

## USO DO MICRO-HÁBITAT EM PEIXES DE RIACHOS: MÉTODOS E PERSPECTIVAS

RINCÓN, P. A.

### Resumo

Estudos sobre uso do micro-habitat descrevem características das áreas ocupadas por peixes e seus resultados têm sido frequentemente utilizados em temas centrais da pesquisa ecológica das últimas décadas (partilha de recursos, mecanismos de organização da comunidade, ecomorfologia, forrageamento ótimo, ecologia histórica e da paisagem). Escalas espaciais e métodos de descrição refletem os diferentes objetivos dos projetos de pesquisa, espécies envolvidas, locais de estudo e limitações logísticas. Entretanto, alguns parâmetros têm recebido maior atenção. Em escala ampla, a distribuição dos peixes tem sido abordada em relação a unidades fisionomicamente homogêneas (*riffles, pools, runs*) ou em relação às margens do riacho (margem x canal). Em escala menor, têm sido abordados a velocidade e profundidade da água, o substrato e a cobertura. Dados sobre o uso do habitat requerem informação sobre a disponibilidade das condições analisadas. Nenhum método de amostragem está completamente livre de erros. Métodos de captura podem assustar e causar deslocamento dos peixes e não oferecer dados acurados sobre a localização do peixe, enquanto a observação direta pode não ter a mesma eficiência em todos os tipos de habitat. De qualquer modo, a distribuição espacial dos pontos de amostragem deve ser feita com planejamento prévio e aleatorização dos pontos. A covariação freqüente entre parâmetros do micro-habitat tem conduzido ao uso de análises multivariadas para revelar gradientes multivariados. Entretanto, variáveis distribuídas por categorias não são facilmente incorporadas nessas técnicas. Além disso, por diversas razões, há autores que focalizam um único parâmetro e o uso de análises univariadas é, também, bastante comum. São necessárias mais pesquisas sobre os mecanismos existentes na observação do uso do habitat. Abordagens recentes, como ecologia histórica e da paisagem, fornecem estruturas conceituais fascinantes para a pesquisa e as condições biogeográficas dos riachos neotropicais asseguram o interesse em estudos sobre o uso, ainda pouco conhecido, do micro-habitat, por seus peixes.

### Abstract

#### Microhabitat use by fishes in small streams: methods and perspectives

Physical microhabitat use studies describe the features of areas occupied by fishes. That information has been often used to address the central themes of ecological research in the last decades (resource partitioning, mechanisms of community organization, ecomorphology, optimal foraging, historical and landscape ecology). The spatial scales and methods of description are diverse, reflecting the different aims of research projects, species involved, study sites and logistical constraints. Nonetheless, some parameters have received attention consistently. At a larger scale, authors have assessed fish distribution relative to physiognomically homogeneous units (*riffles, pools, runs*) or the stream banks (*midstream vs. margins*). At a smaller scale, they have measured water velocity, water depth, streambed substrate and cover. Data on habitat use require information on available habitat. No sampling method for either kind of data is absolutely free of bias. Capture methods can displace fish and can not supply a totally accurate location, while observation may not perform equally well in all habitat types. In any case, the distribution

in space of sampling points should be done according to randomized *a priori* designs. The frequent covariation among microhabitat parameters has led researchers to use multivariate statistics to uncover multivariate gradients. However, categorical variables are not easily incorporated into these techniques or authors have focused in single parameters for diverse reasons. Thus, univariate analyses are also common. More research into the mechanisms behind observed habitat use is still needed. Recent developments such as historical and landscape ecology provide conceptual frameworks that offer exciting research opportunities in is. The biogeographic conditions of neotropical streams ensure the interest of descriptive studies of the little known microhabitat use of their fishes.

## INTRODUÇÃO

### *O que é o estudo do uso do micro-habitat?*

Para esta revisão, considero que qualquer estudo que identifique e descreva as áreas ocupadas por peixes de riachos, é pertinente. No entanto, isto exclui pesquisas que se referem exclusivamente a relações entre peixes e seus habitats em populações ou em níveis mais elevados. Exemplos típicos seriam estudos que tentaram construir modelos para estimar a abundância de peixes e/ou a estrutura de comunidades utilizando variáveis de habitat como preditores. Frequentemente, alguns dos parâmetros analisados nestes estudos (e.g., características do clima, regime hidrológico, geomorfologia, litologia), apesar de poderem ser considerados como fatores limitantes à capacidade suporte do sistema, não estão sujeitos à escolha individual dos peixes (Heggenes, 1988a). Operam, portanto, dentro de uma escala espacial e temporal claramente diferente, requerendo abordagens conceituais e metodológicas próprias (ver Fausch *et al.*, 1988).

Entretanto, não fui restritivo ao selecionar as escalas espaciais dos habitats que os peixes ocupam ou as características para sua descrição. Os estudos de habitat cobriram desde quadrats de 20 x 20 cm (e.g., Grossman & Freeman, 1987) até áreas de dez ou até cem metros quadrados (e.g., Bohlin, 1977; Bagliniere & Arribemoutonnet, 1985; Lobb & Orth, 1991). Da mesma forma, embora a revisão metodológica seja dedicada exclusivamente ao habitat físico, são referidos também estudos sobre a variação espacial dos parâmetros bióticos (e.g., abundância de alimento, predadores, competidores).

Concordo com Grossman & Freeman (1987) que, a menos que locais de reprodução (e.g., Grost *et al.*, 1990; Baker *et al.*, 1994) ou refúgios estejam limitados (e.g., Fausch & White, 1981; Baltz *et al.*, 1982), torna-se difícil pensar no espaço, por si, como recurso independente para peixes. Tipicamente, a variação dentro do habitat físico está ligada à variação das fontes tróficas (e.g., Mendelson, 1975; Werner & Hall, 1979; Fausch & White, 1981; Rankin, 1986; Angermeier, 1985; Persson & Greenberg, 1990). Assim, por exemplo, os modelos preditores do uso do habitat físico, desenvolvidos para peixes que se alimentam na correnteza (Fausch, 1984; Hughes & Dill, 1990; Hill & Grossman, 1993), apoiaram-se na forte covariação entre uma variável física (velocidade da água) e a disponibilidade do alimento. Quando não existe uma relação consistente entre os parâmetros físicos medidos e a abundância de alimento, os peixes geralmente mostram um uso não seletivo do habitat físico (e.g., Mathews *et al.*, 1982; Grossman & Freeman, 1987; Petty & Grossman, 1996).

### *A relevância dos estudos do micro-habitat*

Por que realizar estudos sobre o uso do micro-habitat por peixes de riachos? Mais especificamente, que tipo de conhecimento obteremos em troca dos recursos

utilizados em investimentos neste tipo de pesquisa? Ainda, será que vale a pena? Nesta seção, tentarei responder estas questões, mostrando que os estudos do uso de espaço por peixes de riacho, planejados e executados adequadamente, podem proporcionar contribuições valiosas para a maioria dos temas mais importantes da Ecologia.

As comunidades de peixes de riachos são relativamente abundantes, tanto em espécies, quanto em indivíduos (Moyle & Li, 1979), o que é bastante conveniente, por gerar amostras de tamanhos adequados. Porém, os métodos para quantificá-las possuem suas próprias sutilezas, e seu uso adequado requer planejamento. O sucesso dos estudos de micro-habitat é função da escolha correta das técnicas e estratégias de amostragem. Assim, parte deste texto é dedicado à apresentação e discussão das metodologias disponíveis.

O pequeno tamanho dos riachos e dos peixes que eles alojam freqüentemente torna o tratamento experimental (tanto a manipulação controlada em sistemas naturais, como a elaboração de réplicas artificiais) se não fácil, pelo menos possível (Mathews, 1988; Gelwick & Mathews, 1993). Podemos reconhecer a importância deste ponto, se considerarmos a freqüência com que a relevância e o sucesso de um programa de pesquisa são influenciados pela facilidade com que modelos, idéias e hipóteses gerados podem ser utilizados em testes experimentais (*e.g.*, Schlosser, 1988; Grossman & Boulé, 1991; Rincón & Grossman, 1998).

Provavelmente, a estrutura teórica para a maioria dos estudos do uso do habitat foi o debate sobre a importância das interações bióticas, mais precisamente a competição, como determinantes da estrutura e dinâmica das comunidades ecológicas (*e.g.*, Wiens, 1997; Diamond, 1978; Cornell, 1980, 1983). Inicialmente, acreditava-se que os modelos de competição prediziam claramente padrões diferentes para o uso dos recursos pelos membros da comunidade, fazendo com que os pesquisadores se preocupassem com padrões de sobreposição interespecífica do uso do micro-habitat nas diversas comunidades de peixes de riacho (*e.g.*, Zaret & Rand, 1971; Mendelson, 1975; Mathews & Hill, 1980; Baker & Ross, 1981; Fausch & White, 1981; Moyle & Vondracek, 1985; Grossman & Freeman, 1987; Grossman *et al.*, 1987a, b; Gorman, 1988a). Na maioria destes estudos, foi interpretada ausência de sobreposição como resultado da coevolução direcionada pela competição entre os membros da comunidade; por outro lado, a sobreposição interespecífica indicaria que estas comunidades estariam estruturadas principalmente por fatores abióticos (Mendelson, 1975; Gorman & Karr, 1978; Moyle & Vondracek, 1985).

Entretanto, Connell (1980) apontou as dificuldades de ligação inequívoca entre padrões atuais e processos passados. Divergências interespecíficas no uso do habitat também podem ser o resultado de morfologias e fisiologias dissimilares, assim como de comportamentos adquiridos que evoluíram separadamente (Angermeier, 1987; Grossman & Freeman, 1987; Ross *et al.*, 1987). Mesmo que

ocorra uma alta sobreposição, isto não implica necessariamente na existência de competição (Menge, 1979; Grossman & Boulé, 1991). Estas reflexões mostraram a importância do uso de manipulações controladas que, cada vez mais, são utilizadas, tanto em riachos artificiais (*e.g.*, Symons, 1976; Fausch & White, 1986; Allan, 1986; Reeves *et al.*, 1987; Grossman & Boulé, 1991; Rincón & Grossman, no prelo) como em naturais (*e.g.*, Fausch & White, 1981; Greenberg, 1988; Heggenes, 1988b; Lohr & West, 1992).

Há longo tempo os ecólogos (*e.g.*, Hutchinson, 1959) estão interessados também na relação entre a morfologia dos organismos, seu desempenho ecológico e as conseqüências evolutivas desta ligação: convergência morfológica e diversificação. Assim, outra vez, os peixes de riacho e seu uso do habitat proporcionaram modelos adequados para estas linhas de investigação ecomorfológica (*e.g.*, Gatz, 1979a, 1981; Page & Swofford, 1984; Bisson *et al.*, 1988; Wikramanayake, 1990; Douglas & Mathews, 1992; Winemiller *et al.*, 1995; Peres-Neto, neste volume).

Similarmente ao exame de padrões do uso dos recursos, a pesquisa ecomorfológica também se ocupa com a interpretação das comparações interespecíficas e, da mesma maneira, reconheceu explicitamente que eventos passados (que se refletem na filogenia dos organismos, por exemplo) moldam, até certo ponto, padrões de semelhanças e diferenças que observamos atualmente. O crescente reconhecimento da importância da história nos padrões ecológicos atuais em todos os níveis de organização e o desenvolvimento de técnicas para sua quantificação (Felsenstein, 1985; Harvey & Pagel, 1991) levaram ao surgimento de um programa de pesquisa conhecido como ecologia histórica (Brooks, 1985; Mayden, 1987; Brooks & McLennan, 1991). Entretanto, considerações qualitativas de natureza semelhante foram expressas claramente em textos anteriores (*e.g.*, Mendelson, 1975). Resumindo, a ecologia histórica tenta identificar a influência que a história anterior das espécies, populações ou comunidades têm nas características ecológicas que os sistemas apresentam hoje. Esta abordagem já foi aplicada em diferentes aspectos da ecologia de peixes de água doce (*e.g.*, Mayden, 1992 e exemplos em Brooks & McLennan, 1991) e, pelo menos dois estudos, dirigidos a padrões de uso do micro-habitat por peixes de riachos, já mostraram a utilidade da consideração dos efeitos filogenéticos (Douglas & Matthews, 1992; Gorman, 1992).

Desde os anos sessenta (Mac Arthur & Pianka, 1966; Emlen, 1966), a aplicação do chamado princípio de otimização (ver Maynard Smith, 1978 para discussão) orientou uma porção substancial da pesquisa ecológica (*e.g.*, Stephens & Krebs, 1986; Schoener, 1987; Pulliam, 1989). Aplicado a peixes de riachos e a seu uso do habitat físico, o princípio estabelece que a seleção natural irá favorecer os indivíduos que escolheram habitats que maximizam sua adaptação (Hill & Grossman, 1993). Tipicamente, ao invés da adaptação em si, é a entrada de energia líquida que é medida, com base nas ligações entre entrada, crescimento e saída reprodutiva.

Estudos de respirometria (e.g., Rao, 1966; Brett & Glass, 1973; Facey & Grossman, 1990) forneceram uma base inicial para a associação entre os diferentes custos da atividade metabólica (e.g., natação) e as posições adotadas por peixes na coluna de água em relação a diferentes velocidades da corrente (Feldmeth & Jenkins, 1973; Facey & Grossman, 1992; Rincón & Lobón-Cerviá, 1993). Água rápida significa encontrar mais presas por unidade de tempo para os peixes que se alimentam na correnteza, mas também implica em custos mais elevados com a natação. Com base nisto, Fausch (1984) desenvolveu um modelo para prever a otimização do uso do hábitat e demonstrou as diferenças nas taxas de crescimento relacionadas ao uso das diferentes posições. Entretanto, os pesquisadores rapidamente perceberam que o aumento da velocidade da água, além dos altos custos da natação, também resultava na diminuição da localização de presas, assim como na redução da habilidade de captura dos peixes (Hill & Grossman, 1993; O'Brien & Showalter, 1993). Os modelos seguintes sobre otimização do uso do hábitat por peixes de riacho que se alimentam na corrente (Hughes & Dill 1990; Hill & Grossman, 1993), incorporaram esta noção alcançando sucesso considerável. Recentemente, Petty & Grossman (1996) demonstraram que um peixe bentônico de riacho utiliza preferencialmente manchas de hábitat (*patches*) com maiores densidades de presas potenciais. Desta forma, a seleção do hábitat também se apresenta como um mecanismo de maximização de energia para estas espécies.

A última década também presenciou a disseminação de uma mudança na percepção do hábitat físico entre os ecólogos. Atualmente, na maioria das escalas espaciais, os hábitats são mais como paisagens compostas de um mosaico de manchas interconectadas que diferem em características relevantes para os organismos que os habitam (Forman & Gordon, 1986). Embora a idéia de um hábitat com manchas possa ser facilmente reconhecida desde Fretwell & Lucas (1970) e mesmo anteriormente, o reconhecimento de suas amplas implicações e articulações é um fenômeno recente. As conseqüências da heterogeneidade espacial na dinâmica de populações, interações consumo-fonte, genética e evolução ainda precisam ser melhor exploradas (ver Dias, 1996). Os ecólogos de riachos, incluindo ictiólogos, foram receptivos ao novo paradigma (e.g., Pringle *et al.*, 1988; Townsend, 1989; Schlosser, 1991; Grossman *et al.*, no prelo). A ligação entre a heterogeneidade espacial do hábitat, seleção do hábitat e a dinâmica de população espaço-temporal para peixes de riachos recebeu atenção a nível teórico (ver Oksanen *et al.*, 1995) e, porisso, boa parte dos estudos do uso do hábitat por peixes são, mais ou menos explicitamente, análises de seleção de manchas (e.g., Fraser & Sise, 1980; Angermeier & Karr, 1984; Power, 1984a; Petty & Grossman, 1996).

Para finalizar, o profundo impacto que as atividades humanas tiveram nos sistemas lóticos gerou uma grande quantidade de pesquisas no uso do micro-hábitat por peixes de riachos. Foram desenvolvidas diferentes técnicas numa tentativa de proporcionar ferramentas que permitissem antecipar os efeitos da ação hu-

mana nos riachos e nas populações de peixes. Entre eles, o “Instream Flow Incremental Methodology”, IFIM, (Stalnaker, 1979; Bovee, 1982) ocupou-se diretamente do uso do habitat por peixes, alcançando grande popularidade. Essa metodologia se apoia na avaliação de padrões de ocupação do habitat, tentando identificar os limites e valores ótimos de fluxo para eventualmente produzir curvas de adequação de uma dada espécie (e.g., Raleigh *et al.*, 1986). Depois, através do uso de modelos hidráulicos (“Physical Habitat Simulation System”, PHABSIM, Milhous *et al.*, 1984), a adequação do habitat, para a espécie considerada, poderia ser predita dentro dos níveis de fluxo resultantes da intervenção humana. Para avaliar o potencial desta técnica, pesquisadores examinaram os procedimentos da aplicação do IFIM e de suas suposições explícitas e implícitas (Orth & Maughan, 1982; Mathur *et al.*, 1985). Uma discussão sobre este assunto vai além dos propósitos desta resenha, porém, no processo, os ecólogos de peixes de riacho produziram uma boa quantidade de estudos de campo sobre o uso do micro-habitat por peixes (e.g., Moyle & Baltz, 1985; Baltz *et al.*, 1987, 1991; Heggenes & Salveit, 1990; Bozek & Rahel, 1991; Vondracek & Longanecker, 1993).

### O que medir? Os parâmetros do habitat físico

Os pesquisadores utilizaram diversas descrições para caracterizar o habitat físico dos peixes. A meta final de cada projeto particular, as dificuldades logísticas, a biologia dos peixes envolvidos e a fisionomia dos riachos estudados orientaram tanto a escolha dos parâmetros como da sua forma de medição. Como consequência, a comparação dos resultados de diferentes estudos freqüentemente não é direta e, algumas vezes, impossível. Foram propostas normas e métodos padronizados (e.g., Platts *et al.*, 1983; Habitat Inventory Committee, 1986), porém a variedade de descrições de habitat persiste, porque não existe um protocolo “melhor”, único, adequado a qualquer situação. Desta maneira, meu objetivo é apresentar os métodos mais freqüentes, com suas vantagens e desvantagens.

Na maioria dos casos, são reconhecidas quatro variáveis como as mais relevantes: profundidade e velocidade da água, composição do substrato do leito e cobertura (Heggenes, 1988a; Greenberg & Stiles, 1993). Muitos estudos também quantificaram a distância dos peixes em relação à margem mais próxima do riacho (Dudgeon, 1987; Gorman, 1987, 1988a; Moore & Gregory, 1988; Heggenes & Saltveit, 1990; Rincón *et al.*, 1992). Alguns destes estudos tratam esta variável como mais uma característica do micro-habitat (e.g., Gorman, 1988a; Heggenes & Saltveit, 1990), enquanto outros, confiando na covariação desse caráter com os quatro parâmetros básicos (e.g., Dudgeon, 1987), quantificam-no apenas para uma descrição grosseira do habitat dos peixes. Isto coloca a descrição dentro de uma escala espacial maior, freqüentemente chamada de meso-habitat. Um procedimento similar, talvez dentro de uma escala ainda maior (chamada, algumas vezes, macro-habitat), é a descrição de unidades fisionômicas com características hidráulicas e de substrato relativa-

mente homogêneas, tais como *riffles*, *runs* ou *pools* (e.g., Gorman, 1988a; Bisson *et al.*, 1988). Esta variável, algumas vezes chamada de posição longitudinal (Gorman, 1988a), foi utilizada em vários estudos (Moyle & Senanayake, 1984; Lobb & Orth, 1991; Bozek & Rahel, 1991; Pouilly, 1993).

Em todo caso, a escolha de parâmetros do micro-habitat deveria ser baseada em algum conhecimento prévio da história natural das diferentes espécies em consideração, pois as variáveis mencionadas podem, ocasionalmente, deixar de captar alguma característica relevante do habitat físico. Por exemplo, Freeman & Grossman (1993) mostraram que os verdadeiros padrões de distribuição espacial do *rosyside dace* dentro dos *pools* eram fortemente influenciados pela presença de redemoinhos adjacentes a trechos de muita correnteza e não podiam ser preditos a partir da distribuição das combinações adequadas de profundidade e velocidade.

### *A Escala do Meso-habitat, Posição Longitudinal e Lateral*

**Posição longitudinal.** Como já definido, a posição longitudinal identifica as categorias das unidades do habitat fisionomicamente homogêneas (e.g., profundidade, velocidade, substrato), relativamente discretas e reconhecidas visualmente. Existem três tipos básicos destas unidades. Os *riffles* são áreas de gradiente alto com águas rápidas e turbulentas, substrato de pedras grandes, gastas e arredondadas (substrato de *cobble-boulder*). Porém, existem *riffles* sobre plataformas com leito rochoso (e.g., Robson, 1996). *Runs* (também conhecidos como *raceways* ou *glides*) também possuem águas relativamente rápidas, mas, geralmente, são mais profundos do que os *riffles*, com gradiente menor e águas não turbulentas. Os *pools* são áreas profundas nas quais a correnteza é lenta, sendo comum a presença de sedimento no substrato (Hynes, 1970; Platts *et al.*, 1983). Este esquema básico pode ser expandido para subtipos distinguíveis dentro de diferentes categorias, para conseguir detalhes descritivos maiores. Bisson *et al.* (1982, 1988) diferenciaram 10 subtipos de habitat agrupados em dois tipos básicos (*pools* e *riffles*). Heam & Kynard (1986) e Pouilly (1993) também utilizaram classificações ampliadas.

A posição longitudinal se apresenta como uma variável relevante para peixes de riacho. Muitos estudos identificaram espécies que habitam *riffles* ou *runs* vs. espécies que habitam *pools* (Schlosser, 1982; Moyle & Senanayake, 1984; Bisson *et al.*, 1988; Wikramanayake & Moyle, 1989; Greenberg, 1991; Lobb & Orth, 1991; Pouilly, 1993). Outros autores consideraram estas unidades como uma escala espacial significativa ao se referirem a questões sobre a estrutura e dinâmica de populações e comunidade (Meffe & Sheldon, 1988; 1990; Matthews *et al.*, 1994). Entretanto, a posição longitudinal nem sempre é importante. O gradiente, a morfologia do leito e a litologia podem moldar riachos não organizados claramente em unidades de habitat discretas (e.g., Bart, 1989; Matthews & Hill, 1980; Rincón *et al.*, 1982) ou riachos onde uma categoria particular é altamente dominante (Rincón & Lobón-Cervia, 1993).



A identificação de uma posição longitudinal em um riacho como *riffle*, *pool* e *runs* é uma indicação de sua profundidade, velocidade e substrato. Alguns estudos se apoiaram somente nesta informação para descrever o uso do habitat por peixes (Paine *et al.*, 1982; Uieda, 1984; Sabino & Castro, 1990; Bisson *et al.*, 1982, 1988). Mendelson (1975) descreveu a posição longitudinal dos peixes dentro do *pool* (i.e., cabeça vs. cauda), enquanto outros apresentaram a posição longitudinal junto com medidas de velocidade, profundidade e substrato em escalas espaciais menores (Moyle & Senanayake, 1984; Hearn & Kynard, 1986; Leonard & Orth, 1988; Gorman, 1988a; Lobb & Orth, 1991; Bozek & Rahel, 1991; Greenberg, 1991; Pouilly, 1993; Heggenes *et al.*, 1993). Entre os do primeiro grupo, Paine *et al.* (1982) simplesmente quantificaram a presença de peixes em dois tipos de macro-habitats; outros se referiram às categorias primárias para apresentar informações básicas sobre o uso do habitat por peixes (Matthes, 1964; Uieda *et al.*, 1984; Sabino & Castro, 1990). Bisson *et al.* (1982, 1988) selecionaram trechos do riacho onde mediram a profundidade e velocidade média da água nas intersecções de uma grade de 1,0 x 0,5 m (comprimento x largura do riacho) e calcularam a média destas medidas para cada uma das 10 categorias de habitat. Assim, o uso por peixes de diferentes tipos de meso-habitats pode ser relacionado a valores mais específicos de profundidade e correnteza.

Quando os autores apresentam valores das variáveis do micro-habitat, também avaliam a posição longitudinal, porém, aparentemente, consideram desnecessário diferenciações além das três categorias básicas de habitat (e.g., Moyle & Senanayake, 1984; Leonard & Orth, 1988; Gorman, 1988a.; Wikramanayake & Moyle, 1989). Entretanto, Hearn & Kynard (1986) e Pouilly (1993) identificaram 6 categorias de macro-habitat e Lobb & Orth (1991) e Boser & Rahel (1991) utilizaram o sistema de Bisson *et al.* (1982).

Mesmo não sendo utilizada adiante, a posição longitudinal deveria ser levada em consideração quando da seleção dos locais de amostragem. Estudos visando uma descrição geral do uso do habitat deveriam examinar todos os tipos de meso-habitat, e estes deveriam ser representados dentro da proporção da área que ocupam na seção de estudo (Lobb & Orth, 1988; Bain & Finn, 1991). Além do mais, a existência de várias réplicas para cada tipo permite análise de variação dentro e entre as categorias do habitat (Vondracek & Longaneker, 1993).

