

Distribuição espacial de peixes em ambientes lênticos: interação de fatores

Edson Fontes de Oliveira e Erivelto Goulart*

Departamento de Biologia, Núcleo de Pesquisas em Limnologia, Ictiologia e Aqüicultura (Nupelia), Universidade Estadual de Maringá, Av. Colombo, 5790, 87020-900, Maringá-Paraná, Brazil. *Author for correspondence.
e-mail: efontes@nupelia.uem.br e goulart@nupelia.uem.br

RESUMO. Para o entendimento da estrutura e dinâmica das assembléias de peixes em ambientes lênticos, é fundamental identificar e analisar os principais fatores que se relacionam com as estratégias de ocupação do espaço físico pelas espécies, bem como caracterizar os padrões de distribuição espacial da ictiofauna nos diversos tipos de habitats. Fatores como história biogeográfica, parâmetros físicos e químicos, produtividade, estrutura e complexidade de habitats e interações bióticas têm sido sugeridos como reguladores da distribuição da ictiofauna. Essa gama de fatores se inter-relacionam ao longo da história geológica da bacia de drenagem determinando os padrões de distribuição espacial nos diferentes ambientes lênticos.

Palavras-chave: peixes, distribuição espacial, ambientes lênticos, zonação, ocupação.

ABSTRACT. Spatial distribution of fishes in lentic environments: factors interaction. To understand the structure and dynamics of fish assemblages in lentic environments, it is fundamental to identify and analyze the main factors linked with physical space occupation strategies of the species, and characterize the patterns of spatial distribution of fish in different habitats. Factors as biogeographical history, physical and chemical parameters, productivity, structure and complexity of habitats, biotic interactions have been suggested as regulators of ichthyofauna distribution. These factors interrelated with the geological history of the drainage basin determine the patterns of spatial distribution in different lentic environments.

Key words: fishes, spatial distribution, lentic environments, zonation, occupation.

Uma questão central da ecologia e da biogeografia é estudar como as condições ambientais e os processos bióticos determinam a abundância e a distribuição das espécies (Brown, 1984). Os padrões espaciais e temporais em comunidades de peixes são resultados de complexos relacionamentos ecológicos entre as espécies, estando limitados pelas características ambientais de cada ecossistema e pela sua composição, os quais estabelecem mecanismos de consistentes variações espaço-temporais no uso do espaço limitado (Welcomme, 1979).

Há ampla discussão na literatura acerca da importância relativa dos fatores físicos e biológicos na definição de padrões de distribuição espacial de peixes em ambientes lênticos. Alguns autores defendem que a distribuição espacial de peixes depende fundamentalmente de seus requerimentos fisiológicos e comportamentais aliados à disponibilidade de habitats (Werner, 1986; Wootton,

1998). Fatores como parâmetros físico-químicos, complexidade de habitat, competição e predação têm sido sugeridos como reguladores da distribuição da ictiofauna (Junk *et al.*, 1983; Rahel, 1984; Savino e Stein, 1989; Venupogal e Winfield, 1993; Gophen *et al.*, 1993). É primordial, contudo, conhecer as origens evolutivas e as tendências na distribuição das espécies em uma assembléia local ou em uma fauna regional, bem como os eventos geológicos e climáticos, responsáveis pela modelagem do ambiente (Pianka, 1994).

Dentro deste contexto, para um amplo entendimento da estrutura e dinâmica das assembléias de peixes em ambientes lênticos é necessário não só identificar e analisar os principais fatores que se relacionam com as estratégias de ocupação do espaço físico pelas espécies, mas também caracterizar os padrões de distribuição espacial da ictiofauna nos diversos tipos de habitats.

O ambiente lântico

Os ambientes lânticos são locais de águas quase paradas ou lentamente renovadas (lagos, lagoas, represas, reservatórios). Em geral, apresentam padrões verticais e horizontais das variáveis físicas, químicas e biológicas que influenciam diretamente a composição, a estrutura e a dinâmica da assembléia de peixes presentes no sistema. O quadro 1 revela algumas características de habitats tipicamente lânticos.

Quadro 1. Características de ambientes lânticos. Baseado em Horne e Goldman (1994)

Corpo de água relativamente estacionado ou com fluxo variável
Sistema fechado - ciclagem de materiais
Energia principalmente autóctone
Baixa força de corrente, exceto nas margens devido ao vento
Zonação latitudinal (litoral e limnética ou pelágica), vertical (superfície e fundo) e longitudinal (reservatórios - fluvial, intermediária e lacustre)
Estratificação vertical da temperatura e oxigênio

Nos lagos naturais, a morfometria da bacia e a interação dos elementos físicos, químicos e bióticos interferem diretamente na distribuição da biota. Já os reservatórios artificiais são ambientes intermediários entre rios e lagos naturais, quer por suas características morfométricas e hidrológicas, quer por sua localização entre a típica organização vertical do lago e horizontal do rio (Margalef, 1975). Nesses ambientes, o tempo de retenção da água e os aportes predominantes, a partir de uma fonte principal (o rio a montante), resultam em um gradiente longitudinal dos parâmetros limnológicos (Kimmel *et al.*, 1990).

