

ECOLOGIA BRASILIENSIS

Esteves, K. E. & Aranha, J. M. R. 1999. Ecologia trófica de peixes de riachos. pp. 157-182. In Caramaschi, E.P.; Mazzoni, R. & P.R. Peres-Neto (eds). *Ecologia de Peixes de Riachos*. Série Oecologia Brasiliensis, vol. VI. PPGE-UFRJ. Rio de Janeiro, Brasil.

ECOLOGIA TRÓFICA DE PEIXES DE RIACHOS

ESTEVES, K. E. & ARANHA, J. M. R.

Resumo

Os estudos sobre alimentação de peixes realizados até o presente são analisados sob diversos aspectos, considerando-se o efeito das variações abióticas e da oferta alimentar sobre modificações qualitativas e quantitativas da dieta, a existência de mudanças da dieta em função de gradientes espaciais, partição de recursos e os hábitos e táticas alimentares mais comumente empregados. A fim de fornecer uma visão geral da situação em que se encontra a presente área de pesquisa no Brasil, foram também levantados estudos realizados em outros países, que incorporam abordagens ainda não aplicadas a riachos brasileiros. Esta análise constatou a pequena quantidade de trabalhos relativos ao assunto em nosso país, a baixa representatividade de algumas regiões em trabalhos desta natureza, bem como a falta de abordagens experimentais que considerem aspectos comportamentais e as interações bióticas do ecossistema. Esta situação sugere que um maior número de observações de campo são necessárias para a construção de uma base teórica relativa a cadeias alimentares em riachos brasileiros. Finalmente são propostas linhas de estudo a serem desenvolvidas para a compreensão da dinâmica destas comunidades.

Abstract

Trophic Ecology of stream fishes

Feeding studies developed in Brazilian streams are reviewed and analysed considering the influence of abiotic changes and food availability on diet, the influence of spatial gradients, feeding habits and tactics and food partitioning on trophic relations. In order to assess the present situation most common lines of research of other countries have been quoted. This analysis has shown that in general, very few observational work exists, with some regions showing a very low representativity. Experimental and behavioural observations as well as more observational work is needed, considering the spectrum of streams of different ecosystems, in order to provide a basis for the building of a conceptual framework for tropical streams. Finally, future lines of research are suggested in order to increase the understanding of the dynamics of these communities.

Introdução

O estudo da utilização do alimento, além de propiciar um campo interessante para a discussão de aspectos teóricos como a substituição das espécies através dos componentes espacial, temporal e trófico do nicho (Schöener, 1974), atende a outros propósitos tais como conhecimento básico da biologia das espécies; compreensão da organização trófica do ecossistema e conhecimento quantitativo dos mecanismos biológicos de interação entre espécies, como predação, competição, etc. (Herrán, 1988).

As informações disponíveis sobre alimentação de peixes em riachos no Brasil são reduzidas quando: a) comparadas à quantidade de estudos existentes sobre o tema em grandes rios e represas; b) se considera a superfície de riachos existentes no país, (apenas na Amazônia, segundo estimativas de Fittkau (1967), a soma do comprimento dos pequenos riachos ultrapassaria em mil vezes o comprimento do Rio Amazonas); c) se considera a importância de fontes alóctones de alimento para a ictiofauna de riachos que, em muitas regiões, estão sendo destruídas, antes mesmo que se tenha um conhecimento melhor da dinâmica desta interação.

Grandes rios neotropicais têm sido crescentemente estudados principalmente devido à importância econômica da pesca associada à produção agrícola e à presença de numerosos biótopos de excepcional diversidade. Estes estudos têm conduzido a comparações em larga escala com grandes rios de região temperada. Todavia, uma questão que se levanta é, até que ponto o conhecimento existente sobre estes rios se aplica aos seus pequenos tributários.

No caso de riachos, embora pesquisadores estejam conscientes das características específicas locais de cada bacia de drenagem, conceitos gerais sobre comunidades e ecossistemas podem e estão sendo atualmente testados, pois estes ambientes representam um ecossistema aquático em pequena escala e frequentemente com características físicas bem marcantes. Desta forma, estes ambientes podem ser muito úteis como modelos para auxiliar na elaboração de conceitos relativos à distribuição, abundância e coexistência dos organismos, bem como para avaliar as influências dos distúrbios físicos sobre as comunidades.

Riachos são classificados por diversos autores como rios de pequena ordem, canalizados durante a estação chuvosa e com áreas de inundação não persistentes (Knöppel, 1970; Soares, 1979; Uieda 1983; Garutti, 1988; Sabino & Castro, 1990). A velocidade da corrente varia de 0,1 a 1,7 m.s⁻¹, podendo ocorrer gradientes que variam desde corredeiras com rochas e pedras até poções e pequenos remansos. O oxigênio dissolvido é geralmente alto, a variação da temperatura sazonal, sobretudo nas bacias da região sul e sudeste, sendo que a transparência, pH e condutividade estão relacionadas à geomorfologia da bacia de drenagem (Araújo Lima *et al.*, 1995).

Covich (1988) propõe a existência de três tipos geográficos de tributários neotropicais que ilustram a variabilidade de condições ecológicas e cadeias alimentares para bacias de drenagem que diferem quanto à altitude. São estes: riachos da planície costeira, montanhoso continental e montanhoso insular. Muitos destes pequenos riachos refletem diferenças locais em topografia, história geológica, relações biogeográficas, sazonalidade da pluviosidade e aporte de material de origem vegetal, sendo estes fatores importantes para a realização de estudos ecológicos comparativos.

Neste sentido, é importante que se tenha em mente a diversidade e características distintas dos tipos de riachos existentes no Brasil pois, em última análise, a complexidade das cadeias alimentares e a riqueza de espécies estão relacionadas à diversidade de micro-habitats que, por sua vez, dependem das características da bacia de drenagem.

Neste capítulo, são abordados aspectos da alimentação de peixes em riachos, revendo os principais trabalhos realizados em diferentes regiões do Brasil e discutindo-os à luz das teorias existentes na literatura para a região tropical.

Flutuações ambientais sazonais

Oferta alimentar

Peixes de riachos neotropicais convivem com uma considerável variação temporal e espacial do seu alimento (Power, 1983). A disponibilidade deste alimento depende de diversos fatores tais como vazão, morfologia do canal, atributos físicos e químicos bem como as interações bióticas do ambiente.

Com o início das chuvas ou uma enchente proveniente de um ponto distante da bacia de drenagem, ocorre um aumento da velocidade da água que, além de produzir um aumento do volume de água em torno dos animais, produz um aporte de silte, materiais orgânicos e inorgânicos acumulados no solo durante a seca (Payne, 1986).

Uieda (1995), estudando um riacho de águas claras da Mata Atlântica, verificou que a maior frequência de grãos de areia no conteúdo digestivo de algumas espécies, durante o período chuvoso, estava possivelmente relacionada a uma maior dificuldade de captura do alimento durante períodos em que a correnteza era maior, pois as chuvas, além de dificultar as manobras dos peixes durante a atividade alimentar, revolvem e suspendem o substrato do fundo.

Outra condição imposta pelas flutuações sazonais de pluviosidade é a criação e/ou eliminação de micro-habitats. Melo (1995), estudando um córrego de cerrado em Barra do Garças (MT), observou que, no período da seca, o fluxo de

água cessa totalmente na primeira parte do curso superior, restando pequenas poças ao longo do leito. Estas modificações certamente impõem novas condições de sobrevivência às espécies aí confinadas, visto que podem ocorrer mudanças nas taxas de oxigênio dissolvido, de produção primária e portanto de disponibilidade de recursos. Além disso, ocorre uma modificação de densidade das populações, conforme Power (1983) observou em um riacho do Panamá, onde uma queda de apenas 20 cm no nível do rio, da estação chuvosa para a estação seca, fez triplicar a densidade de Siluriformes. Estas mudanças certamente alteram as relações competitivas intra e interespecíficas, podendo fornecer informações valiosas para a compreensão das respostas da biota às variações físicas do ambiente.

Um parâmetro também importante para a manutenção da comunidade de peixes de riachos são os recursos de origem terrestre, visto que constituem-se numa das vias de entrada de matéria orgânica para o sistema (Henry *et al.*, 1994). Este aporte tem sua importância para a alimentação dos peixes de duas formas: a) aumentando a quantidade de material alóctone (frutos, sementes, insetos terrestres) diretamente ingerido pela ictiofauna e/ou b) aumentando a quantidade de matéria orgânica particulada (MOP), importante para a alimentação de organismos invertebrados e peixes detritívoros. Todavia, a alta pluviosidade pode provocar "lavagens" diminuindo o número de organismos invertebrados, principalmente os menores, que são carregados com as enchentes (Power *et al.*, 1988).

