

EVOLUÇÃO DA ICTIOFAUNA DE RIACHOS SUL-AMERICANOS: PADRÕES GERAIS E POSSÍVEIS PROCESSOS CAUSAIS

CASTRO, R.M.C.

Resumo

No presente trabalho é apresentada uma breve descrição da ictiofauna sul-americana quanto à composição e diversidade taxonômica/filética e grau geral de conhecimento sistemático. Em seguida, é apresentada uma tentativa de caracterização, em termos de padrões evolutivos e possíveis processos evolutivos causais, da ictiofauna de riachos sul-americanos propriamente dita, baseada em dados da literatura e estudos realizados em quatro riachos do sudeste do Brasil, escolhidos como exemplos. Ao final do trabalho, são enumerados os padrões evolutivos associados diretamente com o pequeno porte, único grande padrão geral evolutivo comum às ictiofaunas dos quatro riachos analisados. Finalmente, é apontada a possível importância da vicariância, especiação alopátrica e heterocronia na evolução de peixes de riachos sul-americanos.

Abstract

Evolution of South American stream fish fauna: broad patterns and possible causal processes

A short description of the South American freshwater fish fauna taxonomic/phyletic composition and general level of biological knowledge is furnished, followed by a search - based on data from the literature and from four chosen southeastern Brazilian streams - for streams ichthyofauna's common broad evolutionary patterns and processes. At the paper's end evolutionary patterns associated with small adult size, the only common general pattern found associated to the fish species of all four ichthyofaunas, are listed. Finally, the possible importance of vicariance, allopatric speciation and heterochrony in South American stream fishes evolution is pointed out.

Introdução

Para analisar a evolução de peixes de riachos é necessário, em primeiro lugar, saber se realmente existe uma ictiofauna de riachos definível por outros critérios além de simplesmente ter sido coletada, de forma regular ou esporádica, neste tipo de ambiente. Para tentar responder a esta questão fundamental e tentar atingir os objetivos deste trabalho, é imprescindível, primeiramente, definir o que nele se entenderá por: evolução, subdividida em padrões e processos; riachos e ictiofauna de riachos.

Todos os indivíduos e táxons componentes de nossa biosfera foram produzidos por um processo de evolução orgânica que gerou um enorme número de formas viventes e extintas, distribuídas no tempo e no espaço e interligadas por uma genealogia comum (ver Brooks & McLennan, 1992; Futuyma, 1992). Portanto, é possível subdividir o estudo da evolução em dois campos principais: o estudo dos *padrões* e dos *processos*. O primeiro trata das propriedades intrínsecas e extrínsecas dos organismos e de como estas propriedades formam um todo organizado - produzido por um processo filogenético - que pode ser traduzido em um sistema geral de organização da diversidade biológica. O segundo ocupa-se dos mecanismos que geraram os padrões citados. O estudo dos padrões evolutivos é o domínio da sistemática e o estudo dos processos, geralmente, é o domínio da genética de populações (ver Eldredge & Cracraft, 1980; Futuyma, 1992).

Embora o termo riacho seja muito utilizado na literatura sobre a ictiofauna deste tipo de ambiente no Brasil (por exemplo: Uieda, 1984; Costa, 1987; Sabino & Castro, 1990; Castro & Casatti, 1997), seu significado exato não é fornecido pelos autores. Neste trabalho, o termo riacho refere-se àquelas partes de um sistema fluvial qualquer, idealmente pouco ou não alterado pela ação antrópica deletéria, onde, dentro do Conceito de Continuidade de Rios (Vannote *et al.*, 1980; Peres Neto *et al.*, 1994), devido à presença de vegetação ripária bloqueando total ou parcialmente a incidência direta de luz solar, a produção primária autotrófica local é baixa, sendo a comunidade lótica predominantemente heterotrófica, dependendo maciçamente da importação de material orgânico alóctone para subsistir, diferentemente de corpos de água corrente de maior porte, onde, de modo geral, uma maior insolação, possibilitando a existência de algas e macrófitas, leva a uma produção primária local relativamente maior, tornando a comunidade lótica menos dependente da importação de matéria orgânica para sua subsistência. O ponto onde um riacho muda de heterotrófico para autotrófico depende primariamente do nível de sombreamento e, portanto, da presença, densidade e posição da vegetação ripária, que por sua vez dependem do tipo de vegetação dominante na área, latitude, altitude e estrutura física do riacho. Porém, de modo geral, tal ponto geralmente localiza-se em rios de ordem igual ou menor que quatro, apresentando dimensões físicas relativamente reduzidas, vegetação ripária densa, correnteza

relativamente forte, fundo irregular formado predominantemente por areia grossa, cascalho e rochas, água transparente e fria, alternância de poços e trechos de corredeira e boa quantidade de folhiço em decomposição acumulado no fundo dos poços e remansos.

Quanto a uma ictiofauna característica de riachos, neste ponto do trabalho e para seus fins, esta será considerada simplesmente como o conjunto de espécies de peixes coletados em quatro riachos brasileiros escolhidos como exemplos. A discussão sobre a existência ou não de padrões evolutivos diagnósticos gerais que permitam identificar uma dada ictiofauna como sendo de riachos por outros critérios que não simplesmente ter sido coletada neste tipo de ambiente, será feita mais adiante.

Passo ao trabalho propriamente dito onde, após uma breve descrição da ictiofauna sul-americana quanto à sua composição e diversidade taxonômica/filética e grau geral de conhecimento sistemático, procuro caracterizar, em termos de padrões evolutivos e possíveis processos evolutivos causais, a ictiofauna de riachos sul-americanos propriamente dita. Termino com uma síntese geral do conteúdo, acompanhada da enumeração das conclusões principais e de algumas sugestões de trabalhos e abordagens metodológicas mais proveitosas.

