

PRODUÇÃO DE PEIXES EM RIACHOS: PRINCÍPIOS, MÉTODOS E PERSPECTIVAS

MAZZONI, R.

Resumo

Estudos sobre produção são fundamentais para o entendimento de vários aspectos da estrutura trófica dos sistemas aquáticos. No entanto, o atual estado de conhecimento sobre esse assunto ainda encontra-se nos primórdios, especialmente no que se refere aos riachos de clima tropical. Neste capítulo, comento os principais conceitos teóricos sobre o assunto, os diferentes métodos, consagrados na literatura, para o cálculo da produção de peixes de riachos, bem como apresento as perspectivas sobre o tema para peixes de riachos tropicais. Fica ressaltado que, dentre os métodos disponíveis, todos conduzem a resultados semelhantes e a escolha de um ou outro recai sobre as circunstâncias da pesquisa. Para peixes de clima tropical recomendo o uso do Método da Distribuição de Tamanho. 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. No entanto, o aumento de estudos sobre produção de peixes fica evidente como a única forma de se formar um corpo teórico sólido e conclusivo sobre o tema.

Abstract

Fish production in streams: principles, methods and perspectives

Production studies are fundamental for the understanding of the trophic structure of aquatic systems. Nevertheless, the present state of knowledge on this subject is still at the beginning, especially in the case of Tropical streams. In this chapter I deal with the main theoretical concepts on this matter, the different methods to calculate fish production in streams as well as with perspectives on Tropical streams fishes. It must be stated that considering the available methods, they all lead to similar results and that the choice of any of them falls on research circumstances. The most adequate method used for Tropical fishes was the Frequency Method. A comparative approach is done for the known production rates in Tropical, Temperate and Mediterranean regions suggesting an inverse pattern between species diversity and production rates. Nonetheless, it is evident that an increase on the fish production studies is the only way of forming a solid theoretical and conclusive body on such subject.

Introdução

Para um organismo, individualmente, produção é o crescimento de seu próprio corpo. Do ponto de vista do funcionamento de um ecossistema, produção é a forma como a energia torna-se disponível 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).

Com base nessas afirmações não é surpreendente o interesse crescente sobre as questões relacionadas a produção e, mais especificamente, com as taxas de produção. Por outro lado, enquanto o conhecimento sobre produtividade primária (fotossíntese) encontra-se bastante avançado e relativamente bem dominado do ponto de vista metodológico, as questões relativas à produção secundária ainda encontram-se em seus primórdios.

A discrepância entre o estado de conhecimento desses dois temas é consequência, entre outras, da metodologia empregada; enquanto que para se estimar a produtividade primária é suficiente quantificar a absorção e/ou liberação de gases e íons provenientes do processo metabólico, não existem métodos similares para a quantificação da produção secundária em vista do caráter não aditivo da produção em diferentes níveis tróficos. Esses fatos levantam um dos principais aspectos do estudo de ecologia de peixes e se referem aos problemas amostrais (obtenção de dados quantificáveis).

Terminologia

O termo produção, a despeito das tentativas de padronização de vários autores ainda é utilizado de forma extremamente dúbia (Mann & Penczak, 1986). Com exceção de Lotka (1925) que apresenta uma ampla definição para o termo, Thienemann (1931 *apud* MacFadyen, 1948) pode ser considerado como o primeiro autor moderno a se dedicar a uma análise crítica acerca do uso da palavra e define como produção a quantidade de matéria (orgânica) elaborada em uma dada área ou comunidade biológica; produtividade é a taxa em que a matéria elaborada é acumulada (em uma unidade de tempo). No entanto esse mesmo autor, muitas vezes, utiliza indistintamente produção e produtividade para se referir ao primeiro termo.

A utilização desses dois termos sinonimicamente tem sido uma constante na literatura (*e.g.*, Tansley, 1929; Borutzky, 1939; Harvey, 1942; Palmgren, 1942 *apud* MacFadyen, 1948). Lindeman (1942) é o primeiro a propor que o termo produção seja utilizado em um contexto de níveis tróficos, ou seja, a quantidade de matéria produzida em cada segmento da cadeia alimentar. No que se refere a peixes, Ivlev

(1945) propõe o que seria hoje o conceito mais utilizado: “*Produção é igual a quantidade total de tecido elaborado por uma população de peixes durante um período de tempo em uma localidade definida, independentemente de que todos os indivíduos sobrevivam até o final do tempo considerado*”. Essa definição de produção será a utilizada no presente trabalho.

Alguns tópicos importantes sobre a produção de peixes

Uma das principais questões que envolvem estudos de produção, especialmente produção secundária, é a quantificação de populações animais em estado de vida silvestre. Thienemann (1931) resume sua discussão sobre o assunto afirmando que “...*produção é a quantidade de matéria orgânica produzida em um intervalo de tempo conhecido ... porém não mensurável na prática, em função das dificuldades inerentes à quantificação de populações...*”. Sem dúvida as afirmações de Thienemann ganharam tamanha aceitação entre a comunidade científica que durante algum tempo produção foi considerado como um termo nebuloso, discutido apenas por ecólogos teóricos e, conseqüentemente, sem aplicação prática (MacFadyen, 1948).

Por conta dessa controvérsia, grande espaço na literatura especializada tem sido destinado ao tema. O monitoramento das variações na abundância de uma população ao longo do tempo é, portanto, essencial para os estudos de produção. Conforme poderá ser observado ao longo deste capítulo, algumas dificuldades na determinação de parâmetros populacionais (*e.g.*, taxas de mortalidade e de crescimento), podem ser contornados com a aplicação de métodos alternativos. No entanto, sem uma quantificação adequada do número de indivíduos da população, nenhum avanço pode ser feito nos estudos de produção. Por outro lado, a dificuldade de observações diretas para o censo de populações de peixes determinaram o aparecimento de uma teoria voltada, especificamente, para esse assunto.

Vários métodos para estimativa de densidade populacional são propostos 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. Destacam-se a seguir alguns dos principais métodos descritos na bibliografia: (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 (*e.g.*, populações abertas ou fechadas, populações com maior ou menor motilidade). Uma ampla revisão da bibliografia sobre esse assunto é apresentada em Seber (1982) e deve servir como base para a tomada de decisão quando o objetivo é a estimativa de abundância animal.

Algumas características, inerentes às populações de peixes, devem ser cuidadosamente avaliadas quando do planejamento amostral para estudos de produção. Mann & Penczak (1986) afirmam que o principal problema na inacurácia das estimativas de produção de peixes se refere à segregação espacial das diferentes espécies e dos grupos etários que compõem a ictiofauna de um rio. Neves (1981) ressalta a importância da inclusão dos indivíduos jovens (idade = O+) nas estimativas de produção, visto que nesta fase do desenvolvimento se dão as maiores taxas de crescimento (em comprimento e peso); esse mesmo autor estima que entre 28 e 84% da produção de uma população de peixes é função da produção da classe etária O+ e conclui que a retirada dessa classe etária das análises leva, necessariamente, a uma subestimativa das taxas reais de produção. Mathews (1971) chegou a conclusão semelhante.

