

## DIVERSIDADE FUNCIONAL DE PEIXES DE RIACHO: COMO AS ASSEMBLEIAS PODEM ESTAR ORGANIZADAS?

Luisa Resende Manna<sup>1, \*</sup>, Carla Ferreira Rezende<sup>2</sup> and Rosana Mazzoni<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Universidade do Estado do Rio de Janeiro (UERJ), Instituto de Biologia Roberto Alcântara Gomes (IBRAG), Departamento de Ecologia, Laboratório de Ecologia de Peixes, Rua São Francisco Xavier, 524, Maracanã. Rio de Janeiro, RJ, Brasil. CEP: 20550-013.

<sup>2</sup> Universidade Federal do Ceará (UFC), Centro de Ciências, Departamento de Biologia, Laboratório de Ecologia de Rios do Semiárido, Campus do Pici, Caixa postal: 6021, Fortaleza, CE, Brasil. CEP: 60455-970.

E-mails: [luisamanna@gmail.com](mailto:luisamanna@gmail.com), [carlarezende.ufc@gmail.com](mailto:carlarezende.ufc@gmail.com), [mazzoni@uerj.br](mailto:mazzoni@uerj.br)

### RESUMO

Em diversos ramos da ecologia, os estudos sobre diversidade funcional cresceram e ganharam mais espaço e importância. As características locais do habitat, fatores ambientais e a disponibilidade de recursos influenciam a organização funcional das comunidades. Os grupos funcionais nas comunidades de peixes estão relacionados aos recursos disponíveis no ambiente e podem estar sempre mudando, já que riachos são ambientes instáveis e sujeitos a constantes variações físicas. Estudos referentes à diversidade funcional das assembleias de peixes de riachos representam apenas 33% dos estudos e em regiões tropicais, esses estudos recém foram iniciados. Nesta revisão, destacamos a importância da aplicação de índices de diversidade funcional na caracterização da organização funcional de uma assembleia.

**Palavras-chave:** grupos funcionais; ictiofauna; levantamento bibliográfico.

### ABSTRACT

**THE FUNCTIONAL DIVERSITY IN STREAM FISHES: HOW COMMUNITIES CAN BE ORGANIZED?** The interest in functional diversity grew and gained more space and importance in ecological studies. The local habitat characteristics, environmental factors and resource availability are factors that influence the functional organization of a community. The functional groups of fish communities are related to the resources available in the environment and can be always changing, since streams are unstable environments and subject to constant physical variations. Studies about functional diversity of fish stream assemblage represent only 33% of the studies and have recently been initiated in tropical regions. Through this review, we highlight the importance of application of functional diversity indices to characterize the functional organization of an assemblage.

**Keywords:** functional groups; ichthyofauna; references.

## INTRODUÇÃO

A estrutura funcional das comunidades pode nos trazer informações mais precisas sobre o funcionamento de um ecossistema quando comparada somente à diversidade taxonômica (Odum 1969, Hooper *et al.* 2002, Cianciaruso *et al.* 2009), uma vez que as qualidades funcionais dos organismos afetam os processos deste ecossistema (Poff and Allan 1995, Grime 1997, Diaz and Cabido 2001). O interesse pela diversidade funcional cresceu nos últimos anos e é um conceito que ganhou espaço e importância nos estudos ecológicos (Cianciaruso *et al.* 2009). A diversidade funcional pode ser descrita pelas diferentes características biológicas das espécies e está relacionada às funções que estas desempenham no ecossistema (Diaz and Cabido 2001). Pode ser expressa de várias maneiras, incluindo a densidade relativa de grupos funcionais (Spehn *et al.* 2000), a

variedade de interações ecológicas (Martinez 1996) ou as diferenças médias dos caracteres funcionais das populações de uma comunidade (Walker *et al.* 1999).

Esta abordagem de grupos funcionais é utilizada em diferentes escalas e ecossistemas, e para diferentes grupos de organismos, como por exemplo, plantas, insetos, fauna de solo e micro-organismos (Hooper *et al.* 2002). A classificação dos grupos funcionais pode apresentar duas abordagens diferentes: a primeira se refere aos efeitos das espécies sobre as propriedades do ecossistema (*e.g.* ciclo de nutrientes), e a segunda se refere às respostas das espécies às mudanças do ambiente que, por sua vez, podem interferir em sua sobrevivência (*e.g.* clima, disponibilidade de recursos) (Landsberg 1999, Hooper *et al.* 2002). Quando a abordagem é feita na capacidade de resposta da comunidade em relação aos distúrbios ambientais, é possível sugerir que a resiliência da comunidade está relacionada à diversidade dessas respostas (Walker

*et al.* 1999). No entanto, um número maior de estudos que investigam o funcionamento dos ecossistemas tem utilizado a abordagem que engloba os efeitos dos diferentes grupos funcionais na comunidade e na dinâmica do ecossistema (Hooper *et al.* 2002).