A ictiofauna sul-americana

A fauna de peixes de água doce da América do Sul é a mais rica e diversificada ictiofauna continental do planeta, contendo aproximadamente 60 famílias, várias centenas de gêneros e, provavelmente, em torno de 5000 espécies (Vari & Weitzman, 1990). Uma estimativa conservadora da sua diversidade taxonômica, baseada em Fowler (1954), Goldstein (1973), Gèry (1977), Burgess (1989) e Nelson (1994), revela que a ictiofauna de águas continentais sul-americanas, com aproximadamente 2800 espécies descritas, é dominada, tanto em termos de diversidade taxonômica quanto em biomassa, por peixes da superordem Ostariophysi, série Otophysi, que alcançam aproximadamente 87% das espécies conhecidas, divididas primariamente entre as ordens Siluriformes (pelo menos 14 famílias e aproximadamente 47% das espécies) e Characiformes (pelo menos 15 famílias e aproximadamente 37% das espécies) e, secundariamente, a ordem Gymnotiformes (aproximadamente 2% das espécies); as espécies restantes dividem-se entre a família Cichlidae - da ordem Perciformes (aproximadamente 5%), a ordem Cyprinodontiformes (aproximadamente 4%), ambas da superordem Acanthopterygii, e ainda todo um conjunto (aproximadamente 4% do total de espécies) formado por vários grupos taxonômicos (Potamotrygonidae, Lepidosirenidae, Osteoglossidae, Engraulidae, Clupeidae, Synbranchidae, Sciaenidae, Gobiidae, Nandidae, Belonidae, Tetraodontidae, etc.) (Figura 1).

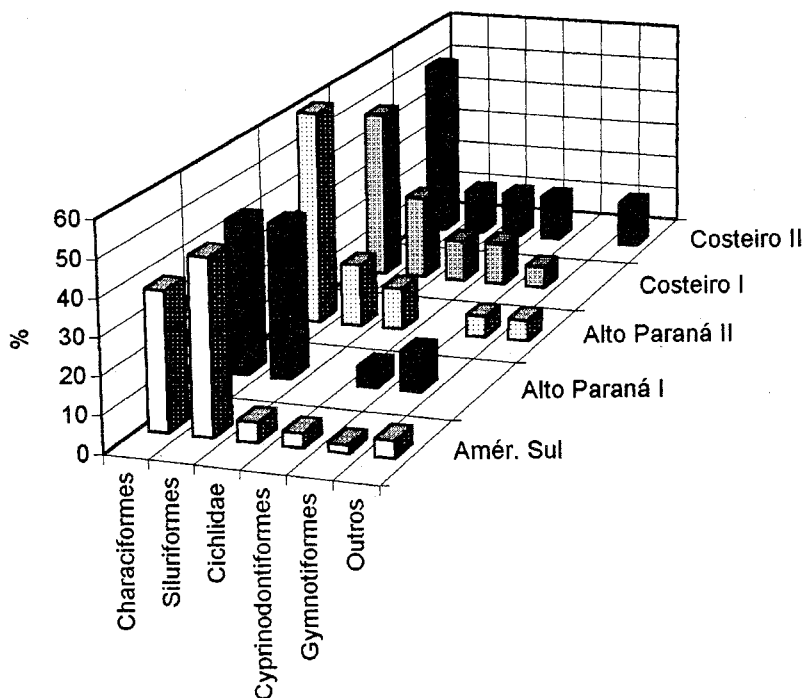


Figura 1. Composição taxonômica percentual, calculada com base nos números de espécies contidas nos grupos taxonômicos/filogenéticos principais, da ictiofauna dulcícola sul-americana (baseada em Fowler, 1954; Goldstein, 1973; Géry, 1977; Burgess, 1989; Nelson, 1994) e das ictiofaunas de quatro riachos brasileiros (baseada em Uieda, 1983, 1984; Costa, 1987; Sabino & Castro, 1990; Castro & Casatti, 1997).

É uma ictiofauna cuja idade mínima das suas principais linhagens (ordens Characiformes, Siluriformes e Gymnotiformes) situa-se no final do período Cretáceo, em torno de 65 milhões de anos no passado (Lundberg, 1993). Ocupa uma vasta área - representada pelo subcontinente sul-americano - que foi dividida por Géry (1969) em oito grandes regiões ictiofaunísticas distintas. Por ser composta principalmente (em torno de 87% das espécies) por peixes primariamente de água doce (Otophysi), é uma ictiofauna que sempre possuiu sua história evolutiva principal ligada estreitamente à história geológica dos cursos d'água sul-americanos.

De acordo com Böhlke *et al.* (1978), a ictiofauna sul-americana é relativamente desconhecida sob qualquer aspecto biológico que se queira considerar, estando num nível de conhecimento equivalente àquele da ictiofauna norte-americana há um século atrás. Embora quase duas décadas tenham se passado desde a pu-

blicação de Böhlke *et al.* (1978), ainda são relativamente poucos os trabalhos de cunho ecológico/naturalístico envolvendo ambientes fluviais naturais de tamanhos pequeno e médio. Para nossos propósitos, é importante apontar que as espécies de peixes de pequeno porte (15 cm ou menos de comprimento) - geralmente vivendo em riachos - representam, no mínimo, 50% do total de espécies dessa fauna, apresentam um alto grau de endemismo e são muito menos estudadas que as espécies de porte maior. Estas, mais importantes economicamente, no geral, apresentam ampla distribuição geográfica e pouca variação (ver Böhlke *et al.*, 1978 e Lowe-McConnell, 1987 para considerações gerais e Castro, 1990, 1993, para exemplos de distribuição geográfica extensa referente a peixes de calha fluvial principal). Com certeza, a grande fronteira e desafio da ictiologia sul-americana, na atualidade, consiste no estudo da sistemática, evolução e biologia geral dos peixes de águas doces de pequeno porte.

A ictiofauna de riachos

Padrões evolutivos característicos

Fora o fato de serem consistentemente coletados em riachos, existem padrões, como definidos acima, que permitam caracterizar uma ictiofauna de riachos brasileiros?

Uma vez que os agrupamentos de espécies de pequeno porte que compõem as comunidades de peixes de riachos brasileiros são relativamente pouco conhecidos quanto à sua composição taxonômica, estrutura e biologia geral, escolhi quatro riachos relativamente bem estudados sob estes aspectos para servir de base para uma análise que, espero eu, produza resultados extrapoláveis para a totalidade destes ambientes no Brasil.