Fatores que influenciam a distribuição espacial de peixes em ambientes lânticos

Biogeografia de peixes de água doce. Para entender o padrão atual da distribuição espacial da ictiofauna nos ambientes lânticos, é necessário considerar a influência do período de formação da bacia de drenagem e da história zoogeográfica sobre as assembléias de peixes locais. Na formação das bacias surgiram várias barreiras à dispersão (limites da bacia), que foram importantes na determinação dos padrões de evolução dos peixes e no controle da ocupação do espaço físico. Fenômenos zoogeográficos globais podem explicar por que algumas das maiores linhagens de peixes estão presentes ou ausentes em alguns continentes.

Diversos zoogeógrafos reconhecem a importância do isolamento de peixes em diferentes bacias. Cada rio ou lago isolado tende a ter sua própria fauna, com um número substancial de espécies endêmicas (Brown, 1995). Agostinho *et al.* (1997) atribuem o elevado grau de espécies endêmicas, na área de influência do reservatório de Segredo, (rio Iguaçu, Brasil) a processos regionais, principalmente, em relação à barreira geográfica imposta pelas Cataratas do Iguaçu.

Na história evolutiva dos peixes, deve-se considerar a movimentação das placas tectônicas, incluindo movimentos e colisões entre massas continentais (Figura 1). Os movimentos tectônicos formaram os continentes atuais e tiveram uma influência direta sobre quais peixes estão presentes nos diferentes continentes e por conseguinte, sobre os membros potenciais de cada assembléia local. Esses movimentos continentais têm causado mudanças climáticas, afetando diretamente os sistemas aquáticos continentais.

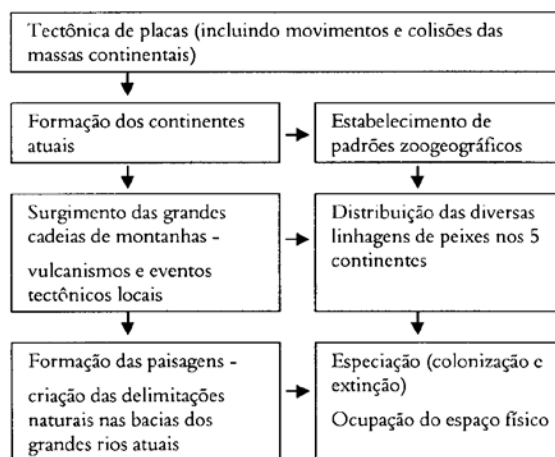


Figura 1. Processos relacionados a história geológica e a biogeografia regional de peixes de água doce

A deriva continental formou as grandes cadeias de montanhas atuais (Pianka, 1994). Esse evento, interagindo com atividades vulcânicas e processos tectônicos regionais, tem sido o maior formador de paisagens, estabelecendo limites nas bacias de grandes rios, formando planícies de inundação e grandes lagos. Além disso, a atuação da pluviosidade e da orogenia sobre a superfície geológica de uma região, influencia não somente na formação da rede de drenagem em bacias de rios, mas também na heterogeneidade espacial dentro de um rio ou um lago.

Limnologia física e química. As variáveis analisadas pela limnologia apresentam-se fortemente inter-

relacionadas ao longo da história geológica e ecológica de um dado ambiente aquático. Determinadas variáveis estabelecem gradientes físicos e químicos, que a ictiofauna encontra nos ambientes aquáticos, interferindo diretamente na sua distribuição espacial.

A penetração da luz é uma das mais importantes variáveis que direta ou indiretamente influenciam os tipos de peixes que ocorrem em uma assembléia em lagos (Rodríguez e Lewis Jr., 1997). A distribuição vertical de diferentes comprimentos de onda da luz no ambiente aquático desempenha um papel essencial na produção de calor e na determinação da localização da produção primária autotrófica, a qual provê oportunidades alimentares, além de permitir o desenvolvimento de atividades comportamentais e reprodutivas durante o forrageamento e acasalamento (Matthews, 1998).

A temperatura influencia potencialmente todos os processos fisiológicos e comportamentais dos peixes (Hutchinson, 1975). Essa variável é crítica para o entendimento da dinâmica de uma assembléia de peixes, bem como para a compreensão de como o calor passa através do sistema que eles ocupam e de como os membros de uma assembléia respondem a vários regimes térmicos. Magnuson *et al.* (1979) mostram que os peixes em lagos são marcadamente influenciados pela distribuição espacial de gradientes de temperatura, com diferentes temperaturas interferindo na seleção de habitats de várias espécies. Esses autores consideram que os peixes em lagos ocupam nichos térmicos.

O oxigênio é um fator extremamente limitante para os peixes. A anoxia causa a morte de indivíduos, e baixas concentrações de oxigênio provocam uma ampla variedade de respostas, limitando a distribuição ou as atividades dos peixes (Rantin e Johansen, 1984). Os efeitos da hipoxia envolvem a fisiologia, bioenergética, comportamento e crescimento, bem como a habilidade dos peixes para aclimatar-se a diferentes concentrações de oxigênio.

Kramer (1987) analisou a questão do oxigênio como um recurso limitante, e a otimização das respostas dos peixes às suas baixas concentrações, indicando que a ictiofauna usa estratégias que incluem não só mudanças na atividade diária, respiração aquática superficial e aérea, mas também na ocupação vertical e horizontal da coluna d'água. Saint-Paul e Soares (1987) estudaram o comportamento de alguns peixes que abandonaram bancos de macrófitas durante períodos de hipoxia, em um lago da planície de inundação da Amazônia. No entanto, duas espécies (*Colossoma macropomum* e *Schizodon fasciatum*) permaneceram dentro dos

bancos, apresentando redução das suas atividades locomotoras. Para esses autores, essas espécies tolerantes à hipoxia usufruem de duas vantagens: redução da pressão de predação e da competição por alimento.

