



UNIVERSIDADE FEDERAL DE PERNAMBUCO
CENTRO DE TECNOLOGIA E GEOCIÊNCIAS
DEPARTAMENTO DE OCEANOGRAFIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM OCEANOGRAFIA

JANA RIBEIRO DE SANTANA

**DISTRIBUIÇÃO ESPACIAL E ECOLOGIA TRÓFICA DO ICTIOPLÂNCTON DA
REGIÃO OCEÂNICA DO NORDESTE DO BRASIL**



Recife
2019

JANA RIBEIRO DE SANTANA

**DISTRIBUIÇÃO ESPACIAL E ECOLOGIA TRÓFICA DO ICTIOPLÂNCTON DA
REGIÃO OCEÂNICA DO NORDESTE DO BRASIL**

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Oceanografia da Universidade Federal de Pernambuco (PPGO – UFPE), como um dos requisitos para obtenção do título de Doutor em Oceanografia.

Área de concentração: Oceanografia Biológica.

Orientador: Prof. Dr. Ralf Schwamborn.

Coorientador: Prof. Dr. Paulo de Oliveira Mafalda Júnior.

Recife

2019

S231d Santana, Jana Ribeiro de.

Distribuição espacial e ecologia trófica do ictioplâncton da região oceânica do nordeste do Brasil. / Jana Ribeiro de Santana. - 2019.
73 folhas. Il. e Tab.

Orientador: Prof. Dr. Ralf Schwamborn.

Coorientador: Prof. Dr. Paulo de Oliveira Mafalda Júnior.

Dissertação (Mestrado) – Universidade Federal de Pernambuco. CTG.
Programa de Pós-Graduação em Oceanografia, 2019.
Inclui Referências.

1. Oceanografia. 2. Estágios iniciais de vida dos peixes. 3. Estágios iniciais de vida dos peixes. 4. Gradiente nerítico-oceânico. 5. Indicadores ecológicos. 6. Ecologia alimentar. I. Schwamborn, Ralf (Orientador). II. Mafalda Júnior, Mafalda Júnior (Coorientador). III. Título.

UFPE

551.46 CDD (22. ed.)

BCTG/2019 - 148

JANA RIBEIRO DE SANTANA

**DISTRIBUIÇÃO ESPACIAL E ECOLOGIA TRÓFICA DO ICTIOPLÂNCTON DA
REGIÃO OCEÂNICA DO NORDESTE DO BRASIL**

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Oceanografia da Universidade Federal de Pernambuco (PPGO – UFPE), como um dos requisitos para obtenção do título de Doutor em Oceanografia.

Aprovada em: 28/02/2019.

BANCA EXAMINADORA

Prof. Dr. Ralf Schwamborn (Orientador)
Universidade Federal de Pernambuco

Prof. Dra. Sigrid Neumann-Leitão (Examinadora Interna)
Universidade Federal de Pernambuco

Prof. Dr. Fernando Antônio do Nascimento Feitosa (Examinador Interno)
Universidade Federal de Pernambuco – UFPE

Prof. Elizabeth Cabral Silva Falcão (Examinador Externa)
Universidade Rural de Pernambuco – UFRPE

Prof. Dra. Xiomara Franchesca Garcia Diaz (Examinadora Externa)
Universidade Federal Rural da Amazônia – UFRA

Dedico esse trabalho aos meus grandes amores,

Meus pais (Josué e Aleluia)

Meu companheiro (Alejandro)

Meus avós paternos (Irene e Tibério)

Meus avós maternos (Francisca e Antônio)

AGRADECIMENTOS

Agradeço a Deus por tudo na vida! Por uma vida tão repleta de amor!

Agradeço ao CNPq pela bolsa concedida, ao projeto Camadas Finas, ao INCT e a UFPE por toda estrutura disponibilizada, sem a qual não teria sido possível a realização desse trabalho.

A Marinha do Brasil por toda estrutura concedida através do navio Hidroceanográfico Cruzeiro do Sul e por toda equipe de trabalho, permitindo a realização das coletas.

Ao professor Ralf Schwamborn primeiramente por ter me aceitado para orientar e por toda atenção dada durante todo o doutorado. Obrigada por todos ensinamentos e por toda dedicação! Agradeço também toda compreensão nos momentos dos quais não pude estar em Recife. Muito obrigada por ter sempre acreditado no meu trabalho!

Ao professor Paulo de Oliveira Mafalda Junior por toda orientação e por toda amizade que construímos! Desde o início, no mestrado, me deu bastante apoio e me incentivou muito! Agradeço por todos esses momentos e claro, por toda dedicação! Muito obrigada por tudo!

Agradeço de todo coração a professora Sigrid Neumann-Leitão, a nossa mãe científica, que acompanhou toda essa jornada de mestrado e doutorado e sempre nos ensinou a sermos bons profissionais e sermos acima de tudo, pessoas de bem! Obrigada por todas oportunidades e por todo carinho!! Pessoa muito especial e muito iluminada! Te adoro!

Ao professor Maurício Landaeta, e toda sua equipe de trabalho, da Universidade de Val Paraíso, no Chile, por terem me recebido tão bem, por terem sido tão atenciosos durante o treinamento e por contribuírem muito com a realização desse trabalho! Meus sinceros agradecimentos por tudo!

A professora Silvia Helena Lima Schwamborn por ter me iniciado no mundo da pesquisa, na graduação, e também ter me acompanhado nessa jornada. Por ser uma das responsáveis por eu gostar tanto de peixe, kkk! Muito obrigada por todo carinho e por toda dedicação! Muito obrigada por todas oportunidades e por toda amizade que construímos ao longo desses anos!

Aos professores do departamento de oceanografia da UFPE, por todo conhecimento que me foi passado e por toda contribuição que de forma direta e indireta ajudaram na realização desse trabalho. Em especial, meus profundos agradecimentos aos professores Fernando Feitosa, Manuel Flores, Pedro Augusto, Dóris Veleda e José Souto por toda amizade e por todo carinho. Muito obrigada por terem me ajudado nessa jornada!! Por terem me ajudado a crescer! Serei sempre grata por todo conhecimento, conselho e carinho!

A professora Cristiane Souza, juntamente com o professor Paulo Mafalda, por terem sempre me recebido de forma carinhosa e muito atenciosa em seu laboratório na UFBA. Muito obrigada por toda amizade!!! Espero que nossa parceria permaneça!

Agradeço aos professores e membros da banca Sigrid Neumann-Leitão, Fernando Feitosa, Xiomara Díaz, Elisabeth Cabral, Pedro Augusto e Tamara Almeida por terem aceitado a participar e dar suas contribuições.

Agradeço imensamente ao amor da minha vida! Realmente, eu não sei se eu conseguiria sem você Alejandro! Você sempre me encoraja e dividi todos os momentos comigo, bons e ruins! Esse trabalho é também fruto do nosso amor! Sempre agradeço a Deus por ter a felicidade de viver com o grande amor da minha vida! Você me completa em tudo! Tenho certeza de que nosso caminho ainda será mais lindo!!! Te amo muito!!!

Aos meus pais Josué e Aleluia, que são meus melhores e eternos amigos, os mais profundos agradecimentos por tudo!! Amo muito vocês!! Pessoas muito iluminadas que Deus me presenteou para serem meus pais! Obrigada Deus! Obrigada mãe, obrigada pai, por todo amor e por todo cuidado de sempre! Obrigada por sempre me incentivar e acreditar em mim! Obrigada por todos os conselhos e por nunca deixar eu desistir dos meus sonhos! Vocês são os melhores!!! Sem vocês, eu nada seria!

Aos meus irmãos Marcelo e Marcus, que também são meus grandes e melhores amigos!! Muito obrigada por todo esse amor que compartilhamos! Por toda força que vocês me dão e por sempre acreditarem em mim!! Sei que posso contar com vocês em todas etapas da vida e sempre vamos festejar juntos todas as vitórias! Eu amo muito vocês!

Ao meu sobrinho lindo Gabriel, meu Bibiel, obrigada por tanta alegria, tanto amor e tanta doçura! Eu amo muito você!! E amo ser a tia que estuda os bichinhos do mar!!

As minhas cunhadas e amigas Paola e Suziane por todo carinho e incentivo! Obrigada por toda amizade irmandade de sempre!!! Amo vocês!!

Aos meus avós paternos Irene Ribeiro Santana e “In memorian” Tibério José de Santana e meus avós maternos “In memorian” Antônio Gama Ribeiro e Francisca Vieira Ribeiro, que são meu exemplo de amor, dignidade e batalha. Por terem construído uma família tão linda e ter nos ensinado que a educação é o melhor caminho a seguir! Meus heróis para sempre! Amo muito!

A minha sogra tia Cristina e tia avó Emília e a meu sogro Edvaldo Faustino e sua companheira Fátima (Bazinha), por terem me recebido como uma filha! Por me tornarem parte dessa família tão linda! Agradeço por todo cuidado, todo carinho e todo amor! Amo vocês!!

Agradeço de uma forma geral a toda minha família, que mesmo distante sempre me deu apoio e sempre acreditou em mim! Em especial, agradeço ao meu tio José da Conceição Santana por ser um grande exemplo de educador e de pessoa, e por sempre festejar comigo minhas vitórias! Obrigada tio! E tia Alice Ribeiro por ser um grande exemplo de educadora e guerreira, e por sempre acreditar em mim! Obrigada tia! Amo todos vocês!!

Aos meus grandes amigos que fiz em Recife, Aldinho, Jorge, Talita, Guiomar, Rena, Lari que tornaram esses anos maravilhosos e aos antigos amigos-irmãos Ericarlos, Eudinho, Luana e Karina que sempre acreditaram em mim e sempre me incentivaram a correr atrás dos meus sonhos! Amo muito todos vocês!!! Pessoas mais que especiais que levarei por toda vida!

Ao pessoal do laboratório de zooplâncton, por toda amizade e por todo companheirismo durante todos esses anos. Agradeço primeiramente por terem me recebido de forma tão carinhosa e por termos compartilhado tantos momentos juntos, os quais tornaram o trabalho muito mais empolgante e muito mais divertido. As palavras de carinho e coragem, e a força para sempre seguir em frente. Muito obrigada à todos!! Saibam que o zooplâncton da UFPE está sempre em meu coração!

Ao pessoal do laboratório do nécton, em especial Elisabeth Cabral, Tatiana Beltrão, Nicole, Márcio e Elias, por todos os momentos compartilhados e por toda

amizade que construímos. Obrigada Márcio por todos sábios conselhos e por todo acolhimento, meu grande amigo!

Muito obrigada à todos que fazem parte do Museu de Oceanografia Petrônio Alves Coelho por tornarem essa jornada muito agradável!

Aos colegas da turma de oceanografia, que tornaram os dias mais agradáveis e divertidos. Em especial Danielle Melo, por toda amizade que construímos, que como bem sabemos, só começou! Ainda teremos muitas histórias para contar! A Simone Jorge, por toda amizade e momentos felizes compartilhados, a Flávio por todo incentivo desde o início e por toda amizade que construímos, a Laisa e a Paty por toda amizade e toda energia positiva de sempre. Agradeço também aos demais colegas do departamento, dos outros laboratórios, que tornaram esses anos muito divertidos. Em especial a Amanda Yumi, por toda amizade que construímos e por todos os momentos que compartilhamos!! Te adoro!!

Agradeço aos funcionários do departamento de oceanografia por todo apoio concedido nesses anos. Em especial Myrna, Zinaldo, André, Marília, Hermes, Edileusa, Isaac e Tom por toda amizade e por todo apoio. Muito obrigada a todos!

Aos professores da UNEB DCHT XXIV, antigos colegas, novos colegas e aos queridos alunos, que em tão pouco tempo demonstraram muito carinho e muito apoio para esse momento. Muito obrigada à todos por estarem na minha torcida! Em especial, muito obrigada a Cícero, Andrezão e Pedrinho por toda amizade de sempre e por acreditarem em mim! Muito obrigada Aigara por ser essa pessoa tão especial e que desde o início me recebeu tão bem!

As pessoas que não foram citadas aqui agradeço por todo apoio, toda amizade e todo companheirismo que contribuíram para que o trabalho fosse realizado e esses anos fossem muito bons! Muito obrigada!

RESUMO

Os estágios iniciais de vida dos peixes são influenciados por diversos fatores incluindo características oceanográficas e interações ecológicas como predação e forrageio. A região oceânica do nordeste do Brasil constitui uma área na qual pouco se conhece sobre os estágios iniciais da vida dos peixes, sendo que o conhecimento dessa fase é de fundamental importância para a gestão pesqueira. Dessa forma, o ictioplâncton das regiões da quebra de plataforma continental (QPC) do nordeste do Brasil e da região do entorno de ilhas oceânicas (Ilhas) foi estudado. Na região da QPC, o interesse foi em investigar a influência do gradiente plataforma continental-talude sobre a composição e distribuição do ictioplâncton, bem como em investigar aspectos relacionados a ecologia alimentar de larvas de mictofídeos. Na região de Ilhas o interesse foi de investigar a ecologia alimentar das larvas de mictofídeos. Foram realizadas duas campanhas oceanográficas durante julho-agosto de 2010 e 2012. Na QPC, as amostragens foram realizadas em três transectos compostos por três estações. Nas Ilhas as coletas foram realizadas em dois transectos, compostos por três estações e localizados em lados opostos. Os dados abióticos foram obtidos com um ADCP e um CTD. O ictioplâncton foi amostrado através de arrastos oblíquos diurnos e noturnos através de rede bongo (500- μ m) de 200 m até a superfície. Na QPC, um total de 1634 larvas e 4023 ovos, representando 91 gêneros e 76 espécies, foram coletados. Concentrações mais elevadas de ovos foram encontrados na plataforma por causa do fluxo da subcorrente norte do Brasil. Mais larvas foram encontradas a noite devido a evitabilidade da rede durante o dia. Grupos de associação de espécies nerítico, oceânico e de transição foram determinados. Larvas de peixes neríticos, demersais e pelágicos prevaleceram sobre a plataforma continental, enquanto larvas de peixes oceânicos, mesopelágicos e batipelágicos prevaleceram sobre o talude. Em relação aos hábitos alimentares, duas hipóteses foram investigadas: i) os hábitos alimentares das larvas são diferentes na região da QPC e das Ilhas; e ii) existe variação ontogenética na dieta das larvas. O gênero de maior representatividade foi *Diaphus*. As larvas variaram entre 2,3 e 16,5 mm de comprimento padrão. A incidência alimentar foi mais elevada durante o dia e não houve alteração ao longo do desenvolvimento. Esse padrão é típico de larvas de peixes e está associado ao fato de que as larvas são predadoras essencialmente visuais. A composição da dieta apresentou maior quantidade de

itens na QPC (36 itens). Além disso, pode-se afirmar que as dietas são distintas nas duas regiões, de forma que as diatomáceas constituem o item de maior importância na quebra de plataforma, ao passo que copépodes constituem o item mais importante no entorno das ilhas. Ao longo do desenvolvimento ocorre alteração na dieta das larvas com acentuada diminuição na importância de diatomáceas e aumento da importância de copépodes a partir dos 8 mm de comprimento. O volume total de presas e a largura máxima das presas aumenta ao longo do desenvolvimento ontogenético.

Palavras-chave: Estágios iniciais de vida dos peixes. Distribuição espacial. Gradiente nerítico-oceânico. Indicadores ecológicos. Ecologia alimentar.

ABSTRACT

The early life stages of fishes are influenced by several factors including oceanographic features and ecological interactions such as predation and foraging. Although knowledge of the early stages of fishes are of extreme importance for fisheries management, very little is known about the ichthyoplankton of the northeastern region of Brazil. Because of that, the ichthyoplankton of the continental shelf break (CSB) of northeastern Brazil and of the area around oceanic islands (Isl) was investigated. At the CSB, the interest was in investigating the influence of the continental shelf-slope gradient on the ichthyoplankton composition and distribution, as well as aspects of the feeding ecology of Myctophid larvae. At the Isl the interest was purely on the feeding ecology of the Myctophid larvae. Two oceanographic campaigns were performed during July-August 2010 and 2012. At the CSB, the samplings were performed along three transects composed by three stations, covering the continental shelf and slope areas. At Isl the samplings were performed at two transects composed by three stations and located at opposite sides of the islands. Abiotic data were obtained by an ADCP and a CTD. The ichthyoplankton was sampled through diurnal and nocturnal hauls using a 500- μ m bongo net from 200 m to the surface. At the CSB, a total of 1,634 larvae and 4,023 eggs, representing 91 genera and 76 species, was collected. Higher concentrations of fish eggs were found on the continental shelf, because of the North Brazil Undercurrent flux. Higher concentrations of larvae were found at night and were associated with net avoidance during the day. Neritic, oceanic and transition groups of species association were determined. Larvae of neritic, demersal and pelagic fishes prevailed on the continental shelf, while larvae of oceanic, mesopelagic and bathypelagic fishes on the continental slope. In relation to the feeding habits, two hypotheses were investigated: i) the feeding habit of the larvae is different at the CSB and Isl; and ii) there is ontogenetic variation in the larvae diet. The genus with the greater representativeness was *Diaphus*. The larvae varied between 2.3 and 16.5 mm of standard length. The feeding incidence was higher during the day and there was no ontogenetic variation. This pattern is typical of fish larvae and is associated to the fact that the larvae are essentially visual predators. The composition of the diet presented higher number of items at the CSB (36 items). In addition to that, the diet is distinct at the two areas. At the CSB, the diatoms are the most important items,

while copepods are the most important item at the Isl. There is ontogenetic variation in the diet of the larvae with a sharp decrease in importance of the diatoms and increase in importance of the copepods in larvae from 8 mm standard length. The total prey volume and maximum prey width increases with the ontogenetic development.

Keywords: Fish early life stages. Spatial distribution. Neritic-oceanic gradient. Ecological indicators. Feeding ecology.

