

FATORES ESTRUTURADORES DE COMUNIDADES EM RIACHOS

Fabiana Schneck
Luiz Ubiratan Hepp

A ideia central que orienta este artigo é a de oferecer uma visão geral sobre a importância dos fatores que atuam na geração dos padrões espaciais e temporais da organização de comunidades biológicas em ambientes lóticos. Outro objetivo visado é a discussão de aplicações dos estudos de diversidade biológica na conservação de riachos. Riachos são ambientes naturalmente hierárquicos e heterogêneos, e uma vez que as comunidades são controladas tanto por fatores ambientais locais como por fatores regionais, os componentes da diversidade biológica (diversidade alfa, beta e gama) são fortemente afetados pela combinação destes fatores nas múltiplas escalas espaciais existentes. Dentre os fatores ambientais, ressalta-se o papel-chave exercido por variáveis físicas do ambiente, como velocidade da corrente e substratos. Há ainda outro fator pouco estudado em se tratando de riachos, especialmente no Brasil: a importância da modificação de habitats por “organismos engenheiros” como um dos principais mecanismos estruturadores das comunidades bênticas nesses ecossistemas.

Diversidade biológica

A Ecologia de Comunidades busca entender como as comunidades biológicas se organizam. As espécies se reúnem para formar comunidades de acordo com a) restrições de dispersão (compartilhamento geográfico), b) restrições ambientais (compartilhamento de habitat) e c) dinâmicas internas (compartilhamento ecológico).¹ Em linhas gerais, um dos desafios dos ecólogos é explicar padrões emergentes dessas influências. Em comunidades, padrões são consistências repetitivas de agrupamentos de espécies de acordo com questões locais ou gradientes ambientais. Dessa forma, para compreender os mecanismos geradores dos padrões espaciais e temporais na organização de comunidades naturais é preciso conhecer a importância relativa dos diversos fatores ou filtros ecológicos que atuam sobre as comunidades. As possibilidades de combinações e interações entre os fatores ambientais, geográficos e bióticos que afetam as comunidades em riachos, são muitas e representam um desafio para os ecólogos na busca de padrões e generalizações em ambientes aquáticos.

A *diversidade biológica* pode ser definida de várias formas, sendo o número de espécies em um determinado local ou área a forma mais simples e direta de fazê-lo.² Muitos estudos em Ecologia de Comunidades têm como principal objetivo a descrição da riqueza de espécies em uma determinada área de estudo. Apesar da inegável importância dessas investigações, também a descrição e explicação de padrões de diversidade de espécies em relação a gradientes ambientais e geográficos constitui tópico importante para a ecologia, uma vez que podemos observar variações muito significativas na diversidade ao longo do espaço e do tempo, justamente por influências geográficas e ambientais.

Os componentes espaciais da diversidade e algumas ferramentas de estudo

Estudando comunidades vegetais nos EUA em diferentes escalas hierárquicas, Whittaker³ dividiu a diversidade em três componentes espaciais: a diversidade dentro da comunidade (em um determinado local), que ele denominou de *diversidade alfa* ($\hat{\alpha}$); a variação entre diferentes comunidades, denominada *diversidade beta* ($\hat{\beta}$); e, por fim, a diversidade total de uma região, chamada *diversidade gama* ($\hat{\gamma}$). Whittaker⁴ utilizou uma relação multiplicativa para relacionar os componentes alfa e beta com a diversidade regional ($\hat{\gamma} = \hat{\alpha} \times \hat{\beta}$).

¹ BEGON, M.; TOWNSEND, C. R. & HARPER, J. L. *Ecologia: de indivíduos a ecossistemas*. Porto Alegre: Artmed, 2007. 759 p.

² MAGURRAN, A. E. *Measuring Biological Diversity*. Oxford: Blackwell Science Ltd, 2004. 256 p.

³ WHITTAKER, R. H. Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. *Ecological Monographs*, v. 30, p. 279-338, 1960.

⁴ WHITTAKER, R. H. *Op. cit.*

A diversidade alfa é o componente da diversidade regional atribuído ao número médio de espécies de uma amostra homogênea, podendo ser medida pelo número de espécies (riqueza) ou pela combinação de diferentes atributos da comunidade (índices de diversidade). A diversidade beta é o componente atribuído às diferenças na composição de espécies em uma escala espacial ou temporal. Trata-se de uma medida de como dois ou mais ambientes diferem ou se assemelham em relação à variedade de espécies presentes. Em outras palavras, a diversidade beta é uma medida de dissimilaridade biológica entre ambientes⁵, resultando principalmente da ocorrência de diferenças no ambiente físico e de limitações na dispersão das espécies em função da autocorrelação espacial. Em resumo, pode ser influenciada pelo ambiente, pelo espaço ou conjuntamente por ambos. Legendre *et al.*⁶ sugerem o uso da Análise de Correspondência Canônica parcial (pCCA) como uma ferramenta de avaliação da diversidade beta. Esta análise particiona a variação da composição da comunidade em quatro componentes: 1) variação geográfica, 2) variação ambiental, 3) variação compartilhada entre ambos e 4) variação não explicada (relacionada principalmente a variáveis ambientais não mensuradas).