Henry *et al.* (1994), estudando o aporte de "litter" e o seu transporte lateral no riacho Itaúna, na bacia do Paranapanema (SP), verificou que a média anual de entrada de material alóctone total em um trecho de mata de galeria foi bastante alta, atingindo $1.931 \text{ mg.m}^{-2}.\text{dia}^{-1}$, sendo que o aporte de invertebrados terrestres variou de 78 a 588 organismos. m^{-2} . Em local com predominância de plantas herbáceas, os autores registraram um aporte médio anual de material alóctone de $227,7 \text{ mg.m}^{-2}.\text{dia}^{-1}$, indicando o efeito da retirada da mata de galeria sobre a dinâmica do sistema e sua importância como fonte de entrada de material.

Considerando alterações limnológicas provenientes das alterações de pluviosidade, no rio Tarumã-Mirim, um pequeno tributário de águas negras do rio Negro, foi estimado o "input" de sedimento durante o período de inundação (Walker, 1992). A deposição de "litter" durante as cheias foi de $4,2 \text{ ton. ha}^{-1}$ dos quais 800 folhas. m^{-2} juntamente com areia, argila e outras partículas, perfizeram $1,76 \pm 0,52 \text{ ton. ha}^{-1}$ para cada metro de profundidade. As folhas do "litter" eram densamente colonizadas por fungos, que por sua vez serviam de alimento para quironomídeos.

Henderson & Walker (1986), em um estudo da comunidade do "litter" deste mesmo rio, observaram que aproximadamente 20 espécies de pequenos peixes possuem hábito bentônico, predando os invertebrados associados ao "litter". Este "input" deve ser fundamental para a manutenção de uma fauna de peixes

diversificada, levantando questões interessantes com relação à partilha e competição pelo mesmo recurso.

Considerando os organismos bentônicos, Rocha *et al.* (1991), estudando um tributário da bacia do Lobo (SP), verificaram uma marcada variação sazonal de invertebrados necto-bentônicos, com um pico no final do outono e outro no verão. Neste caso, a redução drástica de organismos durante o inverno e a primavera foi primariamente correlacionada à diminuição de substrato vegetal, representando uma diminuição de alimento para os invertebrados.

A importância do material de deriva ("drift") na alimentação de peixes, tem sido pouco estudada no Brasil. Segundo Waters (1972), a relação entre a deriva de invertebrados e alimentação de peixes tem sido importante para a compreensão de fatores que regulam a produção de peixes em riachos. Além de aumentar a eficiência de transferência de energia pela acessibilidade aumentada do recurso, quando comparada somente à ingestão de invertebrados bentônicos, riachos com taxas de deriva mais altas sustentam uma maior biomassa de peixes.

A deriva pode tanto ser induzida acidentalmente (deriva passiva), como por eventos catastróficos ou comportamentais (Koetsier *et al.*, 1996). Distúrbios abióticos repentinos como flutuações da água podem induzir a deriva, enquanto que a deriva acidental e comportamental refletem as condições bióticas no bentos (competição intraespecífica por espaço ou alimento ou mudanças de vazão) (Waters, 1972; Brittain & Eikeland, 1988).

Considerando-se a influência de chuvas sobre este recurso, supõe-se que vazões mais altas aumentem a deriva, embora vazões extremamente baixas também possam causar um aumento, tanto em condições naturais como experimentais (Waters, 1972). Estudos que relacionem estas variações com mudanças na alimentação de peixes poderão possivelmente explicar mudanças quali e quantitativas encontradas ao longo do ano na dieta de diferentes espécies.

Outro recurso de extrema importância em riachos são as algas. Estas podem estar aderidas a pedras, troncos, areia, folhas ou ao lodo, sendo consumidas por inúmeras espécies de peixes, sobretudo por Loricariidae (Power, 1983). Embora pouco se conheça sobre a dinâmica sazonal em riachos no Brasil, flutuações sazonais de algas em águas correntes têm sido atribuídas a fatores como temperatura, luz, vazão, nutrientes e herbivoria (Necchi & Pascoaloto, 1993). Estes autores, estudando o rio Preto, um tributário do rio Turvo no noroeste do Estado de São Paulo, verificaram que tanto o número quanto a abundância de espécies de macroalgas era mais alto no período seco (maio a outubro), apresentando relação com temperaturas mais baixas, menores velocidades e menores valores de turbidez. Chamixaes (1991), estudando algas perifíticas em pequenos rios da bacia hidrográfica do ribeirão do Lobo (SP) observou que os rios da região têm sazonalidade bem marcada dos

fatores climáticos, físico-químicos, hidrodinâmicos e biológicos, sendo que a produção de biomassa varia com as estações do ano, sendo maior no verão e outono e menor no inverno e primavera.

Em suma, o efeito da variabilidade hidrológica sobre os recursos alimentares e sobre as populações de peixes é um fator que deve ser considerado na análise das relações tróficas, a fim de auxiliar na compreensão das variações sazonais da dieta, nos padrões de obtenção de alimento, partição de recursos e outros processos.

Aspectos quantitativos x qualitativos

Considerando os fatores acima discutidos, uma questão que se coloca é se existe uma sazonalidade na quantidade e qualidade do alimento ingerido por peixes de riachos. De acordo com Payne (1986) e Prejs & Prejs (1987), especialmente em rios onde ocorrem inundações, os ciclos são de abundância de recursos na estação chuvosa, e de limitação na época seca. Observações semelhantes foram feitas por Zaret & Rand (1971), em um riacho do Panamá, onde valores de repleção estomacal mais elevados de diversas espécies durante a estação chuvosa parecem indicar que há mais alimento neste período do ano.

Poucos são os estudos em riachos no Brasil que analisam variações quantitativas da dieta de peixes. Entre estes pode ser citado o trabalho de Porto (1994) que, estudando a dieta alimentar de *Pimelodella lateristriga* no rio Ubatiba (RJ), verificou que um número maior de indivíduos com estômagos vazios ocorria durante o período frio, ou seja de abril a setembro. Lobón-Cervia *et al.* (1993), do mesmo modo, verificaram que em riachos do pampa gaúcho, *Crenicichla lepidota* reduz a intensidade de alimentação no início do inverno (maio). Uieda (1983), assinala que para a comunidade de peixes do ribeirão Tabajara, afluente do rio Jaguari (SP), não ocorreram diferenças nas frequências de estômagos vazios e com conteúdo na estação chuvosa e seca.

Para a verificação de um padrão sazonal de mudanças quantitativas na dieta, são necessárias observações sistemáticas em um maior número de riachos sujeitos a diferentes condições. Segundo Payne (1986), por exemplo, em rios de savana, conforme os estudados por Lowe McConnell (1964) na Guiana, a atividade alimentar praticamente cessou na época seca; por outro lado, em riachos de floresta, o constante aporte de material proveniente da floresta pode não provocar situações tão extremas.

Considerando-se o aspecto qualitativo, vários estudos abordam as variações nos itens ingeridos por diferentes espécies em função de períodos de chuva e seca. A maior parte dos trabalhos assinala a ausência de variações na proporção de itens ingeridos em função da época do ano, podendo ser citados os trabalhos de Knöppel (1970), Uieda (1983), Costa (1987), Porto (1994), Uieda

(1995). Por outro lado, Gomes (1994), no rio Ubatiba (RJ), verificou uma influência da época do ano na alimentação de *Deuterodon* sp e *Astyanax janeiroensis*, sobretudo nos meses de fevereiro e junho, quando ocorreu uma modificação na proporção de itens autóctones e alóctones. Lobón-Cerviá *et al.* (1993), do mesmo modo, verificaram que *Crenicichla lepidota* em riachos do pampa gaúcho exibem duas táticas alimentares predominantes, sendo uma no período compreendido entre o outono e a primavera (alimentação composta de invertebrados tais como Baetidae, Cladocera, Dystiscidae da coluna d'água), e outra no verão, quando além das espécies da coluna d'água, invertebrados bentônicos são consumidos.

Para determinar se a ausência de variações qualitativas na dieta são reflexo de uma constância na oferta alimentar, ou de uma plasticidade das espécies em procurar o alimento em locais mais propícios em períodos em que um recurso se torna mais escasso em uma determinada região, são necessários estudos mais detalhados que considerem tanto a dinâmica temporal dos recursos alimentares como a acessibilidade das espécies aos mesmos. Power (1983), por exemplo, verificou que loricariídeos em um riacho do Panamá respondem às variações de perífíton localizando poças em que a produtividade primária de algas é maior. Apesar das variações sazonais e mesmo flutuações catastróficas que ocorrem nas poças, estes peixes conseguem reavaliar permanentemente as oportunidades de alimentação em diferentes locais, descobrindo as áreas mais favoráveis, de tal forma que, em termos gerais, a disponibilidade de alimento se mantém relativamente constante devido às respostas rápidas destes "grazers".

