



## O PAPEL DOS PEIXES NA RECICLAGEM DE NUTRIENTES EM RIACHOS TROPICAIS

*Eugenia Zandonà<sup>1,2\*</sup>, Priscila Oliveira-Cunha<sup>2</sup> & Beatriz Moreira-Ferreira<sup>2</sup>*

<sup>1</sup> Universidade do Estado do Rio de Janeiro, Departamento de Ecologia, Rua São Francisco Xavier, nº 524, Maracanã, CEP 20550-013, Rio de Janeiro, RJ, Brasil.

<sup>2</sup> Universidade do Estado do Rio de Janeiro, Programa de Pós-graduação em Ecologia e Evolução, Rua São Francisco Xavier, nº 524, Maracanã, CEP 20550-013, Rio de Janeiro, RJ, Brasil.

E-mails: [eugenia.zandona@gmail.com](mailto:eugenia.zandona@gmail.com) (\*autora correspondente), [priscilacunhaoli@gmail.com](mailto:priscilacunhaoli@gmail.com); [biaferreira.biologia@gmail.com](mailto:biaferreira.biologia@gmail.com)

**Resumo:** Peixes podem contribuir direta e indiretamente na reciclagem de nutrientes em ambientes aquáticos, afetando a estrutura das comunidades e processos ecossistêmicos. Através da excreção de resíduos metabólicos, os peixes disponibilizam no ambiente nutrientes inorgânicos que podem ser utilizados por algas e bactérias. O nitrogênio e o fósforo são, frequentemente, nutrientes limitantes em riachos, portanto peixes podem representar uma fonte relevante destes nutrientes. Muitos fatores podem influenciar as taxas de excreção, incluindo a dieta, a demanda de nutrientes do organismo (para reprodução e crescimento), a ontogenia, o tamanho do corpo, a temperatura e outros fatores abióticos. Atualmente, duas teorias se propõem a explicar quais fatores controlam as taxas de excreção: 1) a Teoria da Estequiometria Ecológica se baseia nos modelos de balanço de massa e utiliza a quantidade de nutrientes da dieta e a demanda de nutrientes do peixe como preditores das taxas de excreção; e 2) a Teoria Metabólica da Ecologia que se baseia no tamanho do corpo e na temperatura como fatores que regulam as taxas metabólicas de um organismo e, assim, suas taxas de excreção. A importância relativa dos peixes como recicladores de nutrientes em riachos varia dependendo de fatores intrínsecos das espécies e características do ambiente. Isto inclui a magnitude das taxas de excreção da comunidade inteira de peixes, a concentração e entrada de nutrientes no riacho, a demanda de nutrientes do sistema e o período de atividade e comportamento dos peixes. Por exemplo, espécies abundantes em riachos oligotróficos têm potencial de representar uma importante fonte de nutrientes. Mas outras peculiaridades, como a dieta, demanda de nutrientes específicas, ou comportamentos migratórios, podem torná-los importantes fontes ou sumidouros de nutrientes num riacho. Neste artigo são revisados estudos que tratam o papel dos peixes como recicladores de nutrientes e são explicadas as técnicas mais comuns utilizadas neste tipo de estudos.

**Palavras-chave:** Dinâmica de nutrientes; Egestão; Estequiometria ecológica; Excreção; Teoria metabólica da ecologia.

**THE ROLE OF FISH IN NUTRIENTS RECYCLING IN TROPICAL STREAMS:** Fish can contribute directly and indirectly to nutrient recycling in aquatic environments, affecting community structure and ecosystem processes. Through the excretion of metabolic waste, fish make inorganic nutrients available in the environment that can be used by algae and bacteria. Nitrogen and phosphorus are often limiting nutrients in streams, so fish can be a relevant source of these nutrients. Many factors can influence excretion rates,

including diet, body nutrient demand (for reproduction and growth), ontogeny, body size, temperature and other abiotic factors. Currently, two theories propose to explain which factors control excretion rates: 1) The Ecological Stoichiometry Theory is based on mass balance models and uses the amount of nutrients in the diet and the fish nutrient demand as predictors of excretion rates; and 2) the Metabolic Theory of Ecology that uses body size and temperature as factors that regulate an organism metabolic rates and, thus, its excretion rates. The relative importance of fish as nutrient recyclers in streams varies depending on species intrinsic characteristics and environmental factors. This includes the magnitude of excretion rates from the entire fish community, the nutrient concentration and nutrient input into the stream, the stream nutrient demand and the period of activity and behavior of the fish. For example, species that are abundant in oligotrophic streams have the potential to represent an important source of nutrients. But other peculiarities, such as diet, specific nutrient demands, or migratory behaviors, can make them important sources or sinks of nutrients in a stream. This article reviews studies that address the role of fish as nutrient recyclers and explains the most common techniques used in this type of studies.

**Keywords:** Nutrient dynamics; Egestion; Ecological stoichiometry; Excretion; Metabolic Theory of Ecology.

## INTRODUÇÃO

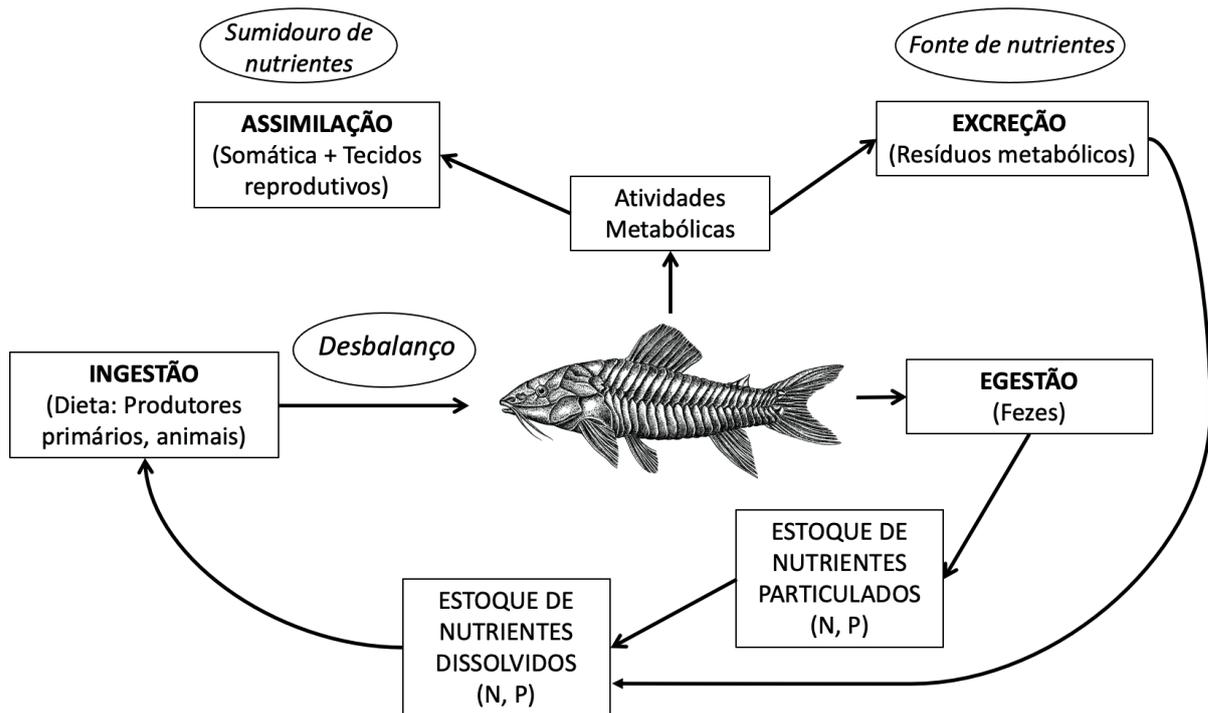
Os peixes podem afetar seus ecossistemas de muitas formas, uma delas é através da excreção e egestão de nutrientes (Vanni 2002). Nitrogênio (N) e Fósforo (P) são os principais nutrientes limitantes da produtividade primária em ecossistemas aquáticos e, também, os principais nutrientes excretados pelos peixes (Kosten *et al.* 2009). A excreção de N e P por peixes pode representar uma fonte significativa desses nutrientes em rios tropicais (McIntyre *et al.* 2007). Por isso, a reciclagem de nutrientes por peixes é um processo essencial para a produtividade dos ecossistemas aquáticos tropicais.

A reciclagem de nutrientes realizada por peixes ocorre devido ao desbalanço nutricional entre recursos e consumidor (Vanni 2002, Sterner & Elser 2002) (Figura 1). Tal desbalanço reflete as diferentes composições de elementos entre os organismos e as suas dietas (McIntyre & Flecker 2010). Os peixes podem atuar como fonte e sumidouro de nutrientes no ambiente aquático (Vanni 2002). Após a ingestão de elementos da dieta, parte dos nutrientes é absorvida para manutenção de tecidos, crescimento e reprodução. Estes ficam aprisionados em forma de biomassa, representando assim um sumidouro de nutrientes (McIntyre & Flecker 2010). O excesso de nutrientes que não são assimilados, são liberados através da excreção e da egestão e, assim, devolvidos ao ambiente (McIntyre & Flecker 2010).