Como no Brasil os riachos basicamente podem ser tanto parte de pequenas e médias drenagens costeiras independentes, como cabeceiras de grandes bacias fluviais interiores, escolhi dois exemplos de cada um desses tipos, todos situados na região sudeste, a mais densamente povoada e ictiologicamente melhor estudada do Brasil. Os exemplos de riachos costeiros são: **Costeiro I** - dois trechos do rio Mato Grosso, afluente da Lagoa de Saquarema, Rio de Janeiro, correndo dentro de uma área dominada por floresta costeira atlântica e vegetação de áreas alagadas de restinga (Costa, 1987); **Costeiro II** - trecho da parte média do rio Indaiá, uma curta drenagem independente correndo dentro da floresta costeira atlântica, em Ubatuba, São Paulo (Sabino & Castro, 1990). Os exemplos de riachos interiores são: **Alto Paraná I** - trecho de um ribeirão afluente direto do rio Pardo, bacia do rio Paraná, correndo dentro de um fragmento de floresta mesofítica subtropical, no município de Cajuru, nordeste do Estado de São Paulo (Castro & Casatti, 1997); **Alto Paraná**

II - trecho do curso superior do ribeirão Tabajara, afluente indireto do rio Jaguari, bacia do rio Paraná, numa área do nordeste do Estado de São Paulo (Uieda, 1983, 1984), originalmente coberta por um mosaico de floresta mesofítica subtropical e vegetação de cerrado. Nos quatro casos a metodologia empregada para coleta de exemplares e informações permite crer que os resultados obtidos para essas comunidades (expurgados os dados referentes às raras espécies introduzidas) reflitam a realidade biológica dos aspectos estudados. Abaixo está uma enumeração discutida dos padrões gerais encontrados:

Fidelidade ambiental (residentes versus não residentes). Nos dois riachos Costeiro I e II, praticamente todas as espécies possuem seu ciclo completo de vida contido na água doce, com exceção de uma única, *Awaous tajasica*, um Gobiidae da subfamília Sicydiinae que, como outros membros do grupo, muito provavelmente passa a parte inicial de seu ciclo de vida no mar. Assim, todas as populações dessas espécies, com exceção de *A. tajasica*, devem ser residentes em seus riachos ou pequenas bacias fluviais, uma vez que deles só poderiam sair atravessando águas salobras e marinhas às quais em geral não resistem fisiologicamente por um tempo suficiente para tal (ver Myers, 1938; Lundberg, 1993). Nos riachos Alto Paraná I e II algumas poucas espécies, tais como *Astyanax scabripinnis* e *Hypostomus ancistroides*, parecem ser exclusivas de riachos (Castro & Casatti, 1997). Porém a maioria, tal como *A. fasciatus*, *A. bimaculatus*, *Hoplias malabaricus* e *Rhamdia quelen*, embora aparentemente formem populações residentes em riachos, ocorrem também em outros corpos d'água maiores e com diferentes características (ver Uieda, 1983, 1984 e Castro & Casatti, 1997, para mais detalhes sobre distribuição espacial e constância de ocorrência das espécies). Portanto, caracterizar a fauna de peixes de riachos como aquela composta por espécies que ocorrem exclusivamente neste tipo de ambiente, excluiria uma grande parte das espécies.

Composição e estrutura taxonômica. O exame da Figura 1 permite comparar a composição taxonômica percentual, em termos de números de espécies nos grupos taxonômicos/filogenéticos principais, da ictiofauna dulcícola sul-americana como um todo, com aquela dos riachos estudados. Verifica-se que, à parte pequenas variações atribuíveis à história evolutiva de cada localidade, não existe, pelo menos grosso modo, nenhuma discrepância notável entre elas. Ou seja, em todos os riachos as linhagens filéticas dominantes (aproximadamente 60 a 85%) são as ordens Characiformes e Siluriformes, tal como na ictiofauna sul-americana como um todo (aproximadamente 85% das espécies). O restante da ictiofauna, de modo geral, pode ser dividido nos mesmos grandes agrupamentos taxonômicos principais, com valores percentuais não muito discrepantes (ver Lowe-McConnell, 1975, 1987, para valores sul-americanos similares). Portanto, a composição e estrutura taxonômica da ictiofauna dos riachos em questão quase certamente reflete, de forma não muito modificada, a composição e estrutura taxonômica da ictiofauna dulcícola sul-americana, não possuindo assim grande valor diagnóstico.

Porte médio dos peixes adultos. A Figura 2 apresenta uma estimativa conservadora, baseada em Géry (1977), Burgess (1989) e Nelson (1994), da porcentagem de espécies de Characiformes e Siluriformes sul-americanos de pequeno porte. Na mesma figura foram calculados, com base em Uieda (1983, 1984), Costa (1987), Sabino & Castro (1990) e Castro & Casatti (1997), os mesmos valores percentuais para os Characiformes, Siluriformes e a totalidade da ictiofauna nativa dos quatro riachos em discussão. Dois padrões óbvios se destacam: a) pelo menos 50% das espécies da ictiofauna dulcícola sul-americana são de pequeno porte, valor porcentual esse que aumentaria ainda mais se outros grupos que não Characiformes e Siluriformes fossem incluídos no cálculo da estimativa porcentual do total de espécies de peixes dulcícolas de pequeno porte na América do Sul; b) a maioria absoluta das espécies de peixes dos quatro riachos é de pequeno porte (de aproximadamente 80% até 100% das espécies).

