamonic guilds*)

Guildas de trechos lênticos (*Lentic guilds*)

Plesiopotamonic guild: Espécies tolerantes a baixos níveis de oxigênio. Podem ocupar as margens do canal, permanecer em áreas laterais pouco oxigenadas ou ocupar a planície de inundação. Os movimentos entre estes ambientes e o canal principal é definido como migração lateral.

Paleopotamonic guild: Tolerantes a completa anoxia sendo em geral espécies residentes.

Annual guild: Habitam corpos d’água isolados que se formam sazonalmente. Completam todo seu ciclo de vida em uma única estação chuvosa e os ovos apresentam um período de dormência, permanecendo viáveis pelo menos até a próxima estação chuvosa quando irão eclodir.

Guildas de trechos lóticos (*Lotic guilds*)

Eupotamonic pelagophilic guild: Os adultos habitam somente o canal principal, apresentando migrações longitudinais para reprodução (sentido jusante-montante) e alimentação (sentido montante-justante). Apresentam predominantemente ovos flutuantes, de onde vem o termo “pelagophilic”. Desta forma, os adultos migram rio acima e desovam. Os ovos e larvas ficam a deriva, podendo alcançar áreas laterais que serão utilizadas como berçário.

Eupotamonic lithophilic guild: Comportamentos semelhantes ao grupo anterior, no

entanto, os ovos são depositados sob rochas (lithophilic), na areia (psammophilic) ou em plantas e raízes. Os juvenis podem ser residentes de trechos mais a montante por um determinado período.

Eupothamonic phytophilic guild: Utilizam as planícies de inundação como local de desova, berçários e alimentação. Podem apresentar migrações laterais entre áreas de reprodução e alimentação na planície de inundação ou inclusive para o canal principal, utilizando-o como refúgio. Desovam predominantemente em plantas nas quais os ovos ficam aderidos (phytophilic).

Parapotamonic guilds: Habitam canais anastomosados ou áreas laterais com baixa correnteza ou sujeitos à inundações sazonais.

Eurytopic guilds

Eupotamonic benthic guilds: Espécies bentônicas que ocupam o canal principal. Podem ou não ser tolerantes a baixos níveis de oxigênio.

Eupotamonic riparian guild: Habitam áreas da vegetação ripária nas margens do canal principal e geralmente toleram baixos níveis de oxigênio. Os comportamentos migratórios são variáveis.

Estuários e lagoas costeiras (*Estuarine and coastal lagoon guilds*)

Freshwater estuarine guild: Espécies estenohalinas que ocupam as áreas menos salobras do estuário, mas geralmente se alimentam e se reproduzem em trechos de água doce.

Brackish water estuarine guild: Espécies eurihalinas residentes do estuário e de lagoas costeiras que apresentam grande tolerância à variações de salinidade.

Semi-anadromous estuarine guild: Espécies estenohalinas ou eurihalinas que entram no estuário para se reproduzir. O estuário é utilizado para o desenvolvimento das larvas e juvenis.

Amphidromous guild: Espécies que entram no estuário para se alimentar seja como adultos ou como juvenis

Catadromous guilds: Somente se alimentam na água doce, em geral penetrando até grandes distâncias nas bacias.

Marine guilds: Se reproduzem no ambiente marinho, mas eventualmente podem adentrar em estuários.

Substituição e co-ocorrência de espécies

A tendência de aumento da riqueza de espécies da cabeceira a foz é o padrão básico em bacias hidrográficas. O trabalho de Edds (1993) é um exemplo clássico deste padrão. Amostrando 81 locais entre 3100 e 50 m de altitude em um rio do norte do Himalaia, o autor verificou o aumento de 1 espécie nas cabeceiras para 33 nos trechos inferiores. A adição de espécies da cabeceira a foz é o principal fator que contribui para o aumento da diversidade local (diversidade alfa). Este aumento é, em geral, relacionado à maior diversidade de habitats nos trechos inferiores da bacia (Deus, 1999). Por outro lado, algumas espécies estão limitadas a determinados trechos, o que configura o padrão de zonação (Braga, 2004; Suárez & Petrere Jr., 2007; Ferreira & Petrere Jr., 2009). Esta substituição de espécies ao longo do gradiente é responsável pelo aumento da diversidade entre ambientes (diversidade beta). Finalmente, a diversidade regional (diversidade gama) pode ser considerada como a soma das diversidades alfa e beta, ou seja, bacias com maior diversidade regional seriam aquelas que apresentassem maiores valores de diversidade local e um maior grau de substituição de espécies. Ao contrário do que o termo zonação possa sugerir, nem sempre a transição entre uma zona e outra é abrupta e facilmente reconhecível. Em geral, a transição é gradual, formando zonas intermediárias (Ferreira & Petrere Jr., 2009). A transição só é abrupta se fatores ambientais ou fisiográficos impedirem movimentos de dispersão entre duas zonas, o que ao longo do tempo, leva a uma diferenciação entre os dois grupos de espécies. A ocorrência de grandes cachoeiras, o aumento abrupto da declividade, o efeito da salinidade em regiões estuarinas, ou mesmo a drástica diminuição de temperatura em regiões de cabeceira, são as causas mais comuns para o aumento da diversidade beta entre zonas distintas (Balon & Stewart, 1983; Winemiller & Leslie, 1992; Edds, 1993; Deus, 1999; Wilkison & Edds, 2001; Ferreira & Petrere Jr., 2009).