Uma abordagem promissora para compreender os padrões de organização em comunidades é a *partição aditiva* da diversidade associada a delineamentos amostrais espacialmente aninhados. Tal método, idealizado por Lande⁷, considera a soma das relações entre os componentes da diversidade ($\hat{\alpha} = \hat{\alpha} + \hat{\alpha}$) e torna possível o cálculo da contribuição relativa da diversidade alfa e beta para a diversidade total em determinada escala espacial.⁸ A vantagem dessa abordagem sobre o clássico modelo de partição multiplicativa proposto por Whittaker⁹ é a possibilidade de comparar diretamente os valores de alfa e beta ao longo de uma hierarquia de escalas espaciais, desde a mais fina, aumentando à medida que são incorporados níveis hierárquicos superiores (por exemplo, $\hat{\alpha}_1$, $\hat{\alpha}_2$, ..., $\hat{\alpha}_p$)¹⁰. Crist *et al.*¹¹, por sua vez, desenvolveram um método de aleatorização para avaliar a partição da diversidade com base na partição aditiva, em que não apenas a riqueza de espécies, mas também índices de diversidade podem ser particionados nas diferentes escalas espaciais. Esse método possibilita o exame da importância de cada escala para a diversidade total. A partir das contribuições de Crist *et al.*, vários trabalhos têm utilizado a partição aditiva da diversidade como ferramenta de avaliação das condições de determinada área como fonte de informações para a conservação. Alguns exemplos de uso da partição aditiva são apresentados na seção final deste artigo.

⁵ COSTA, S. S. & MELO, A. S. Beta diversity in stream macroinvertebrate assemblages: among-site and among-microhabitat components. *Hydrobiologia*, v. 598, p. 131-138, 2008.

⁶ LEGENDRE, P.; BOCARD, D. & PERES-NETO, P. R. Analyzing beta diversity: partitioning the spatial variation of community composition data. *Ecological Monographs*, v. 75, p. 435-450, 2005.

⁷ LANDE, R. Statistics and partitioning of species diversity, and similarity among multiple communities. *Oikos*, v. 76, p. 5-13, 1996.

⁸ GERING, J. C. & CRIST, T. The alpha-beta-regional relationship: providing new insights into local-regional patterns of species richness and scale dependence of diversity components. *Ecology Letters*, v. 5, p. 433-444, 2002.

⁹ WHITTAKER, R. H. *Op. cit.*

¹⁰ LANDE, R. *Op. cit.*
GERING, J. C. & CRIST, T. *Op. cit.*

¹¹ CRIST, T. O.; VEECH, J. A.; GERING, J. C. & SUMMERVILLE, K. S. Partitioning species diversity across landscapes and regions: A hierarchical analysis of $\hat{\alpha}$, $\hat{\alpha}$, and $\hat{\alpha}$ diversity. *The American Naturalist*, v. 162, p. 734-743, 2003.

Heterogeneidade ambiental e diversidade biológica em riachos: a importância de fatores ambientais

Riachos são ecossistemas naturalmente hierárquicos e heterogêneos em múltiplas escalas espaciais: 1) bacias de drenagem, 2) riachos dentro de bacias, 3) trechos dentro de um riacho, 4) sequências de remansos (poços) e corredeiras dentro de um trecho e 5) microhabitats dentro de corredeiras ou remansos¹² (figura 1). Os efeitos causados por variações ambientais em diferentes escalas têm chamado a atenção de ecólogos aquáticos que buscam compreender como esses fatores podem influenciar a estruturação das comunidades biológicas em ecossistemas lóticos. Por exemplo, em macroescala, a variabilidade ambiental pode estar relacionada com a geologia da bacia de drenagem ou o clima. Em mesoescala, a ocorrência de corredeiras, remansos e canais laterais, assim como variações na profundidade, largura e ordem do riacho, pode criar grande diversidade de habitats para peixes¹³ e macroinvertebrados¹⁴. Já em microescala a heterogeneidade espacial gerada por irregularidades na superfície dos substratos (como fissuras, cavidades ou projeções), além da ocorrência de diferentes tipos de substratos (por exemplo, seixos, briófitas, raízes) e de diferenças na velocidade da água ao redor de um mesmo substrato, afeta fortemente macroinvertebrados¹⁵ e algas perifíticas¹⁶. Dessa forma, a combinação específica de diversos fatores ambientais, como velocidade da corrente, profundidade, tipo de substrato do leito e disponibilidade de luz, material orgânico e nutrientes, determina a comunidade que está associada a cada habitat em um riacho.

