



PRODUÇÃO DE PEIXES EM RIACHO: REVISITANDO PRINCÍPIOS, MÉTODOS E PERSPECTIVAS

Rosana Mazzoni^{1}, Piatã Santana Marques^{1,2} & Javier Lobón-Cervià³*

¹ Universidade do Estado do Rio de Janeiro, Instituto de Biologia Roberto Alcântara Gomes, Departamento de Ecologia, rua São Francisco Xavier no 524, Maracanã, CEP 20550-019, Rio de Janeiro, RJ, Brasil.

² Universidade do Estado do Rio de Janeiro, Programa de Pós Graduação em Ecologia e Evolução. PPGEE/UERJ. Rua São Francisco Xavier no 524, Maracanã, CEP 20550-019, Rio de Janeiro, RJ, Brasil.

³ Museo Nacional de Ciencias Naturales. Calle de José Gutiérrez Abascal, 2, 28006 Madrid, Espanha.

E-mails: mazzoni@uerj.br (*autor correspondente); piata_bio@yahoo.com.br; jlobon@mncn.csic.es.

Resumo: Estudos sobre produção são fundamentais para o entendimento de vários aspectos da organização e funcionamento dos sistemas aquáticos. O conhecimento sobre esse assunto ainda é muito pouco explorado, especialmente no que se refere aos riachos da região Neotropical. Neste estudo, apresentamos os principais marcos teóricos, os diferentes métodos consagrados na literatura, bem como as perspectivas sobre o tema para peixes de riachos neotropicais. Destacamos que todos os métodos disponíveis conduzem a resultados semelhantes e a escolha de um ou outro recai sobre as circunstâncias da pesquisa. Para peixes de riachos tropicais recomendamos o uso do Método da Distribuição de Tamanho. Apresentamos, também, um passo-a-passo para o uso do software R (pacote TropFishR) para os cálculos de produção. Uma abordagem comparativa é realizada para as taxas de produção conhecidas em regiões de clima tropical, temperado e mediterrâneo, sugerindo-se um padrão inverso entre a diversidade de espécies e as taxas de produção desses ambientes. Esperamos, com o presente estudo, estimular pesquisas nessa área do conhecimento, de forma a se incluir informações sobre os padrões e processos geradores de produção em riachos neotropicais em um contexto mais amplo da teoria ecológica.

Palavras-chave: comunidades; crescimento; ecologia de populações; idade; região neotropical.

FISH PRODUCTION IN STREAMS: REVIEWING PRINCIPLES, METHODS AND PERSPECTIVES:

Production studies are fundamental for understanding various aspects of the organization and functioning of aquatic systems. The current state of knowledge on this subject is still little explored, especially regarding streams in the Neotropical region. In this study, we present the main theoretical frameworks, the different methods available in the literature, as well as perspectives on the topic for fish from neotropical streams. We emphasize that all available methods lead to similar results and the choice of one or the other falls on the circumstances of the research. For tropical stream fish we recommend using the Size Distribution Method. We also present a step-by-step guide for using the R software (TropFishR package) for production calculations. A comparative approach is carried out for the known production rates in Tropical, Temperate and Mediterranean regions, suggesting an inverse pattern between the species diversity and the production rates of these environments. We hope, with the present study, to stimulate

research in this area of knowledge, to include the patterns and processes that generate production in neotropical streams in a broader context of ecological theory.

Keywords: age; communities; growth; neotropical region; population ecology.

INTRODUÇÃO

Produção é uma medida quantitativa da função das populações no ecossistema e é comumente usada para se reconhecer estresse ambiental, manejo racional de recursos, fluxo de energia, ciclagem de matéria orgânica e alimento e interações das redes tróficas (Dolbeth *et al.* 2005). Do ponto de vista analítico produção (P) é função da taxa de síntese de biomassa de uma população em um espaço e tempo. É medida com base nos parâmetros recrutamento, taxas de crescimento, idade e mortalidade e expressa como: g (peso fresco) m⁻² ano⁻¹, kg ha⁻¹ ano⁻¹ ou kcal ha⁻¹ ano⁻¹ (Gerking 1967, Ricker 1971). Para um organismo, individualmente, a produção indica o crescimento de seu próprio corpo. Do ponto de vista do ecossistema, produção é a forma como a matéria e energia tornam-se disponíveis de um nível trófico a outro. Para um consumidor, inclusive o homem, a produção dos níveis tróficos inferiores é a chave para sua própria manutenção trófica (Waters 1977). Essas afirmações explicam o interesse e a importância de estudos focados nas estimativas de produtividade primária e secundária (*e.g.* Mazzoni & Lobón-Cervià 2000, Huston & Wolverton 2009).

O conhecimento sobre produtividade primária (fotossíntese) encontra-se bastante avançado tanto para sistemas temperados como tropicais (Huston & Wolverton 2009). O tipo de análise, que pode ser realizada a partir apenas de dados de absorção e/ou liberação de gases e íons provenientes de processos metabólicos vegetais, explica a defasagem de conhecimento entre os estudos de produtividade primária e secundária. Para esses últimos não existem métodos similares para a quantificação dos componentes que compreendem o processo de produção de uma população. As limitações amostrais estão entre os principais fatores que dificultam as estimativas de tamanho e dinâmica de populações. Existem diversos métodos para estimativa de densidade populacional e a escolha de um ou outro recai

principalmente sobre o tipo de população (*e.g.*, peixes, mamíferos, aves, insetos) e o escopo do estudo a ser realizado (Dolbeth *et al.* 2005). A escolha do melhor método empírico para estimativa da produção secundária depende do tipo e da qualidade dos parâmetros requeridos para a aplicação do método. Destacamos, a seguir, alguns dos principais métodos para estimativa de tamanho populacional descritos na literatura: (i) captura - marcação - recaptura (CMR); (ii) técnicas de enumeração e (iii) captura por unidade de esforço (CPUE). Cada um desses métodos é caracterizado por algumas variações que têm como fundamento a situação específica à qual será aplicado (*ex.*: populações abertas ou fechadas, populações com maior ou menor motilidade).