A posição longitudinal pode ser importante, também, na interpretação dos resultados de um estudo. Frequentemente, uma dada espécie ocorre em mais de um tipo de meso-habitat, mostrando diferentes padrões de seleção do micro-habitat em cada um deles (Campbell & Neuner, 1985; Heggenes *et al.*, 1993; Vondracek & Longaneker, 1993). Isto provavelmente está relacionado ao fato das variáveis do micro-habitat mostrarem diferentes padrões de covariação em cada tipo de habitat. Em *runs*, posições de meio-do-canal são frequentemente mais profundas (Rincón &

Lobón-Cerviá, 1993), possuindo maior velocidade de água (a máxima ocorre ligeiramente abaixo da superfície em um perfil vertical) e como consequência, um substrato mais grosseiro (Hynes, 1970). Este padrão pode não reaparecer em *riffles* ou *pools*. Devido à turbulência e à água rasa, a velocidade nos *riffles* pode ser semelhante próximo à superfície e perto do fundo (Matthews *et al.*, 1982). Nos *pools* não existe uma relação clara entre a velocidade da corrente e o substrato; os *pools* laterais (*sensu* Bisson *et al.*, 1982; Tabela 1) são freqüentemente mais profundos perto de uma das margens.

Tabela 1. Classificações de tipos de macrohábitat utilizadas por diferentes autores. As definições dos tipos básicos de habitats (*riffle*, *run*, *pool*) podem ser encontrados no texto.

Referência	Tipo	Sub-tipo	Definição
Bisson <i>et al.</i> (1982, <i>Pools</i> 1988).		<i>Backwater</i>	Posicionado ao longo das margens. Causado por redemoinhos atrás de grandes obstruções.
		<i>Lateral scour</i>	Gerado por fluxo d'água diretamente sobre a margem, em função de uma obstrução parcial.
		<i>Plunge</i>	Depressão escavada no leito por um fluxo vertical sobre uma obstrução.
		<i>Trench</i>	Fenda profunda e alongada em substratos estáveis, como, por exemplo, leito de pedras
		<i>Secondary channel</i>	Canal remanescente nas margens, após cheias do rio.
	<i>Riffle</i>	<i>Dammed</i>	Obstrução completa ou parcial do curso d'água
		<i>Low-gradient</i>	Velocidade e turbulência moderadas. Gradiente < 4%
		<i>Rapid</i>	Água rápida e turbulentas. Gradiente > 4%
		<i>Cascade</i>	Gradiente > 4%. Série de quedas e <i>pools</i> rasos em desnível.
		<i>Glide</i>	Semelhante a <i>run</i> . Relativamente raso e sem turbulência.
Hearn & Kynard (1986)	<i>Riffle</i>	<i>Shallow</i>	Profundidade < 15 cm
		<i>Deep</i>	Profundidade > 15 cm
	<i>Run</i>	<i>Shallow</i>	Profundidade < 20 cm
		<i>Deep</i>	Profundidade > 20 cm
	<i>Pool</i>	<i>Turbulent trough</i>	<i>Pool</i> turbulento
		<i>Pool</i>	<i>Pool</i> não turbulento
Pouilly (1993)		"Mouille"	<i>Pool</i>
		"Plat"	Similar ao <i>glide</i> de Bisson <i>et al.</i> (1982). <i>Run</i> raso
		"Radier"	Equivalente aos <i>low-gradient riffle</i> de Bisson <i>et al.</i> (1982)
		"Rapide"	Equivalente ao <i>rapid</i> de Bisson <i>et al.</i> (1982)
		"Chenal lotique"	<i>Run</i> profundo
"Chenal lentique"	<i>Run</i> lento		

**Posição lateral.** A posição lateral é a distância entre o peixe e a margem. Em rios maiores, o padrão ocorre mais distante da margem, em águas mais profundas e

rápidas (Hynes, 1970; Scheidegger & Bain, 1995) e, em riachos, é muito comum em habitat de *run* (Hynes, 1970) e freqüente em *pools* (ver mapas em Freeman & Grossman, 1993 e em Nakano, 1995) e *riffles*. As áreas rasas de água lenta, chamadas, geralmente, habitat lateral ou marginal, são tipicamente adjacentes às margens (Bain *et al.*, 1988; Moore & Gregory, 1988; Scheidegger & Bain, 1995; Schiemer & Spindler, 1989; Rincón *et al.*, 1992; Copp, 1992; Baras, 1995). A posição lateral varia com a zona ripária de riachos. Esta vegetação proporciona cobertura (Rincón *et al.*, 1992) e entrada de material alóctone (Garman, 1991; Daniels & Wisniewski, 1994; Richmond & Fausch, 1995). As margens em si, quando escavadas, são uma forma de cobertura importante (Cunjak & Power, 1986; Argermeier, 1987; Baltz *et al.*, 1987; Heggenes & Saltveit, 1990).

Não é surpreendente que haja muitos relatos sobre a preferência dos peixes em relação à posição lateral. A importância do habitat marginal para larvas, jovens e pequenos peixes é atualmente reconhecida, tanto para riachos como para rios maiores (Bain *et al.*, 1988; Moore & Gregory, 1988; Scheidegger & Bain, 1995; Schiemer & Spindler, 1989; Rincón *et al.*, 1992; Copp, 1992; Baras, 1995). Moore & Gregory (1988) e Schiemer & Spindler (1989) apresentam sistemas que distinguem subtipos no habitat marginal ou lateral baseados em características hidrológicas e estruturais. A preferência por posições laterais distintas entre adultos de diferentes espécies é relatada por Uieda (1984), Dudgeon (1987), Gorman (1988a) e Sabino & Castro (1990).

A posição lateral vem sendo medida com diferentes níveis de precisão. Os estudos que, para oferecer uma imagem preliminar da distribuição dos peixes, se basearam na covariação da posição lateral com as variáveis do micro-habitat, geralmente foram baseados em pouca quantificação, classificando as espécies como mais comuns perto das margens ou no meio do canal (Mathes, 1964; Uieda, 1984; Sabino & Castro, 1990) ou nas margens, em posições intermediárias e no meio do riacho (Dudgeon, 1987). Geralmente, estes estudos avaliaram a posição lateral para complementar a posição longitudinal, em descrições básicas da distribuição dos peixes no espaço (Mathes, 1964; Uieda, 1984; Sabino & Castro, 1990). Estudos que apresentam a posição lateral e os dados dos parâmetros do micro-habitat, geralmente mediram a distância real do peixe à margem (Gorman, 1988a; Heggenes & Salveit, 1990; Rincón *et al.*, 1992; Scheidegger & Bain, 1995).

A maior parte dos planejamentos amostrais consideram a posição lateral. É muito comum estabelecer transectos perpendiculares ao fluxo do riacho, onde as características do habitat são registradas. Nos transectos, as medições podem ser espaçadas, considerando uma medida constante (Gatz *et al.*, 1987; Gorman, 1988a; Heggenes *et al.*, 1991a; Rincón *et al.*, 1992), a partir de distâncias proporcionais da margem (Moyle & Baltz, 1985; Moyle & Vondracek, 1985; Bozek & Rahel, 1991) ou selecionadas aleatoriamente (Grossman & Freeman, 1987; Baltz *et al.*, 1991).

### *A Escala do Micro-hábitat*

**Velocidade da água.** A velocidade da água é amplamente reconhecida como um dos parâmetros-chave do hábitat (Heggenes, 1988a; Greenberg & Stiles, 1993). Os peixes da coluna d'água devem nadar contra a correnteza para manter sua posição, com um custo metabólico que aumenta exponencialmente com a velocidade da água (Rao, 1996; Beamish, 1980; Brett & Glass, 1973; Facey & Grossman, 1990). As espécies bentônicas podem permanecer estacionárias até certas velocidades, porém são arrastadas rio abaixo, quando estas são ultrapassadas (Matthews, 1985; Facey & Grossman, 1990). As larvas e os peixes jovens ou de pequeno porte possuem capacidade de nado limitada (Brett & Glass, 1973; Lightfoot & Jones, 1979; Scott, 1985; Heggenes & Traaen, 1988) e permanecem restritos às áreas de águas lentas (Schiemer & Spindler, 1989; Copp, 1992; Rincón *et al.*, 1992; Scheidegger & Bain, 1995). Os peixes que se alimentam na correnteza encontram mais presas, por unidade de tempo, em velocidades de água mais altas (Smith & Li, 1983; Fausch, 1984), mas a habilidade de localizar/capturar diminui (Hughes & Dill, 1990; Hill & Grossman, 1993; O'Brien & Showalter, 1993).

Como a velocidade da água muda ao longo da coluna de água, considera-se, freqüentemente, que a velocidade média de um perfil vertical é a medição mais representativa desse parâmetro. Se o fluxo é quase laminar, a velocidade aumenta em direção à superfície em escala logarítmica, desde zero, no fundo, até o valor máximo que, devido à fricção com o ar, ocorre ligeiramente abaixo da superfície (Hynes, 1970). A velocidade, a uma profundidade de 0,4 vezes a profundidade total, equivaleria à velocidade média da coluna de água. Se a profundidade for superior a 75 cm, se existirem objetos obstruindo o fluxo ou o fluxo é turbulento por qualquer outro motivo, a velocidade média deverá ser estimada como a média das medidas a 0,2 e 0,8 vezes a profundidade total (Bovee, 1982).

Ocasionalmente, utilizou-se somente uma avaliação visual para estimar a velocidade média (Copp, 1992). Angermeier (1987) utilizou um bastão como medidor de velocidade, com o qual mediu a distância entre este e o nível de água registrado por uma régua na margem; a velocidade da água está exponencialmente relacionada a essa distância (Vogel, 1981). Baseado no mesmo princípio, Ciborowski (1991) descreveu um tubo calibrado que proporciona leitura direta da velocidade. Mais freqüentemente, foram utilizados dispositivos tais como os tubos em miniatura Benzel (Everest, 1967; Everest & Chapman, 1972; Fausch & White, 1981; Rimmer *et al.*, 1984; Lohr & West, 1992), fluxômetros mecânicos ajustados a um propulsor/hélice (Baker & Ross, 1981; Cunjak & Green, 1983; Heggenes, 1988b; Rincón *et al.*, 1992; Pouilly, 1993; Heggenes *et al.*, 1993) ou correntímetros eletrônicos comuns (Moyle & Senanayake, 1984; Grossman & Freeman, 1987; Bisson *et al.*, 1988; Baltz *et al.*, 1991; Bozek & Rahel, 1991; Rincón & Lobón-Cervía, 1993).

Os bastões ou tubos são baratos, rápidos, resistentes e de fácil utilização, porém têm pouca precisão e geralmente não registram velocidades abaixo de 20 cm.s<sup>-1</sup> (Ciborowski, 1991). Os tubos Benzel, embora mais precisos, podem sofrer um problema semelhante para velocidades inferiores a 10 cm.s<sup>-1</sup> (Rimmer *et al.*, 1984). Os fluxômetros Ott são, também, mais precisos do que os bastões, mas por ser difícil obter uma medição precisa em águas lentas, requerem o uso de propulsores especiais. Dispositivos eletrônicos podem ser bastante precisos (1 cm.s<sup>-1</sup>), porém são muito caros e como fornecem medições instantâneas, até uma turbulência moderada pode provocar forte flutuação na leitura.

A velocidade da água na superfície está fortemente correlacionada com a velocidade média e pode ser calculada, de forma aproximada, medindo-se o tempo que um objeto flutuante leva para percorrer uma determinada distância (Baker & Ross, 1981; Felley, 1984), embora esta medição seja referente a uma área do riacho e não a um ponto específico. Alguns pesquisadores restringiram-se às medições da velocidade da superfície ou próximas da superfície para avaliar as preferências dos peixes de riacho pela rapidez da corrente (Matthews *et al.*, 1982; Surat *et al.*, 1982; Ross *et al.*, 1987). Não é raro, também, tanto o registro da velocidade média da água como o da velocidade da superfície (Moyle & Baltz, 1985; Reeves *et al.*, 1987; Heggenes, 1988b; Wikermanayake & Moyle, 1989; Baltz *et al.*, 1985). As velocidades médias do fundo ou próximas ao fundo podem ser registradas simultaneamente (Gatz *et al.*, 1987), assim como a da superfície e do fundo (Hearn & Kynard, 1986), ou as velocidades médias da superfície e do fundo (Rimmer *et al.*, 1983).

O conceito lógico para estas leituras múltiplas nem sempre é explícito, especialmente quando consideramos as fortes correlações entre as velocidades dentro do mesmo perfil vertical (Hynes, 1970; Wikramanayake & Moyle, 1989; Baltz *et al.*, 1987, 1991). Entretanto, Gatz *et al.* (1987) afirmam que a medida a 2 cm acima do fundo (onde é obtida a segunda leitura), reflete de forma mais precisa a localização dos peixes estudados, do que a medida a 0,4 vezes da profundidade total. A velocidade na posição do focinho do peixe, geralmente chamada velocidade focal (Fausch & White, 1981; Heggenes, 1988a), é considerada a velocidade a que o peixe está submetido (*e.g.*, velocidade de nado, se o peixe está mantendo a posição). Praticamente todos os estudos de micro-habitat em que foram utilizadas técnicas de observação, a velocidade focal foi associada à velocidade média na porção da coluna d'água onde o peixe estava (Rimmer *et al.*, 1984; Moyle & Senanayake, 1984; Moyle & Baltz, 1985; Moyle & Vondracek, 1985; Baltz *et al.*, 1987; Grossman & Freeman, 1987; Grossman *et al.*, 1987a,b; Wikramanayake & Moyle, 1989; Heggenes & Salveit, 1991; Baltz *et al.*, 1991; Rincón & Lobón-Cerviá, 1993; Heggenes *et al.*, 1993; Grossman & Sostoa, 1994 a,b; Petty and Grossman, 1996).

Por definição, a velocidade focal é uma variável dependente do peixe, *i.e.*, para o registro, é necessário localizar a posição exata do peixe que não foi perturba-

do. Isto possui duas conseqüências principais. Primeiro, a velocidade focal não pode ser estimada quando se utilizam técnicas de captura, pois estas não permitem a marcação exata da posição original do peixe (Rinne, 1985; Heggenes, 1988a). Segundo, para quantificar a disponibilidade dos parâmetros do micro-hábitat, é necessário obter estes dados independentemente dos peixes observados. Portanto, não é possível estimar a disponibilidade da velocidade focal a menos que as espécies em estudo ocorram sempre na mesma posição vertical na coluna d'água. Na realidade, parece que as formas bentônicas dos diferentes grupos de peixes são encontradas, quase sempre, em contato com o substrato (Moyle & Senanayake, 1984; Grossman & Freeman, 1987; Grossman *et al.*, 1987a, b; Wikramanayake & Moyle, 1989; Sabino & Castro, 1990; Greenberg, 1991; Winemiller, 1991). Assim, as velocidades do fundo representam realmente velocidades focais para estas espécies e, em numerosos estudos, foi medida somente a correnteza mais próxima ao fundo (Fisher & Pearson, 1987; Greenberg, 1991; Kessler & Thorp, 1993; Chipps *et al.*, 1994; Kessler & Casper, 1995).

Embora não tão claramente quanto os bentônicos, os peixes da coluna d'água também exibem preferências na ocupação da mesma, com um raio de ação limitado na posição vertical (Moyle & Senanayake, 1984; Moyle & Vondracek, 1985; Grossman & Freeman, 1987; Grossman *et al.*, 1987a, b; Gorman, 1987, 1988a; Wikramanayake & Moyle, 1989). Por exemplo, Smith & Li (1983) registraram a velocidade de 5 cm, em relação ao fundo, como a posição mais utilizada pela truta arco íris, *Onchorhynchus mykiss*. Entretanto, Heggenes & Saltveit (1990) e Rincón & Lobón-Cerviá (1993) apresentaram evidências de que a truta marrom, *Salmo trutta*, e o salmão do Atlântico, *Salmo salar*, ajustam suas posições de acordo com as mudanças gerais na velocidade disponível. Em ambos os estudos, os peixes estavam mais próximos do fundo quando os fluxos mais altos induziam um aumento de velocidade geral e, embora suas velocidades focais aumentassem, isto era inferior à velocidade média da coluna de água (tanto disponível, quanto utilizada). Além disso, sempre existe uma variação individual (que pode ser substancial para algumas espécies) na posição vertical (Moyle & Vondracek, 1985; Moyle & Baltz, 1985; Gorman, 1988a; Rincón & Lobón-Cerviá, 1993) e, enquanto a velocidade aumenta logaritmicamente em direção à superfície, aparentemente diferenças menores de distância em relação ao fundo podem se traduzir em diferenças maiores na velocidade focal, especialmente na área próxima do leito do riacho. Considerando tudo isto, a avaliação da disponibilidade da velocidade focal para os peixes da coluna de água parece conceitualmente e metodologicamente problemática, e foi raramente tentada.

**Profundidade da água.** A profundidade aparece como uma variável facilmente quantificada e como tal tem sido mensurada de forma bastante uniforme, em geral, com régua. (Heggenes, 1998a). Geralmente é expressa como profundidade total, i.e., a distância do fundo até a superfície, porém, Cunjak & Power (1986) mediram a

distância da posição do focinho até a superfície ou profundidade focal. Dado que a maioria dos peixes observados estava a uma distância de 15 cm em relação ao fundo, a profundidade focal era indicativa da profundidade total. Entretanto, em ambientes diferentes ou com diferentes espécies, esta relação pode variar sazonalmente (Baltz *et al.*, 1991) e ser reduzida (Baltz *et al.*, 1987) ou anulada (Wikramanayake & Moyle, 1989).

Provavelmente, um procedimento melhor, e certamente mais comum, é o registro tanto da profundidade total como da focal (Fausch & White, 1981; Campbell & Neuner, 1985; Baltz *et al.*, 1987; Grossman & Freeman, 1987; Grossman *et al.*, 1987a, b; Wikramanayake & Moyle, 1989; Heggenes & Saltveit, 1990; Vondracek & Longanecker, 1993). A maioria destes estudos mediram, na realidade, a distância do focinho do peixe até o fundo (algumas vezes chamada de elevação focal, *e.g.*, Baltz *et al.*, 1987, 1991) ao invés da profundidade focal (que, naturalmente, seria igual à profundidade total menos a distância do peixe ao fundo).

A partir destas duas medidas de profundidade, alguns autores computaram a profundidade relativa (Moyle & Senanayake, 1984; Wikramanayake & Moyle, 1989), subtraindo a distância do peixe em relação ao fundo, da profundidade total e dividindo-a pela profundidade total (Moyle & Senanayake, 1984; Moyle & Vondracek, 1985; Moyle & Baltz, 1985) ou, dividindo diretamente a distância em relação ao fundo pela profundidade total (Wikramanayake & Moyle, 1989). Ambos os parâmetros possuem uma amplitude de 0 a 1 (ou 100), onde 0 indica um peixe na superfície e 1 em contato com o substrato. Os peixes podem variar sua distância em relação ao fundo e, dependendo da variação simultânea na profundidade total, ainda ocorrer na mesma porção relativa da coluna de água. Embora Rincón & Lobón-Cervia (1993) tenham constatado que a elevação focal e a profundidade relativa mostraram padrões idênticos aos da variação sazonal, este nem sempre é o caso (Grossman *et al.*, 1987a, b).

Estimativas menos precisas da posição vertical do peixe tem sido utilizadas (Surat *et al.*, 1982; Baker & Ross, 1981; Gorman, 1987; 1988a). Greenberg (1991) avaliou diferenças inter específicas na distribuição vertical de uma guilda de peixes bentônicos, registrando o tempo gasto pelos peixes a 2,5 cm do fundo, em períodos de observação de quatro minutos.

Da mesma forma que a velocidade focal, a elevação focal requer uma localização precisa dos peixes em um espaço tridimensional. Com isso, os métodos de captura não proporcionam informações sobre esta variável, embora Mendelson (1975) tenha avaliado as preferências pela posição vertical utilizando armadilhas alinhadas. Estudos que se apoiam em técnicas de captura exigem observações complementares para estimar a posição dos peixes na coluna de água (Baker & Ross, 1981; Surat *et al.*, 1982). Entretanto, em contraste com a velocidade focal, o teste do uso não seletivo ou aleatório da posição vertical é relativamente direto. O

uso aleatório resultaria numa frequência igual de observações de peixes em diferentes níveis da coluna d'água permitindo comparação com o observado, de fato (*e.g.*, Gorman, 1987, 1988a).

Registros sobre o uso seletivo da profundidade são comuns e incluem preferência por águas profundas, rasas e de profundidade intermediária. Estas variações aparecem entre espécies, grupos etários, diferentes riachos e locais do mesmo riacho para as mesmas espécies, assim como tempos diferentes para as mesmas espécies e locais (Grossman & Freeman, 1987; Grossman *et al.*, 1987a, b; Gorman, 1987, 1988 a; Heggenes & Salveit, 1990; Baltz *et al.*, 1991; Bozek & Rahel, 1992; Rincón *et al.*, 1992; Vondracek & Longanecker, 1993; Wood & Bain, 1995). Para a interpretação adequada da variação espaço-temporal interespecífica no uso da profundidade (ou de qualquer outra característica do micro-hábitat), é necessário considerar as diferenças de disponibilidade. De outro modo, não é possível distinguir entre a posição resultante da seletividade do peixe e a proveniente das mudanças no hábitat disponível. (*e.g.*, Rincón & Lobón-Cerviá, 1993). Isto levanta a questão sobre o quanto a preferência aparente por um dado parâmetro, de fato reflete a sua covariação com outra variável de micro-hábitat, que é, na realidade, a variável selecionada. Isto se aplica potencialmente a qualquer característica de micro-hábitat, pois algum grau de covariação pode ocorrer em quase toda combinação de duas variáveis básicas. A relação entre a profundidade e a velocidade da água parece ter recebido atenção especial como determinante da adequação do hábitat de salmonídeos em riachos (Heggenes, 1988a). Entretanto, esta tendência pode, de alguma forma, induzir a erro, caso os peixes, de fato, selecionem combinações de variáveis (*e.g.*, Shirvell & Dungey, 1983; Hughes & Dill, 1990). Por outro lado, o procedimento utilizado pelo IFIM, que considera isoladamente as variáveis do micro-hábitat, foi alvo de críticas (Orth & Maughan, 1982; Mathur *et al.*, 1985; Moyle & Baltz, 1985; Baltz *et al.*, 1987, 1991; Heggenes & Salveit, 1990; Vondracek & Longanecker, 1993).

Como o uso da profundidade total não gerou padrões claros, a profundidade relativa emergiu, em contraste, como principal ou único eixo de segregação espacial entre os peixes de riacho (Sheldon, 1968; Zaret & Rand, 1971; Mendelson, 1975; Baker & Ross, 1981; Moyle & Senanayake, 1984; Moyle & Vondracek, 1985; Allan, 1986; Baltz *et al.*, 1987a; Gorman, 1987, 1988a; Wikramanayake & Moyle, 1989; Douglas & Matthews, 1992). O padrão foi detectado para comunidades completas (Moyle & Senanayake, 1984; Moyle & Vondracek, 1985; Baltz *et al.*, 1987; Grossman *et al.*, 1987a; Wikramanayake & Moyle, 1989), subconjuntos de espécies da mesma família (Mendelson, 1975; Baker & Ross, 1981; Allan, 1986; Gorman, 1987, 1988a) ou do mesmo gênero (Mendelson, 1975; Surat *et al.*, 1982; Moyle & Senanayake, 1984). Em um estudo restrito a uma guilda de peixes bentônicos, a qual, *a priori*, estaria limitada à parte mais baixa da coluna de água, foi verificada alguma segregação vertical entre as espécies (Greenberg, 1991). Grossman & Freeman (1987)



não conseguiram distinguir estatisticamente as posições verticais de muitos pares de espécies, porém, uma guilda bentônica e outra de coluna de água eram identificáveis no agrupamento.

**Substrato.** Na maioria dos estudos de micro-hábitat considera-se que a principal função do leito do riacho é proporcionar cobertura. Esta cobertura se apresenta sob a forma de micro-áreas de baixa velocidade criadas pela turbulência induzida por partículas maiores (Streubel & Griffith, 1993; Rimmer *et al.*, 1984). Isto permite aos peixes ocuparem diferentes posições com menor custo de nado (Fausch, 1993). Esta função torna-se particularmente importante quando o nado é substancialmente reduzido, por exemplo, em baixas temperaturas da água. Diferentes espécies de salmonídeos e de outros peixes, que habitam riachos nórdicos, são conhecidos por se esconderem dentro de fendas e cavidades no substrato quando a temperatura cai abaixo de certos limites (Rimmer *et al.*, 1984; Cunjak & Power, 1986; Heggenes & Saltveit, 1990; Hill & Grossman, 1993). Estes espaços são freqüentemente produzidos por elementos maiores do substrato, mas, algumas espécies dependem de categorias mais finas, tais como areia ou silte, para entocar-se (Robotham, 1987; Welton *et al.*, 1983).

