Oecologia Australis 25(2):344–366, 2021 https://doi.org/10.4257/oeco.2021.2502.08



IDADE E CRESCIMENTO DE PEIXES DE RIACHO: MÉTODOS E DESAFIOS PARA A OBTENÇÃO DE ESTIMATIVAS ROBUSTAS

André Martins Vaz-dos-Santos¹* & Estevan Luiz da Silveira¹

¹Universidade Federal do Paraná, Laboratório de Esclerocronologia, Rua Pioneiro, nº 2153, Jardim Dallas, CEP 85950-000, Palotina, PR, Brasil.

E-mails: andrevaz@gmail.com (*autor correspondente); estevansilveira@gmail.com

Resumo: A idade e o crescimento constituem elementos-chave na dinâmica populacional de peixes, permitindo a identificação da estrutura etária, servindo para estimar a idade de primeira maturação, a longevidade e as taxas de mortalidade, além de serem necessárias para calibrar modelos ecológicos e pesqueiros. É uma área de estudo desafiadora, em função da variabilidade intrínseca do processo de crescimento nos níveis individual e populacional, influenciada por fatores endógenos e exógenos. Em termos metodológicos, em peixes de água doce (incluindo os de riacho) a análise de distribuições de frequência e a leitura de anéis em escamas têm sido utilizados para estimar a idade e o crescimento. Entretanto, esses métodos são limitados se não forem observadas suas premissas, podendo gerar estimativas pouco robustas e mesmo errôneas. A leitura de anéis em otólitos, apesar de mais acurada, não é um método fácil de aplicação em peixes de riacho, em função de suficiência amostral, tamanho dos otólitos e marcação dos anéis, especialmente na região Neotropical. No presente texto são apresentadas e discutidas as técnicas de amostragem, processamento e análise de dados de idade e crescimento, com enfoque em peixes de riacho à luz da literatura disponível. Foram identificadas na literatura limitações em resultados apresentados pela não observação das premissas intrínsecas aos diferentes métodos de análise de idade e crescimento, aliadas ao mecanicismo que programas de computador e manuais podem gerar. Para novos estudos, recomendam-se o uso de distribuições de frequência, a análise de anéis diários em otólitos e a realização de experimentos para as estimativas de idade e crescimento de peixes de riacho.

Palavras-chave: distribuições de frequência; estruturas calcificadas; curva de crescimento; peixes de água doce; região Neotropical.

ESTIMATES: Age and growth are key elements on the fish population dynamics, allowing the age structure identification, age of first maturity, mortality rates and longevity calculations, among others. There are also age-based fisheries and ecological models that depends on these studies. It is a challenger field due to the intrinsic variability of growth process at individual and population levels, influenced by endogen and exogen factors. For freshwater fishes, the modal progression analysis, and the analysis of growth rings on scales are widespread applied for age and growth. Like all methods, premises and limitations exist and they must be observed. Otolith analysis is more accurate, unless difficult to stream fishes due to sample size requirements, small otolith size and rings record, specially at the Neotropical region. In this study, sample techniques, material and data acquirement and analyses are presented, focusing in stream fishes. Limitations were identified in the results available in the scientific literature due to no consideration of methods premises allied to the mechanic use of software and manuals. For further studies, length

frequency analysis, otolith daily rings and experiments are recommended to estimate age and growth of fishes from brooks and streams.

Keywords: frequency distributions; calcified structures; growth curves; freshwater fishes; Neotropical region.

INTRODUÇÃO

A idade e o crescimento constituem elementoschave na dinâmica populacional de peixes, sendo fatores primários no balanço de biomassa (Beverton & Holt 1957, Quist et al. 2012). Essas informações permitem a identificação da estrutura etária das populações de peixes, servindo às estimativas da idade de primeira maturação, da longevidade e das taxas de mortalidade, além de serem necessárias para a calibração de modelos ecológicos e pesqueiros (Hart & Reynolds 2002a, 2002b, Haddon 2011). Tais estimativas dependem dos parâmetros de crescimento do modelo de von Bertalanffy (Beverton & Holt 1957, Quinn II & Deriso 1999) que incluem o comprimento máximo teórico (C_{∞}) , a taxa de crescimento (k) e a idade teórica de comprimento zero (t_0) (Figura 1).

No estudo de peixes, a idade e o crescimento são temas consolidados nas perspectivas de biologia e fisiologia (Weatherley 1990, Weatherley & Gill 1987, Farrel 2011), ecologia (Jobling 1994, Wootton 1998) e técnicas de estudo em ambientes naturais (Bagenal 1978, Gjøsæter *et al.* 1984, Pauly 1984, Busacker *et al.* 1990, Secor *et al.* 1991, Panfili *et al.* 2002, Quist *et al.* 2012, Vaz-dos-Santos 2015a). Desta forma, a importância da avaliação da idade e do crescimento de peixes não deveria, ainda, demandar justificativas elaboradas (Vaz-dos-Santos & Rossi-Wongtschowski 2019), mesmo em diferentes perspectivas, *i.e.*, peixes de água doce ou marinhos, espécies de maior ou menor porte, tipos de metodologias empregadas, entre outras.

Historicamente, desde a Antiguidade há registros de estudos de idade e crescimento em peixes (Jackson 2007), que aumentaram progressivamente a partir do século XX. Inicialmente, com base na leitura de escamas (Carlander 1950), foram analisados principalmente percas, trutas e salmões. A motivação para tais estudos foi o incremento da pesca pós-revolução industrial. Schultz (1937) apontava, em um texto ainda atual, as demandas relacionadas aos

estudos da biologia de peixes para uso, gestão e conservação de ambientes de água doce e marinhos, destacando o crescimento como um importante componente.

Neste contexto, nos concentraremos na compreensão do estado da arte e nos aspectos metodológicos para o estudo da idade e crescimento de peixes de pequeno porte de riacho (i.e., cursos d'água de pequeno porte, em geral de até terceira ordem, com no máximo 10 metros de largura e vadeáveis - ver definição de riacho no prefácio deste Volume Especial). Winemiller et al. (2008) apresentam a ictiofauna desses corpos d'água e discorrem sobre seus aspectos de ocorrência, distribuição, biologia reprodutiva e estratégias alimentares, ressaltando a alta variabilidade interespecífica existente nesses aspectos. Na região Neotropical, a ictiofauna de riacho é constituída principalmente por Siluriformes (ex.: bagres, cascudos, cambevas, mandis e afins), Characiformes (ex.: lambaris, tetras, charutinhos), Cyprinodontiformes (ex.: guarus), Cichliformes (ex.: carás) e Gymnotiformes (ex.: tuviras) (Oyakawa et al. 2006, Menezes et al. 2007, Winemiller et al. 2008). A maioria das espécies desses grupos atinge comprimento corporal de até 10 cm, sendo, portanto, consideradas espécies de pequeno porte, com algumas exceções atingindo comprimentos máximos de 20-30 cm.

A dinâmica populacional de peixes de água doce, incluindo aqueles de riacho, tem sido bem estudada quanto à biologia reprodutiva e estratégias alimentares (*cf.* Agostinho & Benedito-Cecílio 1992, Vazzoler *et al.* 1997, Lowe-McConnell 1999 – destacando parte para o Brasil, organizada por A.E.A. de M. Vazzoler, Winemiller *et al.* 2008). A idade e o crescimento têm sido objeto de revisões (Brothers 1979, McDowall 1994, Maceina *et al.* 2007), ainda que o número de estudos específicos para peixes de água doce seja relativamente baixo (Lizama & Vazzoler 1993, Dei Tos *et al.* 2010, Santana *et al.* 2020). Nessas revisões, foram analisados aspectos gerais dos estudos

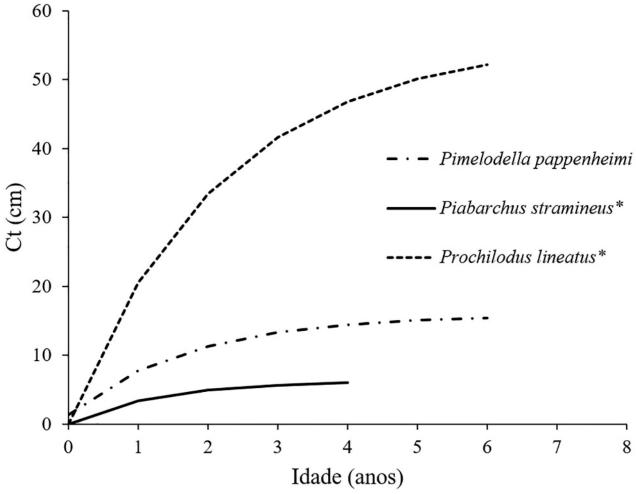


Figura 1. Curvas de crescimento de von Bertalanffy para três espécies estudadas em riachos brasileiros: $Pimellodella pappenheimi C_{\infty} = 15,86 \text{ cm}, \ k = 0,5782 \text{ ano}^{-1}, \ t_0 = -0,1551 \text{ anos (utilizando otólitos, Amaral } et \ al.$ 1999), $Piabarchus stramineus C_{\infty} = 6,28 \text{ cm}, \ k = 0,76 \text{ ano}^{-1} \text{ (utilizando frequências de comprimentos, Vasconcelos } et \ al.$ 2011), $Prochilodus \ lineatus \ (C_{\infty} = 55,68 \text{ cm}, \ k = 0,46 \text{ ano}^{-1} \text{ (utilizando frequências de comprimentos, Vicentin } et \ al.$ 2012). *idades relativas. $P. \ lineatus \ embora \ não ocorra em riachos foi usada como espécie de grande porte.$

Figure 1. von Bertalanffy growth curves for three species of Brazilian streams: Pimellodella pappenheimi C = 15.86 cm, k = 0.5782 year -1, t = 0.1551 years (based on otoliths, Amaral et al. 1999), Piabarchus stramineus C = 6.28 cm, k = 0.76 year -1 (based on length frequency analysis, Vasconcelos et al. 2011), Prochilodus lineatus (C = 55.68 cm, k = 0.46 year -1 (based on length frequency analysis, Vicentin et al. 2012). *relative ages. P. lineatus, although not occurring in streams, was used as an example of a large species.

disponíveis, incluindo parâmetros estimados, espécies e bacias hidrográficas analisadas, bem como métodos empregados.

Especialmente sobre os métodos, a análise de distribuições de frequência (*i.e.*, método indireto) e a leitura de anéis em estruturas calcificadas (*i.e.*, método semi-direto, baseado em escamas, otólitos, vértebras, espinhos e ossos) têm sido as abordagens mais utilizadas para estimar a idade e o crescimento. Deve-se ressaltar que essas abordagens usam informações distintas (Figura 2), pois idade é o tempo que um organismo vive, enquanto crescimento é uma mudança de

dimensão (Quist *et al.* 2012). Ambas as abordagens apresentam limitações caso suas premissas não sejam observadas (Pauly & David 1980, Gayanilo & Pauly 1997, Sparre & Venema 1998, Panfili *et al.* 2002), podendo gerar estimativas pouco robustas e mesmo não acuradas.

Desta forma, têm-se que: (i) os estudos de idade e crescimento são básicos e necessários; (ii) há literatura consolidada sobre métodos e técnicas de estudos de idade e crescimento; (iii) os peixes de pequeno porte de riacho têm sido estudados quanto à dinâmica populacional, porém a avaliação dos seus aspectos de idade e

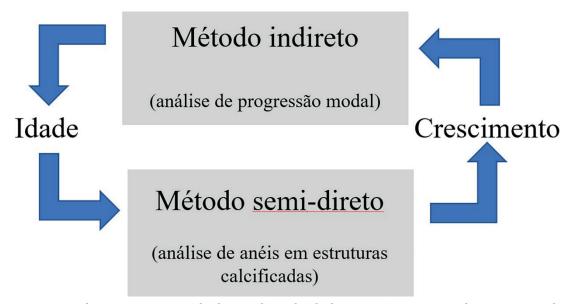


Figura 2. Relação entre o sentido das análises de idade e crescimento em relação ao método empregado.

Figure 2. Relationship between age and growth analyzes in relation to the method applied.

crescimento ainda é incipiente para a maioria das espécies, e; (iv) o estado do conhecimento de idade e crescimento em peixes de água doce está disponível. Com base nessas premissas, o presente texto tem como objetivo apresentar uma revisão das técnicas de coleta e processamento de peixes de riacho e de suas estruturas, identificando e discutindo os métodos de análise para estimativas de idade e crescimento de forma aplicada.