Algumas características, inerentes a populações de peixes, devem ser cuidadosamente avaliadas quando do planejamento amostral para estudos de produção. Mann & Penczak (1986) afirmam que o principal problema da inacurácia das estimativas de produção de peixes se refere à segregação espacial dos grupos etários que compõem uma população. Isto destaca a importância da quantificação dos jovens que são os afetados pelas maiores taxas de crescimento (em comprimento e peso). Mathews (1971) e Neves (1981) estimam que entre 28 e 84% da produção de uma população de peixes é função da produção da classe etária 0+ (=1º ano de vida) e concluem que a retirada dessa classe etária das análises leva, necessariamente, a uma subestimativa das taxas reais de produção.

Os estudos sobre produção secundária abordam três categorias de fatores preditores do perfil local de produção. São elas: (i) características de história de vida intrínsecas da população em estudo, *i.e.*, taxas de mortalidade (Zhou *et al.* 2012); tamanho do corpo e da 1ª maturação, idade e voltinismo (Banse & Mosher 1980); tamanho do corpo (Banse & Mosher 1980, Benke & Wallace 1980); unidade taxonômica e nível trófico (Jennings & Collingridge 2015); (ii) fatores ambientais, *i.e.*,

temperatura (Blanchard *et al.* 2012); concentração de oxigênio (Lara *et al.*, 2009); tipo de substrato e habitat (Jonsson *et al.* 2001); variação geográfica (Caselle *et al.* 2011) e (iii) relações biológicas, i.e., predação, competição e diversidade (Giacomini *et al.* 2013). Esse breve resumo deixa claro que uma grande quantidade de variáveis afeta direta ou indiretamente as taxas de produção secundária, neste caso, peixes.

Neste capítulo apresentamos o conjunto de métodos disponíveis na literatura para quantificação da produção de peixes, com foco em sistemas de riachos. Dada a especificidade dos ambientes neotropicais, destacamos possíveis limitações para o uso de métodos clássicos e amplamente usados nas regiões de clima temperado, sugerindo o uso de métodos que incluam as diferenças e tenham previsão para populações multivoltinas.

ASPECTOS METODOLÓGICOS

Do ponto de vista conceitual, a maioria dos métodos para a estimativa da produção secundária são aplicáveis tanto a populações de peixes quanto a qualquer outra população animal. No entanto, do ponto de vista prático, há diferenças específicas que limitam o uso de qualquer método indiscriminadamente para estimativas de peixes de riachos. Por isso nos limitaremos a apresentar, neste artigo, os métodos consagrados na literatura que trata desse grupo taxonômico. Diferentes métodos tratam de forma específica as estimativas da produção e, a seguir, apresentamos alguns deles.

Método de Somatório das Perdas (Removal-Summation Method)

Um dos primeiros trabalhos sobre produção secundária foi desenvolvido por Boysen-Jensen (1919) e a ele é creditado o mérito de ter apresentado à comunidade científica o primeiro método conceitualmente correto para sua estimativa (Waters 1977). Seus conceitos foram desenvolvidos a partir da ideia de que tudo que é produzido, em um intervalo de tempo, morre ou é removido da população original e, dessa forma, a estimativa das perdas de dada classe etária, ou coorte, é equivalente à estimativa da produção da mesma. Os resultados obtidos por esse

método preveem que, quando uma dada coorte é observada ao longo de toda sua existência, desde o nascimento dos organismos até o desaparecimento do último sobrevivente daquela coorte, uma contínua redução do número de indivíduos será aparente ao longo do tempo. Se for possível realizar um acompanhamento numérico preciso dessas perdas, através de amostragens temporais seriadas, associá-las ao peso médio de cada perda no momento em que se dá a perda e somar todas as parcelas de perda registradas ao longo do ciclo anual, tem-se uma estimativa do produto removido e, conseqüentemente, do total da produção da coorte. Pré-requisito para uso desse método é a capacidade de reconhecer as coortes que compõem a população (*i.e.* um grupo de indivíduos nascidos no mesmo intervalo de tempo).

Método de Somatório do Crescimento (Increment-Summation Method)

Esse método, similar ao método do Somatório das Perdas, pressupõe que a produção de uma população pode ser calculada a partir do somatório dos incrementos em peso ao longo da existência de uma dada coorte. Nesse método, as amostragens são realizadas periodicamente desde o nascimento dos jovens até o último sobrevivente. De uma amostra à outra são computados os aumentos em peso médio dos indivíduos da coorte e este é multiplicado pelo número estimado de indivíduos na mesma coorte. Assim, a produção será o somatório de todos esses produtos para toda a coorte. Os pré-requisitos de aplicação do método e os resultados obtidos devem ser idênticos aos do método do Somatório das Perdas. A origem desse método é atribuída a Pechen (1965), que trabalhou com crustáceos planctônicos. No entanto, várias outras aplicações são registradas na literatura desde então: Ohlberger (2018) para peixes, Dolbeth *et al.* (2005) para bentos, Carlisle & Clements (2003) para Chironomidae; Dias & Sprung (2004) para anfípodas; Cid *et al.* (2008) para efemerópteros e Cob *et al.* (2009) para crustáceos.

Método da Taxa Instantânea de Crescimento (Instantaneous Growth Rate Method)

A produção (P) de uma espécie é, por definição, o produto entre a biomassa média ($B_{\text{méd}}$) e a taxa de crescimento (G) da mesma, em um

dado intervalo de tempo (Dt): $P = B_{\text{méd}} \cdot G \cdot Dt$. Os fundamentos matemáticos dessa proposição foram apresentados, independentemente, por Ricker (1946) e Allen (1949) e compõem o Método da Taxa Instantânea de Crescimento. Ambos os autores tinham por finalidade desenvolver um método, com solução analítica, adequado à estimativa da produção de peixes. Sua primeira aplicação prática foi realizada por Ricker & Foster (1948) para uma população de salmões. Esse método é aplicável a qualquer população animal e foi utilizado também para invertebrados (Arnold *et al.*, 2004) e até mesmo para fungos (Newell *et al.* 1991). Para peixes de riachos tropicais esse método é considerado pouco aplicável, pois prevê o conhecimento da idade e crescimento dos peixes. Dados de idade e crescimento de peixes de riachos tropicais são bem escassos, pois envolvem algumas dificuldades operacionais. Acreditamos que o artigo de Vaz-dos-Santos & Silveira (2021), neste volume especial da *Oecologia Australis*, deverá ser um facilitador para obtenção desse tipo de informação requerida pelo método, o que pode mudar o cenário de uso do Método da Taxa Instantânea de Crescimento em projetos futuros da região neotropical.