Atualmente os padrões de riqueza e diversidade ao longo do gradiente de altitude são bem conhecidos, ou seja, poucas espécies nas cabeceiras, em geral adaptadas para ocupar trechos de corredeiras, e um aumento gradual na riqueza rio abaixo, marcando também um aumento na diversidade de hábitos alimentares e reprodutivos. Riachos de cabeceira no sudeste do Brasil abrigam pequenas espécies de hábitos bentônicos das famílias Trichomycteridae, Heptapteridae, Loricariidae e Crenucidae (Braga, 2004; Ferreira & Petrere Jr., 2009). A diminuição da declividade e o aumento do volume d'água parecem criar ambientes de poções e remansos, o que

permite a ocupação de espécies de hábito pelágico como muitos characideos. Avaliações das modificações morfológicas e fisiológicas ao longo do gradiente podem fornecer elementos extras para a compreensão dos padrões de ocupação ao longo do gradiente de altitude. Braga (2004) mostrou que espécies residentes em regiões de cabeceira apresentavam uma redução gonadal e ausência da bexiga natatória em uma microbacia do rio Paraíba do Sul na Serra da Mantiqueira Oriental (SP). Nesta mesma microbacia, duas espécies do gênero *Characidium* (*C. lauroi* e *C. alipioi*) apresentaram um padrão complementar de abundância, uma ocorrendo preferencialmente em trechos altos e outra mais comum nos trechos médios e inferiores. Mesmo em se tratando de espécies congênicas, Braga et al. (2007) mostraram diferenças no tipo de desova, parâmetros de crescimento e comprimento médio. Estes resultados sugerem um sucesso populacional relacionado estritamente às capacidades de reprodução, crescimento e mortalidade destas populações em suas zonas de ocorrência. Testar o efeito de outros mecanismos ecológicos sobre a estruturação das assembléias de peixes, como predação, competição (Flecker, 1992; Gilliam et al., 1993) ou dispersão de espécies (Arrington et al., 2005) é mais complicado, pois envolve a determinação de mecanismos causais, um tipo de informação que, a princípio, só poderia ser obtida por meio de experimentos controlados. Arrington et al. (2005) verificaram que a colonização em ambientes recém formados depende basicamente de um processo aleatório de dispersão das fontes colonizadoras próximas e que ao longo do tempo, o padrão se torna gradualmente não-aleatório e a composição das assembléias passa a depender das características do hábitat. Os autores também verificaram que se uma espécie inibe a presença de outra, então diferenças na configuração inicial das assembléias refletem diferentes trajetórias de estruturação. Resultados deste tipo dificilmente poderiam ser obtidos através de um procedimento observacional. Atualmente a abordagem experimental com peixes de água doce é pouco explorada devido ao grande esforço necessário para a manipulação do ambiente. Trechos de cabeceira talvez sejam os mais propícios para este tipo de trabalho, pois possuem um número reduzido de espécies, o que diminui o número de interações possíveis, uma característica bem vinda se considerarmos que tais experimentos envolvem necessariamente a simplificação dos fatores que interferem sobre o objeto de estudo.