ASPECTOS METODOLÓGICOS

Amostragem e métodos de coleta

de idade e crescimento, estudos fundamental haver representatividade: ontogenética, obtendo-se o maior espectro possível de exemplares em diferentes classes de comprimento, compreendendo assim diferentes idades/fases de vida (*i.e.*, larvas, juvenis e adultos) (Bagenal & Tesch 1978); (ii) espacial, avaliada em função das características ambientais do riacho, acessibilidade, viabilidade e; (iii) temporal, de ao menos um ciclo (usualmente um ano) (Oyakawa & Esteves 2004). Estas três condições são afetadas pelo hábito de cada espécie, incluindo seu comportamento intrínseco e a utilização do hábitat, os quais devem ser considerados para a obtenção de dados robustos (Uieda & Castro 1999).

Os métodos de coleta de peixes de riacho estão consolidados (Lagler 1978, Uieda & Castro

1999, Oyakawa & Esteves 2004, Hayes et al. 2012, Hubert et al. 2012, Reynolds & Kols 2012, Kelso et al. 2012, Alves et al. 2021) e incluem diversos petrechos, como redes, armadilhas e eletropesca. A robustez da amostragem é influenciada pelo (i) tamanho dos indivíduos e sua susceptibilidade de captura ao(s) petrecho(s) de pesca utilizado(s), bem como pela distribuição desses indivíduos nas perspectivas (ii) espacial e (iii) temporal. A perspectiva espacial deve considerar as distribuições vertical (i.e., substrato => coluna d'água => superfície), lateral (i.e., margens => centro do riacho) e longitudinal (i.e., cabeceira => trecho médio => foz do riacho), enquanto a perspectiva temporal deve contemplar o ciclo circadiano das espécies, os períodos reprodutivo e de recrutamento, eventos migratórios entre outros (Floyd et al. 1984; Kelso et al. 2012; Portt et al. 2006; Oliveira et al. 2014).

Petrechos de coleta para larvas e juvenis incluem redes de plâncton de diferentes malhas (idealmente entre 333 e 500 µm) e materiais (idealmente de nylon), com variados formatos e tamanhos de abertura que podem ser operadas manualmente ou fixadas ao longo das dimensões vertical, lateral e longitudinal dos riachos, além de sistemas de sucção (ex.: bomba centrífuga) (Kelso et al. 2012). Muitas larvas apresentam fototaxia positiva e podem ser atraídas às redes e/ou armadilhas utilizando-se luzes artificiais durante

o período noturno (Gregory & Powles 1988, Gyekis et al. 2006, Neal et al. 2012). Para a captura de juvenis e adultos, usualmente utilizam-se tarrafas, peneiras, puçás, redes de arrasto e de emalhe (Portt et al. 2006, Hayes et al. 2012, Hubert et al. 2012). Ambientes estruturalmente complexos (i.e., com elementos rochosos, troncos, galhos e vegetação bentônica e/ou ripária abundantes) oferecem inúmeros refúgios para larvas, juvenis e adultos, sendo um desafio a utilização de petrechos de pesca convencionais, como por exemplo redes, que podem ser danificadas devido ao acúmulo de detritos e emaranhamento. Por isso, amostragens nesses ambientes podem exigir a (i) busca ativa e/ ou (ii) sucção de amostras e/ou (iii) instalação de armadilhas (Porter 1973, Collins 1975, Venugopal & Winfield 1993, Kelso et al. 2012).

A eletropesca é uma outra boa opção, pois: (i) o equipamento é manobrável, permitindo seu uso em hábitats estruturalmente complexos; (ii) apresenta baixa seletividade, capturando desde larvas até adultos, sejam eles sedentários ou ativos, estando expostos na água ou abrigados em refúgios; (iii) o tempo de amostragem é menor, de minutos à poucas horas; (iv) o esforço amostral é facilmente padronizável, e; (v) tem baixo custo operacional (Copp & Peňáz 1988, Mazzoni *et al.* 2000, Reynolds & Kolz 2012, Oliveira *et al.* 2014).

Com base em coletas padronizadas, uma amostragem aleatória da população deve ser suficiente para os estudos de idade e crescimento (Bagenal & Tesch 1978, Miranda & Colvin 2017). A partir dessa amostragem, compõe-se uma estratificação para representatividade de todas as idades com base nos comprimentos dos indivíduos capturados. Entretanto, deve-se atentar que as estimativas de idade e crescimento podem apresentar vieses por tendências e erros amostrais, erros nas estimativas e variação natural (Miranda & Colvin 2017). Considerando os aspectos amostrais, Miranda & Colvin (2017) destacam como fontes de vieses: (i) a seletividade dos petrechos de pesca, (ii) a inadequação do desenho amostral (i.e., limitações no espaço e no tempo) e (iii) a ausência de procedimentos operacionais padronizados. A seletividade dos petrechos de pesca é a principal questão a ser analisada (Lagler 1978). Especialmente na região Neotropical, há uma grande diversidade de hábitats de água doce (Lowe-McConnell 1999) e um desenho amostral combinando duas ou mais metodologias de captura pode ser necessário para se atingir a suficiência amostral. Nessas situações, o agrupamento dos dados obtidos por diferentes petrechos de pesca para análise da estrutura em tamanho e idade (e estimativas de crescimento) seria plausível somente se a taxa de seletividade de cada petrecho fosse a mesma em diferentes amplitudes de comprimentos (Beamesderfer & Rieman 1988), o que não é factível. Em avaliações de estrutura de comunidades, a abundância por petrechos de pesca tem sido testada (ex.: utilizando testes de Kruskal Wallis, Levene) para direcionar a tomada de decisão sobre agrupar ou não as informações obtidas a partir de diferentes petrechos (Silveira et al. 2018). Entretanto, qual amostragem é funcional para estudos populacionais enfocando idade e crescimento?

No Brasil, entre os estudos de crescimento com espécies de pequeno porte (não apenas em riachos), há aqueles que utilizaram apenas um petrecho de pesca (Fontoura et al. 1993, 2015, Lizama & Ambrósio 2003, 2004, Lourenço et al. 2008, Vasconcelos et al. 2011) e aqueles em que informações de coletas com diferentes petrechos foram agrupadas (Carmassi et al. 2008, Silveira et al. 2020), inclusive como subsídios para a aplicação de modelos (Angelini & Agostinho 2005, Gubiani et al. 2012, Camargo et al. 2015, Sá-Oliveira et al. 2015). Nos estudos agrupando peixes capturados a partir de diferentes petrechos (op. cit.), os parâmetros de crescimento foram estimados por meio de distribuições de frequência, não constando avaliações de possíveis vieses de capturabilidade à luz das premissas e procedimentos desses métodos (Ricker 1975, Pauly 1984, Gayanilo & Pauly 1997, Sparre & Venema 1998). Embora isto não invalide as estimativas realizadas, seu uso demanda atenção.

A viabilidade do uso de informações agrupadas pode ser checada por meio de análise de variância de dois fatores, tendo como variável resposta o comprimento corporal e como fatores as classes de comprimento (fator fixo) e os petrechos de pesca (fator aleatório). Dados de comprimento total de *Psalidodon paranae* (Characiformes, Characidae) coletados sinoticamente com diferentes petrechos em um riacho foram testados nesta perspectiva (Tabela 1). Na aplicação da

ANOVA, houve diferença significativa entre as classes de comprimento (F = 890,69; p < 0,001), como esperado, mas não entre as artes de pesca (F = 0,99; p = 0,372). O modelo foi robusto, com alto valor do coeficiente de determinação (\mathbf{r}^2 = 0,9748) e baixo erro padrão (S = 0,267); os fatores de inflação da variância (VIF = $1/[1-\mathbf{r}^2(\mathbf{r}_y)]$) oscilaram entre 1,22 e 2,52 (média 1,64 e mediana 1,35), indicando correlação que não compromete o modelo. Não houve tendência na análise de resíduos padronizados, cujas variâncias por classes de comprimento foram homogêneas (\mathbf{L}_{Levene} = 1,88; p = 0,062). Desta forma, no presente exemplo, o agrupamento de dados para estimativas de idade e crescimento está resguardado.

Com as amostras coletadas, a segunda etapa usualmente recomendada consiste em compor uma subamostra estratificada por classes de comprimento para o estudo de idade e crescimento (Bagenal & Tesch 1978, Miranda & Colvin 2017). Entretanto, na análise de distribuições de frequência tal estratificação para a estimativa dos parâmetros de crescimento reduziria a amostra, o que poderia limitar e/ou inviabilizar as análises. O inverso, a possibilidade de magnificar os dados para aprimorar as estimativas com distribuições de frequência, também não é necessário, como demonstrado no exemplo a seguir. Considerando os dados de P. paranae acima apresentados, foi aplicada a técnica de Souza & Ávila-da-Silva (2010), que envolveu: (i) calcular os pesos totais (com a relação comprimento-peso) e seus percentuais por classes de comprimento para cada petrecho de pesca; (ii) ponderar a captura total de cada petrecho por classes de comprimento a partir dos percentuais calculados; (iii) estimar as quantidades de indivíduos por classes de comprimento e por petrecho; e (iv) agrupar (i.e., somar) esses dados. Com isso, foram estimados os parâmetros de crescimento dos dados originais (N = 290) e dos dados magnificados (N = 1770)através da análise de distribuições de frequência no tempo (Pauly & David 1980, Gayanilo & Pauly 1997, Mildenberger et al. 2017). Como resultado, não houve diferença nos parâmetros obtidos a partir desses diferentes conjuntos amostrais (Figura 3).

No caso da leitura de anéis em estruturas calcificadas, é importante estratificar a amostra (Miranda & Colvin 2017), pois não é necessário

Tabela 1. Exemplares de *Astyanax paranae* amostrados por meio de redes de emalhe e tarrafa em quatro pontos distintos de um riacho. A tabela de frequência de indivíduos por classes de comprimento total (Ct) evidencia o efeito da seletividade dos petrechos.

Table 1. Specimens of Astyanax paranae sampled with gillnets and nets at four different sites in a stream. The total length (Ct) frequency distribution shows the effect of selectivity of fishing gears.

Classes de	E	Т	Tamafa			
Ct (cm)	1,2 cm	1,5 cm	17	Tarrafa		
2 - 3			(0,9%		
3 - 4		1	1,8%			
4 -5			(),9%		
5 - 6			1	0,8%		
6 - 7			9	9,0%		
7 - 8	7,7%		7	7,2%		
8 - 9	35,2%	13,6%		18,0%		
9 - 10	39,6%	39,8%		16,2%		
10 - 11	5,5%	38,6%		21,6%		
11 - 12	2,2%	5,7%	1	0,8%		
12 - 13	8,8%	2,3%	2	2,7%		
13 - 14	1,1%	0,0%				
Total		91	88	111		

analisar uma grande quantidade de material, principalmente das classes de comprimento dominantes (Bagenal & Tesch 1978). A estratificação deve ser feita através da definição de um número fixo de exemplares por classes de comprimento (Miranda & Colvin 2017), o qual pode ser estimado com base no erro máximo relativo da amostragem aleatória ou utilizando a regra dos dez (cf. Vaz-dos-Santos 2015b).

Obtenção de Dados e Materiais

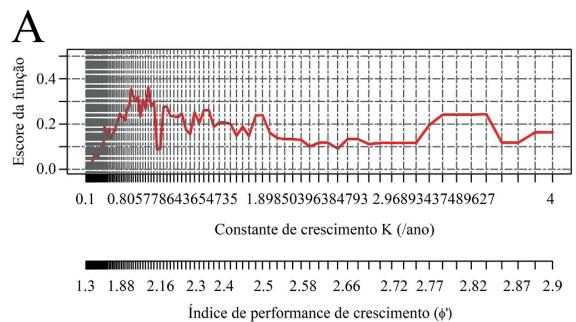
Medição de peixes

A descrição do crescimento de um peixe implica em associar a idade a um indicador de desenvolvimento, usualmente o comprimento e o peso corporais, sendo recomendável o uso do comprimento, por sua maior independência em relação a outros fatores biológicos, como alimentação e reprodução (Vaz-dos-Santos 2015a). Após a coleta, o material fresco dever ser medido e/ou fotografado para posterior tomada de medidas a partir da imagem, evitando alterações de tamanho em função de congelamento ou fixação em formalina e conservação em álcool (Leslie & Moore 1986, Distefano *et al.* 1994, Armstrong & Stewart 1997, Martinez *et al.* 2013). O efeito da alteração de tamanho (*shrinkage*) é uma

importante fonte de viés em peixes de pequeno porte, pois as alterações de tamanho ocorrem de maneira diferente nos vários eixos corporais.