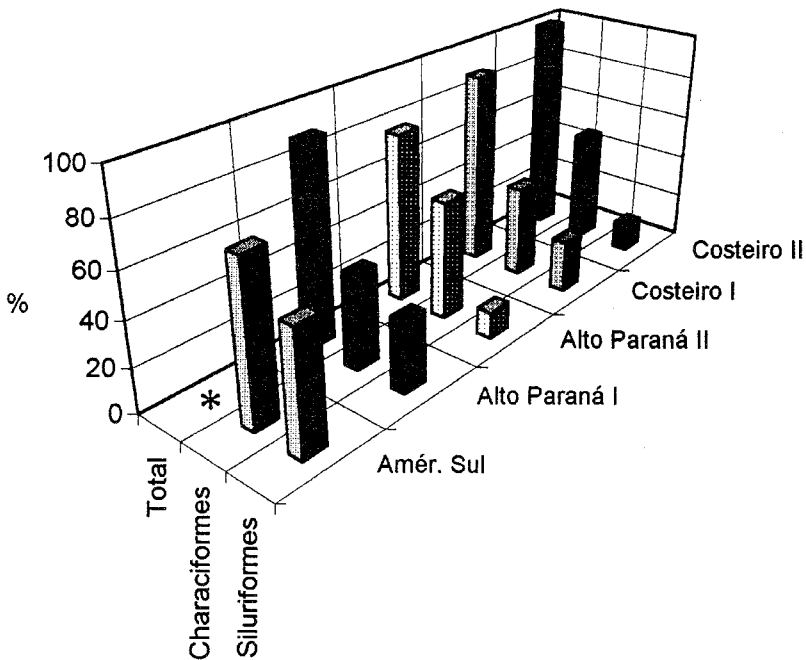


Figura 2. Porcentagem de espécies de pequeno porte (com menos de 15 cm de comprimento total) de Characiformes e Siluriformes sul-americanos (baseada em Géry, 1977; Burgess, 1989; Nelson, 1994) e dos mesmos grupos taxonômicos e totalidade das ictiofaunas (excluindo espécies introduzidas) de quatro riachos brasileiros (baseada em Uieda, 1983, 1984; Costa, 1987; Sabino & Castro, 1990; Castro & Casatti, 1997). * Valor não calculado, porém não menor que aproximadamente 50%.

A predominância praticamente absoluta de espécies de pequeno porte na ictiofauna dos riachos em discussão parece, dentre os padrões gerais analisados aqui, ser o único padrão geral com real valor diagnóstico consistentemente detectável em cada uma de suas respectivas ictiofaunas. Conseqüentemente, é possível, com base nos trabalhos utilizados e na literatura mais geral, enumerar e discutir os seguintes padrões geralmente associados ao pequeno porte em peixes teleósteos em geral e, por conseqüência lógica, à grande maioria dos peixes de riachos:

1. Morfologia externa e taxonomia - espécies de peixes de pequeno porte possuem um número elevado de caracteres "reduativos", tais como menor grau de desenvolvimento do sistema látero-sensorial cefálico e corporal, número menor de escamas corporais e raios das nadadeiras, menor grau de esculpturação superficial dos ossos cranianos e perda de ossos infra-orbitais, acompanhados muitas vezes, porém não sempre, pela presença de olhos relativamente grandes (Myers, 1958; Fink, 1981; Weitzman & Vari, 1988). Estes caracteres são geralmente considerados pedomórficos (ver Fink, 1981, 1982; Weitzman & Vari, 1988, para definição de conceitos e argumentação sobre os caracteres reduativos em peixes); ou seja, representam a presença de caracteres primitivamente (no sentido evolutivo/filogenético) juvenis, larvais ou embrionários em um adulto (ver Gould, 1977, para uma excelente síntese das relações propostas entre ontogenia e filogenia). É importante enfatizar aqui que grande parte do sistema de classificação de Otophysi sul-americanos, em especial dos Characiformes de pequeno porte, ainda é baseada nos trabalhos de Carl H. Eigenmann (1863-1927), que utilizou extensivamente caracteres "reduativos" pedomórficos observáveis externamente na sua confecção. Considerando que interrupções em pontos equivalentes de processos ontogenéticos semelhantes possivelmente produzem resultados semelhantes e que a ontogênese dos teleósteos é provavelmente, *grosso modo*, conservadora, é bastante possível que estes caracteres "reduativos" tenham surgido independentemente em várias linhagens evolutivas, tornando seu uso taxonômico isolado - fora de uma análise filogenética utilizando múltiplos caracteres e parcimônia - passível de gerar agrupamentos não monofiléticos. Weitzman & Fink (1983) discutem as dificuldades e problemas decorrentes do uso extensivo de caracteres reduativos homoplásticos (*sensu* Wiley, 1981) na sistemática de Characiformes Neotropicais de pequeno porte.

2. Endemismo - peixes de pequeno porte, como os de riacho, de modo geral possuem uma capacidade de deslocamento relativamente baixa, não realizando migrações extensas durante suas vidas, tal como, por exemplo, a maioria dos curimatás e jaraquis da família Prochilodontidae (Castro, 1990, 1993). Tal fato deve facilitar em muito a ocorrência de eventos de vicariância (separação geográfica de populações), levando à multiplicação, por especiação em isolamento geográfico (alopátrica), de espécies de peixes de riacho caracterizadas pela distribuição geográfica restrita (ver Wiley, 1981, para explanação exemplificada de

vicariância e especiação alopátrica). Assim, é importante ressaltar as recomendações de Böhlke *et al.* (1978), que enfatizaram a necessidade de se coletar e estudar peixes de áreas com endemismo acentuado, como cabeceiras de rios.

3. Ciclo de vida - Moyle & Cech (1996), falando especificamente de *Otophysi* de pequeno porte, afirmam que, quando a espécie é de pequeno porte, ela atinge a maturidade sexual rapidamente, o que favoreceria as populações de peixes de riacho a se manterem ao longo do tempo nas condições ambientais sazonalmente flutuantes de riachos (ver Lowe-McConnell, 1987; Wootton, 1992, para caracterização da natureza instável deste tipo de ambiente). Condições ambientais variáveis e efêmeras como as de riachos tendem a favorecer (embora não exclusivamente) o sucesso adaptativo dos chamados "r-estrategistas", oportunistas caracterizados idealmente por apresentar porte pequeno, período de vida curto, taxa de crescimento elevada, primeira maturação sexual precoce, mortalidade natural e fecundidade elevadas e capacidade de ocupar e explorar rapidamente novos ambientes ou reocupar ambientes cujas populações de peixes foram eliminadas ou reduzidas pelas flutuações abióticas ambientais regulares ou aleatórias (Lowe-McConnell, 1987; Vazzoler, 1996). Vazzoler (1996), numa análise das estratégias reprodutivas da comunidade de peixes do alto rio Paraná, fornece dados minuciosos sobre as táticas reprodutivas de *A. fasciatus* e *A. bimaculatus*, encontradas em pelo menos um dos quatro riachos em discussão. No trabalho de Vazzoler (1996), pode ser visto que uma parte significativa dos aspectos descritos da reprodução dessas espécies está associada com curtos tempos de procriação e rápido "turnover" populacional, tais como porte pequeno, desovas múltiplas e pequeno investimento na prole individual.