O equilíbrio interno do pH é fundamental para a fisiologia dos peixes, portanto, as variações dos seus valores no ambiente aquático afetam suas habilidades em relação à ocupação dos habitats. Um pH baixo no ambiente pode, além de provocar a morte, apresentar vários efeitos indiretos sobre os peixes. Fromm (1980) revisou diversos efeitos de águas ácidas, sobre os peixes de água doce, dentre os quais, destacam-se: (i) redução do potencial reprodutivo em função de falha no metabolismo do cálcio e ausência da deposição de proteínas nos oócitos; (ii) danos sobre as membranas e o muco das brânquias; (iii) perda de sal corpóreo; (iv) redução da capacidade da hemoglobina de transportar oxigênio. Em adição a essas respostas fisiológicas, os peixes podem exibir alterações no comportamento com o pH baixo, incluindo diminuição da atividade locomotora e de alimentação (Jones *et al.*, 1985). Este conjunto de efeitos da variação dos valores de pH repercute diretamente sobre a distribuição espacial da ictiofauna nos sistemas lênticos.

Caracterização do ambiente físico. Quanto à distribuição espacial de peixes, uma importante questão é quais os mecanismos de ocupação e evolução das assembléias de peixes em cada uma das categorias de formação dos ambientes lênticos (Matthews, 1998). É primordial avaliar se o lago foi formado em um local, ou de uma maneira que permita uma rápida ou lenta colonização pela ictiofauna regional. Outra questão ligada à distribuição espacial relaciona-se à possibilidade de um lago ter conexões com outros corpos de água após sua formação.

No caso dos reservatórios artificiais, são inevitáveis as conexões com um rio principal a montante. Agostinho (1992) salienta que durante o processo de colonização em grandes reservatórios, verifica-se a explosão de espécies de pequeno porte, sedentárias, com alto potencial reprodutivo e baixa longevidade (r-estrategistas) e para as quais a disponibilidade alimentar é elevada. Andrian *et al.* (1994) verificaram que *Parauchenipterus galeatus* encontrou, na região do reservatório de Itaipu (rio Paraná, Brasil), um ambiente favorável, aumentando consideravelmente sua população nos primeiros anos após a formação desse corpo d'água, mostrando características de r-estrategista. À medida que a comunidade se desenvolve no reservatório, as

interações bióticas se intensificam, favorecendo as espécies de maior porte, especialistas, com alta longevidade e baixo potencial reprodutivo (k-estrategistas), que utilizam mais eficientemente os recursos (MacArthur e Wilson, 1963; Pianka, 1970; Agostinho, 1992).

No tocante ao estado trófico, os lagos apresentam vários estágios intermediários entre a oligotrofia (baixa produtividade) e eutrofia (alta produtividade). Alguns lagos permanecem oligotróficos por milhões de anos; outros exibem um aumento natural da eutrofização com o incremento de nutrientes carreados da bacia de drenagem. Além disso, os ambientes lênticos têm sofrido intensa eutrofização artificial em razão de atividades antropogênicas (Rocha e Branco, 1986; Horne e Goldman, 1994; Esteves, 1998).

Os lagos tendem a aumentar sua produção primária durante a eutrofização. Cabe salientar que nos lagos eutrofizados, com profundidade moderada, deve ocorrer maior limitação de espaço durante o verão, em função do hipolímnio poder tornar-se parcialmente ou totalmente anóxico. Isso pode ser essencial na ocupação de habitats pelos peixes, com a eventual substituição de espécies sensíveis por outras espécies que são tolerantes às baixas concentrações de oxigênio. Portanto, a produtividade de um lago interfere na composição e distribuição da assembléia de peixes, na medida em que controla tanto a disponibilidade da produção primária e secundária, quanto como da concentração de oxigênio (Matthews, 1998).

Os ambientes lênticos revelam diversos padrões de estratificação da coluna d'água, mesmo em ambientes localizados em uma mesma região, porque além dos fatores climatológicos, fatores inerentes ao próprio ambiente, por exemplo, a sua morfometria, tem um papel essencial (Esteves, 1998). Frequentemente a estratificação é o resultado de diferenças térmicas entre as camadas de água do lago, contudo, diferenças na salinidade também podem estabelecer padrões de estratificação. A estratificação vertical pode criar regiões com diferentes características dentro de um lago, separando refúgios com temperaturas mais baixas no fundo e influenciando fortemente a migração sazonal de alguns peixes. A interação entre estratificação da temperatura, disponibilidade de oxigênio e profundidade nos ambientes lênticos, promove a separação de habitats pela ictiofauna.

Em reservatórios artificiais, os principais fatores que influenciam a estratificação térmica são a densidade da água, radiação solar, transferência de energia na interface ar-água e a morfometria do

reservatório (Ford, 1990). Quando um reservatório é formado, padrões verticais associados à estratificação térmica que influenciam a ciclagem de nutrientes e a distribuição de organismos, são somados ao padrão longitudinal dos parâmetros limnológicos (Kimmel *et al.*, 1990), predominante depois do fechamento da barragem (Agostinho *et al.*, 1999).