Winberg (1971), Mann (1972), Tonolli (1980) e Downing (1984), entre outros, ressaltam a importância do desenvolvimento de uma teoria sólida acerca da produção biológica dos diferentes sistemas aquáticos. As hipóteses propostas com mais frequência sugerem que uma série de fatores podem ser utilizados como preditores dos níveis de produção de determinadas populações. A ordenação e interdependência dos fatores considerados como importantes na elaboração de tal teoria é apresentada, a seguir, de acordo com a proposta de Downing (1984). Segundo esse autor as hipóteses correntes sobre produção secundária têm como base quatro categorias de fatores (i) características intrínsecas da população em estudo como biomassa (McLaren, 1969; Laville, 1971; Benke & Wallace, 1980; Short & Ward, 1980), idade, tempo de vida e voltinismo (Waters, 1977; Banse & Mosher, 1980), segregação espacial dos grupos etários (Mann & Penczak, 1986), tamanho do corpo (Waters, 1977; Banse & Mosher, 1980; Benke & Wallace, 1980), unidade taxonômica e nível trófico (Mikulski *et al.*, 1975; Waters, 1977); (ii) fatores ambientais como temperatura (Neves, 1979), concentração de oxigênio (Brylinsky, 1980; Jónasson, 1978; Dermott *et al.*, 1977), tipo de substrato (Mecom, 1972; Neves, 1979), aporte de material alóctone (Neveau & Lapchin, 1979) e (iii) relações bióticas como predação, competição e diversidade (Hall *et al.*, 1970; Miller *et al.*, 1971; Waters, 1977).

A despeito dessa ampla relação de fatores apresentados, a grande maioria das hipóteses encontra-se sob a forma de observações isoladas, nem sempre testadas explicitamente. No entanto, algumas relações entre as taxas de produção e características ambientais e/ou populacionais estão amplamente demonstradas. Variação da produção como função da produtividade geral do sistema foi numerosas vezes evidenciada (*e.g.*, Cooper & Scherer, 1967; LeCren, 1972). LeCren (1969) sugere que ambientes de baixa produtividade têm suas taxas de produção secundária reguladas por fatores denso-dependentes que, em última instância, operam via suprimento alimentar. Uma outra questão ressaltada é a importância dos fatores bióticos e abióticos nos níveis de produção de determinado sistema; segundo

Mann & Penczak (1986) os fatores abióticos têm papel fundamental na produção de ambientes relativamente instáveis (*e.g.*, áreas de cabeceira), enquanto a diversidade de hábitat, grau de sombreamento e disponibilidade de alimento são fatores importantes em ambientes mais benignos.

Fica claro, portanto, que uma grande quantidade de variáveis afetam direta ou indiretamente as taxas de produção secundária, mais especificamente, as taxas de produção de populações de peixes. De acordo com Downing (1984) o caminho para se testar tais hipóteses pode seguir dois cursos distintos: (i) experimentos controlados que eliminem as propriedades emergentes de várias variáveis atuando em conjunto e (ii) utilização de testes multivariados que considerem a covariação simultânea de mais de duas variáveis. Fica livre a escolha de um ou outro, tendo-se em mente sempre que ambos têm suas dificuldades e limitações, seja de cunho conceitual (análises multivariadas) ou prático (experimentos controlados).

Métodos para estimativa da produção de peixes

Muitos métodos para a estimativa da produção secundária podem ser encontrados na bibliografia. Do ponto de vista conceitual, a maioria é aplicável tanto a populações de peixes quanto a qualquer outra população animal. No entanto, um exame da bibliografia sobre produção de peixes, evidencia que dentre a totalidade dos métodos potencialmente úteis, apenas alguns são efetivamente utilizados. Visto que nosso interesse, neste trabalho, se refere aos estudos relativos a produção de peixes, me limitarei a apresentar apenas os métodos consagrados na literatura que trata deste grupo taxonômico.

Em uma definição ampla, tem-se que produção é função da síntese de biomassa de uma população, do recrutamento da mesma, bem como de suas taxas de crescimento e mortalidade. A produção é uma taxa e é expressa como peso (ou energia) por unidade de área por unidade de tempo. As unidades comumente usadas para expressar produção são: g (peso fresco) m⁻² ano⁻¹, kg ha⁻¹ ano⁻¹ ou kcal ha⁻¹ ano⁻¹.

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 idéia 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 princípios do método de

Somatório das Perdas são aplicáveis através de duas variantes do método original: Iteração das Perdas (*Iteration of Apparent Losses*) e Estimativas Independentes de Cada Perda (*Independent Estimates of Removal*).

Segundo a variante Iteração das Perdas, quando uma dada coorte é observada ao longo de toda sua existência, desde o nascimento de pequenas larvas até o desaparecimento do último sobrevivente, uma contínua redução, em 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-se cada parcela de perda ao longo de todo o ciclo de vida, tem-se uma estimativa do produto removido e, conseqüentemente, do total da produção da coorte.

Para espécies univoltinas esse procedimento permite a estimativa da produção anual; se a espécie é multivoltina, a produção anual é o somatório da produção das diferentes coortes produzidas em um mesmo ciclo anual; se a espécie é hemivoltina, a estimativa da produção é algo mais complexo em função da sobreposição de coortes durante o ciclo anual.

A segunda variante do método (Estimativas Independentes de Cada Perda) estabelece a produção de uma dada população a partir de registros independentes de mortalidade e/ou emigração (*e.g.*, predação, perda de larvas recém nascidas, deriva). A aplicabilidade desta variante do método de Somatório das Perdas é questionada em função de sua dependência de circunstâncias muito específicas (Waters, 1977).

Método de Somatório do Crescimento (Increment-Summation Method)

Esse método, similar ao método da Iteração das Perdas, pressupõe que a produção de uma população pode ser calculada a partir do somatório dos incrementos, aumento em peso, ao longo da existência de uma dada coorte. Neste método, uma série de amostras 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; dessa forma a produção é o somatório de todos esses produtos para toda a coorte. Os resultados obtidos por este e pelo método anterior devem ser idênticos.

A origem desse método é atribuída a Pechen & Sushkina (1964) e Winberg *et al.*, (1965, *apud* Waters, 1977) que trabalharam com crustáceos planctônicos; no entanto várias outras aplicações são registradas na literatura como Greze (1965) para peixes, Kajak (1967) para bentos, Konstantinov & Nechvalenko (1968) para Chironomidae.

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

A produção de uma espécie é, por definição, o produto entre a biomassa média ($B_{méd.}$) e a taxa de crescimento (G) da mesma, em um dado intervalo de tempo (Δt) - ($P = B_{méd.} \cdot G \cdot \Delta t$). Os fundamentos matemáticos dessa proposição foram apresentados, independentemente, por Ricker (1946) e Allen (1949) e é denominado 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 e sua primeira aplicação prática foi realizada por Ricker & Foster (1948) para uma população de salmões. No entanto, esse método é aplicável a qualquer população animal e desde seus primórdios tem sido utilizado também para invertebrados e, até mesmo, para vegetais (Waters, 1977).

O método da Taxa Instantânea de Crescimento permite estimar a produção para um intervalo de tempo, assumindo-se que, neste tempo, tanto o crescimento como a mortalidade são exponenciais, se mantêm constantes ou variam de forma similar. Para que tais premissas sejam válidas, o intervalo de tempo amostral deve ser adequado ao tipo de população em estudo, sendo que para peixes um ano é considerado como um tempo amostral satisfatório. Vale ressaltar que Allen (1950) desenvolveu fórmulas alternativas aplicáveis a populações com tipos de crescimento distintos do assumido inicialmente. No entanto, a formulação original tem sido utilizada universalmente (Waters, 1977).