A partir dos inúmeros textos que versam sobre a classificação funcional das espécies de uma comunidade, destacamos a proposta de classificação funcional em guildas e grupos funcionais (*e.g.* Simberloff and Dayan 1991). No entanto, existem diferenças na definição de guildas e grupos funcionais. O conceito de grupo funcional se refere a diversas funções no ecossistema, como o ciclo de nutrientes, aquisição e armazenamento de recursos, defesa contra predação, polinização, dispersão de sementes, ou qualquer processo fundamental para o funcionamento de uma comunidade/ecossistema realizado por um grupo de espécies, enquanto o conceito de guildas engloba apenas a aquisição de recursos (Blondel 2003).

O uso dos recursos pode ser influenciado pelas características funcionais das espécies e determinam a organização e o funcionamento da comunidade (Poff and Allan 1995, Eros *et al.* 2009, Teresa and Casatti 2012). Estudos revelam que a conexão entre a biodiversidade de espécies e o funcionamento da comunidade se mantém devido à complementaridade no uso dos recursos (Petchey and Gaston 2002). A complementaridade funcional pode ser resultante de processos como alta disponibilidade, partilha e facilitação no uso dos recursos (Loreau 2004), e qualquer perda ou adição de espécies nas comunidades que apresentam complementaridade funcional pode afetar diretamente o funcionamento deste ecossistema (Jonhson 2000). Porém, quando esta complementaridade é baixa, a comunidade pode apresentar redundância funcional, onde espécies diferentes acabam desempenhando o mesmo papel funcional e qualquer mudança na diversidade das espécies não altera o funcionamento dos ecossistemas (Jonhson 2000, Loreau 2000, Loreau and Hector 2001, Loreau 2004).

Apesar das comunidades de peixes de riacho serem relativamente bem compreendidas em relação a sua estrutura e composição taxonômica, isso não ocorre para a compreensão dos atributos funcionais dessas comunidades (Teresa 2012). Neste contexto, a presente revisão tem como objetivo apresentar um levantamento quantitativo das publicações sobre

diversidade funcional em comunidades de peixes de riacho e descrever suas principais composições funcionais.

## FATORES DETERMINANTES

As características locais do habitat, fatores ambientais e a disponibilidade de recursos são fatores que podem influenciar as interações bióticas, determinar a organização funcional de uma comunidade (Marsh-Matthews and Matthews 2000, Hooper *et al.* 2002) e limitar a habilidade das espécies em persistir nesta comunidade (Hoeinghaus *et al.* 2007). Além disso, as perturbações locais dos ecossistemas (*e.g.* desmatamento) podem alterar os fatores externos e a funcionalidade das espécies (Biswas and Mallik 2010). Quando comparada a riqueza das espécies, a organização funcional das assembleias é influenciada de forma diferente por esses fatores abióticos (Marsh-Matthews and Matthews 2000). No entanto, o conhecimento sobre como esses fatores influenciam a funcionalidade das comunidades de peixes ainda é escasso, principalmente quando se trata de comunidades de água doce (Hoeinghaus *et al.* 2007).

Entre os fatores que influenciam direta e indiretamente uma comunidade de peixes de riacho, destaca-se a presença e estrutura da vegetação ripária que determinam algumas condições hidrológicas (*e.g.* temperatura e oxigênio dissolvido) e a contribuição do material alóctone, de extrema importância na alimentação, refúgio e sítios de reprodução para as espécies de peixes (Lowe-McConnell 1987, Schneider and Winemiller 2008). A perda da vegetação ripária pode causar impactos sobre a composição e diversidade das espécies e influencia o desempenho funcional destas (Teresa and Casatti 2012). Além disso, a própria estrutura física dos riachos (*e.g.* tipo de substrato, intensidade do fluxo de água, quantidade de matéria orgânica alóctone, largura do canal, profundidade) pode alterar a composição e função da comunidade ao longo do gradiente fluvial (Vannote *et al.* 1980).

Alguns estudos abordam a influência das modificações antrópicas e/ou naturais nos ecossistemas aquáticos e de que maneira essas modificações afetam as comunidades de peixes de riacho (*e.g.* Schlosser 1982, Villéger *et al.* 2010, Pease *et al.* 2012, Teresa and Casatti 2012). São poucos os estudos que utilizam

índices de diversidade funcional para avaliar alterações na organização funcional das comunidades (Tabela 1). Existem abordagens que relacionam a perda ou modificação da abundância e riqueza de espécies à perda de funcionalidade (e.g. Miranda *et al.* 2005, Pyron *et al.* 2011). A influência de efeitos ambientais e antrópicos (e.g. sobrepesca, desmatamento e introdução de espécies exóticas) sobre as comunidades de peixes também é abordada em outros tipos de ambientes, como por exemplo, lagoas, estuários e recifes de coral (e.g. Schwartz *et al.* 2006, Mouillot *et al.* 2007, Eros *et al.* 2009, Stelzenmüller *et al.* 2009, Nicolas *et al.* 2010, Brewer *et al.* 2012, Nyitrai *et al.* 2012).

### MEDIDAS DE DIVERSIDADE FUNCIONAL

A diversidade funcional tem mostrado grande importância na compreensão dos processos ecossistêmicos, enquanto a riqueza de espécies parece ser relativamente fraca para explicar esses processos (Mokany *et al.* 2008). Por isso, a compreensão sobre o funcionamento dos ecossistemas, através de medidas de diversidade funcional, tem ganhado mais espaço nos estudos de ecologia (Cianciaruso *et al.* 2009). Essa medida leva em consideração as características dos indivíduos e suas interações, ao contrário dos índices clássicos de diversidade (e.g. Simpson's diversity, Shannon's diversity) que consideram apenas a abundância e riqueza de espécies (Petchey and Gaston 2002, Mokany *et al.* 2008).