Entretanto, existem ligações mais funcionais entre o substrato e os peixes. Para algumas espécies, é o local de onde tiram a maior parte de seu alimento (Sabino & Castro, 1990; Greenberg, 1991). Os diferentes substratos diferem na identidade e abundância dos invertebrados que neles habitam (Hynes, 1970; Hart, 1978; Minshall, 1984; Angermeier & Carlson, 1985) e na quantidade de refúgio contra a predação (Hynes, 1970; Brusven & Rose, 1981; Bechara *et al.*, 1993). Como conseqüência, os peixes forrageiam mais eficientemente sobre alguns substratos do que em outros (*e.g.*, Ware, 1973; Angermeier, 1985; Schlosser & Ebel, 1989; Power, 1992; Bechara *et al.*, 1993; Robson, 1996). Por exemplo, espécies que ingerem substrato e presa juntos, separando-os na boca (*e.g.*, Robotham, 1977; Lammens & Hoogenboezem, 1991), só podem utilizar esta tática em fundos de partículas bem finas, enquanto espécies que localizam a presa visualmente são menos eficientes em áreas que dão refúgio à mesma (Hynes, 1970; Brusven & Rose, 1981). Além disso, o perífiton geralmente se desenvolve mais sobre substratos de pedra ou madeira (Power *et al.*, 1988; Power, 1990), do que sobre pequenas partículas soltas do substrato (Hynes, 1970; Power, 1992). A deposição de sedimento fino pode também encobrir as algas, forçando os peixes que pastam à utilização das superfícies orientadas verticalmente (Power, 1990; Dudgeon, 1987). Generalizando, os peixes herbívoros, que raspam matéria vegetal do substrato, encontram pouco alimento em áreas extensas de cascalho, areia ou lodo e, preferem, então, forragear sobre substratos compostos por partículas maiores (Power, 1983; Matthews *et al.*, 1987; Dudgeon, 1987).

Power (1984b) relata que o efeito do sedimento fino em siluriformes pastadores se estende além da questão da disponibilidade do alimento. Devido à posição ven-

tral das guelras, estas são propensas a acumular detritos. As atividades de limpeza das guelras (secreção de muco, movimento da cabeça) aparentemente resultam em um aumento de 15-20% no custo metabólico diário. Entretanto, esta situação somente surgiu durante a estação seca, quando, devido à redução do fluxo, o sedimento ressuspendido não era lavado.

O substrato também é o local de desova para muitas espécies de peixes (Balon, 1975; Jonston & Page, 1992). Os diferentes substratos criam condições ambientais distintas, que, por sua vez, estão relacionadas à sobrevivência do ovo e do embrião (Balon, 1975; Baker *et al.*, 1994). Os pais podem ser bastante seletivos nas características do micro-habitat, incluindo o substrato, ao escolher os locais para desova (Shirvell & Dungey, 1983; Lobb & Orth, 1988; Grost *et al.*, 1990; Freeman *et al.*, 1990; Baker *et al.*, 1994). Beard & Carline (1991) demonstraram a influência da disponibilidade do substrato adequado para desova na dinâmica da população de algumas espécies.

Proporcionar um isolamento visual seria mais uma função proposta para o substrato (Heggenes, 1988a). Quando isto ocorre, ficou demonstrado, para indivíduos de espécies territoriais, tais como alguns salmonídeos, a redução do território e do comportamento agressivo, resultando em densidades mais altas da população (Kalleberg, 1958; Mesick, 1988).

O substrato tem sido avaliado de várias maneiras. Um procedimento comum foi o de classificá-lo de acordo com o tamanho das partículas que o compõem. Não tem sido adotada nenhuma classificação padronizada, porém a maioria dos estudos utiliza os sistemas derivados de Cummins (1962) modificados da escala de Wentworth (1922). Isto pode significar que os autores reconhecem quatro (Gatz *et al.*, 1987; Lobb & Orth, 1991) ou cinco (Baker & Ross, 1981; Felley, 1984; Angermeier, 1987) até 15 (Heggenes, 1988b; Heggenes & Salveit, 1990; Heggenes *et al.*, 1991a) diferentes tipos de elementos de substrato. Entretanto, sistemas com seis (Hearn & Kynard, 1986; Moore & Gregory, 1988; Kessler & Thorp, 1993), sete (Bohlin 1977; Grossman & Freeman, 1987; Rinne, 1991; Petty & Grossman, 1996) ou oito (Moyle & Senanayake, 1984; Moyle & Baltz, 1985; Gorman, 1988a; Baltz *et al.*, 1991; Greenberg, 1991; Vondracek & Longanecker, 1993) classes parecem ser os mais utilizados. Naturalmente, os autores podem reconhecer a mesma quantidade de categorias que não são, necessariamente, as mesmas (*e.g.*, Rincón & Lobón-Cerviá, 1993; Kessler & Thorp, 1993), nem abrangem uma amplitude de tamanhos de partículas idêntica. Por outro lado, ambos os sistemas, de Cummins e Wentworth, somente se referem a substâncias inorgânicas, enquanto muitos autores adicionaram a vegetação (Cunjak & Power, 1986; Fisher & Pearson, 1987; Rincón *et al.*, 1992) ou detritos orgânicos (Campbell & Neuner, 1985; Grossman & Freeman, 1987; Grossman *et al.*, 1987a,b; Bozek & Rahel, 1992) como tipos de substrato nas classificações que utilizaram. Outros, ainda, trataram a presença/abundância destas substâncias como variáveis

independentes (Baker & Ross, 1981; Felley, 1984; Ross *et al.*, 1987; Scheidegger & Bain, 1995).

Esta variedade de sistemas provavelmente reflete uma tentativa de acomodar a classificação utilizada às características dos sistemas onde o trabalho é executado ou, na percepção do autor, do que é relevante para as espécies estudadas. Por exemplo, Matthews & Hill (1980), em um riacho cujo fundo era composto por parte de areia, agruparam substratos em 3 classes, conforme a abundância de areia na área estudada. Outros utilizaram sistemas de classificação independentes, aparentemente não inspirados na escala de Wentworth (Copp, 1992). A homogeneidade do material que compunha o fundo do riacho sob estudo levou Scoppettone (1993) a descartar a composição do substrato como uma variável significativa do micro-habitat.

Sem considerar qualquer tipo de classificação, é comum designar com um código numérico cada classe de substrato (Moyle & Baltz, 1987; Gorman, 1988a; Heggenes & Salveit, 1990; Greenberg, 1991; Rincón & Lobón-Cerviá, 1993). Algumas escalas designaram baixos valores para o sedimento ou o lodo e mais altos para o leito de rochas (Moyle & Senanayake, 1984; Moyle & Baltz, 1987; Gorman, 1988a; Baltz *et al.*, 1991; Vondracek & Longanecker, 1993), enquanto outros focalizaram a rugosidade do substrato ou do material que o compõe e que resulta em superfícies planas, tais como leito de rochas liso, areia ou sedimento, que receberam conjuntamente a contagem mais baixa (Bain *et al.*, 1985a; Greenberg, 1991).

No que se refere às categorias de matéria orgânica adicionada à escala original de Wentworth, os detritos orgânicos finos recebem geralmente valores muito baixos (Moyle & Senanayake, 1984; Baltz *et al.*, 1991), enquanto grandes detritos de madeira e vegetação são geralmente considerados responsáveis pelo aumento da rugosidade e complexidade, sendo-lhes designados, quando presentes, códigos numéricos correspondentemente altos (Rincón *et al.*, 1992).

Baker & Ross (1981), Shirvell & Dungey (1983) e Ross *et al.* (1987) não empregaram códigos definidos arbitrariamente. Em vez disto, utilizaram a escala phi (Krumbein, 1936) para designar um valor numérico, indicativo do tamanho da partícula, para diferentes frações de substrato. Os números na escala phi são os dois logaritmos base do menor tamanho da partícula incluída em uma dada classe. Desta forma, a escala geométrica de Wentworth é transformada em uma escala aritmética. Kessler & Thorp (1993) e Kessler & Casper (1995) não aplicaram códigos diretamente para cada uma das categorias do substrato identificadas e sim codificaram o substrato em suas unidades de amostra de acordo com as duas classes mais abundantes. Os códigos foram escolhidos, ainda, de forma a representar o aumento da rugosidade.

Praticamente todos os autores avaliaram visualmente a composição do substrato em suas unidades de amostra, embora Shirvell & Dungey (1983) tenham

separado, em laboratório, as diferentes frações com peneiras, registrando então seus pesos secos. Alguns autores estimaram a abundância de todas as categorias (Moyle & Baltz, 1985; Grossman & Freeman, 1987; Petty & Grossman, 1996), enquanto outros somente determinaram as classes mais abundantes (Baker & Ross, 1981; Mathews *et al.*, 1982; Felley, 1984; Heggenes *et al.*, 1991). Heggenes (1988a) afirmou que a subjetividade associada à avaliação visual poderia invalidar o primeiro procedimento e, portanto, a determinação visual apenas da classe dominante seria preferível, apesar da perda de informação. Para minimizar isto, alguns autores identificaram os tipos de substrato mais abundantes e combinaram seus códigos em um algarismo de dois dígitos, no qual o primeiro dígito representa a categoria dominante e, o segundo, a classe seguinte mais abundante (Baltz *et al.*, 1987; Vondracek & Longanecker, 1993).

Entretanto, a identificação visual da classe mais abundante pode ser igualmente subjetiva, se a área for muito pequena e o substrato bastante heterogêneo. Outrossim, na minha experiência pessoal, diferentes observadores com uma instrução prévia mínima nas categorias e amplitude do tamanho utilizado, proporcionam estimativas visuais muito semelhantes às da real composição do substrato. Não tem havido preferência clara, seja para a identificação da classe dominante (Baker & Ross, 1981; Moyle & Vondracek, 1985; Gatz *et al.*, 1987; Gorman, 1988a; Heggenes & Saltveit, 1990; Rincón *et al.*, 1992; Bozek & Rahel, 1992), seja para a avaliação da abundância de todas as categorias (Moyle & Baltz, 1985; Grossman & Freeman, 1987; Freeman *et al.*, 1990; Baltz *et al.*, 1991; Vondracek & Longanecker, 1993; Rincón & Lobón-Cerviá, 1993; Pouilly, 1993).

Outra alternativa é registrar o substrato em áreas tão pequenas que tornem a classe dominante óbvia (*e.g.*, Bain *et al.*, 1985a; Greenberg, 1991; Copp, 1992). Bain *et al.* (1985a) e Greenberg (1991) fizeram determinações em áreas de 10 cm de comprimento e quadrats de 360 cm<sup>2</sup>, respectivamente repetidas em diversos pontos de sua unidade amostral. Desta forma, essas áreas representam uma projeção bidimensional ou um mapa, da composição do leito do riacho. A resolução do mapa aumenta enquanto a quantidade estimada de ponto/área aumenta e seu tamanho diminui. Então, a frequência relativa dos pontos designados para cada tipo de substrato deveria ser um estimador sem desvio da proporção da área de cobertura, *i.e.*, de sua abundância relativa. Entretanto, atualmente, não há pesquisa sobre a quantidade de pontos necessários para proporcionar boas estimativas para uma dada área, e a prática comum tem sido a de computar análises descritivas, tais como médias e desvios-padrão provenientes da observação (Bain *et al.*, 1985a; Bain *et al.*, 1988; Greenberg, 1991).

Uma preocupação freqüente é a inconsistência entre as escalas/categorias ordinais utilizadas para quantificar o substrato e as escalas contínuas de profundidade e velocidade (Bain *et al.*, 1985a; Heggenes, 1988a). Um procedimento que

obteve sucesso na integração da medição do substrato com as outras variáveis do micro-habitat é o protocolo de Grossman e seus colaboradores (Grossman & Freeman, 1987; Grossman *et al.*, 1990; Grossman & Boulé, 1991; Petty & Grossman, 1996; Rincón & Grossman, 1998). Este consiste essencialmente em tratar a abundância relativa (estimada visualmente) de cada categoria de substrato em quadrats de 20 x 20 como variáveis únicas que, após a transformação arco-seno, são introduzidas em análises multivariadas junto com as medições de profundidade e velocidade. Assim, são produzidos eixos multivariados que integram a variação na composição do substrato com a de outros parâmetros do micro-habitat. Uma pequena desvantagem desta técnica é que as variáveis do substrato ocasionalmente se combinam entre si, gerando eixos associados ao substrato que são de interpretação pouco clara ou aparentemente irrelevante para os peixes, sendo excluídos nas análises subsequentes (Grossman & Freeman, 1987; Grossman *et al.*, 1987a, b; Rincón & Grossman, 1998).

Foram, ainda, empregados procedimentos alternativos. Kessler & Thorp (1993) e Kessler & Casper (1995) estimaram a rugosidade do substrato como o desvio-padrão de 50 medições de profundidade tomadas dentro de uma grade de 1 m<sup>2</sup> (5 colunas x 10 linhas). Wikramanayake & Moyle (1989) e Rincón & Lobón-Cerviá (1993) ponderaram a contribuição relativa de todas as classes de substrato presentes em uma área pela sua abundância relativa, computando um escore médio para cada unidade de amostra. Bain *et al.* (1985a) propuseram um índice de rugosidade dado pela média dos valores codificados das categorias dominantes do substrato, em um dado número de pontos. Ambos os procedimentos são, de fato, análogos, na medida em que o número de pontos onde um dado substrato é dominante, é um estimador de sua abundância relativa. Ambos compartilham o problema de um dado escore representar composições do substrato um tanto diferentes. Áreas dominadas por partículas de tamanho intermediário e outras com abundâncias aproximadamente iguais de partículas grandes e finas forneceriam escores semelhantes. Se poucas categorias próximas dominarem o fundo do riacho, este problema raramente ocorrerá (*e.g.*, Rincón & Lobón-Cerviá, 1993).

Bain *et al.* (1985) computaram um índice de heterogeneidade (o desvio padrão) somado ao índice de rugosidade. Altos valores indicariam uma diversidade de tipos de substrato dentro da unidade de amostra, enquanto valores menores denotariam áreas de fundo homogêneo. Moyle & Baltz (1985) e Baltz *et al.* (1991) restringiram o cálculo da média ponderada do escore aos dois tipos dominantes de partículas, porém esta representação ainda é falha.

O método de Bain *et al.* (1985a) possui algumas vantagens (escala contínua, consistência com medições de profundidade e velocidade) e tem sido bastante utilizado (Bain *et al.*, 1988; Heggenes, 1988b; Heggenes *et al.*, 1991a; Greenberg, 1991). Em alguns casos, foi dada atenção ao índice de rugosidade e descartada a

medida de heterogeneidade (e.g., Greenberg, 1991). Neste caso, e até que não seja demonstrado que as estimativas das abundâncias relativas dos tipos de substrato obtidas por determinação repetida da classe dominante são preferíveis às produzidas através da avaliação visual geral, a técnica parece, na minha opinião, equivalente ao cálculo da média ponderada dos escores codificados.

Em outros casos, a relação determinada com as técnicas de Bain *et al.* (1985a) não é clara. Heggenes (1988b) e Heggenes & Saltveit (1990) compararam a distribuição da frequência dos tipos de substrato à obtida a partir das posições onde os peixes eram capturados ou observados. Do meu ponto de vista, uma escala categorial/nominal não transformada seria igualmente adequada para tal procedimento (e.g., Gatz *et al.*, 1987; Dolloff & Reeves, 1990). Aparentemente, as medidas de heterogeneidade não foram apresentadas nem incluídas nas análises multivariadas quando do seu uso (Heggenes *et al.*, 1991a; Heggenes & Saltveit, 1990), causando perda de informação.

Independentemente dos métodos utilizados para quantificar o substrato do leito do riacho, uma série de estudos de campo e experimentos de laboratório permitiram detectar uma seleção de substrato diferenciada por espécies/grupo de idade de peixes (Robotham, 1987; Welton *et al.*, 1983; Dudgeon, 1987; Gorman, 1987; Heggenes, 1988; Heggenes & Saltveit, 1990; Rincón *et al.*, 1992; Bozek & Rahel, 1992; Greenberg & Stiles, 1993). Entretanto, há estudos que mostram o uso aleatório do substrato (Moyle & Baltz, 1985; Gorman, 1988a; Baltz *et al.*, 1991; Heggenes *et al.*, 1991; Rinne, 1991; Rincón & Lobón-Cerviá, 1993; Scheidegger & Bain, 1995; Petty & Grossman, 1996). Certamente, o uso não seletivo desta variável parece bem mais comum do que no caso da profundidade e velocidade da água.

Já foi discutido como a covariação entre as variáveis do micro-habitat, deve ser considerada na interpretação da seleção do habitat para um dado parâmetro. Isto parece se aplicar particularmente à seleção do substrato. As análises multivariadas auxiliaram na elucidação dos padrões de covariação e, freqüentemente mostram, por exemplo, relação entre águas rápidas e substrato rugoso (Grossman & Freeman, 1987; Grossman *et al.*, 1987a,b; Petty & Grossman, 1996) também identificada por análises univariadas (Baltz *et al.*, 1991; Rincón & Lobón-Cerviá, 1993). Os primeiros eixos de análises multivariadas (que explicam porções mais amplas da variação total), freqüentemente refletem a variação na velocidade da água ou na profundidade, combinada, algumas vezes, com os gradientes do substrato (Grossman & Freeman, 1987; Grossman *et al.*, 1987a, b; Grossman & Sostoa, 1994a, b; Petty & Grossman, 1996). Os eixos associados unicamente ao substrato, são, tipicamente, os últimos eixos significativos extraídos. Entretanto, algumas vezes, os gradientes da composição do substrato foram os principais eixos multivariados da variação do habitat. Alguns destes casos ocorreram em períodos de seca, que reduziam notavelmente a descarga, a variabi-

lidade da profundidade disponível e a velocidade da água (Grossman *et al.*, 1987a, b; Grossman & Sostoa, 1994a, b).

Quando os eixos multivariados refletem a variação (intra- ou interespecífica) no uso do hábitat, o substrato talvez não se apresente nos eixos selecionados (Baker & Ross, 1981; Wikramanayake & Moyle, 1989), ou isto pode acontecer somente associado com a velocidade ou a profundidade (Bain *et al.*, 1988; Wood & Bain, 1995). Além disso, os eixos que refletem a variação no uso do substrato parecem ser extraídos somente quando os gradientes de velocidade e profundidade são considerados (Moyle & Senanayake, 1984; Moyle & Vondracek, 1985; Heggenes & Saltveit, 1990; Heggenes *et al.*, 1991a; Vondracek & Longanecker, 1993). Bain *et al.* (1988) concluíram que o substrato rugoso era menos importante do que a velocidade ou profundidade na distinção do uso do micro-hábitat por uma dada guilda de peixes e, sendo assim, a heterogeneidade do substrato não tinha a menor importância.

A identificação de preferência de determinado tipo de substrato por algumas espécies (Robotham, 1987; Welton *et al.*, 1983; Dudgeon, 1987; Greenberg & Stiles, 1993) sugere que o uso seletivo do substrato está freqüentemente relacionado a características específicas, tais como hábito de entocar-se (Robotham, 1982) e de raspar o perifíton (Power, 1983; Dudgeon, 1987) ou a alta vulnerabilidade à predação (Greenberg & Stiles, 1993). Além disso, muitas espécies tornam-se seletivas em relação ao substrato quando da escolha de locais para desova (Shirvell & Dungey, 1983; Lobb & Orth, 1988; Freeman *et al.*, 1990; Grost *et al.*, 1990).

**Cobertura.** A cobertura foi definida como “qualquer coisa que proporciona proteção contra os predadores ou melhora as condições adversas do fluxo do riacho e/ou das mudanças sazonais nos custos metabólicos” (Habitat Inventory Committee, 1986). Esta é, certamente, uma definição muito ampla para os diversos tipos de substrato que podem desempenhar as funções acima mencionadas. Dentre as estruturas que podem proporcionar cobertura, destacam-se: o substrato do leito do riacho, a vegetação aquática e as substâncias alóctones (grandes detritos de madeira, camadas de folhas). Por sua vez, está bem estabelecido que águas profundas oferecem proteção contra predadores aéreos/terrestres enquanto que águas rasas protegem peixes pequenos dos peixes piscívoros (Power, 1987; Power *et al.*, 1989; Harvey & Stewart, 1991). Conseqüentemente, alguns autores consideram que a água, acima de uma certa profundidade, torna-se uma forma de cobertura (Cunjak & Green, 1983; Wesche *et al.*, 1987). Entretanto, não conheço nenhum estudo sobre o uso do hábitat por peixes pequenos, que tenha incluído águas rasas na sua definição de cobertura. Heggenes (1988a) sugeriu que o substrato e a profundidade não deveriam ser incluídos na contagem da cobertura, o que nem sempre foi aceito.

Tanto a vegetação ripária como as margens escavadas reduzem os níveis de luz abaixo delas, diminuindo a visibilidade dos peixes em relação aos predadores

aquáticos e terrestres (Helfman, 1981). A turbulência da superfície, ou a superfície congelada podem encobrir os peixes dos potenciais predadores externos ao riacho. Conseqüentemente, todas as quatro características foram incluídas nas medições da cobertura por vários autores (Cunjak & Power, 1986; Ross *et al.*, 1987; Heggenes & Saltveit, 1990).

Com este panorama, não seria de surpreender que a falta de consenso entre os pesquisadores se estendesse tanto aos procedimentos de quantificação como no que se refere à definição de cobertura. Mais uma vez, a fisionomia dos riachos onde o trabalho foi realizado e a história natural das espécies estudadas, parecem influenciar as tomadas de decisão.

Apesar da variedade, acredita-se que as estruturas que possuem uma função de cobertura proporcionem, aos peixes, uma ou mais das três características relevantes: refúgio contra a correnteza, isolamento visual e cobertura suspensa (Campbell & Neuner, 1985). De acordo com Fausch (1993), o refúgio contra a correnteza permite aos peixes manterem uma posição focal em velocidades baixas, minimizando seus custos de deslocamento. O isolamento visual reduz o comportamento agonístico, podendo assim aumentar a densidade de peixes (Kalleber, 1985; Mesick, 1988). Para finalizar, a cobertura suspensa oferece locais para esconderijo, tornando os peixes menos detectáveis aos predadores devido à redução dos níveis de luz (Gibson & Power, 1975; Helfman, 1981).

Fausch (1993) conduziu um elegante experimento de campo para avaliar a importância relativa de cada uma destas três características em duas espécies de salmónídeos. Ele percebeu que, enquanto uma espécie selecionava estruturas que proporcionassem cobertura suspensa, a outra preferia aquelas com refúgio contra a correnteza. Estes resultados estão de acordo com os de Shirvell (1990) e mostram que, mesmo sendo espécies muito próximas, a cobertura pode ter funções distintas. As diferenças, segundo Bisson *et al.* (1988), parecem ter base ecomorfológica.

A meu ver, as distinções funcionais acima podem orientar a medição da cobertura nas pesquisas de campo. Considero-as geralmente mais informativas do que os sistemas amplamente utilizados para a classificação da cobertura em função de sua natureza (*e.g.*, substrato, margens escavadas, detritos de madeira, macrófitas aquáticas, turbulência) ou a origem (alóctone ou autóctone) dos objetos que as proporcionam (Baltz *et al.*, 1987; Lobb & Orth, 1988; Heggenes *et al.*, 1991; Rincón & Lobón-Cervía, 1993). Entretanto, estes sistemas podem veicular informações interessantes. Por exemplo, podem identificar se a maior parte da cobertura em um riacho é mantida por meio do material alóctone proporcionado pela vegetação ripária (Rincón & Lobón-Cervía, 1993), revelando desta forma uma ligação funcional relevante.

Campbell & Neuner (1985) aplicaram diretamente as distinções funcionais, acima delineadas, às medições da cobertura no campo, embora a classificação por



Pouilly (1993) também se tenha mostrado, até certo ponto, funcional. Campbell & Neuner (1985) codificaram a cobertura nas posições da truta arco-íris como um número de três dígitos. Os dígitos 0 a 2 refletem o grau do refúgio de velocidade, do isolamento visual e da redução da luz presente (estimado visualmente e com escore 0 - nenhum; 1 - moderado; 2 - máximo). Assim, 201 indica um peixe protegido da corrente, não isolado visualmente, porém, dentro de certos níveis reduzidos de luz. Desta forma, a cobertura seria uma variável de categorias com 27 estados possíveis cujos valores refletiriam informações qualitativas e quantitativas simultaneamente. Esta classificação é desvantajosa na análise de dados, especialmente quando se deseja incluir a cobertura nas análises multivariadas.

Kingsolvin & Bain (1990) propuseram um método que se inspirou nas medições da complexidade estrutural utilizadas para peixes de recifes de coral e nos procedimentos de quantificação de substrato de Bain *et al.* (1985a). Para quantificar a cobertura, mediram a superfície de objetos submersos que se interceptam nas seções planas da coluna d'água ao longo de diversos transectos subaquáticos dentro de uma única unidade amostral. As regras utilizadas para a contagem plana eram: (1) objetos com diâmetro maior de 10 cm (espessura que ocultaria a maioria dos peixes observados) foram contados como duas superfícies, (2) objetos mais finos do que 10 cm foram contados como uma superfície, (3) objetos separados por menos de 3 cm eram considerados parte da mesma superfície, (4) porções geometricamente separadas do mesmo objeto (*e.g.*, galhos numa árvore) eram contados separadamente, e (5) as margens escavadas eram consideradas também objetos de cobertura. Como esses autores reconhecem, estas regras foram projetadas para áreas rasas habitadas por peixes pequenos e talvez precisem ser modificadas para se adequarem a outras condições. Estão cientes, também, os autores estavam cientes que a complexidade dos leitos de vegetação densa (contados como uma superfície) é subestimada nessa análise.