Distribuição espacial e relações com o hábito alimentar

Modelos existentes sobre a estrutura e dinâmica de comunidades de riachos, predominantemente baseados em padrões observados em riachos da região temperada, levaram à formulação de conceitos como os de Contínuo Fluvial (Vanotte *et al.*, 1980), Espiral de Nutrientes (Newbold *et al.*, 1980) e Descontinuidade Seriada (Ward & Stanford, 1983). Basicamente estes tratam o perfil riacho-rio como um contínuo de gradientes físicos e adaptações bióticas associadas, onde a abundância dos diversos tipos de alimento varia de forma previsível da cabeceira para a foz do riacho, influenciando nas abundâncias relativas de diferentes guildas tróficas. Apesar destes conceitos terem sido amplamente utilizados, há autores que consideram o perfil rio-riacho mais como uma série de comunidades ou porções discretas, com limites relativamente distintos, do que como um gradiente (Ilies & Botosaneanu, 1963; Frissell *et al.*, 1986).

O conhecimento da distribuição espacial é importante para verificar como os diferentes habitats são explorados pelos peixes, auxiliando a compreensão da

partilha de recursos no ambiente. Além disso, a identificação de padrões de distribuição e abundância de alimento e predadores ao longo de riachos pode responder a algumas questões fundamentais como : 1) Existe um gradiente de recursos em riachos tropicais e, em caso positivo, ocorre uma mudança na estrutura trófica da comunidade de peixes ao longo deste gradiente? 2) De que modo peixes pertencentes a diferentes guildas tróficas respondem a possíveis mudanças na distribuição do recurso alimentar? 3) Qual a relação entre a diversidade de habitats, diversidade de espécies e a disponibilidade de recursos?

Embora os estudos realizados no Brasil não abordem diretamente estas questões, diversos autores tem procurando verificar diferenças na alimentação de peixes ao longo de gradientes.

Uieda (1995), estudando a alimentação de peixes em três trechos de um rio de águas claras da Mata Atlântica (SP), verificou uma diferença na estrutura trófica para os diferentes pontos, com predominância do hábito insetívoro no trecho superior, onívoro no médio e carnívoro no inferior. Neste trecho foram observadas espécies mais especializadas na dieta, ocorrendo uma maior variedade de guildas alimentares do que no trecho médio e superior.

Em um córrego típico de cerrado em Barra do Garças (MT), Melo (1995) verificou que na parte superior do córrego não ocorreram peixes detritívoros, pois este trecho, por ser sujeito periodicamente a enchentes muito fortes, teve quase toda a matéria orgânica carreada para as regiões inferiores do curso de água. No entanto, a proporção de detritívoros nos diferentes trechos não esteve de acordo com o conceito de rio contínuo proposto por Vannote *et. al.* (1980), que prevê uma maior proporção de detritívoros nas porções finais do curso de água, o que não foi observado provavelmente pelo assoreamento do último trecho do córrego. No trecho em que foi retirada a mata de galeria, observou-se uma redução significativa na proporção de espécies que se alimentam de frutos e sementes e insetos terrestres.

Buck & Sazima (1995), estudando um trecho aberto e um dentro da mata de galeria de um rio de águas claras da Mata Atlântica (SP), observaram que na área aberta ocorreu maior densidade de loricariídeos forrageando do que no interior da mata, e atribuíram o fato à maior produtividade primária e maior taxa de remoção de sedimento sobre as algas.

Na Amazônia, Soares (1979), analisando a alimentação de peixes em quatro biótopos diferentes do igarapé do Porto, confirmou observações obtidas em estudos semelhantes por Knöppel (1970) e Saul (1975), indicando que em igarapés de águas claras as espécies ocupam todo o espaço disponível, sendo isto aparentemente possível graças à disponibilidade de alimentos, a diferentes adaptações morfológicas e aos hábitos que caracterizam os diversos grupos.

Variações na distribuição espacial também podem ocorrer a nível de micro-habitat, permitindo a coexistência de diferentes espécies em um mesmo ambiente por meio da partilha de recursos espaciais e/ou alimentares (Zaret & Rand, 1971; Moyle & Senanayake, 1984; Sabino & Castro, 1990). Buck (1994) estudando os cascudos de um rio de Mata Atlântica (Ribeirão da Serra-SP), verificou que as três espécies de hábito diurno segregam-se nos micro-habitats pela altura da coluna de água, estando os juvenis de *Harttia kronei* em áreas rasas (20 a 40cm), *Kronichthys subteres* nas regiões de 40 a 70cm e *Schizolecis guentheri* nas margens (0 a 20cm). Melo (1995) também verificou uma segregação espacial entre *Bunocephalus* sp e *Thoracocharax stellatus* em um córrego de cerrado (MT), sendo que o primeiro vive em *litter* submerso no fundo e explora insetos que se encontram nestes locais, enquanto *T. stellatus* explora a região superficial, capturando insetos que flutuam sobre a água.

Um exemplo interessante de como algumas espécies demonstram distribuições bastante localizadas é dado por Henderson & Walker (1990) que, estudando uma comunidade de *litter* em um riacho da Amazônia, verificaram que os fatores determinantes da distribuição dos peixes são a profundidade do *litter*, a sua estrutura em tamanho, a idade e sua posição em relação à correnteza, bem como os teores de oxigênio dissolvido. Utilizando traçadores radiativos, Walker *et al.* (1990) verificaram que durante várias semanas poucos peixes se movimentaram mais do que 1m, indicando que estes se alimentam em regiões bastantes restritas, evitando assim a competição interespecífica.

A distribuição diferenciada ao longo de perfis transversais também tem sido freqüentemente verificada, com muitas espécies demonstrando preferência por áreas protegidas na região marginal, com vegetação abundante, rica em larvas de insetos, algas e pequenos crustáceos (Uieda, 1983; Costa, 1987; Teixeira, 1989), enquanto que outras procuram substratos rochosos ou mesmo *litter* acumulado no fundo, onde são capturados indivíduos bentônicos.

Hábitos alimentares

Uma das fases mais importantes dos estudos do hábito alimentar em peixes é a escolha do método de análise adequado. Hyslop (1980) recomenda o uso de métodos qualitativos e quantitativos para evitar conclusões equivocadas e/ou parciais. Em riachos, as espécies são geralmente de pequeno porte alimentando-se de grande quantidade de itens pequenos, o que dificulta o uso de alguns métodos quantitativos propostos. Uma alternativa para este problema é a adaptação destas técnicas aos estudos de alimentação de peixes de pequeno porte e de riachos (eg. Jones, 1968; Aranha, 1993).

A diversidade de critérios utilizados para o enquadramento de peixes em diferentes categorias tróficas dificulta uma comparação dos resultados obtidos em estudos de alimentação em ambientes naturais. Diversos autores utilizam a categoria carnívora para designar as espécies que se alimentam de itens de origem animal como insetos, zooplâncton, peixes, escamas, etc., enquanto outros adotam níveis menos abrangentes dividindo esta categoria em insetívora, zooplactófaga, ictiófaga, lepidófaga. Apesar destas limitações, a Tabela 1 sintetiza as informações disponíveis na literatura até 1995, acerca das preferências alimentares de peixes em riachos no Brasil.

As informações existentes acerca das preferências alimentares em rios e riachos tropicais apontam para a falta de especialização em relação aos alimentos utilizados, sendo que o alimento alóctone, principalmente insetos terrestres, tem sido considerado mais importante (Knöppel, 1970; Lowe McConnell, 1975; Soares 1979). Outros trabalhos ressaltam a importância de itens autóctones como algas, insetos aquáticos e invertebrados aquáticos (Costa, 1987; Uieda, 1995). Todavia a cadeia alimentar em riachos parece depender essencialmente da produção primária alóctone, visto que insetos aquáticos dependem da matéria orgânica originada da floresta (Walker *et al.*, 1990).

A falta de especialização pode ser vista como uma expressão da capacidade dos peixes em utilizar outros alimentos quando o item preferido estiver em pequeno suprimento (Knöppel, 1970), o que parece vantajoso sobretudo em ambientes complexos e diversificados como na Amazônia, onde as constantes alterações determinadas pelos períodos de cheia e vazante devem impedir que um determinado item alimentar esteja à disposição o tempo todo e na quantidade necessária para atender às exigências nutricionais de um grande número de espécies.

Embora se considere que peixes detritívoros constituam grande parte da biomassa de peixes de água doce nos trópicos (Petrere Jr., 1978; Lowe McConnell, 1987) esta observação parece ser válida sobretudo para os grandes rios, onde a disponibilidade deste recurso é grande. Poucos estudos ressaltam a predominância desta categoria trófica em riachos, podendo-se registrar sua presença em baixas proporções nos estudos de Uieda (1983, 1995) e Melo (1995). Segundo Bowen (1983), a maior parte dos peixes detritívoros, na verdade, deriva sua nutrição de microorganismos associados e invertebrados.