Método Gráfico de Allen (Allen Curve Method)

Este método foi desenvolvido por Allen (1951) e é uma extensão da formulação do método da Taxa Instantânea de Crescimento, resolvida de forma gráfica. Nesse método, o número de indivíduos (N) da população, estimado em diferentes momentos amostrais, é plotado contra o peso médio (w) dos indivíduos nos mesmos momentos. A figura resultante é denominada “curva de crescimento-sobrevivência” e representa o número de sobreviventes, de uma dada coorte, contra o peso médio individual. A área abaixo da curva representa a produção da coorte (Figura 1). As resoluções gráficas para estimativa da produção não fornecem os dados de variância dos valores de produção, fato que pode limitar o uso desse método. No entanto, plotando-se a curva de crescimento-sobrevivência a partir dos valores máximo e mínimo do número de indivíduos e respectivos pesos médios, tem-se uma boa estimativa das amplitudes de variação da produção. A utilização desse método para a estimativa da produção de invertebrados foi

proposta por Neess & Dugdale (1959), sendo que foi amplamente utilizado tanto para peixes como para invertebrados (Cousens, 1984; Benke, 1993). O pré-requisito básico para sua aplicação, em populações de peixes, é o conhecimento prévio da idade dos indivíduos da população.

Método da Distribuição de Tamanho (Length-frequency Method)

Hynes (1961) propôs uma inovação metodológica baseada no método do Somatório das Perdas originalmente concebido para estimar a produção de comunidades inteiras de organismos bentônicos, onde a identificação da idade dos indivíduos e/ou das coortes é problemática. O método da Distribuição de Tamanho está fundamentado em algumas premissas sobre o tamanho dos indivíduos e ao voltinismo das espécies que compõem a comunidade. O método de Hynes foi revisto por diversos autores que ajustaram alguns conceitos (*e.g.* Hynes & Coleman 1968, Hamilton 1969, Cushman *et al.* 1978, Menzie 1980, Iversen & Dall 1989, Benke 1993). O método da Distribuição de Tamanho tem como base as variações sazonais do número de indivíduos que permanecem vivos durante um intervalo de tempo (T) em um dado intervalo de tamanho (comprimento ou peso). O somatório dos deslocamentos das classes de tamanho em cada intervalo de tempo, que representam as variações nos números de indivíduos de cada intervalo de tamanho, equivale ao crescimento dos indivíduos nesse intervalo durante o tempo entre as amostragens, menos o número de indivíduos que morreram ou que, alternativamente foram incorporados à população seja por imigração ou recrutamento. Essas variações representam a produção do conjunto de indivíduos desse intervalo de tamanho ao longo do tempo entre as amostras. Como consequência, o somatório das variações observadas em todos os intervalos de tamanho, representa a produção total da população.

O método da Distribuição de Tamanho é o mais adequado para os estudos em riachos tropicais, pois não exige pré-identificação da idade e crescimento dos peixes e, por isso, nos estenderemos com sua apresentação, além de oferecer opção de ferramentas para sua aplicação. As estimativas da produção devem ser realizadas

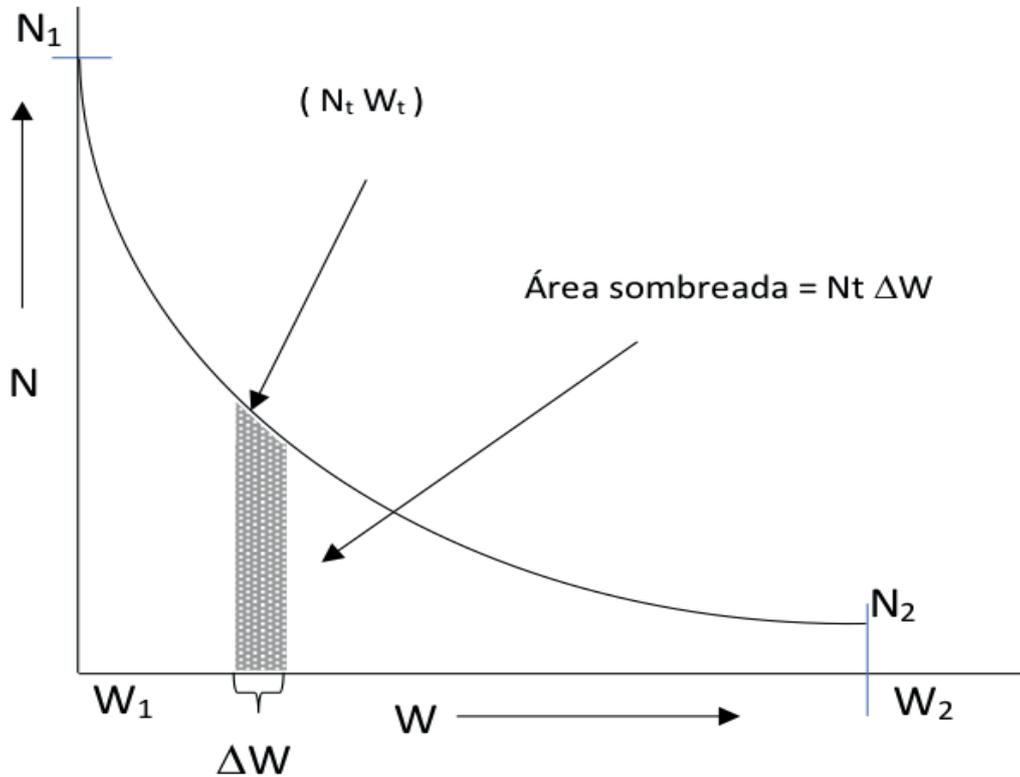


Figura 1. Teoria da estimativa de produção pelo Método Gráfico de Allen (modificado de Chapman, 1971); N = número de indivíduos e W = peso.