Uma medida comum de diversidade funcional é o número de grupos funcionais existentes em uma comunidade (Fonseca and Ganade 2001), conhecida

como *FGR*, do inglês *functional group richness* (Wright *et al.* 2006). Porém, esta medida não engloba a diversidade taxonômica, ao contrário da medida *FD* (*functional diversity*) proposta por Petchey and Gaston (2002), o índice de Rao ( $FD_Q$  – Rao's *quadratic entropy*) proposto por Botta-Dukát (2005) e os índices multidimensionais propostos por Villéger *et al.* (2008), já utilizados em estudos com peixes de riacho (e.g. Villéger *et al.* 2010, Teresa and Casatti 2012, Pease *et al.* 2012). Esses tipos de medida consideram a distância filogenética e as características funcionais das espécies de uma comunidade (Tabela 2).

### COMPOSIÇÃO FUNCIONAL

Um grupo funcional em uma comunidade de peixes de riacho pode ser determinado a partir de diferentes características, tais como características tróficas, utilização do mesohabitat ou micro-habitat, distribuição espacial na coluna d'água, aspectos da história de vida, capacidade de migração e morfologia (Schlosser 1982, Poff and Allan 1995, Hoeinghaus *et al.* 2007, Higgins 2010, Pool *et al.* 2010, Pease *et al.* 2012). As características mais comuns utilizadas neste tipo de estudo são: o tipo de dieta (e.g. guilda trófica) e algumas características de história de vida (e.g. tamanho do ovócito, fecundidade total, tamanho de primeira maturação, guilda reprodutiva) (Strecker *et al.* 2011). Teresa and Casatti (2012) ao analisarem os efeitos da cobertura vegetal sobre a organização funcional de uma comunidade de peixes de riacho, utilizaram a tolerância a hipoxia como um fator determinante para separar os grupos funcionais.

**Tabela 1.** Artigos científicos que tratam da influência das características ambientais sobre a organização funcional das comunidades de peixes de riacho. Os artigos encontram-se em ordem cronológica decrescente.

TIPO DE CARACTERÍSTICA	INFLUÊNCIA NA ORGANIZAÇÃO FUNCIONAL	FONTE
Quantidade de cobertura vegetal	Nas localidades com menor cobertura vegetal, a diversidade taxonômica e funcional foi maior. No entanto, algumas características funcionais foram exclusivas para cada tipo de ambiente.	Teresa and Casatti 2012
Variáveis ambientais locais	Aumento da diversidade taxonômica e funcional ao longo do gradiente fluvial, com maior diversidade nas localidades mais baixas.	Pease <i>et al.</i> 2012
Variáveis ambientais locais e regionais	A estrutura funcional das comunidades foi determinada pelas condições físicas de cada tipo de habitat, independente da localização geográfica do riacho.	Hoeinghaus <i>et al.</i> 2007
Condições hidrológicas	Ambientes estáveis apresentaram maior número de espécies especialistas, enquanto as espécies generalistas foram mais encontradas em ambientes com alta variabilidade física.	Poff and Allan 1995

**Tabela 2.** Algumas medidas de diversidade funcional com suas respectivas informações. Adaptada de Mokany *et al.* (2008).

TIPO DE ÍNDICE	LEVA EM CONSIDERAÇÃO A ABUNDÂNCIA DAS ESPÉCIES?	LEVA EM CONSIDERAÇÃO AS CARACTERÍSTICAS DAS ESPÉCIES?	JÁ UTILIZADO EM ESTUDOS DE PEIXES DE RIACHO?	FONTE
<b>FGR</b>				
<i>functional group richness</i>	Não	Sim	Sim	Wright <i>et al.</i> 2006
<b>FD</b>				
<i>functional diversity</i>	Não	Sim	Sim	Petchey and Gaston 2002
<b>FD<sub>Q</sub></b>				
<i>Rao's quadratic entropy</i>	Sim	Sim	Sim	Botta-Dukát 2005
<b>FRO</b>				
<i>functional regularity index</i>	Sim	Sim	Não	Mouillot <i>et al.</i> 2004
<b>FD<sub>var</sub></b>	Sim	Sim	Não	Mason <i>et al.</i> 2003

Ao separar uma comunidade de peixes em diferentes grupos funcionais, é preciso analisar esta comunidade de acordo com suas características funcionais independente de suas relações filogenéticas (Cianciaruso *et al.* 2009). Grupos funcionais podem apresentar diferentes guildas relacionadas a diferentes características (Blondel 2003), porém uma guilda não deve ser considerada um grupo funcional. Por exemplo, peixes que utilizam o fundo do riacho e procuram alimento através da especulação do substrato se aproximam de outro grupo de peixes que apresentam morfologia distinta, porém também exploram o substrato e apresentam o hábito alimentar de pastagem. Esses dois grupos podem utilizar o mesmo local de forrageamento (*e.g.* substrato), porém apresentam táticas de forrageamento diferentes e desempenham diferentes papéis funcionais no ecossistema. O grupo de peixes que possui o hábito de especular o substrato pode se alimentar de invertebrados e contribui para o controle dessas populações, enquanto o grupo que apresenta o hábito alimentar de pastagem e consome componentes do perifíton, desempenha papel importante na ciclagem dos nutrientes. Dessa forma, podemos encontrar grupos de espécies com diferentes papéis funcionais, porém com algumas características em comum (Tabela 3).