A taxa instantânea de crescimento (G) é calculada como o logaritmo neperiano da razão entre o peso médio do início e o peso médio do final do intervalo de tempo amostral. Para tal, coortes distintas devem ser identificáveis ou a idade dos indivíduos da população deve ser conhecida. No caso de peixes, que permitem um intervalo amostral mais amplo (até 1 ano) o peso médio é computado, desde que as premissas iniciais sobre as formas de crescimento e mortalidade sejam atendidas, conforme o modelo a seguir: $B = B_0 \cdot (e^{G-Z} - 1) / G-Z$ onde, B = biomassa média, B_0 = biomassa no início do intervalo amostral, G = taxa instantânea de crescimento no intervalo amostral e Z = taxa instantânea de mortalidade no intervalo amostral. Alguns parâmetros do modelo apresentado anteriormente podem ser mais facilmente resolvidos pelas tabelas apresentadas em Ricker (1975). Na Tabela I é apresentado um exemplo hipotético (Chapman, 1971) da aplicação do Método da Taxa Instantânea de Crescimento.

De acordo com o exemplo, e considerando o intervalo de tempo entre maio 1 e junho 1, a taxa instantânea de crescimento = $G = 0.29$ é função de $\text{Ln}(w_{\text{junho1}} / w_{\text{maio1}}) = \text{Ln}(2.0 / 1.5)$ e assim sucessivamente até o mês de maio 2. Da mesma forma a biomassa média = $b = 10.5$ é função de $(\tilde{N}_{\text{maio}} - \tilde{N}_{\text{junho}}) / 2 = (8000 - 4500) / 2$ e a produção = $P = 3.0$ é função de $b * G = 10.5 * 2.9$. Na seqüência,

a taxa anual da produção é igual ao somatório de P para todos os intervalos de tempo considerados.

Tabela I. Exemplo de aplicação do Método da Taxa Instantânea de Crescimento para dados hipotéticos, assumindo amostragens mensais nas datas indicadas. (Modificado de Chapman, 1971).

Data	Peso médio w g	Taxa Inst. Cresc. G	Nº estim. de Ind. Ñ	Biomassa Total B kg	Biomassa Média b kg	Produção P kg
Maio 1	1.5		8000	12		
		0.29			10.5	3.0
Junho 1	2.0		4500	9		
		0.22			8.8	1.9
Julho 1	2.5		3500	8.7		
		0.34			9.6	3.3
Agosto 1	3.5		3000	10.5		
		0.26			10.8	2.8
Setembro 1	4.5		2500	11.2		
		0.37			11.6	4.3
Outubro 1	6.5		2000	13.0		
		0.06			13.0	0.7
Novembro 1	6.9		1900	13.1		
		0			12.4	0
Dezembro 1	6.9		1700	11.7		
		-0.01			10.9	-0.1
Janeiro 1	6.8		1500	10.2		
		-0.03			9.7	-0.3
Fevereiro 1	6.6		1400	9.2		
		0			8.9	0
Março 1	6.6		1300	8.6		
		0.04			8.0	0.3
Abril 1	6.9		1100	7.5		
		0.07			7.2	0.5
Maio 2	7.4		1000	7.0		
PRODUÇÃO ANUAL = $\Sigma P = 16.4$ kg						

Método Gráfico de Allen (Allen Curve Method)

Este método foi desenvolvido por Allen (1951) e é uma extensão da fórmula do método da Taxa Instantânea de Crescimento, resolvida de forma gráfica. Neste 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 (Figura 1) 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, na unidade do eixo, a produção da coorte. Os fundamentos lógicos deste método gráfico são ilustrados na Figura 1.

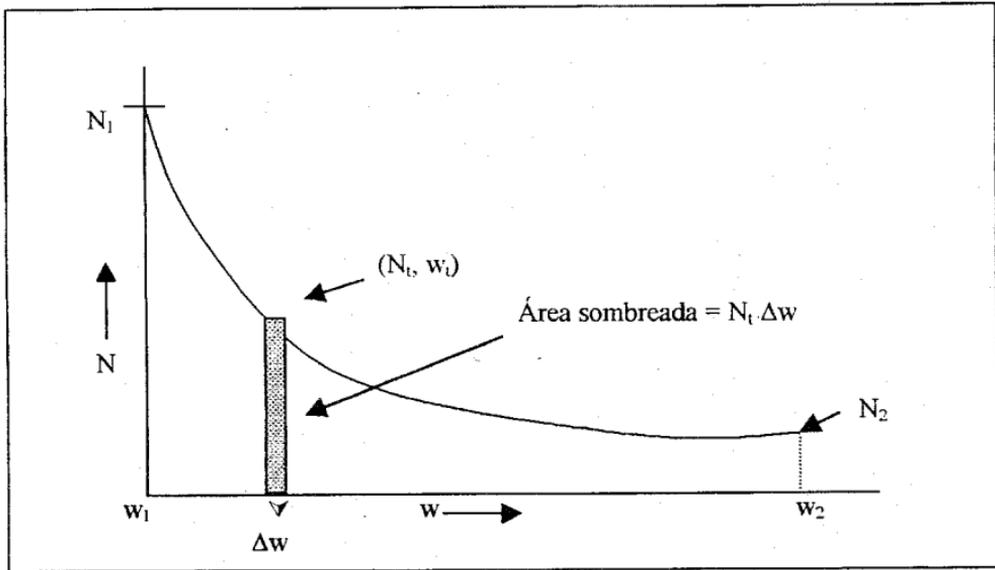


Figura 1. Teoria da estimativa de produção pelo Método Gráfico de Allen (modificado de Chapman, 1971)

De acordo com o apresentado na Figura 1, a produção em um curto intervalo de tempo (Δt) deve ser aproximadamente igual a $N_1 \Delta w$, onde Δw é o crescimento da população em peso médio no intervalo de tempo considerado: i.e., a produção é o retângulo sombreado da Figura 1. Se Δw é muito pequeno, próximo a zero, $N_1 \Delta w$ no pequeno intervalo de tempo tem valor próximo ao da produção (P), no referido intervalo de tempo. Somando $N_1 \Delta w$ para todos os incrementos Δw , que é equivalente a medir a área total entre a curva e a abscissa, tem-se a produção entre t_1 e t_2 .

Na Figura 2 é apresentado um exemplo hipotético para a estimativa da produção, pelo método em questão. As datas assinaladas ao longo da curva representam os momentos em que as estimativas de densidade e tamanho médio foram realizadas. A produção e a biomassa em agosto são representadas, respectivamente, pelas áreas hachurada e pontilhada abaixo da curva. Note que a escala do eixo da abscissa tem início em 0 para que Nw se iguale à biomassa; no entanto as áreas que determinam P devem ter início em w_1 . A produção anual é representada pela área total abaixo da curva, desde junho 1 até junho 2. Essas áreas podem ser calculadas através de um planímetro ou, se a curva for plotada em papel gráfico, através da contagem dos quadrados.