Figure 1. Theory of production estimation using the Allen Graphical Method (modified from Chapman, 1971); N = number of individuals and W = weight.

com base nas distribuições de frequência de comprimento da espécie em um ciclo biológico/ anual completo. A frequência de tamanho pode ser obtida por meio da coleta de peixes de uma mesma população ao longo do tempo (i.e. diferentes, estações do ano, mensal) e aferição de seu tamanho padrão (comprimento do focinho até a última vértebra caudal) ou tamanho total (comprimento do focinho ao final da nadadeira caudal). O tamanho dos peixes amostrados deve ser representativo do espectro de tamanho de todos os indivíduos na população e em números que traduzam as densidades de cada classe de tamanho.

Estimativas de produtividade de peixes baseados em dados de frequência de tamanho

podem ser facilmente calculados com o programa R, que é um software gratuito, de fonte aberta, que pode ser instalado a partir de sua homepage: r-project.org. O R utiliza linguagem de programação, portanto é necessário certa experiência prévia com este tipo de linguagem para se executar as estimativas de produtividade detalhadas aqui. As informações a seguir assumem que o pesquisador tenha um nível intermediário de conhecimento da linguagem R, incluindo importação de dados e uso de pacotes e funções. Aqueles sem conhecimento prévio da linguagem R podem buscar informações em tutoriais online, como: <http://ecovirtual.ib.usp.br/doku.php?id=ecovirt:roteiro:soft:rprincip>.

Existem diferentes pacotes do R que fazem

os cálculos de produtividade de peixes baseados na frequência de tamanho (*e.g.* Kokkalis *et al.* 2017; Carruthers & Hordyk 2018). Nós sugerimos o uso do pacote TropFishR que inclui técnicas tradicionais e modernas para a estimativa dos fatores utilizados no cálculo da produtividade (Mildenberger *et al.* 2017). O pacote TropFishR pode ser instalado diretamente do servidor CRAN: `install.packages("TropFishR", repos = "https://cran.rstudio.com/").` O primeiro passo para estimar a produtividade usando TropFishR é importar sua planilha (em formato .xls .csv ou txt) contendo os dados brutos de frequência de tamanho e convertê-la para uma lista de frequência de tamanho "lfq" que será utilizada para todos os cálculos no TropFishR. Um tutorial de como converter os dados brutos para uma lista "lfq" pode ser encontrado em: <https://cran.rproject.org/web/packages/TropFishR/vignettes/lfqData.html>. A partir daí, pode-se usar as diferentes funções do pacote para se estimar (I) crescimento e mortalidade baseados no método ELEFAN que usa os parâmetros da função de crescimento de von Bertalanffy, (II) taxa de exploração e seletividade do apetrecho de pesca, e (III) produtividade baseada em uma análise por coorte (Cohort analysis, CA - Mildenberger *et al.*, 2017). Esse fluxo de ordem de análises deve ser respeitado, já que os métodos são complementares e fatores calculados no primeiro método são usados nos cálculos seguintes. Um passo a passo com o desenvolvimento de cada método pode ser encontrado em <https://cran.rproject.org/web/packages/TropFishR/vignettes/tutorial.html>; maiores detalhes em Mildenberger *et al.* (2017).

PROTOCOLO PARA OBTENÇÃO DE DADOS

Para estimativas de produção deve-se obter dados que mostrem como o tamanho das populações e o tamanho e peso dos indivíduos que a compõem variam no tempo e no espaço. Para isso, deve-se eleger, ao longo do sistema fluvial, pontos relativamente equidistantes e que representem as marcadas especificidades locais relativas à disponibilidade de recurso trófico, abrigo, predadores, entre outros aspectos físicos, químicos e biológicos. O conjunto de características de cada ponto amostral determina a composição de

espécies e a organização das comunidades.

As amostragens devem ocorrer, em cada ponto de coleta, em intervalos de tempo iguais durante, ao menos, um ciclo anual. Em cada localidade e momento amostral devem ser realizadas amostragens que permitam a quantificação das populações. Sugerimos o método das Remoções Sucessivas (Zippin 1958), que consiste em pescas sucessivas em um trecho amostral com extensão e área conhecidas. Esse desenho permite a obtenção das densidades e suas variações temporais. As densidades são tratadas como: número de indivíduos / hectare / ano – ou qualquer outra unidade espaço-temporal. A ferramenta amostral pode ser arrasto, pesca elétrica ou qualquer outra que determine esforço e capturabilidade constantes e não ocasione a morte dos peixes, pois é necessário manter as condições naturais de sobrevivência (nesse aspecto as redes de espera são o menos recomendável). Além do número de indivíduos de cada espécie em cada local e momento amostral, deve-se obter o tamanho (comprimento padrão em centímetros – Sl) dos indivíduos capturados de cada espécie. As medições são realizadas em campo, pois todos os indivíduos deverão ser devolvidos vivos no ponto médio da mesma localidade em que foram coletados. Essa estratégia minimiza a interferência dos procedimentos de amostragem no tamanho das populações. Recomenda-se, para a obtenção dos dados de comprimento e peso, amostragens de todas as espécies em locais fora daqueles escolhidos para a quantificação da produção. Esses valores serão os usados para as estimativas da relação peso / comprimento (Wt / Sl). Os parâmetros dessa relação Wt / Sl são dados essenciais para a estimativa do crescimento da biomassa de cada população, em cada momento amostral.