Para a medição de material fresco, é fundamental estabelecer um protocolo rigoroso e utilizar um equipamento de medição adequado. Para peixes de pequeno porte, ictiômetros e paquímetros têm de permitir o registro de informações com dígitos significativos (ex.: em um

poecilídeo com 2,65 mm de comprimento total, os dígitos significativos são a unidade e o decimal). O esforço de medição pode ser direcionado por classes de comprimento na composição de uma subamostra, mas as medidas individuais jamais devem ser tomadas por classe. Usualmente tomam-se os comprimentos total, furcal e padrão (Jennings *et al.* 2012), preferencialmente com as nadadeiras distendidas em posição natural.



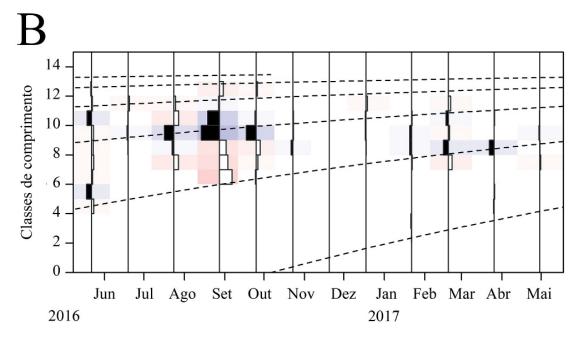


Figura 3. *Astyanax paranae*: gráfico entre valores possíveis da taxa de crescimento (k) e escores da constante de ajuste (Rn) (A). Distribuições de frequências de comprimento reestruturadas, evidenciando as curvas de crescimento seguindo os picos modais (B).

Figure 3. Astyanax paranae: graph between adjusted values of the growth rate (k) and the goodness of fit index (Rn) scores (A). Restructured length frequency distributions showing the growth curves following the modal peaks (B).

Quanto à tomada de imagens, cada espécime deve ser fotografado individualmente, disposto em uma plataforma fotográfica com o flanco esquerdo voltado para a câmera e com as nadadeiras distendidas em posição natural. De acordo com o grupo analisado e com as medidas lineares a serem tomadas, fotografias adicionais podem ser requeridas (ex.: para loricariídeos).

O processo de fotografar pode inserir vieses nas dimensões lineares dos espécimes. A distância plataforma-câmera deve ser estabelecida com cautela, pois distâncias curtas podem causar efeitos de paralaxe devido à curvatura das objetivas da câmera, distorcendo as imagens (Mullin & Taylor, 2002). Durante a tomada de fotos, variações na distância plataforma-câmera e na posição do espécime em relação ao eixo da câmera também produzem distorções relacionados à paralaxe (ex.: espécimes posicionados próximos à câmera parecerão maiores do que aqueles em distâncias maiores) (Riaño et al. 2009, Fruciano 2016, Macdonald et al. 2020). Por isso, todos os espécimes deveriam ser, idealmente, fotografados em uma mesma rodada de captura de imagens.

Em termos práticos, essas condições dificilmente são satisfeitas em desenhos amostrais periódicos (ex.: coletas quinzenais durante um ciclo de um ano), pois as imagens devem ser tomadas com os indivíduos frescos a cada coleta, muitas vezes em campo, utilizando câmeras e tripés desmontáveis. Por isso, recomenda-se que: (i) cada espécime seja fotografado junto à sua etiqueta de identificação individual; (ii) a distância plataforma-câmera, a inclinação da câmera em relação à plataforma e a posição do indivíduo na plataforma sejam padronizadas para toda a amostra; (iii) cada fotografia tomada possua elementos escalares (ex.: régua, paquímetro, papel milimetrado), permitindo o posterior escalonamento dos indivíduos fotografados à distâncias plataforma-câmera eventualmente diferentes, e; (iv) utilize-se a mesma câmera e as mesmas objetivas, garantindo padronização da distância focal.

Posteriormente, essas fotografias podem ser processadas em softwares de análise de imagens (ex.: *ImageJ*, Rasband 1997; série *tps*, Rohlf 2016). A vantagem da tomada de fotografias é a possibilidade de obtenção de dados mesmo após as coletas e triagens, incluindo não apenas a obtenção

do comprimento corporal, mas também de outras medidas lineares, perímetros e áreas de estruturas corporais (Gatz 1979, Boyle & Horn 2006, Albouy et al. 2011), subsidiando estudos de morfometria linear e geométrica (Lombarte & Tuset 2015, Farré et al. 2016), bases para estudo do crescimento relativo. Esses mesmos procedimentos se aplicam às estruturas calcificadas, cujas imagens podem ser obtidas por meio de analisadores de imagens (i.e., estereomicroscópio ou microscópio acoplado à câmera fotográfica e software de captação de imagens) (Lombarte & Tuset 2015).

Obtenção e armazenamento de estruturas calcificadas

Em relação às estruturas calcificadas, partese do princípio de que elas representam o crescimento compensatório, com fases de maior e menor crescimento somático (Wootton 1998, Ali et al. 2003), alternando maior e menor deposição de carbonato de cálcio e de outros elementos ao longo de um ciclo (cf. Panfili et al. 2002 e Quist & Isermann 2017, para detalhes sobre escamas, otólitos, vértebras, espinhos e ossos). A escolha sobre qual estrutura deve ser utilizada para a avaliação da idade depende de diversos fatores (Morales-Nin & Panfili 2002, Phelps et al. 2017, Avigliano et al. 2020), incluindo (i) objetivos do estudo e resultados esperados; (ii) necessidade de sacrificar ou não os exemplares; (iii) presença de padrões de crescimento na estrutura com periodicidade e temporalidade; (iv) representatividade do crescimento corporal; (v) acurácia e precisão da estrutura, e; (vi) resolução temporal do estudo (i.e., diária, sazonal, anual). Troadec & Pontual (2002) apresentam árvores de decisão para auxiliar essa escolha que, em peixes de riacho, não difere dos protocolos gerais aplicados a peixes em geral, apesar de poder demandar a adoção de métodos adaptados para larvas e juvenis em função dos seus diminutos tamanhos corporais e de estruturas. De forma aplicada, Santana et al. (2020) analisaram 199 publicações sobre idade e crescimento de 259 espécies de peixes de água doce da América do Sul (1971-2017), verificando que 60,69 % utilizaram distribuições de frequência, 16 % escamas e 9 % otólitos.

Desta forma, os procedimentos de coleta de estruturas em laboratório seguem as mesmas

recomendações das medições de comprimento corporal: que seja realizada com material fresco e de forma padronizada (Panfili 2002). A coleta de escamas (idealmente N = 10-15 por exemplar) ocorre usualmente na porção lateral do corpo (Lizama 2000, Panfili 2002), apesar de diferentes partes do flanco poderem ser avaliadas (Werde & Soares, 1984, Giamas et al. 1995). Após a coleta, as escamas dever ser limpas (ex.: com soluções de hidróxido de potássio ou água oxigenada), secas e conservadas (ex.: em envelopes ou microtubos). Otólitos devem ser extraídos da cápsula auditiva, limpos em água, secos e conservados em microtubos (Secor et al. 1991, Panfili 2002). Se o estudo objetivar também análises químicas, recomenda-se o uso de pinça de plástico para extração e manipulação dos otólitos, evitando contaminação metálica. Especialmente para otólitos pequenos (i.e., < 0,3 mm), a extração e a limpeza devem ser realizadas em meio fluido, sob estereomicroscópio com luz polarizada (cf. detalhes em Secor et al. 1991). Estruturas ósseas (i.e., espinhos, vértebras e outras) devem ser limpas com água quente para a remoção de tecidos, ser imediatamente secas e conservadas em envelopes (Panfili 2002, Faust & Scholten 2017).

Formalina jamais deve ser utilizada para a conservação de estruturas calcificadas, pois promove a descalcificação e o clareamento dessas estruturas inviabilizando o uso do material para avaliações de idade e crescimento. O congelamento de estruturas calcificadas ou sua conservação em concentrações alcóolicas (ex.: etanol de 70 a 95 %) podem ser utilizadas (Panfili 2002). No entanto, deve-se atentar que longos períodos de conservação em concentrações alcóolicas tendem a clarear as estruturas, inviabilizando o estudo do crescimento.

Processamento de estruturas calcificadas

O processamento de estruturas calcificadas está registrado em diversas referências (Bagenal 1978, Gjøsæter *et al.* 1984, Secor *et al.* 1991, Stevenson & Campana 1992, Panfili *et al.* 2002, Quist *et al.* 2012, Quist & Isermann 2017), envolvendo a montagem direta de escamas em lâminas ou procedimentos de observação de otólitos e outras estruturas inteiros ou seccionados, imersos em fluido ou montados em lâminas, polidos e/ou corados. Não cabe ser redundante em relação a esses compêndios,

completos e detalhados. Entretanto, ressaltase que em todos os procedimentos empíricos é fundamental testar diferentes metodologias (*i.e.*, tempos, concentrações), ajustando-as ao objeto de estudo e ao material analisado.

Apesar das vantagens do estudo de otólitos em relação às demais estruturas (Popper et al. 2005, Volpedo & Vaz-dos-Santos 2015), a relação custobenefício pesa em sua utilização, pois não é um método de fácil aplicação em peixes de pequeno porte de riacho em função de suficiência amostral, tamanho diminuto dos otólitos e marcação dos anéis, especialmente na região Neotropical. Pode-se exemplificar a extração de otólitos sob estereomicroscópio de Melanorivulus megaroni (Cyprinodontiformes, Rivulidae), que leva em torno de 30 minutos para cada exemplar, ou os diminutos comprimentos de otólitos de Corydoras ehrhardti (Siluriformes, Callichthyidae) que, em espécimes de 40 a 70 mm Ct, medem entre 0,42 e 0,88 mm. Ainda, a formação de anéis em otólitos de peixes pequenos pode não estar relacionada a ciclos anuais, mas sim a ciclos diários (primários), lunares ou outros (Wright et al. 2002), demandando técnicas específicas de preparo e visualização de anéis para larvas e juvenis (Secor et al. 1991, Stevenson & Campana 1992). Dentre estas técnicas, destacam-se a coloração de otólitos, utilizada em Hemigrammopetersius barnardi (Characiformes, Alestidae) (Morioka & Matsumoto 2003), e o preparo para microscopia eletrônica de varredura (Morales-Nin & Panfili 2002), utilizada em Kuhlia sandvicensis (Perciformes, Kuhliidae) (Benson & Fitzsimons 2002) e Triportheus albus (Characiformes, Triportheidae) (Sobral et al. 2003).

Metodologias aplicadas a peixes de pequeno porte

Para identificar tendências na aplicação dessas metodologias em peixes de pequeno porte, utilizaram-se 519 estimativas de parâmetros de crescimento de peixes da região Neotropical (cf. Santana et al. 2020 e complementações). Tomando-se o comprimento máximo teórico (C_{∞}) como um referencial de tamanho, foram calculadas estatísticas descritivas em função do método de análise. A despeito das grandes variações observadas (Tabela 2), constata-se que os peixes de pequeno porte foram analisados principalmente através das distribuições de

frequência (*i.e.*, "comprimentos") e da leitura de escamas, enquanto outras estruturas rígidas foram utilizadas em espécies de maior porte, em função de facilidade e viabilidade.

Análise de Dados

Distribuições de frequência

O uso de distribuições de frequência de indivíduos por classes de comprimento, método desenvolvido por Petersen em 1892, permite estimar o crescimento e as idades relativas das espécies de peixes (Ricker 1975, Weatherley & Gill 1987). Ao longo do tempo, esse método foi aprimorado (Cassie 1954, Bhattacharya 1967, Pauly & David 1980), sendo as várias rotinas desenvolvidas sistematizadas no programa FAO-ICLARM Stock Assessment Tools II (FiSAT II, Gayanilo & Pauly 1997, Gayanilo et al. 2005), incluindo o ELEFAN I (Electronic Length Frequency Analysis) e, mais recentemente, no pacote TropFishR (Mildenberger et al. 2017, Taylor & Mildenberger 2017), para o programa R. O princípio básico desse método e de suas diferentes rotinas se baseia em um fluxo regular de recrutamento em um período curto que, em populações eficientemente amostradas, permitiria identificar distribuições de frequência Entretanto, cabem algumas polimodais. ponderações.

As amostras devem contemplar preferencialmente todo o estrato populacional (questão já discutida na seção sobre amostragem), sendo aplicada em espécies pequenas e com ciclo de vida curto (Pauly & David 1980, Weatherley & Gill 1987), características comuns aos peixes de pequeno porte de riacho. *Cynopoecilus*

melanotaenia (Cyprinodontiformes, Rivulidae), uma espécie anual, apresentou distribuições unimodais evidentes e progressivas durante um ano, com consequentes estimativas robustas de crescimento (Arenzon et al. 2001). Entretanto, em regiões tropicais e subtropicais, onde muitas espécies de peixes apresentam extensos períodos reprodutivos, usualmente com desova parcelada (Pauly & David 1980, Vazzoler 1996, Lowe-McConnell 1999, Winnemiller et al. 2008), pulsos de recrutamento e crescimento podem não ser evidentes, dificultando a aplicação da análise de distribuições de frequência. Alguns cuidados podem contornar essas limitações.