4. Comportamentos anti-predação - O fundo de riachos é geralmente irregular, tridimensionalmente variado, contendo muitos locais de dimensões relativamente reduzidas, praticamente inacessíveis a predadores vertebrados de porte médio a grande. Exemplos destes tipos de micro-ambientes são os espaços entre grãos de cascalho grosso, rochas, componentes do folhiço e vegetação submersos. Muitas espécies de peixes de riachos, tais como *Trichomycterus* spp. e *Imparfinis* spp., que ocorrem em alguns dos riachos em questão, auxiliados pelo seu pequeno porte, adotam hábitos criptobióticos nestes micro-ambientes. Mesmo espécies não criptobióticas podem se beneficiar do uso esporádico e emergencial destes tipos de abrigos em riachos, desde que possuam pequeno porte.

5. Alimentação - Riachos como os discutidos aqui possuem uma produtividade primária *in situ* relativamente baixa (embora podendo ser localmente elevada em trechos abertos e ensolarados - ver Buck & Sazima, 1995), dependendo grandemente da importação de matéria orgânica da vegetação ripária para sustentar uma comunidade predominantemente heterotrófica (Vannote *et al.*, 1980). Assim, as fontes principais de alimentação para os peixes nestes ambientes são folhas, flores, frutos e artrópodes terrestres que caem da vegetação ripária, além

de larvas aquáticas de insetos que se alimentam, direta ou indiretamente, deste material orgânico alóctone importado da vegetação (ver Lowe-McConnell, 1975, 1987; Menezes *et al.*, 1990; Sabino & Castro, 1990 e Castro & Casatti, 1997, para mais detalhes sobre a importância e papel da vegetação ripária nas cadeias alimentares de riachos). Como já foi apontado por Moyle & Cech (1996), o pequeno porte é ideal para uma alimentação baseada primariamente em pequenos artrópodes aquáticos e terrestres. A alimentação das comunidades de peixes dos quatro riachos, analisada como um todo, revela que os pequenos artrópodes - direta e indiretamente dependentes da existência de vegetação ripária para sua sobrevivência - são realmente o item alimentar mais importante, uma vez que aproximadamente 50% das espécies são insetívoras, 30% são onívoras, 15% são herbívoras, 5% são insetívoras-piscívoras e 3% detritívoras. Portanto, espécies de pequeno porte, devido às suas dimensões gerais reduzidas, estão especialmente capacitadas a explorar os recursos alimentares principais existentes em riachos como os em questão.

Processos evolutivos causais

Modos de especiação e pressões seletivas principais. O que foi enumerado e discutido acima permite supor que os ambientes de riacho exerceram pressões de seleção favorecendo fortemente o pequeno porte das espécies componentes de suas ictiofaunas. Ora, considerando que a maioria das espécies de peixes de pequeno porte apresenta capacidade de deslocamento relativamente restrita dentro de grandes bacias hidrográficas e que, além disso, para praticamente todos os peixes, extensões de terra seca de quaisquer dimensões constituem barreiras intransponíveis, é possível imaginar que, ao longo dos mais de 65 milhões de anos da história evolutiva dos Otophysi, um grande número de alterações geográficas e ecológicas tenha ocorrido nos corpos d'água sul-americanos, gerando numerosos eventos de vicariância. Estes, associados à especiação alopátrica (ambos *sensu* Wiley, 1981), possivelmente geraram a fração maior da diversidade taxonômica ictiofaunística continental sul-americana: os peixes de pequeno porte, geralmente habitantes de riachos.

Esta fração já inventariada da ictiofauna sul-americana tende a aumentar com o tempo, uma vez que o estudo (em especial da sistemática) de peixes Otophysi de pequeno porte pode ser considerado como grande desafio e fronteira da ictiologia neotropical atual. Combinando minhas estimativas com as de Böhlke *et al.* (1978), calculo que pelo menos duas mil espécies de peixes de água doce sul-americanos estão por ser descritas. É quase certo que estas novas espécies serão, em sua vasta maioria, de pequeno porte, vivendo fora das áreas centrais da calha dos grandes rios e lagos.