Dentre os fatores ambientais, as condições físicas do ambiente desempenham papel-chave na estruturação de comunidades em ambientes lóticos, sendo que velocidade da corrente e substrato, além de temperatura e luminosidade, são reconhecidamente as características abióticas de maior relevância nesses ambientes.¹⁷ Velocidade da corrente e substrato são variáveis fortemente correlacionadas em um riacho, pois a velocidade da corrente afeta a composição e estabilidade dos substratos, sendo, em contrapartida, influenciada pela rugosidade, forma e tamanho dos substratos que compõem o riacho. Por exemplo, trechos com menor velocidade da água costumam apresentar substratos formados por partículas menores, como argila, areia, matéria orgânica e folhigo, enquanto trechos com maior velocidade frequentemente apresentam substratos rochosos. Tais dife-

¹² FRISSELL, C. A.; LISS, W. J.; WARREN, C. E. & HURLEY, M. D. A hierarchical framework for stream habitat classification – viewing streams in a watershed context. *Environmental Management*, v. 10, p. 199-214, 1986.

¹³ VILELLA, F. S.; BECKER, F. G.; HARTZ, S. M. & BARBIERI, G. Relation between environmental variables and aquatic megafauna in a first order stream of the Atlantic Forest, southern Brazil. *Hydrobiologia*, v. 528, p. 17-30, 2004.

¹⁴ MELO, A. S. Explaining dissimilarities in macroinvertebrate assemblages among stream sites using environmental variables. *Zoologia*, v. 26, p. 79-84, 2009.

¹⁵ COSTA, S. S. & MELO, A. S. *Op. cit.*

¹⁶ Algas aderidas a um substrato submerso, formando um biofilme juntamente com bactérias, fungos e microinvertebrados, além de detritos orgânicos e inorgânicos. BERGEY, E. A. Crevices as refugia for stream diatoms: Effect of crevice size on abraded substrates. *Limnology and Oceanography*, v. 44, p. 1.522-1.529, 1999.

¹⁷ ALLAN, J. D. & CASTILLO, M. M. *Stream Ecology: Structure and Function of Running Waters*. Dordrecht: Springer, 2007. 436 p.

¹⁸ ALLAN, J. D. & CASTILLO, M. M. *Op. cit.*

¹⁹ VANNOTE, R. L.; MINSHALL, G. W.; CUMMINS, K. W.; SEDELL, J. R. & CUSHING, C. E. The River Continuum Concept. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, v. 37, p. 130-137, 1980.
DOWNES, B. J.; LAKE, P. S.; SCHREIBER, E. S. G. & GLAISTER, A. Habitat structure, resources and diversity: the separate effects of surface roughness and macroalgae on stream invertebrates. *Oecologia*, v. 123, p. 569-581, 2000.

renças levam a distintas composições da comunidade aquática. As características químicas da água também exercem efeito sobre as comunidades lóticas, especialmente se o corpo d'água sofrer algum impacto de origem antrópica. Porém, em condições naturais, variações sazonais ou diárias no conteúdo iônico não afetam a estruturação de comunidades.¹⁸ Assim, a estrutura física dos habitats é fator determinante da composição, abundância, distribuição, interação entre espécies e da estrutura trófica das comunidades lóticas.¹⁹

O conceito de que a heterogeneidade de habitats promove a diversidade de espécies é amplamente aceito na ecologia em geral²⁰ e na ecologia de riachos em particular²¹. Assim, uma maior riqueza de espécies²² e/ou uma distribuição espacialmente heterogênea de espécies²³ pode ser o resultado de um ambiente heterogêneo.

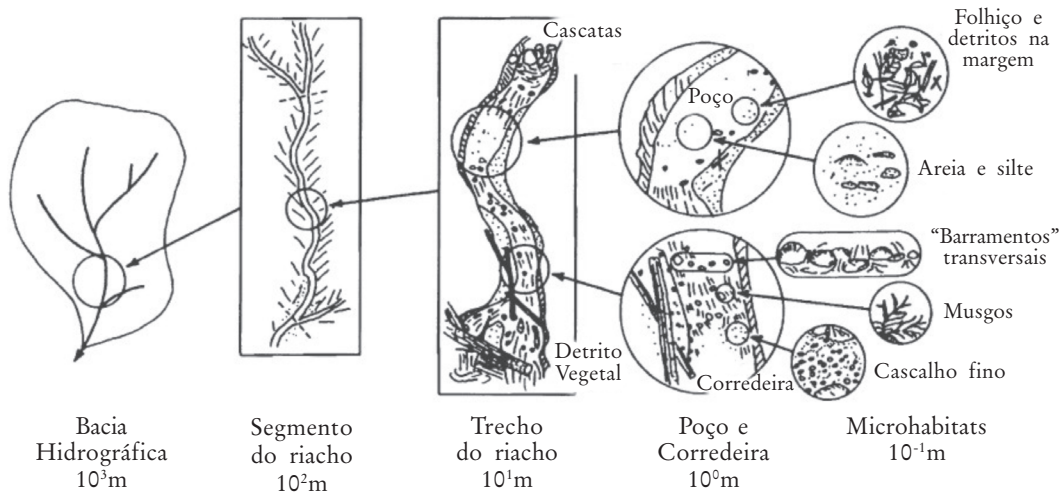


Figura 1: Organização hierárquica de um sistema de riachos e suas múltiplas escalas espaciais. Modificado de ALLAN, J. D. & CASTILLO, M. M. *Op. cit.*

²⁰ RICKLEFS, R. E. & SCHLUTER, D. *Species diversity in ecological communities*. Chicago: University of Chicago Press, 1993. 414 p.