A importância de invertebrados terrestres como recurso alimentar é bastante evidente em riachos tropicais (Lowe McConnell, 1975), fato também observado em estudos no Brasil. Segundo Angermeier & Karr (1983), poucos dados existem sobre a variabilidade temporal deste recurso, porém alguns estudos sugerem que insetos são mais abundantes na estação chuvosa, seja devido a uma produtividade primária aumentada nesta época, seja pela ação mecânica de lavagem pela chuva.

Tabela 1: Hábitos alimentares e itens predominantes na dieta de peixes, em riachos brasileiros. ¹ Estudos de comunidades; ² Estudos de taxocenoses; ³ Estudos autoecológicos.

Autor	Bacia	Nº de espécies /espécie	Categoria alimentar predominante	Itens predominantes	Origem
Knöppel (1970) ¹	Amazônica (AM)	49	onívoro	larvas de insetos, restos vegetais	alóctone
Soares (1979) ¹	Amazônica (AM)	20	carnívoro	insetos terrestres, moluscos, crustáceos	alóctone
Uieda (1983) ¹	Paraná (SP)	18	insetívora-herbívora-plancíófaga insetívoro	insetos, crustáceos, vegetais superiores insetos aquáticos	autóctone e alóctone
Costa (1987) ¹	Leste (RJ)	17	insetívoro	insetos aquáticos	autóctone e alóctone
Teixeira (1989) ¹	Leste (RS)	25	insetívoro	insetos, microcrustáceos	autóctone e alóctone
Sabino & Castro (1990) ¹	Leste (SP)	08	onívoro/insetívoro	insetos aquáticos e terrestres; algas	autóctone e alóctone
Uieda (1995) ¹	Leste (SP)	24	onívoro/insetívoro	insetos aquáticos e terrestres, matéria vegetal, algas	autóctone e alóctone
Melo (1995) ¹	(SP) Amazônica (MT)	82	insetívoro/onívoro	insetos aquáticos e terrestres, frutos e sementes	autóctone e alóctone
Aranha (1991) ²	Leste (RJ)	04	algívoro	algas	autóctone
Gomes (1994) ²	Leste (RJ)	<i>Dentorodon sp jateiroensis</i>	onívoro	insetos	autóctone e alóctone
Buck & Sazima (1995) ²	Leste (SP)	04	algívoro	algas	autóctone
Trajano (1989) ³	Leste (SP)	<i>Pimelodella kroniei</i> <i>P. transitoria</i>	carnívoro	invertebrados	autóctone e alóctone
Lobón-Cervia <i>et al.</i> (1993) ³	Paraná (RS)	<i>Crenicichla lepidota</i>	carnívoro	insetos e microcrustáceos	autóctone
Aranha <i>et al.</i> (1993) ³	Paraná (SP)	<i>Corydoras aeneus</i> <i>C. gr. carllae</i>	onívoro	invertebrados e algas	autóctone
Porto (1994) ³	Leste (RJ)	<i>Pimelodella lateristriga</i>	onívoro	insetos	autóctone

Frutos e sementes são consumidos por algumas espécies porém, em pequenas quantidades (Knöppel, 1970; Soares, 1979; Costa, 1987; Melo, 1995). Segundo Araújo Lima *et al.* (1995), a pequena participação volumétrica deste item associada a uma alta frequência de ocorrência no conteúdo estomacal de diferentes espécies parece refletir mais a sua baixa disponibilidade no ambiente do que uma pequena procura por este item.

Algas têm sido encontradas na dieta de grande número de espécies, em diversos estudos realizados, sendo que para alguns grupos como loricariídeos, podem ser o item predominante (Power, 1983; Buck & Sazima, 1995). No ribeirão da Serra (SP), Buck & Sazima (1995) verificaram que a dieta de *Ancistrus* sp, *Kronichthys subteres*, *Harttia kronei* e *Schizolecis guentheri* é composta em sua maioria por algas epilíticas, principalmente diatomáceas. Melo (1995) assinala que a única espécie que se alimentou preferencialmente deste recurso em um córrego de cerrado foi *Pseudoloricaria* sp, enquanto que em um riacho litorâneo Uieda (1995) verificou a predominância de material perifítico para *Kronichthys heylandi* e *Phalloceros caudimaculatus*. Aranha (1991) estudou quatro espécies de Cyprinodontiformes no rio Ubatiba e sistema lagunar de Maricá (RJ), assinalando o predomínio de algas na dieta de todas as espécies.

Piscívoros são raramente encontrados nos riachos estudados até o presente, sendo a sua participação inferior a 10% no igarapé estudado por Soares (1979) (*Hoplias* sp e *Erythrinus erythrinus*) assim como no ribeirão Tabajara (SP), onde Uieda (1983) registrou somente a presença de *Hoplias malabaricus*. Melo (1995), por sua vez, estudando córrego de cerrado (MT), assinala que esta categoria constituiu 7,3% da fauna registrada. Além de *Hoplias malabaricus*, ocorreram também *Galeocharax* sp, *Hemisorubim platyrhynchus*, *Rhaphiodon vulpinus*, *Pimelodus ornatus* e *Surubim lima* nesta categoria trófica.

Partilha de Recursos

A partilha de recursos entre peixes tropicais tem recebido considerável atenção, podendo fornecer conceitos importantes para compreender como interagem as espécies de uma comunidade, identificar as principais dimensões dos recursos ao longo dos quais as espécies se segregam e fornecer os requisitos para testar hipóteses relativas a estudos de controle das comunidades (Ross, 1986). Segundo Abrams (1980), a sobreposição de nicho ocorre quando duas ou mais espécies utilizam um mesmo recurso do ambiente. Todavia, nem sempre a sobreposição implica em competição, pois se os recursos são abundantes mais espécies podem partilhá-los sem que ocorram interações competitivas (Hurlbert, 1978). Segundo Ross (1986), a maior parte dos estudos indica que a segregação ao longo do recurso alimentar é mais importante que a segregação espacial e temporal.

Por outro lado, alguns autores acreditam que a ação desestabilizadora de fatores físicos do ambiente manteria as populações abaixo da capacidade suporte do meio e tornaria a competição um fenômeno menos intenso e de difícil mensuração (Wiens, 1977). Grossman *et al.* (1990) ressaltam que a mortalidade associada a eventos de cheia e seca podem prevenir a limitação de recursos ou a exclusão competitiva em ambientes lóticos, permitindo a coexistência de espécies que utilizam recursos semelhantes.

Esta questão está longe de ser resolvida, mas estudos com partilha de recursos em riachos certamente podem contribuir muito no escopo teórico desta discussão.

Alguns estudos realizados em riachos no Brasil abordam esta questão. Aranha *et al.* (1993) encontraram alta sobreposição quanto à alimentação além de segregação espacial parcial e estratégias reprodutivas diferenciadas em duas espécies sintópicas de *Corydoras* (*C. aeneus* e *C. gr. carlae*). Sabino & Castro (1990) apontam diferenças na distribuição espacial, temporal e nas táticas alimentares, como os mecanismos que determinam a redução no efeito da sobreposição alimentar em uma comunidade de peixes litorâneos. Uieda (1995) verificou que semelhanças na dieta em geral e na distribuição espacial determinaram muitos casos de sobreposição entre as espécies de um riacho litorâneo, sendo que nos trechos médio e superior, diferenças nas preferências e táticas alimentares permitiram a coexistência de espécies oportunistas na dieta, enquanto que no trecho inferior (mangue), a semelhança na ocupação do nicho espacial e alimentar sugeriram a existência de competição. Por outro lado, Knöppel (1970), observou que em igarapés da Amazônia, o alimento está disponível em toda a extensão do curso de água. Os peixes não mostraram preferências por micro-habitats específicos, não ocorrendo variações ontogenéticas ou sazonais, o que sugere que nestes ambientes o suprimento alimentar é tão abundante que mesmo ocorrendo semelhanças na sua dieta, não ocorre competição.

Uma questão que tem sido pouco considerada em estudos de partilha de recursos no Brasil, são mudanças no nicho alimentar em função da disponibilidade de alimento. Assumindo que mudanças sazonais na abundância de fontes alimentares produzem mudanças na intensidade de competição entre peixes, Zaret & Rand (1971), observaram em um riacho no Panamá, que quando o recurso é limitante (época seca), a sobreposição alimentar é mínima, e na época chuvosa, com alimento abundante, é máxima. Estes resultados estão de acordo com o "princípio da exclusão competitiva" segundo o qual, se duas populações simpátricas ocupam o mesmo nicho, uma irá necessariamente excluir a outra (Hutchinson, 1965). Por outro lado, Power (1983), estudando loricariídeos (*Ancistrus*, *Hypostomus* e *Rineloricaria*) de um riacho do Panamá, verificaram que a sobreposição alimentar foi maior na época seca, quando os peixes mantiveram a mesma atividade que na época chuvosa, indicando que nestes períodos a competição é bastante intensa. A

autora sugere que, no rio em questão, a procura de refúgios contra predadores terrestres pode ser mais importante do que o fator "disponibilidade de recursos" na escolha dos locais apropriados para forrageamento.