LISTA DE FIGURAS

Figura 1 – Location of the study area in the South America (a) and positioning of the oceanographic stations in the regions of the outer continental shelf (A) and continental slope (B and C) in the western Tropical Atlantic, Brazil.	24
Figura 2 – Surface circulation pattern (30 m) in the area between the transects during the sampling periods of 2010 and 2012.	27
Figura 3 – Spatial distribution of fish eggs and larvae (100 m ⁻³) across the outer continental shelf – deep continental slope areas.	34
Figura 4 – (a) Localização no oeste do Atlântico Sul das áreas estudadas; (b) posicionamento das estações da região da quebra de plataforma continental (QPC) na região Nordeste do Brasil; (c) posicionamento das estações na região do entorno do Atol das Rocas (AR); e (d) posicionamento das estações na região do entorno do Arquipélago de Fernando de Noronha (AFN).	45
Figura 5 – Relação entre o comprimento padrão e o comprimento da maxila superior de larvas de Diaphus (a), Ceratoscopelus (b), Lampadena (c) e Lepidophanes (d) da família Myctophidae da região oceânica do oeste do Atlântico Tropical.	49
Figura 6 – Incidência alimentar ao longo de parte do desenvolvimento de larvas de Diaphus, Lampadena, Ceratoscopelus e Lepidophanes.	51
Figura 7 – (a) Índice de importância relativa (IIR) das classes de itens alimentares mais relevantes nas áreas de quebra de plataforma (QPC) e do entorno das ilhas do arquipélago de Fernando de Noronha e Atol das Rocas (Ilhas). (b) Alteração no IIR das classes de itens alimentares mais relevantes em relação ao desenvolvimento. Os itens foram encontrados no conteúdo estomacal de larvas de mictofídeos do oeste do Atlântico tropical.	55
Figura 8 – (a) Relação entre número de itens alimentares presentes no conteúdo estomacal (NIA) e comprimento padrão (CP), (b) entre volume de presas presentes no conteúdo estomacal (VIA) e CP, e (c) entre a largura máxima dos itens alimentares (LMI) e CP das larvas de mictofídeos do oeste do Atlântico tropical.	56

LISTA DE TABELAS

Tabela 1 – List of taxonomic groups, frequency of occurrence (%) and mean density in the isobaths A (outer continental shelf), B (upper continental slope) and C (deep continental slope). FO – frequency of occurrence; $\bar{X}$ – average density (ind. 100 m ⁻³); MD – maximum density (ind. 100 m ⁻³); n.i. – non-identified at the species level.	28
Tabela 2 – Groups of species association found with the k means partitioning.....	35
Tabela 3 – Ecological indicators of the continental slope area. IndVal – statistic value of the test; p – permutation p value.	35
Tabela 4– Lista de taxa identificados nas regiões da quebra de plataforma continental (QPC), e de ilhas (AR – Atol das Rocas, FN – Fernando de Noronha). n – número total de larvas analisadas de cada taxa.	48
Tabela 5 – Modelos de regressão linear para as relações entre o comprimento padrão e o comprimento da maxila superior de larvas de peixes da família Myctophidae. Em negrito inclinação significativamente diferente das demais (ANCOVA). EP – erro padrão; R ² – R ² ajustado; p ₁ – valor p do teste F; p ₂ – valor p do teste de correlação de Pearson.	49
Tabela 6 – Incidência alimentar (valores em %) nas larvas de mictofídeos e de Diaphus nas áreas de quebra de plataforma continental (QPC) e de ilhas oceânicas (Ilhas) nos diferentes horários (dia e noite), além da incidência alimentar das larvas de Ceratoscopelus, Lampadena e Lepidophanes nos períodos de dia e noite. p – valores p do teste do X ² de Cochran-Mantel-Haenszel para mictofídeos em geral e Diaphus, e do teste do X ² para os demais gêneros; ϕ – valores do coeficiente ϕ (phi) para os casos de rejeição da hipótese nula de independência das variáveis comparadas.	50
Tabela 7 – Composição da dieta de larvas de peixes mictofídeos na região da quebra de plataforma continental (QPC) e do entorno do arquipélago de Fernando de Noronha e do Atol das Rocas (Ilhas). %F – Frequência de ocorrência dos itens; %N – Porcentagem do número total de itens; %V – Porcentagem do volume total de itens; %IIR – Índice de importância relativa (valores em %).	52
Tabela 8 – Composição da dieta alimentar ao longo do desenvolvimento de larvas de mictofídeos do Atlântico tropical. %F – frequência de ocorrência; %N –	

proporção em relação ao número total de itens; %V – proporção em relação ao volume total de itens; %IIR – índice de importância relativa; n – quantidade de tratos gastrointestinais analisados; d.a. – digestão avançada; n.i. – não identificado..... 54

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO	17
1.1	OBJETIVO GERAL.....	18
1.2	OBJETIVOS ESPECÍFICOS.....	18
2	MÉTODO	19
3	RESULTADOS	20
3.1	ARTIGO 1 – ICHTHYOPLANKTON COMMUNITY STRUCTURE ON THE SHELF BREAK OFF NORTHEASTERN BRAZIL.....	20
3.2	ARTIGO 2 – ECOLOGIA ALIMENTAR DE LARVAS DE PEIXES MICTOFÍDEOS DO ATLÂNTICO TROPICAL.....	41
4	CONCLUSÃO	63
	REFERÊNCIAS	65

1 INTRODUÇÃO

A presente tese é composta por dois artigos científicos completos, sendo o primeiro relacionado à distribuição espacial do ictioplâncton na região da quebra da plataforma continental do Nordeste do Brasil e o segundo com a ecologia alimentar dos estágios iniciais de vida de peixes da família Myctophidae. O conhecimento sobre os estágios iniciais de vida dos peixes é de fundamental importância, pois é precisamente dessa fase que se origina grande parte da influência sobre o futuro recrutamento para as populações pesqueiras, muitas vezes de alto valor econômico (Bailey e Houde 1989). Apesar dessa importância, muito pouco se sabe a respeito dos estágios iniciais de vida dos peixes em águas marinhas oceânicas da região Nordeste do Brasil. Os trabalhos que já foram realizados são voltados para descrições de aspectos da estrutura da assembleia ou de distribuição espacial do ictioplâncton (e.g. Santana et al. *no prelo*, Mafalda et al. 2008, Severi et al. 2008). Trabalhos relacionados com aspectos da ecologia alimentar de larvas de peixes são raros, podendo ser citado um trabalho realizado com as fases iniciais do peixe-rei, *Atherinella brasiliensis*, de um estuário do Estado de Pernambuco (Rocha et al. 2008).

É dentro desse contexto de escassez de informações que os artigos que compõem a presente tese foram planejados e elaborados. No primeiro artigo, aspectos associados a diversidade, distribuição espacial, associação de espécies e indicadores ecológicos são abordados. O trabalho é de considerável importância, já que informações sobre a composição do ictioplâncton para a região estudada são escassas. Além disso, a estrutura da assembleia ictioplanctônica não foi investigada de maneira isolada, mas sim em associação com características oceanográficas da área. Trabalhos que relacionam o ictioplâncton com processos físicos em mesoescala ainda são raros no Brasil e se concentram em regiões mais ao sul (Muelbert e Siqueira 1996, Macedo-Soares et al. 2014). Portanto, é de imprescindível valor que iniciativas como essa sejam cada vez mais estimuladas a fim de que informações a respeito das relações entre os estágios iniciais da vida dos peixes e as características oceanográficas prevalentes na região nordeste do Brasil sejam conhecidas. O primeiro artigo foi aceito para publicação pela revista Anais da Academia Brasileira de Ciências e deve ser publicado em 2019.

O segundo artigo investiga e descreve diversos aspectos da ecologia alimentar de larvas da família Myctophidae, a qual é rica em termos de número de espécies com quase 250 espécies descritas (Nelson 2006) e um importante componente da assembleia ictioplanctônica na área estudada, constituindo a maior fração da assembleia como um todo. Os hábitos alimentares das larvas dessa família são completamente desconhecidos para a região oeste do Atlântico tropical. Durante o período de transição para alimentação exógena, a taxa de mortalidade das larvas de peixes é altíssima, muitas vezes ultrapassando 99% (Hjort 1914). Altas taxas de mortalidade durante a fase larvar podem ser decisivas para o recrutamento das populações pesqueiras (Houde 2009). O conhecimento sobre a ecologia alimentar das larvas de peixes é, dessa forma, de fundamental importância para a melhor compreensão dos fatores que influenciam a variabilidade no recrutamento das populações pesqueiras. O segundo artigo dessa tese é a contribuição mais detalhada existente a respeito da ecologia alimentar de estágios iniciais de vida de peixes para a região do Nordeste do Brasil e possui caráter extremamente inovador no sentido de que pode-se dizer que ele marca o início das investigações sobre ecologia alimentar de larvas de peixes de águas marinhas da quebra de plataforma e do entorno de ilhas oceânicas do oeste do Atlântico tropical, no Brasil.

1.1 OBJETIVO GERAL

Investigar aspectos ecológicos do ictioplâncton na região de quebra de plataforma continental e em áreas insulares do oeste do Atlântico Tropical.

1.2 OBJETIVOS ESPECÍFICOS

Investigar:

- i) padrões de distribuição espacial do ictioplâncton na região da quebra de plataforma do Nordeste do Brasil;
- ii) variações da estrutura da assembleia ictioplanctônica na região da quebra de plataforma do Nordeste do Brasil;
- iii) aspectos da ecologia alimentar de larvas da família Myctophidae em áreas de quebra de plataforma e no entorno de ilhas oceânicas tropicais.

2 MÉTODO

O ictioplâncton foi amostrado durante a realização de duas expedições oceanográficas “Camadas Finas I” e “Camadas Finas II” durante os anos de 2010 e 2012 a bordo do NHo Cruzeiro do Sul, pertencente a Marinha do Brasil, em áreas de quebra de plataforma continental na região Nordeste do Brasil e em águas oceânicas no entorno de ilhas do oeste do Atlântico Tropical (Arquipélago de Fernando de Noronha e Atol das Rocas). O ictioplâncton foi amostrado através de arrastos oblíquos realizados a partir de uma profundidade máxima de 200 m até a superfície, se utilizando uma rede Bongo de 60 cm de diâmetro e equipada com malhas de 300 e 500 μm . Quando a profundidade local não permitia um arrasto a partir de 200 m de profundidade, o arrasto era iniciado a partir de uma profundidade a 10 m de distância do fundo. Os arrastos foram realizados em horários diurnos e noturnos. Apenas as larvas coletadas pela rede de 500 μm foram utilizadas. As larvas foram fixadas em formaldeído tamponado com bórax em uma concentração final de 4%.

Na área da quebra de plataforma continental na região Nordeste do Brasil, as coletas foram realizadas em três transectos perpendiculares à linha de costa. Um total de três estações foi delimitado em cada transecto. Nas áreas do entorno das ilhas, as coletas foram realizadas em transectos localizados em lados opostos das ilhas. O posicionamento dos transectos foi determinado a partir da análise de dados de correntes obtidos por um ADCP. Um dos transectos foi posicionado no lado sob influência direta da corrente, ao passo que outro transecto foi posicionado no lado abrigado da ilha.

Um maior detalhamento em relação a coleta, tratamento e análise das amostras, bem como em relação ao tratamento e análise dos dados, se encontra inserido nos artigos contidos na sessão de resultados da tese.

3 RESULTADOS

A seguir são apresentados resultados em formato de artigo científico. O primeiro artigo está aceito para publicação na revista *Anais da Academia Brasileira de Ciências* e discute relacionados associados com a distribuição espacial do ictioplâncton na região da quebra da plataforma continental da região Nordeste do Brasil. O segundo artigo está em fase de preparação para submissão e discute resultados associados com a ecologia alimentar de larvas de peixes da família Myctophidae.

3.1 ARTIGO 1 – ICHTHYOPLANKTON COMMUNITY STRUCTURE ON THE SHELF BREAK OFF NORTHEASTERN BRAZIL¹

ABSTRACT

Oceanographic features influence the early stages of fish to a high degree. We investigated the influence of the continental shelf-slope gradient on the ichthyoplankton composition and distribution off Northeastern Brazil. Two oceanographic campaigns were performed in July-August 2010 and 2012. The samplings were performed along three transects composed by three stations, covering the continental shelf and slope areas. Abiotic data were obtained by an ADCP and a CTD. The ichthyoplankton was sampled through diurnal and nocturnal hauls using a 500-µm bongo net from 200 m to the surface. A total of 1,634 larvae and 4,023 eggs, representing 91 genera and 76 species, were collected. Higher concentrations of fish eggs were found on the continental shelf, likely because of the North Brazil Undercurrent flux. Higher concentrations of larvae were found at night and could be associated with net avoidance or natural variation. Neritic, oceanic and transition groups of species association were determined. Larvae of neritic, demersal and pelagic fishes prevailed on the continental shelf, while larvae of oceanic, mesopelagic and bathypelagic fishes on the continental slope. *Melanostomiidae*, *Scorpaena* sp., *Lestidium atlanticum*, *Lampadena* sp. and *Diaphus* sp. were identified as indicators of the continental slope.

¹ Artigo aceito para publicação pela revista “*Anais da Academia Brasileira de Ciências*”.

Key-words: Continental shelf-slope gradient. Early life stages of fishes. Indicator species. Spatial distribution.

INTRODUCTION

The ichthyoplankton is composed by fish eggs and larvae and constitutes a major component of the meroplanktonic communities (Ciechomski 1981). The spatial distribution of the ichthyoplanktonic assemblage is highly influenced by mesoscale physical processes commonly occurring over continental shelf break areas, such as eddies or density fronts (Grimes and Finucane 1991, Sabatés and Olivar 1996). Temperature and salinity may also play important roles in the structure of the ichthyoplanktonic assemblages (Osorio-Zúñiga et al. 2018).

Studies related to the influence of mesoscale physical processes over biological communities are still inceptive in the South Atlantic waters and concentrate at the southern portion of the Atlantic basin (e.g. Franco et al. 2006, Acha et al. 2004). In the Brazilian waters, such studies were mainly performed over continental shelf break areas of the Southern region (e.g. Muelbert and Sinque 1996, Macedo-Soares et al. 2014). The relationships among mesoscale physical processes and biological communities remain poorly understood at the western tropical Atlantic waters off Northeast Brazil.

The shelf break and continental slope regions in northeastern Brazil are dominated by oligotrophic warm waters (Peterson and Stramma 1991), which leads to low biological productivity (e.g. Lessa et al. 2009, Knoppers et al. 2002, Souza et al. 2013) yielding $\sim 75 \text{ g C m}^{-2} \text{ y}^{-1}$ (Longhurst et al. 1994).

Usually, coastal areas receive nutrients through the influx of rivers in association with mangrove ecosystems (Ekau et al. 1999), while oceanic areas are richer in nutrients in places where upwelling occurs, e.g. around islands and seamounts (Ekau et al. 1999, Knoppers et al. 2002), since this process weakens the stratification of the water column, allowing nutrients in deeper layers to reach surface waters. This enrichment may also occur at the region of the shelf break owing to the dynamics of physical processes, which may interfere in the ichthyoplanktonic biomass (e.g. González-Quirós et al. 2003, Franco et al. 2006, Katsuragawa et al. 2014). Nevertheless, physical processes such as meanders and vortices may transport fish larvae from one area to another, as from the continental shelf to

oceanic waters, influencing the abundance and composition of fish larvae assemblages of different areas (Franco et al. 2006).

The intense fishery accentuates the necessity of investigations on early stages of fishes, as well as on their relationship with physical and biological processes, to achieve a better comprehension of the variability in the recruitment of fishery resources (Hunter and Alheit 1997). Physical and biological processes that occur in the shelf break are primordial to the recruitment of some fish species, granting the regulation of some of its populations (González-Quirós et al. 2003). Although the number of studies related to the ichthyoplankton at shelf break areas at the Southern region of Brazil is increasing (e.g. Franco and Muelbert 2003, Franco et al. 2006, Katsuragawa et al. 2014), at the Northeastern region it is only inceptive.

The Northeastern Brazilian continental shelf concentrates many commercially and ecologically important species, such as the catfish, needlefish, tuna fish and others (Nóbrega and Lessa 2007). In the Northeast, although the fishery is intense, especially in the continental shelf (Nóbrega and Lessa 2007), there is scarcity of works focusing on the relationship among the ichthyoplankton distribution and physical and biological processes occurring in the region.

Based on this, the present work aims to investigate a potential gradient in the distribution and structure of the ichthyoplanktonic assemblage among the outer continental shelf and the deep continental slope, as well as the influence of the environmental variables over the ichthyoplankton at such domains.

MATERIALS AND METHODS

Study Area

The neritic (shelf) and oceanic (slope) areas off the States of Pernambuco (PE), Paraíba (PB) and Rio Grande do Norte (RN) are located at the northwest South Atlantic. The continental shelf in the northeastern region of Brazil is on average 40 – 50 km wide and its depth is under 40 meters in most of its extension. The continental slope is on average 85 – 105 km wide, with a maximum width of 140 km in the adjacencies of the Pernambuco plateau. The continental rise is located between 4800 – 5200 meters' depth (Coutinho 2009).

The relief of the continental shelf is flat and alternated with a wavy bottom, fields of sandwaves and irregular features of calcareous algae (Coutinho 2009). These areas are under the influence of warm waters belonging to the North Brazil Undercurrent (NBUC). The NBUC is the northern limb of the bifurcation of the south branch of the South Equatorial Current (sSEC), while the south limb becomes the Brazil Current (BC) (Veleda et al. 2012, Stramma et al. 2005).

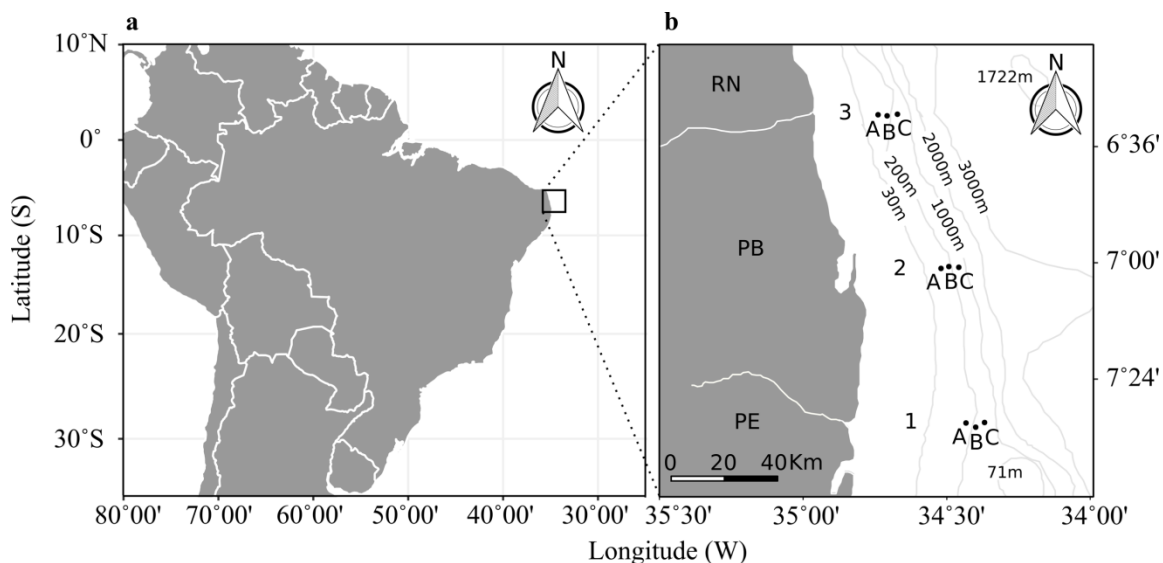
The NBUC flows below 50 m and can reach 900 m (Veleda et al. 2012). It presents a maximum flow in July and a minimum during the period of October to November, when its mean flow structure is well developed in the latitude of 11°S (Schott et al. 2005). In the proximities of the Equator, the east branch of the South Equatorial Current (eSEC) overlaps the nuclei of subsurface of the NBUC and forms the North Brazil Current (NBC), intensified at the surface (Stramma and England 1999).

Sampling methods

The samplings were performed during the period of July and August of 2010 and 2012 aboard of the Brazilian Navy's NHo Cruzeiro do Sul vessel, during the execution of the Camadas Finas I and II projects. Three transects of profiles perpendicular to the coastline were designed. The transect 1 (south) was located off the borders of the States of Pernambuco and Paraíba; the transect 2 (central) was located off the Paraíba State; and the transect 3 (north) was located off the borders of the States of Paraíba and Rio Grande do Norte. Each transect consisted of three stations positioned over different isobaths (Figure 1). One station was considered neritic and was located on the outer continental shelf (A), with depths varying between 40 – 70 m. The other stations were considered oceanic and were located on the upper continental slope (B), with depths varying between 200 – 500 m, and on the deep continental slope (C), with depths varying between 600 – 900 m. The samplings were performed at each station during the diurnal and nocturnal periods.