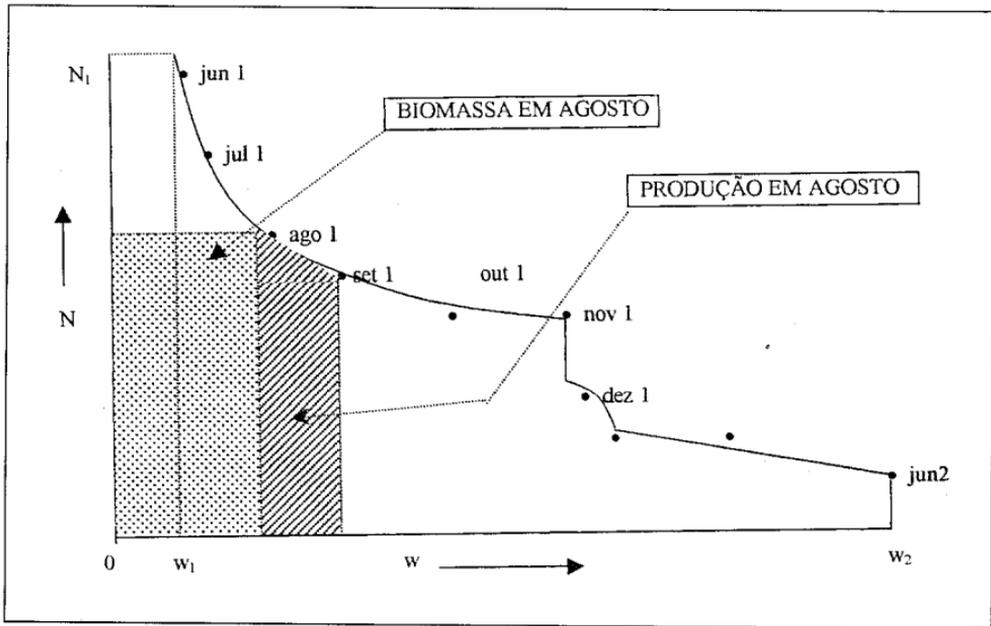


Figura 2. Variações sazonais nos números (N) e peso médio (w) dos indivíduos em um tanque de cultivo de peixes, ilustrando o Método Gráfico de Allen para estimativa de produção (modificado de Chapman, 1971).

Visto que as resoluções gráficas não se aplicam a estimativas de variância, este método poderia ser considerado como inapropriado em função da importância de tal parâmetro em qualquer estimativa. 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.

Normalmente a curva de Allen é obtida para uma única coorte, de acordo com o número de indivíduos e o peso médio dos mesmos desde o momento do nascimento, ou data de aniversário, até o desaparecimento do último sobrevivente. Por outro

lado, se for possível assumir que a população é estável de um ano ao outro (ou de uma coorte a outra), uma curva composta pode ser criada a partir das distintas partes da curva que representam cada classe etária; neste caso, a produção de uma única coorte será igual a produção das classes etárias da população, reunidas. A utilização deste método para a estimativa da produção de invertebrados foi proposto por Neess & Dugdale (1959), sendo que atualmente é amplamente utilizado tanto para peixes como para invertebrados e, ainda, para vegetais aquáticos (Mathews & Westlake, 1969). 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)

O maior problema para a estimativa da produção de populações naturais pelos métodos descritos anteriormente é a necessidade de se estabelecer a idade ou reconhecer as coortes que compõem a população a ser estudada. Em função deste problema, Hynes (1961) propôs uma inovação metodológica que teve como base os fundamentos do método de Somatório das Perdas. Neste último método, a produção é estimada a partir do somatório das perdas em sucessivos intervalos de tempo, enquanto que, de acordo com o Método da Distribuição de Tamanho, a estimativa da produção é realizada segundo o somatório das perdas de sucessivos grupos (classes) de tamanho. O método de Hynes foi originalmente concebido para estimar a produção de comunidades inteiras de organismos bentônicos. Dessa forma algumas premissas deveriam ser atendidas e, na maioria dos casos, se referiam a questões relativas ao tamanho dos indivíduos e ao voltinismo das espécies que compõem a comunidade.

Alguns erros conceituais foram identificados na proposição original de Hynes tendo sido posteriormente corrigidos por Hynes & Coleman (1968), Hamilton (1969), Cushman *et al.*, (1978), Menzie (1980), Iversen & Dall (1989) e Benke (1993). Na sua forma atual, o Método de Hynes, é perfeitamente aplicável a populações de peixes, confirmando a proposta de Waters (1977).

Esse método tem como base as variações sazonais do número de indivíduos que permanecem durante um intervalo de tempo (T) em um dado intervalo de tamanho (comprimento ou peso). Desta forma, 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.

Do ponto de vista analítico, Garman & Waters (1983) sugeriram ponderar o número médio de indivíduos de cada intervalo de tamanho (comprimento) entre as amostragens realizadas ao longo do tempo total de amostragem (i.e., um ciclo completo). Desta forma, o número médio ponderado entre os intervalos de tempo amostrados é obtido a partir de:

$$N.k = \sum_{i=1}^{a-1} (D_{i+1} - D_i) \cdot (N_{ik} + N_{i+1k} / 2) / (D_a - D_1)$$

onde N_{ik} , é o número de indivíduos em um intervalo de comprimento k na data de amostragem i ; D_i representa o intervalo, em dias, desde a data i até o primeiro dia de amostragem.

A variância do número de indivíduos é calculada conforme segue:

$$V(N.k) = (D_2 - D_1)^2 \cdot \frac{V(N_{1k})}{4} + \sum_{i=2}^{a-1} (D_{i+1} - D_{i-1})^2 \cdot \frac{V(N_{ik})}{4} \cdot (D_a - D_{a-1})$$

O peso médio se obtém de forma similar, substituindo o número pelo peso observado em cada amostragem.

A produção (P), se obtém a partir de:

$$P = \frac{1}{2} c \left(w_1 (N_1 - N_2) + \sum_{k=2}^{c-1} w_k (N_{k-1} - N_{k+1}) + w_c (N_{c-1} - N_c) \right) / (1/CPI)$$

onde N_i representa o número de indivíduos de cada intervalo de comprimento k na amostragem i ; w_i é o peso médio correspondente a esses indivíduos.

Dessa forma, as estimativas de produção devem ser realizadas com base nas distribuições de frequência de comprimento da espécie em cada período amostral. Essas distribuições devem ter por base diferentes classes de tamanho estabelecidas a partir do comprimento máximo de cada espécie sendo 2 mm e 10 mm os intervalos sugeridos para espécies de pequeno e grande porte, respectivamente.

É apresentado a seguir um exemplo da utilização do método da Distribuição de Tamanho para a estimativa da produção de uma espécie de peixe (Tabela II).

De acordo com o exemplo, a produção (P) é o produto entre o peso total subtraído da população (W_t perd) e o número médio de coortes em um ano (= número de classes de tamanho), neste caso 5, multiplicado por 365 dividido pelo intervalo de produção da coorte (tempo de vida aproximado da coorte), neste caso 403 dias.

Tabela II. Dados utilizados para a estimativa da produção de *Leptolucania ommata*, pelo método da Distribuição de tamanho. Classes SL = classes de tamanho, n med = número médio de indivíduos, n perd = número de indivíduos subtraídos da população, Wt med ind = peso médio individual, Wt T_{da perda} = peso total no momento da subtração, Wt perd = peso total subtraído da população. (modificado de Freeman & Freeman, 1985).