Estrutura e complexidade do habitat. A influência da área do habitat para a riqueza e ocupação do espaço pelas espécies tem sido testada para muitas comunidades animais, com ênfase na teoria de biogeografia de ilhas, na qual os mecanismos que influenciam a relação espécie-área foram sintetizados em um equilíbrio entre os processos de colonização/imigração e extinção/emigração (MacArthur e Wilson, 1963; Simberloff, 1974; Diamond, 1975; Rosenzweig, 1995). A teoria de biogeografia de ilhas foi expandida, incluindo muitos tipos de ambientes isolados, como os lagos, especialmente aqueles que não apresentam conexão com rios ou riachos (Diana, 1995).

Magnuson (1976) notou um paralelo entre lagos (para peixes) e ilhas oceânicas (para vertebrados terrestres). Esse autor sugeriu que o padrão de conexão de lagos com rios naturais e a distância dos lagos entre si devem influenciar diretamente a taxa de colonização por novas espécies. Junk (1980), estudando lagos de várzea da planície amazônica, ressaltou que as interconexões formadas entre os rios e os lagos, no período de cheia, permitem que algumas espécies migrem dos lagos para os rios para desovar, possibilitando a reprodução e a colonização dos habitats adjacentes.

Os peixes usam a estrutura física do ambiente, tais como: rochas, madeiras submersas, macrófitas aquáticas como abrigo contra predadores e como sítios de forrageamento e reprodução. A cobertura efetuada pela vegetação localizada ao redor dos ambientes lênticos ou por macrófitas flutuantes, permite ao peixe esconder-se por cima da linha de observação dos predadores, aproveitando da redução da visibilidade nesses locais (Helfman, 1981).

O conceito de complexidade do habitat é abstrato, frequentemente medido em termos de diversidade de habitats ou heterogeneidade espacial (i.e., grau pelo qual um habitat difere de seus homogêneos) (Matthews, 1998). Para Pianka (1994), ambientes estruturalmente complexos tendem a oferecer variedade de microhabitats maior do que ambientes mais simples.

Nos ambientes lênticos, as macrófitas enraizadas provêem estruturas (Savino e Stein, 1982, 1989) que são importantes na partição de recursos,

forrageamento ou utilização de refúgios pelos peixes (Werner *et al.*, 1981; Venupogal e Winfield, 1993). As próprias macrófitas podem ser utilizadas como habitats pelos peixes. Tanto em lagos como em rios, essas plantas podem mudar o comportamento dos peixes ou afetar as interações predador-presa (Schaefer *et al.*, 1994).

Em reservatórios, entretanto, o tipo de substrato, a ação do vento, uma zona litorânea inconsolidada e altos níveis de turbidez freqüentemente repercutem sobre o desenvolvimento da vegetação na zona marginal, levando esses ambientes a não estabelecerem sítios reprodutivos adequados para espécies dependentes da vegetação (O'Brien, 1990). Agostinho *et al.* (1999) verificaram que o aumento na abundância da traíra *Hoplias malabaricus* e de alguns ciclídeos coincidiu com o desenvolvimento de macrófitas aquáticas em alguns braços do reservatório de Itaipu (rio Paraná, Brasil).

Vários trabalhos têm demonstrado que a produtividade primária em um habitat pode influenciar a densidade e a riqueza das espécies no local. Diamond (1975) sugeriu um conceito, unindo produtividade primária e riqueza potencial de espécies dentro de ilhas. De acordo com esse modelo, os diferentes habitats dentro de um mesmo ambiente são heterogêneos quanto à produtividade, por conseguinte, dentro de uma ilha algumas áreas são mais produtivas do que outras, com algumas regiões sem produtividade suficientes para satisfazer os requerimentos usuais de uma dada espécie. Matthews (1998) sugere ser possível extrapolar esta hipótese para ambientes lênticos, assumindo que há variabilidade na produtividade dentro e entre lagos e rios. As áreas com maior produtividade apresentam refúgios que podem ser explorados por muitas espécies, além de poderem utilizá-las para a manutenção de uma população viável durante períodos com escassez de alimento.

Interações bióticas. Trabalhos recentes destacam a influência da competição e da predação sobre a distribuição espacial da ictiofauna, dentre inúmeras modalidades de relações bióticas. Evidências empíricas demonstram a importância da competição interespecífica na estruturação das assembléias. Matthews *et al.* (1992) verificaram, em reservatórios do noroeste norte-americano, que a competição entre duas espécies de peixes do gênero *Morone*, de tamanhos similares, poderia ter causado mudanças na abundância das mesmas. Eles observaram que para juvenis menores de 150mm de comprimento total, houve sobreposição no uso do habitat e em suas dietas ao longo de vários anos. Moyle (1973)

descreveu um caso de segregação ecológica (por alimento e no uso do habitat) entre três espécies em um pequeno lago norte-americano.

A competição intraespecífica nos ambientes lênticos é importante na determinação das diferenças entre os indivíduos, principalmente quanto às suas habilidades para uma eficiente exploração dos recursos no ambiente natural. Além disso, Wootton (1998) salienta que indivíduos de uma mesma população tendem a ser mais similares em seu requerimentos e, por isso, são potencialmente intensos competidores.

Wootton (1998) defende que a partição de recursos pode ser um resultado de competição interespecífica no passado, conduzindo à evolução da especialização das atividades dos peixes na exploração do ambiente. Este ponto de vista é corroborado por Douglas e Matthews (1992), os quais afirmam que sob condições de competição interespecífica, os peixes tendem a se especializar de acordo com suas adaptações morfológicas. Entretanto, Lowe-McConnell (1999) relata que nos grandes lagos africanos a utilização compartilhada de habitats tem sido apenas aparente, e a distribuição espacial das várias espécies é determinada por fatores tais como: tipo de substrato, profundidade e movimentação da água.