A excreção libera resíduos metabólicos, que são nutrientes em forma inorgânica (N e P), que ficam imediatamente disponíveis no estoque (*pool*) de nutrientes do meio para serem utilizados por produtores primários e bactérias (McIntyre & Flecker 2010). Já a egestão é o resultado do material que não é totalmente absorvido pelo sistema digestório, assim os nutrientes são expelidos em forma de fezes (Halvorson & Atkinson 2019). As fezes compõem grande parte da Matéria Orgânica Particulada Fina e ficam disponíveis para ser remineralizadas por microrganismos, desta forma sendo disponibilizados para o *pool* de nutrientes inorgânicos do meio posteriormente aos liberados pela excreção (Halvorson & Atkinson 2019). Os processos de egestão e de excreção são indicados como “reciclagem de nutrientes por consumidores” (*Consumer-driven nutrient recycling*), pois os consumidores transformam nutrientes que eram aprisionados como biomassa nos itens da dieta em nutrientes dissolvidos disponíveis para produção primária e decomposição.

### ***Teorias ecológicas para prever as taxas de excreção***

Duas teorias buscam entender quais são os fatores que regulam as taxas de excreção de organismos e, conseqüentemente, entender como eles mediam a ciclagem de nutrientes em seus ecossistemas. Essas teorias são a Teoria da Estequiometria Ecológica (TEE) (Sterner & Elser 2002) e a Teoria



**Figura 1.** Diagrama que mostra a reciclagem de nutrientes realizada pelos peixes. Os peixes ingerem nutrientes através da dieta, que podem ser presas animais (consumidores) e/ou produtores primários (algas e matéria orgânica). Os peixes assimilam parte desses nutrientes que são utilizados para a manutenção das atividades fisiológicas e reprodutivas. Os nutrientes são assim incorporados ao corpo dos peixes e se tornam indisponíveis para o ecossistema até a morte do indivíduo (sumidouro). Os nutrientes que não foram absorvidos pelo sistema digestório são egestados e os nutrientes particulados contidos nas fezes são posteriormente mineralizados por microrganismos. Os resíduos das atividades metabólicas são eliminados através da excreção e, junto com as egestas mineralizadas por microrganismos, tornam-se novamente disponíveis no ecossistema sob a forma de nutrientes inorgânicos (estoque ou *pool* de nutrientes). Ilustração do peixe de Iván Vázquez.

**Figure 1.** Diagram showing fish nutrient recycling. Fish ingest nutrients through their diet, which can be animal prey (consumers) and/or primary producers (algae and organic matter). Fish assimilate part of these nutrients that are used to maintain physiological and reproductive activities. These nutrients are thus incorporated into the fish body and are no longer available to the ecosystem until the individual's death (sink). Nutrients that have not been absorbed by the digestive system are egested and the particulate nutrients contained in the faeces are later mineralized by microorganisms. The residues of metabolic activities are eliminated through excretion and, together with the egesta that have been mineralized by microorganisms, they become available again in the ecosystem in the form of inorganic nutrients (nutrient pool). Fish drawing by Iván Vázquez.

Metabólica da Ecologia (TME) (Brown *et al.* 2004).

### **Teoria da Estequiometria Ecológica (TEE)**

A TEE busca entender a ciclagem de nutrientes através de organismos, teias alimentares e ecossistemas e é baseada no princípio de balanço de massa e de homeostase de elementos dos consumidores. A liberação de nutrientes é determinada pelo desbalanço entre elementos químicos do organismo e sua dieta (Sturner & Elser 2002). Dessa forma, a quantidade (ou a razão) de nutrientes excretada por um organismo

é prevista como a diferença entre a quantidade (ou a razão) de nutrientes consumida na dieta e a quantidade (ou a razão) de nutrientes alocada para crescimento e reprodução e a parte perdida na egestão:

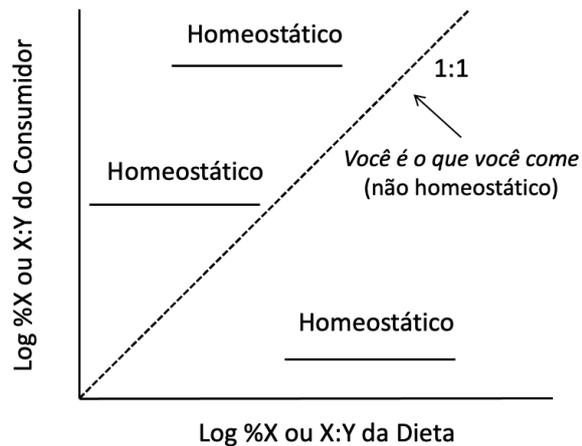
$$\text{Excreção} = \text{Dieta} - \text{Assimilação} - \text{Egestão}$$

Modelos de fluxo e retenção de nutrientes assumem que os consumidores são homeostáticos, o que significa que sua composição corporal é relativamente inflexível, ou seja, não é alterada com

mudanças na composição da dieta (Vanni 2002, Sterner & Elser 2002) (Figura 2). Assim, o animal irá assimilar os nutrientes presentes na dieta de acordo com a sua demanda para a manutenção de suas funções corporais, e irá excretar o excesso de nutrientes (Vanni 2002). Portanto, se soubermos a razão dos elementos da dieta e da composição corporal, podemos prever a razão dos elementos que serão excretados pelo organismo.

Na TEE, a dieta e a demanda corporal do consumidor são representadas em forma de razão molar de elementos, por exemplo X:Y (Sterner & Elser 2002). Cada organismo possui uma razão diferente de X:Y o que ocasiona o desbalanço entre dieta e organismo, no qual a demanda do organismo é maior do que os nutrientes presentes na dieta. Assim, o crescimento se torna limitado pelo nutriente de menor concentração no meio (McIntyre & Flecker 2010). Contudo, consumidores se alimentam de forma a suprir suas demandas para manutenção de seus tecidos, o que significa que se alimentam em excesso do nutriente X para suprir a demanda do nutriente Y. Um animal que ingere uma quantidade de nutrientes maior do que ele assimila, irá excretar o excesso de nutrientes a fim de manter a homeostase corporal (Sterner & Elser 2002, McIntyre & Flecker 2010). Portanto, podemos afirmar que as razões de nutrientes excretados terão uma relação positiva com a razão de nutrientes ingeridos (Figura 3b), enquanto as taxas de excreção serão inversamente proporcionais à demanda de nutrientes (Figura 3a). Ou seja, um animal que tiver uma demanda ou composição corporal X:Y muito alta, terá razões de X:Y excretadas baixas. A relação entre taxa de excreção e estequiometria da dieta é linear quando a oferta (N:P da dieta) é maior que a demanda (N:P do corpo), mas é curvilínea quando a oferta é menor que a demanda (Figura 3c).

Contudo, diversos estudos já mostraram que a composição corporal dos peixes pode ser muito variável, devido a fatores como tamanho do corpo, sexo, ontogenia, etc. Por exemplo, durante a fase de crescimento corporal, animais vertebrados absorvem mais P para o crescimento dos ossos (Elser *et al.* 1996), o que pode levar a diferentes taxas de excreção durante seu desenvolvimento. Segundo a “Hipótese da Taxa de Crescimento” (Elser *et al.* 1996), animais que estão em fase de crescimento devem apresentar uma maior



**Figura 2.** Relação entre a estequiometria (% e razão de nutrientes) dos recursos (dieta) e dos consumidores, ilustrando o conceito de homeostase aplicado à estequiometria ecológica. A linha tracejada (1:1) representa um organismo não homeostático (e.g. organismos autótrofos e algumas bactérias) que muda sua própria composição elementar com mudanças na composição elementar da dieta ou do meio (você é o que você come). As linhas horizontais mostram organismos homeostáticos, como os peixes, que não mudam sua composição elementar (% e razão) com mudanças na composição elementar da dieta. X e Y representam diferentes nutrientes (e.g. N e P). Modificado de Sterner & Elser 2002.

**Figure 2.** Relationship between stoichiometry (% and nutrient ratio) of resources (diet) and consumers, illustrating the concept of homeostasis applied to ecological stoichiometry. The dashed line (1:1) represents a non-homeostatic organism (e.g. autotrophic organisms and some bacteria) that changes its own elemental composition with changes in the elemental composition of the diet or the medium (you are what you eat). The horizontal lines depict homeostatic organisms, such as fish, that do not change their elemental composition (% and ratio) with changes in the elemental composition of the diet. X and Y represent different nutrients (e.g. N and P). Modified from Sterner & Elser 2002.

demanda de P para rRNA e para formar tecido ósseo, desta forma apresentando taxas de excreção de P por massa menores. Por exemplo, as concentrações de P nos tecidos do peixe *Dorosoma cepedianum* (Clupeiformes, Clupeidae) aumentaram significativamente devido ao crescimento de ossos, quando, no estágio larval, o P representa 1 % da massa seca, enquanto no estágio juvenil o P representa aproximadamente 3.47 % da massa seca (Pilati & Vanni 2007).