Resumindo, os dados necessários para os cálculos da produção devem ser obtidos para cada espécie separadamente considerando cada localidade amostral. São eles: (i) tamanho (Sl) de cada exemplar amostrado em cada localidade e data de coleta; (ii) parâmetros *a* e *b* da relação Wt / Sl por espécie; (iii) número de indivíduos de cada classe de Sl; (iv) número de dias entre as coletas. De posse desses dados, as estimativas anuais da produção podem, então, ser realizadas.

CONCLUSÃO

Considerações sobre os Métodos Apresentados

Os métodos de Somatório das Perdas, Taxa Instantânea de Crescimento e Distribuição de Tamanho são baseados em parâmetros populacionais distintos e envolvem premissas diferentes sobre o crescimento e a mortalidade nas populações para os diferentes períodos amostrais. O primeiro método (Somatório das Perdas) assume crescimento (em peso) e mortalidade lineares. O método da Taxa Instantânea de Crescimento assume crescimento exponencial (peso) e mortalidade linear, enquanto o método da Distribuição de Tamanho assume que a espécie é univoltina, todos os indivíduos podem alcançar o tamanho máximo da espécie (este tamanho é considerado como a maior classe de tamanho registrada nas amostras da população), o crescimento (em comprimento) e a mortalidade são lineares. De acordo com Cushman *et al.* (1978), cada um desses métodos está baseado em diferentes premissas e, portanto, espera-se que tenham sensibilidade distinta para os dados disponíveis e variações individuais na curva de crescimento. Esses mesmos autores se utilizam de simulações computacionais para comparar as estimativas de produção pelos diferentes métodos e concluem que as diferenças são irrelevantes e todos fornecem uma boa aproximação dos valores de produção.

Dentre os métodos discutidos anteriormente, o Método da Taxa Instantânea de Crescimento, o Método Gráfico de Allen e o Método da Distribuição de Tamanho podem ser destacados como os de mais ampla aplicação para populações de peixes e, de fato, grande parte da bibliografia sobre o assunto tem como base a utilização de um deles. Uma questão importante sobre o uso da maioria desses métodos, exceto o Método da Distribuição de Tamanho, é a necessidade de conhecimento prévio das taxas de crescimento e da idade dos indivíduos da população em estudo. Em riachos tropicais, o período reprodutivo prolongado e a sobreposição de coortes dificulta o reconhecimento das classes etárias dos peixes e limita a aplicação dos métodos mais conservadores, tais como os métodos Método da Taxa Instantânea de Crescimento e o Método Gráfico de Allen. A

eficiência do método da Distribuição de Tamanho foi comprovada para esses riachos e representa uma grande contribuição aos estudos de produção desses ambientes (*e.g.* Mazzoni & Lobón-Cervià 2000, Schubart & Mazzoni 2006).

Estado da Arte e as Perspectivas para a Linha de Estudo

A produção de peixes tem sido amplamente estudada em riachos de regiões de clima temperado (Mann & Penczak, 1986), em lagos dessa mesma região (Randal *et al.* 1995, Randal & Mins 2000) e riachos mediterrâneos (Lobón-Cervià *et al.* 1995) evidenciando um gradiente de valores médios de produção, aumentando desde os riachos mediterrâneos até os temperados. Poucos estudos sobre produção de peixes de riachos tropicais estão disponíveis até o momento (Agostinho & Penczak 1995, Mazzoni & Lobón-Cervià 2000, Schubarti & Mazzoni 2000).

Realizamos uma análise comparativa com os resultados disponíveis sobre a produção de riachos de regiões climáticas contrastante (região temperada, mediterrânea e tropical) que apresentam diferentes amplitudes de temperatura durante as estações do ano. Nessa análise destacamos os valores médios da produção obtidos em diferentes estudos, e os confrontamos com as características climáticas e de diversidade. As comunidades de peixes de riacho de clima temperado apresentam variações extremas de temperatura, reduzida diversidade e reúnem espécies bentônicas insetívoras, espécies da coluna d'água comedoras de deriva e espécies piscívoras (*e.g.*, Gatz 1979, Penczak 1981, Mahon & Balon 1985, Holcik 1996). Nesses riachos são registrados os maiores valores de produção, quando comparados aos demais sistemas. As comunidades de peixes mediterrâneas apresentam variações intermediárias de temperatura (menores que as das regiões de clima temperado e maiores que as de clima tropical), são compostas por pequeno número de ciprinídeos endêmicos de pequeno porte e dominadas por espécies generalistas da coluna d'água, insetívoras de médio e grande porte, que alternam para detritivoria durante os períodos extremos do verão (Lobón-Cervià *et al.*, 1995). Espécies predadoras são pouco comuns nesses ambientes (Penczak & Molinski, 1984, Penczak

et al., 1985, Rodriguez & Granado, 1991). Nesses riachos são registrados valores intermediários de produção, quando comparados aos demais sistemas. As comunidades de peixes tropicais, exemplificadas pelo sistema fluvial do rio Ubatiba (e.g. Mazzoni & Lobón-Cervià 2000, Schubarti & Mazzoni 2006) apresentam pequenas variações de temperatura, exibem uma grande quantidade de especializações em termos tróficos e de habitat, espécies de pequeno porte e apresentam taxas de produção reduzidas, quando comparadas com as demais regiões mencionadas (Figura 2).

A comparação das taxas de produção de peixes em riachos de clima temperado, mediterrâneo e tropical (Figura 2) proporciona uma visão dos padrões relativos às estratégias tróficas, de uso do habitat e das taxas de produção e sugerem uma relação inversa entre as taxas de produção e a diversidade de espécies. Além disso, sugere relação positiva entre as taxas de produção e o porte médios dos peixes. Por exemplo, a reduzida diversidade dos riachos temperados é

caracterizada por espécies de médio e grande porte como as trutas e salmões, em contraste com a alta diversidade de peixes de pequeno porte que predominam nos riachos tropicais e neotropicais.