Atualmente, a visão preponderante entre os estudiosos da ecologia de peixes coincide com as idéias defendidas pelos ecólogos teóricos, segundo os quais, a competição pode ser importante, mas somente ao lado de uma variedade de outros fatores, como: flutuações dos parâmetros químicos e físicos, heterogeneidade espacial, fatores estocásticos, produtividade do habitat, predação, entre outros (Wiens, 1984; Krebs, 1994; Pianka, 1994).

Inúmeros trabalhos analisam a influência da predação sobre as assembléias de peixes, principalmente na utilização do habitat e na sobrevivência das espécies de presas (Diana, 1995; Matthews, 1998; Wootton, 1998). A maioria desses estudos indica que os predadores, especialmente os piscívoros, podem ter um forte impacto sobre a distribuição espacial e sobre o comportamento das presas, tanto no tempo ecológico como no evolutivo. Portanto, a predação sobre a assembléia de peixes pode conduzir a diferenças marcantes na distribuição espacial da ictiofauna em ambientes lênticos.

Savino e Stein (1982) afirmam que algumas variáveis incontornáveis observadas no campo, como heterogeneidade ambiental, podem ser importantes. Um grande número de piscívoros e presas podem coexistir em habitats mais complexos, pelo simples fato de serem mais atrativos para as duas categorias,

ou porque a estrutura física do ambiente (presença de macrófitas, rochas) pode alterar a efetividade de captura do predador. Para sistemas fechados, como pequenos lagos e lagoas, existe uma gama de trabalhos na literatura acerca da influência de piscívoros sobre as populações de presas. Okada (1995) revelou que a proporção de piscívoros e os teores de oxigênio na água foram os fatores ambientais mais relevantes na estruturação das assembléias de peixes, em lagoas da planície de inundação do alto rio Paraná (Brasil).

Vários modelos de interação predador-presa (Matthews, 1998; Wootton, 1998) dependem da interferência da competição na dinâmica da assembléia local. A probabilidade da competição regular uma assembléia depende da estabilidade do ambiente. Em geral, os modelos baseados na competição prevalecem nos sistemas estáveis, ou durante longos intervalos entre distúrbios.

Zonação na distribuição espacial de peixes em ambientes lênticos

A zonação em lagos é bastante estudada na limnologia (Wetzel, 1981; Margalef, 1983), apresentando uma terminologia relacionada ou à penetração da luz (fótica ou afótica), ou à profundidade (litorânea, limnética ou áreas abertas e profunda). Essa zonação está intimamente ligada a uma série de variáveis físicas que influenciam a distribuição do fitoplâncton, zooplâncton, peixes e outros componentes bióticos.

Matthews (1998) sugere que na descrição da zonação, na distribuição espacial dos peixes em ambientes lênticos, é necessário expandir a terminologia puramente limnológica e enfatizar a zonação na distribuição potencial dos peixes, envolvendo áreas litorâneas (com macrófitas, rochas

e troncos caídos), abertas (pelágicas) e profundas. Em geral, nos lagos e reservatórios estratificados podem existir três divisões da coluna d'água: uma superior - mais quente; uma inferior - com pouco oxigênio; e uma zona de transição em alguma porção do epilímnio inferior, estendendo-se até o hipolímnio (Figura 2).

Embora essas zonas frequentemente correspondam aproximadamente à classificação limnológica - epilímnio, metalímnio e hipolímnio (Hutchinson, 1957; Wetzel, 1981), é necessário que os ictiólogos pensem a zonação de peixes em termos de ocupação de espaço. Do ponto de vista da estrutura do ambiente, a zonação pode ser estabelecida somente observando algumas diferenças nos atributos físicos dos lagos, como por exemplo, se a zona litorânea é ou não dominada por macrófitas, ou se o substrato é formado por areia, lama, rocha ou outro material.

A estrutura física da zona litorânea pode afetar a distribuição dos peixes entre a área marginal e a zona pelágica. Shirley e Andrews (1977) mostraram que a sobrevivência e o crescimento de uma espécie carnívora são amplamente influenciados pela presença de vegetação inundada na zona litorânea do reservatório de Oklahoma (E.U.A.). Chapman e Mackay (1984) revelaram que o lúcio (*Esox lucius*) prefere as áreas marginais, ricas em vegetação. Em lagos da planície de inundação do alto rio Paraná (Brasil), Delariva *et al.* (1994) verificaram que a ictiofauna, associada a bancos de macrófitas, era composta por espécies de pequeno porte, diferindo dos peixes encontrados na zona pelágica. Desta forma, um lago que revela um litoral rico em macrófitas tende a ter maior número de diferentes áreas disponíveis à ocupação pelos peixes do que um lago destituído de plantas aquáticas.