A organização funcional de uma comunidade aquática em riachos está diretamente relacionada ao gradiente das variáveis físicas ao longo de um riacho, desde as localidades de cabeceira até as localidades

mais baixas próximas a desembocadura (Schlosser 1982). Neste sentido, o conceito do rio contínuo proposto por Vannote *et al.* (1980) e já citado anteriormente nesta revisão, deve ser aplicado no sentido de testar a funcionalidade das comunidades aquáticas ao longo deste gradiente fluvial, onde grupos funcionais existentes em localidades mais altas apresentam diferenças quando comparados a grupos funcionais das localidades mais baixas. Esses grupos funcionais foram classificados pelos autores de acordo com os diferentes grupos tróficos que participam de processos ecológicos como, por exemplo, entrada de energia no sistema aquático, e transporte e armazenamento da matéria orgânica. De acordo com este conceito, as localidades mais baixas de um rio apresentam menor quantidade de cobertura vegetal, o que favorece entrada de luminosidade no sistema e aumento da comunidade planctônica. Este fato favorece a presença de espécies de peixes que se alimentam de plâncton, o que não ocorre nas localidades mais altas, onde a entrada de matéria alóctone é maior devido à grande quantidade de cobertura vegetal e permite a presença de espécies que se alimentam de invertebrados de origem alóctone ou de origem autóctone, que por sua vez, consomem material alóctone.


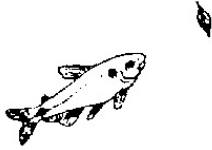



Nos peixes, é comum que essas mudanças estejam relacionadas à plasticidade trófica de algumas espécies que são capazes de mudar sua dieta ao longo deste contínuo e de acordo com a disponibilidade dos

recursos alimentares (Manna *et al.* 2012). A funcionalidade dos grupos de espécies pode mudar junto dessas mudanças tróficas (Miranda *et al.* 2005). Além da plasticidade trófica apresentada por peixes de riacho, os tipos de habitat disponíveis (*e.g.* ambientes de poça ou corredeira) nas diferentes localidades de um riacho também influenciam a composição funcional das comunidades, já que as características desse habitat (*e.g.* tipo de substrato, intensidade do fluxo de água,

profundidade) influenciam a formação dos grupos funcionais em um riacho (Vannote 1980, Schlosser 1982), questão explorada no tópico “Fatores determinantes” desta revisão.

Os grupos funcionais nas comunidades de peixes estão sempre relacionados aos recursos disponíveis no ambiente (Hoeinghaus *et al.* 2007, Pool *et al.* 2010) e podem mudar, já que riachos são ambientes instáveis e sujeitos a constantes variações físicas.

**Tabela 3.** Grupos funcionais em comunidades de peixes de riacho e suas respectivas características e papéis funcionais.

	CARACTERÍSTICAS		FUNCIONALIDADE
I	<ul style="list-style-type: none"> <li>a. Carnívoro/Insetívoro/Piscívoro</li> <li>b. Predador de espreita/Especulação de substrato</li> <li>c. Uso das margens</li> <li>d. Fundo</li> <li>e. Remanso</li> <li>f. Grande</li> </ul>		Controle das populações de invertebrados e/ou outros peixes
II	<ul style="list-style-type: none"> <li>a. Onívoro</li> <li>b. Investe em itens arrastados pela corrente</li> <li>c. Uso das margens e canal</li> <li>d. Coluna d'água (do fundo a superfície)</li> <li>e. Rápido/Remanso</li> <li>f. Pequeno a Médio</li> </ul>		Contribui na produtividade primária através da diminuição na quantidade de itens em suspensão
III	<ul style="list-style-type: none"> <li>a. Herbívoro/Detritívoro</li> <li>b. Pastagem</li> <li>c. Uso do canal</li> <li>d. Fundo</li> <li>e. Rápido/Remanso</li> <li>f. Grande</li> </ul>		Contribui na ciclagem de nutrientes
IV	<ul style="list-style-type: none"> <li>a. Detritívoro/Onívoro</li> <li>b. Especulação de substrato</li> <li>c. Uso das margens</li> <li>d. Fundo</li> <li>e. Remanso</li> <li>f. Médio</li> </ul>		Controle das populações de invertebrados / Remoção de matéria orgânica
V	<ul style="list-style-type: none"> <li>a. Onívoro/Detritívoro</li> <li>b. Investe em itens da superfície</li> <li>c. Uso das margens</li> <li>d. Superfície</li> <li>e. Rápido/Remanso</li> <li>f. Pequeno</li> </ul>		Remoção de matéria orgânica / Participa da cadeia trófica como presa para espécies piscívoras

(a. = dieta; b. = hábito alimentar; c. = uso do habitat; d. = distribuição vertical; e. = tipo de mesohabitat; f. = tamanho corporal)  
(Fonte: Sabino 1999, Hoeinghaus *et al.* 2007, Teresa & Casatti 2012).