Classes SL (mm)	n med. m ²	n perd	Wt med ind. (g)	Wt T _{da perda} (g)	Wt perd
<10(12)	5.43		0.012		
		2.43		0.025	0.061
10.0 – 16.9 (36)	3.01		0.051		
		1.90		0.075	0.143
20.0 – 21.9 (48)	0.47		0.161		
		0.14		0.189	0.026
> 22.0 (>48)	0.34		0.222		
		0.34		0.222	0.074
Total					0.388
P = 0,388 * 5 * 365/403 = 1,76 g m⁻¹ ano⁻¹					

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 das 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 (peso) exponencial 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. Visto que cada um desses métodos está baseado em diferentes parâmetros amostrais e populacionais,

espera-se que sejam diferencialmente sensíveis a erros amostrais e variações individuais na curva de crescimento (Cushman *et al.*, 1978). No entanto, esses mesmos autores utilizam 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 esse 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 o conhecimento prévio das taxas de crescimento e da idade dos indivíduos da população em estudo. Esse fato torna a determinação das taxas de produção uma questão extremamente complexa em populações de peixes tropicais, uma vez que tem-se períodos reprodutivos prolongados (e conseqüente sobreposição de gerações ou coortes) e a ausência de marcas de crescimento que permitam determinar as idades dos indivíduos da população. Ambos esses fatos complicam, sobremaneira, qualquer tentativa de determinar estruturas de populações e, portanto, tornam difícil, senão impossível, determinar parâmetros populacionais tais como mortalidade e taxas de crescimento.

A formação nítida de anéis etários (*annuli*) em escamas de espécies de Cichlidae do sul do Brasil (Lobón-Cerviá *et al.*, 1993) e de Curimatidae do rio Paraná (Carroza & Cordiviola, 1991 e Agostinho & Marques, 1994) está bem registrada na literatura. Da mesma forma, a idade de *Hypostomus commersoni* de uma represa da Bacia do Leste foi determinada mediante a observação de anéis etários formados nas nadadeiras peitorais (Goulart & Verani, 1992) e duas espécies de *Serrasalmus* também tiveram suas idades determinadas a partir dos anéis formados nas vértebras dos indivíduos estudados (Agostinho & Marques, 1994).

É importante ressaltar que todos os casos citados acima tratam de espécies existentes em latitudes relativamente elevadas (entre 25°30' S). No entanto, não existem registros sobre a formação de estruturas etárias em espécies de peixes próximas ao Equador. Associado a isso, tem-se que o período reprodutivo prolongado da maioria das espécies desses ambientes (*e.g.*, Vazzoler, 1996; Mazzoni & Caramaschi, 1995; 1997) e a conseqüente distribuição de tamanho multimodal impedem a aplicação dos métodos usuais para as estimativas da produção dos peixes de regiões tropicais e equatoriais. Essas questões têm, sem dúvida, dificultado os possíveis avanços nos estudos de produção de peixes dessas regiões climáticas.

Neste contexto, a aplicação do Método da Distribuição de Tamanho veio somar uma grande contribuição à esses estudos. As dificuldades inerentes à determinação da idade dos peixes dessas regiões podem, portanto, ser contornadas com

o uso deste método, que tem como base a utilização de dados de tamanho e não requerem determinação de idade. A eficiência do Método da Distribuição de Tamanho foi devidamente comprovada por Garman & Waters (1983) que demonstraram que as diferenças obtidas para as taxas de produção estimadas por esse método e pelos métodos convencionais são desprezíveis. Dessa forma, alguns exemplos da aplicação do Método da Distribuição de Tamanho, para populações de peixes, podem ser retirados da literatura (Freeman & Freeman, 1985; Krueger & Martin, 1989; O'Hara & Penczak, 1987; Lobón-Cerviá *et al.*, 1995; Mazzoni, 1998).

Estado da arte e as perspectivas para esta linha de estudo

A produção de peixes tem sido amplamente estudada em riachos de regiões de clima temperado (Mann & Penczak, 1986) bem como em lagos dessa mesma região (Randal *et al.*, 1995). Por outro lado, são poucos os relatos sobre produção de peixes em outras regiões zoogeográficas (Hopkins, 1971; Bishop, 1973; Watson & Balon, 1984; Penczak & Lasso, 1991). Apenas dois estudos sobre produção de peixes tropicais estão disponíveis até o momento (Agostinho & Penczak, 1995 e Mazzoni, 1998) e a principal causa para tal escassez de informação, conforme já relatado, se deve à grande dificuldade na determinação da idade de peixes tropicais.

A escassez de informação acerca das taxas de produção secundária não permite conclusões definitivas, mas a comparação entre riachos sujeitos a condições climáticas distintas proporciona uma idéia dos padrões relativos às estratégias tróficas das espécies bem como de fatores que limitam a produção em diferentes regiões. A Figura 3 apresenta uma comparação entre as taxas de produção de peixes em riachos de clima tropical, temperado e mediterrâneo. Alguns estudos, igualmente importantes, não foram incluídos nesta relação por constituírem sistemas ecológicos muito distintos dos tratados neste estudo, por exemplo: lagos (Randal *et al.*, 1995), rios de grande porte (Kapetsky, 1974; Bayley, 1989), planícies de inundação (Halyk & Balon, 1983), riachos de deserto (Naiman, 1976).

As comunidades de peixes mediterrâneas são compostas por pequeno número de ciprinídeos endêmicos de pequeno porte e dominadas por espécies generalistas da coluna d'água, insetívoras, que alternam para detritívoria durante os períodos extremos do verão (Lobón-Cerviá *et al.*, 1995), e detritívoras. Espécies predadoras são pouco comuns nesses ambientes (Penczak & Molinski, 1984; Penczak *et al.*, 1985; Rodriguez & Granado, 1991). Aparentemente, a produção média desses ambientes é superior à registrada para outros ambientes com maior número de espécies.

Em contraste, as comunidades de peixes de riacho de clima temperado reúnem espécies bentônicas insetívoras, espécies da coluna d'água comedoras de deriva e espécies piscívoras (*e.g.*, Moyle & Li, 1979; Gatz, 1979; Penczak, 1981;

Mahon & Balon, 1985; Holcik, 1996). Nesses riachos as altas taxas de produção (quando comparadas às de riachos mediterrâneos) ocorrem apenas em situações excepcionais, podendo ser consequência da dominância de uma única espécie em uma localidade específica (ex. *Anguilla spp* no rio Hinau-Hinaki – Nova Zelândia ou *Barbatulus barbatula* no rio Utrata-Zalewka – Polônia) ou, ainda, função de peculiaridades como as apresentadas pelo rio Zofim Arm (Tchecoslovaquia).

As comunidades de peixes tropicais, exemplificada pelo sistema fluvial do Ubatiba (RJ), exibem uma grande quantidade de especializações em termos tróficos e de hábitat e, de uma maneira geral, apresentam taxas de produção reduzidas, conforme apresentado na Figura 3.

O exposto anteriormente caracteriza um gradiente de diversidade trófica e de hábitat para as comunidades de peixes dessas três regiões climáticas: rios mediterrâneos = baixa diversidade, rios tropicais = alta diversidade e rios temperados = diversidade intermediária.