O conhecimento prévio dos períodos de maturação e desova, dando significado biológico ao valor do "winter point" (WP), parâmetro do modelo de von Bertalanffy com oscilação sazonal, pode levar a estimativas robustas, como para Psectrogaster rutiloides (Characiformes, Curimatidae) (García-Vázquez *et al.* 2015) Psalidodon aff. fasciatus (Characiformes, Characidae) (Silveira et al. 2020). Também devem ser analisados o valor do coeficiente de ajuste (Rn, ou da razão ESP/ASP, de acordo com a rotina executada) e o gráfico de variação dos valores de Rn em função de k. Os valores de Rn variam de zero a um, com os maiores valores indicando melhores ajustes. O gráfico entre os valores de k e Rn deve ter um pico único evidente, pois vários picos com Rn próximos indicam estimativas pouco robustas.

Outra premissa da análise de distribuições de frequência é que o crescimento seja similar de um ano para outro (Gayanilo & Pauly 1997), o que pode não ocorrer em espécies de pequeno porte,

Tabela 2. Estatística descritiva dos valores de comprimento máximo teórico (C_{∞} , cm) em função do método de análise do crescimento em peixes da região Neotropical.

Table 2. Descriptive statistics of maximum theoretical length (C_{∞} , cm) values according to the method applied in the growth study in fishes from the Neotropical region.

Método	N	Média	Erro padrão	Desvio padrão	Mínimo	Q1	Mediana	Q3	Máximo
Comprimentos	376	52,5	2,2	42,6	3,0	24,6	38,7	67,9	190,0
Escamas	82	65,3	11,7	105,5	5,8	23,9	45,2	60,1	678,2
Nadadeiras	9	88,8	16,4	49,1	27,8	48,5	78,6	121,3	183,0
Opérculo	3	40,1	9,0	15,5	24,2	24,2	40,9	55,3	55,3
Otólitos	38	57,6	3,9	23,9	14,9	38,7	63,4	69,0	114,3
Vértebras	11	59,2	8,7	28,9	29,5	33,3	56,8	68,2	125,8

as quais tendem a ser r-estrategistas (Wootton 1998) e, por esse motivo, são mais suscetíveis a variações nos parâmetros denso-dependentes, como as taxas de crescimento (Weatherley & Gill 1987). Esta é uma questão que não pode ser controlada, mas demanda bom senso na avaliação dos resultados.

Desta forma, o uso de distribuições de frequências para avaliar o crescimento e a idade é uma boa alternativa para os peixes de riacho, desde que sejam observadas e discutidas suas premissas, limitações e a adequação das amostras, procedimentos e análises. É notável que pouquíssimos estudos tenham apresentado e discutido esses aspectos metodológicos (ex.: WP, Rn, Rn~k), com algumas exceções (cf. Carmassi et al. 2008, García-Vázquez et al. 2015, Silveira et al. 2020), os quais devem ser incorporados em publicações futuras sobre o tema, afastando dúvidas sobre a qualidade dos dados utilizados e dos resultados obtidos.

Há outras propostas metodológicas para estimativas de idade e crescimento a partir da análise de distribuições de frequências (Basson et al. 1988, Sanvicente-Añorve et al. 2003, Laslett et al. 2004, Alves et al. 2018). Entretanto, notase que, afora seu artigo original, estas propostas raramente foram empregadas. Por outro lado, o aprimoramento tecnológico dos procedimentos do FiSAT II no pacote *TropFishR* (Mildenberger et al. 2017, Taylor & Mildenberger 2017) estimulam a continuidade do uso das rotinas tradicionais de análise de distribuições de frequência.

Leitura de anéis em estruturas calcificadas

A análise de estruturas calcificadas requer, após a preparação da estrutura, a leitura cega de anéis, *i.e.*, sem conhecer qualquer informação do indivíduo, como tamanho, sexo, época e local de coleta. Desta forma, deve-se cuidar para que a identificação do material (*i.e.*, código do microtubo, da lâmina ou da imagem) não remeta a esses elementos. A leitura de anéis deve ser realizada preferencialmente por dois leitores e com intercalibração/checagem entre laboratórios distintos, situação pouco comum nos estudos de peixes de riacho. No caso do Brasil, este é um problema não apenas em estudos de idade e crescimento, devido ao contexto institucional de

(má) gestão, uso e manejo de recursos aquáticos (Vaz-dos-Santos & Rossi-Wongtschowski 2019, Santana *et al.* 2020).

Ao menos três leituras cegas e independentes devem ser realizadas, com um intervalo de tempo razoável quando executadas por um mesmo leitor. Devem-se obter dados sobre (i) raio da estrutura calcificada no eixo de leitura (R_{ec}); (ii) raio de cada anel etário (R_n), no ponto inicial de sua formação; e (iii) tipo de núcleo e tipo de borda, quando pertinentes. A checagem da consistência entre as leituras envolve verificar a (i) coincidência entre o número de anéis (ex.: gráfico de desvios de idade, coeficiente de variação, erro percentual médio – cf. Campana 2001), (ii) precisão das medidas dos raios e (iii) do tipo de borda (Vaz-dos-Santos 2015a).

Com as informações definitivas da leitura de anéis, aplicam-se as técnicas de validação, ou seja, a determinação da periodicidade e época de formação de cada anel (Weatherley & Gill 1987). Validando-se cada grupo de anel, valida-se a idade absoluta (Campana 2001), o que pouco ocorre nos estudos com peixes da água doce (Buckmeier et al. 2017), incluindo os da região Neotropical (Dei Tos et al. 2010). Campana (2001) revisou as técnicas de validação, entre as quais podem-se destacar a análise do incremento marginal e a porcentagem do tipo de borda (Vaz-dos-Santos 2015a). No Brasil, a análise da progressão do comprimento corporal médio por grupo-de-anel (Yamaguti & Santos 1966) foi muito difundida por Vazzoler (1981). Esses métodos, consolidados em peixes marinhos, podem não ser aplicáveis em peixes de água doce, pois os ambientes são menores e as espécies são menos longevas (Buckmeier et al. 2017). A criação de peixes em cativeiro, simulando com fidelidade as condições ambientais naturais, permite a validação direta da formação dos anéis.

Nos peixes neotropicais de pequeno porte, a validação tem sido realizada por meio dos métodos de comprimento corporal médio por grupo-de-anel (escamas de *Parodon tortuosus* Characiformes, Parodontidae, Barbieri & Barbieri 1988), do incremento marginal em escamas (*Satanoperca pappaterra* Perciformes, Cichlidae, Fernandes *et al.* 2004; *Cheirodon interruptus* Characiformes, Characidae, Lopez-Cazorla & Sidorkewicj 2005; *Steindachnerina brevipinna* Characiformes, Curimatidae, Bervian *et al.*

2008) e da porcentagem do tipo de borda no opérculo (Leporinus friderici Characiformes, Anostomidae, Lecomte et al. 1986). A partir de 2011 (período pós revisão de Dei Tos et al. 2010 e com base em Santana et al. 2020), a maioria dos estudos enfocou espécies de maior porte, utilizando esses mesmos métodos de validação. Estudos que apresentam validação de anéis aplicaram a análise do incremento marginal em escamas (Hoplias aff. malabaricus Characiformes, Erythrinidae, Balboni et al. 2011; Piaractus mesopotamicus Characidae, Serrasalmidae, Ambrósio et al. 2014), em espinhos da nadadeira (Pseudoplatystoma peitoral reticulatum Siluriformes, Pimelodidae, Francisco et al. 2011), em otólitos (P. mesopotamicus, Lourenço et al. 2017) e em otólitos e escamas (Prochilodus lineatus Characiformes, Prochilodontidae, Santana & Minte-Vera 2017). Também foi aplicado o método de porcentagem do tipo de borda em otólitos (Osteoglossum bicirrhosum Osteoglossiformes, Osteoglossidae Duponchelle et al. 2012) e em escamas e otólitos (Percichthys trucha Perciformes, Percichthyidae, Lopez Cazorla & Sidorkewicj 2011).

Em todos esses estudos, a validação da formação de anéis foi realizada agrupando-se todos os indivíduos de cada grupo-de-anel, o que não é recomendado (Campana 2001). Segundo este autor, sem a diferenciação dos grupos-de-anel não há como validar a formação de cada anel de forma segura, tampouco a idade absoluta. Mesmo o cálculo do incremento marginal com fórmulas de incremento relativo não garante um resultado satisfatório nessas situações. Nossa experiência empírica com várias espécies tem demonstrado que o agrupamento de informações de gruposde-anéis diferentes, calculando-se médias, pode mascarar a detecção de épocas de maior e menor culminando crescimento, em diagnósticos incorretos e afetando diretamente as estimativas de idade e crescimento. Desta forma, como solucionar as questões intrínsecas à validação?

Buckmeier *etal.* (2017) apresentaramumasíntese e comentaram que as recomendações ainda são as mesmas de Campana (2001), mencionando: (i) a aplicação das técnicas deve observar as premissas intrínsecas de cada método, (ii) deve-se utilizar mais de uma técnica, e (iii) deve-se treinar leitores e utilizar indicadores de controle de qualidade (*i.e.*, precisão e acurácia). Especificamente sobre

os peixes pequenos de riacho, recomendase ainda que: (iv) sejam delineados estudos específicos para validação (Buckmeier et al. 2017); (v) sejam feitos experimentos de validação em aquários pós-conhecimento das condições ambientais do riacho de modo que, ao longo de um ciclo, seja possível simular os parâmetros ambientais e suas flutuações de forma similar àquelas do ambiente natural; (vi) utilizem-se otólitos para a análise de anéis diários, eficientes para registro do desenvolvimento inicial ao longo do primeiro ano de vida (Campana 2001); e (vii) apliquem-se técnicas de retrocálculo (i.e., estimar os comprimentos corporais à época de formação dos anéis), verificando consistência na temporalidade atribuída (Vaz-dos-Santos 2015a).

Retrocálculo

As técnicas de retrocálculo permitem, a partir da leitura de anéis em estruturas calcificadas, (i) reconstituir comprimentos em idades mais jovens, a partir das medidas dos anéis etários (Weatherley & Gill 1987), sendo útil também para (ii) magnificar comprimentos de idades pouco amostradas, (iii) aumentar o N amostralparaajustedacurvadecrescimento e (iv) checar a atribuição da idade (Vazdos-Santos 2015a). O método precursor de retrocálculo foi desenvolvido por Dhal-Lea em 1910, uma regra de três considerando que, se o comprimento corporal (Ct) no momento da captura corresponde ao raio da estrutura calcificada (R_{ac}) no momento da captura, então o raio de um determinado anel $(R_{\cdot \cdot})$ corresponde ao comprimento à época de sua formação (Cn) (Le Cren 1947, Bagenal & Tesch 1978). A viabilidade no uso de técnicas de retrocálculo parte do pressuposto da existência de uma relação funcional entre o raio da estrutura (R_{α}) e o comprimento corporal, que pode ou não ser linear (Fry 1943, Bagenal & Tesch 1978). Revisões aprofundadas sobre o tema são apresentadas por Francis (1990, 1995), Campana (1990), Wilson et al. (2009) e Vigliola & Meekan (2009), assim como seus efeitos nos estudos com diferentes estruturas calcificadas (Quist & Iserman 2017).

Técnicas de retrocálculo foram aplicadas em diversos estudos, incluindo aquelas de Dahl-Lea para S. brevipinna (Bervian et al. 2008), Fraser-Lee para Astyanax bimaculatus (Characiformes, Characidae) (Giamas et al. 1992), Myloplus rhomboidalis (Characiformes, Serrasalmidae) (Lecomte et al. 1993), Plagioscion squamosissimus (Perciformes, Sciaenidae) (González et al. 2005), *Pseudoplatystoma* orinocoense (Siluriformes, Pimelodidae) (González et al. 2010), corpo proporcional (BPH sensu Francis 1990) para Prochilodus nigricans (Characiformes, Prochilodontidae) (Loubens & Panfili 1995), S. pappaterra (Fernandes et al. 2002), Pterodoras granulosus (Siluriformes, Doradidae) (Feitoza et al. 2004), Salminus brasiliensis (Characiformes, Bryconidae) (Zuliani et al. 2016) e do intercepto biológico (Campana 1990) para P. lineatus (Santana & Minte-Vera 2017) e P. mesopotamicus (Lourenço et al. 2017). Essencialmente, sua aplicação serviu aos três propósitos elencados no início dessa seção. No caso dos peixes de pequeno porte de riacho, quando possível, deve-se utilizar o método do intercepto biológico de Campana (1990), uma modificação do método de Fraser-Lee que utiliza dados de raio da estrutura e comprimento corporal quando do início desta relação (ex.: obtida através de larvas ou com o menor peixe da amostra) e que têm proporcionado estimativas robustas.