### PANORAMA HISTÓRICO DAS PUBLICAÇÕES EM COMUNIDADES DE PEIXES

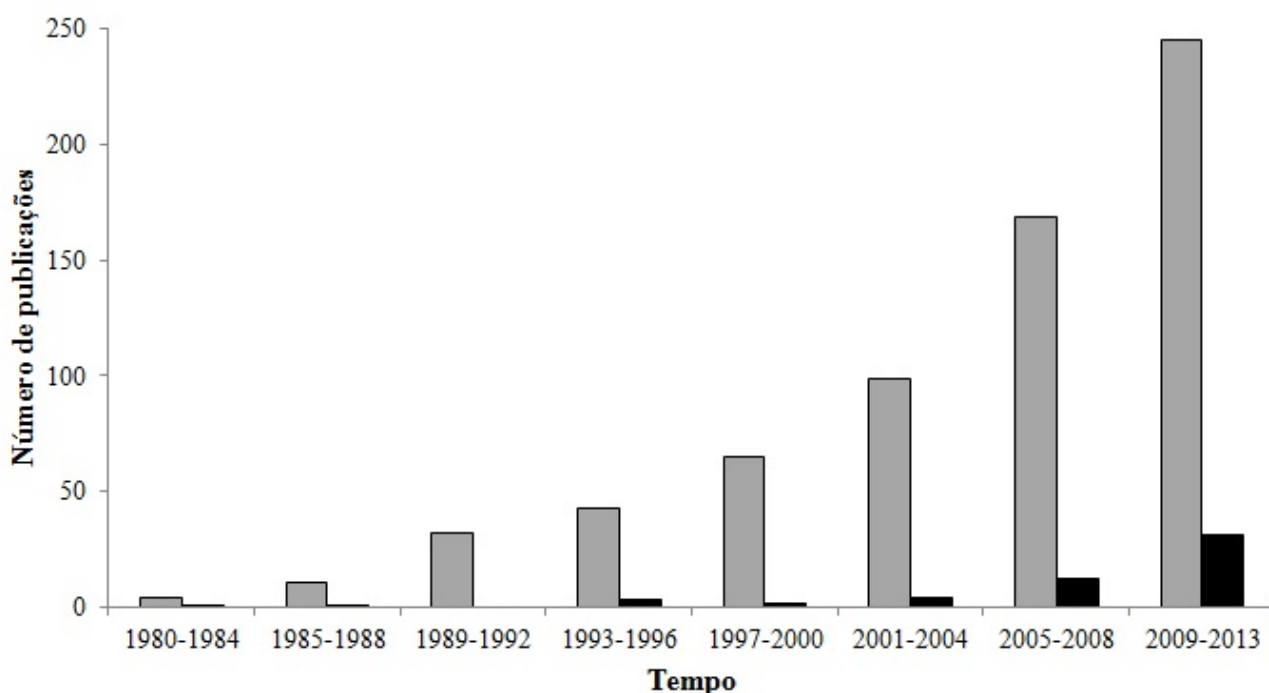
A evolução quantitativa das publicações científicas que abordam a diversidade funcional em comunidades de peixes foi estabelecida a partir da busca bibliográfica

baseada nas palavras-chave “*functional diversity + fish*” e “*functional groups + fish*” (no campo “título”) através da ferramenta *Web of Science* na base de dados *ISI Web of Knowledge* para o período de 1962 a 2013. Foram encontradas 54 publicações que abordaram o tema para esse grupo de vertebrados (Figura 1), dentre os quais 49 tinham acesso disponível.

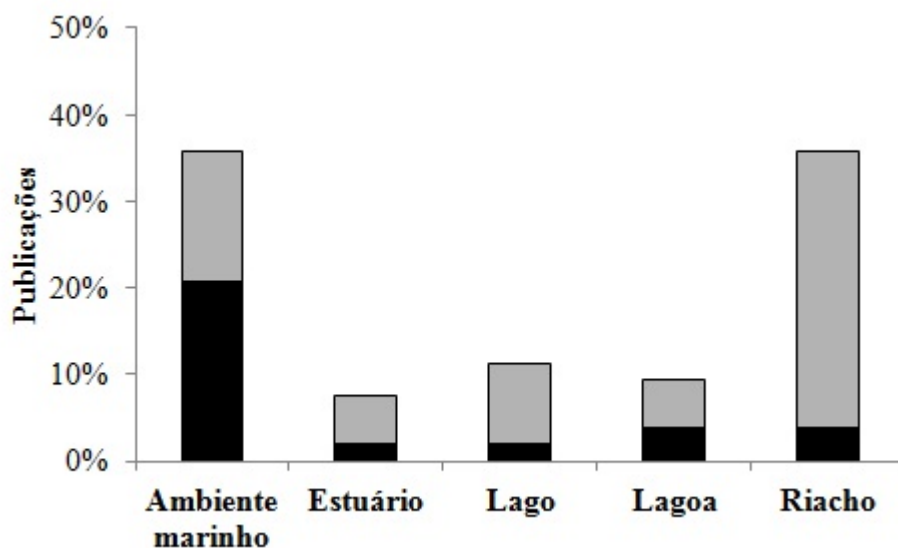
Os primeiros trabalhos que procuraram esclarecer os processos ecossistêmicos através da diversidade funcional das comunidades aquáticas surgiram nos anos 80, com os trabalhos de Vannote *et al.* (1980) e Schlosser (1982). Esses autores buscaram analisar a relação das variáveis físicas com a funcionalidade das comunidades aquáticas ao longo de gradientes fluviais. Porém, o uso do termo “diversidade funcional” ganhou mais importância na última década (Petchey and Gaston 2002) e foi

ampliado para uso em diversos outros grupos de organismos, inclusive os peixes (Figura 1).