Outro fator que tem sido considerado, sobretudo em estudos realizados em áreas de inundação (Lowe McConnell, 1964; Goulding, 1980; Esteves & Galetti Jr., 1995), é que diferenças encontradas na sobreposição em uma mesma época em diferentes ambientes, estão relacionadas ao tamanho das espécies e seu potencial para acúmulo de gordura; desta forma, espécies de pequeno porte seriam forçadas a diversificar seu alimento em períodos de baixa disponibilidade alimentar, visto possuírem pouca gordura para utilizar nestes períodos, o que levaria a uma diminuição da sobreposição (Zaret & Rand, 1971). O oposto seria válido para espécies de maior porte, conforme observado por Lowe McConnell (1964) e Goulding (1980), que verificaram maior sobreposição em períodos de escassez de alimento.

A validade destes conceitos para populações de riachos deve ser investigada com maior profundidade, a fim de auxiliar na compreensão dos mecanismos envolvidos na partilha de recursos nestes ambientes.

Aspectos comportamentais

A aquisição de alimento pelos peixes é um processo que envolve procura, detecção, captura e ingestão do alimento. Uma vez detectado o alimento o peixe orienta-se em direção a ele, aproxima-se e tenta ingeri-lo. A captura envolve a utilização de diferentes táticas alimentares, que variam de acordo com a categoria trófica (Keenleyside, 1979). Podem ocorrer modificações das táticas alimentares em função do tamanho dos indivíduos, sobretudo em consequência da aquisição de uma maior agilidade de ataque às presas e/ou aumento da eficiência de natação e desenvolvimento dos órgãos dos sentidos. Estas mudanças, segundo Keast (1966), geralmente envolvem uma alteração gradual nas proporções de diferentes tipos de alimento, e a adição de novos tipos, mais propriamente do que uma substituição.

Diversos estudos em riachos no Brasil têm utilizado o método da observação direta, através de mergulho, para observações sobre distribuição espacial, horário de atividade e comportamento alimentar (Sabino & Castro, 1990; Buck & Sazima, 1995; Uieda, 1995; Melo, 1995; Sabino & Sazima, 1996).

Em relação à atividade alimentar, Buck & Sazima (1995) observaram que em um rio de Mata Atlântica (SP) ocorrem diferenças temporais no período de atividade alimentar de diversas espécies de Loricariidae. *Ancistrus* sp tem sua atividade relacionada a períodos com pouca intensidade luminosa, enquanto que *Kronichthys*

subteres e *Schizolecis guentheri* estão ativos principalmente no período da manhã. *Harttia kronei* apresenta períodos de atividade alimentar diferentes para juvenis e adultos, o que pode conferir a essa espécie melhor defesa de predadores potenciais como aves e mamíferos piscívoros. No rio Formoso (MS), de águas cristalinas, Sabino & Sazima (1996) verificaram que entre as 22 espécies estudadas, 59% apresentam atividade diurna, 22,7% atividade noturna, 9,1% crepuscular-noturna e 9,1% tanto diurna como noturna.

Diferentes táticas alimentares têm sido também relatadas nestes estudos, podendo ser citadas as seguintes (baseado em Uieda, 1995): 1) Catador de superfície (*surface pickers*); 2) Beliscador (*nibblers* e *picking at relatively small prey*); 3) Catador de itens arrastados pela correnteza (*drift feeding*); 4) Podador (*browsers*); 5) Pastador (*grazers*); 6) Escavador (*picking up substrate and sorting prey*); 7) Predador de espreita (*sit-and-wait-predators*); 8) Predador de procura (*roving predators*).

Estas táticas foram observadas por Uieda (1995) em um estudo da comunidade de peixes de um riacho da Mata Atlântica, que entretanto, assinala ter a maior parte das espécies empregado somente uma ou duas táticas para a captura de alimento, sendo a de Beliscador a mais frequente. Algumas espécies, como *Deuterodon cf. pedri*, apresentaram versatilidade no seu comportamento, realizando cata e pastejo em alguns trechos e poda em outros. Indivíduos menores (CT < 40 mm) foram observados realizando pastejo e cata, sendo a poda observada somente em peixes de 80mm de comprimento total.

Outras táticas observadas em riachos no Brasil, incluem a lepidofagia, que consiste na retirada de escamas de outros indivíduos (Sazima, 1983), e detritivoria (Keenleyside, 1979). Embora, segundo este autor, não seja adequado o termo "tática alimentar" para esta última categoria, é sabido que peixes detritívoros nadam próximo ao fundo, aspirando o material solto do substrato, e rejeitando as partículas maiores.

Melo (1995), estudando um córrego de cerrado (MT), observou apenas uma espécie lepidófaga (*Roeboides* sp), e as seguintes espécies detritívoras: *Parotocinclus britskii*, *Odontostilbe* sp, *Steindachnerina cf. elegans*, *Hypostomus* sp.1, *Hypostomus* sp.3, *Farlowella* sp, *Sturisoma nigrirostum*, *Caenotropus labirinticus*. O autor também inclui *Cochliodon* sp nesta categoria, por ter sido observado sobre troncos submersos, raspando a madeira com dentes curtos, em formato de colher.

Estes estudos indicam que a abordagem utilizada até o momento tem dado ênfase a observações naturalísticas, com poucos estudos experimentais, enfoque este que poderá se constituir numa etapa posterior para verificação de aspectos mais detalhados do comportamento de cada espécie.

Abordagens de estudo em riachos de outras regiões: perspectivas para estudos no Brasil

Uma análise dos estudos existentes sobre alimentação de peixes em riachos no Brasil indica que as informações existentes sobre o assunto são bastante fragmentadas e escassas, com as linhas de pesquisa direcionadas primordialmente para levantamentos da dieta da comunidade de peixes. Outras abordagens, sobretudo do ponto de vista experimental, são inexistentes, possivelmente devido ao próprio desconhecimento da composição faunística de riachos, da biologia de muitas espécies de peixes, bem como pela falta de estudos integrados que tentem abordar as complexas interações bióticas e abióticas que ocorrem nestes ambientes.

Segundo Power *et al.* (1988), os processos que estruturam a comunidade em riachos muitas vezes ocorrem em escalas temporais e espaciais que permitem a observação direta e manipulação. A repetição de padrões espaciais em várias escalas, como diferentes tamanhos de partículas (seixos, troncos, folhas), bem como seqüências de distintos ambientes como corredeiras, poções, habitats laterais como poças isoladas, regiões alagadas, constituem réplicas de micro-habitats que oferecem boas condições para experimentos no campo.

Uma abordagem bastante utilizada em outras regiões, principalmente em ambientes lênticos, diz respeito à importância dos peixes na estruturação de diversos níveis tróficos (algas, zooplâncton, bentos, macrófitas), criando uma ação tipo "cascata". Segundo este conceito (*top down view* cf. Northcote, 1988), peixes podem influenciar a estrutura e funcionamento de ecossistemas aquáticos diretamente através da alimentação, selecionando presas ou influenciando na ciclagem e transporte de nutrientes (Northcote, 1988). Esta abordagem se opõe ao enfoque mais comumente utilizado (*bottom up view*), que considera a existência de um fluxo unidirecional dos nutrientes para o fitoplâncton, zooplâncton e peixes, e que em última análise estão na dependência dos processos físicos, químicos e biológicos que ocorrem no ecossistema (Straskraba, 1965). No Brasil, esta abordagem tem sido utilizada apenas em ambientes lênticos, testando hipóteses sobre interações entre fito-zooplâncton e peixes (Arcifa *et al.*, 1995). Em outros países, estudos desta natureza, em riachos, têm considerado principalmente interações entre peixes e macroinvertebrados e peixes-algas (Power, 1983; Northcote, 1988).

Segundo Flecker (1992), é desconhecida a importância de peixes como elementos determinantes da estrutura de comunidades de insetos na região tropical. A abundância de peixes detritívoros e herbívoros na América do Sul, sugere que, além de se constituírem em predadores diretos de insetos, os peixes podem ser importantes macroconsumidores que exploram os mesmos recursos utilizados por invertebrados bentônicos. Este autor demonstrou por meio de um experimento de exclusão/inclusão em um riacho na Venezuela, que os efeitos diretos da predação

por caracídeos insetívoros sobre a comunidade de insetos são relativamente pequenos quando comparados ao efeito indireto que peixes detritívoros exercem sobre a modificação da abundância de recursos disponíveis para o bentos. Power (1992), realizando experimentos (gaiolas com e sem peixes) na Califórnia, verificou que a presença de peixes, através da diminuição de predadores de quironomídeos algívoros, provoca um maior consumo de algas por estes, o que resulta numa redução da biomassa de algas.