Desta forma, tem-se que o pequeno número de espécies não especializadas dos ambientes mediterrâneos caracterizam altas taxas de produção; por outro lado, espécies altamente especializadas compondo cadeias tróficas complexas, a exemplo dos riachos tropicais, exibem baixas taxas de produção, enquanto diversidade trófica e de hábitat intermediária, a exemplo dos riachos temperados, caracterizam valores intermediários de produção. Apesar de não serem dados conclusivos, visto que os estudos conduzidos nas regiões tropical e Mediterrânea, são escassos, uma relação inversa entre a diversidade trófica e as taxas de produção parece ser um fato entre esses ambientes contrastantes.

Randall *et al.* (1995) sugerem que as comunidades de peixes de rios são mais produtivas que as de lagos. No entanto, não existem dados conclusivos que permitam explicar a grande diferença entre as taxas de produção de rios distintos (Mann & Penczak, 1986; Wellcomme, 1992). Vários autores (Lowe McConnell, 1987; Benke *et al.*, 1988) sugerem maiores valores de biomassa e taxas de produção em ambientes tropicais como função das altas temperaturas e constância da radiação solar. Por outro lado, a comparação entre os dados da Figura 3, indica que baixas taxas de produção em ambientes tropicais, quando comparadas às de ambientes temperados e mediterrâneos, constituem uma regra e não uma exceção.

Conforme mencionado, qualquer afirmação conclusiva sobre os padrões de produção de peixes, é precipitada. A necessidade de uma maior quantidade de estudos é premente, especialmente para os rios da região Tropical. Neste contexto, a opção pelo método da Distribuição de Tamanho é preferível em virtude das questões já abordadas. Por outro lado, os resultados reunidos até o momento apontam para um padrão consistente que indica que a metodologia que vem sendo aplicada é adequada e capaz de refletir de forma bem realista os níveis de produção de

riachos de regiões climáticas distintas. 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.

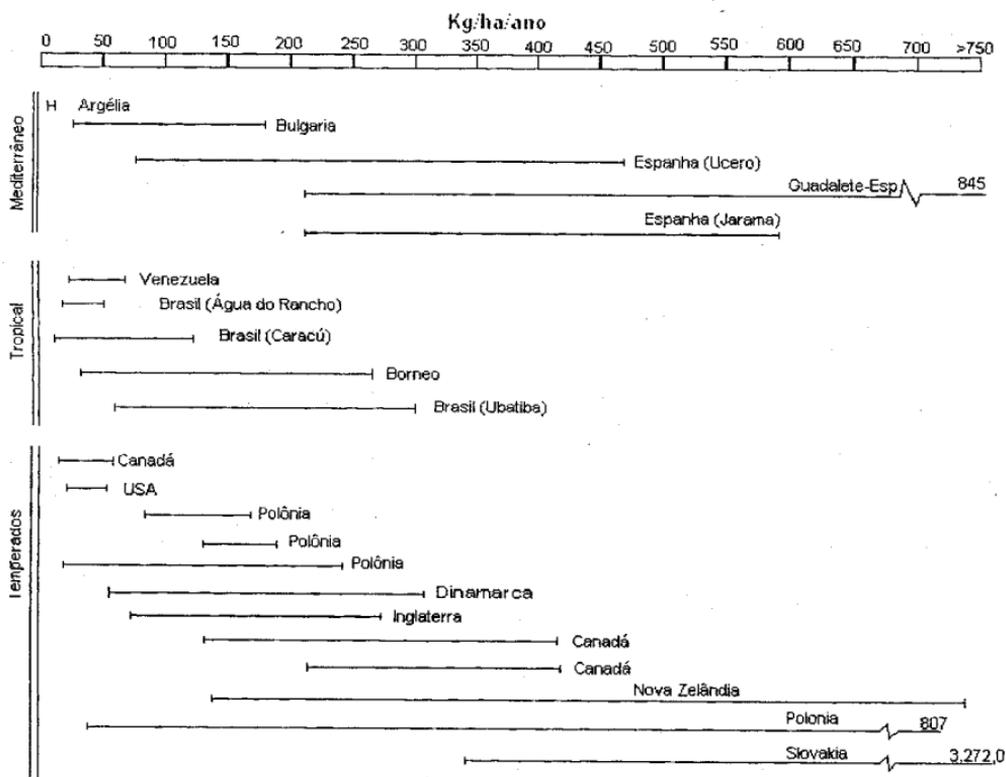


Figura 3. Esquema comparativo das taxas de produção para comunidades de peixes de ambientes Mediterrâneos, Temperados e Tropicais.

Agradecimentos

Parte deste trabalho faz parte de minha Tese de Doutorado junto ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais da Universidade Federal de São Carlos, realizada sob orientação de Nelsy Fenerich-Verani, Érica Pellegrini Caramaschi e Javier Lobón-Cerviá, com bolsa do CNPq.

Referências bibliográficas

- AGOSTINHO, A.A. & T. PENCZAK. 1995. Populations and production of fish in two small tributaries of the Paraná river, Paraná, Brazil. *Hydrobiologia*, **312**: 153-166.
- AGOSTINHO, C.S. & E.E. MARQUES. 1994. Influência do nível fluviométrico, temperatura e fotoperíodo na época de formação dos anéis de crescimento em piranhas do alto rio Paraná. *Revista Unimar*; **16**: 145-154.
- 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. 1950. The computation of production in fish populations. *New Zeland Scientific Revue*, **8**: 89.
- ALLEN, K.R. 1951. The Horokiwi stream. *New Zeland Marine Department, Fisheries Bulletin N.º* 10. 238pp.
- BANSE, K. & S. MOSHER. 1980. Adult body mass and annual production/biomass relationships of field populations. *Ecological Monographs*, **50**: 355-379.
- BAYLEY, P.B. 1989. Aquatic environments in the Amazon Basin, with an analysis of carbon sources, fish production, and yield. pp. 399-408. *In*: Dodge, D.P. (ed.), *Proceedings of the International Large River Symposium*. Canadian Special Publications on Fisheries and Aquatic Science 106.
- BENKE, A.C. 1993. Concepts and patterns of invertebrate production in running waters. *Verhandlungen, Internationale Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie*, **25**: 15-38.
- BENKE, A.C. & J.B. WALLACE. 1980. Trophic basis of production among net spinning caddisflies in a southern Appalachian stream. *Ecology*, **61**: 108-118.
- BENKE, A.C.; HALL, C.A.S. ; HAWKINS, C.P. ; LOWE-McCONNELL, R.H. ; STANFORD, J.A.; SUBERKROPP, K. & J.V. WARD. 1988. Bioenergetic considerations in the analysis of stream ecosystems. *Journal of the North American Benthological Society*, **7**: 480-502.
- BISHOP, J.E. 1973. *Limnology of a Malayan river, Sungai Gombak*. W. Junk Publ. The Hage. 485pp.
- BORUTZKY, E.V. 1939. Dynamics of the total benthonic biomass in the profundal of lake Beloie. *Procedures of the Kossino Limnological Station*, **22**: 159-195.
- 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.