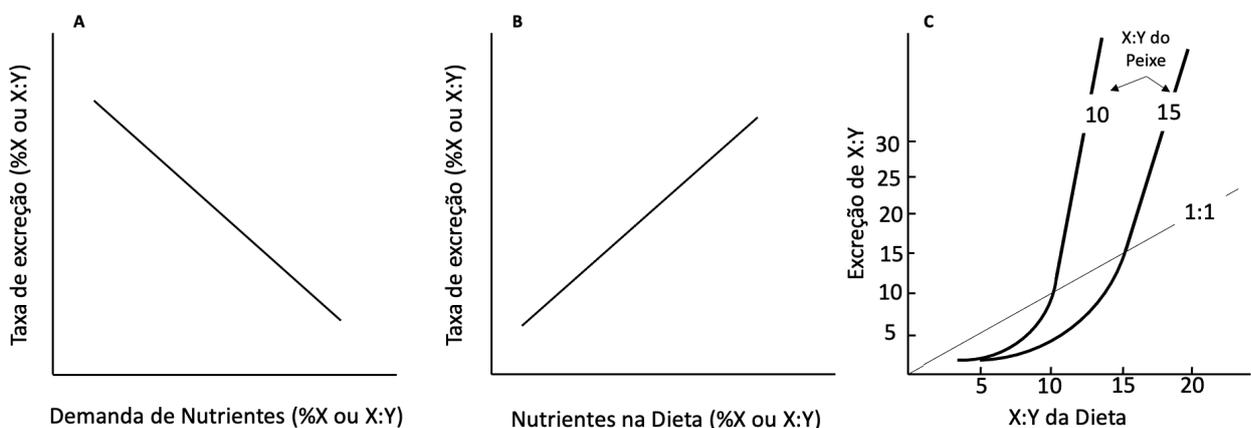
Consequentemente, as taxas de excreção, ao longo das fases ontogenéticas dessa espécie, mudaram de acordo com a mudança na demanda de P (Pilati & Vanni 2007). Populações diferentes do peixe esgana-gata (*Gasterosteus aculeatus* – Gasterosteiformes, Gasterosteidae) variam na sua proteção óssea, sendo que populações com proteção óssea menos desenvolvida têm taxas de excreção de P maiores do que populações com proteção óssea maior (El-Sabaawi *et al.* 2016).

Dietas de origem animal são mais ricas em nutrientes, especialmente em P, quando comparadas à dieta vegetal (Small *et al.* 2011), assim, espécies predadoras deveriam apresentar maiores taxas de excreção, seguidas por onívoros e herbívoros ou detritívoros. Contudo, organismos diferem quanto a sua eficiência de assimilação, taxas de ingestão, metabolismo e retenção de nutrientes, o que afeta diretamente a excreção, independente da dieta (Schindler & Eby 1997). Estudos empíricos testaram o efeito da dieta nas taxas e razões da excreção, ambas em campo e no laboratório, e produziram diferentes resultados. Uma meta-análise recente mostrou um forte efeito positivo de N e N:P da dieta, e um efeito negativo de P na razão N:P das excretas em peixes de aquário

(Moody *et al.* 2015). Contudo, a estequiometria da dieta não afetou as taxas de excreção de peixes em estudos de campo, provavelmente devido a outros fatores que contribuíram com os padrões de excreção, como: variação intraespecífica da dieta, diferenças no consumo e taxa de assimilação (Moody *et al.* 2015), e capacidade de digestão de N e P (*e.g.* elevadas quantidades de P como fitato e ácido fítico em plantas são de difícil digestão por peixes – Lall 1991).

### **Teoria Metabólica da Ecologia (TME)**

A TME explica que as taxas metabólicas (influenciadas principalmente pelo tamanho corporal e a temperatura) fornecem as limitações fundamentais que governam os processos ecológicos (*e.g.* de organismos, histórias de vida, dinâmicas de populações até processos ecossistêmicos) (Brown *et al.* 2004). A taxa metabólica de um organismo seria proporcional ao seu tamanho corporal por um fator de aproximadamente 0.75, ou seja, com o aumento do tamanho de um organismo, as taxas metabólicas aumentam alometricamente (Brown *et al.* 2004). O valor deste parâmetro de 0.75 é baseado na ideia que transportes através de redes fractais



**Figura 3.** Relação entre a taxa de excreção de nutrientes por um consumidor e (a) demanda por nutrientes para crescimento e reprodução (representando estequiometria corporal); (b) suprimento de nutrientes presente na dieta (estequiometria da dieta) quando a demanda é menor do que a oferta. (c) Relação não-linear entre a N:P da excreção com a N:P da dieta de duas espécies de peixe com N:P do corpo de 10 e 15, respectivamente. Esta relação é linear quando o N:P da dieta > N:P do peixe e é curvilínea quando o N:P da dieta < N:P do peixe. X e Y representam diferentes nutrientes (*e.g.* N e P). Modificado de Sterner & Elser 2002.

**Figure 3.** Relationship between excretion rates by a consumer and (a) nutrient demand for growth and reproduction (representing body stoichiometry); (b) supply of nutrients present in the diet (diet stoichiometry), when the demand is lower than the supply. (c) Non-linear relationship between excretion N:P and diet N:P of two fish species with body N:P of 10 and 15, respectively. This relationship is linear when diet N:P > fish N:P and is curvilinear when diet N:P < fish N:P. X and Y represent different nutrients (*e.g.* N and P). Modified from Sterner & Elser 2002.

(e.g. o sistema circulatório) são otimizados por um fator de escalonamento de 0.75 (West *et al.* 1997). Estudos mostraram que a excreção de nutrientes tem relação alométrica com o tamanho corporal, mas nem sempre esta relação tinha um fator de 0.75 (Vanni 2002, Hall *et al.* 2007, Alves *et al.* 2010, Zandonà *et al.* 2021). A equação abaixo descreve a relação entre tamanho corporal e excreção de nutrientes:

$$E = aM^b$$

Onde, E representa a taxa de excreção, a e b são constantes e M representa massa corporal (Hall *et al.* 2007). Para a maioria dos peixes, a constante b é menor que 1, o que representa uma relação não isométrica (razão 1:1), mas sim alométrica (razão 1:≠1). Portanto, organismos menores apresentam taxas de excreção específicas por massa maiores, pois a demanda de nutrientes por massa é menor (Vanni 2002) (Figura 4). A TME também faz previsões sobre o efeito da temperatura nas taxas metabólicas, onde o aumento de 10°C geraria um aumento de ~1.5 a 3 vezes nas taxas metabólicas (Clarke & Fraser 2004). Assim, tamanho corporal e temperatura seriam bons preditores das taxas metabólicas de consumidores (Brown *et al.* 2004).

Duas meta-análises recentes investigaram se variáveis estequiométricas ou variáveis metabólicas tinham maior poder preditivo sobre as taxas de excreção de N e P. Ambas apontaram que o tamanho corporal era o principal fator que explicava as taxas de excreção, junto com idiosincrasias típicas de cada espécie (Allgeier *et al.* 2015, Vanni & McIntyre 2016). Ao contrário, as variáveis estequiométricas tiveram um baixo poder preditivo. Os padrões alométricos das taxas de excreção com o tamanho do corpo diferiram entre N e P. Para P, existiu uma maior variação entre espécies nessa relação e os coeficientes angulares (“b”) foram menores, indicando um menor aumento das taxas de excreção de P com o tamanho do corpo comparado com as taxas para N (Allgeier *et al.* 2015, Vanni & McIntyre 2016). Entretanto, nesses estudos, a variação dos tamanhos corporais foi muito maior do que a variação da estequiometria corporal (Allgeier *et al.* 2015). É possível então que, ao reduzir a variação de tamanhos corporais, de forma que se assemelhe à variação da estequiometria corporal, as diferenças entre o poder preditivo

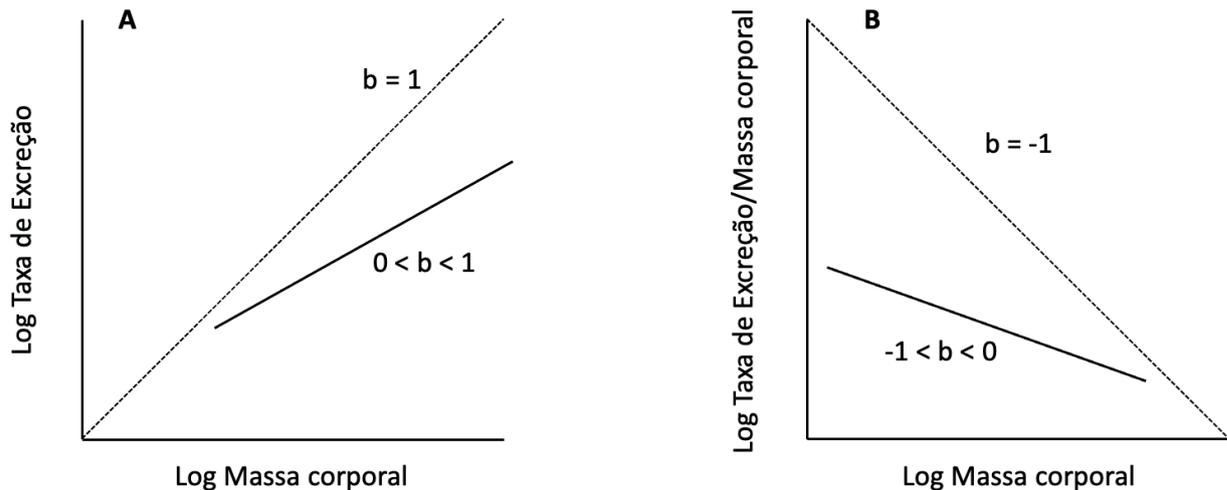
da estequiometria e das taxas metabólicas não sejam tão divergentes.