Com esta síntese sobre padrões de zonação longitudinal em peixes de água doce, tentamos levantar alguns conceitos sobre o tema que aparecem de forma recorrente na literatura. Alguns modelos como o do contínuo fluvial (Vannote et al., 1980) ou o

padrão de zonação de Huet (1959) fazem parte do conhecimento comum na área. Por outro lado, no que se refere às referências mais recentes, não conhecemos trabalhos que tenham utilizado os conceitos de zonas funcionais (Thorp et al., 2006), ou que tenham agrupado as espécies de acordo com as “guildas ambientais” (Welcomme et al., 2006). Enquanto o primeiro difere do arranjo linear de zonação conhecido para peixes, o segundo ignora os padrões alimentares comumente utilizados na definição de guildas incorporando os aspectos reprodutivos e migratórios das espécies. A aplicação de tais modelos ainda é um campo aberto em ecologia de sistemas lóticos e em ecologia de peixes de água doce.

Agradecimentos

Ao Prof. Dr. Gustavo Henrique G. Silva da UFERSA pelo convite para escrevermos este artigo. À FAPESP (processo n° 05/58185-0), ao CNPq e a UNESP pelo suporte financeiro. Aos Departamentos de Ecologia e Zoologia da UNESP pela infraestrutura.

Referências Bibliográficas

- AARTS, B. G. W. & NIENHUIS P. H. 2003. Fish zonation and guilds as the basis for assessment of ecological integrity of large rivers. *Hydrobiologia* 500: 157–178.
- ARRINGTON D. A., WINEMILLER K. O. & LAYMAN, C. A. 2005. Community assembly at the patch scale in a species rich tropical river. *Oecologia*. 144:157–167
- BALON E. K. 1975. Reproductive guilds of fishes: a proposal and definition. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* 32: 821–864.
- BALON, E. K. & STEWART. D. J. 1983. Fish assemblages in a river with unusual gradient (Luongo, Africa - Zaire system), reflections on river zonation, and description of another new species. *Environmental Biology of Fishes*, 9: 225-252.
- BENDA L., POFF L. R., MILLER D., DUNNE T., REEVES G., POLLOCK M., PESS G. 2004. Network dynamics hypothesis: spatial and temporal organization of physical heterogeneity in rivers. *BioScience* 54: 413–427.
- BRAGA, F. M. S. 2004. Habitat, distribuição e aspectos adaptativos de peixes da microbacia do ribeirão Grande, Estado de São Paulo, Brasil. *Acta Scientiarum. Biological Sciences*. 26: 31-36.

- BRAGA F. M. S., SOUZA U. P., CARMASSI A. L. 2007. Dinâmica populacional de *Characidium lauroi* e *C. alipioi* (Teleostei, Crenuchidae) na microbacia do Ribeirão Grande, serra da Mantiqueira Oriental, Estado de São Paulo. *Acta Scientiarum. Biological Sciences*. 29: 281-287.
- DEUS, C. P. 1999. Estrutura, dieta e padrão longitudinal da comunidade de peixes de dois rios da estação ecológica da Juréia-Itatins e sua regulação por fatores bióticos e abióticos. Universidade Estadual de Campinas, Campinas.
- EDDS, D. R. 1993. Fish assemblage structure and environmental correlates in Nepal's Gandaki river. *Copeia*: 48–60.
- FERREIRA, F. C. & PETRERE JR. M. 2009. The fish zonation of the Itanhaém river basin in the Atlantic Forest of southeast Brazil. *Hydrobiologia* DOI 10.1007/s10750-009-9932-4.
- FLECKER, A. S. 1992. Fish trophic guilds and structure of a tropical stream: weak direct vs. strong indirect effects. *Ecology* 73: 927–940.
- FRISSELL C. A., LISS W.J., WARREN C. E., HURLEY M. D. 1986. A hierarchical framework for stream habitat classification: viewing streams in a watershed context. *Environmental Management* 10: 199–214.
- GAUSE, G. F. 1932. Experimental studies on the struggle for existence. *Journal of Experimental Biology* 9: 389-402.
- GILLIAM, J. F., FRASER D. F. & M. ALKINS-KOO, 1993. Structure of a tropical stream fish community: a role for biotic interactions. *Ecology* 74: 1856–1870.
- HORTON, R. E. 1945. Erosional development of streams and their drainage basins; hydrophysical approach to quantitative morphology. *Bulletin of the Geological Society of America*. 56: 275-370.
- HUET, M. 1959. Profiles and biology of western European streams as related to fisheries management. *Transactions of the American Fisheries Society* 88: 155–163.
- HUTCHINSON, G. E. 1957. Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology* 22: 415–427.
- JUNK W. J., BAYLEY P. B. & SPARKS R. E. 1989. The flood-pulse concept in river-floodplain systems. In *Proceedings of the international large river symposium (LARS)*, Dodge D. P. (ed.). Canadian Special Publication in Fisheries and Aquatic Sciences, 106.
- JUNK W. J., & WANTZEN K. M. 2004. The flood pulse concept: new aspects, approaches, and applications—an update. In *Proceedings of the Second*