²¹ ALLAN, J. D. & CASTILLO, M. M. *Op. cit.*

²² Diversidade alfa.

²³ Diversidade beta.

²⁴ FERREIRA, C. P. & CASSATTI, L. Influência da estrutura do hábitat sobre a

Um estudo com peixes em riacho no sudeste do Brasil, mostra que trechos formados tanto por remansos como por corredeiras e com grande variedade de substratos possuíam maior riqueza de espécies que trechos mais homogêneos. Ou seja, trechos com maior heterogeneidade de ambientes possibilitaram a ocorrência simultânea de espécies que exploram habitats distintos, como a coluna d'água, fundos arenosos ou rochosos e vegetação parcialmente submersa.²⁴ Resultados semelhantes foram encontrados para macroinvertebrados e algas perifíticas. Em um riacho na Amé-

- ictiofauna de um riacho em uma micro-bacia de pastagem, São Paulo, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia*, v. 23, p. 642-651, 2006.
- ²⁵ BROWN, B. L. Spatial heterogeneity reduces temporal variability in stream insect communities. *Ecology Letters*, v. 6, p. 316-325, 2003.
- ²⁶ SCHNECK, F.; SCHWARZBOLD, A. & MELO, A. S. *The role of small-scale spatial heterogeneity in structuring benthic algal assemblages in streams*. Manuscrito em preparação.
- ²⁷ DOWNES, B. J.; LAKE, P. S.; SCHREIBER, E. S. G. & GLAISTER, A. *Op cit.* BROWN, B. L. *Op cit.*
- ²⁸ STENDERA, S. S. & JOHNSON, R. K. Additive partitioning of aquatic invertebrate species diversity across multiple spatial scales. *Freshwater Biology*, v. 50, p. 1.360-1.375, 2005.
- ²⁹ SCHEMERA, D. & ERÖS, T. Linking scale and diversity partitioning in comparing species diversity of caddisflies in riffle and pool habitats. *Fundamental and Applied Limnology*, v. 172, p. 205-215, 2008.
- ³⁰ PASSY, S. I. Spatial paradigms of lotic diatom distribution: a landscape ecology perspective. *Journal of Phycology*, v. 37, p. 370-378, 2001.
- ³¹ Cachoeiras.

rica do Norte, foi observada relação positiva entre heterogeneidade de substratos e riqueza de espécies de macroinvertebrados.²⁵ Verificou-se também maior estabilidade (ou persistência) temporal das comunidades em trechos mais heterogêneos do riacho. Em outro experimento, realizado em um riacho subtropical e que teve como objetivo avaliar a importância da heterogeneidade espacial em micro-escala, foram utilizados substratos artificiais para a colonização de algas perifíticas em superfícies homogêneas e heterogêneas. Observou-se uma riqueza média de algas 30% maior em substratos heterogêneos que em substratos homogêneos, o que demonstrou a importância da heterogeneidade espacial também para microrganismos.²⁶ Este padrão pode ser atribuído aos mecanismos inerentes à alta heterogeneidade espacial, incluindo maior área, alta disponibilidade de refúgios contra predação ou distúrbios físicos, e grandes quantidades e variedades de recursos. Assim, a alta disponibilidade e diversificação de recursos em ambientes heterogêneos podem permitir a partição de recursos e promover a diversidade.²⁷

Além de efeitos sobre a riqueza de espécies, a variabilidade ambiental atua fortemente sobre a diversidade beta em distintas escalas espaciais. Stendera & Johnson²⁸ avaliaram a partição aditiva da diversidade em três diferentes escalas (sítios amostrais, ecorregiões e regiões biogeográficas) em riachos e lagos da Suíça e observaram alta diversidade beta entre sítios e entre ecorregiões, porém não entre regiões biogeográficas. Os autores observam que a diversidade beta é incrementada com o aumento da heterogeneidade de habitat e ambiental, proporcionando a formação de padrões saturados da comunidade. Já Schmera & Erös²⁹ estudaram a distribuição de larvas de Trichoptera (inseto aquático) em escala de riachos e observaram a ocorrência de alta diversidade alfa e baixa diversidade beta, concluindo que o resultado é fruto da homogeneidade do ambiente.