A Seabird 9 Plus CTD was used to obtain temperature, salinity, dissolved oxygen, fluorescence and water density profiles. Measurements of current flow speed and direction were obtained throughout the whole area among the transects by means of an Ocean Surveyor Broadband/Narrowband ADCP (Acoustic Doppler Current Profiler).

Figura 1 – Location of the study area in the South America (a) and positioning of the oceanographic stations in the regions of the outer continental shelf (A) and continental slope (B and C) in the western Tropical Atlantic, Brazil.



Fonte: Santana et al. (no prelo)

The ichthyoplankton was sampled through diurnal and nocturnal double oblique tows from surface to 200 m on the continental slope or to a depth at 10 m from the bottom on the continental shelf to prevent the equipment from damage. The depth of the Bongo was controlled by calculating the amount of necessary towing cable to be lowered on the water by correcting for the inclination angle using an inclinometer. On the continental slope the Bongo was lowered once and on the continental shelf the Bongo was lowered twice to increase the volume of water filtered. The Bongo was equipped with nets of 500 μm and 300 μm mesh size and had an opening diameter of 60 cm. A flowmeter was attached to the mouth of the bongo net to assess the filtered volume. The samples were fixed in borax-neutralized formaldehyde in a final concentration of 4%. Only the samples collected with the 500 μm net were considered, yielding a total of 36 analyzed samples.

All larvae were sorted under the stereomicroscope and identified to the lowest possible taxonomic level with basis on the specialized literature (e.g. Neira et al. 1998, Leis and Carson-Ewart 2002, Richards 2006). All larvae were deposited in the Ichthyoplankton Collection (COLICT) of the Museu de Oceanografia Petrônio Alves Coelho (MOUFPE) of the Universidade Federal de Pernambuco (UFPE). For all the individuals a morphometric, meristic and morphologic characterization was

performed, in addition to obtaining measurements of linear dimensions using a micrometric ocular, aiming to help in the identification process. The individuals were sorted in relation to the degree of the notochord flexion (pre-flexion, flexion and post-flexion stages), according to Miller and Kendall Jr. (2009).

Data analysis

Species richness was calculated using the Margalef index (Margalef 1958) (D_{Mg}), the specific diversity index (H') according to Shannon (1948) and the equitability (J') according to Pielou (1984).

The comparisons of the total density of fish eggs and larvae, as well as of the D_{Mg} , H' and J' between isobaths, years and day period were carried out by means of the Fisher-Pitman permutation test (Pitman 1937). A total of 4999 permutations were performed using a Monte-Carlo resampling procedure. The Fisher-Pitman permutation test has the advantage of being free of the assumptions underlying the parametric correspondent F test.

Non-parametric permutational multivariate analysis of variance (PERMANOVA) (Anderson 2001) was used to investigate the existence of differences in the structure of the fish larvae assemblage in relation to the sampled distances (outer continental shelf and continental slope), day period (diurnal and nocturnal periods) and transects (1, 2 and 3). PERMANOVA was performed with basis on a Hellinger distance matrix, which is the Euclidian distance calculated on the biological matrix transformed by Hellinger, as described in Legendre and Gallagher (2001). This distance was adopted since its use has been recommended for community composition data (Legendre and Gallagher 2001). A total of 999 permutations were performed. Prior to the PERMANOVA, an analysis of multivariate homogeneity of groups dispersions (Anderson 2006) was performed to test if the assumption of homogenous groups dispersions was fulfilled. As the PERMANOVA is sensible to differences in the dispersion of the observations (Anderson 2001) the analysis was performed only in those cases in which the groups dispersions were homogenous.

Aiming to investigate the existence of species associated to individual or combinations of isobaths an Indicator Value analysis (IndVal) (Dufrêne and Legendre 1997) extended for combination of groups (de Cáceres et al. 2010) was performed.

The significance of the associations of the species and isobaths was tested by means of permutation tests based on 999 permutations.

To investigate the existence of groups of species association, a non-hierarchical cluster analysis was performed in R mode using species that have occurred at least more than a single time on the samples. The method of the k means partitioning was adopted and different numbers of groups were considered in the analysis. For each number of groups tested, 100 initial random configurations were used. The Calinski-Harabasz criterion was adopted to define the best number of groups of species association and the Kendall coefficient of concordance W was calculated for each group and tested for significance by means of a permutation test (Legendre 2005).

All the univariate and multivariate statistical analyses were performed using the R (R Core Team, 2016) and RStudio software implemented with the packages “coin” (Hothorn et al. 2008), “indicspecies” (de Cáceres and Legendre 2009) and “vegan” (Oksanen et al. 2016).

RESULTS

Hydrography

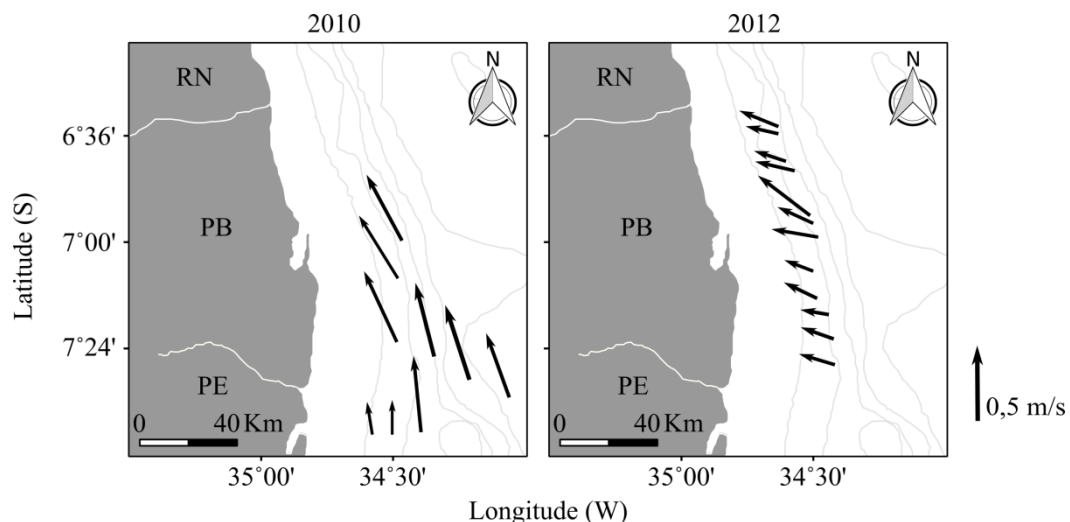
There was little variation in temperature and salinity among the different transects, which characterizes a general pattern of warm surface waters with a thermocline beginning at 75 – 100 m at the continental slope areas. On the continental shelf no thermocline was found.

The amplitude of variation of the fluorescence values was narrower at the outer continental slope area (with minimum values varying between 0.07 and 0.31 $\mu\text{g L}^{-1}$ and maximum values varying between 0.11 and 0.95 $\mu\text{g L}^{-1}$). At the continental slope areas, minimum values of fluorescence between 0.00 and 0.12 $\mu\text{g L}^{-1}$ and maximum values of fluorescence between 0.40 and 1.05 $\mu\text{g L}^{-1}$ were detected. At most of the stations over the continental slope areas, the fluorescence peaks coincided with the depth of onset of the thermocline (75 – 100 m). In a few cases, the fluorescence peak was slightly above or under the depth of onset of the thermocline. At the continental shelf area, the fluorescence maximum was always close to the bottom (45 – 58 m).

Two water masses were found throughout the sampled isobaths, the Tropical Surface Water (TSW), which presents temperature values higher than 20°C and salinity higher than 36, and the South Atlantic Central Water (SACW), which presents temperature values between 6 and 20°C and salinity between 34.5 and 36. On the continental shelf stations only the TSW was found and it extended from the surface to the bottom. At the continental slope stations, the TSW and SACW were present. The TSW extended from the surface to a depth of 115 – 177 m and the SACW occurred from a depth ranging between 123 and 179 m and extended to the deepest sampled depths (200 m).

The surface circulation pattern has not varied throughout the transects and isobaths. Between the years, however, there was a slight variation on the intensity and direction of the current. In 2010, the surface current flowed northward-northwestward with a small inclination angle in relation to the magnetic north (i.e., alongshore) and slightly stronger flux, with speeds of approximately 0.5 m s⁻¹ (Figure 2). In 2012, the surface current flowed basically westward towards the coastline (i.e., onshore), throughout the whole study area, with a mean current speed of 0.3 m s⁻¹.

Figura 2 – Surface circulation pattern (30 m) in the area between the transects during the sampling periods of 2010 and 2012.



Fonte: Santana et al. (no prelo)

Ichthyoplanktonic assemblage and spatial distribution

A total of 4023 fish eggs and 1634 fish larvae were collected and these represented 59 families, 91 genus and 76 species (Table 1). In relation to the stage of notochord flexion, most of the larvae were in the flexion stage (62.4%), followed by the pre-flexion stage (33.3%) and post-flexion stage (1.3%). A portion of 3% of the larvae were damaged and could not be classified according to the stage of notochord flexion. Most of the larvae in the flexion stage were found on the deep continental slope (45.5%), and on the upper continental slope (40.3%), with the remaining 12.2% on the outer continental shelf. In the pre-flexion stage, the pattern was the same with 45.5% on the deep continental slope, and 35.4% on the upper continental slope and 19.1% on the outer continental shelf. In relation to the post-flexion stage, most of the larvae concentrated on the deep continental slope (55%), followed by the outer continental shelf (25%) and upper continental slope (20%).

Tabela 1 – List of taxonomic groups, frequency of occurrence (%) and mean density in the isobaths A (outer continental shelf), B (upper continental slope) and C (deep continental slope). FO – frequency of occurrence; $\bar{X}$ – average density (ind. 100 m⁻³); MD – maximum density (ind. 100 m⁻³); n.i. – non-identified at the species level.

Taxonomic groups		Isobath A (40 – 70 m)			Isobath B (200 – 500 m)			Isobath C (600 – 900 m)		
		FO	$\bar{X}$	MD	FO	$\bar{X}$	MD	FO	$\bar{X}$	MD
Albulidae	n.i.	0	0	0	0	0	0	9.1	0	0.2
Anguilliformes	n.i.	16.7	0.2	1.2	27.3	0.1	0.6	9.1	0	0.2
Nettastomatidae	<i>Saurenhelys</i> sp.	0	0	0	9.1	0	0.4	9.1	0	0.3
Engraulidae	<i>Anchoa</i> sp.	8.3	0.1	1.2	18.2	0.2	1.1	36.4	0.2	1.2
	n.i.	0	0	0	9.1	0	0.5	27.3	0.1	0.3
Clupeidae	<i>Opisthonema oglinum</i>	8.3	0.1	1.2	0	0	0	9.1	0	0.2
	n.i.	0	0	0	36.4	0.2	1.5	27.3	0.1	0.5
Gonostomatidae	<i>Cyclothone braueri</i>	0	0	0	18.2	0.1	0.4	18.2	0	0.2
	<i>Cyclothone pseudopallida</i>	0	0	0	9.1	0	0.4	0	0	0
	<i>Cyclothone</i> sp.	0	0	0	0	0	0	9.1	0	0.2
	<i>Manducus maderensis</i>	0	0	0	0	0	0	18.2	0	0.3
	n.i.	0	0	0	9.1	0	0.4	9.1	0	0.3
Sternoptychidae	<i>Sternoptyx</i> sp.	0	0	0	0	0	0	9.1	0	0.5
Phosichthyidae	n.i.	0	0	0	9.1	0	0.3	0	0	0
Stomiidae	Melanostomiinae	0	0	0	36.4	0.4	2.6	0	0	0
	Astronesthinae	8.3	0	0.4	0	0	0	0	0	0
	n.i.	8.3	0.1	0.7	18.2	0.1	0.5	9.1	0.1	1.1
Scopelarchidae	<i>Benthalbella infans</i>	0	0	0	0	0	0	9.1	0	0.3
	<i>Scopelarchus guentheri</i>	0	0	0	9.1	0	0.2	0	0	0
	n.i.	0	0	0	0	0	0	9.1	0	0.3
Paralepididae	<i>Arctozenus risso</i>	8.3	0	0.4	0	0	0	9.1	0	0.2
	<i>Lestidiops jayakari</i>	0	0	0	0	0	0	9.1	0	0.2
	<i>Lestidiops mirabilis</i>	0	0	0	0	0	0	18.2	0	0.2
	<i>Lestidium atlanticum</i>	0	0	0	18.2	0.1	0.4	45.5	0.3	1

Myctophidae	<i>Lestrolepis intermedia</i>	0	0	0	0	0	0	9.1	0.1	0.6
	<i>Lestrolepis</i> sp.	0	0	0	0	0	0	9.1	0	0.2
	<i>Uncisudis advena</i>	0	0	0	0	0	0	9.1	0	0.5
	<i>Benthoosema suborbitale</i>	0	0	0	0	0	0	9.1	0	0.2
	<i>Bolinichthys distofax</i>	0	0	0	0	0	0	9.1	0	0.2
	<i>Ceratoscopelus maderensis</i>	0	0	0	0	0	0	9.1	0	0.5
	<i>Ceratoscopelus warmingii</i>	16.7	0.2	1.3	9.1	0	0.3	0	0	0
	<i>Diaphus garmani</i>	0	0	0	0	0	0	9.1	0	0.3
	<i>Diaphus mollis</i>	0	0	0	9.1	0	0.3	9.1	0	0.4
	<i>Diaphus</i> sp. 1	50	2.3	12.7	100	7.5	26.7	100	4.8	13.9
	<i>Diaphus</i> sp. 2	50	2.4	9.3	81.8	0.6	1.8	54.5	1.3	4.4
	<i>Diaphus</i> sp. 3	8.3	0.1	1.3	9.1	0.7	7.3	27.3	0.7	6.5
	<i>Diaphus</i> sp. 4	25	0.5	3.6	18.2	0.1	0.6	0	0	0
	<i>Electrona risso</i>	0	0	0	18.2	0	0.4	9.1	0	0.2
	<i>Hygophum reinhardtii</i>	0	0	0	18.2	0.1	0.3	0	0	0
	<i>Hygophum</i> sp.	0	0	0	0	0	0	9.1	0	0.2
	<i>Lampadena luminosa</i>	0	0	0	0	0	0	9.1	0	0.4
	<i>Lampadena</i> sp. 1	0	0	0	9.1	0	0.4	36.4	0.3	1.6
	<i>Lampadena</i> sp. 2	16.7	0.3	2.2	54.5	0.3	1	36.4	0.2	1.2
	<i>Lampadena</i> sp. 3	16.7	0.3	2.2	54.5	0.5	1.5	27.3	0.1	0.6
	<i>Lampanyctus tenuiformis</i>	0	0	0	0	0	0	9.1	0	0.4
	<i>Lepidophanes guentheri</i>	0	0	0	9.1	0	0.2	0	0	0
	<i>Lobianchia gemellarii</i>	0	0	0	0	0	0	9.1	0	0.2
	<i>Myctophum affine</i>	0	0	0	0	0	0	9.1	0	0.3
	<i>Myctophum asperum</i>	8.3	0.1	0.7	18.2	0.1	0.5	18.2	0	0.3
	<i>Myctophum nitidulum</i>	0	0	0	0	0	0	9.1	0	0.2
	<i>Myctophum obtusirostre</i>	0	0	0	0	0	0	18.2	0.1	0.7
	<i>Myctophum selenops</i>	0	0	0	9.1	0	0.2	0	0	0
	<i>Myctophum</i> sp.	0	0	0	27.3	0.3	1.9	0	0	0
	<i>Notoscopelus caudispinosus</i>	0	0	0	9.1	0	0.3	0	0	0
	n.i.	25	0.5	3.1	45.5	2.9	24.2	63.6	1.4	7.7
Bregmacerotidae	<i>Bregmaceros atlanticus</i>	0	0	0	18.2	0.1	0.4	18.2	0.1	0.7
Moridae	n.i.	0	0	0	0	0	0	9.1	0	0.2
Ophidiidae	<i>Lepophidium</i> sp.	0	0	0	0	0	0	9.1	0	0.2
	<i>Ophidion selenops</i>	8.3	0	0.4	0	0	0	9.1	0	0.2
Lophiidae	n.i.	0	0	0	9.1	0	0.3	9.1	0	0.2
	<i>Lophius gastrophysus</i>	8.3	0.1	1.3	0	0	0	0	0	0
	<i>Gigantactis</i> sp.	8.3	0.1	1.3	0	0	0	0	0	0
Mugilidae	<i>Mugil cephalus</i>	0	0	0	9.1	0	0.3	0	0	0
	<i>Mugil</i> sp.	8.3	0.1	0.8	27.3	0.2	1.9	18.2	0	0.2
	n.i.	8.3	0.1	1.3	9.1	0	0.3	18.2	0.1	0.7
Exocoetidae	<i>Parexocoetus brachypterus</i>	0	0	0	9.1	0	0.2	0	0	0
	<i>Anoplogaster cornuta</i>	0	0	0	9.1	0	0.2	0	0	0
Holocentridae	<i>Myripristis jacobus</i>	8.3	0.1	1.1	9.1	0	0.5	9.1	0	0.2
	<i>Sargocentron bullisi</i>	0	0	0	9.1	0.1	1.1	27.3	0.2	1.4

	<i>Ctenogobius</i> sp.	0	0	0	9.1	0.1	0.6	0	0	0
	<i>Gobionellus oceanicus</i>	0	0	0	9.1	0.1	0.6	9.1	0	0.3
	<i>Gobiosoma</i> sp.	0	0	0	9.1	0	0.4	0	0	0
	n.i.	0	0	0	9.1	0.1	0.6	9.1	0	0.3
Microdesmidae	<i>Ptereleotris randalli</i>	0	0	0	18.2	0.1	0.6	27.3	0.3	1.9
Acanthuridae	<i>Acanthurus</i> sp.	0	0	0	18.2	0.1	0.4	0	0	0
Scombrolabracidae	<i>Scombrolabrax heterolepis</i>	8.3	0	0.4	0	0	0	0	0	0
	n.i.	0	0	0	0	0	0	9.1	0	0.2
Sphyraenidae	<i>Sphyraena</i> sp.	8.3	0.2	0	0	0	0	0	0	0.2
Gempylidae	<i>Diplospinus multistriatus</i>	0	0	0	9.1	0	0.4	0	0	0
	<i>Gempylus serpens</i>	8.3	0.1	0.7	0	0	0	0	0	0
	<i>Neoepinnula americana</i>	0	0	0	0	0	0	18.2	0.1	0.4
	<i>Nesiarchus nasutus</i>	8.3	0.1	0.7	0	0	0	0	0	0
	<i>Promethichthys prometheus</i>	0	0	0	0	0	0	9.1	0	0.3
	<i>Ruvettus pretiosus</i>	0	0	0	18.2	0.1	0.4	0	0	0
Trichiuridae	<i>Benthodesmus tenuis</i>	0	0	0	0	0	0	9.1	0	0.3
Scombridae	<i>Katsuwonus pelamis</i>	8.3	0.2	2.4	0	0	0	18.2	0.1	0.5
	<i>Thunnus atlanticus</i>	0	0	0	9.1	0	0.2	0	0	0
	n.i.	8.3	0	0.4	0	0	0	0	0	0
Paralichthyidae	<i>Etropus</i> sp.	0	0	0	9.1	0	0.2	0	0	0
	<i>Syacium papillosum</i>	33.3	0.5	3.5	0	0	0	36.4	0.1	0.7
Bothidae	<i>Bothus ocellatus</i>	0	0	0	0	0	0	9.1	0.1	0.7
Cynoglossidae	<i>Symphurus</i> sp.	0	0	0	9.1	0	0.4	0	0	0
Balistidae	<i>Xanthichthys ringens</i>	0	0	0	0	0	0	9.1	0.1	1.4
	n.i.	0	0	0	0	0	0	9.1	0	0.4
Monacanthidae	<i>Monacanthus ciliatus</i>	0	0	0	0	0	0	9.1	0	0.5
	<i>Monacanthus</i> spp.	0	0	0	0	0	0	9.1	0	0.2
	n.i.	0	0	0	0	0	0	18.2	0	0.2
Tetraodontidae	<i>Lagocephalus lagocephalus</i>	8.3	0.1	1.4	0	0	0	0	0	0
	<i>Sphoeroides</i> sp.	0	0	2.1	0	0	0	9.1	0	0
	n.i.	0	0	0	27.3	0.1	0.4	0	0	0
Diodontidae	<i>Diodon holocanthus</i>	0	0	0	0	0	0	9.1	0	0.5
	<i>Diodon</i> sp.	8.3	0.1	1	18.2	0.1	0.4	9.1	0	0.2
	n.i.	0	0	0	0	0	0	9.1	0	0.2
Molidae	<i>Ranzania laevis</i>	16.7	0.1	1.1	0	0	0	27.3	0.1	0.5
Damaged	Damaged	66.7	1	2.5	63.6	0.7	2.5	81.8	0.9	2.7
Non-identified	Non-identified	25	0.3	1.3	27.3	0.1	0.8	45.5	0.4	1.4

Fonte: Santana et al. (no prelo)

The most frequent species were *Diaphus* sp. 1 (82.4%), *Diaphus* sp. 2 (67.7%), *Decapterus punctatus* (41.2%), *Lampadena* sp. 2 and *Sparisoma* sp. (35.3%). The species *Diaphus* sp. 1 was the most abundant in the transects 1 (31%) and 2 (30%), while the family Sciaenidae was the most abundant in the transect 3 (18.7%).