Kingsolving & Bain (1990) utilizaram uma unidade de amostra de 12 x 1,5 m, na qual foram estabelecidos 8 transectos de 1,5 m de comprimento. Dentro destes foi contada a superfície em planos que se estendem de 15 cm da superfície até o fundo (*i.e.*, 10 planos por transecto) para um total de 80 contagens. A partir destas contagens foi estimada a densidade da cobertura como sendo a quantidade de planos com contagem superior a 0. A média e a variação das contagens superiores a zero foram estimativas da complexidade e da heterogeneidade da cobertura, respectivamente. Juntos, estes parâmetros proporcionaram uma descrição razoavelmente precisa da cobertura na unidade amostral. De acordo com Kingsolving & Bain (1990), esses parâmetros podem ser prontamente incorporados às medições de profundidade e velocidade em análises multivariadas. Além disso, o procedimento de contagem de superfície é menos subjetivo do que a estimativa visual. A técnica descrita cobre áreas relativamente amplas (18 m<sup>2</sup>), mas, acredito que seria possível cobrir áreas maiores como as de quadrats de 20 x 20 ou 25 x 25 cm, conforme

utilizados por Grossman & Freeman (1987) e Moyle & Vondracek (1985). Nesta pequena escala, a densidade da cobertura e a heterogeneidade dentro das unidades de amostras tornam-se irrelevantes, enquanto a complexidade da cobertura ainda se apresenta útil. As superfícies poderiam ser contadas em planos ao longo da diagonal do quadrado até a aresta.

Entretanto, a medição da cobertura apresenta problemas para os quais os procedimentos acima delineados podem não apresentar solução. Alguns destes derivam de medidas que dependem do conhecimento da posição do peixe, tais como a profundidade e velocidade focais. Vimos que as diferentes características da cobertura não são igualmente importantes para todas as espécies e que cada espécie pode utilizar a mesma estrutura para diferentes propósitos (Shirvell, 1990; Fausch, 1993). Além disso, uma comparação dos resultados de Campbell & Neuner (1985) e Fausch (1993) claramente mostra que o uso da cobertura varia entre as populações de uma espécie e entre grupos etários dentro da mesma população.

Isto foi explicitamente reconhecido por diferentes autores. Fausch & White (1981) definiram a cobertura como qualquer objeto capaz de ocultar totalmente um peixe observado, a partir de uma visão superior, e medindo a distância do peixe ao objeto mencionado mais próximo. Grossman e seus colaboradores também estimaram a distância de um peixe ao seu esconderijo, definido como "qualquer objeto capaz de ocultar pelo menos 50% do corpo do peixe (Grossman & Freeman, 1987; Grossman *et al.*, 1987a, b; Freeman *et al.*, 1990; Grossman & Sostoa, 1994 a, b). Conseqüentemente, não foi medida a disponibilidade de cobertura nas amostras, por estas serem independentes da observação dos peixes. Rincón & Lobón-Cervía (1993) utilizaram a mesma definição, mas registraram a presença e o tipo (substrato, vegetação objetos alóctones) da estrutura da cobertura dentro de 0,5 m ao redor de um peixe observado.

Outros pesquisadores também mediram a distância do peixe até a cobertura (Bugert *et al.*, 1991; Lohr & West, 1992) ou registraram a cobertura somente em relação ao peixe observado (Cunjak & Green, 1983; Cunjak & Power, 1986; Greenberg, 1991). As tentativas de quantificar a disponibilidade da cobertura freqüentemente se apoiaram na caracterização da "média" ou "da maior abundância" de peixes. Ver, por exemplo, a primeira regra de contagem da superfície de Kingsolving & Bain (1990) ou a definição de cobertura em Richmond & Fausch (1995).

Além dos procedimentos acima mencionados, muitos outros sistemas de medição de cobertura foram empregados; sempre se apoiando na avaliação visual. Alguns autores registraram a presença/ausência ou abundância da cobertura (Matthews & Hill, 1980; Baker & Ross, 1981; Felley, 1984; Cunjak & Power, 1986; Heggenes & Saltveit, 1990; Scheidegger & Bain, 1995), enquanto outros distinguiram diferentes classes desta, de acordo com as características dos objetos que oferecem cobertura (Baltz *et al.*, 1987; Leonard & Orth, 1988). Nestes casos, os

autores reconheceram de 3 (Rincón & Lobón-Cerviá, 1993) até 7 tipos básicos e mais 9 combinações destes, totalizando 16 tipos de estruturas de cobertura (Baltz *et al.*, 1987; Baltz *et al.*, 1991). Algumas vezes, certas categorias, dentro destas classificações, foram tratadas como variáveis independentes. Assim, os autores quantificaram, separadamente, a cobertura marginal/ripária e a do leito (Felley & Felley, 1987; Bugert *et al.*, 1991; Rincón *et al.*, 1992). A vegetação no leito, os detritos de madeira e a turbulência da superfície, também foram tratados como variáveis únicas (Baker & Ross, 1981; Gatz *et al.*, 1987; Burgert *et al.*, 1991) ou como classes de um parâmetro de cobertura geral (Baltz *et al.*, 1987; Leonard & Orth, 1988; Rincón & Lobón-Cerviá, 1993). Finalizando, alguns autores excluíram os elementos do substrato da sua definição de cobertura (Heggenes, 1988b; Heggenes & Saltveit, 1990; Heggenes *et al.*, 1991a) enquanto outros os incluíram (Cunjak & Power, 1986; Grossman & Freeman, 1987; Baltz *et al.*, 1987; Rincón & Lobón-Cerviá, 1987). Fiz uma tentativa de proporcionar um panorama desta grande variedade na Tabela 2, na qual é apresentada uma série dos muitos sistemas até agora empregados.

Independentemente do método de medida, ficou claro que muitas espécies de peixes preferem posições ou áreas com algum tipo de cobertura (Matthews & Hill, 1980; Baker & Ross, 1981; Heggenes, 1988b; Kingsolving & Bain, 1990; Heggenes *et al.*, 1991; Baltz *et al.*, 1991; Fausch, 1993; Wood & Bain, 1995; Scheidegger & Bain, 1995). A cobertura parece ter uma importância especial para as diferentes espécies nos rios nórdicos durante o inverno (Rimmer *et al.*, 1984; Cunjak & Power, 1986; Heggenes & Saltveit, 1990; Heggenes *et al.*, 1993). Por outro lado, estudos multiespecíficos demonstraram que a atração pela cobertura varia entre as espécies. Não parece ser muito marcada para algumas e outras são encontradas principalmente em posições sem abrigo (Baker & Ross, 1981; Leonard & Orth, 1988; Kingsolving & Bain, 1990; Copp, 1992; Wood & Bain, 1995). Como acontece no caso de outras variáveis do micro-habitat, freqüentemente torna-se difícil avaliar se o ato da escolha ou da evitação de uma cobertura pelos peixes, ocorre como resultado da associação de outras características do micro-habitat.

**Outras variáveis.** Em alguns dos estudos do micro-habitat foram quantificados vários outros parâmetros, tais como temperatura, iluminação, pH, turbidez e oxigênio dissolvido. Aqui, vou considerar somente aqueles que receberam mais atenção por parte dos ecólogos. Estas variáveis são geralmente conhecidas como sendo funcionalmente relevantes, assim como objeto de preferências marcadas por peixes de riachos. Porém, por diversos motivos, sua influência na escolha da posição não é considerada tão importante, talvez porque a variação desses parâmetros, em geral, seja muito pequena na escala do micro-habitat.

A temperatura da água é um exemplo claro desta situação: seu importante papel na fisiologia dos peixes de riacho está bem estabelecido (Brett & Glass, 1973; Beamish, 1980; Matthews, 1987) e sabe-se que determina a distribuição

Tabela 2. Sistemas de medida de cobertura utilizados por diferentes autores. Quando a cobertura não foi definida, foram incluídos todos os tipos de estrutura mencionados. Valores entre parênteses representam critérios utilizados pelos autores.

Matthews & Hill (1980)	Baker & Ross (1981)	Felley & Felty (1987)	Falzi <i>et al.</i> (1987)	Cunjak & Power (1986)	
Classes Nenhuma (0) Moderada (1) Substancial (2)	Classes Ausente (0) a Muito alta (5) Ausente (0) a Muito alta (5) Ausente (0) a Muito alta (5)	Variáveis Cobertura costeira Cobertura riacho adentro Detritos Muito alta (5)	Classes Ausente (0) Presente (1) Ausente (0) Presente (1) Ausente (0) Presente (1) Muito alta (5)	Classes Nenhuma (1) Objetos > 15 cm em diâmetro (2) Objetos > 15-30 cm (3) Objetos > 30 cm (4) Vegetação suspensa (5) Chumaço de raízes, margem escavada (6) Superfície turbulenta (7) (2) e (5) combinadas (8) (2) e (6) combinadas (9) (2) e (7) combinadas (10) (3) e (5) combinadas (11) (3) e (6) combinadas (12) (3) e (7) combinadas (13) (4) e (5) combinadas (14) (4) e (6) combinadas (15) (4) e (7) combinadas (16)	Variáveis Cobertura
Definição Margem escavada ou canopeo ripária Estruturas submersas, porém acima da superfície Superfície turbulenta Superfície de gelo	Classes Ausente (0) a Muito alta (5) Ausente (0) a Muito alta (5) Ausente (0) a Muito alta (5)	Variáveis Cobertura costeira Cobertura riacho adentro Detritos Muito alta (5)	Classes Ausente (0) Presente (1) Ausente (0) Presente (1) Ausente (0) Presente (1) Muito alta (5)	Classes Nenhuma (1) Objetos > 15 cm em diâmetro (2) Objetos > 15-30 cm (3) Objetos > 30 cm (4) Vegetação suspensa (5) Chumaço de raízes, margem escavada (6) Superfície turbulenta (7) (2) e (5) combinadas (8) (2) e (6) combinadas (9) (2) e (7) combinadas (10) (3) e (5) combinadas (11) (3) e (6) combinadas (12) (3) e (7) combinadas (13) (4) e (5) combinadas (14) (4) e (6) combinadas (15) (4) e (7) combinadas (16)	Definição Margem escavada ou canopeo ripária Estruturas submersas, porém acima da superfície Superfície turbulenta Superfície de gelo
Heggnes & Salveit (1990)	Leonard & Orth (1988)	Rincón <i>et al.</i> (1992)	Rincón & Lobón-Cerviá (1993)		
Classes Cobertura	Classes Cobertura	Variáveis Cobertura	Classes Ausente (0) a Abundante (3)	Variáveis Cobertura	
Definição canópia ripária (< 50 cm acima da superfície) Submersa, nenhuma estrutura acima da superfície Superfície turbulenta	Classes Nenhuma cobertura Cobertura acima da superfície (< 1m) abaixo superfície Margem escavada Bordas (leito molhoso irregular) irregularidades > 25 cm Vegetação aquática Objetos > 25cm	Variáveis Cobertura riacho adentro	Classes Ausente (0) a Abundante (3)	Classes Substrato Vegetação aquática Material alóctone	
Medida 0 a 100 % da área ancestral em incrementos de 10%	Objetos > 25cm	Cobertura acima da superfície	Classes Ausente (0) a Abundante (3)		
Gaz <i>et al.</i> (1987)	Schäidegger & Bain (1995)	Schäidegger & Bain (1995)	Wood & Bain (1995)		
Classes Ausente Algum Denso	Classes Cobertura	Variáveis Cobertura	Variáveis Cobertura	Classes Ausente (1) a Densa (5) Ausente (1) a Densa (5)	
Definição Vegetação acima < 1m da superfície da superfície 1-3 m acima da superfície 3-10 m acima da superfície > 10 m	Classes Cobertura	Variáveis Cobertura	Variáveis Cobertura	Classes Ausente (1) a Densa (5) Ausente (1) a Densa (5)	
Macrófitas	Luz solar	Vegetação			
Definição Sol Sombra Nublado	Classes Ausente Presente	Classes Ausente (1) a Densa (5) Ausente (1) a Densa (5)			
Definição Número de objetos > 7 mm interceptando as laterais de uma unidade amostral de 1x2m					

longitudinal das espécies de peixes (Burton & Odum, 1945; Moyle & Vondracek, 1985), e que seu ciclo sazonal influi no uso do micro-habitat de várias espécies (Smith & Li, 1983; Cumjak & Power, 1986; Hill & Grossman, 1993; Rincón & Lobón-Cerviá, 1993; Heggenes *et al.*, 1993). Além disso, os peixes exibem preferências claras em relação à temperatura em condições de laboratório (Jobling, 1981). Entretanto, em escala de micro-habitat, os riachos geralmente mostram uma variação espacial pequena de temperatura (Hynes, 1970). Conseqüentemente, os peixes não podem fazer um uso seletivo deste fator. Em algumas situações excepcionais, como influxos de água com temperaturas distintas (Baltz *et al.*, 1987) ou uma conexão mínima do habitat lateral com o canal principal (Baras, 1985), a temperatura mostrou uma variabilidade marcante sobre as pequenas escalas espaciais, sendo que os peixes utilizaram-na seletivamente (Baltz *et al.*, 1987; Baras, 1985), demonstrando diferenças interespecíficas claras na seleção da temperatura (Baltz *et al.*, 1987). Matthews & Hill (1980) também relataram padrões semelhantes em um sistema no qual a temperatura variava substancialmente em pequenas distâncias. Geralmente a temperatura se apresenta no segundo eixo multivariado, refletindo os gradientes do ambiente, mas sua importância aumenta (relacionada ao primeiro e segundo eixo) quando as condições do fluxo se reduzem drasticamente. Os peixes mostraram distribuições heterogêneas ao longo dos eixos onde a temperatura era importante (Matthews & Hill, 1980). Baltz *et al.* (1991) e Vondracek & Longanecker (1993) também mediram a temperatura na posição focal do peixe, porém, aparentemente a variação espacial na microescala era baixa em ambos os casos e, assim, eles só detectaram a influência das alterações de temperatura sazonal no uso do micro-habitat.

Outra variável registrada com certa freqüência é o grau de iluminação nas posições utilizadas pelo peixe (Matthews & Hill, 1980; Fausch & White, 1981; Ross *et al.*, 1987; Gatz *et al.*, 1987; Lohr & West, 1992; Copp, 1992). Na maioria dos estudos esta variável foi utilizada como um índice de proteção contra os predadores (Fausch, 1993). Nas áreas iluminadas pelo sol os predadores precisam chegar mais perto para poder detectar os peixes na sombra, enquanto estes podem localizar os predadores a uma distância maior (Helfman, 1981). Assim, não é de surpreender que as pesquisas de campo tenham documentado preferências por posições sombreadas nas diferentes espécies (Matthews & Hill, 1980; Fausch & White, 1981; Ross *et al.*, 1987; Gatz *et al.*, 1987; Lobba & Orth, 1992).

Vários dos estudos acima mencionados referem-se a salmonídeos (Fausch & White 1981; Gatz *et al.*, 1987; Shirvell, 1990; Lobb & Orth, 1992; Fausch, 1993) e seus resultados contrastam com os obtidos por Wilzbach *et al.* (1986). Estes concluíram que uma espécie de truta, em *pools* sombreados, era menos eficiente para detectar presas que derivam na corrente e, como conseqüência disto, crescia menos que suas co-específicas em áreas abertas. Além disto, Vinyard & O'Brien (1976)

mostraram que os níveis de luz reduzidos diminuem a distância na qual o peixe pode detectar a presa. Entretanto, os resultados de Wilzbach *et al.* (1986) se referem a uma situação onde uma densa cobertura diminuía os níveis de luz, sombreando áreas extensas. Nos estudos acima mencionados, os peixes parecem ocupar pontos sombreados dentro de uma área iluminada.

Em campo a iluminação foi avaliada visualmente em duas (Lohr & West, 1992) e quatro (Ross *et al.*, 1987; Copp, 1992) categorias. Por outro lado, estudos experimentais com fotômetros proporcionam medições precisas (Shirvell, 1990; Fausch, 1993). Sem considerar as técnicas de medição, a quantidade e localização das posições sombreadas/iluminadas pelo sol em um riacho variam ao longo do dia devido à mudança de posição do sol. Desta forma, se a disponibilidade e o uso forem comparados, as estimativas para ambos deveriam ser obtidas aproximadamente na mesma hora do dia, ou com um protocolo que proporcione uma informação simultânea para ambos (*e.g.*, Bain *et al.*, 1985b). A presença de nuvens pode, também, dificultar a caracterização.

A turbidez da água é outra variável conhecida como funcionalmente relevante para os peixes. O aumento da turbidez ou de detritos suspensos diminui a distância na qual o peixe pode detectar a presa (Vinyard & O'Brien, 1976; Barret *et al.*, 1922; O'Brien & Showalter, 1993; Gregory & Northcote, 1993), podendo induzir a redução das taxas de alimentação e crescimento tanto no laboratório (Gardner, 1981; Berg & Northcote, 1985; Gregory & Northcote, 1993) como em campo (Eccles, 1986; McLeay *et al.*, 1987). Comportamentos antipredatórios podem mudar por causa da turbidez (Berg & Northcote, 1985; Gradall & Swenson, 1982; Gregory, 1993). Assim, a turbidez pode agir como uma forma de cobertura, reduzindo a possibilidade dos peixes serem detectados pelos predadores e aumentando a atividade forrageadora em resposta à redução do risco de predação (Gregory, 1993; Gregory & Northcote, 1993). De fato, Gregory & Northcote (1993) verificaram que o salmão jovem alcançava maiores taxas de alimentação sobre presas bentônicas e de superfície em níveis de turbidez intermediários.

Apesar de todos estes efeitos, poucos estudos do micro-habitat quantificaram a turbidez da água (Matthews & Hill, 1980; Felley, 1984; Felley & Felley, 1987). Este fato parece estar relacionado à homogeneidade espacial da turbidez em escalas reduzidas. Na realidade, tanto Felley (1984) como Felley & Felley (1987) realizaram seus estudos em escalas geográficas amplas, incluindo amostras de diversos riachos. Matthews & Hill (1980) estudaram um rio e um tributário com características contrastantes. Ainda assim, a turbidez não se apresentou como determinante principal da variação ambiental. Com referência ao uso interespecífico do habitat, tanto Felley (1984) como Felley & Felley (1987) concluíram que a transparência da água somente era importante no terceiro eixo multivariado, fortemente associado à variação da velocidade da água e à rugosidade do substrato.

Alguns estudos caracterizaram duas variáveis da química da água, pH (Matthews & Hill, 1980; Felley, 1984; Felley & Felley, 1987) e oxigênio dissolvido (Matthews & Hill, 1980; Felley & Felley, 1987). Ambos possuem uma profunda influência na performance de peixes de riacho e podem ser determinantes importantes da sua distribuição em escalas espaciais amplas (Matthews, 1987). Porém a variação em pequenas distâncias parece pouco comum para ambos os parâmetros (Hynes 1970). Felley (1984) e Felley & Felley (1987) consideraram tanto o pH quanto o oxigênio dissolvido pouco importantes na variação do uso do hábitat por diferentes espécies.

### Estratégias de amostragem e obtenção de dados

Um pesquisador tentando descrever o uso do micro-hábitat por peixes deveria realizar o trabalho de campo amostrando tanto áreas ocupadas como não-ocupadas. Presume-se que estes dados deveriam permitir estimativas das condições disponíveis do micro-hábitat para os peixes, assim como das que de fato eles utilizam. Estas duas séries de estimativas podem ser estatisticamente comparadas para detectar o uso seletivo e identificar características relevantes do micro-hábitat para uma espécie (Grossman & Freeman, 1987; Bain, 1995). Para proporcionar estimativas seguras, os dados devem ser representativos, ou seja, devem incluir variabilidade suficiente e a probabilidade de serem observados (i.e., incluídos nos dados) deve ser idêntica para todos os micro-hábitats disponíveis e para qualquer indivíduo da espécie. Obviamente, se a estrutura da assembléia de peixes também está sendo avaliada, todas as espécies também deveriam ter a mesma probabilidade de registro (Ensign *et al.*, 1995), porém isto não é necessário se o estudo se referir apenas a descrições do uso do hábitat.

Vários fatores foram identificados como principais fontes de erro na obtenção de dados do uso do hábitat. O “efeito do pesquisador” é uma mudança no comportamento do animal devido à presença do pesquisador. Frequentemente esta mudança de comportamento determina o deslocamento do peixe para posições diferentes e com características diferentes em relação ao micro-hábitat original (Bain & Finn, 1991). Por exemplo, espécies de peixes com alta mobilidade provavelmente fogem dos pesquisadores utilizando técnicas disruptivas, sendo somente capturadas ou observadas em refúgios ou áreas que impedem o deslocamento. Este fenômeno foi denominado *fright bias* (erro-por-medo) (Bovee, 1982), sendo que Bain & Finn (1991) sugerem ser bem difundido, apesar de apenas alguns autores se referirem a ele (*e.g.*, Larimore, 1961; Shirvell & Dungey, 1983; Larimore & Garrels, 1985; Moyle & Baltz, 1985; Rinne, 1985; Hearn & Kynard, 1986; Rincón *et al.*, 1992).

O erro introduzido devido a decisões tomadas pelo pesquisador quando da preparação da amostragem é conhecido como “erro do pesquisador” (Bain & Finn, 1991). Estas decisões são frequentemente inconscientes, o que torna mais difícil o

reconhecimento dos seus efeitos potenciais nos dados. Um exemplo típico é a tendência não intencional de efetuar um número maior de amostras em áreas onde as espécies-alvo são mais abundantes, fornecendo mais observações por unidade de tempo e dando, assim, a falsa sensação de um trabalho de campo mais eficiente (Larimore & Garrels, 1985). Quando os dados não são registrados para todos os peixes, como por exemplo, em um grupo de espécies de cardume, torna-se difícil não ser inconscientemente seletivo, ou seja, observar os indivíduos maiores, os menores ou os mais ativos. Portanto, torna-se necessária a utilização de procedimentos amostrais predeterminados em todas as escalas de observação (Altman, 1974; Power, 1984c; Bain *et al.*, 1985b; Heggenes & Saltveit, 1990; Bain & Finn, 1991).

Um outro fator que potencialmente pode distorcer os resultados é o fato de nenhuma técnica de amostragem ter a mesma eficiência nas diferentes condições do hábitat. Assim, os indivíduos que ocorrem nas condições do hábitat onde o método é menos eficiente, serão menos representados nas amostras, gerando erros na descrição do uso do hábitat, uma vez que algumas das condições apresentarão uso inferior ao real. Por exemplo, demonstrou-se que a observação subaquática dificulta a localização de peixes em águas muito rasas, enquanto a observação a partir da margem do rio reduz a visualização de peixes em águas profundas ou na turbulência abaixo da superfície (Heggenes *et al.*, 1991b,c). A pesca elétrica provavelmente não está livre deste problema. Torna-se mais difícil avistar os peixes em águas turbulentas, quando estes acusam choque, podendo ser deslocados pela correnteza antes de serem detectados (Baras, 1995; Rincón, observação pessoal).

Cada método de amostragem é afetado diferencialmente pelos erros mencionados, porém, nenhum está totalmente livre deles. As vantagens e desvantagens de cada técnica devem ser avaliadas em função dos objetivos do projeto de pesquisa e das condições na área onde este será desenvolvido. Outras recomendações gerais podem ser feitas: (i) obter uma descrição completa da disponibilidade do hábitat (ver próxima seção) e não somente do uso do hábitat (Moyle & Baltz, 1985; Heggenes *et al.*, 1991; Rincón & Lobón-Cerviá, 1993); (ii) utilizar procedimentos amostrais predeterminados, onde a escolha do esquema de amostragem que melhor se adapta a um projeto particular deve resultar da avaliação cuidadosa de suas propriedades.

### *Disponibilidade do micro-hábitat*

Diferentes autores enfatizaram que a informação sobre o uso do hábitat por peixes deve ser necessariamente acompanhada de dados das condições do micro-hábitat na área de estudo (Moyle & Baltz, 1985; Heggenes *et al.*, 1991a; Rincón & Lobón-Cerviá, 1993). Sem as estimativas adequadas de disponibilidade, não é possível avaliar rigorosamente se o uso do micro-hábitat observado resulta do selecionar/evitar ou da distribuição aleatória ao longo dos gradientes ambientais. O significado



da variação espaço-temporal no uso do habitat torna-se ambíguo à medida que as diferenças causadas pela mudança real das preferências não podem ser diferenciadas das causadas por mudanças no habitat disponível (*e.g.*, utilização de profundidades menores durante os períodos de pouca descarga). Ademais, estabelecer os padrões de covariação entre as variáveis dos micro-habitats permite uma interpretação mais adequada do uso do micro-habitat observado.

A descrição da disponibilidade do habitat é obrigatória para estudos descritivos, mas a consideração das condições dominantes do habitat em experimentos de campo, também tem se mostrado necessária (Fausch & White, 1981; Cunjak & Power, 1987; Shirvell, 1990; Lohr & West, 1992; Fausch, 1993; Riley & Fausch, 1995).