O possível papel da heterocronia na evolução dos peixes de pequeno porte. Os peixes de água doce de pequeno porte apresentam uma quantidade significativa de caracteres morfológicos “reduativos”, provavelmente pedomórficos. Ora, a pedomorfose é uma condição (padrão) gerada pela heterocronia (processo), que consiste na alteração, geneticamente transmissível, do período de duração relativa dos eventos ao longo do desenvolvimento ontogenético de um indivíduo. Uma das formas de heterocronia, a progênese, consiste na antecipação da maturação gonadal, truncando o processo ontogenético e produzindo um adulto que se assemelha em aspecto geral e **dimensões** ao estágio larval ou juvenil de seu ancestral filogenético (Gould, 1977). Embora fique claro que a identificação da natureza dos processos heterocrônicos e seus padrões resultantes dependa da existência de filogenias bem corroboradas - infelizmente ainda bastante escassas para a ictiofauna continental sul-americana - como hipótese de trabalho, gostaria de propor o seguinte cenário evolutivo para peixes de riachos: as pressões seletivas principais características de ambientes instáveis como os de riachos favoreceram a progênese, principalmente porque esta, através da aceleração do tempo de maturação sexual, gera espécies de porte pequeno e ciclo de vida curto, capazes de ocupar rapidamente novos ambientes ou, mais importante ainda, recolonizar ambientes após mortandades maciças geradas por mudanças ambientais frequentes, sazonais ou aleatórias (Gould, 1977). Além disso, as supostas formas progenéticas ancestrais de pequeno porte resultantes, simultânea ou secundariamente, foram favoravelmente selecionadas também devido a capacidade que os peixes de pequeno porte tem de utilizar mais eficientemente os recursos espaciais e alimentares dos ambientes de riachos. Uma vez que as populações ancestrais das diferentes linhagens filogenéticas principais de peixes de pequeno porte tenham se estabelecido em riachos, sua diversificação taxonômica/filogenética deve ter-se dado por vicariância, seguida de especiação alopátrica. Este cenário poderia explicar, pelo menos parcialmente, a quantidade elevada (ver Myers, 1958; Fink, 1981; Weitzman & Vari, 1988) de caracteres “reduativos” pedomórficos encontrados em teleósteos adultos, tais como nas espécies das linhagens de peixes de pequeno porte ocorrendo em riachos. Fink (1981: 183) atribui especificamente a origem provável destes caracteres pedomórficos à progênese e afirma que as alterações no desenvolvimento ontogenético (heterocronia) talvez possam ter tido uma importância filogenética muito maior do que previamente suspeitado.

Embora reconheça que estas hipóteses - devido principalmente ao grande desconhecimento das relações filogenéticas e ciclo de vida das espécies que constituem a ictiofauna dulcícola sul-americana - sejam de teste praticamente impossível no momento, gostaria de convidar o leitor a examinar os trabalhos de Collete (1966), descrevendo *Belonion*, um gênero com duas espécies de Beloniidae dulcícolas sul-americanas atingindo não mais que 42 mm de comprimento quando adultas, e Weitzman & Vari (1988), enumerando 85 espécies de peixes de água doce sul-americanos, pertencentes a cinco diferentes ordens de teleósteos, todas chamadas

pelos autores de “miniaturas”, por não atingirem mais que 26 mm de comprimento quando adultas. Todas, juntamente com as de *Belonion*, são espécies com um grande número de caracteres aparentemente pedomórficos (Weitzman & Vari, 1988) que, acredito, possuem origens possivelmente progenéticas.

Finalmente, gostaria de convidar o leitor a examinar a Figura 3. Nela estão ilustrados representantes de duas espécies de Pseudopimelodinae, um grupo monofilético de Pimelodidae (Lundberg *et al.*, 1991), coletadas na bacia do rio Pardo, no município de Cajuru, São Paulo. Ambos os exemplares apresentam um padrão de coloração único entre os Pimelodidae que, pode se supor com razoável dose de certeza, é uma sinapomorfia indicando ancestralidade comum, senão para as espécies em questão, pelo menos para algum dos subgrupos taxonômicos de Pseudopimelodinae. O exemplar (não identificado até o nível de espécie) de *Microglanis* sp. (Figura 3A) possui 35,4 mm de comprimento padrão e pertence a um gênero que, segundo Mees (1974), seu mais recente revisor, não ultrapassa 38 mm de comprimento padrão e, nas suas próprias palavras, “é uma edição miniatura de *Pseudopimelodus*”, apresentando linha lateral reduzida e incompleta. O exemplar de *Pseudopimelodus zungaro* (bagre-sapo; Figura 3B), possui 33,4 mm de comprimento padrão e pertence a uma espécie que pode atingir, quando adulto, entre aproximadamente 30 cm (Mees, 1974) e dois metros de comprimento (segundo informações duvidosas da literatura). Observações pessoais e de meus colaboradores permitem afirmar que *Microglanis* sp. oculta-se, pelo menos durante o dia, entre rochas em trechos de corredeira de cabeceiras, enquanto que os adultos de *P. zungaro* vivem em trechos mais calmos e profundos do canal fluvial principal do rio Pardo. Ou seja, temos duas espécies de peixe de aspecto geral bastante similar, pertencentes ao mesmo grupo taxonômico monofilético, diferindo entre si externamente principalmente pelo porte e pela presença, na espécie de pequeno porte, de caracteres redutivos (linha lateral reduzida e incompleta). A espécie de porte maior habita o canal principal de um rio de porte médio. A de porte menor habita ambientes de riachos correntosos, pertencentes ao mesmo sistema fluvial, aparentemente aproveitando-se de seu porte pequeno para utilizar os espaços entre as rochas do fundo como local de abrigo e, possivelmente, de alimentação. Embora seja plausível supor, como faço aqui, que *Microglanis* sp. seja uma forma pedomórfica progenética, derivada de uma população ancestral que foi favoravelmente selecionada pelas pressões seletivas favorecendo o pequeno porte em ambientes de riacho; é importante apontar que tal hipótese depende, para seu teste, da existência de uma hipótese bem corroborada de relações filogenéticas entre os táxons de Pseudopimelodinae. Somente dentro de uma análise - no momento inexistente - envolvendo múltiplos caracteres e parcimônia, será possível verificar que condições derivaram daquela presente no ancestral comum do grupo em questão. Ou seja, quais caracteres são plesiomórficos e quais são apomórficos. Sem tal análise é impossível afirmar com segurança se *Microglanis* sp. é ou não uma forma pedomórfica progenética (ver Wiley, 1981 e Amorim, 1994, para definições de termos e sínteses da sistemática filogenética).