Modelos de crescimento

Existem vários modelos de crescimento para peixes descritos na literatura, mas seguramente o já mencionado modelo de von Bertalanffy, com suas três constantes, o comprimento máximo teórico (C), a taxa de crescimento (k) e a idade teórica de comprimento zero (t_a) , é o mais utilizado, assim como suas versões estendidas. Há um vasto cabedal metodológico estruturado com os parâmetros deste modelo (cf. Beverton & Holt 1957, Quinn II & Deriso 1999, Hart & Reynolds 2002), consolidando seu uso a despeito de propostas alternativas. Além disso, o modelo de von Bertalanffy e suas versões são robustos, adequados e descrevem de forma satisfatória o crescimento de uma miríade de populações de peixes, uma vez que apresentam embasamento fisiológico consolidado.

O modelo de von Bertalanffy clássico e em sua versão com oscilação estacional pode ser assim representado (Somers 1988 *apud* Gayanilo & Pauly 1997):

$$Ct_t = C_{\infty} [1 - e^{-k(t - t_0)}]$$

$$Ct_{t} = C_{\infty} \Big\{ 1 - e^{-k \left(t - t_{0} - \left(\frac{C \cdot k}{2\pi}\right) \left[seno \ 2\pi \left(t - ts\right) - seno \ 2\pi \left(t_{0} - ts\right)\right]\right)} \Big\}$$

Onde Ct_t =comprimento total na idade t, C_∞ =comprimento máximo teórico, k=taxa de crescimento, t=idade no comprimento Ct_t , t_0 =idade teórica de comprimento zero, C=constante de oscilação sazonal do crescimento, indicando sua intensidade, $\operatorname{ts}=$ "winter point" – 0,5, indica o início da oscilação, com base no período com menor intensidade do crescimento o "winter point".

O modelo de Gomperzt, sigmoidal, também é utilizado para descrever o crescimento em peixes, principalmente em larvas, juvenis e peixes pequenos, e pode ser apresentado em distintos arranjos (Campana & Jones 1992):

$$Ct_t = C_0 \cdot e^{\left[k(1 - e^{(G \cdot t)})\right]}$$
 ou
$$Ct_t = C_\infty \cdot e^{\left[-k \cdot e^{(-G \cdot t)}\right]}$$

Onde Ct_t =comprimento total na idade t, C_o =comprimento na idade zero, C_∞ =comprimento máximo teórico, k=parâmetro adimensional, G=taxa instantânea de crescimento, t=idade no comprimento Ct_t .

A principal crítica a esses modelos é a sua escolha apriori, ao invés de uma abordagem multimodelo para decisão sobre o melhor descritor do crescimento (Katsanevakis & Maravelias 2008). Abordagens multi-modelo foram adotadas estudos de Colossoma macropomum (Characiformes, Serrasalmidae) (Penna et al. 2005) e Potamotrygon leopoldi (Myliobatiformes, Potamotrygonidae) (Charvet et al. 2018), sendo que o modelo de von Bertalanffy foi o mais robusto e adequado para descrever o crescimento das espécies analisadas. No caso de P. trucha (Lopez Cazorla & Sidorkewicj 2011), o melhor ajuste foi o modelo de Gompertz. Expansões do modelo de von Bertalanffy compreendendo "linearidade" dos dados (Ratkowsky 1986), variações de temperatura (Fontoura & Agostinho 1996) ou o custo da reprodução (Minte-Vera et al. 2016) são bem-vindas ainda que, assim como nos métodos de estudo com base em comprimentos, poucas vezes encontrem-se aplicadas afora seus estudos originais. Haddon (2011), Quist *et al.* (2012) e Ogle *et al.* (2017) sumarizam os princípios de aplicações dos modelos de crescimento. No caso dos peixes de água doce, incluindo os de riacho, na vasta maioria dos estudos foram estimados os parâmetros do modelo de von Bertalanffy; considera-se que uma abordagem *a priori* multi-modelo seja a mais adequada, ainda que, em função de comparabilidade, os parâmetros do modelo de von Bertalanffy devam ser apresentados.

CONCLUSÕES

O estudo da idade e do crescimento em peixes possui métodos e técnicas consolidados, disponíveis em um extenso rol de referências bibliográficas de qualidade, bem redigidas e adequadas para dar suporte a novos estudos. Incluem-se entre estas referências desde clássicos produzidos durante o século XX até recentes contribuições em periódicos de vanguarda. Por outro lado, muitos dos artigos envolvendo o estudo dos peixes de água doce, principalmente na região Neotropical, pecam pela omissão e/ou não observação das premissas de amostragem, processamento e análise de dados, fragilizando os resultados disponibilizados. O mecanicismo da aplicação das técnicas, quer seja no FiSAT II ou em recentes pacotes do programa R, é outro fator que contribuiu e ainda contribui para esse problema, juntamente com a "maldição do manual de estudo", em que tudo está sintetizado em um único compêndio e, dessa forma, as fontes primárias não são consultadas. Ressaltase que os resultados disponíveis na literatura não estão sendo desacreditados, mas à luz do embasamento teórico para estudos de idade e crescimento, o criticismo é elevado. A discussão, nos próprios artigos, de sua eventual fragilidade é uma necessidade. Porém, tal discussão foi pouco evidente na literatura consultada.

Desta forma, para estudos de idade e crescimento de peixes de pequeno porte de riacho, recomenda-se:

(i) Elaboração de projeto com estudo detalhado das referências da área, asseverando

o estabelecimento de premissas, objetivos e métodos claros. A plena familiarização com as características intrínsecas dos métodos a serem aplicados é fundamental. Esta recomendação é especialmente importante quando da realização de estudos no contexto de pós-graduações. Em suma, é preciso ler e estudar;

- (ii) Adotar de forma rotineira o uso de distribuições de frequências de comprimentos para estimar os parâmetros de crescimento, considerando que, desde os primórdios do estudo de populações naturais, essa é uma técnica rápida e que pode ser robusta. Ponderar que o conhecimento da biologia reprodutiva e dos parâmetros ambientais do riacho incrementa essa abordagem;
- (iii) Dimensionar a leitura de anéis em estruturas calcificadas que, apesar de mais trabalhosa, é mais acurada e serve à verificação da acurácia de estimativas tomadas com base em distribuições de frequência de comprimentos. Uma análise de anéis diários em 30-50 otólitos de adultos de uma espécie com poucos centímetros de comprimento e com uma provável longevidade de cerca de um ano é suficiente para estimar uma curva de crescimento robusta;
- (iv) Realizar experimentos de crescimento de espécies em cativeiro em que as características dos riachos sejam conhecidas e que, desta forma, possam ser simuladas com fidelidade (i.e., seca x chuva, pluviosidade, pH, temperatura, disponibilidade de alimento). Apesar de nem sempre haver semelhança entre padrões descritos em situações experimentais e no ambiente natural, muitas informações podem ser obtidas através desta técnica.

AGRADECIMENTOS

Aos editores pela confiança e oportunidade. Ao CNPq pela bolsa de pesquisa Processo 310451/2018-3 (AMVS). Aos revisores por suas contribuições.

REFERÊNCIAS

Agostinho, A. A., & Benedito-Cecilio, E. 1992. Situação atual e perspectivas da ictiologia no Brasil. Maringá, PR: EDUEM - Editora da Universidade Estadual de Maringá: p. 127.

- Albouy, C., Guilhaumon, F., Villéger, S., Mouchet, M., Mercier, L., Culioli, J. M., Tomasini, J. A., Le Loc'h, F., & Mouillot, D. 2011. Predicting trophic guild and diet overlap from functional traits: statistics, opportunities and limitations for marine ecology. Marine Ecology Progress Series, 436(1), 17-28. DOI: 10.3354/meps09240
- Ali, M. E., Nicieza, A., & Wootton, R. J. 2003. Compensatory growth in fishes: a response to growth depression. Fish and Fisheries, 4(2), 147–190. DOI: 10.1046/j.1467-2979.2003.00120.x
- Alves, D. C., Vasconcelos, L. P., & Agostinho, A. A. 2018. Age composition and growth without age data: a likelihood-based model. Fisheries Research, 204(1), 361–370. DOI: 10.1016/j. fishres.2018.02.013
- Alves, C. B. M., Pompeu, P. S., Mazzoni, R., & Brito M. F. G. 2021. Avanços em métodos para estudos de ecologia de peixes em riachos tropicais. Oecologia Australis, 25(2), 247–265. DOI: 10.4257/oeco.2021.2502.03
- Amaral, M. F., Aranha, J. M. R., & Menezes, M. S. 1999. Age and Growth of Pimelodella pappenheimi (Siluriformes, Pimelodidae) from an Atlantic Forest Stream in Southern Brazil. Brazilian Archives of Biology and Technology, 42(4), online. DOI: 10.1590/S1516-89131999000400010.
- Ambrosio, A. M., Balbi, T. J., Francisco, T. M., Gomes, L. C., Zuliani, M. S., & Okada, E. K. 2014. Aging and growth parameter from the *Piaractus mesopotamicus* (pacu) from the Cuiabá river, Mato Grosso, Brazil. Iheringia, Série Zoologia, 104(4), 413-417. DOI: 10.1590/1678-476620141044413417
- Angelini, A., & Agostinho, A. A. 2005. Parameter Estimates for Fishes of the Upper Paraná River Floodplain and Itaipu Reservoir (Brazil). NAGA, WorldFish Center Newsletter, 28(1-2), 53-57.
- Arenzon, A., Peret, A. C., & Bohrer, M. B. C. 2001. Growth of the annual fish *Cynopoecilus melanotaenia* (Regan, 1912) based in a temporary water body population in Rio Grande do Sul State, Brazil (Cyprinodontiformes, Rivulidae). Revista Brasileira de Biologia, 61(1), 117-123. DOI: 10.1590/S0034-71082001000100015.
- Armstrong, J. D., & Stewart, D. C. 1997. The effects of initial length and body curvature on

- shrinkage of juvenile Atlantic salmon during freezing. Journal of Fish Biology, 50(4), 903-905. DOI: 10.1139/f86-136
- Avigliano, E., Volpedo, A. V., & Walther, B. D. 2020. Studying the biology of aquatic animals through calcified structures. Lausanne: Frontiers Media SA: p. 246. DOI: 10.3389/978-2-88966-112-1
- Bagenal, T. 1978. Methods for assessment of fish production in fresh waters. 3th ed. Oxford: Blackwell Scientific Publications: p. 313.
- Bagenal, T. B., & F. W. Tesch. 1978. Age and growth. In: T. B. Bagenal (Ed.), Methods for assessment of fish production in fresh waters. 3th ed. pp. 101-136. Oxford: Blackwell Scientific Publications: p. 313.
- Balboni, L., Colautti, D. C., & Baigún, C. R. M. 2011. Biology of growth of *Hoplias* aff. *malabaricus* (Bloch, 1794) in a shallow pampean lake (Argentina). Neotropical Ichthyology, 9(2), 437-444. DOI: 10.1590/S1679-62252011000200022
- Barbieri, G., & Barbieri, M. C. 1988. Ageing of *Parodon tortuosus* Eigenmann and Norris, 1900 (Osteichthyes, Parodontidae) from the Passa Cinco River, Brazil. Journal of Fish Biology, 33(5), 819-819. DOI: 10.1111/j.1095-8649.1988. tb05526.x
- Basson, M., Rosenberg, A. A., & Beddington, J. R. 1988. The accuracy and reliability of two new methods for estimating growth parameters from length-frequency data. ICES Journal of Marine Science, 44(3), 277–285. DOI: 10.1093/icesjms/44.3.277
- Beamesderfer, R. V., & Rieman, B. E. 1988. Size selectivity and bias in estimates of population statistics of Smallmouth Bass, Walleye, and Northern Squawfish in a Columbia River reservoir. North American Journal of Fisheries Management, 8(4), 505–510. DOI: https://doi.org/d9zqhs
- Benson, L. K., & Fitzsimons, J. M. 2002. Life history of the Hawaiian fish *Kuhlia sandvicensis* as inferred from daily growth rings of otoliths. Environmental Biology of Fishes 65(2), 131–137. DOI: 10.1023/A:1020045525086
- Bervian, P. V., Bortoluzzi, L., Lima, F. Goulart, A., Querol, E., & Querol, M. 2008. Estrutura populacional, idade e crescimento de *Steindachnerina brevipinna* (Eigemann & Eigemann,1889) (Pisces, Curimatidae) através