### ***Fatores que afetam a importância dos peixes como recicladores de nutrientes***

Até aqui vimos quais são os fatores que podem afetar as taxas de excreção dos peixes, como estequiometria corporal, dieta e tamanho, mas a relevância deles a nível de ecossistema depende da: 1) abundância e biomassa da espécie; 2) demanda de nutrientes do riacho; 3) peculiaridades das espécies. A abundância das espécies é um fator importante para determinar o papel delas no ecossistema, pois quanto maior a sua biomassa, maior o seu potencial impacto no ambiente (Benstead *et al.* 2010, Capps & Flecker 2013b). Um estudo conduzido na ilha de Trinidad com barrigudinhos (*Poecilia reticulata*) mostrou a importância da abundância para a dinâmica de nutrientes de riachos (El-Sabaawi *et al.* 2015). Na ausência de predadores, os peixes apresentaram menores taxas de excreção de N e P, contudo, populações onde não há predadores foram mais numerosas e tiveram maior impacto no ecossistema (El-Sabaawi *et al.* 2015).

O papel dos peixes como recicladores de nutrientes geralmente é maior em riachos oligotróficos (Evans-White & Lamberti 2006), enquanto que, em paridade de biomassa, pode ser irrelevante em riachos ricos em nutrientes. O primeiro estudo que mostrou a importância de peixes como recicladores de nutrientes foi realizado num riacho do Arizona, onde *Agosia chrysogaster* (Cypriniformes, Cyprinidae) fornecia com a sua excreção 5–10 % da demanda de N do riacho (Grimm 1988). No Rio las Marias na Venezuela, um riacho com grande diversidade de peixes e que é limitado por N, a comunidade de peixes chega a fornecer 75 % da demanda de N do sistema, mas a reciclagem de P pelos peixes é quase irrelevante, comparada ao que é liberado a montante pelos minerais do rio (McIntyre *et al.* 2008). Além disso, é geralmente esperada maior reciclagem de N que de P para peixes, pois normalmente existe um desbalanço maior entre demanda e dieta para P, o que resulta em maior retenção deste nutriente (McIntyre & Flecker 2010).

Por fim, peixes de espécies diferentes têm estequiometria corporal e dieta muito variadas, e consequentemente, taxas de excreção diferentes e



**Figura 4.** Relação da taxa de excreção absolutas (por peixe) (A) e taxa de excreção específica (por massa) (B) e massa corporal dos peixes. As linhas pontilhadas mostram as relações isométricas onde o coeficiente angular “b” da reta ( $\log E = \log a + b \log M$ ) é igual a 1 (A) ou -1 (B); as linhas sólidas mostram as relações alométricas.

**Figure 4.** Allometric relationship of absolute excretion rates (per fish) (A) and specific excretion rates (per mass) (B) and fish body weight. The dotted lines show the isometric relationships where the slope “b” ( $\log E = \log a + b \log M$ ) is equal to 1 (A) or -1 (B); solid lines show allometric relationships.

potenciais papéis diferentes como recicladores de nutrientes (McIntyre *et al.* 2007, McIntyre & Flecker 2010, Small *et al.* 2011). Por exemplo, o lambari *Astyanax aeneus* (Characiformes, Characidae) atua como espécie chave na reciclagem de P em riachos limitados por P da Costa Rica (Small *et al.* 2011). Apesar de não ser muito abundante comparado às outras espécies presentes, sua excreção de P representou 90 % de toda a comunidade de peixes, fornecendo ~90 % da demanda de P do sistema. A altíssima taxa de excreção de P se deu pela dieta muito rica em P (a espécie se alimenta de insetos terrestres), tendo assim um papel crucial como reciclador. Interessantemente, em riachos próximos que apresentavam altas concentrações de P devido à proximidade com vulcões, o lambari não tinha mais um papel chave na reciclagem de P, pois as taxas de excreção das outras espécies também eram altas e a demanda por P do ecossistema, baixa. Isso mostra como a identidade da espécie e as peculiaridades do ambiente atuam conjuntamente para determinar a importância de uma espécie como recicladora de nutrientes.

#### **Fluxo de Nutrientes entre Ecossistemas**

Os peixes podem atuar como transportadores de nutrientes entre os habitat, como explicado acima no caso do *Astyanax aeneus*, que remineraliza

nutrientes de origem terrestre comendo insetos que caem na água (Small *et al.* 2011). Peixes migratórios podem ter um papel chave como transportadores de nutrientes entre habitat, podendo aumentar o estoque de nutrientes nos habitat para onde são transportados (Finney *et al.* 2000; Vanni 2002). As carcaças dos salmões, que realizam migração do mar até os riachos para reprodução e posteriormente acabam morrendo, são responsáveis por até 70 % da entrada de N no ecossistema (Finney *et al.* 2000). Espécies potamódromas também são importantes em transportar nutrientes para o sistema receptor, criando pulsos de disponibilidade de nutrientes ao longo do ano. Em riachos do Utah, a excreção de duas espécies potamódromas fornece entre 46–188 % da demanda por N e 34–37 % da demanda por P durante a migração (Wheeler *et al.* 2015). Os ovos liberados pelos peixes durante as migrações reprodutivas podem também representar uma importante fonte de nutrientes, inclusive em riachos com moderado impacto de agropecuária (Childress *et al.* 2015). O aporte de nutrientes transportados pelos peixes – sob forma de carcaças, ovos e excreção – tem importantes consequências para processos ecossistêmicos como produção primária e secundária e decomposição de folhas (Childress *et al.* 2015). Assim, a construção de

barreiras que impeçam ou limitem o movimento das espécies migratórias, como barragens, pode ter grande consequência na ciclagem de nutrientes e funcionamento dos rios, podendo afetar até os ecossistemas terrestres ao seu redor (Flecker *et al.* 2010). É preciso entender como a construção de barreiras afeta a ciclagem de nutrientes realizada por espécies migratórias, especialmente nas bacias hidrográficas da Amazônia e do Pantanal, onde há muitas represas e espécies de peixe com comportamento migratório.

## ASPECTOS METODOLÓGICOS

Há um crescente interesse em compreender de que formas os peixes impactam a dinâmica de nutrientes em riachos. Assim, a necessidade de comparação e criação de modelos gerais é de grande importância. Contudo, os trabalhos existentes apresentam diferentes metodologias de coleta (Atkinson *et al.* 2017), o que às vezes dificulta a comparação de taxas de excreção e egestão. As diferentes metodologias de coleta e de incubação podem afetar diretamente os resultados e as conclusões dos diversos estudos (Whiles *et al.* 2009, Oliveira-Cunha *et al.* 2018). As etapas para realizar medidas de taxas de excreção e egestão são as seguintes:

### **Coleta dos peixes**

Existem diferentes formas de coleta de peixes em riachos, contudo, para trabalhos de excreção, as metodologias de coleta precisam ser o menos agressivas possível, não alterar suas dietas e minimizar o estresse. Metodologias como o uso de armadilhas com isca e envenenamento não são viáveis para coleta de peixes que serão usados para medidas de excreção. As armadilhas com iscas modificam a composição da dieta do peixe, alterando, assim, suas taxas de excreção (Moody *et al.* 2015), e a coleta por envenenamento atinge toda a comunidade de peixes e pode gerar grande mortalidade e um impacto ambiental. As principais metodologias utilizadas em trabalhos de excreção para a coleta de peixes são: Redes de arrasto, *Kicking* e Pesca Elétrica. A Pesca Elétrica, apesar do alto custo, pode ser considerada a melhor metodologia pela capacidade de coletar diferentes tamanhos e espécies de peixes (Dolan & Miranda 2003). Contudo, ainda não se sabe qual

metodologia de coleta provoca menos estresse e assim menor impacto na fisiologia dos peixes para obter medidas de excreção acuradas.

O estresse fisiológico induzido nos peixes durante a captura representa um desafio metodológico para pesquisadores que investigam o papel dos consumidores na ciclagem de nutrientes. Estudos discutem o efeito da captura e manuseio dos peixes sobre as taxas de excreção (Whiles *et al.* 2009, Oliveira-Cunha *et al.* 2018). Quando sob influência do estresse, os animais tendem a excretar mais, devido ao aumento da atividade e aceleração do metabolismo (Randall & Tsui 2002, Whiles *et al.* 2009). Ao executar experimentos para estudar as taxas de excreção de consumidores, pesquisadores deveriam tentar minimizar o estresse do animal, a fim de garantir maior acurácia de seus dados.