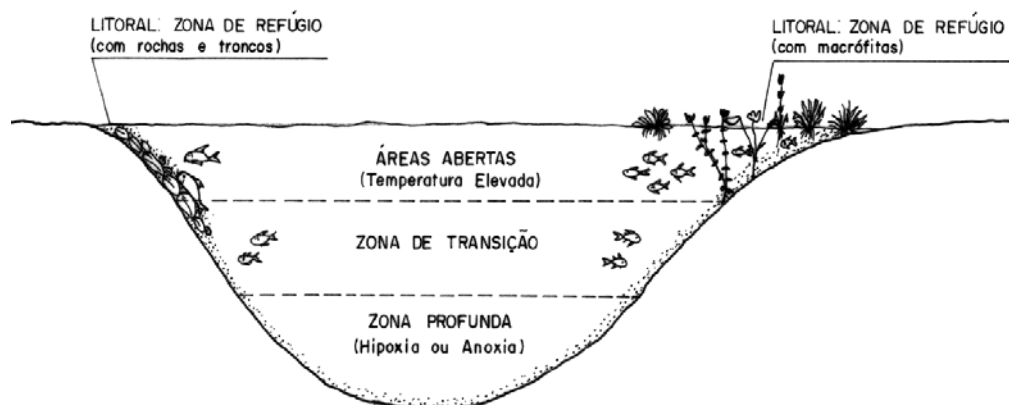


Figura 2. Zonação potencial de habitats de peixes em ambientes lênticos (seção transversal). Baseado em Matthews (1998)

Quanto às estratégias de seleção de habitats, utilizadas pelos peixes em ambientes lênticos, geralmente nota-se zonação vertical na distribuição de muitas espécies. Com base nas suas histórias evolutivas, as espécies exploram o ambiente selecionando ou coluna d'água ou o fundo. Numa zonação horizontal, os peixes ou exploram a zona litorânea, ou as áreas pelágicas. No litoral, o detalhamento na seleção envolve o uso de macrófitas ou não, o tipo de substrato e outros fatores físicos. Em todas essas zonas, fenômenos de curta duração, como depleção de oxigênio, turbidez episódica ou escassez de alimento podem ser a causa da migração de um peixe de uma zona para outra (Matthews, 1998).

Na descrição do processo de colonização em reservatórios, Agostinho *et al.* (1999) distinguiram diferentes estratos em relação ao seu eixo principal: (i) longitudinal (zonas fluvial, intermediária e lacustre); (ii) latitudinal (zonas litoral e pelágica); (iii) e vertical (zonas epipelágica - superficial e batipelágica - profunda).

Quanto ao eixo longitudinal, a zona fluvial é tipicamente um ambiente lótico, caracterizada por um intenso fluxo, curto tempo de residência da água e altos níveis de disponibilidade de nutrientes. A zona de transição apresenta elevada produtividade primária, maior densidade de peixes, diminuição da velocidade da corrente e aumento da penetração da luz, sendo em geral a mais fértil do reservatório. Na zona lacustre, próxima à barragem, o tempo de residência da água é elevado, e são registradas baixas concentrações de nutrientes dissolvidos (Kimmel *et al.*, 1990).

No eixo latitudinal, a zona litorânea frequentemente demonstra maior riqueza e produtividade em relação à zona pelágica, o que está associado à maior entrada de nutrientes e materiais alóctones, bem como a sua elevada heterogeneidade espacial (Agostinho *et al.*, 1999). De acordo com esses autores, as espécies de peixes que ocupam a zona pelágica, ao contrário daquelas que ocupam a zona litorânea, requerem pré-adaptações morfológicas e comportamentais específicas para alimentação, reprodução e fuga dos predadores.

Em relação ao eixo vertical, a zona batipelágica é pobremente habitada (Agostinho *et al.*, 1999), o que está diretamente relacionado a fatores físicos e químicos, como: estratificação térmica e de oxigênio, disponibilidade de alimento e atenuação da luz (Matthews *et al.*, 1985).

Considerações finais

A compreensão do padrão de distribuição espacial dos peixes em ambientes lênticos envolve

uma gama de fatores que se inter-relacionam, ao longo da história geológica da bacia de drenagem na qual estão inseridos (Figura 3).

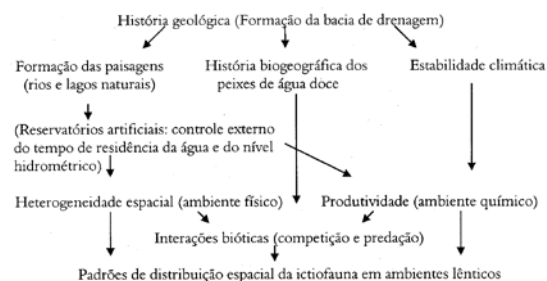


Figura 3. Processos históricos, físicos, químicos e bióticos relacionados ao estabelecimento dos padrões atuais da distribuição espacial de peixes em ambientes lênticos

Nos lagos naturais é imprescindível conhecer a história geológica da bacia e a biogeografia dos peixes. Ao longo do tempo ocorrem a estabilização climática e o estabelecimento do ambiente físico-químico (heterogeneidade espacial, variáveis limnológicas e produtividade), onde os peixes desenvolvem estratégias de seleção de habitats, táticas de exploração dos recursos e interações bióticas (competição, predação).

Os reservatórios artificiais são caracterizados pelo controle externo do tempo de residência da água e do nível hidrométrico, o que influencia diretamente a heterogeneidade espacial do ambiente, por conseguinte, interferindo na exploração dos habitats pelos peixes. Enquanto os lagos naturais têm sua história na escala de tempo geológica, os reservatórios são recentes e por isso apresentam assembléias instáveis, resultantes de simplificações da ictiofauna preexistente.