Em uma análise detalhada, nota-se que do total de trabalhos realizados em diferentes tipos de ecossistemas, 33% foram realizados em riachos (Figura 2), sendo que a maioria está concentrada em ambientes da região temperada. Essa observação evidencia a necessidade de estudos dessa natureza para comunidades de peixes da região tropical.



**Figura 1.** Relação entre o tempo (intervalo em anos) e o número de artigos científicos que abordam a diversidade funcional. Barras em cinza referem-se ao total de publicações e barras em preto as publicações relacionadas ao grupo dos peixes.



**Figura 2.** Representação gráfica do percentual de artigos sobre diversidade funcional de peixes para diferentes tipos de ambientes e regiões. As barras em cinza referem-se à região temperada e barras em preto à região tropical.

De acordo com as categorias definidas pela *Web of Science*, é possível notar que essas publicações estão voltadas principalmente para as áreas de “Ecologia”, “Pesca” e “Biologia marinha e de água doce” (Tabela 4).

**Tabela 4.** Relação das publicações sobre diversidade funcional em comunidades de peixes e suas respectivas categorias.

CATEGORIA	NÚMERO DE PUBLICAÇÕES
Anatomia e Morfologia	1
Comportamento	1
Biologia da conservação	3
Biologia	4
Ecologia	13
Ciências ambientais	3
Evolução	2
Pesca	12
Biologia marinha e de água doce	9
Zoologia	6
<b>Total</b>	<b>54</b>

## CONSIDERAÇÕES FINAIS

O uso da teoria de diversidade funcional como uma ferramenta para explicar os processos ecossistêmicos que ocorrem em comunidades de peixes tem se mostrado eficiente para diversos tipos de ambiente, inclusive os riachos. Estudos nesta linha de pesquisa tendem a crescer nos próximos anos, já que a diversidade taxonômica não consegue explicar a totalidade das relações interespecíficas e o funcionamento dos ecossistemas (Hooper *et al.* 2002). Podemos destacar a importância da aplicação de índices de diversidade funcional para caracterizar a organização de uma comunidade juntamente com suas qualidades funcionais.

Em comunidades aquáticas, os grupos funcionais sofrem grande influência de fatores externos e são determinados de acordo com as variáveis físicas que caracterizam diferentes tipos de habitat com seus respectivos recursos, sejam eles, espaciais, tróficos ou reprodutivos. Outra característica que pode determinar a qualidade funcional de determinado grupo de peixes é a morfologia que influencia o desempenho funcional dos organismos (Norton 1995, Dumay *et al.* 2004). Por exemplo, organismos que apresentam boca ventral e corpo achatado tendem a ocupar o leito do riacho e

consequentemente, forrageiam próximo ao substrato e contribuem na ciclagem dos nutrientes.

Os grupos funcionais devem ser identificados de acordo com suas qualidades funcionais e interações ecológicas (Hooper *et al.* 2002). Além disso, é importante lembrar que a filogenia entre diferentes espécies pode explicar a composição de uma comunidade, porém nunca uma organização funcional. Esta abordagem de funcionalidade das espécies pode nos trazer maior esclarecimento sobre os processos ecossistêmicos, já que as relações interespecíficas determinam a coexistência das espécies (Poff and Allan 1995, Grime 1997, Diaz and Cabido 2001, Hooper *et al.* 2002, Cianciaruso *et al.* 2009).

A aplicação desta abordagem no grupo dos peixes de riacho cresceu nos últimos anos e pode esclarecer algumas perguntas sobre o funcionamento dos ecossistemas aquáticos. Porém, quando comparamos os estudos realizados nas regiões temperadas e tropicais, ainda são poucos os estudos sobre a diversidade funcional dos peixes de riacho realizados nas regiões tropicais. Neste sentido, as análises de diversidade filogenética e principalmente, funcional devem ser abordadas como ferramenta de análise para a compreensão do funcionamento e composição de uma comunidade, inclusive em comunidades de peixes.

**AGRADECIMENTOS:** Esta revisão foi desenvolvida para a qualificação de doutorado da primeira autora, no Programa de Pós Graduação em Ecologia e Evolução (PPGEE), da Universidade do Estado do Rio de Janeiro. As autoras agradecem aos revisores anônimos do manuscrito e a CAPES pela bolsa de doutorado concedida a Luisa Resende Manna.