Alguns métodos para amostragem de peixes (observação direta, pesca elétrica) requerem que a disponibilidade seja amostrada separadamente (Moyle & Baltz, 1985; Grossman & Freeman, 1987; Heggenes *et al.*, 1991a), enquanto outros proporcionam dados sobre a disponibilidade e do uso pelo peixe simultaneamente (Bain *et al.*, 1985b; Copp, 1992; Baras, 1995). Existem várias formas possíveis para a distribuição dos pontos amostrais no local de estudo. Uma série de autores utilizaram um planejamento (*design*) sistemático no qual se estabelecem transectos espaçados igualmente com dados registrados em cada um dos pontos, separados por distância fixa (Cunjak & Power, 1986; Angermeier, 1987; Gatz *et al.*, 1987; Gorman, 1988a; Heggenes *et al.*, 1991a) ou através de um número fixo de pontos espaçados igualmente (Moyle & Baltz, 1985; Moyle & Vondracek, 1985; Dudgeon, 1987; Bain & Finn, 1991). Entretanto, Bain & Finn (1991) consideraram conveniente introduzir um elemento aleatório na seleção dos pontos amostrais. Isto deveria evitar uma possível correspondência do intervalo de amostragem regular de um planejamento sistemático com alguma periodicidade das condições no riacho, o que introduziria sérios erros nos dados. Bain & Finn (1991) utilizaram amostragem por transectos em três pontos nas margens e no meio do rio, sendo que Dudgeon (1987) amostrou em cinco pontos, considerando as margens, uma zona intermediária e o meio do canal. Em ambos os casos, ocorreu uma super-representatividade das margens; passível, no entanto, de correção (Dudgeon, 1987).

Fatores de aleatoriedade foram introduzidos de diferentes formas. Em alguns casos a amostragem foi conduzida somente dentro de transectos escolhidos aleatoriamente (Leonard & Orth, 1988; Lobb & Orth, 1988; Božek & Rahel, 1991, 1992). Outros obtiveram amostras em todos os transectos estabelecidos, mas somente em pontos aleatórios dentro deles (Baltz *et al.*, 1987; Vondracek & Longanecker, 1993) e outros, ainda, selecionaram aleatoriamente pontos individuais, tanto de uma grade pré-estabelecida (Grossman & Freeman, 1987; Freeman *et al.*, 1990; Rincón & Lobón-Cerviá, 1993), como por uma seleção aleatória sucessiva de transecto e distância proporcional da margem (Baltz *et al.*, 1991), ou algum outro método (Matthews & Hill, 1980; Copp, 1992). Em alguns estudos, que incluem uma série de locais de

amostragem, estes também foram selecionados de acordo com algum planejamento predeterminado (Wood & Bain, 1995; Bain, 1995).

### *Dados dos peixes*

Vários métodos foram utilizados para determinar as posições dos peixes nos riachos, com diferentes graus de precisão. Alguns permitem localizar os peixes com erro de centímetros (Fausch & White, 1981), ao passo que outros permitem identificar a presença de peixes em áreas de 10 m<sup>2</sup> (e.g., Bain et al., 1985b). Esses métodos podem ser afetados, também, em vários graus, pelas fontes de erro mencionadas anteriormente, e nenhum é isento em qualquer circunstância (Heggenes *et al.*, 1991b,c). Dois grupos principais de técnicas podem ser distinguidos: os que localizam os peixes mediante sua captura e os que definem as posições dos peixes visualmente sem desalojá-los.

**Pesca elétrica.** A pesca elétrica foi provavelmente a primeira técnica utilizada para o estudo do uso do micro-habitat por peixes de riacho (Tarzwell, 1937; Boussu, 1954) e, com diferentes aperfeiçoamentos e modificações, foi utilizada em estudos posteriores (Bain *et al.*, 1985b; Hearn & Kynard, 1986; Fisher & Pearson, 1987; Bisson *et al.*, 1988; Heggenes *et al.*, 1991a; Copp, 1992; Pouilly, 1993; Kessler & Casper, 1995; Wood & Bain, 1995).

A maioria das modificações na metodologia básica surgiram devido à percepção de que o método estava sujeito ao erro-por-medo (Bovee, 1982; Bain & Finn, 1991). A pesca elétrica é disruptiva e, como consequência, muitos peixes podem ser capturados nas posições de refúgio, para onde fogem após serem incomodados. O problema é considerado sério para espécies de grande porte e alta mobilidade (Bain & Finn, 1991). A mobilidade reduzida de larvas e peixes jovens levou alguns autores a sugerir que o erro-por-medo não deveria afetar seriamente os resultados dos estudos que lidam com estes grupos etários (Copp, 1989, 1992; Rincón *et al.*, 1992). Entretanto, em alguns estudos foi detectada a importância desse tipo de erro em espécies de pequeno porte (Rinne, 1985; Bain & Fin, 1991). Além do erro-por-medo, a galvanotaxia, que é a atração que o peixe sente pelo anodo (Gatz *et al.*, 1987; Heggenes, 1988a), também pode alterar os dados do uso do habitat obtido por meio da pesca elétrica, embora numa escala espacial menor (dependendo do tamanho e intensidade do campo elétrico).

Para enfrentar estes problemas, Baltz *et al.* (1982) e Copp (1992) utilizaram uma técnica denominada "ponto amostral". O anodo não é mantido constantemente na água, e sim imerso em certos pontos, sendo operado em breves intervalos de tempo. As variáveis do micro-habitat são medidas na posição onde o peixe foi observado primeiramente, não onde foi capturado (Hearn & Kynard, 1986; Gatz *et al.*, 1987; Heggenes, 1988b; Douglas *et al.*, 1994). Outro aperfeiçoamento é o de escolher pontos de amostragem de acordo com um planejamento predeterminado

(Heggenes *et al.*, 1991a; Bain & Finn, 1991; Rinne, 1991) para reduzir o erro-do-pesquisador.

As melhorias subseqüentes tiveram como objetivo a redução do erro-por-medo assim como o aumento de precisão na localização do peixe. Bain *et al.* (1985b) utilizaram eletrodos pré-posicionados e potencializados por AC (corrente alternada). Os eletrodos são armados (de acordo com um planejamento predeterminado), e deixados inativados por algum tempo, permitindo que os peixes refaçam seus agrupamentos após a ruptura, sendo o equipamento, então, reativado por controle remoto. Os peixes no interior da estrutura são coletados; os peixes na parte externa da unidade de amostra podem não ser afetados ou ser repelidos (Bain *et al.*, 1985b). Os autores que, subseqüentemente, utilizaram esta técnica, ajustaram o tamanho e formato da unidade de amostra para melhor adequação aos objetivos do projeto, da história de vida das espécies consideradas e das restrições logísticas. Foram utilizadas unidades de amostra de 1 a 23 m<sup>2</sup> (Bain *et al.*, 1988; Kessler & Thorp, 1993; Kessler & Casper, 1995; Wood & Bain, 1995). Baras (1995) sugeriu o uso da corrente DC ao invés da AC, e a colocação do anodo dentro da estrutura formada pelo catodo, para reduzir a probabilidade de filtragem dos peixes para dentro ou fora da estrutura. Em todas as aplicações, são obtidas várias medições das variáveis do micro-hábitat para cada unidade de amostra, calculando-se então a média. Pontos para medições dentro de uma unidade podem ser distribuídos de várias maneiras (aleatoriamente, cantos e meio).

O uso de eletrodos pré-posicionados consome muito tempo em relação aos métodos de pesca elétrica normais. Bain & Finn (1991) compararam o desempenho de três técnicas de amostragem na avaliação do uso do hábitat por *Rhynchithys aratulus*, um pequeno ciprinídeo bentônico norte-americano. Os métodos avaliados foram: (i) pesca elétrica com aparelho portátil em mochila e amostragem pontual sem nenhum planejamento predeterminado, i.e., presumivelmente sujeita tanto a erro-por-medo quanto a erro-do-pesquisador, (ii) pesca elétrica com aparelho portátil em mochila e amostragem pontual de acordo com um planejamento predeterminado (ao longo dos transectos), para reduzir o erro-do-pesquisador e (iii) uma área de pesca elétrica pré-posicionada (teoricamente o método menos afetado por ambos os tipos de erros). Os efeitos do erro-por-medo e do erro-do-pesquisador foram claros. As duas técnicas que utilizavam planejamentos predeterminados mostraram resultados estatisticamente indistinguíveis para a profundidade e a velocidade, enquanto a pesca elétrica não-sistemática aparentemente superestimou o uso de águas profundas e rápidas. As duas variantes de pesca elétrica com aparelho portátil em mochila indicaram uso semelhante dos substratos rugosos, em relação à pesca elétrica pré-posicionada. Bain & Finn (1991) concluíram que, de modo geral, o erro-do-pesquisador, refletido numa baixa amostragem não-intencional de áreas rasas e lentas, era mais importante do que o erro-por-medo (que teria induzido os peixes incomodados a procurar proteção entre substratos mais rugosos) para espé-

cies pequenas e de pouca mobilidade. Assim, a pesca elétrica com aparelho portátil em mochila, associada aos transectos predeterminados, mostrou-se o método mais eficiente para a avaliação do uso do hábitat. Entretanto, os autores reconhecem que a situação pode ser diferente com peixes maiores e de maior mobilidade.

Pelo descrito acima, parece que a pesca elétrica com uso combinado de eletrodos pré-posicionados e planejamentos de amostragem predeterminados, podem alcançar reduções substanciais de erro na obtenção de dados para estudos de hábitat. Não obstante, todos os métodos de pesca elétrica localizam os peixes com uma precisão relativamente baixa. Os eletrodos preposicionados em áreas superiores a  $1 \text{ m}^2$  são impraticáveis, devido à ocorrência de muitas amostras com zero peixes, o que é indesejável (Bain *et al.*, 1985b; Bain, 1995), mas, mesmo  $1 \text{ m}^2$  pode encerrar uma heterogeneidade significativa nas condições de micro-hábitat num riacho (Grossman *et al.*, 1995 a; Petty & Grossman, 1996). A amostragem pontual pode identificar o ponto onde o peixe é visto primeiramente ou é capturado, porém, frequentemente pode não representar a localização do peixe antes de ser molestado.

Rinne (1985) argumentou que, dada a mobilidade dos peixes de riacho, as localizações visuais precisas podem representar indivíduos em trânsito e não dentro do seu hábitat preferido. Então, a média dos dados das condições ao redor da área onde um peixe foi capturado seria mais representativa da preferência do hábitat. Entretanto, isto seria assim, somente se a extensão do raio de ação da moradia de curto prazo das espécies fosse conhecida e as medições registradas em uma área equivalente. Mesmo assim, quando se utiliza a pesca elétrica com equipamento portátil em mochila, como fez Rinne (1985), os efeitos de galvanotaxia e do erro-por-medo ainda podem distorcer os resultados. De fato, Rinne (1985) reconheceu os efeitos do erro-por-medo nos dados obtidos com pesca elétrica, quando comparados aos obtidos por observações subaquáticas. Embora observações repetidas devessem encontrar mais peixes nas localidades selecionadas do que peixes em trânsito, a observação destes por algum tempo permite determinar seu padrão de atividade e movimento.

Concluindo, os objetivos de um projeto deverão determinar a escala espacial para a descrição do hábitat (áreas *vs.* pontos), daí a precisão necessária quando da localização da posição do peixe. A descrição do hábitat em uma escala de vários metros quadrados pode ser adequada para diversos tipos de pesquisa (*e.g.*, Hearn & Kynard, 1986; Bain *et al.*, 1988; Kessler & Thorp, 1993; Wood & Bain, 1995). Além do mais, a pesca elétrica pode ser a única alternativa quando a água está turva, extremamente rasa, muito veloz para que um observador possa manter a posição ou se espécies muito semelhantes ou peixes muito pequenos não podem proporcionar uma identificação confiável das espécies (Heggenes & Saltveit, 1990; Rincón *et al.*, 1992; Copp, 1992).

Em todo caso, nenhum método de captura, incluindo a pesca elétrica, pode estimar a posição do peixe na coluna de água, ou seja, não pode fornecer informa-

ção sobre a velocidade focal e a posição vertical. O primeiro é o parâmetro-chave do micro-habitat para peixes que se alimentam na correnteza (Fausch, 1984; Hughes & Dill, 1990; Hill & Grossman, 1993), enquanto o segundo se apresenta como o eixo mais comum da segregação espacial nas assembléias de peixes de riacho (Baker & Ross, 1981; Moyle & Senanayake, 1984; Grossman *et al.*, 1987a). Além disso, os peixes freqüentemente precisam de diferentes condições de micro-habitat para atividades diferentes, tais como alimentação, repouso ou desova (Fausch & White, 1981; Shirvell & Dungey, 1983; Lobb & Orth, 1988) porém, as técnicas de captura não proporcionam informação alguma sobre o comportamento dos peixes.

**Pesca com tarrafas (seining).** Tarrafas têm sido utilizadas em áreas limitadas e de aparência homogênea, para avaliar o uso do habitat por peixes. As variáveis do micro-habitat são medidas, em diversos locais da unidade amostral, obtendo-se valores médios (Matthews & Hill, 1980; Baker & Ross, 1981; Surat *et al.*, 1982; Matthews *et al.*, 1982; Felley, 1984; Felley & Felley 1987; Ross *et al.*, 1987; Douglas *et al.*, 1994). Assim, a descrição do habitat se refere a áreas que são geralmente maiores ( $10-40 \text{ m}^2$ ) do que as utilizadas por métodos de pesca elétrica.

Não conheço nenhum estudo que avalie o uso de tarrafas em relação a outros métodos como uma técnica para estudos do uso do micro-habitat, mas considera-se que o uso de tarrafas fornece estimativas adequadas para a estrutura da assembléia e a quantidade de populações, quando comparado à pesca elétrica em pequenos riachos. Entretanto, parece que a pesca com tarrafas deveria ser afetada, como a pesca elétrica, por erro-por-medo e por erro-do-pesquisador. Alguns autores utilizaram as áreas para uso de tarrafas de acordo com um planejamento predefinido para reduzir este último (*e.g.*, Matthews & Hill, 1980). Em todo caso, a maioria das considerações relativas à pesca elétrica podem também ser feitas em relação à pesca com tarrafa. A saber, a pesca por tarrafa não é capaz de proporcionar informação sobre a elevação focal ou a velocidade e, assim, alguns autores complementaram seus dados de pesca com observações diretas (Baker & Ross, 1981; Surat *et al.*, 1982).

**Armadilhas.** As armadilhas foram utilizadas para avaliar o uso do habitat por peixes pequenos (larvas e peixes jovens) em sistemas lênticos (Rheinberger *et al.*, 1988) porém, seu uso para este propósito nos riachos é muito limitado. Mendelson (1975) empregou armadilhas para pesquisar o uso do habitat por uma guilda de pequenos ciprinídeos que habitam *pools*. Ele utilizou várias séries de armadilhas verticais em locais fixos ao longo dos *pools* e avaliou as posições longitudinais e verticais preferidas dentro do *pool* para cada espécie, de acordo com a quantidade de capturas em cada armadilha. Não foi registrado nenhum outro tipo de variável do micro-habitat, porém, um padrão de segregação vertical ficou evidente.

Entretanto, os *pools* são o micro-habitat aparentemente mais lêntico nos riachos, parecendo então que o uso de armadilhas nos *riffles* e *runs* seria problemá-

tico. As armadilhas podem ser relativamente pouco afetadas pelo erro-por-medo e um desdobramento sistemático também deveria reduzir o erro-do-pesquisador. Entretanto, as taxas de captura parecem suscetíveis a diferenças inter-específicas quando os peixes estão em atividade ou quando acautelados. Outrossim, para se obter informações na escala do micro-hábitat, é necessário que as armadilhas sejam pequenas, selecionando, portanto, peixes de pequeno porte.

**Observação a partir das margens.** Observar peixes pela margem do riacho é um método que muitos autores utilizaram para a realização de estudos sobre o uso do hábitat (Shirvell & Dungey, 1983; Moore & Gregory, 1988; Wikramanayake & Moyle, 1989; Dolloff & Reeves, 1990; Bozek & Rahel, 1991, 1992) ou comportamento (Bachman, 1984; Grant & Noakes, 1987; 1988; Katano, 1996). Este método permite avaliar as localidades precisas dos peixes, incluindo a posição vertical, e a mensuração das condições do micro-hábitat no ponto que o indivíduo ocupou.

O método não parece ser muito suscetível ao erro-por-medo. Um observador que se movimenta com cuidado, utilizando a cobertura disponível, passa despercebido pelos peixes a maior parte do tempo (Dolloff & Reeves, 1990; Katano, 1996). O observador também pode movimentar-se entre os pontos de observação, permanecendo imóvel por algum tempo depois da sua chegada para permitir que os peixes se recuperem de qualquer desagregação possível e somente então começar o registro de dados (Dolloff & Reeves, 1990; Bozek & Rahel, 1991, 1992). Além disso, o comportamento de cada indivíduo pode ser notado e por conseguinte, é possível desprezar os peixes que apresentam sinais de agitação (Dolloff & Reeves, 1990). Assim como com qualquer outro método, o erro-do-pesquisador pode ser reduzido realizando-se amostragens em locais predeterminados (Heggenes *et al.*, 1991b; Bozek & Rahel, 1991, 1992) incluindo, de preferência, um elemento aleatório na sua escolha (*e.g.*, Bugert *et al.*, 1991).

As principais deficiências do método surgem da impossibilidade de desempenho igualmente adequado em todos os macro-hábitats ou condições. Em riachos com uma certa largura, os peixes, nas posições de meio do canal, só podem ser localizados se o observador dispuser de locais elevados (*e.g.*, Bachman, 1984). Estudos comparativos também mostraram que os observadores facilmente perdem de vista os peixes em águas profundas e turbulentas, tornando-se difícil a identificação de espécies com aparência e comportamento semelhantes (Heggenes *et al.*, 1991c). Por outro lado, observações feitas da margem são adequadas para amostrar dados da porção lateral rasa do hábitat, onde os mergulhadores têm dificuldade de se movimentar (Bozek & Rahel, 1991; Heggenes *et al.*, 1991b, c).

**Observações subaquáticas.** A observação subaquática vem sendo utilizada, há muito tempo, para o exame do uso do hábitat por peixes de riacho (Keenleyside, 1962; Fausch & White, 1981; Baltz *et al.*, 1982; Cunjak & Green, 1983; Moyle & Senanayake, 1984; Moyle & Baltz, 1985; Cunjak & Power, 1987; Baltz *et al.*, 1987;

tico. As armadilhas podem ser relativamente pouco afetadas pelo erro-por-medo e um desdobramento sistemático também deveria reduzir o erro-do-pesquisador. Entretanto, as taxas de captura parecem suscetíveis a diferenças inter-específicas quando os peixes estão em atividade ou quando acautelados. Outrossim, para se obter informações na escala do micro-hábitat, é necessário que as armadilhas sejam pequenas, selecionando, portanto, peixes de pequeno porte.

**Observação a partir das margens.** Observar peixes pela margem do riacho é um método que muitos autores utilizaram para a realização de estudos sobre o uso do hábitat (Shirvell & Dungey, 1983; Moore & Gregory, 1988; Wikramanayake & Moyle, 1989; Dolloff & Reeves, 1990; Bozek & Rahel, 1991, 1992) ou comportamento (Bachman, 1984; Grant & Noakes, 1987; 1988; Katano, 1996). Este método permite avaliar as localidades precisas dos peixes, incluindo a posição vertical, e a mensuração das condições do micro-hábitat no ponto que o indivíduo ocupou.

O método não parece ser muito suscetível ao erro-por-medo. Um observador que se movimenta com cuidado, utilizando a cobertura disponível, passa despercebido pelos peixes a maior parte do tempo (Dolloff & Reeves, 1990; Katano, 1996). O observador também pode movimentar-se entre os pontos de observação, permanecendo imóvel por algum tempo depois da sua chegada para permitir que os peixes se recuperem de qualquer desagregação possível e somente então começar o registro de dados (Dolloff & Reeves, 1990; Bozek & Rahel, 1991, 1992). Além disso, o comportamento de cada indivíduo pode ser notado e por conseguinte, é possível desprezar os peixes que apresentam sinais de agitação (Dolloff & Reeves, 1990). Assim como com qualquer outro método, o erro-do-pesquisador pode ser reduzido realizando-se amostragens em locais predeterminados (Heggenes *et al.*, 1991b; Bozek & Rahel, 1991, 1992) incluindo, de preferência, um elemento aleatório na sua escolha (*e.g.*, Bugert *et al.*, 1991).

As principais deficiências do método surgem da impossibilidade de desempenho igualmente adequado em todos os macro-hábitats ou condições. Em riachos com uma certa largura, os peixes, nas posições de meio do canal, só podem ser localizados se o observador dispuser de locais elevados (*e.g.*, Bachman, 1984). Estudos comparativos também mostraram que os observadores facilmente perdem de vista os peixes em águas profundas e turbulentas, tornando-se difícil a identificação de espécies com aparência e comportamento semelhantes (Heggenes *et al.*, 1991c). Por outro lado, observações feitas da margem são adequadas para amostrar dados da porção lateral rasa do hábitat, onde os mergulhadores têm dificuldade de se movimentar (Bozek & Rahel, 1991; Heggenes *et al.*, 1991b, c).

**Observações subaquáticas.** A observação subaquática vem sendo utilizada, há muito tempo, para o exame do uso do hábitat por peixes de riacho (Keenleyside, 1962; Fausch & White, 1981; Baltz *et al.*, 1982; Cunjak & Green, 1983; Moyle & Senanayake, 1984; Moyle & Baltz, 1985; Cunjak & Power, 1987; Baltz *et al.*, 1987;

Grossman & Freeman, 1987; Grossman *et al.*, 1987 a, b; Gorman, 1988 a; Heggenes & Saltveit, 1990; Sabino & Castro, 1990; Rincón & Lobón-Cerviá, 1993; Petty & Grossman, 1996; ver Sabino, neste volume).

Esta popularidade do método reside na sua habilidade de proporcionar aos pesquisadores uma estimativa precisa e sem erros da posição do peixe observado, i.e., a técnica está sujeita a pouco ou nenhum erro-por-medo. Muitos estudos relatam que os peixes são pouco afetados por um mergulhador lento; não fogem, nem alteram seu comportamento até que o observador esteja muito próximo (Fausch & White, 1981; Baltz *et al.*, 1982; Rimmer *et al.*, 1984; Grossman & Freeman, 1987; Sabino, neste volume). As observações feitas da margem também possuem este traço favorável, porém, as observações subaquáticas parecem mais eficientes (Heggenes *et al.*, 1991b). Entretanto, a resposta comportamental ao mergulhador (fuga, esconder-se, trocas da posição vertical e até atração) e a distância que o mergulhador pode se aproximar antes de provocar reação (“zona de conforto”), é própria de cada espécie (Ensign *et al.*, 1995; Rincón, observação pessoal). Obviamente, não se deve recolher dados de peixes que apresentem resposta ao observador.

A observação subaquática pode ser suscetível ao erro-do-pesquisador, mas medidas corretivas são relativamente diretas. Por exemplo, durante o mergulho, só devem ser observados peixes ao longo de rotas predeterminadas (Cunjak & Power, 1986; Lobb & Orth, 1991; Heggenes, *et al.*, 1991b), para evitar a utilização de um esforço inconsciente maior, na coleta de amostras em áreas mais “ricas”. Aparentemente, o maior potencial de erro está relacionado à eficiência da técnica nos diferentes habitats. A limitação mais óbvia, para os mergulhadores, é a impossibilidade de acesso às águas rasas. Entretanto, se a extensão de águas rasas é próxima às áreas mais profundas e não é muito ampla, pode-se fazer uma amostragem eficiente.

Outros habitats são fisicamente acessíveis, porém possuem outras dificuldades. Áreas rasas com águas rápidas e substrato rugoso também parecem apresentar problemas. Heggenes *et al.* (1991b) relatam que, nesse tipo de habitat, os mergulhadores detectaram menos peixes do que de fato existiam quando comparados aos resultados da pesca elétrica. A truta marrom e o salmão do Atlântico, são peixes de coluna d’água, porém, tendem a manter uma posição bastante próxima do fundo, particularmente em velocidades mais altas (Heggenes & Saltveit, 1990; Rincón & Lobón-Cerviá, 1993). Aparentemente, as grandes partículas do substrato ocultam os peixes na parte inferior da coluna d’água (Heggenes *et al.*, 1991b). Este tipo de situação compromete os dados de duas formas. Primeiro, certas áreas parecerão menos utilizadas do que elas realmente são. Segundo, as descrições do uso do habitat dentro destas áreas-problema não serão exatas se alguns indivíduos ali presentes forem mais visíveis do que outros. Por exemplo, os salmonídeos em zonas de águas rápidas e substrato rugoso seriam classificados num nível mais alto na coluna de água, do que o nível realmente ocupado, devido à dificuldade de detectá-



los próximo do leito do riacho. Esta descoberta parece semelhante aos resultados que indicam que peixes bentônicos de riachos são mais difíceis de serem avistados do que espécies de coluna d'água. Petty & Grossman (1996) marcaram exemplares de *Cottus bairdii*, individualmente, mas verificaram que a probabilidade de avistar um indivíduo em particular dentro de uma série de observações era relativamente baixa (0,20), porém, sem erros (e.g., nenhum indivíduo era mais detectável do que o outro). Ensign *et al.* (1995) mostraram que a possibilidade de detectar os peixes bentônicos de riachos não era constante ao longo de toda a distância que o mergulhador podia avistar e que a quantidade de indivíduos avistados diminuía, à medida que aumentava a distância entre estes e o observador. Parece provável que indivíduos relativamente distantes do mergulhador, somente serão avistados se não utilizarem cobertura ou se estiverem envolvidos em atividades visíveis. Isto produziria erros na descrição do uso do hábitat.