At the outer continental shelf, the taxonomic groups that prevailed were mainly demersal and pelagic fishes belonging to families such as Sciaenidae (max. of 28.8 larvae 100 m⁻³), Serranidae (average 0.9 larvae 100 m⁻³; max. of 6.3 larvae 100 m⁻³),

Mullidae (max. of 6.3 larvae 100 m⁻³), among other families associated to coral reefs (Holocentridae, Sygnathidae, Apogonidae) and species associated to estuaries such as *Opisthonema oglinum* and *Dormitator maculatus*. However, oceanic and bathypelagic species belonging to the genera *Diaphus* and *Lampadena* (Myctophidae) also occurred.

The areas of the continental slope, by the other side, were more characterized by the presence of oceanic mesopelagic and bathypelagic taxonomic groups. The species *Diaphus* sp. 1 (max. of 26.7 larvae 100 m⁻³) and *Lampadena* spp. (max. of 1.5 larvae 100 m⁻³), in addition to non-identified myctophids (max. of 24.2 larvae 100 m⁻³), presented an increase in density towards the oceanic areas. Furthermore, several oceanic species occurred exclusively in the continental slope areas, such as *Lestidium atlanticum*, *Cyclothone braueri*, *Hygophum reinhardtii*, *Myctophum asperum*, *Chiasmodon niger*, *Katsuwonus pelamis*, *Ranzania laevis*, among other. The number of taxonomic groups occurring in the continental slope was considerably higher than the number occurring in the outer continental shelf and this trend was statistically confirmed.

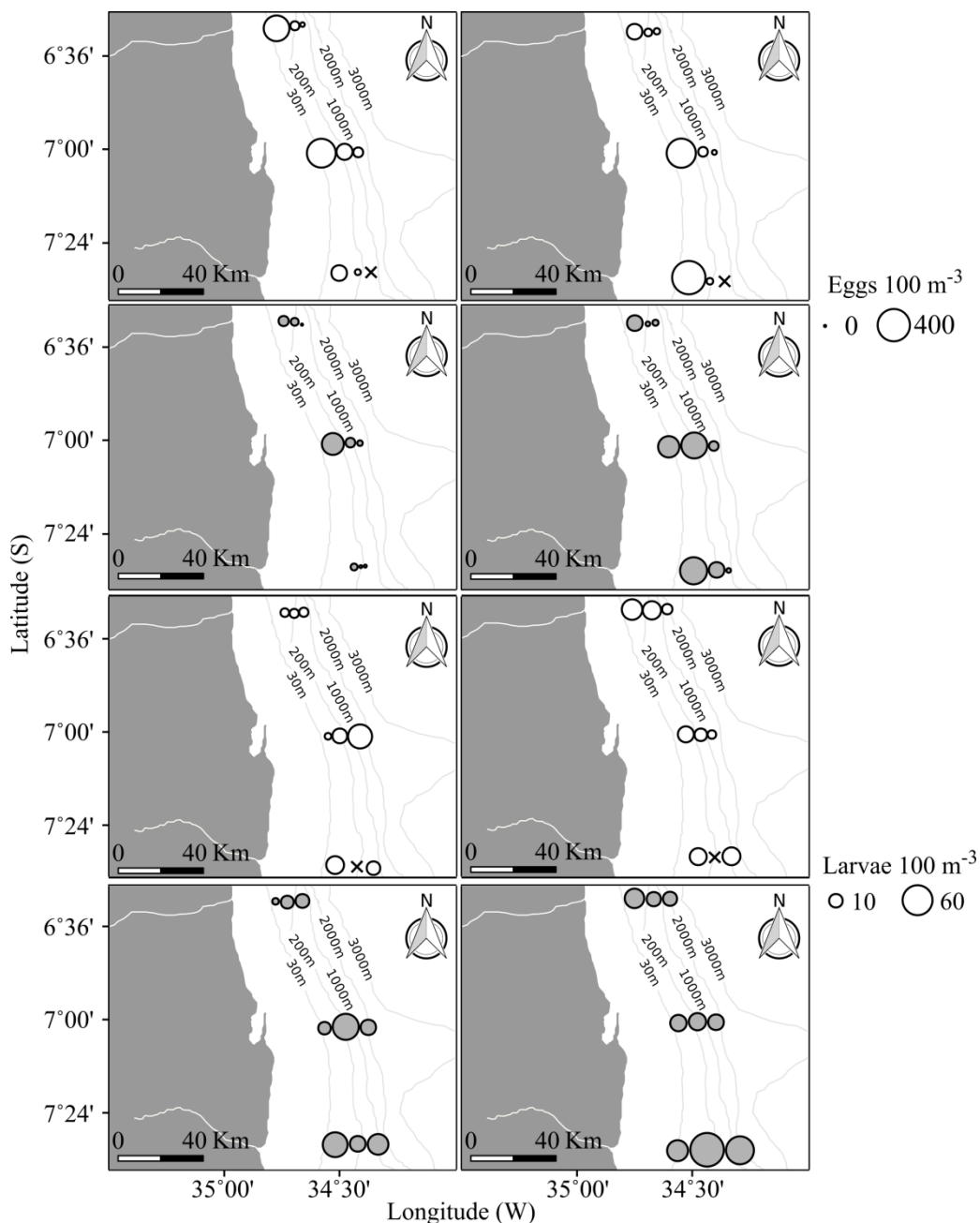
The species richness (D_{Mg}) was significantly higher at the continental slope areas (Fisher-Pitman permutation test, $p < 0.05$). At these areas, the D_{Mg} values varied between 0.75 and 13.7 with averages of 5.7 and 6.6 at the upper and deep continental slope, respectively. At the outer continental shelf, it varied between 0 and 7.7, with an average of 3.1. The period of day and the year of sampling had no effect on the species richness. No difference in the values of species diversity (H') and equitability (J') was found among the outer continental shelf and the upper and deep continental slope areas. The day period, as well as the year of sampling had also no effect on H' and J' .

The spatial distribution of the fish eggs was not homogenous throughout the outer continental shelf and continental slope areas and considerably higher values were found on the outer continental shelf (Fisher-Pitman permutation test, $p < 0.05$; Figure 3). An average of 182.5 eggs 100 m⁻³ (median of 167 eggs 100 m⁻³) was found on the outer continental shelf, with minimum and maximum values of 9.7 and 428 eggs 100 m⁻³, respectively. On the upper continental slope, an average of 47.2 eggs 100 m⁻³ (median of 20.4 eggs 100 m⁻³), with minimum of 0.3 and maximum of 249.4 eggs 100 m⁻³ was found. On the deep continental slope, an average of 7.7

eggs 100 m^{-3} (median of 5 eggs 100 m^{-3}), with minimum of 0 and maximum of 25.7 eggs 100 m^{-3} was found.

This pattern of decrease in density values from the outer continental shelf towards the continental slope was not observed for the fish larvae (Fisher-Pitman permutation test, $p > 0.05$; Figure 3). Nevertheless, higher values of total density of fish larvae were observed during the nocturnal period (Fisher-Pitman permutation test, $p < 0.05$), as well as different community structures during the diurnal and nocturnal periods (PERMANOVA, $p < 0.05$). An average of 12.8 larvae 100 m^{-3} (median of 11.2 larvae 100 m^{-3}) was found during the diurnal period, along with a minimum of 1.5 and maximum of 37.2 larvae 100 m^{-3} . During the nocturnal period, an average of 23.2 larvae 100 m^{-3} (median of 15 larvae 100 m^{-3}), along with a minimum of 1.5 and maximum of 76.8 larvae 100 m^{-3} was found.

Figure 3 – Spatial distribution of fish eggs and larvae (100 m⁻³) across the outer continental shelf – deep continental slope areas during 2010 (left) and 2012 (right). The empty circles represent the diurnal period and the gray-filled circles represent the nocturnal period. The area of the circles is proportional to the density values. The x represents missing data (damaged net).



Fonte: Santana et al. (no prelo)

Species association and indicator value

Three groups of species association were found and could be described as a neritic, an oceanic and a transition group (Table 2). The transition group was composed by neritic and oceanic species. All the groups were significant

(permutation test, $p < 0.01$), which means that within all groups there were species positively correlated among each other.

Tabela 2 – Groups of species association found with the k means partitioning.

Groups of species association		
Neritic	Oceanic	Transition (Neritic + Oceanic)
<i>Acanthurus</i> sp.	<i>Ctenogobius boleosoma</i>	<i>Chiasmodon niger</i>
<i>Caranx crysus</i>	<i>Cyclothone braueri</i>	<i>Cryptotomus roseus</i>
<i>Caranx</i> sp.	<i>Electrona risso</i>	<i>Decapterus punctatus</i>
<i>Myripristis jacobus</i>	<i>Lampadena</i> sp. 3	<i>Diaphus mollis</i>
	Melanostomiidae	<i>Diaphus</i> sp. 1
	<i>Myctophum asperum</i>	<i>Gobionellus oceanicus</i>
	<i>Myctophum</i> sp.	<i>Lestidiops mirabilis</i>
	<i>Sparisoma</i> sp.	<i>Lestidium atlanticum</i>
		<i>Manducus maderensis</i>
		<i>Pontinus</i> sp.
		<i>Sargocentron bullisi</i>
$p < 0.01$	$p < 0.01$	$p < 0.01$

Fonte: Santana et al. (no prelo)

The indicator value analysis (IndVal) revealed the existence of five ecological indicators for the upper and deep continental slope areas (Table 3). Melanostomiidae and *Scorpaena* sp. were specifically related to the upper continental slope (isobath B), while *Lestidium atlanticum* and *Lampadena* sp. were specifically related to the deep continental slope (isobath C). The species *Diaphus* sp. 1 was related to both continental slope areas (isobaths B + C).

Tabela 3 – Ecological indicators of the continental slope area. IndVal – statistic value of the test; p – permutation p value.

Taxa	Isobath	IndVal	p
Melanostomiidae	B	0.60	<0.05
<i>Scorpaena</i> sp.	B	0.56	<0.05
<i>Lestidium atlanticum</i>	C	0.62	<0.01
<i>Lampadena</i> sp.	C	0.57	<0.05
<i>Diaphus</i> sp.1	B+C	0.92	<0.01

Fonte: Santana et al. (no prelo)

DISCUSSION

This study investigated the ichthyoplankton community structure in western Tropical Atlantic areas close to the shelf break (outer continental shelf and continental slope), as well as its relationship with the abiotic variables. It was possible to observe that there was a higher concentration of fish eggs and a predominance of

larvae at pre-flexion and flexion stages of notochord development at the outer continental shelf, which indicates a possible spawning process in this area. The NBUC flowed towards the coast, which may have contributed to the movement of these organisms towards the outer continental shelf.

Ichthyoplankton distribution

In general, the waters in tropical regions are characterized by the presence of a permanent thermocline (Travassos et al. 1999) caused by the high solar incidence throughout the year, making these waters warm and oligotrophic (Ekau et al. 1999).

The study area is characterized by presenting low values of biological productivity, as indicated by the low chlorophyll-a concentrations (ranging from 0.46 to 1.65 $\mu\text{g L}^{-1}$) previously observed (Souza et al. 2013). Unfortunately, the western South Atlantic remain poorly known and no estimate of primary production for the study area using ^{14}C technique is available. According to Longhurst et al. (1995), the study area is characterized by a low value of 75 $\text{g C m}^{-2} \text{ y}^{-1}$. However, in areas of continental shelf break, the development of mesoscale physical mechanisms – such as meanders and eddies – is possible and may allow a higher retention of the plankton leading to a higher concentration of planktonic density and biomass (e.g. Franco et al. 2006, Okazaki and Nakata 2007, Katsuragawa et al. 2014). In addition, processes such as the formation of eddies, as an example, may retain fish larvae at its surrounding and transport the larvae to other areas influencing the assemblage abundance and composition (Franco et al. 2006).

There was a significantly higher concentration of fish eggs at the outer continental shelf and this may be associated with the predominant current – NBUC – which was flowing towards the coast and could have contributed to the transport of these eggs towards the continental shelf. The swimming capability of the yolk-sac larvae is low and absent for eggs (Purcell and Arai 2001), leaving the latter completely dependent upon the movement of the current. Although no spatial distribution pattern for the larvae could be statistically determined, most of these might also have been under influence of the current, since most of the larvae were in the first stages of flexion of the notochord and deprived of much swimming capability, which increases with age (Fisher 2005; Fisher et al. 2000). Alternatively, the mixture

of larval fish taxa may have obscured the spatial pattern of fish larvae when seen as a whole.

A higher concentration of eggs in the region of the outer continental shelf may also be related to a spawning strategy in response to favorable environmental conditions (Franco and Muelbert 2003, Okazaki and Nakata 2007), such as an increase in the phytoplanktonic production (González-Quirós et al. 2003) and a higher availability of prey for the future larvae (Boehlert and Mundy 1994). Indeed, fluorescence measures indicated that the lowest availability of phytoplanktonic cells at the outer continental shelf was higher than its lowest availability at the continental slope areas. Furthermore, stomach content analyses are also revealing that these larvae are feeding on microplanktonic organisms such as centric and pennate diatoms, as well as tintinnid ciliates (unpublished data). Another possibility is that spawning in the shelf break during a given time may aid to transport eggs and larvae to a nursery ground found in another place, as has been observed in other areas (e.g. Landaeta and Castro 2002).

The ability of fish larvae and other zooplanktonic organisms – such as copepods and decapods – to avoid net sampling is a long-known phenomenon (e.g. Ahlstrom 1954, Bridger 1956). During the night, the catches are significantly higher than during day, e.g. night/day ratios of 1.62:1 (Moser 1989) and 15.2:1 (Bridger 1956). The higher total density values observed during the nocturnal period are in agreement with these estimates, since an average night/day ratio of 1.53:1 was estimated for the study area.

Taxonomic composition

The high abundance of the family Myctophidae at oceanic regions of the western South Atlantic was previously observed (e.g. Franco and Muelbert 2003, Franco et al. 2006, Katsuragawa et al. 2014). Myctophidae is a characteristically oceanic and mesopelagic family (Franco and Muelbert 2003, Katsuragawa et al. 2014), associated with the Tropical Water (TW) and very abundant at the continental shelf break, as well as at oceanic areas (Franco and Muelbert 2003).

A non-identified species of the genus *Diaphus* was the most abundant species at the studied area, occurring in all the stations and being classified as an indicator species of the continental slope areas (isobaths B and C). *Diaphus* is an oceanic

genus, which belongs to the family Myctophidae and is also associated to the TW (Franco and Muelbert 2003), since it is common in waters with higher temperature values (Okazaki and Nakata 2007). Although the genus is oceanic, its larvae and adult forms also occur over the inner and outer continental shelf, with a vertical distribution relatively superficial (Okazaki and Nakata 2007). *Diaphus* may be found between 20 and 30 m (Sassa et al. 2002), what explains the fact the it was so well distributed across the studied area.

Several taxonomic groups occurred exclusively at the continental slope areas and formed a group of associated species common to the continental slope, as *Lestidium atlanticum* (Paralepididae) and *Cyclothone braueri* (Gonostomatidae). *Lestidium atlanticum* was one of the deep continental slope indicator species. This result agrees with Okazaki and Nakata (2007), which state that species belonging to the family Paralepididae and of the genus *Cyclothone* would probably not be affected by fronts and eddies, since according to Sassa et al. (2002), both taxa are related with a deep vertical distribution.

The neritic taxonomic groups of the present study are also associated by its ecology and most of them were concentrated at the outer continental shelf. The main families were Carangidae, Sciaenidae, Mullidae, Serranidae, Syngnathidae, Clupeidae, Lutjanidae, among other. Adult individuals of the families Sciaenidae, Carangidae, Serranidae, Clupeidae and Bothidae are abundant at Brazilian's continental shelf areas (Haimovici et al. 1996). Thus, both larvae and adult individuals are well distributed over the continental shelf. Many of these groups were represented by species known to be associated with reef environments, such as *Acanthurus* sp., *Caranx crysus*, *Caranx* sp. and *Myripristes jacobus*, as well as species known to be associated to estuaries, e.g. *Opisthonema oglinum* (Lessa and Nóbrega 2000).

Among the neritic families, Carangidae was one of the most abundant and the species *Decapterus punctatus* was the one with the broadest distribution. The distribution of this species extends from the coast at approximately 16 m to the continental shelf break and may even reach the oceanic zone (Katsuragawa and Matsuura 1992, Souza and Mafalda Jr 2008). This species was pointed out as the most abundant in the neritic zone of the northeastern region of Brazil (Souza and Mafalda Jr 2008).

A continental shelf-slope gradient in the composition of the fish larvae assemblage was clear because of the formation of a neritic, an oceanic and a transition species association group, the last with neritic and oceanic species. This pattern was registered by other authors (Ekau et al. 1999, Franco and Muelbert 2003, Katsuragawa et al. 2014).

Species richness increased towards oceanic waters. According to Franco and Muelbert (2003) when there is a predominance of the TSW and SACW water masses over the Brazilian south continental shelf, there is an increase in the number of fish families. This may explain the increase in species richness towards the oceanic waters, since at the upper and deep continental slope areas (isobaths B and C), both the TW and the SACW are present. In addition to water masses, physical processes such as eddies also interfere in the composition of fish larvae assemblage (Katsuragawa et al. 2014). Anticyclonic eddies that are present in the Brazilian south continental shelf, as an example, transport Engraulidae, Bregmacerotidae and Carangidae larvae from one place to other (Franco and Muelbert 2003, Franco et al. 2006).