Outro fator importante é o horário em que a coleta dos animais é realizada. Animais possuem hábitos de vida diferentes podendo se encontrar ativos durante o dia ou durante a noite, o que pode afetar diretamente as taxas de excreção (Capps & Flecker 2013a). A produção de amônia é maior durante as horas de alimentação, o que leva a maiores taxas de excreção devido a sua alta toxicidade no organismo (Randall & Tsui 2002). Portanto, organismos noturnos amostrados durante o dia podem ter sua taxa de excreção de N subestimada (Capps & Flecker 2013a, Oliveira-Cunha *et al.* 2018). Experimentos realizados com uma espécie tipicamente diurna (*Bryconamericus microcephalus* – Characiformes, Characidae) e uma espécie mais noturna (*Characidium japuhybense* – Characiformes, Crenuchidae) mostrou que as taxas de excreção de N eram maiores no maior período de atividade de cada espécie, mas não teve diferença para P (Oliveira-Cunha *et al.* 2018). Esse estudo apontou a importância de averiguar se existem diferenças nas taxas de excreção entre o dia e a noite, para não as subestimar ou superestimar.

### **Incubação para excreção e egestão**

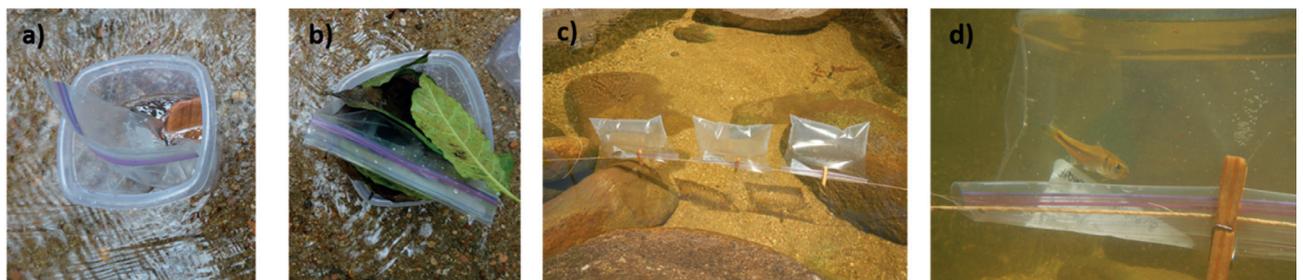
O processo de incubação consiste no armazenamento do peixe em um recipiente – que pode ser um frasco, um saco plástico, ou uma bacia, dependendo do tamanho do peixe – com quantidade de água conhecida e filtrada (pode ser água do riacho) durante um tempo determinado

(Vanni *et al.* 2002). O pesquisador deve ficar atento e encontrar um local de incubação apropriado ao organismo de interesse, com volume de água adequado para o tamanho do animal. O volume deve ser suficiente para detectar as taxas de excreção e para garantir o bem-estar do peixe e minimizar o estresse. Por exemplo, 1 litro de água é geralmente suficiente para um peixe de aproximadamente 10 cm (*e.g.* Characidae). É importante, também, medir e manter a temperatura constante durante a incubação, pois variações na temperatura podem afetar as taxas de excreção. O recomendável é posicionar os recipientes da incubação em ambiente sombreado e, possivelmente, parcialmente dentro da água corrente (Figura 5).

Além do processo de captura, o manuseio e local de incubação também podem alterar as taxas de excreção dos peixes. Oliveira-Cunha *et al.* (2018) buscaram compreender se as condições durante a incubação podem alterar taxas de excreção de N e P, usando um tratamento padrão (apenas peixes dentro de sacos plásticos) e um outro, tentando minimizar o estresse, com saco coberto com folhas para uma espécie bentônica, e com o saco plástico colocado à deriva no meio do rio, para uma espécie nectônica (Figura 5). O tratamento com minimização de estresse levou a taxas de excreção de N menores para a espécie nectônica (*B. microcephalus*), mas a espécie bentônica não

foi afetada pelo tipo de incubação.

A determinação do tempo de incubação também é um fator de extrema importância, pois caso esse tempo seja curto demais, a taxa de excreção pode ser superestimada, devido ao estresse inicial causado pelo manuseio (*handling stress*), ou subestimada. Nos primeiros minutos de incubação ocorre alta taxa de remineralização devido à aceleração do metabolismo, relacionando-se isso ao aumento do estresse devido ao manuseio (Whiles *et al.* 2009, Oliveira-Cunha *et al.* 2018). Por exemplo, alguns estudos indicam retirar uma amostra de água para análise de nutrientes após os primeiros 15 minutos para medir o efeito do estresse por manuseio (Whiles *et al.* 2009, Oliveira-Cunha *et al.* 2018). Ao contrário, aplicar períodos de incubação longos demais pode levar o animal a um processo de inanição, e, assim, diminuir suas taxas de excreção levando à subestimação dos valores. Longos períodos de incubação levam à acidificação da água e aumento da concentração de nutrientes dissolvidos na água, o que pode diminuir a taxa de excreção não por inanição, mas pela baixa difusão da amônia devido a diferença de concentração de N entre o peixe e a água onde ele se encontra (Randall & Tsui 2002). O tempo de incubação pode durar entre 1 e 2 horas, mas é importante realizar diversas coletas em diferentes tempos a fim de determinar o melhor tempo de incubação para cada espécie estudada



**Figura 5.** Tipos de incubação utilizados para peixes no estudo de Oliveira-Cunha *et al.* (2018): a) saco fechado dentro de recipiente de plástico transparente colocado na margem do rio. O recipiente tem areia no fundo (para não boiar) e está parcialmente dentro da água para garantir temperatura constante. b) saco fechado dentro de recipiente de plástico transparente cobertos de folhas e areia para minimizar o estresse. Como na figura a), o recipiente é colocado na margem do rio, dentro da água. c) sacos amarrados a uma corda e colocados dentro do riacho. d) saco imerso no rio com peixe *Bryconamericus microcephalus* durante incubação. Os tratamentos em c) e d) foram utilizados para peixes nectônicos. Foto de Oliveira-Cunha *et al.* (2018).

**Figure 5.** Incubation types used for fish in the study by Oliveira-Cunha *et al.* (2018): a) closed bag inside a transparent plastic container on the stream bank. The container has sand on the bottom (to avoid floating) and is partially in the water to maintain constant temperature. b) bags in a transparent plastic container covered with leaves and sand to minimize stress. As in figure a), the container is on the stream bank, in the water. c) bags tied to a rope inside the stream. d) bags in the stream with fish *Bryconamericus microcephalus* during incubation. Treatments in c) and d) were used for nectonic fish. Photo by Oliveira-Cunha *et al.* (2018).

(Whiles *et al.* 2009). A concentração de nutrientes no tempo zero será determinada pela incubação do mesmo volume de água sem peixes no mesmo tipo de recipiente pelo tempo determinado para a incubação dos organismos. Ver Quadro 1 para breve descrição das análises de nutrientes.

Durante o tempo de incubação, além de excretar (via guelras e urina), os peixes também egestam fezes. Elas decantam e permanecem no fundo do compartimento de incubação, o que pode levar alguns organismos a praticarem coprofagia (Whiles *et al.* 2009). Portanto, estudos com foco na egestão precisam encontrar formas de separar o peixe de suas fezes. Alguns estudos utilizam câmaras feitas com um fundo falso de grade com malha suficientemente pequena para que as fezes do animal passem, mas ele não consiga se alimentar delas (Whiles *et al.* 2009). Para coleta da egestão, os peixes devem ser deixados em incubação por 24 horas a fim de esvaziar o intestino (Halvorson *et al.* 2017) e o recipiente precisa estar aberto para a realização das trocas gasosas entre a água e a atmosfera (Whiles *et al.* 2009, Halvorson *et al.* 2017). A água onde os peixes foram incubados deve ser filtrada em um filtro de fibra de vidro GF/F pré-pesado e queimado em uma mufla a 500 °C por 15 minutos. Os filtros deverão ser secados por 48 horas a 60 °C e pesados. O filtro deve ser dividido em duas partes, assim, uma parte será analisada para P e outra para N (Benstead *et al.* 2010). Pouco se sabe sobre a influência do estresse por manipulação nas taxas de egestão ou até mesmo na concentração de nutrientes presente nas fezes de animais aquáticos.