Entretanto, existe possibilidade de correção para esse problema. O exame da frequência de distribuições das distâncias de indivíduos avistados, para as diferentes espécies e para as mesmas espécies em diferentes meso-hábitats, deveria indicar a distância acima da qual a quantidade de indivíduos avistados começa a diminuir (Ensign *et al.*, 1995). Assim, os dados do uso do micro-hábitat somente poderiam ser registrados para os indivíduos mais próximos, abaixo da distância crítica. Esta pode variar nos diferentes meso-hábitats. Então, seria necessário estimar tanto a área disponível como a área amostrada de cada tipo de hábitat, pesando-se as observações de acordo com cada uma, para obter descrições do uso do hábitat sem erros.

A água turva é um outro fator que pode "ocultar" os peixes do mergulhador (Ensign *et al.*, 1995). Como no caso dos elementos do substrato, os peixes envolvidos em atividades visíveis são detectados a uma distância maior do que os co-específicos mais discretos (Rincón, observação pessoal). Além disso, a turbidez induz a mudanças no comportamento dos peixes (Berg & Northcote, 1985; Gradall & Swenson, 1982; Gregory, 1993). A combinação de ambos os efeitos pode distorcer substancialmente a imagem do uso do micro-hábitat obtida sob condições de água turva. Isto pode ser particularmente sério quando os níveis de turbidez não permitem que o mergulhador observe os peixes a distâncias maiores do que a zona-de-conforto das espécies. Nestas circunstâncias, a maioria das observações correspondem a indivíduos que já estão reagindo ao observador, sendo que os que se movimentam diretamente na sua frente talvez jamais sejam detectados (Ensign *et al.*, 1995). Portanto, as observações realizadas em diferentes graus de turbidez não deveriam ser agrupadas, exigindo inspeção da frequência das distribuições das distâncias dos indivíduos avistados nos diferentes níveis de turbidez, para estimar e corrigir a diminuição dos casos detectados (Ensign *et al.*, 1995).

Baixos níveis de luminosidade podem induzir efeitos semelhantes, necessitando, também, de ação corretiva. Vários autores utilizaram lanternas para realizar

observações noturnas (Campbell & Neuner, 1985; Reeves *et al.*, 1987; Sabino & Castro, 1990; Sabino, neste volume). Alguns não detectaram reação dos peixes à luz (Campbell & Neuner, 1985; Heggenes *et al.*, 1993), porém outros relataram que luzes, ligadas por algum tempo, atraíam os peixes (Hill & Grossman, 1993). Talvez por isto, estudos com observações noturnas não incluíram medições detalhadas do micro-hábitat e sim identificação das principais trocas de hábitat ao longo do ciclo diurnal (Reeves *et al.*, 1987; Hill & Grossman, 1993). Outros marcaram as posições dos peixes durante a noite e mediram as variáveis do micro-hábitat na manhã seguinte (Heggenes *et al.*, 1993).

Quase todos os estudos que envolveram observações noturnas dos peixes, verificaram trocas de micro-hábitat em relação às posições diurnas. Aparentemente, espécies visíveis quando se alimentam, têm tendência de permanecerem inativas durante a noite. Elas se transferem para águas rasas e lentas ou procuram proteção sob cobertura (substrato, vegetação aquática), ocupando posições de velocidade focal zero ou perto de zero (Reeves *et al.*, 1987; Sabino & Castro, 1990; Hill & Grossman, 1993). Nas latitudes nórdicas, este padrão de ciclos diurnais de atividade e uso do hábitat pode mudar sazonalmente, sendo que alguns salmonídeos foram registrados como inativos, escondidos ou em águas de baixa velocidade, durante o dia, e emergindo dos seus refúgios, para se alimentarem, à noite (Campbell & Neuner, 1985; Heggenes *et al.*, 1993).

Nos riachos temperados, espécies como a enguia européia, *Anguilla anguilla*, podem estar ativas tanto durante o dia, como à noite (Greenberg, 1991; Grossman *et al.*, 1995b; Petty & Grossman, 1996), sendo que alguns ictalurídeos são considerados noturnos (Winemiller, 1991). Em geral, os riachos neotropicais, incluindo aqueles no Brasil, possuem uma variedade de siluriformes, particularmente os pimelodídeos (*Rhamdia*, *Pimelodella*, *Rhamdella*), de synbranchiformes e de gymnotiformes noturnos (Lowe-Mcconnell, 1964; Uiedá, 1984; Costa, 1987; Sabino & Castro, 1990; Winemiller, 1991). Na África tropical alguns bagres Mochokidae também são noturnos (Winemiller, 1991). Considerando tudo isto, parece que qualquer estudo descritivo do uso do hábitat deveria incluir algumas informações sobre as trocas de hábitat ao longo do ciclo diurnal. Isto certamente aumenta as demandas logísticas, porém, pelo menos algum tipo de descrição geral do micro-hábitat noturno deveria ser proporcionado. Se o estudo se dirige às espécies noturnas, seriam necessários mais detalhes para a descrição de seus micro-hábitats.

### **Análise de dados. Procedimentos univariados e multivariados**

Durante toda esta resenha mencionei repetidamente que a covariação entre as diferentes características do hábitat físico é amplamente difundida nos estudos de riachos. Nesta situação parece ser útil descrever a variação do micro-hábitat (tanto do ambiente como das posições ocupadas pelos peixes) em termos de gra-

dientes multivariados refletindo a mudança simultânea dos parâmetros correlacionados do hábitat. Isto seria particularmente adequado se, como sugerido por Shirvell & Dungey (1983), Mathur *et al.* (1985) e Hughes & Dill (1990), os peixes selecionarem combinações adequadas das características do micro-hábitat ao invés de parâmetros isolados. Outrossim, o número relativamente alto (7-9) de variáveis do micro-hábitat geralmente utilizadas tornam impraticável a apresentação independente dos resultados. Isto tornou freqüente a utilização de análises multivariadas nos estudos do uso do micro-hábitat (Matthews & Hill, 1980; Baker & Ross, 1981; Moyle & Senanayake, 1984; Grossman & Freeman, 1987; Felley & Felley, 1987; Vondracek & Longanecker, 1993).

Isto não quer dizer que os métodos univariados sejam necessariamente inadequados ou inferiores, uma vez que diferentes autores confiaram exclusivamente neles (Gorman, 1988a; Heggenes, 1988b; Rincón *et al.*, 1992) e que técnicas multivariadas têm suas próprias limitações. As análises multivariadas assumem que os dados possuem certas propriedades de distribuição (*e.g.*, distribuição normal). Estes requisitos são mais ou menos rigorosos dependendo da técnica em particular (*e.g.*, a análise de componentes principais é de uma certa forma mais tolerante do que a análise das funções discriminantes) e como é utilizada (propósitos puramente descritivos ou para teste de hipóteses). Ademais, as transformações (log, arco-seno e outras) podem, até certo ponto, melhorar o comportamento dos dados. Em todo caso, uma discussão sobre as diferentes técnicas multivariadas vai além do objetivo deste trabalho, sendo que os leitores podem utilizar como referência qualquer livro sobre análise multivariada (*e.g.*, Pimentel, 1979; Digby & Kempton, 1987). Outra questão relevante é que os diferentes eixos multivariados podem exigir algum grau de interpretação por parte do pesquisador. Em contraste, por exemplo, as medições da profundidade da coluna d'água são diretas e objetivas.

Concluindo, os objetivos do estudo e as características da atribuição de dados deveria guiar a escolha dos métodos analíticos. Naturalmente, as técnicas univariadas e multivariadas não se excluem mutuamente, podendo complementar-se (Moyle & Senanayake, 1984; Heggenes & Saltveit, 1990; Wood & Bain, 1995), e mesmo se o tratamento dos dados e a apresentação dos resultados forem principalmente univariados, a descrição de covariação por meio de uma simples análise de correlação deverá contribuir para uma melhor interpretação dos dados encontrados (Baltz *et al.*, 1987, 1991).

Os ictiólogos vêm utilizando diferentes técnicas multivariadas e em diversas formas. Os métodos baseados em combinações lineares das variáveis originais, tais como análise dos componentes principais (PCA), análise de função discriminante (DFA) e suas respectivas derivações (análise de fatores, FA; análise canônica discriminante, CAD) foram, de longe, as escolhas mais populares (Baker & Ross, 1981; Moyle & Vondracek, 1985; Felley & Felley, 1987; Grossman & Freeman, 1987;

Bain et al., 1988; Vondracek & Longanecker, 1993). Todos estes empregaram a matriz de correlação ao invés da matriz de covariância, uma vez que as variáveis do micro-hábitat são tipicamente medidas em diferentes escalas. A análise multivariada da variância (MANOVA) também foi utilizada (Wood & Bain, 1995), assim como os métodos não-lineares baseados na análise de correspondência (Pouilly, 1993).

A maioria das aplicações tiveram como objetivo a elucidação dos eixos multivariados refletindo a variação no uso do hábitat entre grupos de peixes que podem ser de diferentes espécies e/ou classes etárias. Um peixe (linhas) pelas variáveis do micro-hábitat (colunas) é submetido a DFA (Baker & Ross, 1981) ou PCA (Moyle & Senanayake, 1984; Moyle & Vondracek, 1985; Ross *et al.*, 1987; Wikramanayake & Moyle, 1990; Heggenes & Saltveit, 1990; Vondracek & Longanecker, 1993; Wood & Bain, 1995). Então, as diferenças no uso do hábitat são inferidas a partir da posição dos grupos de peixes e coeficientes das variáveis originais nos eixos resultantes. Grossman e seus colaboradores modificaram este procedimento básico identificando primeiro (com testes univariados Kruskal-Wallis) quais das variáveis do micro-hábitat mostravam diferenças significativas entre os grupos, submetendo apenas essas ao CD (se nenhum eixo com uma taxa de variação  $> 1$  era extraído, a análise multivariada não continuava, utilizando-se, em seu lugar, testes univariados). Esta técnica foi utilizada para a avaliação das diferenças intra (sazonal e ontogenética) e interespecíficas no uso do hábitat e da variação sazonal na disponibilidade do micro-hábitat (Grossman & Freeman, 1987; Grossman *et al.*, 1987a, b; Freeman *et al.*, 1990; Grossman & Sostoa, 1994a, b; Petty & Grossman, 1996).

A utilização de testes multivariados, para examinar a seleção do micro-hábitat, tem sido menos comum. A maioria dos estudos acima citados, que avaliaram a segregação no uso do hábitat através de técnicas multivariadas, contaram com testes univariados para detectar a utilização não-aleatória do micro-hábitat. Não obstante, Woods & Bain (1995) utilizaram MANOVA para detectar as diferenças entre as áreas onde uma espécie estava ausente e aquelas onde estava presente. Um procedimento diferente é o de identificar gradientes multivariados do ambiente, independente da presença dos peixes, examinando a distribuição dos mesmos ao longo destes. Desta forma, Matthews & Hill (1980) estimaram simultaneamente as condições do micro-hábitat e da abundância dos peixes em uma série de pontos amostrais (áreas de tarrafa). Estes pontos foram ordenados ao longo dos dois primeiros eixos da variação nas características do hábitat identificadas por uma PCA. Matthews & Hill (1980) avaliaram visualmente as respostas de uma dada espécie às condições do hábitat, plotando cada ponto proporcionalmente à abundância de exemplares.

Um aperfeiçoamento deste procedimento básico é o de separar os componentes principais que representam uma variação significativa do hábitat, daqueles que são irrelevantes, utilizando regras para a seleção do componente (Pimentel,

1979; Grossman *et al.*, 1991), ao invés de estabelecer um número arbitrário *a priori*. Grossman & Freeman (1987) mediram as condições do micro-hábitat nas posições individuais dos peixe (uso do hábitat) e de pontos selecionados aleatoriamente (disponibilidade de hábitat). Aplicaram uma PCA para a disponibilidade da marcação dos dados, escolhendo componentes ecologicamente interpretáveis e com autovalor  $>1$  sendo este significativamente diferente de todos os outros componentes menores, de acordo com o teste de Bartlett (Pimentel, 1979). A quantidade de componentes significativos mudou sazonalmente, mas, os componentes até o número quatro eram ocasionalmente retidos. Então, a localização de cada espécie era atribuída aos componentes selecionados e sua distribuição de frequência estatisticamente comparada com aquela das posições disponíveis (teste qui-quadrado). Este procedimento foi, desde então, utilizado repetidamente por Grossman e seus colaboradores (Grossman *et al.*, 1987a, b; Freeman *et al.*, 1990; Grossman & Boulé, 1991; Grossman & Sostoa, 1994a, b; Petty & Grossman, 1996; Rincón & Grossman, 1998). Felley & Felley (1987) utilizaram métodos intermediários. Como Matthews & Hill (1980), registraram dados do micro-hábitat e abundância de peixes em áreas de pesca por tarrafa, os quais foram ordenados ao longo de gradientes multivariados do hábitat (através de PCA e análise fatorial). Os fatores foram escolhidos *a posteriori* (aparentemente baseados só na interpretabilidade), comparando estatisticamente o uso por peixes e a disponibilidade (teste de Levene para homogeneidade de variância).

Uma avaliação univariada da seleção do micro-hábitat implica em comparações semelhantes, porém estas são para variáveis como a profundidade da coluna d'água, a média da velocidade ou a composição do substrato ao invés das atribuições dos componentes principais, que refletem os gradientes multivariados. Alguns autores compararam os valores destas variáveis nos locais onde ocorrem os peixes *vs.* aqueles com ausência de peixes (Rinne, 1985, 1991; Bain *et al.*, 1988; Douglas *et al.*, 1994; Wood & Bain, 1995), enquanto outros compararam as condições do micro-hábitat nas localizações dos peixes a uma estimativa da disponibilidade geral, *i.e.*, a posição selecionada sem considerar a presença do peixe ou sua ausência (Moyle & Baltz, 1985; Moyle & Vondracek, 1985; Gorman, 1987, 1988 a; Baltz *et al.*, 1991; Heggenes *et al.*, 1991a; Rincón *et al.*, 1992) Embora ambas as alternativas tentem detectar instâncias do uso do micro-hábitat seletivo, seu propósito final pode não ser absolutamente idêntico. A primeira parece mais interessada na identificação de características distintas dos micro-hábitats de peixes: variáveis que elucidaram as respostas junto com os valores, relatando a preferência dos peixes (Bain, 1995). A segunda se ocupa, também, das variáveis utilizadas não seletivamente.

As comparações do primeiro tipo foram realizadas através da análise de variância (ANOVA) ou testes-t equivalentes, enquanto as outras contaram com os testes qui-quadrado e/ou a computação de índices de preferência. Os testes qui-quadrado podem ser mais adequados para detectar o uso seletivo, quando a res-

posta do peixe para com a variável não é linear, tal como evitar valores muito baixos e muito altos de um parâmetro particular do micro-habitat (Rincón *et al.*, 1992; Petty & Grossman, 1996). Nestas circunstâncias, não é concebível que as posições com ou sem peixe possam ter valores médios semelhantes, embora os primeiros devessem ter uma variação menor. ANOVA é um modelo linear e seu uso nas condições de não-linearidade não é adequado.

## Perspectivas

Na introdução desta resenha mencionei uma série de áreas de pesquisa que se beneficiaram com os *insights* obtidos a partir do estudo do uso do micro-habitat por peixes de riacho. No meu ponto de vista, todos estes tópicos poderão proporcionar muitas oportunidades para uma pesquisa produtiva e interessante. Acredito que existe uma séria necessidade de aumentar a cobertura geográfica dos estudos de micro-habitat. A maior parte do trabalho foi desenvolvida em riachos da zona temperada da Europa e América do Norte, enquanto que os trópicos receberam muito pouca atenção. Entretanto, precisamos examinar assembléias de peixes com diferentes composições taxonômicas e histórias evolutivas para a obtenção de inferências gerais (Winemiller, 1991). Atualmente já se dispõe de literatura para tentar responder às questões básicas sobre a frequência da seletividade ou da sobreposição interespecífica no uso do micro-habitat, ou mesmo sobre em quais parâmetros do habitat a segregação interespecífica é mais freqüente e clara. Mas, devemos lembrar que, seja qual for a conclusão, ainda não sabemos até que ponto se aplica à diversidade de assembléias de peixes de riachos.

Até agora, só tenho conhecimento de alguns poucos estudos provenientes de riachos tropicais que podem ser considerados "estudos do uso do micro-habitat" como definido no início desta resenha em que são examinadas assembléias de peixes em sua totalidade. Uma série de contribuições do Sri Lanka (Moyle & Senanayake, 1984; Wikramanayake & Moyle, 1989; Wikramanayake, 1990) são relevantes. Existe também um trabalho recente vindo do oeste da África (Pouilly, 1993) e uma descrição qualitativa proveniente do Brasil (Sabino & Castro, 1990). Algumas informações espalhadas podem ser encontradas em estudos com diferentes propósitos ou em livros sobre peixes (Zaret & Rand, 1971; Gorman & Karr, 1978; Angermeier & Karr, 1983; Uieda, 1984; Costa, 1987; Pethiyagoda, 1991; Skelton, 1993). Desta forma, acredito que os riachos brasileiros oferecem uma oportunidade valiosa para estudos descritivos, podendo assim reduzir esta lacuna geográfica do conhecimento. O valor da pesquisa dependerá diretamente da adequação dos planejamentos de amostragem e metodologias utilizadas.

Em um nível mais geral, acredito que ainda exista a necessidade de um trabalho experimental para avaliar até que ponto os padrões do uso do habitat observa-

dos no campo surgem das interações intra ou interespecíficas (Fausch, 1988). A meu ver, as manipulações no campo e experiências em riachos artificiais (*e.g.*, Grossman & Boule, 1991; Gorman, 1988b) se complementam, sendo ambas necessárias. O sucesso da pesquisa experimental parece estar ligado a uma obtenção prévia de dados de campo, que permitam a identificação das questões relevantes, necessário para a elaboração do planejamento de experiências adequadas (*e.g.*, Gorman 1988a, b; Grossman & Freeman, 1987; Grossman & Boulé, 1991; Grossman *et al.*, 1995b; Rincón & Grossman, 1998). O planejamento cuidadoso das experiências é crítico em todas as situações. Um planejamento experimental é uma sub-disciplina estatística por si mesma, em sua totalidade, porém, existem livros que podem auxiliar os ecólogos envolvidos nesta tarefa (Mead, 1988; Winer *et al.*, 1991; Scheider & Gurevitch, 1993).

A interpretação de padrões interespecíficos do uso do micro-hábitat pode ser amplamente melhorada quando são consideradas as relações filogenéticas entre as espécies, como demonstrado por Douglas & Matthews (1992) e Gorman (1992). Certamente, este tipo de pesquisa está limitado à disponibilidade de hipóteses das relações filogenéticas para os táxons envolvidos, porém, quando se tornarem disponíveis, representarão oportunidades para uma pesquisa interessante.

A pesquisa dos mecanismos de seleção do hábitat por peixes de riacho é relativamente escassa (Fausch, 1984; Hughes & Dill, 1990; Hill & Grossman, 1993), sendo que uma expansão taxonômica e geográfica é altamente desejável. Isto, obviamente, enfrenta alguns problemas, uma vez que esta pesquisa implica freqüentemente na formulação de modelos preditores do uso do hábitat, dependendo de um bom conhecimento da história natural das espécies referidas e requerendo, freqüentemente, um trabalho auxiliar extensivo de laboratório. Entretanto, estudos como os de Petty & Grossman (1996) são mais fáceis de serem implementados e proporcionam uma informação valiosa sobre os processos que determinam os padrões observados do uso do hábitat assim como uma base para futuros desenvolvimentos.

A exploração das ligações entre morfologia e uso do micro-hábitat também se beneficiariam de mais pesquisas desenvolvidas nos riachos neotropicais (ver Peres-Neto, neste volume). Há alguma informação sobre a ecomorfologia de peixes neotropicais de água doce (Strauss, 1987; Winemiller, 1991; Winemiller *et al.*, 1995), porém, parece que ainda existe uma lacuna de estudos que considerem a morfologia e o hábitat simultaneamente. Em termos mais gerais, existe também uma pequena quantidade de pesquisas que não somente elucidam a presença de uma ligação ecomorfológica, mas, também focalizam a própria ligação. A extensão e forma de como o comportamento atua como mediador do resultado da relação eco-morfológica (Ricklefs & Miles, 1994), ou as conexões entre o tipo morfológico, a flexibilidade comportamental, o desempenho funcional, assim como a ecologia de peixes de riachos, se apresentam como áreas de pesquisa promissoras (Wainwright, 1994; Reilly & Wainwright, 1994).

Concluindo, a relação entre a seleção do micro-hábitat e a distribuição espacial dos indivíduos nas paisagens fragmentadas, assim como suas implicações para a dinâmica de populações, em peixes de riachos, está apenas começando a ser examinada (Oksanen *et al.*, 1995). Outras conseqüências (evolutivas, de genética de populações, de gerenciamento, entre outras) da interação entre o uso do hábitat e a heterogeneidade espacial, receberam até agora, considerações principalmente teóricas (Grossman *et al.*, 1995a; mas, ver Power, 1992). Entretanto, existem evidências mostrando que a dinâmica de população dos peixes de riacho pode ser afetada pela interconexão espacial entre sub-populações diferentes (Linfield, 1985; Winston *et al.*, 1991) sendo que estas respondem à variação do hábitat físico em escalas espaciais relativamente pequenas (Beard & Carline, 1991). A análise dos efeitos da seleção individual do micro-hábitat nas escalas espaciais superiores é, certamente, uma área de pesquisa promissora, assim como a abordagem que considera o uso do micro-hábitat como resultado do processo de seleção de fragmentos (Grossman *et al.*, 1995a; Petty & Grossman, 1996).

### Agradecimentos

Pedro Peres-Neto ajudou ao longo do processo editorial. Agradeço também aos outros editores desta resenha por proporcionarem esta oportunidade de reunir minhas idéias sobre o estudo do uso do micro-hábitat por peixes de riacho. Durante a elaboração deste capítulo, recebi suporte financeiro do M.E.C., um subsídio para pré-doutorado do programa P.F.P.I. e uma bolsa de estudos para pós-doutorado da MEC/Fulbright.

### Referências bibliográficas

- ALLAN, J.R. 1986. The influence of species composition on behavior in mixed-species cyprinid shoals. *Journal of Fish Biology*, **29** (Supplement A): 97-106.
- ALTMANN, J. 1974. Observational study of behavior: sampling methods. *Behaviour*, **49**: 227-265.
- ANGERMEIER, P.L. 1985. Spatiotemporal patterns of foraging success for fishes in an Illinois stream. *American Midland Naturalist*, **114**: 342-359.
- ANGERMEIER, P.L. 1987. Spatiotemporal variation in habitat selection by fishes in small Illinois streams. pp. 52-60. In: Matthews, W.J. & D.C. Heins (eds.), *Community and Evolutionary Ecology of North American stream fishes*. University of Oklahoma Press, Norman.



- ANGERMEIER, P.L. & J.R. KARR. 1983. Fish communities along environmental gradients in a system of tropical streams. *Environmental Biology of Fishes*, **9**: 117-135.
- ANGERMEIER, P.L. & J.R. KARR. 1984. Relationships between eroding debris and fish habitat in a small stream. *Transactions of the American Fisheries Society*, **113**: 716-726.
- ANGERMEIER, P.L. & P.C. CARLSON. 1985. Effects of season and substrate on availability of drift for fish in a small warmwater stream. *Transactions of Illinois Academy of Science*, **78**: 199-206.
- BACHMAN, R.A. 1984. Foraging behavior of free-ranging wild and hatchery brown trout in a stream. *Transactions of the American Fisheries Society*, **113**: 1-32.
- BAGLINIERE, J.L. & D. ARRIBE-MOUTOUNET. 1985. Microrepartition des populations de truite commune (*Salmo trutta* L.) de juvenile de saumon atlantique et des autres espèces présentes dans la partie haute du Scorff (Bretagne). *Hydrobiologia*, **120**: 229-239.
- BAIN, M.B. 1995. Habitat at the local scale: multivariate patterns for stream fishes. *Bulletin de la Pêche et de la Pisciculture*, 337/338/339: 165-177.
- BAIN, M.B. & J.T. FINN. 1991. Analysis of microhabitat use by fish: investigator effect and investigator bias. *Rivers*, **2**: 57-65.
- BAIN, M.B., FINN, J.T. & H.E. BOOKE. 1985a. Quantifying stream substrate for habitat analysis studies. *North American Journal of Fisheries Management*, **5**: 499-506.
- BAIN, M.B., FINN, J.T. & H.E. BOOKE. 1985b. A quantitative method for sampling riverine microhabitats by electrofishing. *North American Journal of Fisheries Management*, **5**: 489-493.
- BAIN, M.B., FINN, J.T. & H.E. BOOKE. 1988. Streamflow regulation and fish community structure. *Ecology*, **69**: 382-392.
- BAKER, J.A. & S.T. ROSS. 1981. Spatial and temporal resource utilization by southeastern cyprinids. *Copeia*, **1981**: 178-189.
- BAKER, J.A., KILLGORE, K.J. & S.A. FOSTER. 1994. Population variation in spawning current speed selection in the blacktail shiner, *Cyprinella venusta* (Pisces: Cyprinidae). *Environmental Biology of Fishes*, **39**: 357-364.
- BALON, E.K. 1975. Reproductive guilds of fishes: A proposal and definition. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, **32**: 821-864.