Conclui-se, assim, que a adequação dos métodos a situações distintas é o caminho para a padronização dos estudos sobre produção de peixes e que essa linha de pesquisa é bastante promissora no que se refere à interpretação desses padrões. Esperamos, com este estudo, inspirar ecólogos envolvidos com estudos para conservação e manejo de espécies em ambientes de clima tropical. Acreditamos que este estudo pode contribuir para aumentar o conhecimento sobre os processos geradores de biomassa em diferentes ambientes e incluir outras regiões zoogeográficas, como a Amazônia, por exemplo, nesse cenário teórico. Os riachos tropicais têm mostrado fortes especificidades no que se refere à diversidade de espécies e de processos ecossistêmicos, fato que seguramente tem influência no funcionamento dos ecossistemas e nas taxas de produção.

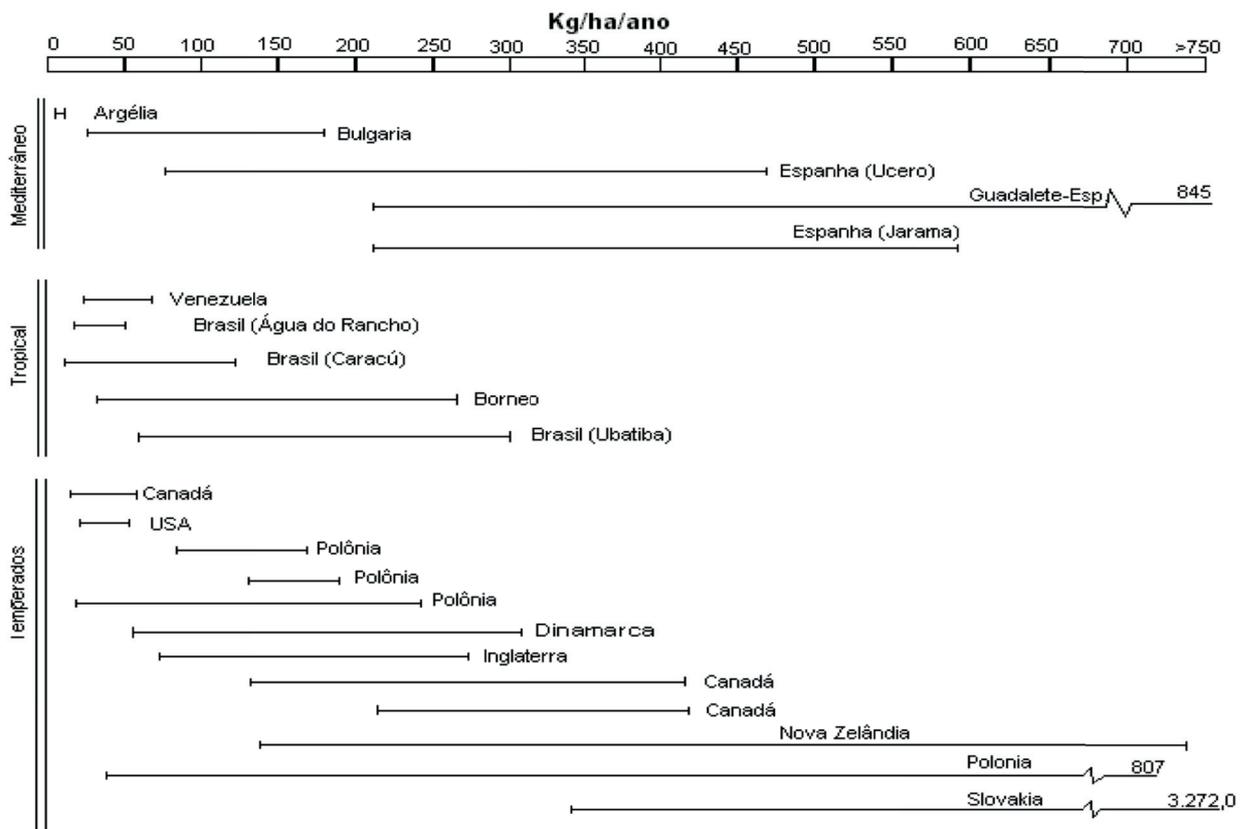


Figura 2. Esquema comparativo das taxas de produção para comunidades de peixes de ambientes mediterrâneos, tropicais e temperados.

Figure 2. Comparative scheme of production rates for fish communities in Mediterranean, tropical and temperate environments.

AGRADECIMENTOS

Aos revisores anônimos, pelas sugestões que contribuíram com a forma final desse trabalho. Este estudo foi parcialmente financiado por CNPq 301463/2017-4 e FAPERJ / CNE – E-26/202.762/201508 para RM e Capes PrInt / PPGEE 88887.369182/2019-00 para PSM e 88887.511123/2020-00 para RM.