The present study indicated that in the northeast region of Brazil, the outer continental shelf is an important area of concentration of fish eggs and larvae at early stages, which indicates a spawning area. The North Brazil Undercurrent may aid in the transport of these organisms towards the continental shelf, once they have low or no swimming capability. The distribution and composition of the fish larvae were influenced by the spatial-temporal variables leading to the formation of three species association groups. A neritic group representing the outer continental shelf, an oceanic group representing the continental slope, and a transition group formed by neritic and oceanic species.

ACKNOWLEDGEMENTS

This work is a contribution of the Projects Camadas Finas I and II. The Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) supported JRS with a PhD scholarship, and RS with a productivity fellowship. The Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) supported AESFC with a PhD scholarship. The authors acknowledge Dr. Werner Ekau for his critical review of the manuscript, which has led to a significant improvement of its quality; the Brazilian

Navy and the crew members and researchers aboard of the NHO Cruzeiro do Sul for their support in the fieldwork; and the Ministério da Ciência e Tecnologia (MCT), INCT AmbTropic (CNPq/CAPES/FAPESB), and the Departamento de Oceanografia of the Universidade Federal de Pernambuco for providing facilities and support.

3.2 ARTIGO 2 – ECOLOGIA ALIMENTAR DE LARVAS DE PEIXES MICTOFÍDEOS DO ATLÂNTICO TROPICAL

RESUMO

A família Myctophidae é uma das famílias mais abundantes em regiões oceânicas do oeste do Atlântico Tropical. Aspectos associados à ecologia alimentar de larvas de mictofídeos foram descritos para regiões de quebra de plataforma (QPC) e de proximidades de ilhas oceânicas no oeste do Atlântico Tropical em busca de investigar as hipóteses de que os hábitos alimentares das larvas são diferentes na região da QPC e do entorno das ilhas oceânicas, e de que existe variação ontogenética na dieta das larvas de mictofídeos de regiões oligotróficas do Atlântico tropical. As larvas utilizadas foram coletadas nos anos de 2010 e 2012 através de arrastos oblíquos de rede bongo de 500 μm . Um total de 27 taxa pertencentes a família Myctophidae foi identificado e o gênero de maior representatividade foi *Diaphus*. As larvas variaram entre 2,3 e 16,5 mm de comprimento padrão. A incidência alimentar foi mais elevada durante o período diurno (Cochran-Mantel-Haenszel, $p < 0,001$) e não houve alteração ao longo do desenvolvimento (teste do X^2 , $p > 0,05$). Esse padrão é típico de larvas de peixes e está associado ao fato de que as larvas são predadoras visuais. A composição da dieta apresentou maior quantidade de itens na região da quebra de plataforma. Além disso, pode-se afirmar que as dietas são distintas nas duas regiões (PERMANOVA, $p < 0,001$), de forma que diatomáceas constituem o item de maior importância na quebra de plataforma, ao passo que copépodes são mais importantes no entorno das ilhas. Ao longo do desenvolvimento ocorre alteração na dieta das larvas com acentuada diminuição na importância de diatomáceas e aumento da importância de copépodes a partir dos 8 mm de comprimento (PERMANOVA, $p < 0,001$). O volume total de presas e a largura máxima das presas aumenta ao longo do desenvolvimento ontogenético (Teste de correlação de Spearman, $p < 0,001$).

Palavras-chave: Dieta de larvas de peixes. Desenvolvimento ontogenético. Ecologia de estágios iniciais de vida de peixes.

INTRODUÇÃO

A maioria dos peixes marinhos apresentam no seu ciclo de vida uma fase larvar. Sobreviver se torna um grande desafio durante essa fase, já que as larvas estão vulneráveis a intensa predação por outros organismos (Purcell 1985). Sifonóforos, por exemplo, podem chegar a consumir 120 larvas de peixes por dia, e apresentam elevada especificidade em sua dieta, já que as larvas de peixes correspondem a 70 – 90% de seu conteúdo estomacal (Purcell 1984). A mortalidade das larvas por predação é elevada até que a larva tenha atingido um tamanho limite a partir do qual a susceptibilidade ao predador diminui mais rapidamente que o aumento da taxa de encontro com o predador (Cowan et al. 1996).

Além do desafio associado a predação, no momento em que as reservas vitelínicas se esgotam e a alimentação passa a ser exógena, é fundamental que as larvas sejam capazes de encontrar e capturar alimento adequado para que não morram em virtude de desnutrição (Sifa e Mathias 1987). A taxa de mortalidade das larvas em virtude de fome é altíssima, chegando a mais que 99% de uma única ninhada (Hjort 1914). Quanto menor a larva, menor será o seu desempenho alimentar e, por isso, altas taxas de mortalidade devido a fome ocorrem durante os primeiros dias de vida das larvas mesmo que o ambiente seja rico em presas (China e Holzman 2014).

O ambiente marinho tropical possui uma dinâmica completamente distinta dos ciclos de produção anual típicos das regiões temperadas, que se caracterizam por apresentar dois picos de produtividade ao longo do ano – a floração de primavera e a floração de outono. As regiões tropicais são caracterizadas pela extrema oligotrofia que resulta da estratificação constante da coluna d'água, formando o que é chamado de “estrutura tropical típica” (Herbland e Voituriez 1979). Esse padrão só é modificado em áreas onde ocorre fluxo de água de camadas mais profundas para as camadas mais superficiais (Cullen 1982). Isso constitui um desafio para a sobrevivência das larvas, pois em nenhum momento do ano ocorrerá uma produção biológica tipicamente mais elevada e, dessa forma, a sobrevivência das larvas não estará associada ao conceito de “match/mismatch” (Cushing 1990) tão importante em regiões de latitude mais elevada (Gotceitas et al. 1996, Kristiansen et al. 2011).

A família Myctophidae é uma das famílias mais comuns em águas oceânicas do Atlântico Oeste (Mafalda Jr et al. 2006, Katsuragawa et al. 2014). Os mictofídeos

são, na realidade, os vertebrados consumidores de crustáceos zooplancônicos mais importantes de áreas oceânicas tropicais e subtropicais (Hopkins et al. 1996), chegando a remover até um terço da produção secundária diária em algumas áreas (Hopkins e Gartner 1992). Apesar de sua importância, nada se sabe a respeito de sua ecologia alimentar durante a fase larval na região oeste do Atlântico Tropical. Com isso, o conteúdo estomacal de larvas de mictofídeos coletadas em áreas próximas a quebra de plataforma continental da região nordeste do Brasil e em áreas do entorno de ilhas oceânicas do Atlântico tropical foi analisado. O interesse foi investigar se existe diferença nos hábitos alimentares das larvas de mictofídeos ocorrentes na área de quebra de plataforma e do entorno de ilhas oceânicas e se ocorrem modificações ontogenéticas nos hábitos alimentares das larvas de mictofídeos do oeste do Atlântico tropical. A vantagem de se realizar análise de conteúdo estomacal está na elucidação direta de presas em ambientes com redes tróficas complexas, como costuma ser o caso de ambientes tipicamente oligotróficos.

MATERIAIS E MÉTODOS

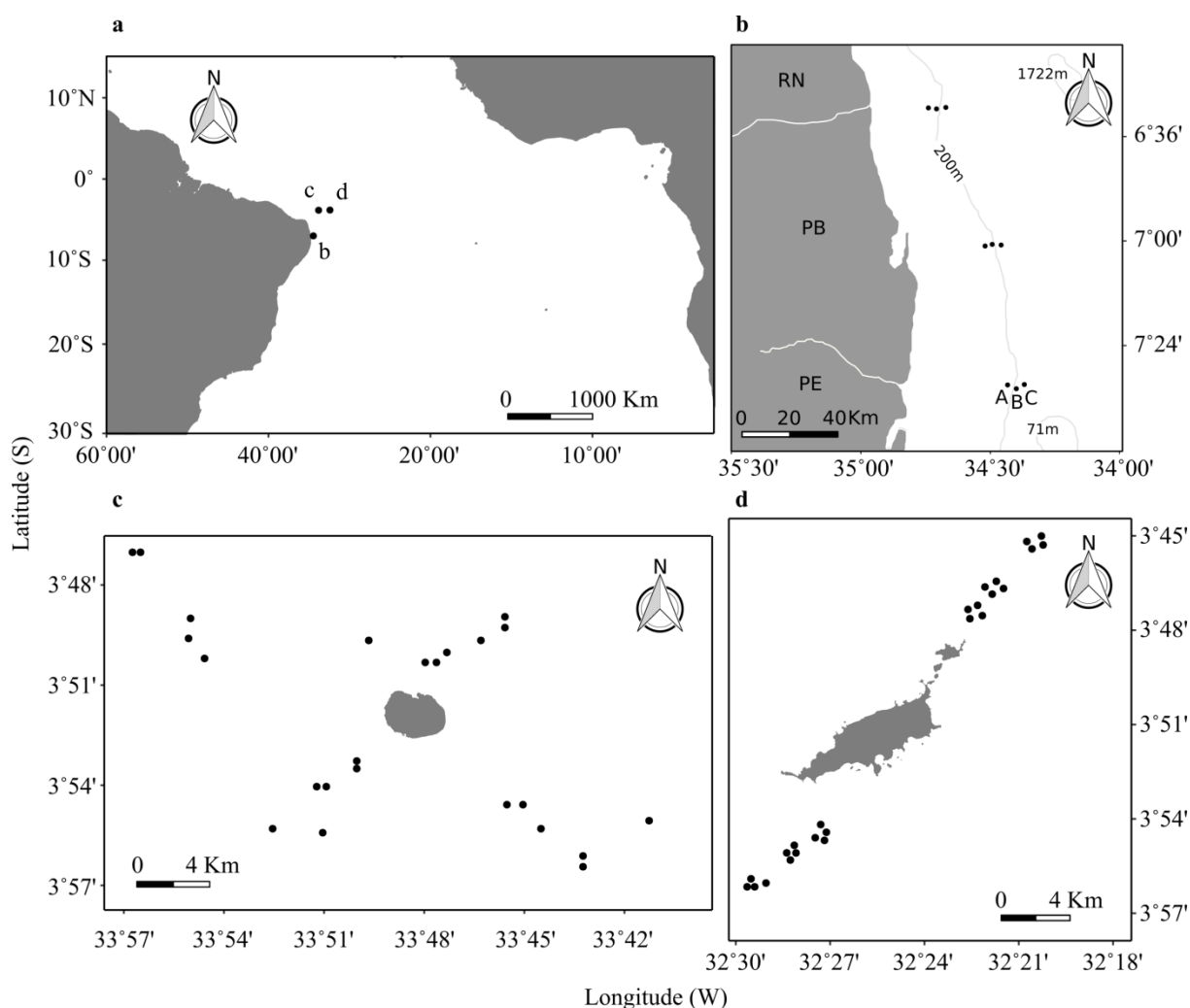
Obtenção das larvas e procedimentos laboratoriais

As larvas foram obtidas durante a realização de duas expedições oceanográficas “Camadas Finas I” e “Camadas Finas II” durante os anos de 2010 e 2012 a bordo do NHo Cruzeiro do Sul, pertencente a Marinha do Brasil, em áreas de quebra de plataforma continental (QPC) na região Nordeste do Brasil e em águas oceânicas no entorno de ilhas do oeste do Atlântico Tropical (Arquipélago de Fernando de Noronha e Atol das Rocas) (Figura 4). O ictioplâncton foi amostrado através de arrastos oblíquos realizados a partir de uma profundidade máxima de 200 m até a superfície, se utilizando uma rede Bongo de 60 cm de diâmetro e equipada com malhas de 300 e 500 μ m. Quando a profundidade local não permitia um arrasto a partir de 200 m de profundidade, o arrasto era iniciado a partir de uma distância de 10 m do fundo. Os arrastos foram realizados em horários diurnos e noturnos. Apenas as larvas coletadas pela rede de 500 μ m foram utilizadas. As larvas foram fixadas em formaldeído tamponado com bórax em uma concentração final de 4%.

Em laboratório, as larvas pertencentes à família Myctophidae foram separadas e identificadas até o menor nível taxonômico possível com auxílio da literatura especializada (e.g. Neira et al. 1998, Leis e Carson-Ewart 2002, Richards 2006). Um total de 300 indivíduos de cada área (QPC e Ilhas) foram separados para realização de medições lineares do comprimento da maxila superior (CMS), comprimento padrão (CP) e altura do corpo (AC), além da extração, quantificação, medição de dimensões lineares e estimativa de volume do conteúdo estomacal e intestinal.

O intestino de cada larva foi extraído e aberto longitudinalmente através de um corte realizado com auxílio de uma agulha fina. O conteúdo foi transferido e espalhado sobre a superfície de uma lâmina comum e analisado sob microscopia comum. O comprimento e a largura máxima de cada item alimentar foram aferidos a partir de imagens produzidas se utilizando um microscópio Zeiss equipado com um sistema de captura de imagem digital. As imagens foram analisadas através do software Fiji (Schindelin et al. 2012). As dimensões lineares foram utilizadas para se estimar o volume de cada item alimentar por meio da aplicação de formulas estereométricas disponíveis na literatura (Sun e Liu 2003, Hillebrand et al. 1999). Os itens alimentares foram identificados até o menor nível taxonômico possível. Itens em grau de digestão avançado foram identificados como matéria orgânica não identificada.

Figura 4 – (a) Localização no oeste do Atlântico Sul das áreas estudadas; (b) posicionamento das estações da região da quebra de plataforma continental (QPC) na região Nordeste do Brasil; (c) posicionamento das estações na região do entorno do Atol das Rocas (AR); e (d) posicionamento das estações na região do entorno do Arquipélago de Fernando de Noronha (AFN).



Análise de dados

As relações entre o comprimento padrão e o comprimento da maxila superior, bem como entre o comprimento da maxila superior e a largura máxima do item alimentar foram estabelecidas para os gêneros com maior representatividade (*Diaphus*, *Ceratoscopelus*, *Lampadena* e *Lepidophanes*). Essas relações foram investigadas através de modelos de regressão linear. As relações estabelecidas

para os gêneros de maior representatividade foram comparadas através da realização de ANCOVAs.

A estimativa de incidência alimentar (IA) foi calculada como a porcentagem do número total de larvas com qualquer conteúdo estomacal em relação ao número total de larvas examinado (Arthur 1976). A IA foi estimada para as larvas de mictofídeos em geral, bem como para os quatro gêneros de maior representatividade em separado. Os fatores horário (período diurno e noturno) e área (QPC e Ilhas) foram considerados. Para as larvas de mictofídeos em geral e do gênero *Diaphus*, as comparações das IAs foram realizadas através do teste de X^2 de Cochran-Mantel-Haenszel se testando a independência entre a presença ou ausência de conteúdo estomacal e do horário para cada área considerada (QPC e Ilhas). Como o n para os demais gêneros (*Ceratoscopelus*, *Lepidophanes* e *Lampadena*) foi baixo em pelo menos uma das duas áreas, as comparações foram realizadas através do teste do X^2 e apenas o horário foi considerado. No caso de rejeição da hipótese nula de independência das variáveis, a força da relação existente foi estimada por meio do cálculo do coeficiente ϕ (phi). O teste do X^2 de Cochran-Mantel-Haenszel foi utilizado para se investigar se a IA nos diferentes horários é independente do gênero sendo considerado e o coeficiente ϕ foi calculado a fim de se estimar a força da relação entre as duas variáveis no caso de evidência de dependência entre as variáveis.

Para examinar se a IA sofre algum tipo de alteração ao longo do desenvolvimento das larvas, a IA foi estimada se considerando intervalos de tamanho de 0,5 mm. Para os mictofídeos em geral, os intervalos abrangeram os tamanhos entre 2 e 17 mm, ao passo que para as comparações entre os gêneros de maior representatividade os intervalos abrangeram os tamanhos entre 3,5 e 9,5 mm. As comparações foram realizadas por meio da análise de tabelas de contingência através de testes do X^2 .

Para a descrição da dieta foram calculadas as estimativas de frequência de ocorrência (%F), porcentagem do número total (%N), porcentagem do volume (%V) dos itens em relação ao volume total de itens alimentares e o índice de importância relativa (IIR), calculado como: $(\%N + \%V) * \%F$. Os valores de IIR foram convertidos para porcentagem para que comparações diretas entre diferentes itens alimentares fossem possíveis. Essas estimativas foram calculadas se levando em consideração a área (QPC e Ilha) e o desenvolvimento das larvas. Para estimativa em relação ao

desenvolvimento, as larvas de mictofídeos foram agrupadas dentro de três classes de tamanho (< 4 mm, 4 – 8 mm, 8 – 12 mm). Em seguida, a composição da dieta das larvas foi comparada em relação as áreas (QPC e Ilha) e ao longo do desenvolvimento por meio de uma PERMANOVA realizada com base em uma matriz de distância de Hellinger calculada a partir da matriz de numérica de itens alimentares e também de volume das presas.

O sucesso alimentar foi estimado a partir da comparação de três medidas: número de itens por intestino, largura máxima da presa e volume total de presas por intestino. O teste de correlação não-paramétrico de Spearmann foi utilizado para se investigar se o sucesso alimentar estava relacionado ao crescimento das larvas.

Todas as análises foram realizadas em linguagem R (R Core Team 2017) no ambiente de programação RStudio versão 1.1.42 (RStudio Team 2016). O pacote “vegan” (Oksanen et al. 2016) foi utilizado para realização da PERMANOVA.

RESULTADOS

Relações morfométricas

Um total de 27 taxóons foram identificados e estão apresentados na tabela 4. As larvas analisadas variaram entre 2,27 e 16,5 mm de CP e entre 0,16 e 3,5 mm de CMS. Os gêneros com maior número de espécimes analisados foram *Diaphus* (337), *Lampadena* (43), *Ceratoscopelus* (41) e *Lepidophanes* (40) e, portanto, as relações morfométricas se basearam neles. Os espécimes de *Diaphus* analisados apresentaram a maior amplitude de variação nas medidas lineares, variando entre 2,3 e 16,5 mm de CP e entre 0,16 e 3,5 mm de CMS. Os indivíduos de *Lampadena* variaram entre 2,6 e 13 mm de CP e 0,24 e 2 mm de CMS. Para *Ceratoscopelus* a variação ficou entre 3,8 e 10,6 mm de CP e 0,32 e 1,2 mm de CMS, enquanto que para *Lepidophanes* a variação ficou entre 3,2 e 9,2 mm de CP e 0,24 e 1,28 mm de CMS.

Tabela 4 – Lista de taxa identificados nas regiões da quebra de plataforma continental (QPC), e de ilhas (AR – Atol das Rocas, FN – Fernando de Noronha). n – número total de larvas analisadas de cada taxa.