- da leitura de escamas, Rio Uruguai Médio, Pampa. Revista da Graduação 1(1), 1-24.
- Beverton, R. J. H., & Holt, S. J. 1957. On the Dynamics of Exploited Fish Populations. Dordrecht, ZH: Springer Science+Business Media: p. 533.
- Bhattacharya, C. G. 1967. A simple method of resolution of a distribution into Gaussian components. Biometrics, 23(1), 115- 135. DOI: 10.2307/2528285
- Boyle, K. S., & Horn, M. H. 2006. Comparison of feeding guild structure and ecomorphology of intertidal fish assemblages from central California and central Chile. Marine Ecology Progress Series, 319(1), 65-84. DOI: 10.3354/meps319065
- Brothers, E. B. 1979. Age and growth studies on tropical fishes. In: P. M. Roedel & S. B. Saila (Eds.), Stock assessment for tropical small-scale fisheries. p. 119-136. Kingston, RI: University of Rhode Island: p. 198.
- Buckmeier, D. L., P. C. Sakaris, & D. J. Schill. 2017. Validation of annual and daily increments in calcified structures and verification of age estimages. In: M. C. Quist & D. A. Isermann (Eds.), Age and growth of fishes: principles and techniques. pp. 33–79. Bethesda, MA: American Fisheries Society: p. 704.
- Busacker, G. P., Adelman, I. R, & Goolish, E. M. 1990. Growth. In: C. B. Schreck & P. B. Moyle (Eds.), Methods for fish biology. pp. 363-387. Bethesda, MA: American Fisheries Society: p. 704.
- Camargo, M., Giarrizzo, T., & Isaac, V. J. 2015. Population and biological parameters of selected fish species from the middle Xingu River, Amazon Basin. Brazilian Journal of Biology, 75(3), S112-S124. DOI: 10.1590/1519-6984.01914BM
- Campana, S. E. 1990. How Reliable are Growth Back-Calculation Based on Otoliths? Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 47(11), 2219–2227. DOI: 10.1139/f90-246
- Campana, S. E., & Jones, C. M. 1992. Analysis of Otolith Microstructure Data. In: D. K. Stevenson & S. E. Campana. Otolith Microstructure Examination and Analysis. pp. 73-100. Ottawa, ON: Department of Fisheries and Oceans: p. 126.
- Campana, S. E. 2001. Accuracy, precision and quality control in age determination,

- including a review of the use and abuse of age validation methods. Journal of Fish Biology, 59(2), 197–242. DOI: 10.1006/jfbi.2001.1668
- Carlander, K. D. 1950. Some considerations in the use of fish growth data based upon scale studies. Transactions of the American Fisheries Society, 79(1), 187-194.
- Carmassi, A. L.; Silva, A. T., Rondineli, G. R., & Braga, F. M. S. 2008. Biologia populacional de *Cyphocarax modestus* (Osteichthyes, Curimatidae) no córrego Ribeirão Claro, município de Rio Claro (SP). Biota Neotropica, 8(1), 109-114. DOI: 10.1590/S1676-06032008000100013.
- Cassie, R. M. 1954. Some use of probability paper in the analysis of size frequency distributions. Australian Journal of Marine and Freshwater Research, 5(3), 513-522. DOI: 10.1071/ MF9540513
- Charvet, P., Santana, F. M., Lima, K. L., & Lessa, R. 2018. Age and growth of the endemic Xingu River stingray *Potamotrygon leopoldi* validated using fluorescent dyes. Journal of Fish Biology, 92(6), 1985-1999. DOI: 10.1111/jfb.13635
- Collins, J. 1975. An Emergent Fry Trap for Lake Spawning Salmonines and Coregonines. The Progressive Fish-Culturist, 37(3), 140-142. DOI: https://doi.org/dc8bm5
- Copp, G. H., & Peňáz, M. 1988. Ecology of fish spawning and nursery zones in the flood plain, using a new sampling approach. Hydrobiologya, 169(1), 209-224. DOI: 10.1007/BF00007312
- Dei Tos, C., Gomes, L. C., Ambrósio, A. M., & Goulart, E. 2010. An overview of freshwater fish aging in South America: the science, biases and future directions. Acta Scientiarum. Biological Sciences, 32(4), 323-333.
- Distefano, R. J., Roell, M. J., Wagner, B. A., & Decoske, J. J. 1994. Relative Performances of Four
- Preservatives on Fish and Crayfish. Transactions of the American Fisheries Society, 123(5), 817-823. DOI: https://doi.org/dn4386
- Duponchelle, F., Arce, A. R., Waty, A., Panfili, J., Renno, J. F., Farfan, F., Garcia-Vasquez, A., Koo, F. C., Davila, C. G., Vargas, G., Ortiz, A., Pinedo, R., & Nuñez, J. Contrasted hydrological systems of the Peruvian Amazon

- induce differences in growth patterns of the silver arowana, *Osteoglossum bicirrhosum*. Aquatic Living Resources, 25(1), 55-66. DOI: 10.1051/alr/2012005
- Farré, M., Tuset, V. M., Maynou, F., Recasens, L., & Lombarte, A. 2016. Selection of landmarks and semilandmarks in fishes for geometric morphometric analyses: a comparative study based on analytical methods. Scientia Marina 80(2), 175-186. DOI: 10.3989/scimar.04280.15A
- Farrell, A. P. 2011. Encyclopedia of fish physiology: from genome to environment. London, LD: Academic press: p. 2272.
- Faust, M.D., & Scholten, G. D. 2017. Cleithra,
 Dentaries, and Other Bones. In: M. C. Quist
 & D. A. Isermann (Eds.), Age and Growth
 of Fishes. Principles and Techniques. pp.
 159-171. Bethesda, MD: American Fisheries
 Society: p. 359.
- Feitoza, L. A., Okada, E. K., & Ambrósio, A. M. 2004. Idade e crescimento de *Pterodoras granulosus* (Valenciennes, 1833) (Siluriformes, Doradidae) no reservatório de Itaipu, Estado do Paraná, Brasil. Acta Scientiarum. Biological Sciences, 26(1), 47-53.
- Fernandes, R., Ambrósio, A. M., & Okada, E. K. 2002. Idade e crescimento de *Satanoperca pappaterra* (Heckel, 1840) (Osteichthyes, Cichlidae) no reservatório de Itaipu, Estado do Paraná. Acta Scientiarum, 24(2), 445-450. DOI: 10.4025/actascibiolsci.v24i0.2318
- Floyd, K. B., Hoyt, R. D., & Timbrook S. 1984. Chronology of Appearance and Habitat Partitioning by Stream Larval Fishes. Transactions of the American Fisheries Society, 113(2), 217-223. DOI: https://doi.org/ bv9gvk
- Fontoura, N. F., Weck, C. R., Lutz, M. X. T., & Koch, W. R. 1993. Dinâmica populacional da ictiofauna da lagoa Fortaleza, Cidreira, Rio Grande do Sul. I. *Cyanocharax alburnus* (Hensel, 1870) (Teleostei, Characiformes, Characidae). Biociências, 1(1), 77-94.
- Fontoura, N. F., & Agostinho, A. A. 1996. Growth with seasonally varying temperatures: an expansion of the von Bertalanffy growth model. Journal of Fish Biology, 48(4), 569–584. DOI: 10.1111/j.1095-8649.1996.tb01453.x
- Fontoura, N. F., Rodrigues, L. R., Batista, C. B., Persch, T. S. P., & Janowicz, M. E. 2015.

- Integrating Ontogenetic Shift, Growth and Mortality to Determine a Species' Ecological Role from Isotopic Signatures. PLoS ONE, 10(5), e0125059. DOI: 10.1371/journal. pone.0125059
- Francis, R. I. C. C. 1990. Back-calculation of fish length: a critical review. Journal of Fish Biology, 36(6), 883–902. DOI: 10.1111/j.1095-8649.1990.tb05636.x
- Francis, R.I.C.C. 1995. The problem of specifying otolith-mass growth parameters in the radiometric estimation of fish age using whole otoliths. Marine Biology, 124(2), 169–176. DOI: 10.1007/BF00347120
- Francisco, T. M., Ambrósio, A. M., Balbi, T. J., Zuliani, M. S., Okada, E. K., & Gomes, L. C. 2011. Age and growth parameters of cachara *Pseudoplastystoma reticulatum* (Siluriformes, Pimelodidae) from the Cuiabá River, Brazil. Iheringia, Série Zoologia, 101(4), 304-309. DOI: 10.1590/S0073-47212011000300004
- Fruciano, C. 2016. Measurement error in geometric morphometrics. Development Genes and Evolution volume, 226(1), 139–158. DOI: 10.1007/s00427-016-0537-4
- Fry, F. E. J. 1943. A method for the calculation of the growth of fishes from scale measurements. Publications of the Ontario Fisheries Research Laboratory, 61, 7–18.
- García-Vásquez, A., Vargas, G., Sánchez, H., Tello, S., & Duponchelle, F. 2015. Periodic life history strategy of *Psectrogaster rutiloides*, Kner 1858, in the Iquitos region, Peruvian Amazon. Journal of Applied Ichthyology, 31(S4), 31–39. DOI: 10.1111/jai.12974
- Gatz, Jr., A. J. 1979. Community Organization in Fishes as Indicated by Morphological Features. Ecology, 60(4), 711-718. DOI: 10.2307/1936608
- Gayanilo, F. C. Jr., & Pauly, D. 1997. FiSAT: FAO-ICLARM stock assessment tools: reference manual. Rome, RM: FAO: p. 263.
- Gayanilo, F. C. Jr., Sparre, P., & Pauly, D. 2005. FAO-ICLARM Stock Assessment Tools II (FiSAT II). Revised version. User's guide. Rome, RM: FAO: p. 168.
- Giamas, M. T., Santos, R. A., Vermulm Junior, H., Campos, E. C., & Camara, J. J. C. 1992. Determinação da curva de crescimento através da lepidologia em diferentes áreas do corpo de *Astyanax bimaculatus* (Linnaeus,

- 1758) (Pisces, Characidae), na represa de Ibitinga, SP. Brazilian Journal of Veterinary Research and Animal Science, 29(2), 185-92.
- Giamas, M. T. D., Santos, R. A., Vermulm Junior, H., Campos, E. C., & Camara, J. J. C. 1995. Estimativa da curva de crescimento, através da lepidologia, relacionada com o tamanho de primeira maturação gonadal do ximborê *Schizodon nasutus* Kner, 1859 (Osteichthyes, Anostomidae) na represa de Ibitinga, (21° 46'S 58° 59'W), Estado de São Paulo, Brasil. Boletim do Instituto de Pesca, 22(2), 103-110.
- Gjøsæter, J., Dayaratne, P., Bergstad, O. A., Gøsaeter, H., Sousa, M. I., & Beck, I. M. 1984. Ageing tropical fish by growth rings in the otoliths. FAO Fisheries Circular, 776(1), 1-54.
- González, A., Mendoza, J., Arocha, F., & Márquez, A. 2005. Crecimiento de la curvinata de río, *Plagioscion squamosissimus*, en el Orinoco medio. Zootecnia Tropical, 23(2), 155-170.
- González, A. R. S., Mendoza, J., Arocha, F., & Márquez, A. 2010. Edad y crecimiento del bagre rayado *Pseudoplatystoma orinocoense* del Orinoco medio en Venezuela. Zootecnia Tropical, 28(2), 283-293.
- Gregory, R. S., & Powles, P. M. 1998. Relative Selectivities of Miller High-Speed Samplers and Light Traps for Collecting Ichthyoplankton. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 45(6), 993-998. DOI: 10.1139/f88-122
- Gubiani, E. A., Gomes, L. C., & Agostinho, A. A. 2012. Estimates of population parameters and consumption/biomass ratio for fishes in reservoirs, Paraná State, Brazil. Neotropical Ichthyology, 10(1), 177-188. DOI: 10.1590/S1679-62252012000100017
- Gyekis, K. F., Cooper, M. J., & Uzarski, D. G. 2006. A High-Intensity LED Light Source for Larval Fish and Aquatic Invertebrate Floating Quatrefoil Light Traps. Journal of Freshwater Ecology, 21(4), 621-626. DOI: 10.1080/02705060.2006.9664123
- Haddon, M. 2011. Modelling and Quantitative Methods in Fisheries. 2nd ed. Boca Raton, FL: CRC Press: p. 433.
- Hart, P. J. B., & Reynolds, J. D. 2002a. Handbook of fish biology and fisheries volume 1: fish biology. Malden, MA: Blackwell Science Ltda: p. 413.
- Hart, P. J. B., & Reynolds, J. D. 2002b. Handbook of fish biology and fisheries volume 1: fisheries. Malden, MA: Blackwell Science Ltda: p. 410.