REFERÊNCIAS

- Agostinho, A. A., & Penczak, T. 1995. Populations and production of fish in two small tributaries of the Paraná river, Paraná, Brazil. *Hydrobiologia*, 312, 153–166. DOI: 10.1007/BF00015508
- Allen, K. R. 1949. Some aspects of the production and cropping of freshwaters. *Transactions of the Royal Society of New Zeland*, 77 (5), 222–228.
- Allen, K. R. 1951. The Horokiwi stream. New Zeland Marine Department, Fisheries Bulletin No. 10. p. 238.
- Arnold, K. H., Shreeve, R. S., Atkinson, A., & Clarke A. 2004. Growth rates of Antarctic krill, *Euphausia superba*: Comparison of the instantaneous growth rate method with nitrogen and phosphorus stoichiometry. *Limnology and Oceanography*, 49 (6), 2152–2161. DOI: 10.4319/lo.2004.49.6.2152
- Banse, K., & Mosher, S. 1980. Adult body mass and annual production/biomass relationships of field populations. *Ecological Monographs*, 50, 355–379. DOI: 10.2307/2937256
- Benke, A. C., & Wallace, J. B. 1980. Trophic basis of production among net spinning caddisflies in a southern Appalachian stream. *Ecology*, 61: 108–118. DOI: 10.2307/1937161
- Benke, A. C. 1993. Concepts and patterns of invertebrate production in running waters. *Verhandlungen, Internationale Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie*, 25, 15–38. DOI: 10.1080/03680770.1992.11900056
- Blanchard, J. L., Jennings, S., Holmes, R., Harle J., Merino G., Allen J. I., Holt J, Dulvy N. K., & Barange, M. 2012. Potential consequences of climate change for primary production and fish production in large marine ecosystems. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 367(1605), 2979–2989. DOI: 10.1098/rstb.2012.0231
- Boysen-Jensen, P. 1919. Valuation of the Limfjord. I. Studies on the fish-food in the Limfjord 1909-1917, its quantity, variation and annual production. *Reports of the Danish Biological Station*, 26, 3–44.
- Carlisle, D. M., & Clements, W. H. 2003. Growth and secondary production of aquatic insects along a gradient of Zn contamination in Rocky Mountain streams. *North American Benthological Society*, 22(4), 582–597
- Carruthers, T. R., & Hordyk, A. R. 2018. The Data-Limited Methods Toolkit (DLM tool): An R package for informing management of data-limited populations. *Methods in Ecology and Evolution*, 9(12), 2388–2395. doi: 10.1111/2041-210X.13081.
- Caselle, J.E., Hamilton, S.L., Schroeder, D.M., Love, M. S., Standish, J. D., Rosales-Casián, J. A., & Sosa-Nishizaki, O. (2011). Geographic variation in density, demography, and life history traits of a harvested, sex-changing, temperate reef fish. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 68(2), 288–303. DOI: 10.1139/f10-140
- Cid, N., Ibáñez, C., & Prat, N. 2008. Life history and production of the burrowing mayfly *Ephoron virgo* (Olivier, 1791) (Ephemeroptera: Polymitarcyidae) in the lower Ebro river: a comparison after 18 years. *Aquatic Insects*, 30(3), 163–178. DOI: 10.1080/01650420802010356
- Cob, Z. C., Arshad, A., Bujang, J. S., & Mazlan, A. G. 2009. Age, growth, mortality and population structure of *Strombus canarium* (Gastropoda: Strombidae): Variations in male and female sub-populations. *Journal of Applied Sciences* 9(18), 3287–3297. DOI: 10.3923/jas.2009.3287.3297
- Cousens, R. 1984. Estimation of Annual Production by the Intertidal Brown Alga *Ascophyllum nodosum* (L.) Le Jolis. *Botanica Marina*, 27(5), 217–227. DOI: 10.1515/botm.1984.27.5.217
- Cushman, R. M., Shugart-Jr., H. H., Hildebrand, S. G., & Elwood, J. W. 1978. The effect of growth curve and sampling regime on instantaneous-growth, removal summation, and Hynes/Hamilton estimates of aquatic insects production: A computer simulation. *Limnology and Oceanography*, 23, 184–189. DOI: 10.4319/lo.1978.23.1.0184
- Dias, N., & Sprung, M. 2004. Population