Espécie	n	QPC	AR	FN
<i>Bentosema suborbitale</i>	10		•	•
<i>Bolinichthys</i> sp.	7			•
<i>Ceratoscopelus maderensis</i>	17		•	•
<i>Ceratoscopelus warmingii</i>	23	•	•	•
<i>Ceratoscopelus</i> sp.	1			•
<i>Diaphus brachycephalus</i>	22		•	•
<i>Diaphus mollis</i>	8	•	•	•
<i>Diaphus</i> spp. ¹	307	•	•	•
<i>Diogenichthys atlanticus</i>	8		•	•
<i>Electrona risso</i>	2		•	
<i>Hygophum taaningi</i>	18		•	•
<i>Hygophum</i> sp.	4		•	•
<i>Lampadena luminosa</i>	2		•	•
<i>Lampadena atlantica</i>	2			•
<i>Lampadena</i> spp. ²	39	•	•	•
<i>Lampanyctus alatus</i>	1		•	
<i>Lampanyctus nobilis</i>	25		•	•
<i>Lampanyctus</i> sp.	4			•
<i>Lepidophanes gaussi</i>	3		•	•
<i>Lepidophanes guentheri</i>	34		•	•
<i>Lepidophanes</i> sp.	3			•
<i>Myctophum asperum</i>	13		•	•
<i>Myctophum nitidulum</i>	5		•	•
<i>Myctophum obtusirostre</i>	5		•	•
<i>Myctophum</i> spp. ²	9		•	•
<i>Nannobrachium</i> sp.	6		•	•
<i>Notoscopelus</i> sp.	1		•	

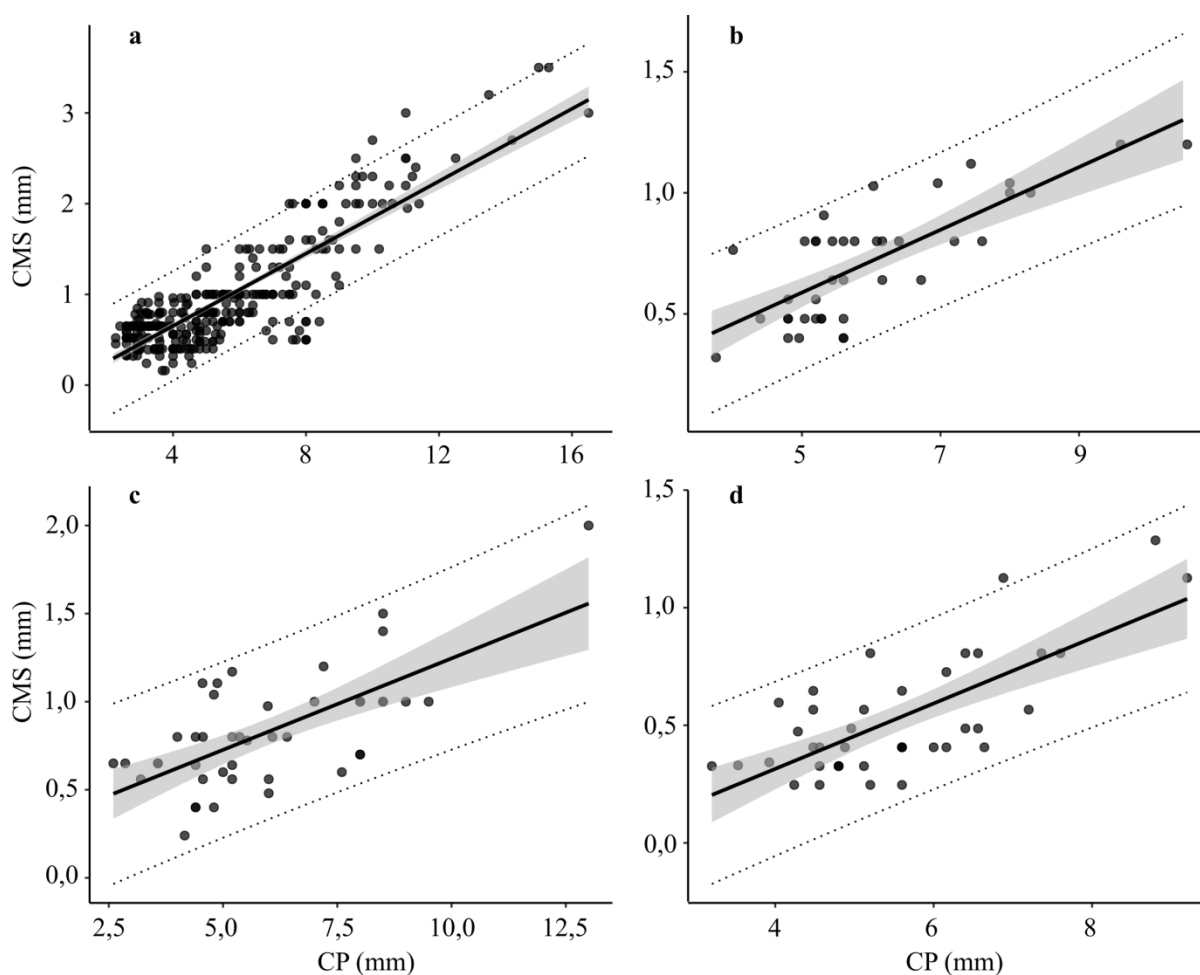
¹Seis espécies; ²Três espécies.

As relações entre o CMS e o CP foram bem explicadas por um modelo linear nos quatro gêneros analisados (Tabela 5 e Figura 5). As correlações entre CP e CMS nos quatro gêneros foram significativas (teste de correlação de Pearson, $p < 0,001$; Tabela 5). Nos gêneros *Lampadena*, *Lepidophanes* e *Ceratoscopelus* a variabilidade foi mais elevada que em *Diaphus* (valores de R^2 mais baixos; Tabela 5). Em *Diaphus*, *Ceratoscopelus* e *Lepidophanes* a taxa de aumento do CMS em relação ao CP são similares, mas em *Lampadena* a taxa de aumento do CMS é ligeiramente menor que nos demais gêneros avaliados (ANCOVA, $p < 0,05$).

Tabela 5 – Modelos de regressão linear para as relações entre o comprimento padrão e o comprimento da maxila superior de larvas de peixes da família Myctophidae. Em negrito inclinação significativamente diferente das demais (ANCOVA). EP – erro padrão; R^2 – R^2 ajustado; p_1 – valor p do teste F ; p_2 – valor p do teste de correlação de Pearson.

Gêneros	Intercepto (mm)	EP	Inclinação (mm mm ⁻¹)	EP	R^2	F	p_1	Cor	p_2
<i>Diaphus</i>	-0,14	0,04	0,199	0,006	0,732	918,8	<0,001	0,86	<0,001
<i>Ceratoscopelus</i>	-0,06	0,11	0,129	0,017	0,579	56,16	<0,001	0,77	<0,001
<i>Lampadena</i>	0,21	0,11	0,104	0,018	0,443	34,4	<0,001	0,67	<0,001
<i>Lepidophanes</i>	-0,24	0,12	0,139	0,021	0,512	41,99	<0,001	0,67	<0,001

Figura 5 – Relação entre o comprimento padrão e o comprimento da maxila superior de larvas de *Diaphus* (a), *Ceratoscopelus* (b), *Lampadena* (c) e *Lepidophanes* (d) da família Myctophidae da região oceânica do oeste do Atlântico Tropical.



Incidência alimentar (IA)

A incidência alimentar nas larvas de mictofídeos foi mais elevada durante o período diurno tanto na região de QPC como de Ilhas (Cochran-Mantel-Haenszel, $p < 0,001$; Tabela 6). Esse mesmo padrão foi encontrado para as larvas de *Diaphus* (Cochran-Mantel-Haenszel, $p < 0,001$; Tabela 6). Para *Ceratoscopelus*, *Lampadena*

e *Lepidophanes* não foi possível considerar as diferentes áreas na comparação devido ao n mais reduzido. Desses três gêneros, apenas *Lepidophanes* apresentou incidência alimentar significativamente mais elevada durante o período diurno (teste do X^2 , $p < 0,05$). Para *Ceratoscopelus* e *Lampadena* a incidência alimentar se mostrou independente do horário do dia.

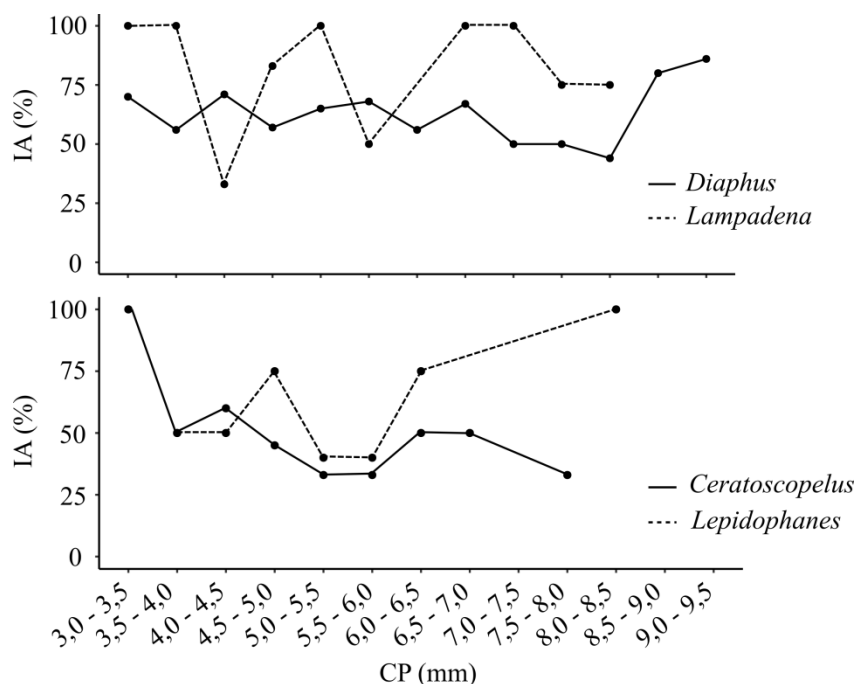
A relação entre incidência alimentar e horário foi mais forte na região de QPC quando os mictofídeos em geral e quando as larvas de *Diaphus* foram consideradas (valores do coeficiente ϕ mais elevados; Tabela 6). Para *Lepidophanes* a força da relação entre incidência alimentar e horário foi semelhante a existente na região da QPC para *Diaphus* e mictofídeos em geral. Com base nos valores de ϕ , a intensidade da relação existente entre as duas variáveis pode ser considerada como moderada na região da QPC e fraca nas ilhas. No caso de *Lepidophanes* a relação é moderada.

Tabela 6 – Incidência alimentar (valores em %) nas larvas de mictofídeos e de *Diaphus* nas áreas de quebra de plataforma continental (QPC) e de ilhas oceânicas (Ilhas) nos diferentes horários (dia e noite), além da incidência alimentar das larvas de *Ceratoscopelus*, *Lampadena* e *Lepidophanes* nos períodos de dia e noite. p – valores p do teste do X^2 de Cochran-Mantel-Haenszel para mictofídeos em geral e *Diaphus*, e do teste do X^2 para os demais gêneros; ϕ – valores do coeficiente ϕ (phi) para os casos de rejeição da hipótese nula de independência das variáveis comparadas.

	Dia		Noite		p	ϕ	
	QPC	Ilhas	QPC	Ilhas		QPC	Ilhas
Mictofídeos em geral	88,62	68,93	56,32	45,22	<0,001	0,35	0,22
<i>Diaphus</i>	90,09	64,29	53,85	47,62	<0,001	0,39	0,16
	Dia		Noite		p	ϕ	
<i>Ceratoscopelus</i>	50		38,71		n.s.	-	
<i>Lampadena</i>	85		70		n.s.	-	
<i>Lepidophanes</i>	86		39		<0,05	0,35	

Para as larvas de mictofídeos em geral, bem como para as larvas de *Diaphus*, *Ceratoscopelus*, *Lepidophanes* e *Lampadena* não houve diferença significativa da IA ao longo do desenvolvimento (teste do X^2 , $p > 0,05$; Figura 6).

Figura 6 – Incidência alimentar ao longo de parte do desenvolvimento de larvas de *Diaphus*, *Lampadena*, *Ceratoscopelus* e *Lepidophanes*.



Composição alimentar

A composição da dieta dos mictofídeos na região da QPC apresentou uma quantidade mais elevada de itens em relação à região de ilhas (36 e 20 itens, respectivamente; Tabela 7). Em relação à frequência de ocorrência (%F), na região da QPC os itens mais comumente encontrados no conteúdo alimentar das larvas foram restos de organismos meso- e macroplânctônicos em estágio avançado de digestão (60%), diatomáceas cêntricas do gênero *Thalassiosira* (31,5%) e fragmentos digeridos de diatomáceas (22,3%). Na região do entorno das ilhas oceânicas os itens mais comumente encontrados se encontravam em estágio avançado de digestão (micro-, meso- e macroplâncton digerido), perfazendo em conjunto 80% dos itens encontrados.

Em termos de proporção em relação ao número total de itens encontrados (%N) e que foi possível chegar a algum nível de identificação, as diatomáceas se mostraram muito importantes na área da QPC, enquanto que na região do entorno de ilhas os copépodes se mostraram mais relevantes (Tabela 7). Contudo, em termos de proporção em relação ao volume total (%V), os copépodes se mostraram como os itens mais relevantes tanto na QPC como no entorno das ilhas, ao lado de ostrácodes.

De forma geral, pode-se afirmar que as dietas são distintas nas regiões de QPC e do entorno das Ilhas tanto em termos numéricos dos itens, como também em relação ao volume dos itens (PERMANOVA, $p < 0,001$) na região de QPC as diatomáceas (*Thalassiosira* spp. e fragmentos de diatomáceas) constituem a fonte alimentar mais importante para as larvas de peixes (índice de importância relativa de 68,34%, Tabela 7). Por outro lado, na região do entorno de ilhas, os copépodes constituem o item de maior importância na alimentação das larvas de mictofídeos (índice de importância relativa de 71%). A figura 7a apresenta o IIR das principais classes de alimento nas áreas de QPC e do entorno das ilhas.

Tabela 7 – Composição da dieta de larvas de peixes mictofídeos na região da quebra de plataforma continental (QPC) e do entorno do arquipélago de Fernando de Noronha e do Atol das Rocas (Ilhas). %F – Frequência de ocorrência dos itens; %N – Porcentagem do número total de itens; %V – Porcentagem do volume total de itens; %IIR – Índice de importância relativa (valores em %).

Item alimentar	QPC				Ilhas			
	%F	%N	%V	%IIR	%F	%N	%V	%IIR
<i>Trichodesmium</i> spp.	0,49	0,21	0,05	0,01	-	-	-	-
<i>Coscinodiscus</i> spp.	9,71	4,63	0,18	2,29	6,29	5,61	0,09	2,23
<i>Thalassiosira</i> spp.	31,55	25,26	0,69	40,11	15,43	22,45	0,25	21,75
<i>Fragilaria</i> sp.	0,49	0,63	0,00	0,02	-	-	-	-
<i>Nitzschia</i> spp.	14,56	7,79	0,09	5,62	6,86	6,63	0,02	2,83
Diatomácea penada	7,77	4,42	0,07	1,71	1,14	1,02	0,01	0,07
Fragmento de diatomácea	22,33	16,63	0,36	18,59	1,71	1,53	0,01	0,16
<i>Gonyaulax birostris</i>	0,49	0,21	0,01	0,01	-	-	-	-
<i>Podolampas spinifera</i>	0,49	0,21	0,00	0,01	-	-	-	-
<i>Tripos kofoidii</i>	0,49	0,21	0,00	0,01	-	-	-	-
Dinoflagellata n.i.	13,11	6,95	0,14	4,55	0,57	0,51	0,00	0,02
Ciliophora n.i.	0,97	0,42	0,03	0,02	-	-	-	-
Oligotrichia n.i.	0,49	0,21	0,00	0,01	-	-	-	-
<i>Eutimninus</i> sp.	3,4	1,47	0,04	0,25	0,57	0,51	0,01	0,02
<i>Tintinnopsis campanula</i>	0,97	0,42	0,06	0,02	-	-	-	-
<i>Tintinnopsis carajacensis</i>	0,49	0,21	0,05	0,01	-	-	-	-
<i>Tintinnopsis</i> sp.	3,88	1,89	0,23	0,40	1,71	1,53	0,02	0,16
<i>Undella claparedei</i>	0,97	0,42	0,03	0,02	0,57	0,51	0,01	0,02
<i>Undella</i> sp.	0,97	0,42	0,01	0,02	-	-	-	-
Tintinnina (cisto)	0,49	0,21	0,04	0,01	-	-	-	-
Tintinnina n.i.	5,34	2,32	0,06	0,62	-	-	-	-
Foraminifera n.i.	-	-	-	-	0,57	0,51	0,00	0,02
Cisto n.i.	0,49	0,21	0,03	0,01	-	-	-	-

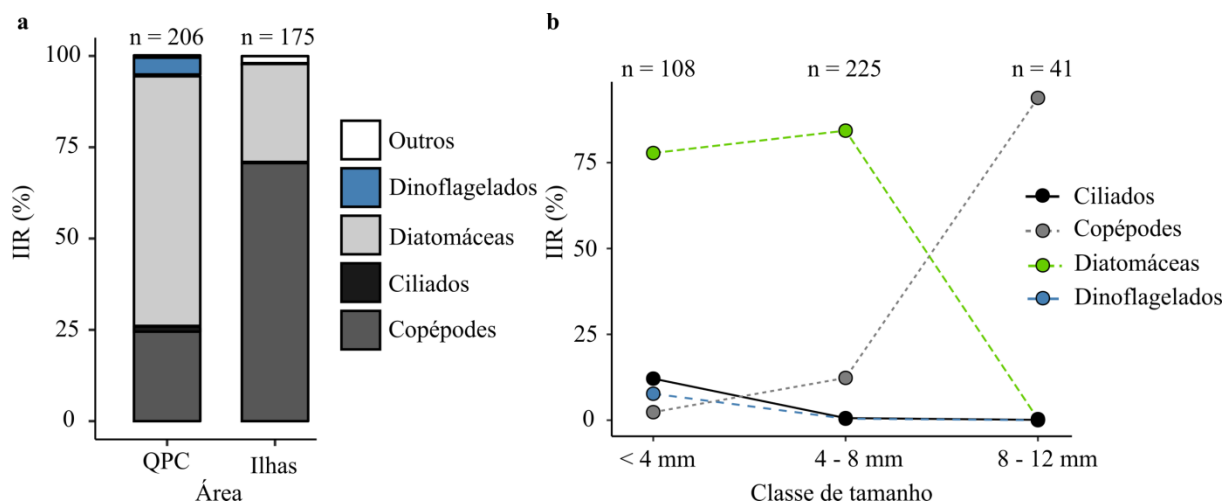
Microplâncton (digestão avançada)	5,83	-	-	-	22,29	-	-	-
Polychaeta	0,49	6,95	4,43	0,27	0,57	0,51	0,15	0,02
<i>Euterpina</i> sp.	0,49	0,21	6,56	0,16	-	-	-	-
<i>Oithona</i> sp.	0,49	0,21	0,10	0,01	-	-	-	-
<i>Clausocalanus</i> sp.	0,49	0,21	5,87	0,15	-	-	-	-
Fragmento de Copepoda	2,91	2,53	8,57	1,58	12,57	32,14	43,12	58,76
Patas de Copepoda	3,88	2,11	0,73	0,54	10,29	14,8	0,49	9,77
Antenas de Copepoda	0,49	0,42	0,04	0,01	1,71	4,08	0,20	0,45
Copepoda n.i.	5,83	9,26	70,90	22,90	2,29	4,59	7,20	1,68
Ovos de Copepoda	0,49	0,21	0,14	0,01	1,14	1,02	0,50	0,11
Nauplius de Copepoda	-	-	-	-	1,71	1,53	0,65	0,23
Ganchos de Chaetognatha	0,49	1,68	0,07	0,04	-	-	-	-
Chaetognatha n.i.	0,49	0,21	0,06	0,01	-	-	-	-
Larva de Echinodermata	0,49	0,63	0,37	0,02	-	-	-	-
Ostracoda	-	-	-	-	0,57	0,51	47,26	1,69
Meso/macropelâncton (digestão avançada)	59,71	-	-	-	57,71	-	-	-

Quando a composição alimentar foi analisada em relação ao desenvolvimento (Tabela 8), uma alteração drástica na dieta das larvas dos mictofídeos foi evidenciada, tanto numericamente como em termos de volume dos itens alimentares (PERMANOVA, $p < 0,001$). Da mesma forma, a importância relativa das classes de itens sofre uma alteração evidente, com maior importância de itens pertencentes as menores classes de tamanho (fração do microplâncton, e.g. diatomáceas, dinoflagelados e ciliados) para as larvas menores (até 4 mm de CP). Em seguida, se observa um aumento na importância de itens maiores (e.g. copépodes), em especial nas larvas a partir de 8 mm de CP (Figura 7b).