Outro aspecto, também pouco abordado em nossos estudos, refere-se à escolha do alimento, o seu custo energético e sua qualidade nutricional. Segundo Power (1984), esta informação é particularmente importante em estudos de herbívoros e detritívoros cujas dietas geralmente incluem itens de diferentes qualidades. Esta autora, estudando *Ancistrus spinosus* em um riacho no Panamá, verificou através de observações de campo e experimentos de laboratório que, durante a época seca, o sedimento era rico em matéria orgânica (18-24% peso orgânico), originada de perifíton em decomposição e vegetação marginal. Contudo, o consumo de sedimento tinha um custo energético alto para a espécie.

A importância da qualidade nutricional de algas e sua importância na seleção por herbívoros também tem sido assinalada (Power, 1983). Segundo a autora, existe uma variação grande nos valores nutricionais do perifíton, sugerindo que uma ingestão seletiva é pouco vantajosa para peixes que se alimentam de algas. A habilidade de seleção, por outro lado, depende de características morfológicas da espécie, bem como da estrutura da comunidade algal (estratificada ou não).

Outros estudos têm se baseado na teoria de seleção de habitats, segundo a qual habitats com mais alimento proporcionam maiores ganhos energéticos (Tyler & Clapp, 1995). A habilidade em discriminar habitats tem um papel fundamental nos processos de decisão, influenciando a distribuição dos consumidores (Abrahams, 1986). Realizando um experimento com quantidades totais diferentes de alimento, porém com abundâncias relativas constantes, Abrahams (1986) concluiu que se a quantidade total de alimento diminui, os peixes tornam-se menos capazes de discriminar entre unidades, distribuindo-se ao acaso. Estudos desta natureza podem auxiliar tanto na elucidação dos mecanismos de obtenção de alimento, quanto para testar a validade destes conceitos em riachos da região tropical, verificando o efeito de mosaicos espaciais de distribuição de recursos sobre a distribuição de peixes.

Em regiões temperadas, diversos estudos têm abordado aspectos da produção e bioenergética de populações de peixes, utilizando diferentes métodos para o estudo do consumo de alimento sob condições naturais e experimentais (Noble, 1972). Davis & Warren (1971) assinalam que o consumo de alimento pode ser estimado a partir dos requerimentos energéticos do peixe, de seu requerimento de nitrogênio e a partir de relações entre o consumo de alimento e as taxas de crescimento. Diversos aspectos, incluindo o estudo da periodicidade alimentar, determi-

nação das taxas de evacuação gástrica, taxas de digestão a diferentes temperaturas, bem como análises químicas do alimento têm permitido estimar o consumo diário de alimento por peixes em condições naturais (Bajkow, 1935; Windell, 1966; Noble, 1972; Elliot & Persson, 1978).

As alterações antrópicas sobre o ambiente podem influenciar a sobrevivência de muitas espécies de peixes através da diminuição dos recursos diretamente disponíveis ou, indiretamente, afetando outros elos da cadeia trófica. Um exemplo é dado pela situação da Mata Atlântica, que contém inúmeros cursos de água, muitos dos quais têm sido afetados pela destruição da floresta. Além de alterar as fontes naturais de alimento, a retirada da floresta tem causado sérios problemas de erosão, alterando a turbidez da água, afetando sobretudo espécies da família Characidae, que dependem da visão para alimentação (Menezes *et al.*, 1990). Outro exemplo interessante é relatado para riachos do sudeste do Brasil em que a quantidade de sedimento argiloso observada foi grande, e a presença de peixes e invertebrados reduzida. Nestes ambientes o organismo que mais afetou a distribuição e abundância de organismos lóticos foi a saúva (*Atta spp.*). As densidades de *Atta spp.* aumentaram em locais desflorestados, com túneis de vários metros sendo construídos abaixo da superfície. Estes túneis favoreceram a infiltração da chuva que, quando muito intensa, provocava o deslocamento de grandes porções de solo para o rio (Ana Coelho Neto - UFRJ, comunicação pessoal *apud* Power *et al.*, 1988).

Para avaliar a situação em que se encontra a pesquisa realizada na área de alimentação de peixes em riachos, podemos considerar as três etapas consideradas por Esteves (1982) na análise sobre o metabolismo de ecossistemas aquáticos continentais: etapa de análise, etapa de síntese e etapa holística.

A etapa de análise possibilita fundamentalmente o conhecimento da estrutura do ecossistema e baseia-se em investigações sistemáticas das variáveis ambientais, onde se inclui a análise qualitativa e quantitativa de comunidades animais e vegetais. O término desta etapa permite descrever o ecossistema no que diz respeito às suas características principais, sendo uma delas o funcionamento de cadeias alimentares. Na etapa de síntese são elaborados modelos teóricos, que podem evidenciar de forma simplificada as complexas interações entre os vários componentes de um ecossistema. Na fase holística, as pesquisas concentram-se primordialmente nas interações entre o ecossistema aquático e o terrestre adjacente que, em última análise, possibilitam o manejo apropriado do ecossistema (Esteves, 1988).

Considerando-se estas fases, verifica-se que os estudos sobre alimentação, realizados até o presente em nosso país, encontram-se na fase de análise. Em parte, isto deve-se à concentração da maioria dos esforços à realização de estudos em grandes rios, devido à presença de espécies de interesse comercial, ou em barragens, onde tem-se realizado acompanhamentos sistemáticos da ecologia das principais espécies devido aos impactos decorrentes da sua construção. Além dis-

to, há que se considerar que a diversidade da flora e fauna em riachos tropicais é grande, ocorrendo muitas vezes problemas de identificação, o que pode dificultar o estudo das relações tróficas (Lowe-McConnell, 1988).

Lowe-McConnell (1988), analisando as perspectivas para o estudo de ecologia de rios, acredita que amostragens indiscriminadas em diferentes locais são de valor limitado, visto que as condições variam enormemente de um local para outro. A autora sugere que o ideal seria estabelecer alguns locais onde poderiam ser obtidos dados a longo prazo, utilizando-se métodos multidisciplinares, de preferência mantendo contato com centros onde técnicas sofisticadas poderiam ser desenvolvidas. Ressalta também a necessidade de serem obtidas informações gerais sobre a ecologia de riachos, onde, além de observações no campo, deve-se investir em manipulações experimentais.

Todavia, a quantidade de dados relativos ao tema em questão ainda é bastante escassa quando se considera a diversidade de tipos de riachos no Brasil, o que torna difícil identificar tendências na estrutura trófica em comunidades de diferentes biótopos. Estudos abrangentes sobre a ecologia de riachos que associem dados de alimentação de peixes a dados abióticos e ao levantamento de invertebrados, algas e outros organismos são necessários para que se possa compreender melhor o funcionamento da cadeia trófica nestes ambientes. Além disso, observações naturalísticas, bem como abordagens experimentais devem ser intensificadas, tendo em vista a pequena quantidade de informações existentes até o momento.

A seguir são relacionadas algumas linhas gerais de recomendações para pesquisas futuras, identificadas para estudos de riachos, em um simpósio sobre "Estrutura e Função de Comunidades de Riachos Tropicais e Temperados", organizado em 1987 pela U.S. National Science Foundation (NSF):

- a) Determinar como a produção de consumidores primários e sua dependência de recursos autóctones e alóctones variam ao longo do contínuo e entre diferentes riachos.
- b) Quantificar a importância de diferentes fontes alimentares para um determinado consumidor, realizando não somente análises de conteúdos estomacais, mas também determinando as eficiências de assimilação de vários alimentos.
- c) Realizar estudos experimentais considerando os controles *top down* e *bottom up* conjuntamente, a fim de determinar taxas de herbivoria e predação, associando estes estudos a dados de vazão, temperatura, disponibilidade de nutrientes, luz e densidades populacionais.

Finalizando, o estudo das relações tróficas em riachos pode situar-se dentro de uma abordagem holística do ecossistema, contribuindo para a formulação de

diversos conceitos teóricos relativos a ambientes lóticos. Para se testar a validade de tais conceitos em riachos no Brasil, necessita-se um maior número de estudos em riachos pertencentes a diferentes ecossistemas, a fim de que se possa definir e descrever padrões de relações tróficas característicos para cada região, levando à formulação de hipóteses acerca do funcionamento destes ambientes.

Agradecimentos

Os autores agradecem a Márcia dos Santos Menezes e Maria de Fátima P.de Sá pela leitura do manuscrito e a o Dr. Amilton Foerster pela revisão do abstract.