Esse conjunto de fatores históricos, físicos, químicos e bióticos são responsáveis pela determinação dos padrões de distribuição espacial dos peixes nos diferentes ambientes lênticos, e a importância relativa de cada fator varia amplamente entre as assembléias de cada local.

Agradecimentos

Ao Prof. Dr. Luiz Carlos Gomes pelas sugestões ao manuscrito e correção do abstract. À bibliotecária Maria Salete Ribellatto Arita pela orientação bibliográfica.

Referências bibliográficas

- Agostinho, A.A. Manejo de recursos pesqueiros em reservatórios. In: Agostinho, A.A.; Benedito-Cecílio, E. (ed.). *Situação atual e perspectivas da ictiologia no Brasil*. Maringá: Eduem, 1992. p.106-121.

- Agostinho, A.A.; Bini, L.M.; Gomes, L.C. Ecologia de comunidades de peixes da área de influência do reservatório de Segredo. In: Agostinho, A.A.; Gomes, L.C. (ed.). *Reservatório de Segredo: bases ecológicas para o manejo*. Maringá: Eduem, 1997. p.97-111.
- Agostinho, A.A.; Miranda, L.E.; Bini, L.M.; Gomes, L.C.; Thomaz, S.M.; Suzuki, H.I. Patterns of colonization in neotropical reservoirs, and prognoses on aging. In: Tundisi, J.G.; Straškraba, M. (ed.). *Theoretical reservoir ecology and its applications*. São Carlos: IIE, 1999. p.227-265.
- Andrian, I. de F.; Barbieri, G.; Júlio Jr., H.F. Distribuição temporal e espacial de *Parauchenipterus galeatus* Linnaeus, 1766, (Siluriformes, Auchenipteridae) nos primeiros anos após a formação do reservatório de Itaipu, PR. *Rev. Bras. Biol.*, 54(3):469-475, 1994.
- Brown, J.H. On the relationship between abundance and distribution of species. *Am. Nat.*, 124(2):255-279, 1984.
- Brown, J.H. *Macroecology*. Chicago: University of Chicago Press, 1995.
- Chapman, C.A.; Mackay, W.C. Versatility in habitat use by a top aquatic predator, *Esox lucius* L. *J. Fish. Biol.*, 25:109-115, 1984.
- Delariva, R.L.; Agostinho, A.A.; Nakatani, K.; Baumgartner, G. Ichthyofauna associated to aquatic macrophytes in the upper Parana river floodplain. *Rev. Unimar*, 16(3):41-60, 1994.
- Diamond, J.M. Assembly of species communities. In: Cody, M.L.; Diamond, J.M. (ed.). *Ecology and evolution of communities*. Cambridge: Belknap Press of Harvard University, 1975. p.342-444.
- Diana, J.S. *Biology and ecology of fishes*. Carmel: Biological Sciences Press, 1995.
- Douglas, M.E.; Matthews, W.J. Does morphology predict ecology? Hypothesis testing within a freshwater stream fish assemblage. *Oikos*, 65:213-224, 1992.
- Esteves, F.A. *Fundamentos de limnologia*. 2.ed. Rio de Janeiro: Interciência, 1998.
- Ford, D.E. Reservoir transport processes. In: Thornton, K.W.; Kimmel, B.L.; Payne, F.E. (ed.). *Reservoir limnology: ecological perspectives*. New York: John Wiley & Sons, 1990. p.15-41.
- Fromm, P.O. A review of some physiological and toxicological responses on freshwater fish to acid stress. *Environ. Biol. Fish.*, 5(1):79-93, 1980.
- Gophen, M.; Ochumba, P.B.O.; Pollinger, U.; Kaufman, L.S. Nile perch, *Lates niloticus* invasion in lake Victoria (East Africa). *Verh. Int. Verein. Limnol.*, 25:856-859, 1993.
- Helfman, G.S. The advantage to fishes of hovering in shade. *Copeia*, 1:392-400, 1981.
- Horne, A.J.; Goldman, C.R. *Limnology*. 2nd ed. New York: McGraw-Hill, 1994.
- Hutchinson, G.E. *A treatise on limnology*. New York: John Wiley & Sons, 1957. v.1: Geography, physics, and chemistry.
- Hutchinson, G.E. *A treatise on limnology*. New York: John Wiley & Sons, 1975. v.3: Limnological botany.
- Jones, K.A.; Hara, T.J.; Scherer, E. Behavioral modifications in arctic char (*Salvelinus alpinus*) chronically exposed to sublethal pH. *Physiol. Zool.*, 58:400-412, 1985.
- Junk, W.J. Áreas inundáveis: um desafio para limnologia. *Acta Amazonica*, 10(4):775-795, 1980.
- Junk, W.J.; Soares, G.M.; Carvalho, F.M. Distribution of fish species in a lake of the Amazon river floodplain near Manaus (lago Camaleão), with special reference to extreme oxygen conditions. *Amazoniana*, 7(4):397-431, 1983.
- Kimmel, B.L.; Lind, O.T.; Paulson, L.J. Reservoir primary production. In: Thornton, K.W.; Kimmel, B.L.; Payne, F.E. (ed.). *Reservoir limnology: ecological perspectives*. New York: John Wiley & Sons, 1990. p.133-193.
- Kramer, D.L. Dissolved oxygen and fish behavior. *Environ. Biol. Fish.*, 18(2):81-92, 1987.
- Krebs, C.J. *Ecology: the experimental analysis of distribution and abundance*. 4th ed. New York: Harper Collins, 1994.
- Lowe-McConnell, R.H. Estudos ecológicos de comunidades de peixes tropicais. São Paulo: EDUSP, 1999.
- MacArthur, R.H.; Wilson, E.O. An equilibrium theory of insular zoogeography. *Evolution*, 17(4):373-387, 1963.
- Magnuson, J.J. Managing with exotics: a game of chance. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 105:1-9, 1976.
- Magnuson, J.J.; Crowder, L.B.; Medvick, P.A. Temperature as an ecological resource. *Am. Zool.*, 19:331-343, 1979.
- Margalef, R. Typology of reservoirs. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 19:1841-1848, 1975.
- Matthews, W.J. *Patterns in freshwater fish ecology*. New York: Chapman & Hall, 1998.
- Matthews, W.J.; Hill, L.G.; Schellhaass, S.M. Depth distribution of striped bass and other fish in lake Texoma (Oklahoma - Texas) during summer stratification. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 114:84-91, 1985.
- Matthews, W.J.; Gelwick, F.P.; Hoover, J.J. Food of and habitat use by juveniles of species of *Micropterus* and *Morone* in a southwestern reservoir. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 121:54-66, 1992.
- Moyle, P.B. Ecological segregation among three species of minnows (Cyprinidae) in a Minnesota lake. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 4:794-805, 1973.
- O'Brien, W.J. Perspectives on fish in reservoir limnology. In: Thornton, K.W.; Kimmel, B.L.; Payne, F.E. (ed.). *Reservoir limnology: ecological perspectives*. New York: John Wiley & Sons, 1990. p.209-225.
- Okada, E.K. *Diversidade e abundância de peixes em corpos de água sazonalmente isolados na planície alagável do alto rio Paraná e fatores ambientais relacionados*. Maringá, 1995. (Master's Thesis) - Universidade Estadual de Maringá.
- Pianka, E.R. On r- and k- selection. *Am. Nat.*, 102:592-597, 1970.
- Pianka, E.R. *Evolutionary ecology*. 5th ed. New York: Harper Collins, 1994.