Ao final das incubações, o tamanho corporal e, se possível, o peso de cada peixe deve ser mensurado e, posteriormente, os animais podem ser devolvidos para o rio. Para medidas de massa seca e composição elementar do corpo é preciso anestesiá-los até a morte com triclaína (MS-222) e congelar o exemplar (McGarvey *et al.* 2017). Para preservação, não pode ser utilizado etanol, formol ou qualquer outra substância que altere as concentrações de nutrientes dos tecidos. Para a análise de nutrientes do corpo, é preciso remover o seu trato digestório, cujo conteúdo pode ser separado e analisado para porcentagem e razões de nutrientes. Para isso, ambos devem ser postos na estufa a 50 °C para secagem e macerados. As amostras para P e para C e N seguem para análise

laboratorial (para detalhes ver Benstead *et al.* 2017)

### ***Cálculo das taxas de excreção***

As fórmulas para estimar as taxas de excreção absoluta (por peixe) e por massa são as seguintes (reportadas para N por simplicidade):

$$\text{Taxa de excreção absoluta (mg N h}^{-1}\text{peixe}^{-1}) = (N_{\text{fin}} - N_{\text{inic}}) \times V_i \times T^{-1}$$

$$\text{Taxa de excreção por massa (mg N g M}^{-1}\text{ h}^{-1}) = (N_{\text{fin}} - N_{\text{inic}}) \times V_i \times M^{-1} \times T^{-1}$$

Onde  $N_{\text{fin}}$  = concentração final de N (mg N/L),  $N_{\text{init}}$  = concentração de N do controle ( $\mu\text{g N/L}$ ),  $V_i$  = volume de incubação (L),  $M$  = massa (molhada ou seca) do peixe e  $T$  = tempo de incubação (h).

### ***Como medir a contribuição dos peixes como remineralizadores de nutrientes no nível de ecossistema***

#### **Medir as taxas de excreção da população ou da comunidade de peixes**

O impacto de uma espécie no ecossistema tem relação com sua densidade e sua biomassa (McIntyre *et al.* 2008, Benstead *et al.* 2010). A densidade de uma espécie pode ser estimada com metodologias padrão, como métodos de depleção, e a biomassa da população pode ser estimada usando equações exponenciais de massa-comprimento. A taxa de excreção da população ou da comunidade de peixes ( $\text{mg nutriente m}^{-2}\text{h}^{-1}$ ) pode ser calculada ou como a taxa de excreção de um indivíduo da espécie ( $\text{mg nutriente indivíduo}^{-1}\text{h}^{-1}$ ) multiplicada pela sua densidade ( $\text{indivíduos m}^{-2}$ ), ou pela taxa de excreção por grama ( $\text{mg nutriente g}^{-1}\text{h}^{-1}$ ) multiplicada pela sua biomassa ( $\text{g m}^{-2}$ ). A taxa de excreção da população é indicada também como taxa de excreção por área. Se a população for composta por indivíduos de diferentes tamanhos, a taxa de excreção da população deve ser o somatório das taxas de excreção de cada classe de tamanho (Benstead *et al.* 2017).

Outra métrica importante é a taxa de excreção volumétrica  $E_v$  ( $\text{mg nutriente m}^{-3}$ ), que representa o fornecimento de nutrientes pela excreção da comunidade de peixes, assumindo que não há absorção pela produção primária e há perfeita mistura do nutriente no meio (McIntyre *et al.* 2008):

**Quadro 1.** Análises de nutrientes.**Box 1.** Nutrient analysis

Após a incubação, amostras de água devem ser retiradas dos recipientes com auxílio de uma seringa de plástico. As amostras devem ser filtradas em um filtro de vidro pré-queimado em uma mufla a 550 °C por 15 minutos. As amostras de água devem ser acondicionadas em potes de plástico ou de vidro segundo o protocolo de análise para cada nutriente. Para análise de N, podem se coletar amostras para análises de  $\text{NH}_4^+$ ,  $\text{NO}_3^-$ ,  $\text{NO}_2^-$  ou NT (nitrogênio total) e para P, SRP e PT (fósforo total). Coloque as amostras em um local escuro e refrigerado em campo para posterior análise em laboratório. Caso necessário, congele as amostras até o momento da análise (McIntyre *et al.* 2008, Benstead *et al.* 2010). No laboratório, as amostras de água serão analisadas para estimar as concentrações de nutrientes. As análises mais comuns são o SRP para P, através do método colorimétrico de azul de molibdênio (Galtherman 1978), e o  $\text{NH}_4^+$  para N, através do método fluorimétrico de Holmes *et al.* (1999), modificada por Taylor *et al.* (2007), por esse ser o maior componente da excreção de organismos aquáticos (Benstead *et al.* 2017).

$$E_v = (E_A \times A \times T) / V$$

Onde  $E_A$  = Taxa de excreção por área ( $\text{mg}$  nutriente  $\text{m}^{-2}\text{h}^{-1}$ ),  $A$  = área do trecho ( $\text{m}^2$ )  $T$  = tempo de passagem pelo trecho (comprimento do trecho/ velocidade da água,  $\text{h}$ ) e  $V$  = volume (profundidade  $\times$  área,  $\text{m}^3$ ) para uma determinada vazão.

A distância de renovação da excreção (*excretion turnover distance*,  $E_T$ ) é a distância necessária para a excreção renovar o estoque de nutrientes do riacho e é calculada assim (McIntyre *et al.* 2008):

$$E_T = N \times C / E_v$$

Onde  $N$  = concentração de nutrientes do rio,  $C$  = comprimento do trecho.

**Medir a demanda de nutrientes do sistema**

A dinâmica de nutrientes nos rios ocorre de forma espiral (*nutrient spiraling*), isso quer dizer que o nutriente liberado por um peixe na forma inorgânica através da excreta será carregado pela correnteza até o momento de ser absorvido pelos produtores primários e transformado em forma orgânica para subsequentemente ser, novamente, liberado e mineralizado (Newbold *et al.* 1981). A distância que um átomo do nutriente percorre em sua forma inorgânica e dissolvido na água é chamada de comprimento de absorção ( $S_w$ ) (Newbold *et al.* 1981). O  $S_w$  é uma medida de limitação do nutriente, pois quanto menor a distância percorrida por esse nutriente, maior é a necessidade de utilização pelo sistema. Para estimar a demanda de nutrientes em um riacho e relacioná-la ao que é fornecido pelos consumidores aquáticos através da excreção, é

utilizada a medida de taxa de absorção por área ( $U_{\text{ambiental}}$  – *areal uptake rate*), que representa a taxa de absorção de nutrientes em uma dada área e é controlada pela capacidade de absorção dos organismos (Dodds *et al.* 2002). Por exemplo, um alto valor de  $U_{\text{ambiental}}$  para um determinado nutriente indica que no sistema há baixa concentração desse nutriente e, assim, uma alta demanda por ele dos organismos autótrofos, podendo representar um nutriente limitante da produção primária.

Existem algumas metodologias que permitem medir a  $U_{\text{ambiental}}$  de nutrientes do sistema, entre elas estão: TASC – *Tracer Addition for Spiraling Curve Characterization* (Covino *et al.* 2010) e *Constant Rate Addition* (Webster 2007). Ambas metodologias consistem na medição da demanda de nutrientes do sistema a partir da adição de nutrientes, junto com um traçador conservativo, como NaCl, que, após sua diluição na água do rio, pode ser facilmente detectado por um condutivímetro portátil, facilitando a coleta (Webster 2007). Comparando as dinâmicas do traçador conservativo, que não é absorvido pelos microrganismos, e as dos nutrientes adicionados, é possível medir as métricas da espiral, e assim estimar a demanda de nutrientes do riacho (para mais detalhes, ver Webster 2007, Covino *et al.* 2010).

**Estimar a importância relativa da excreção de nutrientes dos peixes para o ecossistema**

A relevância da excreção de nutrientes pode ser calculada a partir da demanda de nutrientes por área no riacho e a taxa de excreção por área dos peixes (Benstead *et al.* 2010). Assim, em um riacho, a excreção de uma população de peixes

com maior densidade e biomassa, geralmente terá maior relevância relativa para a demanda de nutrientes do riacho, do que uma população de peixes com menor densidade e biomassa (Capps & Flecker 2013a). Da mesma forma, a taxa de excreção por área de uma população de peixes terá menor relevância em um ambiente saturado por nutrientes, do que em um ambiente limitado por nutrientes (Small *et al.* 2011). A relevância relativa é calculada em forma de porcentagem de contribuição da taxa de excreção (Small *et al.* 2011):

$$\text{Contribuição (\%)} = \frac{\text{(Taxa de excreção por área x 100)}}{U_{\text{ambiental}}}$$