## REFERÊNCIAS

- Biswas, S.-R., and A.-U. Mallik. 2010. Disturbance effects on species diversity and functional diversity in riparian and upland plant communities. *Ecology* 91:28-35.
- Blondel, J. 2003. Guilds or functional groups: does it matter? *Oikos* 100:223-231.
- Botta-Dukát, Z. 2005. Rao's quadratic entropy as a measure of functional diversity based on multiple traits. *Journal of Vegetation Science* 16:533-540.
- Brewer, T.-D., J.-E. Cinner, R. Fisher, A. Green, and S.-K. Wilson. 2012. Market access, population density, and socioeconomic development explain diversity and functional group biomass of coral reef fish assemblages. *Global Environmental Change* 22:399-406.
- Cianciaruso, M. V., I. A. Silva, and M. A. Batalha. 2009. Diversidades filogenética e funcional: novas abordagens para a

- Ecologia de comunidades. *Biota Neotropica* 9(3): 093-103.bn01309032009.
- Diaz, S., and M. Cabido. 2001. Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology & Evolution* 16(11):646-655.
- Dumay, O., P.-S. Tari, J.-A. Tomasini, and D. Mouillot. 2004. Functional groups of lagoon fish species in Languedoc Roussillon, southern France. *Journal of Fish Biology* 64:970-983.
- Eros, T., J. Heino, D. Schmera, and M. Rask. 2009. Characterising functional trait diversity and trait-environment relationships in fish assemblages of boreal lakes. *Freshwater Biology* 54:1788-1803.
- Fonseca, C.-R., and G. Ganade. 2001. Species functional redundancy, random extinctions and the stability of ecosystems. *Journal of Ecology* 89:118-125.
- Grime, J.-P. 1997. Biodiversity and ecosystem function: the debate deepens. *Science* 277:1260-1261.
- Higgins, C.-L. 2010. Patterns of functional and taxonomic organization of stream fishes: inferences based on á, â, and ã diversities. *Ecography* 33:678-687.
- Hoeinghaus, D.-J., K.-O. Winemiller, and J. S. Birnbaum. 2007. Local and regional determinants of stream fish assemblage structure: inferences based on taxonomic vs. functional groups. *Journal of Biogeography* 34:324-338.
- Hooper, D.-U., M. Solan, A. Symstad, S. Diaz, N. Buchmann, V. Degrange, P. Grime, F. Hulot, F. Mermillod-Blondin, J. Roy, E. Spehn, and L. Van Peer. 2002. Species diversity, functional diversity, and ecosystem functioning. Pages 195-281 in M. Loreau, S. Naem and P. Inchausti, editors. *Biodiversity and Ecosystem Functioning: Synthesis and Perspectives*. Oxford University Press, USA.
- Johnson, K.-H. 2000. Trophic-dynamic considerations in relating species diversity to ecosystem resilience. *Biological Reviews* 75:347-376.
- Landsberg, J. 1999. Response and effect — different reasons for classifying plant functional types under grazing. Pages 911-915 in VIth International Rangeland Congress Proceedings. Queensland, Australia. <<http://www.rangelandcongress.com/VI%20Proceedings/functional-types-invitedpapers.pdf>>. (Acesso em 18/08/2012).
- Loreau, M., and A. Hector. 2001. Partitioning selection and complementarity in biodiversity experiments. *Nature* 412:72-76.
- Loreau, M. 2000. Biodiversity and ecosystem functioning: recent theoretical advances. *Oikos* 91:3-17.
- Loreau, M. 2004. Does functional redundancy exist? *Oikos* 104(3):606-611.
- Lowe-McConnell, R. H. 1987. *Ecological studies in tropical fish communities*. Cambridge University Press, Cambridge, USA.
- Manna, L.-R., C.-F. Rezende, and R. Mazzoni. 2012. Plasticity in the diet of *Astyanax taeniatus* in a coastal stream from Southeast Brazil. *Brazilian Journal of Biology* 72(4):919-928.
- Marsh-Matthews, E., and W.-J. Matthews. 2000. Geographic, terrestrial and aquatic factors: which most influence the structure of stream fish assemblages in the Midwestern United States? *Ecology of Freshwater Fish* 9:9-21.
- Martinez, N. D. 1996. Defining and measuring functional aspects of biodiversity. Pages 114-148 in K. J. Gaston, editor. *Biodiversity: a biology of numbers and difference*. Blackwell Science, Oxford, USA.
- Mason, N. W. H., K. MacGillivray, J. B. Steel, and J. B. Wilson. 2003. An index of functional diversity. *Journal of Vegetation Science* 14:571-578.
- Miranda, J. R., D. Mouillot, D. F. Hernandez, A. S. Lopez, T. D. Chi, and L. A. Perez. 2005. Changes in four complementary facets of fish diversity in a tropical coastal lagoon after 18 years: a functional interpretation. *Marine Ecology Progress Series* 304:1-13.
- Mokany, K., J. Ash, and S. Roxburgh. 2008. Functional identity is more important than diversity in influencing ecosystem processes in a temperate native grassland. *Journal of Ecology* 96:884-893.
- Mouillot, D., O. Dumay, and J. A. Tomasini. 2007. Limiting similarity, niche filtering and functional diversity in coastal lagoon fish communities. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 71:443-456.
- Mouillot, D., N. W. H. Mason, O. Dumay, and J. B. Wilson. 2004. Functional regularity: a neglected aspect of functional diversity. *Oecologia* 142:353-359.
- Nicolas, D., J. Lobry, O. Lepape, and P. Boët. 2010. Functional diversity in European estuaries: Relating the composition of fish assemblages to the abiotic environment. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 88:329-338.
- Norton, S. F. 1995. A functional approach to ecomorphological patterns of feeding in cottid fishes. *Environmental Biology of Fishes* 44:61-78.
- Nyitrai, D., F. Martinho, M. Dolbeth, J. Baptista, and M. A. Pardal. 2012. Trends in estuarine fish assemblages facing different environmental conditions: combining diversity with functional attributes. *Aquatic Ecology* 46:201-214.
- Odum, E.-O. 1969. The strategy of ecosystem development. *Science* 164:262-270.
- Pease, A.-A., A.-A. González-Díaz, R. Rodiles-Hernández, and K.-O. Winemiller. 2012. Functional diversity and trait-environment relationships of stream fish assemblages in a large tropical catchment. *Freshwater Biology* 57:1060-1075.
- Petchey, O.-L. and K.-J. Gaston. 2002. Functional diversity (FD), species richness and community composition. *Ecology Letters* 5:402-411.
- Poff, N.-L. and J.-D. Allan. 1995. Functional organization of stream fish assemblages in relation to hydrological variability. *Ecology* 76(2):606-627.
- Pool, T.-K., J.-D. Olden, J.-B. Whittier, and C.-P. Paukert. 2010. Environmental drivers of fish functional diversity and composition in the Lower Colorado River Basin. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 67:1791-1807.
- Pyron, M., L. Williams, J. Beugly, and S.-J. Jacquemin. 2011. The role of trait-based approaches in understanding stream fish assemblages. *Freshwater Biology* 56:1579-1592.
- Sabino, J. 1999. Comportamento de peixes de riachos brasileiros: métodos de estudos para uma abordagem naturalística. Pages 183-208 in E.P. Caramaschi, R. Mazzoni, and P.R. Peres-Neto, editors. *Ecologia de Peixes de Riachos, Série Oecologia Brasiliensis*. Computer & Publish Editoração Ltda, Rio de Janeiro, Brasil.
- Schlosser, I.-J. 1982. Fish community structure and function along two habitat gradients in a headwater stream. *Ecological Monographs* 52:395-414.
- Schneider, K.-N., and K.-O. Winemiller. 2008. Structural complexity of woody debris patches influences fish and macroinvertebrate species richness in a temperate floodplain-river system. *Hydrobiologia* 610:235-244.
- Schwartz, J.-D.-M., M.-J. Pallin, R.-H. Michener, D. Mbabazi, and L. Kaufman. 2006. Effects of Nile perch, *Lates*