- BALTZ, D.M., MOYLE, P.B. & N.J. KNIGHT. 1982. Competitive interactions among benthic stream fishes, riffle sculpin, *Cottus gulosus*, and speckled dace, *Rhynchithys osculus*. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **39**: 1502-1511.
- BALTZ, D.M., VONDRACEK, B., BROWN, L.R. & P.B. MOYLE. 1987. Influence of temperature on microhabitat choice by fishes in a California stream. *Transactions of the American Fisheries Society*, **116**: 12-20.
- BALTZ, D.M., VONDRACEK, B., BROWN, L.R. & P.B. MOYLE. 1991. Seasonal changes in microhabitat selection by rainbow trout in a small stream. *Transactions of the American Fisheries Society*, **120**: 166-176.
- BARAS, E. 1995. An improved electrofishing methodology for the assessment of habitat use by young-of-the-year fishes. *Archiv für Hydrobiologie*, **134**: 403-415.
- BARRETT, J.C., GROSSMAN, G.D. & J. ROSENFELD. 1992. Turbidity induced changes in reactive distance in rainbow trout. *Transactions of the American Fisheries Society*, **121**: 437-443.
- BART, H.L. Fish habitat association in an Ozark stream. *Environmental Biology of Fishes*, **24**: 173-186.
- BEAMISH, F.W.H. 1980. Swimming performance and oxygen consumption of the charrs. pp. 739-748. In: Balon, E.K. (ed.) *Charrs, salmonid fishes of the genus Salvelinus*. Dr. W. Junk Publishers, The Hague.
- BEARD, T.D. & R.F. CARLINE. 1991. Influence of spawning and other stream habitat features on spatial variability of wild brown trout. *Transactions of the American Fisheries Society*, **120**: 711-722.
- BECHARA, J.A., MOREAU G. & L. HARE. 1993. The impact of brook trout (*Salvelinus fontinalis*) on an experimental stream benthic community: the role of spatial and size refugia. *Journal of Animal Ecology*, **62**: 451-464.
- BERG, L. & T.G. NORTHCOTE. 1985. Changes in territorial, gill-flaring and feeding behaviour in juvenile coho salmon (*Onchorhynchus kisutch*) following short-term pulses of suspended sediment. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **42**: 1410-1417.
- BISSON, P.A., NIELSEN, J.L., PALMASON, R.A. & L.E. GROVE. 1982. A system of naming habitat types in small streams, with examples of habitat utilization by salmonids during low streamflow. In: Armantrout, N.B. (de.): *Acquisition and utilization of aquatic habitat inventory information*. American Fisheries Society, Western Division, Bethesda.

- BISSON, P.A., SULLIVAN, K. & J.L. NIELSEN. 1988. Channel hydraulics, habitat use and body form of juvenile coho salmon, steelhead and cutthroat trout in streams. *Transactions of the American Fisheries Society*, **117**: 262-273.
- BOHLIN, T. 1977. Habitat selection and inter cohort competition of juvenile sea trout (*Salmo trutta*). *Oikos*, **29**: 112-117.
- BOUSSU, M.F. 1954. Relationships between trout populations and cover on a small stream. *Journal of Wildlife Management*, **18**: 229-239.
- BOVEE, K.D. 1982. A guide to stream habitat analysis using the instream flow incremental methodology. U.S. Fish and Wildlife Service. Biological Services Program. FWS/OBS-82/26.
- BOZEK, M.A. & F.J. RAHEL. 1991. Assessing habitat requirements of young Colorado River cutthroat trout by use of macrohabitat and microhabitat analyses. *Transactions of the American Fisheries Society*, **120**: 571-581.
- BOZEK, M.A. & F.J. RAHEL. 1992. Generality of microhabitat suitability models for young Colorado river cutthroat trout (*Onchorhynchus clarki pleuriticus*) across sites and among years in Wyoming streams. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **49**: 552-564.
- BRETT, J.R. & N.R. GLASS. 1973. Metabolic rates and critical swimming speeds of sockeye salmon (*Onchorhynchus nerka*) in relation to size and temperature. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*. **30**: 379-387.
- BROOKS, D.R. & D.A. MCLENNAN. 1991. *Phylogeny, ecology and behavior: a research program in comparative biology*, University of Chicago Press, Chicago. 434p.
- BROOKS, D.R. 1985. Historical ecology: A new approach to studying the evolution of ecological associations. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, **72**: 660-680.
- BRUSVEN, M.A. & S.T. ROSE. 1981. Influence of substrate composition and suspended sediment on insect predation by the torrent sculpin, *Cottus rhotheus*. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **38**: 1444-1448.
- BUGERT, R.M., BJORN, T.C., & V.R. MEEHAN. 1991. Summer habitat use by young salmonids and their responses to cover and predators in a small southeast Alaska stream. *Transactions of the American Fisheries Society*, **120**: 474-485.
- BURTON, G.W. & E.P. ODUM. 1945. The distribution of stream fish in the vicinity of Mountain Lake, Virginia. *Ecology*, **26**: 182-194.

- CAMPBELL, R.F. & J.H. NEUNER. 1985. Seasonal and diurnal shifts in habitat utilized by resident rainbow trout (*Salmo gairdneri*) observed in western Oregon Cascade Mountain streams. *Proceedings of the Symposium on Small Hydropower and Fisheries*. Denver, Colorado, May 1-3 1985. American Fisheries Society, Bethesda.
- CHIPPS, S.R., PERRY, W.B. & S.A. PERRY. 1994. Patterns of microhabitat use among four species of darters in three Appalachian streams. *American Midland Naturalist*, **131**: 175-180.
- CIBOROWSKI, J.J.H. 1991. Head tube: a simple device for estimating velocity in running water. *Hydrobiologia*, **222**: 109-114.
- CONNELL, J.H. 1980. Diversity and the coevolution of competitors, or the ghost of competition past. *Oikos*, **35**: 131-138.
- CONNELL, J.H. 1983. On the prevalence and relative importance of interspecific competition: evidence from field experiments. *American Naturalist*, **122**: 661-696.
- COPP, G.H. 1989. Electrofishing for fish larvae and 0+ juveniles: equipment modifications for increased efficiency with short fishes. *Aquaculture and Fisheries Management*, **20**: 177-186.
- COPP, G.H. 1992. Comparative microhabitat use of cyprinid larvae and juveniles in a lotic floodplain channel. *Environmental Biology of Fishes*, **33**: 181-193.
- COSTA, W.J.E.M. 1987. Feeding habits of a fish community in a tropical coastal stream, Rio Mato Grosso, Brazil. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, **22**: 145-153.
- CUMMINS, K.W. 1962. An evaluation of some techniques for the collection and analysis of benthic samples with special emphasis on lotic waters. *American Midland Naturalist*, **67**: 477-504.
- CUNJAK, R & J.M. GREEN. 1983. Habitat utilization by brook char (*Salvelinus fontinalis*) and rainbow trout (*Salmo gairdneri*) in Newfoundland streams. *Canadian Journal of Zoology*, **61**: 1214-1219.
- CUNJAK, R & G. POWER. 1986. Winter habitat utilization by stream resident brook trout (*Salvelinus fontinalis*) and brown trout (*Salmo trutta*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **43**, 1970-1981.
- CUNJAK, R & G. POWER. 1987. Cover use by stream resident trout in winter: a field experiment. *Transactions of the American Fisheries Society*, **7**: 539-544.
- DANIELS, R.A. & S.J. WISNIEWSKI. 1994. Feeding ecology of reddsides dace, *Clinostomus elongatus*. *Ecology of Freshwater Fishes*, **3**: 176-183.

- DIAMOND, J.M. 1978. Niche shifts and the rediscovery of interspecific competition. *American Scientist*, **66**: 322-331.
- DIAS, P.C. 1996. Sources and sinks in population biology. *Trends in Ecology and Evolution*, **11**: 326-330.
- DIGBY, P. G. N. & R.A. KEMPTON. 1987. *Multivariate analysis of ecological communities*. Chapman and Hall, London. 206 pp.
- DOLLOFF, C.A. & G.H. REEVES. 1990. Microhabitat partitioning among stream dwelling juvenile coho salmon, *Onchorhynchus kisutch*, and Dolly Varden, *Salvelinus malma*. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **47**: 2297-2306.
- DOUGLAS, M.E. & W.J. MATTHEWS. 1992. Does morphology predicts ecology? Hypothesis testing within a freshwater stream fish assemblage. *Oikos*, **65**: 213-224.
- DOUGLAS, M.E., MARSH, P.C. & W.L. MINCKLEY. 1994. Indigenous fishes of Western North America and the hypothesis of competitive displacement: *Meda fulgida* (Cyprinidae) as a case study. *Copeia*, **1994**: 9-19.
- DUDGEON, D. 1987. Niche specificities of four fish species (Homalopteridae, Cobitidae and Gobiidae) in a Hong Kong forest stream. *Archiv für Hydrobiologie*, **108**: 349-364.
- ECCLES, D.H. 1986. Diet of the cyprinid fish *Barbus aeneus* (Burchell) in the P.K. le Roux Dam, South Africa, with special reference to the effect of turbidity on zooplanktivory. *South African Journal of Zoology*, **21**: 257-263.
- EMLEN, J.M. 1966. The role of time and energy in food preference. *American Naturalist*, **100**: 611-617.
- ENSGIN, W.E., ANGERMEIER, P.L. & C.A. DOLLOFF. 1995. Use of line transects to estimate the abundance of benthic stream fishes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **52**: 213-222.
- EVEREST, F.H. 1967. Midget Benzel current speed tube for ecological investigations. *Limnology and Oceanography*, **12**: 179-180.
- EVEREST, F.H. & D.W. CHAPMAN. 1972. Habitat selection and spatial interaction by juvenile chinook salmon and steelhead trout in two Idaho streams. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, **29**: 91-100.
- FACEY, D.E. & G.D. GROSSMAN. 1990. The metabolic cost of maintaining position for four North American stream fishes: effects of season and velocity. *Physiological Zoology*, **63**: 757-776.

- FACEY, D.E. & G.D. GROSSMAN. 1992. The relationship between water velocity, energetic costs and microhabitat utilization on four North American stream fishes. *Hydrobiologia*, **239**: 1-6.
- FAUSCH, K.D. 1984. Profitable stream positions for salmonids: relating specific growth rate to net energy gain. *Canadian Journal of Zoology*, **62**: 441-451.
- FAUSCH, K.D. 1988. Test of competition between native and introduced salmonids in streams. What have we learned? *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **45**: 238-246.
- FAUSCH, K.D. 1993. Experimental analysis of microhabitat selection by juvenile steelhead (*Onchorhynchus mykiss*) and coho salmon (*O. kisutch*) in a British Columbia. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **50**: 1198-1207.
- FAUSCH, K.D. & R.J. WHITE. 1981. Competition between brook trout (*Salvelinus fontinalis*) and brown trout (*Salmo trutta*) for positions in a Michigan stream. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **38**: 1220-1227.
- FAUSCH, K.D. & R.J. WHITE. 1986. Competition among juveniles of coho salmon, brook trout, and brown trout in a laboratory stream. *Transactions of the American Fisheries Society*, **115**: 363-381.
- FAUSCH, K.D., HAWKES, C.L. & M.G. PARSONS. 1988. Models that predict standing crop of stream fish from habitat variables: 1950-85. U.S. Forest Service General Technical Report. PNW-GTR-213. 52 pp.
- FELDMETH, T.R. & T.M. JENKINS. 1973. An estimate of the energy expenditure by rainbow trout (*Salmo gairdneri*) in a small mountain stream. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, **30**: 1755-1759.
- FELLEY, J.D. 1984. Multivariate identification of morphological-environmental relationships within the Cyprinidae (Pisces). *Copeia*, **1984**: 442-455.
- FELSENSTEIN, J. 1985. Phylogenies and the comparative method. *American Naturalist*, **125**: 1-15.
- FISHER, W.L. & PEARSON, W.D. 1987. Patterns of resource utilization among four species of darters in three central Kentucky streams. pp. 69-76. In: Matthews, W.J. & D.C. Heins (eds.), *Community and Evolutionary Ecology of North American streamfishes*. University of Oklahoma Press, Norman.
- FORMAN, R.T.T. & M. GODRON. 1986. *Landscape ecology*. John Wiley & Sons, New York. 619p.

- FRASER, D.F. & T.E. SISE. 1980. Observations on stream minnows in a patchy environment: a test of a theory of habitat distribution. *Ecology*, **61**: 790-797.
- FREEMAN, M.C. & G.D. GROSSMAN. 1993. Effect of hábitat availability on dispersion of a stream cyprinid. *Environmental Biology of Fishes*, **37**: 121-130.
- FREEMAN, M.C., VIÑOLAS, D., GROSSMAN, G.D. & A. de SOSTOA. 1990. Microhabitat use by *Blennius fluviatilis* in the Río Matarraña, Spain. *Freshwater Biology*, **24**: 335-345.
- FRETWELL, S.D. & H.L. LUCAS. 1970. On territorial behaviour and other factors influencing habitat distribution in birds. I. Theoretical development. *Acta Biotheoretica*, **19**: 16-36.
- GARDNER, M.B. 1981. Mechanisms of size selectivity by planktivorous fish: a test of hypotheses. *Ecology*, **62**: 571-578.
- GARMAN, G.C. 1991. Use of terrestrial arthropod prey by a stream-dwelling cyprinid fish. *Environmental Biology of Fishes*, **30**: 325-331.
- GATZ, A.J. Jr. 1979a. Ecological morphology of freshwater stream fishes. *Tulane Studies in Zoology and Botany*, **21**: 91-124.
- GATZ, A.J. Jr. 1979b. Community organization in fishes as indicated by morphological features. *Ecology*, **60**: 711-718.
- GATZ, A.J. Jr. 1981. Morphologically inferred niche differentiation in stream fishes. *American Midland Naturalist*, **106**: 10-21.
- GATZ, A.J. Jr., SALE, M.J. & J.M. LOAR. 1987. Habitat shifts in rainbow trout: competitive influences of brown trout. *Oecologia*, **74**: 7-19.
- GELWICK, F.P. & W.J. MATTHEWS. 1993. Artificial streams for studies of fish ecology. pp. 343-347. In: Lamberti, G.A. & A.D. Steinman (eds.). *Research in artificial streams: applications, uses, and abuses*. *Journal of the North American Benthological Society*, **12**: 313-384.
- GIBSON, R.J. & G. POWER. 1975. Selection by brook trout (*Salvelinus fontinalis*) and juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*) of shade related to water depth. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, **32**: 1652-1656.
- GORMAN, O.T. 1987. Habitat segregation in an assemblage of minnows in an Ozark stream. pp. 33-41. In: Matthews, W.J. & D.C. Heins (eds.), *Community and Evolutionary Ecology of North American stream fishes*. University of Oklahoma Press, Norman.

- GORMAN, O.T. 1988a. The dynamics of habitat use in a guild of Ozark minnows. *Ecological Monographs*, **58**: 1-18.
- GORMAN, O.T. 1988b. An experimental study of habitat use in an assemblage of Ozark minnows. *Ecology*, **69**: 1239-1250.
- GORMAN, O.T. 1992. Evolutionary ecology and historical ecology: assembly, structure, and organization of stream fish communities. pp. 659-688. In: Mayden, R.L. (ed.), *Systematics, historical ecology, and North American freshwater fishes*. Stanford University Press, Stanford.
- GORMAN, O.T. & J.R. KARR. 1978. Habitat structure and stream fish communities. *Ecology*, **59**: 507-515.
- GRANT, J.W. & D.L.G. NOAKES. 1987. Movers and stayers: foraging tactics of young-of-the-year brook charr, *Salvelinus fontinalis*. *Journal of Animal Ecology*, **56**: 1001-1013.
- GRANT, J.W. & D.L.G. NOAKES. 1988. Aggressiveness and foraging mode of young-of-the-year brook charr, *Salvelinus fontinalis* (Pisces, Salmonidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **22**: 435-445.
- GRADALL, K.S. & W.A. SWENSON. 1982. Responses of brook trout and creek chubs to turbidity. *Transactions of the American Fisheries Society*, **112**: 392-395.
- GREGORY, R.S. 1993. Effect of turbidity in the predator avoidance behavior of juvenile chinook salmon (*Onchorhynchus tshawytscha*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **50**: 241-246.
- GREGORY, R.S. & T.G. NORTHCOTE. 1993. Surface, planktonic, and benthic foraging by juvenile chinook salmon (*Onchorhynchus tshawytscha*) in turbid laboratory conditions. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **50**: 233-240.
- GREENBERG, L.E. 1988. Interactive segregation between the stream fishes *Etheostoma simoterum* and *E. rufilineatum*. *Oikos*, **51**: 193-202.
- GREENBERG, L.E. 1991. Habitat use and feeding behavior of thirteen species of benthic stream fishes. *Environmental Biology of Fishes*, **31**: 389-401.
- GREENBERG, L.E. & R.A. STILES. 1993. A descriptive and experimental study of microhabitat use by young-of-the-year benthic stream fishes. *Ecology of Freshwater Fishes*, **2**: 40-49.
- GROSSMAN, G.D. & M. FREEMAN. 1987. Microhabitat use in a stream fish assemblage. *Journal of Zoology (London)*, **212**: 151-176.



- GROSSMAN, G.D. & V. BOULÉ. 1991. Effects of rosyside dace (*Clinostomus funduloides*) on microhabitat use of rainbow trout (*Onchorhynchus mykiss*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **48**: 1235-1243.
- GROSSMAN, G.D. & A. de SOSTOA. 1994a. Microhabitat use by fish in the lower Rio Matarraña, Spain, 1984-1987. *Ecology of Freshwater Fishes*, **3**: 123-136.
- GROSSMAN, G.D. & A. de SOSTOA. 1994a. Microhabitat use by fish in the upper Rio Matarraña, Spain, 1984-1987. *Ecology of Freshwater Fishes*, **3**: 141-152.
- GROSSMAN, G.D., de SOSTOA, A., FREEMAN, M. & J. LOBÓN-CERVIÁ. 1987a. Microhabitat selection in a Mediterranean riverine fish assemblage. I. Fishes of the lower Matarraña. *Oecologia (Berlin)*, **73**: 490-500.
- GROSSMAN, G.D., de SOSTOA, A., FREEMAN, M. & J. LOBÓN-CERVIÁ. 1987b. Microhabitat selection in a Mediterranean riverine fish assemblage. II. Fishes of the upper Matarraña. *Oecologia (Berlin)*, **73**: 501-512.
- GROSSMAN, G.D., NICKERSON, D.M., & M. FREEMAN. 1991. Principal component analyses of assemblage structure data: utility of tests based on eigenvalues. *Ecology*, **72**: 341-347.
- GROSSMAN, G.D., HILL, J. & J.T. PETTY. 1995a. Observations on habitat structure, population regulation, and habitat use in evolutionarily significant units: a landscape approach. *American Fisheries Society Monograph Series*, **17**: 381-391.
- GROSSMAN, G.D., RATAJCZAK, R.E. & M.K. CRAWFORD. 1995b. Do rock bass (*Ambloplites rupestris*) induce microhabitat shifts in mottled sculpin (*Cottus bairdii*)? *Copeia*, **1995**: 343-353.
- GROST, R.T., HUBERT W.A. & T.A. WESCHE. 1990. Redd site selection by brown trout in Douglas Creek, Wyoming. *Journal of Freshwater Ecology*, **5**: 365-371.
- HABITAT INVENTORY COMMITTEE. 1986. *Aquatic habitat inventory. Glossary and standard methods*. Western Division American Fisheries Society. Bethesda. 134p.
- HART, D.D. 1978. Diversity in stream insects: regulation by rock size and microspatial complexity. *Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie, Verhandlungen*, **20**: 1376-1381.
- HARVEY, B.C. & A.J. STEWART. 1991. Fish size and habitat depth relationships in headwater streams. *Oecologia*, **87**: 336-342.
- HARVEY, P.H. & M.D. PAGEL. 1991. *The comparative method in evolutionary biology*. Oxford University Press, Oxford. 248p.

- HEARN, W.E. & B.E. KYNARD. 1986. Habitat utilization and behavioral interaction of juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*) and rainbow trout (*S. gairdneri*) in tributaries of the White River, Vermont. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **43**: 1988-1998.
- HEGGENES, J. 1988a. Physical habitat selection by brown trout (*Salmo trutta* L.) in riverine systems. *Nordic Journal of Freshwater Research*, **64**: 74-90.
- HEGGENES, J. 1988b. Effects of experimentally increased competition on sedentary adult brown trout (*Salmo trutta*) movement and stream habitat choice. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **45**: 1163-1172.
- HEGGENES, J. & T. TRAAEN. 1988. Downstream migration and critical water velocities in stream channels for four salmonid species. *Journal of Fish Biology*, **32**: 717-728.
- HEGGENES, J. & S.J. SALTVEIT. 1990. Seasonal and spatial microhabitat selection and segregation in young Atlantic salmon *Salmo salar* L., and brown trout, *Salmo trutta* L., in a Norwegian river. *Journal of Fish Biology*, **36**: 707-720.
- HEGGENES, J., NORTHCOTE, T.G. & A. PETER. 1991a. Seasonal habitat selection and preferences by cutthroat trout (*Onchorhynchus clarki*) in a small coastal stream. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **48**: 1364-1370.
- HEGGENES, J., BRABRAND, Å. & S.J. SALTVEIT. 1991b. Comparison of three methods for studies of stream habitat use by young brown trout and Atlantic salmon. *Transactions of the American Fisheries Society*, **119**: 101-111.
- HEGGENES, J., BRABRAND, Å. & S.J. SALTVEIT. 1991c. Microhabitat use by brown trout, *Salmo trutta* L. and Atlantic salmon, *S. salar* L., in a stream: a comparative study of underwater and river bank observations. *Journal of Fish Biology*, **38**: 259-266.
- HEGGENES, J., KROG, O.M., LINDAS, O.R., DOKK G. & T. BREMNES. 1993. Homeostatic behavioural responses in a changing environment: brown trout (*Salmo trutta*) become nocturnal during winter. *Journal of Animal Ecology*, **62**: 295-308.
- HELFMAN, G.S. 1981. The advantage to fish of hovering in shade. *Copeia*, **1981**: 392-400.
- HILL, J. & G.D. GROSSMAN. 1993. An energetic model of microhabitat use for rainbow trout and rosyside dace. *Ecology*, **74**: 685-698.
- HUGHES, N.F. & L.M. DILL. 1990. Position choice by drift-feeding salmonids model and test for arctic (*Thymallus arcticus*) in subarctic mountain streams. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **39**: 1502-1511.

- HUTCHINSON, G.E. 1959. Homage to Santa Rosalia, or why there are so many kind of animals? *American Naturalist*, **20**: 145-159.
- HYNES, H.B.N. 1970. *The ecology of running waters*. University Press, Liverpool. 555p.
- JOBLING, M. 1981. Temperature tolerance and the final preferendum – rapid methods for the assessment of optimum growth temperatures. *Journal of Fish Biology*, **19**: 439-455.
- JOHNSTON, C.E. & L.M. PAGE. 1992. The evolution of complex reproductive strategies in North American minnows (Cyprinidae). pp. 600-621. In: Mayden, R.L. (ed.). *Evolutionary ecology and historical ecology: Assembly, structure, and organization of stream fish communities. Systematics, historical ecology, and North American freshwater fishes*. Stanford University Press, Stanford.
- KALLEBERG, H. 1958. Observations in a stream tank of territoriality and competition in juvenile salmon and trout (*Salmo salar* and *S. trutta* L.). *Reports of the Institute of Freshwater Research of Drottningholm*, **39**: 55-98.
- KEENLEYSIDE, M.H.A. 1962. Skin diving observations of Atlantic salmon and trout in the Miramichi River, New Brunswick. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, **19**: 625-634.
- KESSLER, R.K. & J.H. THORP. 1993. Microhabitat segregation of the threatened spotted darter (*Etheostoma maculatum*) and closely related orangefin darter (*E. bellum*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **50**: 1084-1091.
- KESSLER, R.K. & A.F. CASPER. 1995. Temporal variation in microhabitat use and spatial relations in the benthic fish community of a stream. *American Midland Naturalist*, **134**: 361-370.
- KINGSOLVING, A.D. & M.B. BAIN. 1990. A new approach for measuring cover in fish habitat studies. *Journal of Freshwater Ecology*, **5**: 373-378.
- KRUMBEIN, W.C. 1936. Application of logarithmic moments to size frequency distributions of sediments. *Journal of Sedimentology and Petrology*, **2**: 89-124.
- LAMMENS, E.H.R.R. & W. HOOGENBOEZEM. 1991. Diets and feeding behaviour. pp. 353-376. In: Winfield, I.J. & J.S. Nelson (eds.). *Cyprinid fishes: Systematics, biology and exploitation*. Chapman & Hall, London.
- LARIMORE, R.W. 1961. Fish populations and electrofishing success in a warm-water stream. *Journal of Wildlife Management*, **25**: 1-12.