- BRYLINSKY, M. 1980. Estimating productivity of lakes and reservoirs. In: Le Cren, E.D. & R.H. Lowe-McConnell (eds.), *The Functioning of Freshwater Ecosystems*. Cambridge University Press.
- CARROZA, C. & de Y.E. CORDIVIOLA. 1991. Estudios ictiológicos en la Laguna de la Cuarentena (Isla Carvajal), río Paraná, Argentina. Edad y crecimiento del sábalo (*Prochilodus lineatus* Val.) período 1984-85 (Pisces, Curimatidae). *Revue d'hydrobiologie Tropicale*, **24** : 119-216.
- CHAPMAN, D.W. 1971. Production. pp. 199-214. In: Ricker W.E. (ed.), *Methods for Assessment of Fish Production in Fresh Waters*. Blackwell Scientific Publications, Oxford and Edinburgh.
- COOPER, E.L. & R.C. SCHERER. 1967. Annual production of brook trout (*Salvelinus fontinalis*) in fertile and infertile streams of Pennsylvania. *Procedures of the Pennsylvania Academy of Science*, **41**: 65-70.
- CUSHMAN, R.M.; SHUGART-Jr., H.H.; HILDEBRAND, S.G. & J.W. ELWOOD. 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.
- DERMOTT, R.M.; KALFF, J.; LEGGETT, W.C. & J. SPENCE. 1977. Production of *Chironomus*, *Procladius*, and *Chaoborus* of different levels of phytoplankton biomass in Lake Menphremagog, Quebec-Vermont. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, **34**: 2001-2007.
- DOWNING, J.A. 1984. Assesment of Secondary Production: the First Step. pp. In: Downing, J.A. & F.H. Rigler (eds.), *A Manual on Methods for the Assesment of Secondary Productivity in Fresh Waters*.
- FREEMAN, B.J. & M.C. FREEMAN. 1985. Production of fishes in a subtropical blackwater ecosystem: The Okefenokee Swamp. *Limnology and Oceanography*, **30**: 686-692.
- GARMAN, G.C. & T.F. WATERS. 1983. Use of the size-frequency (Hynes) method to estimate annual production of a stream fish population. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science*, **40**: 2030-2034.
- GATZ-Jr., A.J. 1979. Community organization in fishes as indicated by morphological features. *Ecology*, **60**: 711-718.
- GOULART, E. & J.R. VERANI. 1992. Idade e crescimento do cascudo, *Hypostomus commersonii* Valenciennes, 1840 (Osteichthyes, Loricariidae) da represa Capivari-Cachoeira, Paraná, Brasil. *Revista Unimar*, **14** (suplemento): 1-17.

- GREZE, V.N. 1965. Growth rate and production potential of fish population. *Gidrobiol. Zh.* **1**: 35-42. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, Translation No897.
- HALL, D.J.; COOPER, W.E. & E.E. WERNER. 1970. An experimental approach to the production, dynamics, and structure of freshwater animal communities. *Limnology and Oceanography*, **15**: 839-928.
- HALYK, L.C. & E.K. BALON. 1983. Structure and ecological production of the fish taxocenose of a small floodplain system. *Canadian Journal of Zoology*, **61**: 2446-2464.
- HAMILTON, A.L. 1969. On estimating annual production. *Limnology and Oceanography*, **14**: 771-782.
- HARVEY, H.W. 1942. Production of life in the sea. *Biological Revue*, **17**: 221-246.
- HOLCIK, J. 1996. Ecological fish production in the inland delta of the middle Danube, a floodplain system. *Environmental Biology of Fishes*, **46**: 151-156.
- HOPKINS, C.L. 1971. Production of fish in two small streams in the north Island of New Zeland. *NewZeland Journal of Marine and Freshwater Research*, **5**: 280-290.
- HYNES, H.B.N. 1961. The invertebrate fauna of Welsh mountain stream. *Archives of Hydrobiology*, **57**: 344-388.
- HYNES, H.B.N. & M.J. COLEMAN. 1968. A simple method of assessing the annual production of stream benthos. *Limnology and Oceanography*, **13**: 569-573.
- IVERSEN, T.M. & P. DALL. 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.
- IVLEV, V.S. 1945. The biological productivity of waters. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, **23**: 1727-1759.
- KAJAK, Z. 1967. Remarks on methods of investigating benthos production. *Ekologia Polska*, **13**: 173-195.
- KAPETSKY, J.M. 1974. The Kafue river floodplain: an example of pre-impoundment potential for fish production. In: Balon, E.K. & A.G. Coche (eds.), *Lake Kariba: a man-made tropical ecosystem in Central Africa*. Monographies in Biology. n. 24. Dr. W. Junk Publ. The Hage.
- KONSTANTINOV, A.S. & S.P. NECHVALENKO. 1968. On the accuracy of determining the production of chironomids by the method of summing their daily growth increments. *Gidrobiol. Zh.* **4**(6): 77-82. (em Russo, traduzido por W.E. Ricker, *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, Transl. Ser. No. 1368, 1970).

- KRUEGER, C.C. & F.B. MARTIN. 1989. Computation of confidence intervals for the size-frequency (Hynes) method of estimating secondary production. *Limnology and Oceanography*, **25**: 773-777.
- LAVILLE, H. 1971. Recherches sur les Chironomides (Diptera) lacustres du Massif de Neouvielle (Hautes-Pyrénées). Deux. Part. Communautés et Production. *Annales du Limnologie*, **7**: 335-414.
- LE CREN, E.D. 1969. Estimates of fish population and production in small streams. pp.269-280. In: Northcote, J. MacMillan (eds.), *Lectures in Fisheries*. Symposium on Salmon and Trout in Streams. University of British Columbia.
- LE CREN, E.D. 1972. Fish Production in Freshwaters. pp. 115-133. In: Edwards, R.W. & D.J. Garrod (eds.), *Conservation and Productivity of Natural Waters*. Symposium of the Zoological Society of London, Academic Press.
- LINDEMAN, R.L. 1942. The trophic-dinamic aspect of Ecology. *Ecology*, **23**: 399-418.
- LOBÓN-CERVIÁ, J.; UTRILLA, C.G.; QUEROL, E. & M.A. PUIG. 1993. Population ecology of pike-cichlid, *Crenicichla lepidota*, in two streams of Brazilian Pampa subject to a severe drought. *Journal of Fish Biology*, **43**: 537-557.
- LOBÓN-CERVIÁ, J.; UTRILLA, C.G. & P.A. RINCÓN. 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.
- LOWE-MCCONNELL, R.H. 1987. *Ecological studies in tropical fish communities*. Cambridge Univ. Press, Cambridge, 382pp.
- LOTKA, A.J. 1925. *Elements of Physical Biology*. Baltimore. 460 pp.
- MACFYADEN, A. 1948. The meaning of productivity in biological systems. *Journal of Animal Ecology*, **17**: 75-80.
- McLAREN, I.A. 1969. Population and production ecology of zooplankton in Ogac Lake, a landlocked fiord on Baffin Island. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, **26**: 1485-1559.
- MAHON, R. & E.K. BALON. 1985. Fish production in warm-water streams in Poland and Ontario. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science*, **42**: 1211-1215.
- MANN, K.H. 1972. Report of working group on biological budgets of water bodies. pp. 579-596. In: Kajak, Z. & A. Hillbricht-Ilkowska (eds.), *Productivity Problems in Freshwaters*. Proceedings of the IBP-UNESCO Symposium on Productivity in Freshwaters. Krakow: Polish Scientific Publishers.