## CONCLUSÕES

O impacto de atividades humanas pode afetar a saúde dos rios e as espécies de peixes que neles vivem e, conseqüentemente alterar os processos ecossistêmicos por eles regulados (Wilson & Xenopoulos 2011). Desmatamento, atividades de agropecuária, eutrofização, redução de habitat, espécies invasoras e sobrepesca podem levar à extinção local de espécies e redução da diversidade. Contudo, os estudos que avaliam as conseqüências da perda ou introdução de espécies de peixes nos processos ecossistêmicos, especialmente na ciclagem de nutrientes, ainda são escassos. Por exemplo, simulações realizadas em um riacho com alta diversidade de peixes na Venezuela, mostraram que a perda de espécies pode alterar fortemente a reciclagem de nutrientes, especialmente quando as espécies mais impactadas pela pesca forem extintas (Mcintyre *et al.* 2007). Por exemplo, a possível extinção do curimatá (*Prochilodus mariae* – Characiformes, Prochilodontidae), uma das espécies dominantes do rio estudado, levaria à perda de 47 % do N produzido por uma comunidade, devido à sua alta biomassa (Mcintyre *et al.* 2007). Diversos estudos têm mostrado que uma única espécie de peixe pode alterar profundamente a dinâmica ecossistêmica de nutrientes (Evans-White & Lamberti 2006) e isto pode também ser o caso de espécies invasoras. Um estudo realizado em um rio mexicano observou que siluriformes invasores da família Loricariidae (*Pterygoplichthys sp.*) modificaram a dinâmica de nutrientes do local devido à sua elevada biomassa e sua alta demanda por P. Os peixes excretavam

grandes quantidades de nitrogênio enquanto retinham grande parte do fósforo presente na sua dieta (Capps & Flecker 2013a). Em um rio brasileiro, uma espécie de loricarídeo invasor substituiu uma espécie nativa, alterando assim as dinâmicas de nutrientes devido a uma redução geral da biomassa de loricarídeos e conseqüente diminuição de reciclagem de N e P (Zandonà *et al.* 2021). Contudo, o efeito das espécies invasoras na reciclagem de nutrientes ainda é pouco claro, mas tem o potencial de causar grandes alterações no funcionamento de rios.

Fatores abióticos, como concentrações de nutrientes na água e precipitações, determinam a importância dos peixes como recicladores de nutrientes (Benstead *et al.* 2010, Small *et al.* 2011). Assim sendo, mudanças nas condições ambientais, provocadas por alterações no habitat ou mudanças climáticas, podem afetar o papel dos consumidores na ciclagem de nutrientes. Atividades agropecuárias, retirando a vegetação ripária e favorecendo a lixiviação de contaminantes do ambiente terrestre para os riachos, afetam diretamente as populações de peixes e assim indiretamente o papel funcional deles no ecossistema (Wilson & Xenopoulos 2011). Por exemplo, em riachos impactados no Canadá, o aumento da agricultura levou ao aumento da importância dos peixes como recicladores de nutrientes (Wilson & Xenopoulos 2011). A importância dos peixes como recicladores de nutrientes teve relação mais forte com o aumento da biomassa, e, portanto, com as taxas de excreção por área, do que com o aumento da demanda de nutrientes. No Brasil, existe só um estudo que investigou o efeito do uso e cobertura do solo na reciclagem de nutrientes do peixe *Characidium vidali* (Characiformes, Crenuchidae) e os resultados não mostraram um efeito claro (Moreira-Ferreira 2019). Ainda são poucos os estudos que buscam compreender o efeito do uso do solo no papel ecossistêmico dos peixes como recicladores de nutrientes.

Atualmente, praticamente todos os ecossistemas naturais são afetados por impactos antropogênicos como a destruição e degradação de habitat, poluição, uso não sustentável e mudanças climáticas. Esse cenário tem levado a altas taxas de extinção de espécies, e predições sugerem que a extinção irá aumentar ao longo

do tempo (Strayer & Dudgeon 2010). Portanto, entender como a perda da biodiversidade irá afetar um importante processo ecossistêmico como a reciclagem de nutrientes mediada pelos peixes é crucial para estabelecer medidas de conservação.

## AGRADECIMENTOS

A pesquisa teve o apoio do Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq), da Prociência - UERJ, da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) e da Fundação Carlos Chagas Filho de Amparo à Pesquisa do Estado do Rio de Janeiro (FAPERJ). Agradecemos os Profs. Timothy Moulton e Vinicius Neres de Lima pelas discussões e recomendações e dois revisores anônimos pelas importantes sugestões que aprimoraram o presente artigo.

## REFERÊNCIAS

- Allgeier, J. E., Wenger, S. J., Rosemond, A. D., Schindler, D. E., & Layman, C. A. 2015. Metabolic theory and taxonomic identity predict nutrient recycling in a diverse food web. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 112(20), E2640–E2647. DOI: 10.1073/pnas.1420819112
- Alves, J. M., Caliman, A., Guariento, R. D., Figueiredo-Barros, M. P., Carneiro, L. S., Farjalla, V., Bozelli, R. L., & Esteves, F. A. 2010. Stoichiometry of benthic invertebrate nutrient recycling: interspecific variation and the role of body mass. *Aquatic Ecology*, 44(2), 421–430. DOI: 10.1007/s10452-009-9302-3
- Atkinson, C. L., Capps, K. A., Rugenski, A. T., & Vanni, M. J. 2017. Consumer-driven nutrient dynamics in freshwater ecosystems: from individuals to ecosystems. *Biological Reviews*, 92(4), 2003–2023. DOI: 10.1111/brv.12318
- Benstead, J. P., Cross, W. F., March, J. G., McDowell, W. H., Ramirez, A., & Covich, A. P. 2010. Biotic and abiotic controls on the ecosystem significance of consumer excretion in two contrasting tropical streams. *Freshwater Biology*, 55(10), 2047–2061. DOI: 10.1111/j.1365-2427.2010.02461.x
- Benstead, Jonathan P., Evans-White, M. A., Gibson, C. A., & Hood, J. M. 2017. Elemental Content of Stream Biota. In: *Methods in Stream Ecology: Third Edition*. Vol. 2, pp. 255–273. Elsevier Inc.
- Brown, J. H., Gillooly, J. F., Allen, A. P., Savage, V. M., & West, G. B. 2004. Toward a Metabolic Theory of Ecology. *Ecology*, 85(7), 1771–1789. DOI: 10.1890/03-9000
- Capps, K. A., & Flecker, A. S. 2013a. Invasive aquarium fish transform ecosystem nutrient dynamics. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, 280(1769), 7. DOI: 10.1098/rspb.2013.1520
- Capps, K. A., & Flecker, A. S. 2013b. Invasive Fishes Generate Biogeochemical Hotspots in a Nutrient-Limited System. *PLoS ONE*, 8(1). DOI: 10.1371/journal.pone.0054093
- Childress, E. S., Allan, J. D., & McIntyre, P. B. 2015. Nutrient Subsidies from Iteroparous Fish Migrations Can Enhance Stream Productivity. *Ecosystems*, 17(3), 522–534. DOI: 10.1007/s10021-013-9739-z
- Clarke, A., & Fraser, K. P. P. 2004. Why does metabolism scale with temperature? *Functional Ecology*, 18, 243–251. DOI: 10.1111/j.0269-8463.2004.00841.x
- Covino, T. P., McGlynn, B. L., & McNamara, R. A. 2010. Tracer additions for spiraling curve characterization (TASCC): Quantifying stream nutrient uptake kinetics from ambient to saturation. *Limnology and Oceanography: Methods*, 8(SEPT), 484–498. DOI: 10.4319/lom.2010.8.484
- Dolan, C. R., & Miranda, L. E. 2003. Immobilization Thresholds of Electrofishing Relative to Fish Size. *Transactions of the American Fisheries Society*, 132(5), 969–976. DOI: 10.1577/t02-055
- El-Sabaawi, R. W., Warbanski, M. L., Rudman, S. M., Hovel, R., & Matthews, B. 2016. Investment in boney defensive traits alters organismal stoichiometry and excretion in fish. *Oecologia*, 181(4), 1209–1220. DOI: 10.1007/s00442-016-3599-0
- Elser, J. J., Dobberfuhl, D. R., Mackay, N. A., & Schampel, J. H. 1996. Organism Size, Life History, and N:P Stoichiometry Toward a unified view of cellular and ecosystem processes. *BioScience*, 46(9), 674–684. DOI: 10.2307/1312897
- Evans-White, M. A., & Lamberti, G. A. 2006. Stoichiometry of consumer-driven nutrient