*niloticus*, on functional and specific fish diversity in Uganda's Lake Kyoga system. *African Journal of Ecology* 44:145-156.

Simberloff, D., and T. Dayan. 1991. The guild concept and the structure of ecological communities. *Annual Review of Ecology and Systematics* 22:115-143.

Spehn, E.-M., J. Joshi, B. Schmid, M. Diemer, and C. Körner. 2000. Above-ground resource use increases with plant species richness in experimental grassland ecosystems. *Functional Ecology* 14:326-337.

Stelzenmüller, V., F. Maynou, and P. Martín. 2009. Patterns of species and functional diversity around a coastal marine reserve: a fisheries perspective. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 19:554-565.

Strecker, A.-L., J. D. Olden, J.-B. Whittier, and C.-P. Paukert. 2011. Defining conservation priorities for freshwater fishes according to taxonomic, functional, and phylogenetic diversity. *Ecological Applications* 21(8):3002-3013.

Teresa, F.-B., and L. Casatti. 2012. Influence of forest cover and mesohabitat types on functional and taxonomic diversity of fish communities in Neotropical lowland streams. *Ecology of Freshwater Fishes* 21(3):433-442.

Teresa, F.-B. 2012. Diversidade funcional de comunidades de peixes de riachos. Tese de doutorado. Universidade Estadual Paulista "Julio de Mesquita Filho". São José do Rio Preto, SP, Brasil.

Vannote, R.-L., G.-W. Minshall, K.-W. Cummins, J.-R. Sedell, and C.-E. Cushing. 1980. The River Continuum Concept. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 37:130-137.

Villéger, S., N.-W.-H. Mason, and D. Mouillot. 2008. New Multidimensional Functional Diversity Indices for a Multifaceted in Functional Ecology. *Ecology* 89(8):2290-2301.

Villéger, S., J.-R. Miranda, D.-F. Hernandez, and D. Mouillot. 2010. Contrasting changes in taxonomic vs. functional diversity of tropical fish communities after habitat degradation. *Ecological Applications* 20(6):1512-1522.

Walker, B., A. Kinzig, and J. Langridge. 1999. Plant attribute diversity, resilience, and ecosystem function: the nature and significance of dominant and minor species. *Zoology and Botany* 21:91-124.

Wright, J.-P., S. Naeem, A. Hector, C. Lehman, P.-B. Reich, B. Schmid, and D. Tilman. 2006. Conventional functional classification schemes underestimate the relationship with ecosystem functioning. *Ecology Letters* 9:111-120.

Submetido em 14/09/2012

Aceito em 26/09/2013