Em outro estudo, realizado com algas diatomáceas em um riacho nos EUA, Passy³⁰ observou que gradientes de velocidade da corrente e profundidade foram os fatores que melhor explicaram a distribuição dos organismos. Já a distribuição de peixes, crustáceos e anfíbios em riacho de primeira ordem, situado em região de Mata Atlântica no Brasil, é explicada tanto por variáveis de macroescala (altitude, declividade e ocorrência de barreiras naturais³¹), como por variáveis estruturais de mesoescala (área, profundidade e vazão), enquanto que variáveis químicas apresentam baixa

³² VILELLA, F. S.; BECKER, F. G.; HARTZ, S. M. & BARBIERI, G. *Op. cit.*

³³ COSTA, S. S. & MELO, A. S. *Op. cit.*

³⁴ HEINO, J.; BINI, L. M.; KARJALAINEN, S. M.; MYKRÄ, H.; SOININEN, J.; VIEIRA, L. C. G. & DINIZ-FILHO, J. A. F. Geographical patterns of micro-organismal community structure: are diatoms ubiquitously distributed across boreal streams? *Oikos*, v. 119, p. 129-137, 2010.
HEPP, L. U.; LANDEIRO, V. L. & MELO, A. S. *Alpha and beta diversities of stream insects: effects of environmental factors and geographical distance*. Manuscrito submetido.

³⁵ BEGON, M.; TOWNSEND, C. R. & HARPER, J. L. *Op. cit.*

³⁶ JONES, C. G.; LAWTON, J. H. & SHACHAK, M. Organisms as ecosystem engineers. *Oikos*, v. 69, p. 373-386, 1994.
MOORE, J. W. Animal ecosystem engineers in streams. *Bioscience*, v. 56, p. 237-246, 2006.

³⁷ JONES, C. G.; LAWTON, J. H. & SHACHAK, M. *Op. cit.*

correlação com as comunidades.³² Nesse sentido, Costa & Melo³³ avaliaram a composição de macroinvertebrados em três riachos neotropicais de uma mesma bacia hidrográfica e quatro microhabitats (briófitas, raízes submersas, folhigo em remansos e seixos em corredeiras). Observaram eles que o tipo de habitat foi determinante na organização da comunidade. Ainda, os habitats caracterizados por matéria orgânica (raízes e musgos) apresentaram maior similaridade (menor diversidade beta) em relação aos demais. Analisando a importância relativa dos microhabitats e da distância geográfica sobre a diversidade beta, os autores concluíram que a diversidade beta foi determinada principalmente pelos microhabitats que explicaram 42% da variação na composição de espécies, enquanto os riachos explicaram 22% da variação. Os resultados demonstraram que microhabitats adjacentes em um mesmo riacho possuem comunidades de macroinvertebrados mais distintas que as comunidades encontradas em um único tipo de microhabitat em diferentes riachos, indicando que as diferenças nas condições ambientais, especialmente velocidade da água e disponibilidade de matéria orgânica particulada (recurso trófico), são mais importantes na estruturação das comunidades que diferenças na localização espacial. Porém, recentes estudos têm demonstrado que os efeitos puramente espaciais podem explicar grande parte da variação na riqueza e composição de espécies em ambientes lóticos, evidenciando que a estrutura de comunidades resulta da soma de múltiplos processos atuando em diferentes escalas espaciais.³⁴

“Organismos engenheiros” em ambientes lóticos

Até aqui discutimos principalmente a importância dos filtros ambientais na organização de comunidades, porém as dinâmicas internas de uma comunidade podem exercer um papel tão ou mais importante que os fatores ambientais. Sabe-se que as interações bióticas afetam fortemente a distribuição e abundância de espécies, sendo que predação, competição, mutualismo e parasitismo são consideradas as principais formas de interação entre organismos.³⁵ No entanto, a criação, modificação e manutenção de habitats por organismos, apesar de não envolverem interações tróficas diretas, também podem constituir um processo central na organização de comunidades, atuando como importante mecanismo na manutenção da diversidade biológica.³⁶ Jones *et al.*³⁷ denominam “engenheiros do ecossistema” os organis-

- ³⁸ Organismos que estão associados ao substrato, podendo ser fixos ou não.
- ³⁹ Perturbação de sedimentos bênticos por organismos.
- ⁴⁰ Consolidação de sedimentos bêntico.
- ⁴¹ MOORE, J. W. *Op. cit.*
- ⁴² POWER, M. E. Resource enhancement by indirect effects of grazers: armored catfish, algae, and sediment. *Ecology*, v. 71, p. 897-904, 1990.
- ZANETELL, B. A. & PECKARSKY, B. L. Stoneflies as ecological engineers – hungry predators reduce fine sediments in stream beds. *Freshwater Biology*, v. 36, p. 569-577, 1996.
- ⁴³ MOULTON, T. P.; SOUZA, M. L.; SILVEIRA, R. M. L. & KRSULOVIC, F. A. M. Effects of ephemeropterans and shrimps on periphyton and sediments in a coastal stream (Atlantic forest, Rio de Janeiro, Brazil). *Journal of the North American Benthological Society*, v. 23, p. 868-881, 2004.
- ⁴⁴ FLECKER, A. S.; FEIFAREK, B. P. & TAYLOR, B. W. Ecosystem engineering by a tropical tadpole: density-dependent effects on habitat structure and larval growth rates. *Copeia*, 1999(2): 495-500, 1999.
- ⁴⁵ PRINGLE, C. M.; BLAKE, G. A.; COVICH, A. P.; BUZBY, K. M. & FINLEY, A. Effects of omnivorous shrimp in a montane tropical stream: sediment removal, disturbance of sessile invertebrates and enhancement of understory algal resources. *Oecologia*, v. 93, p. 1-11, 1993.
- ⁴⁶ FLECKER, A. S. Ecosystem engineering by a dominant detritivore in a diverse tropical stream. *Ecology*, v. 77, p. 1.845-1.854, 1996.
- ⁴⁷ POWER, M. E. *Op. cit.*
- FLECKER, A. S. *Op. cit.*
- ⁴⁸ POWER, M. E. *Op. cit.*
- ⁴⁹ FLECKER, A. S. *Op. cit.*
- ⁵⁰ PRINGLE, C. M.; BLAKE, G. A.; COVICH, A. P.;