Tabela 8 – Composição da dieta alimentar ao longo do desenvolvimento de larvas de mictofídeos do Atlântico tropical. %F – frequência de ocorrência; %N – proporção em relação ao número total de itens; %V – proporção em relação ao volume total de itens; %IIR – índice de importância relativa; n – quantidade de tratos gastrointestinais analisados; d.a. – digestão avançada; n.i. – não identificado.

Item alimentar	< 4 mm (n = 108)				4 – 8 mm (n = 225)				8 – 12 mm (n = 41)			
	%F	%N	%V	%IIR	%F	%N	%V	%IIR	%F	%N	%V	%IIR
<i>Trichodesmium</i> spp.	0,93	0,41	0,56	0,03	-	-	-	-	-	-	-	-
Diatomácea cêntrica	43,52	31,69	5,03	45,04	27,56	39,39	0,86	69,18	29,27	22,5	0,29	16,82
Diatomácea penada	30,56	18,93	1,56	17,65	11,11	12,55	0,08	8,75	2,44	0,83	0,00	0,05
Diatomácea (fragmento)	22,22	21,4	2,73	15,11	9,33	10,82	0,17	6,39	9,76	4,17	0,03	1,03
Dinoflagellata	20,37	11,93	1,5	7,71	2,67	2,6	0,04	0,44	4,88	1,67	0,01	0,21
Ciliophora	23,15	13,17	5,39	12,11	3,11	3,03	0,09	0,61	9,76	3,33	0,1	0,84
Foraminifera	-	-	-	-	0,44	0,43	-	0,01	-	-	-	-
Microplâncton d.a.	6,48	-	-	-	16,44	-	-	-	17,07	-	-	-
Cisto n.i.	0,93	0,41	0,42	0,02	-	-	-	-	-	-	-	-
Polychaeta	-	-	-	0	0,44	0,43	0,25	0,02	2,44	27,5	5,71	2,04
Copepoda	0,93	0,41	79,17	2,09	3,11	6,93	18,62	4,96	24,39	32,5	92,71	77,01
Copepoda (ovos)	0,93	0,41	2,86	0,09	0,44	0,43	0,48	0,02	2,44	0,83	0,18	0,06
Copepoda (nauplius)	-	-	-	-	1,33	1,3	1,05	0,19	-	-	-	-
Copepoda (patas)	2,78	1,23	0,78	0,16	8	12,99	0,72	6,84	12,2	5	0,92	1,82
Copepoda (antenas)	-	-	-	-	1,33	3,46	0,32	0,31	2,44	1,67	0,05	0,11
Chaetognatha n.i.	-	-	-	-	0,44	0,43	0,08	0,01	-	-	-	-
Chaetognatha (ganchos)	-	-	-	-	0,44	3,46	0,1	0,1	-	-	-	-
Echinodermata (larva)	-	-	-	-	0,44	1,3	0,52	0,05	-	-	-	-
Ostracoda	-	-	-	-	0,44	0,43	76,61	2,11	-	-	-	-
Meso/macróplâncton d.a.	56,48	-	-	-	58,22	-	-	-	60,98	-	-	-

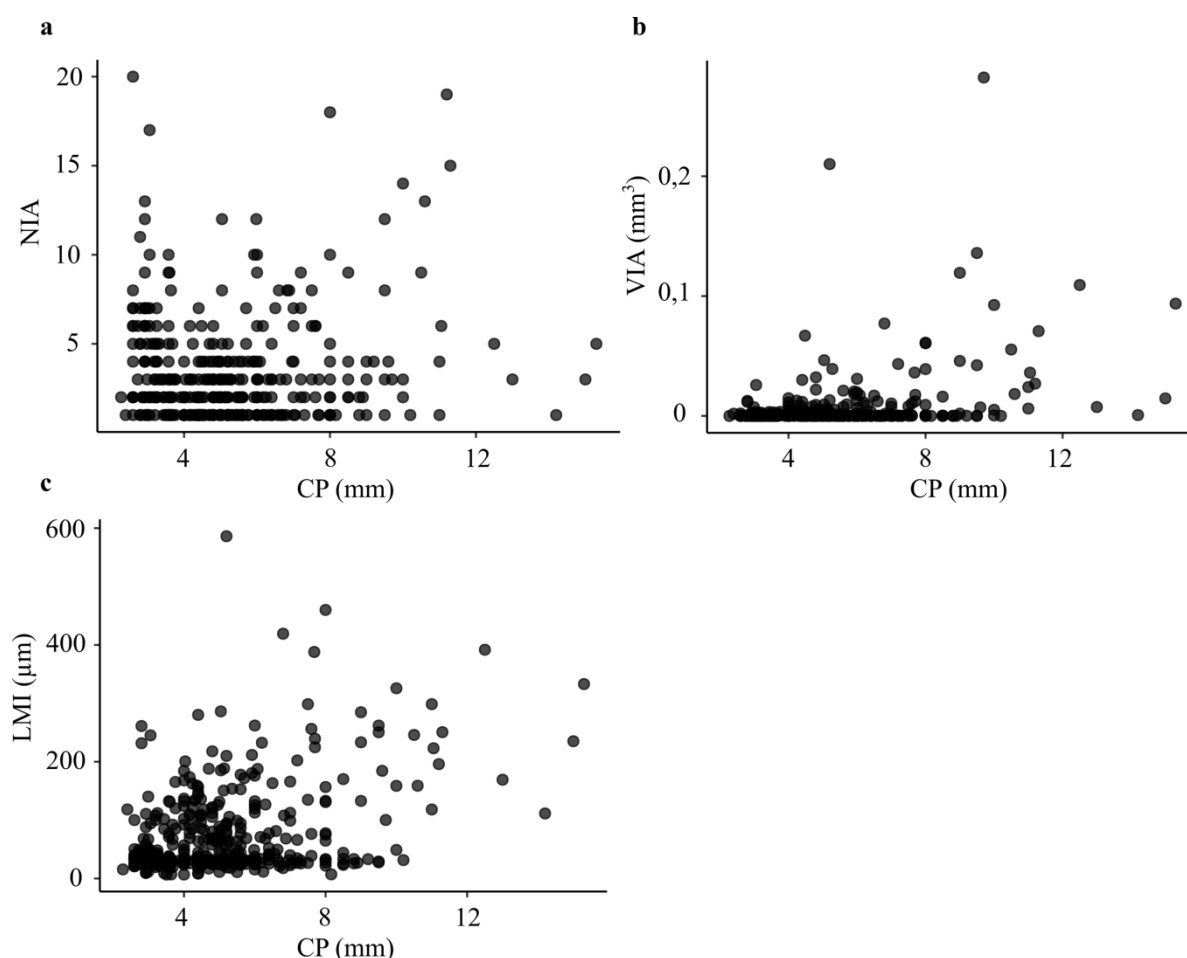
Figura 7 – (a) Índice de importância relativa (IIR) das classes de itens alimentares mais relevantes nas áreas de quebra de plataforma (QPC) e do entorno das ilhas do arquipélago de Fernando de Noronha e Atol das Rocas (Ilhas). (b) Alteração no IIR das classes de itens alimentares mais relevantes em relação ao desenvolvimento. Os itens foram encontrados no conteúdo estomacal de larvas de mictófitídeos do oeste do Atlântico tropical.



Sucesso alimentar

O número de itens alimentares por trato gastrointestinal analisado (NIA) foi relativamente baixo, variando entre 1 e 20 ($3,33 \pm 3,07$, média $\pm$ desvio padrão). Quando analisado em relação ao desenvolvimento das larvas não foi observado existência de relação entre a quantidade de itens ingeridos e o comprimento padrão (teste de correlação de Spearman, $p > 0,05$; Figura 8a). O volume de presas por conteúdo estomacal variou entre $1,097 \times 10^{-6} \text{ mm}^3$ e $2,824 \times 10^{-1} \text{ mm}^3$ ($6,9 \times 10^{-3} \pm 0,24 \times 10^{-3}$, média $\pm$ desvio padrão), se correlacionando positivamente com o comprimento padrão das larvas (teste de correlação de Spearman, $p < 0,001$; Figura 8b). A largura máxima da presa no conteúdo estomacal variou entre $6,64 \mu\text{m}$ e $586,2 \mu\text{m}$ ($80,57 \pm 79,68$, média $\pm$ desvio padrão), e também se correlacionou positivamente com o comprimento padrão das larvas (teste de correlação de Spearman, $p < 0,001$; Figura 8c).

Figura 8 – (a) Relação entre número de itens alimentares presentes no conteúdo estomacal (NIA) e comprimento padrão (CP), (b) entre volume de presas presentes no conteúdo estomacal (VIA) e CP, e (c) entre a largura máxima dos itens alimentares (LMI) e CP das larvas de mictofídeos do oeste do Atlântico tropical.



DISCUSSÃO

Dentre os resultados obtidos é possível se destacar a variação na importância relativa das principais classes de alimento ao longo do desenvolvimento das larvas, a relação positiva entre o volume ingerido de presas, bem como da largura máxima de presas ingeridas, com o aumento no tamanho das larvas, a diferença entre os principais itens alimentares nas áreas de QPC e do entorno das ilhas e a relação entre incidência alimentar e horário do dia. Essas informações são de fundamental importância já que dados sobre hábitos alimentares dos estágios iniciais de vida de peixes mictofídeos são inexistentes para a região tropical oeste do Oceano Atlântico. Os trabalhos relacionados a ecologia alimentar de larvas de peixes se concentram em especial em regiões temperadas do Atlântico Norte e do Pacífico (e.g. Bernal-Durán e Landaeta 2017, Vera-Duarte e Landaeta 2017, Kane 1984), com poucos

estudos realizados envolvendo regiões de latitudes mais baixas, subtropicais e tropicais (e.g. Llopiz e Cowen 2009, Llopiz e Cowen 2008, Sampey et al. 2007).

Alta incidência alimentar durante o período diurno e ausência de modificações ao longo do desenvolvimento

O pico de alimentação para várias espécies de mictofídeos em estágio larval ocorre entre 10:00 e 15:00 (Conley e Hopkins 2004). O padrão geral observado de incidência alimentar mais elevada durante o período do dia está associado com esse comportamento típico das larvas de mictofídeos e foi observado em diferentes regiões do mundo (e.g. Sabatés et al. 2003, Sassa e Kawaguchi 2005, Sassa 2010). O fato dessas larvas serem predadoras visuais (Hunter 1981) faz da disponibilidade de luz um importante fator influenciando sua alimentação. É interessante que apesar de algumas espécies de mictofídeos apresentarem olhos com sensibilidade mais elevada como consequência de características de suas retinas, o que possibilita que elas se alimentem em ambientes com pouca luminosidade (profundidades mais elevadas ou possivelmente períodos noturnos), ainda assim, existe preferência alimentar associada ao período diurno (Sabatés et al. 2003, Sassa 2010). Para os gêneros nos quais esse padrão não foi evidenciado é possível que a quantidade de indivíduos encontrados nas amostras e analisados não tenha sido suficiente para que o teste pudesse detectar qualquer influência do horário do dia sobre a incidência alimentar.

Embora mais elevados durante o período do dia, os valores observados de incidência alimentar ainda são relativamente baixos, em especial na região do entorno das ilhas (~ 68%), quando comparado com valores apontados para outras regiões, acima de 90% (e.g. Sassa et al. 2008, Vera-Duarte e Landaeta 2016, Bernal-Durán e Landaeta 2017). Os valores de incidência alimentar para o gênero *Ceratoscopelus* foram em especial baixos (50% durante o período diurno). Valores baixos de incidência alimentar para *Ceratoscopelus*, quando comparados a outros gêneros de mictofídeos, ainda que durante o período diurno já foram observados tanto em regiões de baixas latitudes (Conley e Hopkins 2004) como de latitudes mais elevadas (Contreras et al. 2015).

Com o desenvolvimento das larvas se espera um aumento na sua capacidade de localizar presas, já que a velocidade de locomoção, além de distância de

percepção e taxa de sucesso de captura possuem relação positiva com a idade ou tamanho da larva (Hunter 1981). É interessante que a incidência alimentar não tenha sido dependente do desenvolvimento. Isso significa que não importa se as larvas estavam em estágios mais iniciais ou mais desenvolvidos, a sua capacidade de capturar alimento parece não ter sido influenciada. Isso pode estar associado com a natureza oligotrófica da região estudada, o que tornaria difícil capturar alimento tanto para larvas em estágios mais iniciais como mais desenvolvidos. Embora outros autores tenham observado aumento na incidência alimentar ao longo do desenvolvimento de algumas espécies de mictofídeos (Sassa e Kawaguchi 2005, Sassa 2010, Sabatés et al. 2003), em alguns casos esse aumento não foi observado dentro do intervalo de tamanho analisado no presente trabalho, passando a ocorrer a partir dos 12 mm (Sassa 2010). Para outras famílias, já foi observado tanto aumento (e.g. Carangidae) como diminuição (e.g. Scombridae) na incidência alimentar ao longo do desenvolvimento ontogenético, inclusive dentro do intervalo de comprimento aqui analisado (Sassa et al. 2008). Em ambientes de elevada produtividade biológica, padrões de ausência de aumento na incidência alimentar com o desenvolvimento também já foram observados (Vera-Duarte e Landaeta 2016).

Modificação ontogenética da dieta como uma adaptação a ambientes oligotróficos?

Altos índices de incidência alimentar podem ser relacionados com uma diminuição da mortalidade das larvas por fome (Sassa et al. 2008). Nas áreas estudadas, o desafio natural imposto às larvas pela natureza oligotrófica das águas pode estar sendo compensado pela alteração na importância relativa das classes de itens alimentares que são capturados pelas larvas de mictofídeos ao longo do desenvolvimento. É natural que a abundância de organismos de classes menores de tamanho (microplâncton) seja mais elevada que a de organismos pertencentes a classes de tamanho mais elevada (meso e macroplâncton). Portanto, a preferência alimentar de larvas entre 3 e 8 mm de comprimento por organismos microplanctônicos mais abundantes, como as diatomáceas, e de larvas acima de 8 mm – quando já possuem capacidade de locomoção mais elevada, já que esta

aumenta ao longo do desenvolvimento (Fisher et al. 2000, Fisher 2005) – por itens maiores, pode ser uma adaptação a natureza oligotrófica das áreas estudadas.

O momento inicial de alimentação exógena nas larvas de peixes, logo após a saída da fase vitelínica, é crucial para a sua sobrevivência e a baixa disponibilidade de presas adequadas no plâncton é uma das principais causas de mortalidade (Fyhn 1989). Durante esse período, sabe-se que muitas espécies iniciam o processo de alimentação através da captura de organismos nano e microplanctônicos abundantes no ambiente, como diatomáceas, ciliados, dinoflagelados, dentre outros (Nakagawa et al. 2007, van der Meeren 1991). A grande importância da ingestão de microalgas está no fato de que elas são ricas em aminoácidos livres e proteínas de alta qualidade nutricional (e.g. Brown e Jeffrey 1995) e que esses compostos são de extrema importância para as larvas de peixes durante o período de transição para a alimentação exógena (Fyhn 1989), pois em conjunto com outros compostos podem estimular a própria alimentação nas larvas (Overton et al. 2010), estimulando a produção de enzimas digestivas. Ainda que haja disponibilidade adequada de presas microzooplancônicas, como rotíferos por exemplo, a ingestão de algas pelas larvas leva a um aumento da sobrevivência e da taxa de crescimento (Reitan et al. 1997).

A ingestão mais elevada de diatomáceas na área da QPC em relação a área do entorno das ilhas pode estar associada ao fato de que próximo as águas mais produtivas da plataforma, a disponibilidade de microalgas é mais elevada e com isso a ocorrência delas no conteúdo estomacal é mais frequente e em maior quantidade que na região de ilhas. A principal implicação dessa possibilidade é uma maior taxa de sobrevivência de larvas em estágios mais iniciais do desenvolvimento na região da QPC. De fato, na região da QPC foi encontrado um maior número de larvas maiores, acima de 10 mm de CP, chegando até 16,5 mm. Já na região do entorno das ilhas, as maiores larvas chegaram a 10 mm de CP. Essa diferença pode ser um indicativo de taxa de mortalidade mais elevada na região do entorno das ilhas, levando a um menor número de larvas atingindo estágios mais desenvolvidos.

Aumento do volume e largura máxima das presas com o desenvolvimento das larvas

Um padrão que foi bem evidenciado para as larvas de mictofídeos no oeste do Atlântico tropical foi o aumento no volume total e da largura máxima de presas ingeridas de acordo com o desenvolvimento das larvas. Esse padrão já foi descrito em diversas regiões e não é exclusivo de mictofídeos (e.g. Sassa e Kawaguchi 2005, Sassa 2010, Ochoa-Muñoz et al. 2013, Vera-Duarte e Landaeta 2016, Vera-Duarte e Landaeta 2017). As relações positivas entre o comprimento padrão e o comprimento da maxila superior para os mictofídeos aqui apresentadas explicam a razão da existência dessa relação. Com o aumento do tamanho das larvas, a sua abertura de boca também é aumentada e isso possibilita a ingestão de itens cada vez maiores. Existe variação nas taxas de aumento da maxila superior em relação ao comprimento padrão da larva entre as espécies, como foi observado para *Lampadena*. A taxa depende do formato geral do corpo que o indivíduo irá assumir ao longo do desenvolvimento e as variações podem levar a adoção de diferentes hábitos alimentares. Em algumas espécies, especialmente membros da família Scombridae, o aumento do tamanho da boca ocorre de forma tão rápida com o desenvolvimento que desde a primeira alimentação, por volta do sexto dia de desenvolvimento, o hábito alimentar já é caracteristicamente piscívoro ou é alterado rapidamente de planctívoro para piscívoro (Shoji e Tanaka 2001, Shoji et al. 2002, Reglero et al. 2014).

Em mictofídeos, sabe-se que a taxa de crescimento inicial é mais lenta, em especial durante o período de mudança para alimentação exógena, e que aumenta conforme a larva se desenvolve (Namiki et al. 2015). Portanto, pode-se afirmar que a depender do estágio de desenvolvimento considerado, a taxa de aumento da abertura da boca em relação ao tamanho da larva pode variar. É interessante e importante mencionar que em algumas espécies de mictofídeos, o tamanho da abertura da boca aumenta em uma taxa mais rápida que a própria taxa de crescimento do corpo (Bernal et al. 2012). O tempo de duração da fase larval já foi estimado entre 29 e 60 dias, variando de acordo com a espécie que é considerada (Conley e Gartner 2009, Namiki et al. 2015).