- Rahel, F.J. Factors structuring fish assemblages along a bog lake successional gradient. *Ecology*, 65(4):1276-1289, 1984.
- Rantin, F.T.; Johansen, K. Responses of the teleost *Hoplias malabaricus* to hypoxia. *Environ. Biol. Fish.*, 11(3):221-228, 1984.
- Rocha, A.A.; Branco, S.M. A eutrofização e suas implicações na ciclagem de nutrientes. *Acta Limnol. Bras.*, 1:201-242, 1986.
- Rodríguez, M.A.; Lewis Jr., W.M. Structure of fish assemblages along environmental gradients in floodplain lakes of the Orinoco River. *Ecologic. Monogr.*, 67(1):109-128, 1997.
- Rosenzweig, M.L. *Species diversity in space and time*. Cambridge: Cambridge University Press, 1995.
- Saint-Paul; U.; Soares, G.M. Diurnal distribution and behavioral responses of fishes to extreme hypoxia in on Amazon floodplain lake. *Environ. Biol. Fish.*, 20(2):91-104, 1987.
- Savino, J.F.; Stein, R.A. Predator-prey interaction between largemouth bass and bluegills as influenced by simulated, submersed vegetation. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 111(3):255-266, 1982.
- Savino, J.F.; Stein, R.A. Behavioral interactions between fish predators and their prey: effects of plant density. *Anim. Behav.*, 37:311-321, 1989.
- Schaefer, J.F.; Heullett, S.T.; Farrell, T.M. Interactions between two poeciliid fishes (*Gambusia holbrooki* and *Heterandria formosa*) and their prey in a Florida marsh. *Copeia*, 2:516-520, 1994.
- Shirley, K.E.; Andrews, A.K. Growth, production, and mortality of largemouth bass during the first year of in lake Carl Blackwell, Oklahoma. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 106:590-595, 1977.
- Simberloff, D. Equilibrium theory of island biogeograph and ecology. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 5:161-191, 1974.
- Venupogal, M.M.; Winfield, I.J. The distribution of juvenile fishes in a hyperreutrophic pond: can macrophytes potentially offer a refuge for zooplankton? *J. Fresh. Ecol.*, 8:389-396, 1993.
- Welcomme, R.L. *Fisheries ecology of floodplains rivers*. London: Longman, 1979.
- Werner, E.E. Species interactions in freshwater fish communities. In: Diamond, J.; Case, T.J. (ed.). *Community Ecology*. New York: Harper and How, 1986. p.344-358.
- Werner, E.E.; Mittelbach, G.G.; Hall, D.J. The role of foraging profitability and experience in habitat use by the bluegill sunfish. *Ecology*, 62(1):116-125, 1981.
- Wetzel, R.G. *Limnología*. Barcelona: Ediciones Omega, 1981.
- Wiens, J.A. Conclusions: non-equilibrium, reality, and myths. In: Strong Jr., D.R.; Simberloff, D.; Abele, L.G.; Thistle, A.B. (ed.). *Ecological communities: conceptual issues and the evidence*. New Jersey: Princeton University Press, 1984. p.451-457.
- Wootton, R.J. *Ecology of teleost fishes*. 2.ed. London: Chapman and Hall, 1998.

Received on February 10, 2000.

Accepted on May 24, 2000.