mos capazes de criar, modificar ou manter habitats através de modificações no estado físico de materiais bióticos e abióticos, modulando direta ou indiretamente a disponibilidade de recursos para outras espécies. Muitas vezes, porém, pode ser difícil separar essas interações não-tróficas de interações tróficas, uma vez que ambas sempre co-ocorrem.

Apesar da pouca atenção dispensada a tais grupos de organismos em ambientes lóticos, recentes estudos têm demonstrado que a modificação de habitats por organismos engenheiros é um dos principais mecanismos estruturadores das comunidades bênticas³⁸ nesses ecossistemas. Os mecanismos pelos quais os organismos engenheiros atuam na estruturação dos habitats são diversos, como bioturbação³⁹, bioconsolidação⁴⁰, criação de habitats ou processamento de matéria orgânica particulada⁴¹.

Organismos que forrageiam no ambiente bêntico são importantes fontes de bioturbação, reduzindo o acúmulo de sedimentos através da ingestão ou através do deslocamento de sedimento durante a procura por outra fonte de alimento, como perifíton ou insetos.⁴² Efeitos desses organismos sobre a estrutura e produtividade de ecossistemas lóticos têm sido documentados para vários grupos, como insetos⁴³, imaturos de anfíbios⁴⁴, camarões⁴⁵ ou peixes⁴⁶.

Em riachos tropicais na Venezuela e Panamá, peixes raspadores são importantes fontes de remoção de sedimento, modificando a estrutura de habitats e a disponibilidade de recursos e desempenhando papel central na estruturação das comunidades em tais ambientes.⁴⁷ Assim, Power⁴⁸ demonstrou que, dependendo da densidade de peixes raspadores, os mesmos podem facilitar ou inibir o desenvolvimento de algas perifíticas devido aos efeitos da bioturbação. No estudo de Flecker⁴⁹, os tratamentos experimentais em que o peixe detritívoro *Prochilodus mariae* foi excluído, mostraram aumento significativo na quantidade de sedimentos depositados sobre seixos no leito em um riacho na Venezuela, o que provocou mudanças na composição e abundância de algas perifíticas e macroinvertebrados. Já em riachos com baixas densidades de peixes raspadores, camarões⁵⁰ e insetos aquáticos⁵¹ podem alterar a composição de comunidades bênticas através do consumo ou deslocamento de sedimento e de algas.

Como exemplo de bioconsolidação, citam-se os insetos da família Hydropsychidae (Trichoptera)⁵² e moluscos bivalves⁵³, que atuam como organismos engenheiros em ria-

- BUZBY, K. M. & FINLEY, A. *Op. cit.*
- ⁵¹ MOULTON, T. P.; SOUZA, M. L.; SILVEIRA, R. M. L. & KRSULOVIC, F. A. M. *Op. cit.*
- ⁴² CARDINALE, B. J.; GELMANN, E. R. & PALMER, M. A. Net spinning caddisflies as stream ecosystem engineers: the influence of *Hydropsyche* on benthic substrate stability. *Functional Ecology*, v. 18, p. 381-387, 2004.
- ⁵³ ZIMMERMAN, G. F. & SZALAY, F. A. de. Influence of unionid mussels (Mollusca: Unionidae) on sediment stability: an artificial stream study. *Fundamental and Applied Limnology*, v. 168, p. 299-306, 2007.
- ⁵⁴ Diminuindo a mobilização de sedimentos.
- ⁵⁵ CARDINALE, B. J.; GELMANN, E. R. & PALMER, M. A. *Op. cit.*
- ⁵⁶ MOORE, J. W. *Op. cit.*
- ⁵⁷ JONES, C. G.; LAWTON, J. H. & SHACHAK, M. *Op. cit.*
- ⁵⁸ SPOONER, D. E. & VAUGHN, C. C. Context-dependent effects of freshwater mussels on stream benthic communities. *Freshwater Biology*, v. 51, p. 1.016-1.024, 2006.
- ⁵⁹ Fixos ao substrato.
- ⁶⁰ CREED, R. P. Direct and indirect effects of crayfish grazing in a stream community. *Ecology*, v. 75, p. 2.091-2.103, 1994.
- ⁶¹ ALLAN, J. D. & FLECKER, A. S. Biodiversity conservation in running waters. *BioScience*, v. 43, p. 32-43, 1993.
- ⁶² HEINO, J. *Spatial variation of benthic macroinvertebrate biodiversity in boreal streams: biogeographic context and conservation implications*. Jyväskylä, University of Jyväskylä, Finland, 2002. 50 p. (Tese)
- ⁶³ AGOSTINHO, A. A.; THOMAZ, S. M. & GOMES, L. C. Conservation of the biodiversity of Brazil's inland

chos, aumentando a estabilidade de habitats bênticos⁵⁴ durante eventos de aumento de vazão. Sugere-se, portanto, que tais organismos podem exercer importante papel na criação de refúgios espaciais, afetando a resistência das comunidades lóticas aos distúrbios físicos.⁵⁵