Referências bibliográficas

- ABRAHAMS, M.V. 1986. Patch choice under perceptual constraints: a cause for departures from an ideal free distribution. *Behavioural Ecology and Sociobiology*, **19**: 409-415.
- ABRAMS, P. 1980. Some comments on measuring niche overlap. *Ecology*, **61**(1): 44-49.
- ANGERMEIER, P.L. & J.R.KARR. 1983. Fish communities along environmental gradients in a system of tropical streams. *Environmental Biology of Fishes*, **9**(2):117-135.
- ARANHA, J.M.R. 1991. *Distribuição longitudinal, ocupação ambiental, alimentação e época reprodutiva de quatro espécies de Cyprinodontiformes (Osteichthyes) coexistentes no rio Ubatiba (Maricá, RJ)*. Dissertação de Mestrado. Universidade Federal do Rio de Janeiro. 115pp.
- ARANHA, J.M.R. 1993. Novo método para estimar a importância de algas e outros itens diminutos no conteúdo estomacal de peixes. *Acta Biológica Paranaense*, Curitiba, **22** (1,2,3,4):71-76.
- ARANHA, J.M.R.; CARAMASCHI, E.P. & U. CARAMASCHI. 1993. Ocupação espacial, alimentação e época reprodutiva de duas espécies de *Corydoras* Lacépède (Siluroidei, Callichthyidae) coexistentes no rio Alambari (Botucatu, SP). *Revista Brasileira de Zoologia*, **10** (3): 453-466.
- ARAÚJO-LIMA, C.A.R.M.; AGOSTINHO, A.A. & N. FABRÉ. 1995. Trophic aspects of fish communities in Brazilian Rivers and Reservoirs. pp 105-136. *In*: Tundisi, J.G.; C.E.M.Bicudo & T.Matsumura Tundisi (eds.), *Limnology in Brazil*. Rio de Janeiro:ABC/SBL.
- ARCIFA, M.S.; STARLING, F.L.R.M.; SIPAÚBA-TAVARES, L.H. & X.LAZZARO. 1995. Experimental Limnology. pp.257-281. *In*: Tundisi, J.G.; C.E.M.Bicudo & T.Matsumura Tundisi (eds.), *Limnology in Brazil*. Rio de Janeiro:ABC/SBL.

- BAJKOV, A.D. 1935. How to estimate the daily food consumption of fish under natural conditions. *Transactions of the American Fisheries Society*, **65**: 288-289.
- BOWEN, S.H. 1983. Detritivory in neotropical fish communities. *Environmental Biology of Fishes*, **9**: 137-144.
- BRITAIN, J.E. & T.J. EIKELAND. 1988. Invertebrate drift - a review. *Hydrobiologia*, **166**: 77-93.
- BUCK, S. 1994. *História natural de uma comunidade de cascudos (Loricariidae) na Mata Atlântica: habitat, atividade e alimentação*. Dissertação de Mestrado. Universidade Estadual Paulista. 64pp.
- 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.
- CHAMIXAES, C.B. 1991. *Variação temporal e espacial da biomassa, composição de espécies e produtividade de algas perifíticas relacionadas com as condições ambientais de pequenos rios da Bacia Hidrográfica do Ribeirão do Lobo (Itirapina, SP)*. Tese de Doutorado. Universidade de São Paulo. 334pp.
- 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*, **3**: 145-153.
- COVICH, A.P. 1988. Geographical and historical comparisons of neotropical streams: biotic diversity and detrital processing in highly variable habitats. *Journal of North American Benthological Society*, **7**(4): 361-386.
- DAVIS, G.E. & C.E. WARREN. 1971. Estimation of food consumption rates, p.227-248. In: W.E. Ricker (ed.). *Methods for the assessment of Fish Production in Fresh Waters*. IBP Handbook, nº 3, 2nd. ed.
- ELLIOT, J.M. & L. PERSSON. 1978. The estimation of daily rates of food consumption for fish. *Journal of Animal Ecology*, **47**: 977-991.
- ESTEVES, F.A. 1982. A ciência limnologia: aspectos históricos e estratégias de pesquisa. *Spectrum*, **2**: 11-13
- ESTEVES, F.A. 1988. *Fundamentos de Limnologia*. Editora Interciência/Finep. 575pp.
- ESTEVES, K.E. & P.M. GALETTI JR. 1995. Food partitioning among some characids of a small Brazilian floodplain lake from the Paraná River Basin. *Environmental Biology of Fishes*, **42**: 375-389.

- FITTKAU, E.-J. 1967. On the ecology of Amazonian rainforest streams. *Atas do Simpósio sobre a Biota Amazonica, Rio de Janeiro*, **3**: 97-108.
- FLECKER, A.S. 1992. Fish trophic guilds and the structure of a tropical stream: weak direct vs. strong indirect effects. *Ecology*, **73**(3): 927-940.
- FRISSELL, C.A.; LISS, W.J.; WARREN, C.E. & M.D. HURLEY. 1986. A hierarchical framework for stream habitat classification: viewing stream in a watershed context. *Environmental Management*, **10** (2): 199-214.
- GOMES, J.H.C. 1994. *Distribuição, alimentação e período reprodutivo de duas espécies de Tetragonopterinae (Osteichthyes) sintópicas no rio Ubatiba (Maricá, RJ)*. Dissertação de Mestrado. Universidade Federal do Rio de Janeiro. 148pp.
- GOULDING, M. 1980. *The Fishes and the Forest: Explorations in Amazonian Natural History*. University of California Press. 280pp.
- GROSSMAN, G.D.; DOWD, J.F. & M.CRAWFORD. 1990. Assemblage stability in stream fishes: a review. *Environmental Management*, **14** (5): 661-671.
- HENDERSON, P.A. & I. WALKER. 1986. On the leaf litter community of the Amazonian blackwater stream Tarumãzinho. *Journal of Tropical Ecology*, **2**: 1-17.
- HENRY, R.; UIEDA, V.S.; AFONSO, A.A. DE O. & R.M.KIKUCHI. 1994. Input of allochthonous matter and structure of fauna in a Brazilian headstream. *Verhandlungen der Internationale Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie*, **25**(3): 1867-1869.
- HERRÁN, R.A. 1988. Analisis de contenidos estomacales en peces. Revision bibliografica de los objetivos y la metodologia. *Informes Técnicos del Instituto Español de Oceanografía*, **63**: 1-73.
- HURLBERT, S.H. 1978. The measurement of niche overlap and some relatives. *Ecology*, **59**: 67-77.
- HUTCHINSON, G.E. 1965. *The ecological theater and the evolutionary play*. Yale Univ. Press., New Haven, Conn. 139pp.
- HYSLOP, E.P. 1980. Stomach contents analysis: a review of methods and their application. *Journal of Fish. Biology*, **17**: 411-429.
- ILIES, J. & L. BOTOSANEANU. 1963. Problèmes et méthodes de la classification et de la zonation écologique des eaux courants, considérées surtout du point de vue faunistique. *Mitteilungen der Internationalen Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie*, **12**: 1-57.
- JONES, R.S. 1968. A suggested method for quantifying gut contents in herbivorous fishes. *Micronesica*, **4**(2): 369-371.

- KEAST, A. 1966. Trophic interrelationships in the fish fauna of a small stream. *Great Lakes Research Division Publication*, **15**: 51-79.
- KEENLEYSIDE, M.H.A. 1979. *Diversity and adaptation in fish behaviour*. Springer-Verlag, Berlin, 208pp.
- KNÖPPEL, H.A. 1970. Food of Central Amazonian Fishes. *Amazoniana*, **2**:257-352.
- KOETSIER, P.; MINSHALL, G.W. & C. T.ROBINSON. 1996. Benthos and macroinvertebrate drift in six streams differing in alkalinity. *Hydrobiologia*, **317**:41-49.
- LOBÓN-CERVIÁ, J.; UTRILLA, C.G.; QUEIROL, E. & M.A. PUIG. 1993. Population ecology of pike-cichlid, *Crenicichla lepidota*, in the streams of the Brazilian Pampa subject to a severe drought. *Journal of Fish Biology*, **43**: 537-557.
- LOWE-MCCONNELL, R.H. 1964. The fishes of the Rupununi savanna district of British Guiana, Pt I. Groupings of fish species and effects of the seasonal cycles on the fish. *Journal of the Linnean Society (Zoology)*, **45**:103-44.
- LOWE-MCCONNELL, R.H. 1975. *Fish communities in tropical fresh-waters: their distribution, ecology and evolution*. Longman, London, 337pp.
- LOWE-MCCONNELL, R.H. 1987. *Ecological studies in tropical fish communities*. Cambridge University Press, Cambridge, 382pp.
- LOWE-MCCONNELL, R.H. 1988. Concluding remarks II: Tropical perspective for future research in river ecology. *Journal of North American Benthological Society*, **7** (4):527-529.
- MELO, C.E. 1995. *Hábitos alimentares, diversidade de peixes e condições limnológicas em um córrego de cerrado, Barra do Garças - MT*. Dissertação de Mestrado. Universidade Federal do Mato Grosso. 180pp.
- MENEZES, N.A.; CASTRO, R.M.C.; WEITZMAN, S.H. & M.J. WEITZMAN. 1990. Peixes de riacho da floresta costeira Atlântica brasileira: um conjunto pouco conhecido e ameaçado de vertebrados. In: *II Simpósio de Ecossistemas da Costa Sul e Sudeste Brasileira*. Academia Brasileira de Ciências. Vol. 1.
- MOYLE, P.B. & F.R. SENANAYAKE. 1984. Resource partitioning among the fishes of rainforest streams in Sri Lanka. *Journal of Zoology*, **202**: 195-223.
- NECCHI JR., O. & D. PASCOALOTO. 1993. Seasonal dynamics of macroalgal communities in the Preto River basin, São Paulo, southeastern Brazil. *Archive für Hydrobiologie*, **129**:231-252.
- NEWBOLD, J.D.; ELWOOD, J.W.; O'NEILL, R.V. & W. VAN WINKLE. 1980. Measuring nutrient spiralling in streams. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **38**: 860-863.