- MANN, R.H.K. & T. PENCZAK. 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.
- MATHEUS, C.P. & D.F. WESTLAKE. 1969. Estimation of production by populations of higher plants subject to high mortality. *Oikos*, **20**: 156-160.
- MAZZONI, R. & E.P. CARAMASCHI. 1995. Size structure, sex ratio and onset of sexual maturity of two species of *Hypostomus* Lacépède, (Osteichthyes, Loricariidae). *Journal of Fish Biology*, **47**: 841-849.
- MAZZONI, R. & E.P. CARAMASCHI. 1997. Observations on the reproductive biology of female *Hypostomus luetkeni* Lacépède, 1803. *Ecology of Freshwater Fish*, **6**: 53-56.
- MAZZONI, R. 1998. *Estrutura das Comunidades e Produção de Peixes de um Sistema Fluvial Costeiro de Mata Atlântica, Rio de Janeiro*. Universidade Federal de São Carlos. 100pp.
- MECOM, J.D. 1972. Productivity and distribution of Trichoptera larvae in a Colorado mountain stream. *Hydrobiologia*, **40**: 151-176.
- MENZIE, C.A. 1980. A note on the Hynes method of estimating secondary production. *Limnology and Oceanography*, **25**: 770-773.
- MIKULSKI, J.S.; ADANCZAK, B.; BITTEL, L.; BOHR, R.; RINISZ, D.; DONDESKI, W.; GIZINSKI, A.; LUSCINSKA, M.; REJEWSKI, M.; STRZELCZYK, E.; WOLNOMIEJSKI, N.; ZAWISLAK, W. & R. ZYTOWICZ. 1975. Basic regularities of productive processes in the Lława lakes and the Golpo Lake from the point of view of utility values of the water. *Polskie Archiwum Hydrobiologii*, **22**: 101-122.
- MILLER, R.J.; MANN, K.H. & D.J. SCARRAT. 1971. Production potential of a seaweed-lobster community in eastern Canada. *Journal of Fisheries Research Board of Canada*, **28**: 1733-1738.
- MOYLE, P.B. & LI, H.W. 1979. Community ecology and predator-prey relationships in warmwater streams. pp. 171-180. In: H. Clepper (ed.), *Predator-prey systems in fisheries management*. Sport Fishing Institute, Washington D.C.
- NAIMAN, R.J. 1976. Productivity of a herbivorous pupfish (*Cyprinodon nevadensis*) in a warm desert stream. *Journal of Fish Biology*, **9**: 125-137.
- NEESS, J. & R.C. DUGDALE. 1959. Computation of production for populations of aquatic midge larvae. *Ecology*, **40**: 425-430.

- NEVEAU, A. & L. LAPCHIN. 1979. Ecologie des principaux invertébrés filtreurs de la basse nivelle (Pyrénées-Atlantiques) I. Simuliidae (Diptera, Nematocera). *Annales du Limnologie*, **14**: 225-244.
- NEVES, R.J. 1979. Secondary production of epilithic fauna in a woodland stream. *American Midland Naturalist*, **102**: 209-224.
- NEVES, R.J. 1981. Fish production in warmwater streams. pp. 356-363. *In*: The warmwater streams. Symposium of the American Fisheries Society.
- O'HARA, K. & T. PENCZAK. 1987. Production of the three-spined stickleback, *Gasterosteus aculeatus* L., in the River Weaver, England. *Freshwater Biology*, **18**: 353-360.
- PECHEN, G.A. & E.A. SUSHKINA. 1964. The production of planktonic crustaceans in lakes of diverse types. *Biol. osnov. rybn. kh-va na vodoemakh Pribaltiki*. Minsk, pp. 249-257. (em Russo Seg. Wilberg, 1971).
- PENCZAK, T. 1981. Ecological fish production in two small lowland rivers in Poland. *Oecologia*, **48**: 107-111.
- PENCZAK, T. & C. LASSO. 1991. Problems of estimating population parameters and production of fish in a tropical rain forest stream, north Venezuela. *Hydrobiologia*, **215**: 121-133.
- PENCZAK, T. & M. MOLINSKI. 1984. Fish production in the Oued Sebaou, a seasonal river in north Algeria. *Journal of Fish Biology*, **25**: 723-732.
- PENCZAK, T.; JANKOV, J.; DIKOV, T.J. & M. ZALEWSKI. 1985. Fish production in the Mesta river, Rila mountains, Samokov, Bulgaria. *Fisheries Research*, **3**: 201-221.
- RANDAL, R.G.; KELSO, J.R.M. & C.K. MINNS. 1995. Fish production in freshwaters: Are rivers more productive than lakes? *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science*, **52**: 631-643.
- RICKER, W.E. 1946. Production and utilization of fish populations. *Ecological Monographs*, **16**: 373-391.
- RICKER, W.E. 1975. Computation and Interpretation of Biological Statistics of Fish Populations. Bulletin 191, Canadian Department of Environment, Ottawa. 382 pp.
- RICKER, W.E. & R.E. FOSTER. 1948. Computation of fish production. *Bulletin of Bingham Oceanographical College*, Yale University, **11(4)**: 173-211.
- RODRIGUEZ, R.A. & C. GRANADO. 1991. Fish production in a stream with Mediterranean regimen (SW Spain). *Ecological International Bulletin*, **19**: 65-78.

- SEBER, G.A.F. 1982. *The estimation of animal abundance and related parameters*. Griffin Co., 2nd edition, London. 654 pp.
- SHORT, R.A. & J.V. WARD. 1980. Life cycle and production of *Skavala parallela* (Frison) (Plecoptera: Perlodidae) in a Colorado montane stream. *Hydrobiologia*, **69**: 273-275.
- TANSLEY, A.G. 1929. Succession, the concept and its values. *Procedures of the International Congress of Plant Science.*, Ithaca, I: 677-686.
- TONOLLI, L. 1980. Introduction. In: LeCren E.D. & R.M. Lowe McConnell (eds.), *The Functioning of Freshwater Ecosystems*. IBP22. Cambridge: Cambridge University Press.
- THIENEMANN, A. 1931. Der productionsbegriff in der biologie. *Archives für Hidrobiologie*, **22**: 616-622.
- VAZZOLER, A.E.A.M. 1996. *Biologia da reprodução de peixes teleósteos: Teoria e Prática*. Editora da Universidade Estadual de Maringá. EDUEM. 169pp.
- WATERS, T.F. 1977. Secondary production in inland waters. *Advances in Ecological Research*, **10**: 91-164.
- WATSON, D.J. & E.K. BALON. 1984. Structure and production of fish communities in tropical rain forest stream of north Borneo. *Canadian Journal of Zoology*, **62**: 927-940.
- WELLCOMME, R. 1992. Pesca Fluvial. FAO. Documento Técnico de Pesca. n. 262. Roma. 303 pp.
- WINBERG, G.G. 1971. *Methods for the Estimation of Production of Aquatic Animals*. London: Academic Press. 175 pp.s
- ZIPPIN, C. 1958. The removal method of population estimation. *Journal of Wildlife Management*, **22**: 82-90.

Autora

ROSANA MAZZONI

Universidade do Estado do Rio de Janeiro / IBRAG / DBAV / Setor de Zoologia

Rua São Francisco Xavier 524 – PHLC 2º andar

CEP 22000-000 - Rio de Janeiro - RJ - Brasil

E-mail: mazzoni@ish.com.br