- Hayes, D. B., Ferreri, C. P., & Taylor, W. W. 2012.
 Active Fish Capture Methods. In: B. R. Murphy
 & D. W. Willis (Eds.), Fisheries Techniques. 3nd
 ed. pp. 267-304. Bethesda, MD: American Fish
 Society: p. 1069.
- Hubert, W. A., Pope, K. L., & Dettmers, J. M. 2012.
 Passive Capture Techniques. In: B. R. Murphy & D. W. Willis (Eds.), Fisheries Techniques. 3nd ed. pp. 223-265. Bethesda, MD: American Fish Society: p. 1069.
- Jackson, J. R. 2007. Earliest References to Age Determination of Fishes and Their Early Application to the Study of Fisheries. Fisheries, 32(7), 321-328. DOI: https://doi.org/bc2hg4
- Jennings, C. A., Sloss, B. L., Lasee, B. A., Burtle,
 G. J., & Moyer, G. R. 2012. Care, Handling and
 Examination of Sampled Organisms. In: In:
 B. R. Murphy & D. W. Willis (Eds.), Fisheries
 Techniques. 3nd ed. pp. 163-221. Bethesda,
 MD: American Fish Society: p. 1069.
- Jobling, M. 1994. Environmental Biology of Fishes. Dordrech, ZH: Springer Netherlands: p. 456.
- Katsanevakis, S., & Maravelias, C. D. 2008. Modelling fish growth: multi-model inference as a better alternative to a priori using von Bertalanffy equation. Fish and Fisheries, 9(2), 178-187. DOI: 10.1111/j.1467-2979.2008.00279.x
- Kelso, W. E., Kaller, M. D., & Rutherford, D. A. 2012.
 Collection, Processing, and Identification of Fish Eggs and Larvae and Zooplankton. In:
 B. R. Murphy & D. W. Willis (Eds.), Fisheries Techniques. 3nd ed. pp. 364-451. Bethesda, MD: American Fish Society: p. 1069.
- Laslett, G. M., Eveson, J. P., & Polacheck, T. 2004. Fitting growth models to length frequency
- data. ICES Journal of Marine Science, 61(2), 218-230. DOI:10.1016/j.icesjms.2003.12.006
- Lagler, K. L. 1978. Capture, samplings and examination of fishes. In: T. B. Bagenal (Ed.). Methods for assessment of fish production in fresh waters. 3th ed. pp 7-47. Oxford: Blackwell Scientific Publications: p. 313.
- Le Cren, E. D. 1947. The determination of the age and growth of the perch (*Perca fluviatilis*) from the opercular bone. The Journal of Animal Ecology, 16(2), 188-204. DOI: 10.2307/1494
- Lecomte, F., Meunier, F. J., & Rojas-Beltran, R. 1986. Données Préliminaires Sur La Croissance de Deux Téléostéens de Guyane, *Arius proops* (Ariidae, Siluriformes) et *Leporinus friderici*

- (Anostomidae, Characoidei). Cybium, 10(2), 121-134.
- Lecomte, F., Boujard, T., Meunier, F. J., Renno, J-F, & Rojas-Beltran, R. 1993. The growth of *Myleus rhomboidalis* (Cuvier, 1817) (Characiforme, Serrasalmidae) in two rivers of French Guiana. Revue d'Écologie, 48(4), 421-435.
- Leslie, J. K., & Moore, J. E. 1986. Changes in lengths of fixed and preserved young freshwater fish. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 43(5), 1079-1081. DOI: 10.1139/f86-136
- Lizama, M. A. P., & Vazzoler, A. E. A. M. 1993. Crescimento em peixes do Brasil: Uma síntese comentada. Revista UNIMAR, 15(Suplemento), 141–173.
- Lizama, M. A. P. 2000. Estimativa dos parâmetros de crescimento, recrutamento e mortalidade de *Prochilodus lineatus* na planície de inundação do alto rio Paraná, Brasil. Boletim do Instituto de Pesca, 26(2), 121-128.
- Lizama, M. A. P., & Ambrósio, A. M. 2003. Crescimento, recrutamento e mortalidade do pequi *Moenkhausia intermedia* (Osteichthyes, Characidae) na planície de inundação do alto rio Paraná, Brasil. Acta Scientiarum. Biological Sciences, 25(2), 329-333. DOI: 10.4025/actascibiolsci.v25i2.2020
- Lizama, M. A. P., & Ambrósio, A. M. 2004. Growth, recruitment, and mortality parameters for *Astyanax altiparanae* Garutti and Britski, 2000 and *A. schubarti*, Britski, 1964 (Pisces, Characidae) in the Upper Paraná River floodplain, Brazil. Acta Scientiarum. Biological Sciences, 26(4), 437-442. DOI: 10.4025/actascibiolsci.v26i4.1524
- Lombarte, A., & Tuset, V. M. 2015. Morfometría de otolitos. In: A. V. Volpedo & A. M. Vazdos-Santos (Eds.), Métodos de estudios con otolitos. pp. 59-92. Buenos Aires, CABA: CAFP-BA-PIESCI: p. 480.
- López Cazorla, A., & Sidorkewicj, N. S. 2005. Edad y crecimiento de *Cheirodon interruptus* (Characiformes: tetragonopteridae) en la cuenca alta del río Sauce Grande, provincia de Buenos Aires. Biología Acuática, 22(1), 189-196.
- Lopez Cazorla, A. & Sidorkewicj, N. 2011. Age, growth and reproduction in creole perch (*Percichthys trucha*) in the Negro River,

- Argentinean Patagonia. Journal of Applied Ichthyology, 27(1), 30–38. DOI: 10.1111/j.1439-0426.2010.01574.x
- Loubens, G., & Panfili, J. 1995. Biologie de *Prochilodus nigricans* (Teleostei: Prochilodontidae) dans le bassin du Mamoré (Amazonie bolivienne). Ichthyological Exploration Freshwaters, 6(1), 17-32.
- Lourenço, L. S., Súarez, Y. R., & Florentino,
 A. C. 2008. Aspectos populacionais de Serrapinnus notomelas (Eigenmann, 1915) e Bryconamericus stramineus Eigenmann, 1908 (Characiformes: Characidae) em riachos da bacia do rio Ivinhema, Alto Rio Paraná. Biota Neotropica, 8(4), online. DOI: 10.1590/S1676-06032008000400003.
- Lourenço, L. S., Costa, R. M. R., Rondon, P. L., & Mateus, L. A. F. 2017. Individual, spatial and inter-sex variation in somatic growth: a study of *Piaractus mesopotamicus* (Characiformes: Serrasalmidae), a long-distance freshwater Neotropical migratory fish. Neotropical Ichthyology, 15(2), e160097. DOI: 10.1590/1982-0224-20160097
- Lowe-McConnell, R. H. 1987. Ecological studies in tropical fish communities. Cambridge, MA: Cambridge University Press: p. 382.
- Lowe-McConnell, R. H. 1999. Fauna de peixes neotropicais. In: R. H. Lowe-McConnell (Ed.), Estudos ecológicos de comunidades de peixes tropicais. pp. 129-168. São Paulo, SP: Editora da Universidade de São Paulo: p. 536.
- MacDonald, D. A., Royal, K., & Buchanan, B. 2020. Evaluating the effects of parallax in archaeological geometric morphometric analyses. Archaeological and Anthropological Sciences, 12(7), 149. DOI: 10.1007/s12520-020-01111-4
- Maceina, M. J., Boxrucker, J., Buckmeier, D. L., Gangl, R. S., Lucchesi, D. O., Isermann, D. A., Jackson, J. R., & Martinez, P. J. 2007. Current Status and Review of Freshwater Fish Aging Procedures Used by State and Provincial Fisheries Agencies with Recommendations for Future Directions. Fisheries, 32(7), 329-340. DOI: https://doi.org/b5snv3
- Martinez, P. A., Berbel-Filho, W. M., & Jacobina, U. P. 2012. Is formalin fixation and ethanol preservation able to influence in geometric morphometric analysis? Fishes as a case study.

- Zoomorphology, 132(1), 87–93. DOI: 10.1007/s00435-012-0176-x
- Mazzoni, R., Fenerich-Verani, N., & Caramaschi, E. P. 2000. Electrofishing as a sampling technique for coastal stream fish populations and communities in the Southeast of Brazil. Revista Brasileira de Biologia, 60(2), 205–216. DOI:10.1590/s0034-71082000000200003
- McDowall, R. M. 1994. On size and growth in freshwater fish. Ecology of Freshwater Fish, 3(2), 67–79. DOI: 10.1111/j.1600-0633.1994. tb00108.x
- Menezes, N. A., Oyakawa, O. T., Castro, R. M. C., & Weitzman, S. H. 2007. Peixes de água doce da mata atlântica. São Paulo, SP: Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo: p. 407.
- Mildenberger, T. K., Taylor, M. H., & Wolff, M. 2017. *TropFishR*: an R package for fisheries analysis with length-frequency data. Methods in Ecology and Evolution, 8(11), 1520–1527 DOI: 10.1111/2041-210X.12791
- Minte-Vera, C. V., Maunder, M. N., Casselman, J. M., & Campana, S. E. 2016. Growth functions that incorporate the cost of reproduction. Fisheries Research, 180(1), 31–44. DOI: 10.1016/j.fishres.2015.10.023
- Miranda, L. E., & Colvin, M. E. 2017. Sampling for Age and Growth Estimation. In: M. C. Quist & D. A. Isermann (Eds.), Age and Growth of Fishes. Principles and Techniques. pp. 107-126. Bethesda, MD: American Fisheries Society: p. 359.
- Morales-Nin, B., & Panfili, J. 2002. Age estimation. In: J. Panfili, H. Pontual, H. Troadec & P. J. Wrigh. Manual of Fish Sclerochronology. pp. 91-98. Brest, FR: Ifremer-IRD: p. 464. Disponível em https://archimer.ifremer.fr/doc/00017/12801/
- Morioka, S., & Matsumoto, S. 2003. Otolith features and utility of lapillus for daily increment analysis in *Opsaridium microcephalum* (Cyprinidae) juveniles collected from Lake Malawi. Ichthyological Research, 50(1), 82-85. DOI: 10.1007/s102280300012
- Mullin, S. K., & Taylor, P. J. 2002. The effects of parallax on geometric morphometric data. Computers in Biology and Medicine 32(6), 455–464. DOI: 10.1016/S0010-4825(02)00037-9
- Neal, J. W., Adelsberger, C. M., & Lochmann, S. E. 2012. A Comparison of Larval Fish

- Sampling Methods for Tropical Streams. Marine and Coastal Fisheries, 4(1), 23-29. DOI: 10.1080/19425120.2011.651521
- Ogle, D. H., Brenden, T. O., & McCormick, J. L. 2017. Growth Estimation: Growth Models and
- Statistical Inference. In: M. C. Quist & D. A. Isermann (Eds.), Age and Growth of Fishes. Principles and Techniques. pp. 265-359. Bethesda, MD: American Fisheries Society: p. 359
- Oliveira, A.G., Gomes, L.C., Latini, J.D., & Agostinho, A. A. 2014. Implications of using a variety of fishing strategies and sampling techniques across different biotipes to determine fish species composition and diversity. Brazilian Journal of Nature Conservation, 12(2), 112-117. DOI: 10.1016/j.ncon.2014.08.004
- Oyakawa, O. T., Akama, A., Mautari, K. C., & Nolasco, J. C. 2006. Peixes de riachos da Mata Atlântica. São Paulo, SP: Editora Neotrópica: p. 201
- Oyakawa, O. T, & Esteves, K. E. 2004. Métodos de amostragem de peixes de água doce. In: C. E. M. Bicudo & D. C. Bicudo (Eds.), Amostragem em limnologia. pp 231-243. São Carlos, SP: Rima: p. 372.
- Panfili, J. 2002. Extraction and conservation of calcified structures. In: J. Panfili, H. Pontual, H. Troadec & P. J. Wrigh. Manual of Fish Sclerochronology. pp. 317-329. Brest, FR: Ifremer-IRD: p. 464. Disponível em https://archimer.ifremer.fr/doc/00017/12801/
- Panfili, J., Pontual, H., Troadec, H., & Wrigh, P. J. 2002. Manual of Fish Sclerochronology. Brest, FR: Ifremer-IRD: p. 464. Disponível em https://archimer.ifremer.fr/doc/00017/12801/
- Parrott, A. W. 1934. The variability and growth of the scales of brown trout (*Salmo trutta*) in New Zealand. Transactions and Proceedings of the New Zealand Institute, 63(1), 497-516.
- Pauly, D., & David, N. 1980. An obective method for determining fish growth from lengthfrequency data. ICLARM Newsletter, 3(3), 13– 15.
- Pauly, D. 1984. Fish population dynamics in tropical waters: a manual for use with programmable calculators. Manila, PH: ICLARM: p. 325.
- Penna, M. A. H, Villacorta-Corrêa, M. A, Walter, T., & Petrere-JR, M. 2005. Growth of the