- LARIMORE, R.W. & D.D GARRELS. 1985. Assessing habitats used by warmwater stream fishes. *Fisheries*, **10**: 10-16.
- LEONARD, P.M. & D.J. ORTH. 1988. Use of habitat guilds to determine instream flow requirements. *North American Journal of Fisheries Management*, **8**: 399-409.
- LIGHTFOOT, G.W. & N.V. JONES. 1979. The relationship between the size of O group roach (*Rutilus rutilus* (L.)), their swimming capability and their distribution in a river. *Proceedings of the First British Freshwater Fisheries Conference*, 230-236.
- LINFIELD, R.S.J. 1985. An alternative concept to home range theory with respect to populations of cyprinids in major river systems. *Journal of Fish Biology*, **27** (Supplement A), 187-196.
- LOBB, M.D. III & D. J. ORTH. 1988. Microhabitat use by the bigmouth chub *Nocomis platyrhynchus* in the New River, West Virginia. *American Midland Naturalist*, **120**, 32-40.
- LOBB, M.D. III & D.J. ORTH. 1991. Habitat use by an assemblage of fish in a large warmwater stream. *Transactions of the American Fisheries Society*, **120**: 65-78.
- LOHR, S.C. & J.L. WEST. 1992. Microhabitat selection by brook and rainbow trout in a southern Appalachian stream. *Transactions of the American Fisheries Society*, **121**: 729-736.
- LOWE-MCCONNELL, R.H. 1964. The fishes of the Rupununi savanna district of British Guiana, South America. Part I. Ecological groupings of fish species and effects of the seasonal cycle on the fish. *Journal of the Linnean Society of London (Zoology)*, **45**: 103-144.
- MCLEAY, D.J., BIRTWELL, I.K., HARTMAN, G.F. & G.L. ENNIS. 1987. Responses of arctic grayling (*Thymallus arcticus*) to acute and prolonged exposure to Yukon placer mining sediment. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **44**: 658-673.
- MACARTHUR, R.H. & E.R. PIANKA. 1966. On optimal use of a patchy environment. *American Naturalist*, **100**: 603-609.
- MATHES, H. 1964. Les poissons du Lac Tumba et de la région d'Ikela. Étude systématique et écologique. *Annales du Musee Royal du Afrique Centrale*. **126**. 204 pp. Tervuren.
- MATHUR, D.W.H., PURDY Jr., E.J. & C.A. SILVER. 1985. A critique of the Instream Flow Incremental Methodology. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **42**: 825-831.

- MATTHEWS, W.J. 1985. Critical current speeds and microhabitats of the benthic fishes *Percina roanoka* and *Etheostoma flabellare*. *Environmental Biology of Fishes*, **12**: 303-308.
- MATTHEWS, W.J. 1987. Physicochemical tolerance and selectivity of stream fishes as related to their geographic ranges and local distributions. pp. 111-120. . In: Matthews, W.J. & D.C. Heins (eds.), *Community and Evolutionary Ecology of North American stream fishes*. University of Oklahoma Press, Norman.
- MATTHEWS, W.J. 1988. North American prairie streams as systems for ecological study. *Journal of the North American Benthological Society*, **7**: 387-409.
- MATTHEWS, W.J. & L.G. HILL. 1980. Habitat partitioning in the fish community of a southwestern river. *Southwestern Naturalist*, **25**: 51-66.
- MATTHEWS, W.J., BEK, J.R. & E. SURAT. 1982. Comparative ecology of the darters *Etheostoma podostemone*, *E. flabellare* and *Percina roanoka* in the upper Roanoke River drainage, Virginia. *Copeia*, **1982**: 805-814.
- MATTHEWS, W.J., HARVEY, B.C. & M.E. POWER. 1994. Spatial and temporal patterns in the fish assemblages of individual pools in a midwestern stream. *Environmental Biology of Fishes*, **39**: 381-397.
- MATTHEWS, W.J., STEWART, A.J., HARVEY, B.C. & M.E. POWER. 1987. Grazing fishes as components of North American stream ecosystems: effects of *Campostoma anomalum*. pp. 128-135. In: Matthews, W.J. & D.C. Heins (eds.), *Community and Evolutionary Ecology of North American stream fishes*. University of Oklahoma Press, Norman.
- MAYDEN, R.L. 1987. Historical ecology and North American highland fishes: a research program in community ecology. pp. 210-222. In: Matthews, W.J. & D.C. Heins (eds.), *Community and Evolutionary Ecology of North American stream fishes*. University of Oklahoma Press, Norman.
- MAYDEN, R.L. (ed.) 1992. *Systematics, historical ecology, and North American freshwater fishes*. Stanford University Press, Stanford. 969p.
- MAYNARD SMITH, J. 1978. Optimization theory in evolution. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **9**: 31-56.
- MEAD, R. 1988. *The design of experiments: Statistical principles for practical application*. Cambridge University Press, Cambridge. 620p.
- MEFFE, G.K. & A.L. SHELDON. 1988. The influence of habitat structure on fish assemblage composition in southeastern blackwater streams. *American Midland Naturalist*, **127**: 106-114.

- MEFFE, G.K. & A.L. SHELDON. 1990. Post-defaunation recovery of fish assemblages in southeastern blackwater streams. *Ecology*, **71**: 657-667.
- MENDELSON, J. 1975. Feeding relationships among species of *Notropis* (Pisces: Cyprinidae) in a Wisconsin stream. *Ecological Monographs*, **5**: 199-230.
- MESICK, C.F. 1988. Effects of food and cover on numbers of Apache and brown trout establishing residency in artificial stream channels. *Transactions of the American Fisheries Society*, **117**: 421-431.
- MENGE, B.A. 1979. Coexistence between the sea stars *Asterias vulgaris* and *A. forbesi* in a heterogeneous environment: a non-equilibrium explanation. *Oecologia*, **41**: 245-272.
- MILHOUS, R.T., D.L. WEGNER & T. WADDLE. 1984. User's guide to the Physical Habitat Simulation System. Instream Flow. *Informal Paper 11. U.S. Fish and Wildlife Service. FWS/OBS-81/43*.
- MINSHALL, G.W. 1984. Aquatic insects-substratum relationships. pp. 358-400. In Resh, V.H. & D.M. Rosenberg (eds.). *The ecology of aquatic insects*. Plenum, New York.
- MOORE, K.M.S. & S.V. GREGORY. 1988. Summer habitat utilization and ecology of cutthroat trout fry (*Onchorhynchus clarki*) in Cascade Mountains streams. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **45**: 1921-1930.
- MOYLE, P.B. & H.W. LI. 1979. Community ecology and predator-prey relationships in warmwater streams. pp. 171-180. In: Clepper, H. (ed.). *Predator prey systems in fisheries management*. Sport Fishing Institute, Washington.
- MOYLE, P.B. & F.R. SENANAYAKE. 1984. Resource partitioning among the fishes of rainforest streams in Sri Lanka. *Journal of Zoology* (London), **202**, 195-223.
- MOYLE, P.B. & D.M. BALTZ. 1985. Microhabitat use by an assemblage of California stream fishes: developing criteria for instream flow determinations. *Transactions of the American Fisheries Society*, **114**: 695-704.
- MOYLE, P.B. & B. VONDRACEK. 1985. Persistence and structure of the fish assemblage of a small California stream. *Ecology*, **66**: 1-13.
- O'BRIEN, W.J. & J.J. SHOWALTER. 1993. Effects of current velocity and suspended debris on the drift feeding of arctic grayling. *Transactions of the American Fisheries Society*, **122**: 609-615.
- OKSANEN, T., POWER, M.E. & L. OKSANEN. 1995. Ideal free habitat selection and consumer-resource dynamics. *American Naturalist*, **146**: 565-585.

- ORTH, D.J. & O.E. MAUGHAN. 1982. Evaluation of the incremental methodology for recommending instream flow for fishes. *Transactions of the American Fisheries Society*, **111**: 413-445.
- NAKANO, S. 1995. Individual differences in resource use, growth and emigration under the influence of a dominance hierarchy in the fluvial red-spotted masu salmon in a natural habitat. *Journal of Animal Ecology*, **64**: 75-84.
- PAGE, L.M. & D.L. SWOFFORD. 1984. Morphological correlates of ecological specialization in darters. *Environmental Biology of Fishes*, **11**: 139-159.
- PAINE, M.D., DODSON, J.J. & G. POWER. 1982. Habitat and food resource partitioning among four species of darters (Percidae: *Etheostoma*) in a southern Ontario stream. *Canadian Journal of Zoology*, **60**: 1635-1641.
- PERSSON, L. & L.A. GREENBERG. 1990. Optimal foraging and habitat shifts of perch (*Perca fluviatilis*) in an experimentally induced resource gradient. *Ecology*, **71**: 1699-1713.
- PETHIYAGODA, R. 1991. *Freshwater fishes of Sri Lanka*. Wildlife Heritage Trust, Colombo. 362p.
- PETTY, J.T. & G.D. GROSSMAN. 1996. Patch selection by mottled sculpin (Pisces: Cottidae) in a southern Appalachian stream. *Freshwater Biology*, **35**: 261-276.
- PIMENTEL, R.A. 1979. *Morphometrics: the multivariate analysis of biological data*. Kendall Hunt, Dubuque. 276p.
- PLATTS, W.S., MAUGHAN, W.F. & G.W. MINSHALL. 1983. *Methods for evaluating stream, riparian and biotic conditions*. USDA Forest Service, General Technical Report, INT-138. 234p.
- POUILLY, M. 1993. Habitat ecomorphologie et structure des peuplements de poissons dans trois petit cours d'eau tropicaux de Guinée. *Revue de Hydrobiologie Tropicale*, **26**: 313-325.
- POWER, M.E. 1983. Grazing responses of tropical freshwater fishes to different scales of variation in their food. *Environmental Biology of Fishes*, **9**: 103-115.
- POWER, M.E. 1984a. Depth distribution of armored catfish: predation induced resource avoidance. *Ecology*, **65**: 523-528.
- POWER, M.E. 1984b. The importance of sediment in the grazing ecology and size class interactions of an armored catfish, *Ancistrus spinosus*. *Environmental Biology of Fishes*, **10**: 173-181.
- POWER, M.E. 1984c. Habitat quality and the distribution of algae-grazing catfish in a Panamanian stream. *Journal of Animal Ecology*, **53**: 357-374.

- POWER, M.E. 1987. Predator avoidance by grazing fishes in temperate and tropical streams: importance of stream depth and prey size. pp. 333-351. *In*: Kerfoot, W. C. & A. Sih (eds.). *Predation: direct and indirect impacts on aquatic communities*. University Press of New England, Hannover.
- POWER, M.E. 1990. Resource enhancement by indirect effects of grazers: armored catfish, algae and sediment. *Ecology*, **71**: 897-904.
- POWER, M.E. 1992. Habitat heterogeneity and the functional significance of fish in river food webs. *Ecology*, **73**: 1675-1688.
- POWER, M.E., DUDLEY, T. & S. COOPER. 1989. Grazing catfish, fishing birds and attached algae in a Panamanian stream. *Environmental Biology of Fishes*, **26**: 285-294.
- POWER, M.E., A.J. STEWART & W.J. MATTHEWS. 1992. Grazer control of algae in an Ozark mountain stream: effects of short term exclusion. *Ecology*, **73**: 1675-1688.
- PRINGLE, C.M., NAIMAN, R.J., BRETSCCHKO, G., KARR, J.R., OSWOOD M.W., WEBSTER, J.R., WELCOMME R.L. & M.J. WINTERBOURN. 1988. Patch dynamics in lotic systems: the stream as a mosaic. *Journal of the North American Benthological Society*, **7**: 503-524.
- PULLIAM, H.R. 1989. Individual behavior and the procurement of essential resources. pp. 25-38. *In*: Roughgarden, J., May, R.M. & S.A. Levin (eds.). *Perspectives in ecological theory*. Princeton University Press, Princeton.
- RALEIGH, R.F., ZUCKERMAN, L.D. & P.C. NELSON. 1986. Habitat suitability index models and instream flow suitability curves: brown trout. *USDI. Fish and Wildlife Service. Biological Report* **82** (10.124). 65p.
- RANKIN, E.T. 1986. Habitat selection by smallmouth bass in response to physical characteristics in a natural stream. *Transactions of the American Fisheries Society*, **115**: 322-334.
- RAO, G.M.M. 1968. Oxygen consumption of rainbow trout (*Salmo gairdneri*) in relation to activity and salinity. *Canadian Journal of Zoology*, **46**: 781-786.
- REEVES, G.H., EVEREST, F.H. & J.D. HALL. 1987. Interactions between the reidside shiner (*Richardsonius balteatus*) and the steelhead trout (*Salmo gairdneri*) in western Oregon: the influence of water temperature. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **44**: 1603-1613.
- REILLY, S.M. & P.C. WAINWRIGHT. 1994. Conclusion: ecological morphology and the power of integration. *In*: Wainwright, P.C. & S.M. Reilly (eds.). *Ecological morphology. Integrative organismal biology*. The University of Chicago Press, Chicago.



- RICHMOND, A.D. & K.D. FAUSCH. 1995. Characteristics and function of large woody debris in subalpine Rocky Mountain streams in northern Colorado. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **52**: 1789-1802.
- RICKLEFS, R.E. & D.B. MILES. 1994. Ecological and evolutionary inferences from morphology: an ecological perspective. In: Wainwright, P.C. & S.M. Reilly (eds.). *Ecological morphology. Integrative organismal biology*. The University of Chicago Press, Chicago.
- RILEY, S.C. & K.D. FAUSCH. 1995. Trout population response to habitat enhancement in six northern Colorado streams. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **52**: 34-53.
- RIMMER, D.M., PAIM, U. & R.L. SAUNDERS. 1984. Changes in the selection of microhabitat by juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*) at the summer-autumn transition in a small river. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **41**, 469-475.
- RINCÓN, P.A. & J. LOBÓN-CERVIÁ. 1993. Microhabitat use by stream-resident brown trout: bioenergetic consequences. *Transactions of the American Fisheries Society*, **122**: 575-587.
- RINCÓN, P.A. & G.D. GROSSMAN. 1998. An experimental analysis of the effects of rainbow trout (*Onchorhynchus mykiss*) on microhabitat use and behavior of rosyside dace (*Clinostomus funduloides*). *Archiv für Hydrobiologie*, **141**: 333-352.
- RINCÓN, P.A., BARRACHINA, P. & Y. BERNAT. 1992. Microhabitat use by 0+ juveniles during summer in a Mediterranean river. *Archiv für Hydrobiologie*, **125**: 323-337.
- RINNE, J.R. 1985. Physical habitat evaluation of small stream fishes: point vs. transect, observation vs. capture methodologies. *Journal of Freshwater Ecology*, **3**: 121-131.
- RINNE, J.R. 1991. Habitat use by spikedace, *Meda fulgida* (Pisces: Cyprinidae) in southwestern streams with reference to probable habitat competition by red shiner, *Notropis lutrensis* (Pisces: Cyprinidae). *Southwestern Naturalist*, **36**: 7-13.
- ROBOTHAM, P.W.J. 1977. Feeding habits and diet in two populations of spined loach, *Cobitis taenia* (L.). *Freshwater Biology*, **7**: 469-477.
- ROBOTHAM, P.W.J. 1978. Some factors influencing the microdistribution of a population of spined loach, *Cobitis taenia* (L.). *Hydrobiologia*, **61**: 161-167.

- ROBOTHAM, P.W.J. 1982. An analysis of a specialized feeding mechanism of the spined loach, *Cobitis taenia* (L.) and a description of the related structures. *Journal of Fish Biology*, **20**: 173-181.
- ROBSON, B.J. 1996. Habitat architecture and trophic interaction strength in a river: riffle scale effects. *Oecologia*, **107**: 411-420.
- ROSS, S.T., BAKER, J.A. & K.E. CLARK. 1987. Microhabitat partitioning of Southeastern stream fishes: temporal and spatial predictability. pp. 42-51. In: Matthews, W.J. & D.C. Heins (eds.), *Community and Evolutionary Ecology of North American stream fishes*. University of Oklahoma Press, Norman.
- SABINO, J. & R.M.C. CASTRO 1990. Alimentação, período de atividade e distribuição espacial dos peixes de um riacho da floresta atlântica (sudeste do Brasil). *Revista Brasileira de Biologia*, **50**: 23-36.
- SCHEIDEGGER, K.J. & M.B. BAIN. 1995. Larval fish distribution and microhabitat use in free-flowing and regulated rivers. *Copeia*, **1995**: 122-135.
- SCHEIDER, S.M. & J. GUREVITCH. 1993. *Design and analysis of ecological experiments*. Chapman & Hall, New York. 445p.
- SCHIEMER, F. & T. SPINDLER. 1989. Endangered fish species of the Danube river in Austria. *Regulated Rivers: Research and Management*, **4**: 397-407.
- SCHLOSSER, I.J. 1982. Fish community structure and function along two habitat gradients in a headwater stream. *Ecological Monographs*, **52**: 395-414.
- SCHLOSSER, I.J. 1988. Predation risk and habitat selection by two size classes of a stream cyprinid: experimental test of a hypothesis. *Oikos*, **52**: 36-40.
- SCHLOSSER, I.J. 1991. Stream fish ecology: a landscape perspective. *BioScience*, **41**: 704-712.
- SCHLOSSER, I.J. & K.K. EBEL. 1989. Effects of flow regime and cyprinid predation on a headwater stream. *Ecological Monographs*, **59**: 41-57.
- SCHOENER, T.W. 1987. A brief history of optimal foraging. pp. 5-67. In: Kamil, A.C., Krebs, J.R. & H.R. Pulliam (eds.), *Foraging behavior*. Second edition. Garland, New York.
- SCOPPETTONE, G.G. 1993. Interactions between native and nonnative fishes of the upper muddy river Nevada. *Transactions of the American Fisheries Society*, **122**: 599-608.
- SCOTT, A. 1985. Distribution, growth and feeding of postemergent grayling *Thymallus thymallus* in an English river. *Transactions of the American Fisheries Society*, **114**: 525-531.

- SHELDON, A.L. 1968. Species diversity and longitudinal succession in stream fishes. *Ecology*, **49**: 193-197.
- SHIRVELL, C.S. & R.G. DUNGEY. 1983. Micro-habitats chosen by brown trout for feeding and spawning in rivers. *Transactions of the American Fisheries Society*, **112**: 355-367.
- SKELTON, P.H. 1993. *A complete guide to the freshwater fishes of Southern Africa*. Southern Book Publishers, Johannesburg. 388 pp.
- SMITH, J.J. & H.W. LI. 1983. Energetic factors influencing foraging tactics of juvenile steelhead trout, *Salmo gairdneri*. pp. 173-180. In: Noakes, D.L.G., Lindqvist, D.G., Helfman, G.S. & J.A. Ward (eds.). *Predators and prey in fishes*. Dr. W. Junk, The Hague.
- STALNAKER, C. 1979. The use of habitat structure preferences for establishing flow regimes necessary for the maintenance of fish habitat. pp. 321-337. In: Ward, J.V. & R.A. Stanford (eds.). *The ecology of regulated streams*. Plenum Press. New York.
- STEPHENS, D.W. & J.R. KREBS. 1986. *Foraging theory*. Princeton University Press, Princeton. 261p.
- STRAUSS, R.E. 1987. The importance of phylogenetic constraints in comparisons of morphological structure among fish assemblages. In: Matthews, W.J. & D.C. Heins (eds.), *Community and Evolutionary Ecology of North American stream fishes*. University of Oklahoma Press, Norman.
- STREUBEL, D.N. & J.S. GRIFFITH. 1993. Use of boulder pocket habitat by rainbow trout (*Onchorhynchus mykiss*) in Fall River, Idaho. *Great Basin Naturalist*, **53**: 194-198.
- SURAT, E.M., MATTHEWS, W.J. & J.R. BEK. 1982. Comparative ecology of *Notropis albeolus*, *N. ardens* and *N. cerasinus* (Cyprinidae) in the Upper Roanoke River drainage, Virginia. *American Midland Naturalist*, **107**: 13-24.
- SYMONS, P.E.K. 1976. Behavior and growth of juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*) and three competitors at two stream velocities. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, **33**: 2766-2773.
- TARZWELL, C.M. 1937. Experimental evidence of the value of trout stream improvement in Michigan. *Transactions of the American Fisheries Society*, **66**: 177-187.
- TOWNSEND, C.R. 1989. The patch dynamics concept of stream community ecology. *Journal of the North American Benthological Society*, **8**: 36-50.

- UIEDA, V.S. 1984. Ocorrência e distribuição dos peixes em um riacho de água doce. *Revista Brasileira de Biologia*, **44**: 203-213.
- VINYARD, G.L. & W.J. O'BRIEN. 1976. Effects of light and turbidity and the reactive distance of bluegill (*Lepomis macrochirus*). *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, **33**: 2845-2849.
- VOGEL, S. 1981. *Life in moving fluids*. Princeton University Press, Princeton. 467p.
- VONDRACEK, B. & D.R. LONGANECKER. 1993. Habitat selection by rainbow trout *Onchorhynchus mykiss* in a California stream: implications for the Instream Flow Incremental Methodology. *Ecology of Freshwater Fishes*, **2**: 173-186.
- WAINWRIGHT, P.C. 1994. Functional morphology as a tool in ecomorphological research. In: Wainwright, P.C. & S.M. Reilly (eds.). *Ecological morphology. Integrative organismal biology*. The University of Chicago Press, Chicago.
- WARD, J.V. 1989. The four-dimensional nature of lotic ecosystems. *Journal of the North American Benthological Society*, **8**: 2-8.
- WARE, D.M. 1973. Risk of epibenthic prey to predation by rainbow trout (*Salmo gairdneri*). *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, **30**: 787-797.
- WATSON, D.J. & E.K. BALON. 1984. Ecomorphological analysis of fish taxocenes in rainforest streams of northern Borneo. *Journal of Fish Biology*, **25**: 371-384.
- WELTON, J.S., MILLS, C.A. & E.L. RENDLE. 1983. Food and habitat partitioning in two small benthic fishes, *Noemacheilus barbatulus* (L.) and *Cottus gobio* L. *Archiv für Hydrobiologie*, **97**: 434-454.
- WENTWORTH, C.K. 1922. A scale of grade and class terms for clastic sediments. *Journal of Geology*, **30**: 377-392.
- WERNER, E.E. & D.J. HALL. 1979. Foraging efficiency and habitat switching in competing sunfishes. *Ecology*, **60**: 256-264.
- WESCHE, T.A., GOERTLER, C.M. & W.A. HUBERT. 1987. Modified habitat suitability index for brown trout in southeastern Wyoming. *North American Journal of Fisheries Management*, **7**: 232-237.
- WIENS, J.A. 1977. On competition and variable environments. *American Scientist*, **65**: 590-597.
- WIKRAMANAYAKE, E.D. 1990. Ecomorphology and biogeography of a tropical stream fish assemblage: evolution of assemblage structure. *Ecology*, **71**: 1756-1764.

- WIKRAMANAYAKE, E.D. & P.B. MOYLE 1989. Ecological structure of tropical fish assemblages in wet zone streams of Sri Lanka. *Journal of Zoology (London)*, **218**: 503-526.
- WILZBACH, M.A., CUMMINS, K.W. & J.D. HALL. 1986. Influence of habitat manipulation on interactions between cutthroat trout and invertebrate drift. *Ecology*, **67**: 898-911.
- WINEMILLER, K.O. 1991. Ecomorphological diversification in lowland freshwater fish assemblages from five biotic regions. *Ecological Monographs*, **61**: 343-365.
- WINEMILLER, K.O., KELSO-WINEMILLER, L.C. & A.L. BRENKERT. 1995. Ecomorphological diversification and convergence in fluvial cichlids. *Environmental Biology of Fishes*, **44**: 235-261.
- WINER, B.J., BROWN, D.R. & K.M. MICHAELS. 1991. *Statistical principles in experimental design*. McGraw-Hill, New York. 1057p.
- WINSTON, M.R., TAYLOR, C.M. & J. PIGG. 1991. Upstream extirpation of four minnow species due to damming of a prairie stream. *Transactions of the American Fisheries Society*, **120**: 98-105.
- WOOD, B.M. & M.B., BAIN. 1995. Morphology and microhabitat use in stream fish. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **52**: 1487-1498.
- ZARET, T.M. & A.S. RAND. 1971. Competition in tropical stream fishes: support for the competitive exclusion principle. *Ecology*, **52**: 336-342.

### Endereço do autor

Pedro A. Rincón  
Depto de Ecología Evolutiva  
Museo Nacional de Ciencias Naturales, CSIC  
Jose Gutierrez Abascal 2  
E-28006 Madrid  
SPAIN  
mcn1178@ mncn.csic.es