- NOBLE, R.L. 1972. A method of direct estimation of total food consumption with application to young yellow perch. *Progressive Fish Culturist*, **34** (4):191-194.
- NORTHCOTE, T.G. 1988. Fish in the structure and function of freshwater ecosystems: a "top-down" view. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **45**:361-379
- PAYNE, A.I. 1986. *The ecology of tropical lakes and rivers*. John Wiley & Sons. 301pp.
- PETREIRE JR., M. 1978. Pesca e esforço de pesca no Estado do Amazonas II. Locais, aparelhos de captura e estatística de desembarque. *Acta Amazônica*, **8**(3):1-54.
- PORTO, L.M.S. 1991. *Distribuição longitudinal, dieta alimentar e ciclo reprodutivo de Pimelodella lateristriga (Osteichthyes, Siluroidei) no rio Ubatiba, Maricá, Rio de Janeiro*. Dissertação de Mestrado. Museu Nacional (UFRJ). 101pp.
- PORTO, L.M.S. 1994. Dieta e ciclo de atividade diuturno de *Pimelodella lateristriga* (Müller & Troschel, 1849) (Siluroidei, Pimelodidae) no rio Ubatiba, Maricá, Rio de Janeiro. *Revista Brasileira de Biologia*, **54**(3) : 459-468.
- POWER, M. 1984. The importance of sediment in the grazing ecology and size class interactions of an armored catfish, *Ancistrus spinosus*. *Environmental Biology of Fishes*, **10** (3):173-181.
- POWER, M.E. 1983. Grazing responses of tropical freshwater fishes to different scales of variation in their food. *Environmental Biology of Fishes*, **9** (2):103-115.
- POWER, M.E. 1992. Habitat heterogeneity and the functional significance of fish in river food webs. *Ecology*, **73**(5):1675-1688.
- POWER, M.E.; STOUT, R.; CUSHING, C.E.; HARPER, P.P.; HAUER, F.R.; MATTHEWS, W.J.; MOYLE, P.B.; STATZNER, B. & I.R. WAIS DE BADGEN. 1988. Biotic and abiotic controls in river and stream communities. *Journal of North American Benthological Society*, **7**(4):456-479.
- PREJS, A. & K. PREJS. 1987. Feeding of tropical freshwater fishes: seasonality in resource availability and resource use. *Oecologia*, **71**:397-404.
- ROCHA, O.; PINHEIRO, M.H.H. & S.C. ERNANI. 1991. Estudo limnológico do córrego das Perdizes, um dos tributários da bacia hidrográfica do Lobo: a comunidade de invertebrados necto-bentônicos p. 67-90. In: Verani, J.R; M.N. Fernandes; J.E.Santos (eds.). *Anais do VI Seminário Regional de Ecologia*, Universidade Federal de São Carlos.
- ROSS, S.T. 1986. Resource partitioning in fish assemblages: a review of field studies. *Copeia*, **1986** (2): 352-388.

- SABINO, J. & I. SAZIMA. 1996. História natural dos peixes da Baía Bonita, Rio Formoso, Mato Grosso do Sul, p.160. In: *Caderno de Resumos do VIII Seminário Regional de Ecologia*, Universidade Federal de São Carlos.
- SABINO, J. & R.M.C. CASTRO. 1990. Alimentação, período de atividade e distribuição espacial dos peixes de um riacho da floresta Atlântica. *Revista Brasileira de Biologia*, **50** (1): 23-36.
- SAUL, W.G. 1975. An ecological study of fishes at a site in upper Amazonian Ecuador. *Proceedings of the Natural Academy of Philadelphia*, **127**: 93-134.
- SAZIMA, I. 1983. Scale eating in characoids and other fishes. *Environmental Biology of Fishes*, **9** (2): 87-101.
- SCHOENER, T.W. 1974. Resource partitioning in ecological communities. *Science*, **185**:27-39.
- SOARES, M.G.M. 1979. Aspectos ecológicos (alimentação e reprodução) dos peixes do igarapé do Porto, Aripuanã, MT. *Acta Amazonica*, **9**:325-352.
- STRASKRABA, M. 1966. The effect of fish on the number of invertebrates in ponds and streams. *Mitteilungen der Internationalen Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie*, **13**:106-127.
- TEIXEIRA, R.L. 1989. Aspectos da ecologia de alguns peixes do arroio Bom Jardim, Triunfo, RS. *Revista Brasileira de Biologia*, **49**(1): 183-192.
- TRAJANO, E. 1989. Estudo do comportamento espontâneo e alimentar e da dieta do bagre cavernícola, *Pimelodella kronoi*, e seu provável ancestral epígeo, *Pimelodella transitoria* (Siluriformes, Pimelodidae). *Revista Brasileira de Biologia*, **49** (3): 757-769.
- TYLER, J.A. & D.P. CLAPP. 1995. Perceptual constraints on stream fish habitat selection: effects of food availability and water velocity. *Ecology of Freshwater Fishes*, **4**: 9-16.
- UIEDA, V.S. 1983. *Regime alimentar, distribuição espacial e temporal de peixes (Teleostei) em um riacho da região de Limeira, SP*. Dissertação de Mestrado. Universidade Estadual de Campinas. 151pp.
- UIEDA, V.S. 1995. *Comunidades de peixes em um riacho litorâneo: composição, habitat e hábitos*. Tese de Doutorado. Universidade Estadual de Campinas. 229pp.
- UIEDA, V.S.; UIEDA, W.; CARNEIRO, A.B.C.; SILVEIRA, S.A.; MELO, M.L.S. & R.H. DORNELAS. 1983. Rede alimentar em duas comunidades de um riachó de água doce. *Anais do Seminário de Ciências da FIUBE*, Uberaba, **1**: 97-113.

- 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.
- WALKER, I. 1992. The benthic litter habitat with its sediment load in the inundation forest of the central amazonian blackwater river Tarumã-Mirim. *Amazoniana*, **12**: 143-153.
- WALKER, I.; HENDERSON, P. & P. STERRY. 1990. On the patterns of biomass transfer in the benthic fauna of an Amazonian blackwater river, as evidenced by P32 label experiment. *Hydrobiologia*, **12**: 23-34.
- WARD, J.V. & J.A. STANFORD. 1983. The Serial Discontinuity Concept of Lotic Ecosystems, pp 29-42. In: Fontaine, T.D. & S.M. Bartell (eds.). *Dynamics of lotic ecosystems*. Ann Arbor Sci. Publ.
- WATERS, T.F. 1972. The drift of stream insects. *Annual Review of Entomology*, **17**:253-272.
- WIENS, J.A. 1977. On competition and variable environments. *American Scientist*, **65**: 590-597.
- WINDELL, 1966. Rate of digestion in the Bluegill Sunfish. *Invest. Indiana Lakes & Streams*, **VII** (6): 185-214.
- ZARET, T.M. & A.S.RAND. 1971. Competition in tropical stream fishes: support for the competitive exclusion principle. *Ecology*, **52** (2):336-42.

Endereço:

Katharina Eichbaum Esteves, Centro de Estudos de Bacias Hidrográficas, Instituto de Pesca (Secretaria da Agricultura e Abastecimento do Estado de São Paulo). Av Francisco Matarazzo, 455, CEP: 05031-900, São Paulo, SP.
Email ipesca@eu.ansp.br

José Marcelo Rocha Aranha, Departamento de Zoologia, Universidade Federal do Paraná, CP 19.020, CEP 81531-990, Curitiba, PR.
Email jmaranha@bio.ufpr.br