A criação de novos habitats pode ser originada pelas estruturas físicas do próprio organismo engenheiro ou pela criação de novas estruturas físicas que continuarão a modificar o habitat na ausência do organismo engenheiro.⁵⁶ A formação de bancos de macrófitas pode, por exemplo, causar atenuação de luz e diminuir a velocidade da corrente, alterando a disponibilidade de recursos para outros organismos que vivem no mesmo ambiente.⁵⁷ Ainda, moluscos bivalves, além de produzirem conchas que são habitats biogênicos para algas perifíticas e macroinvertebrados, podem alterar a disponibilidade de recursos (algas e matéria orgânica) através da excreção de nutrientes e de biodeposição, facilitando a ocorrência de macroinvertebrados.⁵⁸ Outro estudo demonstrou que, através do consumo da alga filamentosa *Cladophora*, lagostins facilitam a ocorrência de microalgas bênticas e, conseqüentemente, de invertebrados herbívoros sésseis⁵⁹, devido ao aumento da disponibilidade de recursos⁶⁰.

Como demonstrado nos exemplos acima, organismos engenheiros exercem função importante na estruturação de comunidades e em processos ecossistêmicos em ambientes lóticos, causando grandes impactos nos habitats e nas comunidades em que vivem. Assim, a compreensão dos processos que envolvem esses organismos é fundamental para o entendimento dos mecanismos geradores dos padrões de distribuição e abundância de comunidades em riachos.

Perspectivas e aplicações de estudos de diversidade na conservação de riachos

Riachos e rios estão entre os ecossistemas mais ameaçados do mundo. Entre as principais causas do declínio da diversidade em ambientes aquáticos estão a degradação e perda de habitats, a poluição orgânica e química, a pesca predatória e a introdução de espécies exóticas.⁶¹ Porém, os padrões de diversidade de organismos lóticos ainda são pouco conhecidos, impedindo a implementação de programas de monitoramento, restauração e conservação que sejam eficazes.⁶² Da mesma forma, no Brasil, os estudos de diversidade em riachos são ainda incipientes, apesar da enorme diversidade de organismos ali encontrada.⁶³

- waters. *Conservation Biology*, v. 19, p. 646-652, 2005.
- ⁶⁴ LEGENDRE, P.; BOCARD, D. & PERES-NETO, P. R. *Op. cit.*
- ⁶⁵ BOJSEN, B. H. & BARRIGA, R. Effects of deforestation on fish community structure in Ecuatorian Amazon streams. *Freshwater Biology*, v. 47, p. 2.246-2.260, 2002.
- GENNER, M. J.; TAYLOR, M. I.; CLEARY, D. F. R.; HAWKINS, S. J.; KNIGHT, M. E. & TURNER, G. F. Beta diversity of rock-restricted cichlid fishes in Lake Malawi: importance of environmental and spatial factors. *Ecography*, v. 27, p. 601-610, 2004.
- ⁶⁶ PASSY, S. I. & BLANCHET, F. G. Algal communities in human-impacted stream ecosystems suffer beta-diversity decline. *Diversity and Distributions*, v. 13, p. 670-679, 2007.
- ⁶⁷ NABOUT, J. C.; NOGUEIRA, I. S.; OLIVEIRA, L. G. & MORAIS, R. R. Phytoplankton diversity (alpha, beta, and gamma) from the Araguaia River tropical floodplain lakes (central Brazil). *Hydrobiologia*, v. 557, p. 455-461, 2007.
- ⁶⁸ SANTOS, A. M. & THOMAZ, S. M. Aquatic macrophytes diversity in lagoons of a tropical floodplain: The role of connectivity and water level. *Austral Ecology*, v. 32, p. 177-190, 2007.
- ⁶⁹ JOHNSON, R. K.; GOEDKOOP, W. & SANDIN, L. Spatial scale and ecological relationships between the macroinvertebrates community of stony habitats of streams and lakes. *Freshwater Biology*, v. 49, p. 1.179-1.194, 2004.
- FELD, C. K. & HERING, D. Community structure or function: effects of environmental stress on benthic macroinvertebrates at different spatial scales. *Freshwater Biology*, v. 52, p. 1.380-1.399, 2007.