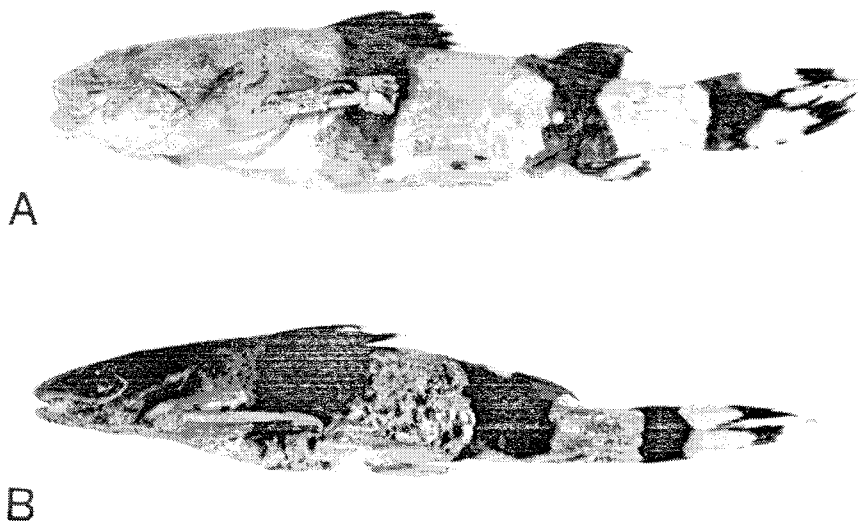


Figura 3. Exemplar adulto de *Microglanis* sp. (A), com 35,4 mm de comprimento padrão, e exemplar jovem de *Pseudopimelodus zungaro* (B), com 33,4 mm de comprimento padrão (ambos coletados na bacia do médio rio Pardo, São Paulo), apresentando notável semelhança entre padrões gerais de coloração.

Todos estes padrões morfológicos aparentemente pedomórficos citados foram produto de processos evolutivos que só poderiam ser adequadamente estudados se existissem hipóteses precisas e detalhadas das interrelações filogenéticas dos grupos taxonômicos monofiléticos das espécies que os apresentam. Porém, com base na argumentação acima, penso que é bastante possível supor que a heterocronia, representada principalmente pela progênese, tenha tido um papel muito importante na evolução de peixes de riacho sul-americanos, uma vez que a vasta maioria apresenta pequeno porte quando adultos.

Conclusões

A análise comparativa da ictiofauna dos quatro riachos brasileiros permitiu constatar que, dentro dos padrões evolutivos gerais examinados, somente a dominância absoluta de espécies de pequeno porte revelou-se um padrão comum a todos. Além disso, o exame conjunto das informações dos riachos estudados e da literatura científica permitiu a identificação dos seguintes padrões evolutivos associados ao pequeno porte em peixes de riacho:

- a) número elevado de caracteres morfológicos “reduativos”, aparentemente pedomórficos, geralmente presente;
- b) elevado grau de endemismo, provavelmente associado a uma baixa capacidade de dispersão geográfica;
- c) ciclos de vida curtos e estratégias reprodutivas (tendendo ao tipo **r**) adequadas à rápida ocupação ou reocupação de ambientes ecologicamente muito instáveis como os riachos;
- d) utilização, permanente ou esporádica, dos muitos micro-ambientes existentes nos riachos como abrigo contra predadores de porte maior;
- e) predominância de insetos terrestres e aquáticos de porte reduzido na sua alimentação.

No que diz respeito aos possíveis processos evolutivos causais, parece que os ambientes de riachos sempre exerceram uma série de pressões seletivas favorecendo o porte pequeno das espécies componentes de suas ictiofaunas. Por sua vez, estas espécies, provavelmente por uma combinação de uma longa história geológica das bacias hidrográficas sul-americanas, com vicariância seguida de especiação alopátrica, multiplicaram-se e diferenciaram-se, gerando a fração maior da diversidade ictiofaunística continental sul-americana: os peixes teleósteos de pequeno porte.

Agradecimentos

Sou grato a Mario de Vivo, Lilian Casatti, Tatiana X. de Abreu e Flávio A. Bockmann pela leitura crítica do manuscrito e sugestões apresentadas e a Lilian Casatti e Hertz Figueiredo dos Santos pelo auxílio na confecção das figuras. O autor é bolsista de Pesquisa do CNPq (processo 301309/91-4).

Referências bibliográficas

- AMORIM, D.S. 1994. *Elementos básicos de sistemática filogenética*. Sociedade Brasileira de Entomologia, São Paulo, 314 pp.
- BÖHLKE, J.; WEITZMAN, S.H. & N.A. MENEZES. 1978. Estado atual da sistemática de peixes de água doce da América do Sul. *Acta Amazonica*, **8**(4): 657-677.
- BROOKS, D. & D.A. McLENNAN. 1992. Historical ecology as a research program. pp. 76-113. In: Mayden, R.L. (ed.). *Systematics, Historical Ecology and North American Freshwater Fishes*. Stanford University Press, California.

- BURGESS, W.E. 1989. *An Atlas of Freshwater and Marine Catfishes*. T.F.H. Publications, Neptune City, 784 pp.
- BUCK, S. & I. SAZIMA. 1995. An assemblage of mailed catfishes (Loricariidae) in southeastern Brazil: distribution, activity and feeding. *Ichthyological Explorations of Freshwaters*, **6**(4): 325-332.
- CASTRO, R.M.C. 1990. *Revisão taxonômica da família Prochilodontidae*. Tese de Doutorado. Universidade de São Paulo. 293 pp., 43 fig.
- CASTRO, R.M.C. 1993. *Prochilodus britskii*, a new species of prochilodontid fish (Ostariophysi: Characiformes), from the rio Apiacá, rio Tapajós system, Mato Grosso, Brazil. *Proceedings of the Biological Society of Washington*, **106**(1): 57-62.
- CASTRO, R.M.C. & L. CASATTI. 1997. The fish fauna from a small forest stream of the upper Paraná River Basin, southeastern Brazil. *Ichthyological Explorations of Freshwaters*, **7**(4): 337-352
- COLLETTE, B.B. 1966. *Belonion*, a new genus of fresh-water needlefishes from South America. *American Museum Novitates*, **2274**: 1-22.
- COSTA, W.J.E.M. 1987. Feeding habits of a fish community in a tropical coastal stream, Rio Mato Grosso, Brazil. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, **22**(3): 145-153.
- ELDRIDGE, N. & J. CRACRAFT. 1980. *Phylogenetics Patterns and the Evolutionary Process*. Columbia University Press, N. Y., 349 pp.
- FINK, W.L. 1981. Ontogeny and phylogeny of tooth attachment modes in Actinopterygian fishes. *Journal of Morphology*, **167**: 167-184.
- FINK, W.L. 1982. The conceptual relationship between ontogeny and phylogeny. *Paleobiology*, **8**(3): 254-264.
- FOWLER, H.W. 1954. Os peixes de água doce do Brasil (4ª entrega). *Arquivos de Zoologia*, **6**: i-ix + 1-400.
- FUTUYMA, D.J. 1992. *Biologia Evolutiva*. 2ª ed. Sociedade Brasileira de Genética. 646 pp.
- GÉRY, J. 1977. *Characoids of the World*. T.F.H. Publications, Neptune City, 672 pp.
- GOLDSTEIN, R.J. 1973. *Cichlids of the World*. T.F.H. Publications, Neptune City, 382 pp.
- GOULD, S.J. 1977. *Ontogeny and Phylogeny*. Harvard University Press, Cambridge. 501 pp.