- dynamics and production of the amphipod *Orchestia gammarellus* (Talitridae) in a ria Formosa saltmarsh (Southern Portugal). *Crustaceana* 76 (9), 1123–1141. DOI: 10.1163/156854003322753448
- Dolbeth, M., Lillebø, A. I., Cardoso, P. G., Ferreira, S. M., & Pardal, M. A. 2005. Annual production of estuarine fauna in different environmental conditions: An evaluation of the estimation methods. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 326(2), 115–127. DOI: 10.1016/j.jembe.2005.05.010
- Gatz-Jr., A. J. 1979. Community organization in fishes as indicated by morphological features. *Ecology*, 60, 711–718. DOI: 10.2307/1936608
- Gerking, S. D. 1967. The biological basis of freshwater fish production. Blackwell scientific publications. Oxford. p. 495.
- Giacomini, H. C., Shuter, B. J., & Lester, N. P. 2013. Predator bioenergetics and the prey size spectrum: Do foraging costs determine fish production? *Journal of Theoretical Biology*, 332, 249–260. DOI: 10.1016/j.jtbi.2013.05.004
- Hamilton, A. L. 1969. On estimating annual production. *Limnology and Oceanography*, 14, 771–782. DOI: 10.4319/lo.1969.14.5.0771
- Hynes, H. B. N. 1961. The invertebrate fauna of Welsh mountain stream. *Archives of Hydrobiology*, 57, 344–388.
- Hynes, H. B. N., & Coleman, M. J. 1968. A simple method of assessing the annual production of stream benthos. *Limnology and Oceanography*, 13, 569–573. DOI: 10.4319/lo.1968.13.4.0569
- Holcik, J. 1996. Ecological fish production in the inland delta of the middle Danube, a floodplain system. *Environmental Biology of Fishes*, 46, 151–156. DOI: 10.1007/BF00005217
- Huston, M. A., & Wolverton, S. 2009. The global distribution of net primary production: resolving the paradox. *Ecological Monographs*, 79(3), 343–377. DOI: 10.1890/08-0588.1
- Iversen, T. M., & Dall, P. 1989. The effects of growth patterns, sampling intervals and number of size classes on benthic invertebrate production estimated by the size-frequency method. *Freshwater Biology*, 22, 323–331. DOI: 10.1111/j.1365-2427.1989.tb01105.x
- Jennings, S., & Collingridge, K. 2015. Predicting Consumer Biomass, Size-Structure, Production, Catch Potential, Responses to Fishing and Associated Uncertainties in the World's Marine Ecosystems. *PLOS ONE*, 10(7), e0133794 DOI: 10.1371/journal.pone.0133794
- Jonsson, B., Jonsson, N., Brodtkorb, E., & Ingebrigtsen, P. J. 2001. Life-history traits of brown trout vary with the size of small streams. *Functional Ecology*, 15(3), 310–317. <https://www.jstor.org/stable/2656350>
- Kokkalis, A., Eikeset, A. M., Thygesen, U. H., Steingrund, P., & Andersen, K. H. 2017. Estimating uncertainty of data limited stock assessments. *ICES Journal of Marine Science*, 74(1), 69–77. DOI: 10.1093/icesjms/fsw145
- Lara, G., Encina, L., & Rodríguez-Ruiz, A. 2009. Trophometric index: a predictor for fish density, biomass and production in Mediterranean reservoirs in Spain. *Fisheries Management and Ecology*, 16(5), 341–351. DOI: 10.1111/j.1365-2400.2009.00676.x
- Lobón-Cervià, J., Utrilla, C. G., & Rincón, P. A. 1995. Variations in the population dynamics of the European eel *Anguilla anguilla* (L.) along the course of a Cantabrian river. *Ecology of Freshwater Fish*, 43, 17–27. DOI: 10.1111/j.1600-0633.1995.tb00023.x
- Mahon, R., & Balon, E. K. 1985. Fish production in warm-water streams in Poland and Ontario. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science*, 42, 1211–1215. DOI: 10.1139/f85-148
- Mann, R. H. K., & Penczak, T. 1986. Fish production in rivers: a review. *Polskie Archiwum Hydrobiologii*, 33, 233–247.
- Mathews, C. P. 1971. Contribution of young fish to total production of fish in the River Thames near Reading. *Journal of Fish Biology*, 3, 157–180. DOI: 10.1111/j.1095-8649.1971.tb03660.x
- Mazzoni, R., & Lobón-Cervià, J. 2000. Longitudinal structure, density and production rates of a Neotropical stream fish assemblage: the river Ubatiba in the Serra do Mar (South-East Brazil). *Ecography*, 23, 588–602. DOI: 10.1111/j.1600-0587.2000.tb00178.x
- Menzie, C. A. 1980. A note on the Hynes method of estimating secondary production. *Limnology and Oceanography*, 25, 770–773. DOI: 10.4319/lo.1980.25.4.0770
- 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
- Neess, J., & R.C. Dugdale, R. C. 1959. Computation of production for populations of aquatic midge larvae. *Ecology*, 40, 425–430. DOI: 10.2307/1929759
- Neves, R. J. 1981. Fish production in warmwater streams. In: L. A. Krumholz (Ed.). *The warmwater streams symposium*. pp. 356–363. Bethesda MD: American Fisheries Society.
- Newell, S. Y., & Fallon, R. D. 1991. Toward A Method For Measuring Instantaneous Fungal Growth Rates In Field Samples. *Ecology*, 72 (5), 1547–1559. DOI: 10.2307/1940954
- Ohlberger, J., Buehrens, T. W., Brenkman, S. J. Crain, P., Quinn, T. P., & Hilborn, R. 2018. Effects of past and projected river discharge variability on freshwater production in an anadromous fish. *Freshwater Biology*, 2018, 1–10. DOI: 10.1111/fwb.13070
- Pechen' G. A. 1965. Produktsiia vetvistouslykh rakoobraznykh ozernogo zooplanktona. *Gidrobiol. Zh.*, Kiev. 1(4), 19–26.
- Penczak, T. 1981. Ecological fish production in two small lowland rivers in Poland. *Oecologia*, 48, 107–111. DOI: 10.1007/BF00346995
- Penczak, T., & Molinski, M. 1984. Fish production in the Oued Sebaou, a seasonal river in north Algeria. *Journal of Fish Biology*, 25, 723–732. DOI: 10.1111/j.1095-8649.1984.tb04918.x
- Penczak, T., Jankov, J., Dikov, T. J., & Zalewski, M. 1985. Fish production in the Mesta river, Rila mountains, Samokov, Bulgaria. *Fisheries Research*, 3, 201–221. DOI: 10.1016/0165-7836(85)90022-0
- Randall, R. G., Kelso, J.R.M., & Minns, C. K. 1995. Fish production in freshwaters: Are rivers more productives than lakes? *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science*, 52, 631–643. DOI: 10.1139/f95-063
- Randall, R. G., & Minns, C. K. 2000. Use of fish production per unit biomass ratios for measuring the productive capacity of fish habitats. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 57(8), 1657–1667. DOI: 10.1139/f00-103
- Ricker, W. E. 1946. Production and utilization of fish populations. *Ecological Monographs*, 16, 373–391. DOI: 10.2307/1961642
- Ricker, W. E. 1967. Methods for Assessment of Fish Production in Fresh Waters. Oxford and Edingburgh: Blackwell Scientific Publications. p. 313.
- Ricker, W. E. & Foster R. E. 1948. Computation of fish production. *Bulletin of Bingham Oceanographical College* 11(4), 173–211.
- Rodriguez-Ruiz A., & Granado-Lorencio C. 1992. Spawning period and migration of three species of cyprinids in a stream with Mediterranean regimen (SW Spain). *Journal of Fish Biology* 41(4), 545–556. DOI: 10.1111/j.1095-8649.1992.tb02682.x
- Schubart, S. A., & Mazzoni, R. 2006. Produtividade de peixes em um riacho costeiro da bacia do Leste, Rio de Janeiro, Brasil. *Iheringia, Série Zoologia* 96(4), 399–405. DOI: 10.1590/S0073-47212006000400002
- Vaz-dos-Santos, A. M., & Silveira, E. L. 2021. Idade e crescimento de peixes de riachos: métodos e desafios para a obtenção de estimativas robustas. *Oecologia Australis*, 25(2), 345–367. DOI: 10.4257/oeco.2021.2502.08
- Waters, T. F. 1977. Secondary production in inland waters. *Advances in Ecological Research*, 10, 91–164.
- Zhou, S., Yin, S., Thorson, J. T., Smith, A. D. M., & Fuller, M. 2012. Linking fishing mortality reference points to life history traits: an empirical study. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 69(8), 1292–1301. DOI: 10.1139/f2012-060
- Zippin, C. 1958. The removal method of population estimation. *Journal of Wildlife Management* 22, 82–90. DOI: 10.2307/3797301

Submitted: 10 June 2020

Accepted: 16 March 2021

*Associate Editors: Erica Caramaschi
e Rafael Pereira Leitão*