- tambaqui *Colossoma macropomum* (Cuvier) (Characiformes: Characidae): which is the best model? Brazilian Journal of Biology, 65(1), 129-139. DOI: 10.1590/S1519-69842005000100017
- Phelps, Q. E., Tripp, S. J., Hamel, M. J., Koenigs, R.
 P., & Jackson, Z. J. 2017. Choice of Structure for Estimating Fish Age and Growth. M. C. Quist & D. A. Isermann (Eds.), Age and Growth of Fishes. pp. 81-105. Principles and Techniques. Bethesda, MD: American Fisheries Society: p. 359
- Popper, A. N., Ramcharitar, J., & Campana, S. E. 2005. Why otoliths? Insights from inner ear physiology and fisheries biology. Marine and Freshwater Research, 56(5), 497-504. DOI: 10.1071/MF04267
- Porter, T. R. 1973. Fry Emergence Trap and Holding Box. The Progressive Fish-Culturist, 35(2), 104-106. DOI: https://doi.org/br4bjq
- Portt, C. B., Coker, G. A., Ming, D. L., & Randall, R. G. 2006. A review of fish sampling methods commonly used in Canadian freshwater habitats. Canadian Technical Report of Fisheries and Aquatic Sciences, 2604(1), 1-51.
- Quinn II, T. J., & Deriso, R. B. 1999. Quantitative fish dynamics. Londres, LD: Oxford University Press: p. 560.
- Quist, M. C., Pegg, M. A., & DeVries, D. R. 2012. Age and Growth. In: A. V. Zale, D. L. Parrish & T. M. Sutton (Eds.), Fisheries Techniques. 2nd ed. pp. 677-731. Bethesda, MD: American Fisheries Society: p. 1069.
- Quist, M. C., & Isermann, D. A. 2017. Age and Growth of Fishes. Principles and Techniques. Bethesda, MD: American Fisheries Society: p. 359
- Rasband, W. 1997. ImageJ 1.53a. Bethesda, MD: National Institutes of Health.
- Ratkowsky, D. A. 1986. Statistical properties of alternative parameterizations of the von Bertalanffy growth curve. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 43(4), 742-747. DOI: 10.1139/f86-091
- Reynolds, J. B., & Kolz, A. L. 2012. Electrofishing. In: B. R. Murphy & D. W. Willis (Eds.), Fisheries Techniques. 3nd ed. pp. 305-361. Bethesda, MD: American Fish Society: p. 1069.
- Riaño, R. C. Jaramillo, N., & Dujardin, J-P. 2009. Growth changes in *Rhodnius pallescens* under simulated domestic and sylvatic conditions.

- Infection, Genetics and Evolution 9(2), 162–168. DOI: 10.1016/j.meegid.2008.10.009
- Ricker, W. E. 1975. Computation and Interpretation of Biological Statistics of Fish Populations. Fisheries Research Board of Canada Bulletin, 191(1), 1-382.
- Rolhf, F. J. 2016. Morphometrics at SUNY Stony Brook. Disponível em https://life.bio.sunysb. edu/morph/index.html
- Sá-Oliveira, J. C., Angelini, R., & Isaac-Nahum, V. J. 2015. Population parameters of the fish fauna in a long-established Amazonian reservoir (Amapá, Brazil). Journal of Applied Ichthyology, 31(2), 290-295. DOI: 10.1111/jai.12667
- Santana, H. S., & Minte-Vera, C. V. 2017. Age and growth of *Prochilodus lineatus* in a spatially
- structured population: is there concordance between otoliths and scales? Environmental Biology of Fishes, 100(3), 223–235. DOI: 10.1007/ s10641-017-0574-5
- Santana, H. S., Tos, C. D., & Minte-Vera, C. V. 2020. A review on the age and growth studies of freshwater fish in South America. Fisheries Research, 222 (1), 105410. DOI: 10.1016/j. fishres.2019.105410
- Sanvicente-Añorve, L., Salgado-Ugarte, I. H., Castillo-Rivera, M. 2003. The use of kernel density estimators to analyze length-frequency distributions of fish larvae. In: Browman, H. I. & Skiftesvik, A. B. (Eds.), The big fish bang. Proceedings of the 26th annual larval fish conference. p. 419-430. Bergen, NO: Institute of Marine Research, p. 476.
- Secor, D. H., Dean, J. M., & Laban, E. H. 1991. Manual for otolith removal and preparation for microstructural examination. Columbia, SC: University of South Carolina Press: p. 85.
- Schultz, L. P. 1937. Some Principles of Biological Fisheries Research. Transactions of the American Fisheries Society, 66(1), 188-192.
- Silveira, E. L., Ballester, E. L. C., Costa, K. A., Scheffer, E. W. O., & Vaz-dos-Santos, A. M. 2018. Fish community response to environmental variations in an impacted Neotropical basin. Ecology of Freshwater Fish, 27(4), 1126-1139. DOI: 10.1111/eff.12420
- Silveira, E. L., Aranha, J. M. R., Menezes, M. S., & Vaz-dos-Santos, A. M. 2020. Reproductive dynamics, age and growth of *Astyanax* aff.

- fasciatus in a Neotropical basin. Marine and Freshwater Research, 71(6), 670-683. DOI: 10.1071/MF19100
- Sobral, M., Parolin, P., & Saint-Paul, U. 2003. Otolith microstructure analysis for age determination of the Amazon characid *Triportheus albus*. Amazoniana, 17(3/4), 437-449.
- Souza, M. R., & Ávila-da-Silva, A. O. 2010. Impacto do sistema pesqueiro multifrota sobre o estoque do peixeporco (*Balistes capriscus*) capturado no Estado de São Paulo. Acta Scientiarum. Biological Sciences, 32(1), 1-7. DOI: 10.4025/actascibiolsci.v32i1.4772
- Sparre, P., & Venema, S. C. 1998. Introduction to tropical fish stock assessment Part I: Manual. FAO Fisheries Technical Paper, 306(1), 1-407.
- Stevenson, D. K., & Campana, S. E. 1992. Otolith Microstructure Examination and Analysis. Ottawa, ON: Department of Fisheries and Oceans: p. 126.
- Taylor, M. H., & Mildenberger T. K. 2017. Extending electronic length frequency analysis in R. Fisheries Management and Ecology, 24(4), 330-338. DOI: 10.1111/fme.12232
- Troadec, H., & Pontual, H. 2002. Aid to decision trees. In: J. Panfili, H. Pontual, H. Troadec & P. J. Wrigh (Eds.), Manual of Fish Sclerochronology. pp. 308-316. Brest, FR: Ifremer-IRD: p. 464. Disponível em https://archimer.ifremer.fr/doc/00017/12801/
- Uieda, V. S., & Castro, R. M. C. 1999. Coleta e fixação de peixes de riachos. In: E. P. Caramaschi, R. Mazzoni & P. R. Peres-Neto (Eds.), Ecologia de peixes de riachos. pp. 01-22. Oecologia Brasiliensis, VI. Rio de Janeiro, RJ: PPGE-UFRJ: p. 260.
- Vasconcelos, L. P., Súarez, Y. R., & Lima-Junior, S. E. 2011. Population aspects of *Bryconamericus stramineus* in streams of the upper Paraná River basin, Brazil. Biota Neotropica, 11(2), 55-62. DOI: 10.1590/S1676-06032011000200006
- Vaz-dos-Santos, A. M. 2015a. Otolitos en estudios de edad y crecimiento en peces. In: A. V. Volpedo & A. M. Vaz-dos-Santos (Eds.), Métodos de estudios con otolitos. pp. 93-121. Buenos Aires, CABA: CAFP-BA-PIESCI: p. 480.
- Vaz-dos-Santos, A. M. 2015b. Métodos cuantitativos aplicados ao estudio de otolitos. In: A. V. Volpedo & A. M. Vaz-dos-Santos (Eds.), Métodos de estudios con otolitos. pp. 167-185.

- Buenos Aires, CABA: CAFP-BA-PIESCI: p. 480.
- Vaz-dos-Santos, A. M, & Rossi-Wongtschowski, C. L. D. B. 2019. The forgotten requirement: age and growth in fisheries resources from the Southwestern Atlantic. In: A. M. Vaz-dos-Santos & C. L. D. B. Rossi-Wongtschowski (Eds.), Growth in fisheries resources from the Southwestern Atlantic. pp. 21-27. São Paulo, SP: IOUSP: p. 252.
- Vazzoler, A. E. A. M. 1981. Manual de métodos para estudos biológicos de populações de peixes. Brasília, DF: CNPq: p. 106.
- Vazzoler, A. E. A. M. 1996. Biologia da reprodução de peixes teleósteos: teoria e prática. Maringá, PR: EDUEM - Editora da Universidade Estadual de Maringá: p. 169.
- Vazzoler, A. E. A. M., Agostinho, A. A., & Hahn, N. S. 1997. A planície de inundação do Alto Rio Paraná Aspectos físicos, biológicos e socioeconômicos. Maringá, PR: EDUEM Editora da Universidade Estadual de Maringá: p. 460.
- Venugopal, M. N., & Winfield, I. J. 1993. The Distribution of Juvenile Fishes in a Hypereutrophic Pond: Can Macrophytes Potentially Offer a Refuge for Zooplankton? Journal of Freshwater Ecology, 8(4), 389-396. DOI: 10.1080/02705060.1993.9664877
- Vicentin, W., Rocha, A. S., Rondon, P. L., Costa, F. E. S., & Súarez, Y. R. 2012. Parâmetros populacionais, período reprodutivo e crescimento de *Prochilodus lineatus* (Characiformes, Prochilodontidae) na cabeceira do rio Miranda, alto rio Paraguai. Oecologia Australis, 16(4), 891-904. DOI: 10.4257/oeco.2012.1604.12
- Vigliola, L., & Meekan, M. G. 2009. The back-calculation of fish growth from otoliths. In: B. S. Green, B. D. Mapstone, G. Carlos & G. A. Begg (Eds.), Tropical fish otoliths: information for assessment, management and ecology. pp 174-211. Dordrecht, ZH: Springer: p. 326.
- Volpedo, A. V., & Vaz-dos-Santos, A. M. 2015. (Eds.). Métodos de estudios con otolitos. Buenos Aires, CABA: CAFP-BA-PIESCI: p. 480.
- Weatherley, A. H. 1990. Approaches to Understanding Fish Growth. Transactions of the American Fisheries Society, 119(4), 662– 672. DOI: https://doi.org/fmzgsx
- Weatherley, A. H., & Gill, H. S. 1987. The biology

- of fish growth. London, LD: Academic Press: p. 443.
- Wilson, J. A., Vigliola, L., & Meekan, M. G. 2009. The back-calculation of size and growth from otoliths: Validation and comparison of models at an individual level. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 368(1), 9–21. DOI: 10.1016/j.jembe.2008.09.005
- Winemiller, K. O., Agostinho, A. A., & Caramaschi, É. P. Fish ecology in tropical streams. In: D. Dudgeon (Ed.), Tropical stream ecology. pp. 107-146. London, LD: Academic Press: p. 316.
- Wootton, R. J. 1998. Ecology of teleost fishes. 2nd ed. Dordrecht, ZH: Kluwer Academic Publishers: p. 404.
- Wright, P. J., Woodroffe, D. A., Gibb, F. M., & Gordon, J. D. M. 2002. Verification of first annulus formation in the illicia and otoliths of white anglerfish, *Lophius piscatorius* using otolith microstructure. ICES Journal of Marine Science, 59(3), 587–593. DOI: 10.1006/imsc.2002.1179
- Yamaguti, N., & Santos, E. P. 1966. Crescimento da pescada-foguete (*Macrodon ancylodon*): aspecto quantitativo. Boletim Do Instituto Oceanográfico, 15(1), 75–78.
- Zuliani, M. S., Ambrósio, A. M., Francisco, T. M., Balbi, T. J., Okada, E. K., & Gomes, L. C. 2016. Age and growth parameters of the dourado *Salminus brasiliensis* (Cuvier, 1816) from the river Cuiabá, Mato Grosso State, Brazil. Acta Scientiarum. Biological Sciences, 38(1), 59-65.

Submitted: 08 August 2020 Accepted: 14 March 2021 Associate Editors: Érica Pellegrini Caramaschi, Rosana Mazzoni e Rafael Pereira Leitão