- International Symposium on the Management of Large Rivers for Fisheries, Volume 2, Welcomme RL, Petr T (eds). Food and Agriculture Organization & Mekong River Commission. FAO Regional Office for Asia and the Pacific, Bangkok. RAP Publication 2004/16: 117–149.
- KUEHNE, R. A. 1962. A Classification of Streams, Illustrated by Fish Distribution in an Eastern Kentucky Cree. *Ecology*. 43: 608-614.
- LAMOUREUX, N., POFF N. L. & ANGERMEIER P. L. 2002. Intercontinental convergence of stream fish community traits along geomorphic and hydraulic gradients. *Ecology* 83: 1792–1807.
- OSBORNE, L. L. & WILEY, M. J. 1992. Influence of tributary spatial position on the structure of warmwater fish communities. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 49: 671-681.
- PLAYFAIR, J. 1802. *Illustrations of the Huttonian Theory of the Earth*. 514 p.
- SHELDON, A. L. 1968. Species diversity and longitudinal succession in stream fishes. *Ecology* 49: 193–198.
- SHELFORD, V. E. 1911. Ecological succession, I: Stream fishes and the method of physiographic analysis. *Biological Bulletin* 21: 9-34.
- STRAHLER, A. N. 1952, Hypsometric (Area-Altitude) analysis of erosional topography, *Bulletin, Geological Society of America* 63, 1117-1142
- STRAHLER, A. N. 1956, Quantitative slope analysis, *Bulletin of Geological Society of America* 67, 571-596
- STRAHLER, A. N. 1957, Quantitative analysis of watershed geomorphology, *Trans. Am. Geophysics Union*, 913-920
- STRAHLER, A. N. 1958, Dimensional analysis applied to fluvially eroded landforms, *Bulletin of Geological Society of America*, 279-300
- STRAHLER, A. N. 1964, Quantitative geomorphology of drainage basins and channel networks, In Chow, V.T.(Ed.), *Handbook of applied hydrology*, New York; McGraw Hill Book Co, Section 4, Part II, pp.4-40
- SÚAREZ Y. R. & PETRERE JR. M. 2007 Environmental factors predicting fish community structure in two neotropical rivers in Brazil. *Neotropical Ichthyology*. 5: 61-68.
- THORP, J. H., THOMS M. C. & DELONG M. D. 2006. The riverine ecosystem synthesis? Biocomplexity in river networks across space and time. *River Research and Applications* 22: 123–147.

- VANNOTE, R. L., MINSHALL G. W., CUMMINS K. W., SEDELL J. R. & CUSHING C. E. 1980. The river continuum concept. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 37:130–137.
- WARD J. V., STANFORD J. A. 1983. The serial discontinuity concept of lotic ecosystems. In *Dynamics of Lotic Ecosystems*, FONTAINE III T. D., BARTELL S. M. (eds). Ann Arbor Science: Ann Arbor, Michigan, USA.
- WELCOMME, R. L. 1979. *Fisheries ecology of floodplain rivers*. Longman Inc., New York. 317 p.
- WELCOMME, R. L., WINEMILLER K. O. & I COWX. G. 2006. Fish environmental guilds as a tool for assessment of ecological conditions of rivers. *River Research and Applications* 22: 377–396.
- WILKISON, C. D. & EDDS D. R. 2001. Spatial pattern and environmental correlates of a midwestern stream fish community: including spatial autocorrelation as a factor in community analyses. *American Midland Naturalist* 146: 271–289.
- WINEMILLER, K. O. & LESLIE M. A. 1992. Fish assemblages across a complex, tropical freshwater/marine ecotone. *Environmental Biology of Fishes* 34: 29–50.
- WINEMILLER, K. O.; AGOSTINHO, A. A.; CARAMASCHI, E. P. Fish ecology in tropical streams. 2008. In: DUDGEON, D. (Ed.). *Tropical stream ecology*. San Diego: Academic Press, cap. 5, p.107-146. ISBN 978-0-12-088449-0.