Compreender os processos pelos quais a diversidade é criada e mantida, é essencial para a conservação da biodiversidade e para o adequado manejo dos ecossistemas.⁶⁴ O sucesso de projetos de conservação e/ou restauração da diversidade biológica em riachos passa por estudos que avaliam a importância da heterogeneidade ambiental e de distintas escalas espaciais na criação e manutenção da diversidade. Por exemplo, uma pergunta tradicional feita em estudos de Biologia da Conservação é “Qual a melhor maneira para conservar a diversidade?”. A questão pode ser respondida com o auxílio do método de partição aditiva, que facilita a identificação das escalas em que estratégias de conservação serão mais eficientes. Tal método foi aplicado em inúmeras análises envolvendo comunidades de peixes⁶⁵, algas perifíticas⁶⁶, fitoplâncton⁶⁷, macrófitas aquáticas⁶⁸ e macroinvertebrados⁶⁹, com objetivos que convergem para a compreensão dos processos de criação e manutenção da diversidade biológica visando a conservação da biodiversidade. Um bom exemplo da aplicação dessa abordagem em biologia da conservação é o estudo de Erös⁷⁰ com comunidades de peixes e introdução de espécies exóticas. O autor utilizou a partição aditiva como ferramenta de compreensão dos padrões da comunidade e verificou que a introdução das espécies exóticas influencia a diversidade de peixes em diferentes escalas espaciais, de modo que o método pode ser empregado como indicador da biodiversidade em escala regional. Por outro lado, Ligeiro *et al.*⁷¹, ao investigarem a diversidade de macroinvertebrados em diferentes escalas espaciais, observaram que coletas intensivas em muitas corredeiras e trechos dentro de um mesmo riacho não resultam em levantamento eficiente da diversidade de organismos de uma bacia hidrográfica. Os autores concluíram que inventários da diversidade devem priorizar coletas em diferentes microhabitats (tipos de substratos) dentro de um riacho e em diferentes riachos dentro de uma bacia hidrográfica.

Outras pesquisas de diversidade que podem ter aplicações em questões relacionadas à conservação tratam da importância da heterogeneidade ambiental. Melo⁷² estudou riachos na Mata Atlântica e observou comunidades de macroinvertebrados distintas em riachos localizados na mesma bacia hidrográfica, mas que diferiam em tamanho. Segundo o autor, os resultados demonstram que para uma eficaz conservação de ambientes lóticos são necessárias estratégias de conservação que englobem toda a bacia hidrográfica. Brown⁷³

⁷⁰ ERÖS, T. Partitioning the diversity of riverine fish: the roles of habitat types and non-native species. *Freshwater Biology*, v. 52, p. 1.400-1.415, 2007.

⁷¹ LIGEIRO, R.; MELO, A. S. & CALLISTO, M. Spatial scale and the diversity of macroinvertebrate in a Neotropical catchment. *Freshwater Biology*, v. 55, p. 424-435, 2010.

⁷² MELO, A. S. *Op. cit.*

⁷³ BROWN, B. L. *Op. cit.*

⁷⁴ HEINO, J. *Op. cit.*

Agradecimentos a Albano Schwarzbold e Márlon de Castro Vasconcelos pelas sugestões. À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela bolsa concedida à primeira autora.

Fabiana Schneck é graduada em Ciências Biológicas e doutoranda em Ecologia na Universidade Federal do Rio Grande do Sul (RS).

fabiana.schneck@gmail.com

Luiz Ubiratan Hepp é graduado em Ciências Biológicas, doutorando em Ecologia e professor do Departamento de Ciências Biológicas da Universidade Regional Integrada do Alto Uruguai e das Missões – Campus de Erechim, RS.

lhepp@uri.com.br

demonstrou, por sua vez, que o aumento da heterogeneidade de substratos em um riacho afetou positivamente a riqueza de macroinvertebrados. Com a crescente homogeneização de ambientes aquáticos por atividades antrópicas (por exemplo, regulação de fluxo, assoreamento de margens), o autor sugere que a maximização da heterogeneidade espacial pode ser uma estratégia de restauração eficiente quando o objetivo é aumentar a diversidade em comunidades lóticas.

Um importante viés nos estudos de diversidade de ambientes de água doce (e também terrestres) é o foco em grupos taxonômicos específicos, especialmente organismos maiores e com maior apelo junto à sociedade, como peixes, cujos padrões de diversidade são relativamente bem conhecidos. Por outro lado, os padrões de diversidade de muitos grupos de organismos, como algas, briófitas e invertebrados, permanecem não elucidados. É importante mencionar que tais grupos de organismos são responsáveis pela maior parte da diversidade de riachos e exercem papéis fundamentais no funcionamento desses ecossistemas. Diretamente relacionado a esse viés taxonômico está o fato de riachos de cabeceira receberem menor atenção em estudos de diversidade que grandes rios, apesar de abrigarem comunidades únicas e diversas.⁷⁴

As informações resultantes de estudos de diversidade são essenciais para a compreensão das relações entre os padrões e processos que afetam a diversidade de organismos em riachos e para a identificação de ameaças à sua manutenção. Assim, estudos que abranjam desde inventários até os mecanismos geradores dos padrões de diversidade para os mais diversos grupos de organismos são desafios importantes e urgentes para os próximos anos, tanto no Brasil como em todo o mundo.