- recycling across nutrient regimes in streams. *Ecology Letters*, 9(11), 1186–1197. DOI: 10.1111/j.1461-0248.2006.00971.x
- Finney, B. P., Gregory-Eaves, I., Sweetman, J., Douglas, M. S., & Smol, J. P. 2000. Impacts of climatic change and fishing on Pacific salmon abundance over the past 300 years. *Science*, 290(5492), 795–799. DOI: 10.1126/science.290.5492.795
- Flecker, A. S., McIntyre, P. B., Moore, J. W., Anderson, J. T., Taylor, B. W., & Hall, R. O. 2010. Migratory Fishes as Material and Process Subsidies in Riverine Ecosystems. *American Fisheries Society Symposium*, 73(2), 559–592.
- Galtherman, H. L. 1978. Methods for physical and chemical analysis of fresh water. *IBP Handbook*, 8, 213.
- Grimm, N. B. 1988. Feeding dynamics, nitrogen budgets, and ecosystem role of a desert stream omnivore, *Agosia chrysogaster* (Pisces: Cyprinidae). *Environmental Biology of Fishes*, 21(2), 143–152. DOI: 10.1007/BF00004849
- Hall, R., Koch, B., Marshall, M., Taylor, B. W., & Tronstad, L. M. 2007. How body size mediates the role of animals in nutrient cycling in aquatic ecosystems. *Body Size: The Structure and Function of Aquatic Ecosystems*, 286–305.
- Halvorson, H. M., Hall, D. J., & Evans-White, M. A. 2017. Long-term stoichiometry and fates highlight animal egestion as nutrient repackaging, not recycling, in aquatic ecosystems. *Functional Ecology*, 31(9), 1802–1812. DOI: 10.1111/1365-2435.12875
- Halvorson, Halvor M., Fuller, C., Entekin, S. A., & Evans-White, M. A. 2015. Dietary influences on production, stoichiometry and decomposition of particulate wastes from shredders. *Freshwater Biology*, 60(3), 466–478. DOI: 10.1111/fwb.12462
- Halvorson, Halvor M., & Atkinson, C. L. 2019. Egestion Versus Excretion: A Meta-Analysis Examining Nutrient Release Rates and Ratios across Freshwater Fauna. *Diversity*, 11(10), 189. DOI: 10.3390/d11100189
- Holmes, R. M., Aminot, A., K erouel, R., Hooker, B. A., & Peterson, B. J. 1999. A simple and precise method for measuring ammonium in marine and freshwater ecosystems. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 56(10), 1801–1808. DOI: 10.1139/f99-128
- Huxley, J., & Teissier, G. 1936. Terminology of relative growth. *Nature*, 137(3471), 780–781. DOI: 10.1038/137780b0
- Kennard, M. J., Pusey, B. J., Harch, B. D., Dore, E., & Arthington, A. H. 2006. Estimating local stream fish assemblage attributes: Sampling effort and efficiency at two spatial scales. *Marine and Freshwater Research*, 57(6), 635–653. DOI: 10.1071/MF06062
- Kosten, S., Huszar, V. L. M., Mazzeo, N., Scheffer, M., Sternberg, L. da S. L., & Jeppesen, E. 2009. Lake and watershed characteristics rather than climate influence nutrient limitation in shallow lakes. *Ecological Applications*, 19(7), 1791–1804. DOI: 10.1890/08-0906.1
- Lall, S. P. 1991. Digestibility, metabolism and excretion of dietary phosphorus in fish. *Nutritional Strategies and Aquaculture Waste. First International Symposium on Nutritional Strategies in Management of Aquatic Wastes. University of Guelph, Guelph, Ontario. 1991.*
- McGarvey, D. J., Falke, J. A., Li, H. W., & Li, J. L. 2017. Fish Assemblages. *Methods in Stream Ecology: Third Edition. Vol. 1 Elsevier Inc.:* p. 321–353. DOI: 10.1016/B978-0-12-416558-8.00016-0
- McIntyre, P. B., Jones, L. E., Flecker, A. S., & Vanni, M. J. 2007. Fish extinctions alter nutrient recycling in tropical freshwaters. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104(11), 4461–4466. DOI: 10.1073/pnas.0608148104
- McIntyre, P. B., Flecker, A. S., Vanni, M. J., Hood, J. M., Taylor, B. W., & Thomas, S. A. 2008. Fish distributions and nutrient cycling in streams: Can fish create biogeochemical hotspots? *Ecology*, 89(8), 2335–2346. DOI: 10.1890/07-1552.1
- McIntyre, Peter B., & Flecker, A. S. 2010. Ecological Stoichiometry as an Integrative Framework in Stream Fish Ecology. *American Fisheries Society Symposium*, 73, 539–558.
- McIntyre, Peter B., Flecker, A. S., Vanni, M. J., Hood, J. M., Taylor, B. W., & Thomas, S. A. 2008. Fish distributions and nutrient cycling in streams: Can fish create biogeochemical hotspots? *Ecology*, 89(8), 2335–2346. DOI: 10.1890/07-1552.1
- Moody, E. K., Corman, J. R., Elser, J. J., & Sabo, J. L. 2015. Diet composition affects the rate and N:P ratio of fish excretion. *Freshwater Biology*, 60(3), 456–465. DOI: 10.1111/fwb.12500

- Moreira-Ferreira, B. 2019. O efeito da cobertura vegetal na contribuição de um consumidor aquático na ciclagem de nutrientes. Master thesis. Departamento de Ecologia da Universidade do Estado do Rio de Janeiro. p. 52.
- Newbold, J. D., Elwood, J. W., O'Neill, R. V., & Winkle, W. Van. 1981. Measuring Nutrient Spiralling in Streams. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 38(7), 860–863. DOI: 10.1139/f81-114
- Oliveira-Cunha, P., Capps, K. A., Neres-Lima, V., Lourenço-Amorim, C., Tromboni, F., Moulton, T. P., & Zandonà, E. 2018. Effects of incubation conditions on nutrient mineralisation rates in fish and shrimp. *Freshwater Biology*, 63(9), 1107–1117. DOI: 10.1111/fwb.13120
- Randall, D. J., & Tsui, T. K. N. 2002. Ammonia toxicity in fish. *Marine Pollution Bulletin*, 45(2), 17–23.
- Schindler, D. E., & Eby, L. A. 1997. Stoichiometry of Fishes and Their Prey: Implications for Nutrient Recycling Author. *Ecology*, 78(6), 1816–1831. DOI: bkb8db
- Small, G. E., Pringle, C. M., Pyron, M., & Duff, J. H. 2011. Role of the fish *Astyanax aeneus* (Characidae) as a keystone nutrient recycler in low-nutrient Neotropical streams. *Ecology*, 92(2), 386–397. DOI: 10.1890/10-0081.1
- Sterner, R., & Elser, J. 2002. *Ecological stoichiometry: the biology of elements from molecules to the biosphere*. Princeton University press.
- Strayer, D. L., & Dudgeon, D. 2010. Freshwater biodiversity conservation: Recent progress and future challenges. *Journal of the North American Benthological Society*, 29(1), 344–358. DOI: 10.1899/08-171.1
- Taylor, B. W., Keep, C. F., Hall, R. O., Koch, B. J., Tronstad, L. M., Flecker, A. S., & Ulseth, A. J. 2007. Improving the fluorometric ammonium method: matrix effects, background fluorescence, and standard additions. *Journal of the North American Benthological Society*, 26(2), 167–177. DOI: <https://doi.org/frjwmg>
- Vanni, M. J., Flecker, A. S., Hood, J. M., & Headworth, J. L. 2002. Stoichiometry of nutrient recycling by vertebrates in a tropical stream: linking species identity and ecosystem processes. *Ecology Letters*, 5(2), 285–293. DOI: 10.1046/j.1461-0248.2002.00314.x
- Vanni, M.J. 2002. Nutrient cycling by animals in freshwater ecosystems. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 33, 341–370. DOI: 10.1146/annurev.ecolsys.33.010802.150519
- Vanni, Michael J., & McIntyre, P. B. 2016. Predicting nutrient excretion of aquatic animals with metabolic ecology and ecological stoichiometry: A global synthesis. *Ecology*, 97(12), 3460–3471. DOI: 10.1002/ecy.1582
- Webster, J. 2007. *Solute dynamics. Methods in Stream Ecology: Second Edition*. Elsevier Inc.
- West, G. B., Brown, J. H., & Enquist, B. J. 1997. A general model for the origin of allometric scaling laws in biology. *Science*, 276(5309), 122–126. DOI: 10.1126/science.276.5309.122
- Wheeler, K., Miller, S. W., & Crowl, T. A. 2015. Migratory fish excretion as a nutrient subsidy to recipient stream ecosystems. *Freshwater Biology*, 60(3), 537–550. DOI: 10.1111/fwb.12495
- Whiles, M. R., Huryn, A. D., Taylor, B. W., & Reeve, J. D. 2009. Influence of handling stress and fasting on estimates of ammonium excretion by tadpoles and fish: recommendations for designing excretion experiments. *Limnology and Oceanography: Methods*, 7(1), 1–7. DOI: 10.4319/lom.2009.7.1
- Wilson, H. F., & Xenopoulos, M. A. 2011. Nutrient recycling by fish in streams along a gradient of agricultural land use. *Global Change Biology*, 17(1), 130–139. DOI: 10.1111/j.1365-2486.2010.02284.x
- Zandonà, E., Moraes, M., Neres-Lima, V., Dalton, C. M., Flecker, A. F., & Mazzoni, R. 2021. Differences in nutrient mineralization between native and invasive grazing catfish during the invasion process. *Austral Ecology*, 46(2), 290–302. DOI: 10.1111/aec.12978
- Zandonà, E., Oliveira-Cunha, P., Tromboni, F., Neres-Lima, V., Moraes, M., & Moulton, T. P. 2021. Do body elemental content and diet predict excretion rates of fish and shrimp? *Fundamental and Applied Limnology*, 194(3), 271–283. DOI: 10.1127/fal/2020/1329

Submitted: 31 July 2020

Accepted: 20 March 2021

Associate Editors: Érica Pellegrini Caramaschi,  
Rosana Mazzoni  
e Rafael Pereira Leitão