- LOWE Mc-CONNELL, R.H. 1975. *Fish Communities in Tropical Freshwater: Their Distribution, Ecology and Evolution*. Longman, N.Y., 337 pp.
- LOWE Mc-CONNELL, R.H. 1987. *Ecological Studies in Tropical Fish Communities*. Cambridge University Press, Cambridge, 382 pp.
- LUNDBERG, J.G. 1993. African-South American freshwater fish clades and continental drift: problems with a paradigm. pp. 156-199. In: P. Goldblatt (ed.). *Biological relationships between Africa and South America*. Yale University Press, New Haven.
- LUNDBERG, J.G.; BORNBUSCH, A.H. & F. MAGO-LECCIA. 1991. *Gladioglanis conquistador* n.sp. from Ecuador with diagnoses of the subfamilies Rhamdiinae Bleeker and Pseudopimelodinae N.Subf. (Siluriformes: Pimelodidae). *Copeia*, **1991**(1): 190-209.
- MEES, G.F. 1974. The Auchenipteridae and Pimelodidae of Suriname (Pisces, Nematognathi). *Zoologische Verhandelingen*, 132: 1- 256, 15 pl.
- MENEZES, N.A.; CASTRO, R.M.C.; WEITZMAN, S.H. & M.J. WEITZMAN. 1990. Peixes de riacho da Floresta Atlântica Costeira Brasileira: um conjunto pouco conhecido e ameaçado de vertebrados. pp. 290-295. In: Academia de Ciências do Estado de São Paulo. *Simpósio de Ecossistemas da Costa Sul e Sudeste Brasileira: Estrutura, Função e Manejo*. 2, vol 1.
- MOYLE, P.B. & J.J. CECH Jr. 1996. *Fishes: an Introduction to Ichthyology*. 3rd ed., Prentice-Hall, New Jersey, 590 pp.
- MYERS, G.S. 1938. Freshwater fishes and West Indian Zoogeography. *The Smithsonian Report for 1937*: 339-364.
- MEYERS, G.S. 1958. Trends in the evolution of teleostean fishes. *Stanford Ichthyological Bulletin*, **7**(3): 27-30.
- NELSON, J.S. 1994. *Fishes of the World*. 3rd ed., John Wiley & Sons Inc., N.Y., 600 pp.
- PERES NETO, P.R.; BIZERRIL, C.R.S.F. & R. IGLESIAS. 1994. An overview of some aspects of river ecology: a case study on fish assemblages distribution in a eastern Brazilian coastal river. pp. 265-279. In: Esteves, F.A. (ed.), *Oecologia Brasiliensis*, Vol I: Estrutura, Funcionamento e Manejo de Ecossistemas Brasileiros. Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro.
- SABINO, J. & R.M.C. CASTRO. 1990. Alimentação, período de atividade e distribuição espacial dos peixes de um riacho da floresta Atlântica (sudeste do Brasil). *Revista Brasileira de Biologia*, **50**(1): 23-36.

- UIEDA, V.S. 1983. *Regime alimentar, distribuição espacial e temporal de peixes (Teleostei) em um riacho na região de Limeira, São Paulo*. Dissertação de Mestrado, Universidade Estadual de Campinas. 151 pp.
- UIEDA, V.S. 1984. Ocorrência e distribuição dos peixes em um riacho de água doce. *Revista Brasileira de Biologia*, **44**(2): 203-213.
- VANNOTE, R.L.; MINSHALL, G.W.; CUMMINS, K.W.; SEDELL, J.R. & C.E. CUSHING. 1980. The river continuum concept. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **37**:130-137.
- VARI, R.P. & S.H. WEITZMAN. 1990. A review of the phylogenetic biogeography of the freshwater fishes of the South America. p. 381-393. *In*: G. Peters & R. Hutterer, *Vertebrates in the Tropics*. Proceedings of the International Symposium on Vertebrate Biogeography and Systematics in the Tropics, Bonn, June 1989. Alexander König Zoological Research Institute and Zoological Museum.
- VAZZOLER, A.E. A. de M. 1996. *Biologia da Reprodução de Peixes Teleósteos: Teoria e Prática*. Editora da Universidade Estadual de Maringá, Maringá, 169 pp.
- WEITZMAN, S.H. & W.L. FINK. 1983. Relationships of the neon tetras, a group of South American freshwater fishes (Teleostei, Characidae), with comments on the phylogeny of new world Characiforms. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology*, **150**(6): 339-395.
- WEITZMAN, S.H. & R.P. VARI. 1988. Miniaturization in South American freshwater fishes; an overview and discussion. *Proceedings of the Biological Society of Washington*, **101**(2): 444-465.
- WILEY, E.O. 1981. *Phylogenetics: the Theory and Practice of Phylogenetics Systematics*. John Wiley & Sons Inc., N.Y., 439 pp.
- WOOTTON, R.J. 1992. *Fish Ecology*. Chapman & Hall, N.Y., 212 pp.

Autor:

RICARDO MACEDO CORRÊA E CASTRO

Laboratório de Ictiologia

Departamento de Biologia

FFCLRP - Universidade de São Paulo

Av. Bandeirantes 3900

14040-901 Ribeirão Preto, SP

Endereço de correio eletrônico: rmcastro@ffclrp.usp.br