Apesar da importância da relação entre o tamanho da boca da larva e as dimensões das presas ingeridas, o crescimento da larva por si só não é o único fator que influencia a seletividade das presas. Aspectos do comportamento, bem como aspectos fisiológicos também são importantes (Rodríguez-Graña et al. 2005). Uma das consequências mais importantes dessa mudança na dieta das larvas é que o

tipo de alimento pode ser alterado e não apenas a sua dimensão. Nas áreas estudadas foi observado uma alteração drástica na dieta com diminuição considerável da importância relativa de diatomáceas e aumento da importância de copépodes com o desenvolvimento das larvas, em especial a partir dos 8 mm de comprimento padrão.

Em áreas de produtividade mais elevada, é comum se observar uma mudança da preferência inicial por nauplius de copépodes para uma dieta baseada em copépodes juvenis e adultos (Sabatés et al. 2003, Sassa et al. 2008, Sassa 2010, Bernal et al. 2012) ou baseada em outras classes de organismos, como por exemplo ostrácodes (Sassa e Kawaguchi 2005) ou até apendiculários (Sassa et al. 2008). Essa mudança pode ter relação com o menor conteúdo energético disponível em presas menores, como nauplius de copépodes em relação aos juvenis (copepoditos) e adultos (Fox et al. 1999). Por isso nem sempre o aumento no volume total de presas que é observado com o desenvolvimento das larvas é acompanhado por um aumento no número de presas capturadas. No presente trabalho essa relação não foi observada, assim como também em diversas outras regiões com características ambientais parecidas ou completamente distintas (Bernal-Durán e Landaeta 2017, Sassa e Kawaguchi 2005). Contudo, essa relação é espécie-específica, já que um aumento no número de presas em associação com o tamanho das larvas já foi observado para algumas espécies de diferentes famílias, inclusive de mictofídeos (Bailey et al. 1995, Sassa e Kawaguchi 2005, Sassa e Tsukamoto 2012).

Por fim, as informações geradas a partir da investigação do conteúdo estomacal das larvas de mictofídeos nas águas da QPC e do entorno das ilhas oceânicas constituem uma primeira contribuição para o conhecimento de aspectos da ecologia alimentar desses organismos. Muitas perguntas permanecem, por exemplo, será que todas as espécies de mictofídeos ocorrentes na região estudada apresentam o mesmo padrão de alteração ontogenética da dieta, aumento no tamanho das presas ao longo do desenvolvimento sem que haja um aumento na taxa de captura de presas? Será que os mesmos padrões ocorrem durante o desenvolvimento de larvas de outras famílias? Outros aspectos da ecologia das larvas permanecem completamente desconhecidos, tais como taxas de evacuação, taxas de crescimento, digestibilidade das presas e relações de mudanças na dieta com a idade das larvas, que pode ser estimada a partir da análise de otólitos. Esses

são temas que deverão ser investigados no futuro e que em conjunto com os estudos clássicos sobre a distribuição e dispersão das larvas auxiliarão a melhor compreender a dinâmica das populações pesqueiras na região nordeste do Brasil.

AGRADECIMENTOS

Esse trabalho é uma contribuição dos projetos Camadas Finas I e II. O Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) contribuiu com o financiamento de uma bolsa de estudos na categoria doutorado para Jana Ribeiro de Santana. A autora agradece a Marinha do Brasil e a tripulação e pesquisadores a bordo do NHO Cruzeiro do Sul, por todo apoio durante a etapa de trabalho de campo, bem como ao Ministério da Ciência e Tecnologia (MCT), INCT AmbTropic (CNPq/CAPES/FAPESB), ao Departamento de Oceanografia da Universidade Federal de Pernambuco pela disponibilização das instalações e aos membros do Laboratório de Ictioplancton (LABITI) da Facultad de Ciencias del Mar y de Recursos Naturales (Chile) pelo apoio concedido.

4 CONCLUSÃO

Com a investigação do ictioplâncton ocorrente nas áreas próximas da quebra de plataforma continental da região nordeste do Brasil foi possível observar que a plataforma continental externa é uma importante área de concentração de ovos e larvas de peixes em estágios iniciais, o que indica uma área de reprodução. A partir das análises de conteúdo estomacal foi possível inferir que nessa área a taxa de sobrevivência das larvas é maior, já que as perdas associadas a mortalidade por fome são mais baixas que em regiões de águas mais oceânicas, no entorno das ilhas.

Na região da quebra de plataforma a Subcorrente Norte do Brasil pode auxiliar no transporte do ictioplâncton em direção às águas da plataforma continental, devido a sua baixa ou nenhuma capacidade natatória, a depender do estágio do desenvolvimento. Tanto a distribuição como a composição da assembleia de larvas de peixes foram influenciadas por variáveis espaço-temporais. Essa influência levou a formação de três grupos de associação de espécies, um nerítico, um oceânico e um de transição. O grupo nerítico representou a plataforma continental externa e o oceânico representou a região do talude. Já o grupo de transição foi composto por espécies neríticas e oceânicas.

Com base nas análises de conteúdo estomacal foram destacadas diferenças em relação a dieta de larvas de mictofídeos que habitam a região da quebra da plataforma e áreas oceânicas, no entorno de ilhas tropicais. Na área da quebra da plataforma, as diatomáceas foram levantadas como um item alimentar de considerável importância. A sua disponibilidade na área pode ser mais elevada que nas áreas mais oceânicas devido a maior proximidade em relação as águas mais produtivas da plataforma. Dessa forma, é possível que a sobrevivência das larvas na região da quebra da plataforma seja mais elevada que na região das ilhas. Uma evidência a favor dessa proposição foi a maior quantidade de larvas em estágio de desenvolvimento mais elevado na região da quebra de plataforma. Com o desenvolvimento das larvas, a dieta é modificada e a importância das diatomáceas é consideravelmente reduzida, em especial a partir dos 8 mm de comprimento, quando a dieta é modificada para basicamente copépodes.

A realização desse trabalho revela a importância da execução concomitante de estudos associados a diversidade e distribuição de larvas de peixes com estudos

de ecologia alimentar e, quando possível, sobre a distribuição e abundância dos demais grupos micro e mesoplanctônicos a fim de que se tenha uma visão mais ampla dos processos que estão ocorrendo na área estudada e influenciando os peixes em seus estados iniciais de vida.

REFERÊNCIAS

- ACHA, E. M.; MIANZAN, H. W.; GUERRERO, R. A.; FAVERO, M.; BAVA, J. Marine fronts at the continental shelves of austral South America: physical and ecological processes. **J Mar Syst**, v. 44, p. 83-105, 2004.
- AHLSTROM, E. H. Distribution and abundance of egg and larval populations of the Pacific sardine. **Fish Bull**, v. 56, p. 83-140, 1954.
- ANDERSON, M. J. A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. **Austral Ecol** v. 26, p. 32-46, 2001.
- ANDERSON, M. J. Distance-based tests for homogeneity of multivariate dispersions. **Biometrics** v. 62, p. 245-253, 2006.
- ANDRADE, H. A. Distribuição, abundância relativa e migração do *Katsuwonus pelamis* (Scombridae) em relação à temperatura superficial do mar e à dinâmica oceanográfica na costa Sudeste-Sul do Brasil. **Master thesis**, Univ. Rio Grande, 148 pp, 1996.
- ARTHUR, D. K. Food and feeding of larvae of three fishes occurring in the California Current, *Sardinops sagax*, *Engraulis mordax*, and *Trachurus symmetricus*. **Fisheries Bulletin**, v. 74, p. 517-530, 1976.
- BAILEY, K. M.; CANINO, M. F.; NAPP, J. M.; SPRING, S. M.; BROWN, A. L. Constrasting years of prey levels, feeding conditions and mortality of larval walleye pollock *Theragra chalcogramma* in the western Gulf of Alaska. **Marine Ecology Progress Series**, v. 119, p. 11-23, 1995.
- BAILEY, K. M.; HOUDE, E. D. Predation on eggs and larvae of marine fishes and the recruitment problem. **Advances in Marine Biology**, v. 25, p. 1-83, 1989.
- BERNAL-DURÁN, V.; LANDAETA, M. F. Feeding variations and shape changes of a temperate reef clingfish during its early ontogeny. **Scientia Marina**, v. 81, p. 205-215, 2017.
- BERNAL, A.; OLIVAR, M. P.; PUELLES, M. L. F. Feeding patterns of *Lampanyctus pusillus* (Pisces: Myctophidae) throughout its ontogenetic development. **Marine Biology**, v. 160, p. 81-95, 2013.
- BOEHLERT, G. W.; MUNDY, B. C. Vertical and onshore-offshore distributional patterns of tuna larvae in relation to physical habitat features. **Mar Ecol Prog Ser**, v. 107, p. 1-13, 1994.
- BRIDGER, J. P. On day and night variation in catches of fish larvae. **ICES J Mar Sci**, v. 22, p. 42-57, 1956.
- BROWN, M. R.; JEFFREY, S. W. The amino acid and gross composition of marine diatoms potentially useful for mariculture. **Journal of Applied Phycology**, v. 7, p. 521-527, 1995.

CÁCERES, M. DE; LEGENDRE, P. Associations between species and groups of sites: indices and statistical inference. **Ecology**, v. 90, p. 3566-3574, 2009.

CÁCERES, M. DE; LEGENDRE, P.; MORETTI, M. Improving indicator species analysis by combining groups of sites. **Oikos**, v. 119, p. 1674-1684, 2010.

CHINA, V.; HOLZMAN, R. Hydrodynamic starvation in first-feeding larval fishes. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States**, v. 111, p. 8083-8088, 2014.

CIECHOMSKI, J. D. Ictioplankton. In: Boltovskoy, D. (ed). **Atlas del zooplancton del Atlántico Sudoccidental y métodos de trabajo con el zooplancton marino**. INIDEP, Mar del Plata, p. 829-860, 1981.

CONLEY, W. J.; GARTNER, J. V. Growth among larvae of lanternfishes (Teleostei: Myctophidae) from the eastern Gulf of Mexico. **Bulletin of Marine Science**, v. 84, p. 123-135, 2009.

CONLEY, W. J.; HOPKINS, T. L. Feeding ecology of lanternfish (Pisces: Myctophidae) larvae: prey preferences as a reflection of morphology. **Bulletin of Marine Science**, v. 75, p. 361-379, 2004.

CONTRERAS, T.; OLIVAR, M. P.; BERNAL, A.; SABATÉS, A. Comparative feeding patterns of early stages of mesopelagic fishes with vertical habitat partitioning. **Marine Biology**, 10.1007/s00227-015-2749-y, 2015.

COUTINHO, P. N. Levantamento do estado da arte da pesquisa dos recursos vivos marinhos do Brasil. In: HAZIN FHV (ed). **Oceanografia geológica**. Fortaleza: Martins & Cordeiro, 138 pp, 2009.

COWAN, J. H.; HOUDE, E. D.; ROSE, K. A. Size-dependent vulnerability of marine fish larvae to predation: an individual-based numerical experiment. **ICES Journal of Marine Science**, v. 53, p. 23-37, 1996.

CULLEN, J. J. The deep chlorophyll maximum: comparing vertical profiles of chlorophyll-a. **Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science**, v. 39, p. 791-803, 1982.

CUSHING, D. H. Plankton production and year-class strength in fish populations: an update of the match/mismatch hypothesis. **Advances in Marine Biology**, v. 26, p. 249-293, 1990.

DUFRÊNE, M.; LEGENDRE, P. Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. **Ecological Monographs**, v. 67, p. 345-366, 1997.

EKAU, W.; WESTHAUS-EKAU, P.; MEDEIROS, C. Large scale distribution of fish larvae in the continental shelf waters off North-East Brazil. **Archive of Fisheries and Marine Research**, v. 47, p. 183-200, 1999.

FISHER R.; BELLWOOD, D. R.; JOB, S. D. Development of swimming abilities in reef fish larvae. **Marine Ecology Progress Series**, v. 202, p. 163-173, 2000.

FISHER, R. Swimming speeds of larval coral reef fishes: impacts on self-recruitment and dispersal. **Marine Ecology Progress Series**, v. 285, p. 223-232, 2005.

FOX, C. J.; HARROP, R.; WIMPENNY, A. Feeding ecology of herring (*Clupea harengus*) larvae in the turbid Blackwater Estuary. **Marine Biology**, v. 134, p. 353-365, 1999.

FRANCO, B. C.; MUELBERT, J. H. Distribuição e composição do ictioplâncton na quebra de plataforma do sul do Brasil. **Atlântica**, v. 25, p. 75-86, 2003.

FRANCO, B. C.; MUELBERT, J. H.; MATA, M. M. Mesoscale physical processes and the distribution and composition of ichthyoplankton on the Southern Brazilian shelf break. **Fish Oceanogr**, v. 15, p. 37-43, 2006.

FYHN, H. J. First feeding of marine fish larvae: are free amino acids the source of energy? **Aquaculture**, v. 80, p. 111-120, 1989.

GONZÁLEZ-QUIRÓS, R.; CABAL, J.; ÁLVAREZ-MARQUÉS, F.; ISLA, A. Ichthyoplankton distribution and plankton production related to the shelf break at the Avilés Canyon. **ICES J Mar Sci**, v. 60, p. 198-210, 2003.

GOTCEITAS, V.; PUVANENDRAN, V.; LEADER, L. L.; BROWN, J. A. An experimental investigation of the 'match/mismatch' hypothesis using larval Atlantic cod. **Marine Ecology Progress Series**, v. 130, p. 29-37, 1996.

GRIMES, C. B.; FINUCANE, J. H. Spatial distribution and abundance of larval and juvenile fish, chlorophyll and macrozooplankton around the Mississippi River discharge plume, and the role of the plume in fish recruitment. **Mar Ecol Prog Ser**, v. 75, p. 109-119, 1991.

HAIMOVICI, M.; MARTINS, A. S.; VIEIRA, P. C. Distribuição e abundância de peixes teleósteos demersais sobre a plataforma continental do sul do Brasil. **Rev Bra Bio**, v. 56, p. 27-50, 1996.

HERBLAND, A.; VOITURIEZ, B. Hydrological structure analysis for estimating the primary production in the tropical Atlantic Ocean. **Journal of Marine Research**, v. 37, p. 87-101, 1979.

HILLEBRAND, H.; DÜRSELEN, C.-D.; KIRSCHTEL, D.; POLLINGHER, U.; ZOHARY, T. Biovolume calculation for pelagic and benthic microalgae. **Journal of Phycology**, v. 35, p. 403-424, 1999.

HJORT, J. Fluctuations in the great fisheries of northern Europe. **Rapports et Procès-Verbaux des Réunions Cons Int Explor Mer**, v. 20, p. 1-228, 1914.

HOPKINS, T. L.; GARTNER JR, J. V. Resource-partitioning and predation impact of a low-latitude myctophid community. **Marine Biology**, v. 114, p. 185-197, 1992.

HOPKINS, T. L.; SUTTON, T. T.; LANCRAFT, T. M. The trophic structure and predation impact of a low latitude midwater fish assemblage. **Progress in Oceanography**, v. 38, p. 205-239, 1996.

HOTHORN, T.; HORNIK, K.; WIEL, M. A.; ZEILEIS, A. Implementing a class of permutation tests: the coin package. **J Stat Softw**, v. 28, p. 1-23, 2008.

HOUDE, E. Recruitment variability. In: JAKOBSEN, T.; FOGARTY, M. J.; MEGREY, B. A.; MOKSNESS, E. (Eds) **Fish reproductive biology**: implications for assessment and management. Chichester: Wiley-Blackwell, 2009. p 97-171.

HUNTER, J. R. Feeding ecology and predation of marine fish larvae. In: LASKER, R. (ed) **Marine fish larvae**: morphology, ecology and relation to fisheries. Washington Sea Grant Program: Seattle, 1981. pp 34-37.

HUNTER, J. R.; ALHEIT, J. **International GLOBEC Small Pelagic Fishes and Climate Change Program**. Implementation Plan. GLOBEC Rep. 11, 36 pp, 1997.

KANE, J. The feeding habits of co-occurring cod and haddock larvae from Georges Bank. **Marine Ecology Progress Series**, v. 16, p. 9-20, 1984.

KATSURAGAWA, M.; DIAS, J. F.; HARARI, J.; NAMIKI, C.; ZANI-TEIXEIRA, M. L. Patterns in larval fish assemblages under the influence of the Brazil current. **Continental Shelf Research**, v. 89, p. 103-117, 2014.

KATSURAGAWA, M.; MATSUURA, Y. Distribution and abundance of Carangid Larvae in the Southeastern Brazilian Bight during 1975–1981. **Bol Inst Oceanogr São Paulo**, v. 40, p. 55-78, 1992.

KNOPPERS, B.; EKAU, W.; FIGUEIREDO Jr, A. G.; SOARES-GOMES, A. Zona costeira e plataforma continental do Brasil. In: PEREIRA, R. C.; SOARES-GOMES, A. (eds). **Biologia marinha**. Rio de Janeiro: Interciência, p 352-361, 2002.

KRISTIANSEN, T.; DRINKWATER, K. F.; LOUGH, R. G.; SUNDBY, S. Recruitment variability in North Atlantic Cod and match-mismatch dynamics. **Plos One**, v. 6, e17456, 2011.

LANDAETA, M. F.; CASTRO, L. R. Spring spawning and early nursery zone of the mesopelagic fish *Maurolicus parvipinnis* at the coastal upwelling zone off Talcahuano, central Chile. **Mar Ecol Prog Ser**, v. 226, p. 179-191, 2002.

LEGENDRE, P. Species associations: the Kendall coefficient of concordance revisited. **J Agric Biol Environ Stat**, v. 10, p. 226-245, 2005.

LEGENDRE, P.; GALLAGHER, E. D. Ecologically meaningful transformations for ordination of species data. **Oecologia**, v. 129, p. 271-280, 2001.

LEIS, J. M.; CARSON-EWART, B. M. In situ settlement behavior of damselfish (Pomacentridae) larvae. **Journal of Fish Biology**, v. 61, p. 325-346, 2002.

LESSA, R.; BEZERRA Jr, J. L.; NASCIMENTO, E. D.; LIMA, M.; PEREIRA, A. A. Oceanografia biológica: Composição, distribuição e abundância do ictioneuston na ZEE da região Nordeste do Brasil. In: HAZIN, F. H. V. (ed). **Biomassa fitoplanctônica: Biomassa primária e secundária, macrozooplâncton, ictioplancton, ictioneuston, macrofauna bêntica**. Vol 2. Fortaleza: Martins & Cordeiro, 2009. p. 166-194.

LESSA, R.; MAFALDA Jr, P. O.; ADVÍNCULA, R.; LUCCHESI, R.; BEZERRA Jr, J. L.; VASKE Jr, T.; HELLEBRANDT, D. Distribution and abundance of ichthyoneuston at seamounts and islands off north-eastern Brazil. **Arch Fish Mar Res**, v. 47, p. 133-146, 1999.

LESSA, R.; NÓBREGA, M. F. **Guia de identificação de peixes marinhos da região Nordeste**. Programa REVIZEE/SCORE-NE - UFRPE-DIMAR, Recife, 2000. 128 pp.

LLOPIZ, J. K.; COWEN, R. K. Precocious, selective and successful feeding of larval billfishes in the oceanic Straits of Florida. **Marine Ecology Progress Series**, v. 358, p. 231-244, 2008.

LLOPIZ, J. K.; COWEN, R. K. Variability in the trophic role of coral reef fish larvae in the oceanic plankton. **Marine Ecology Progress Series**, v. 381, p. 259-272, 2009.

LONGHURST, A.; SATHYENDRANATH, S.; PLATT, T.; CAVERHILL, C. An Estimate of global primary production in the ocean from satellite radiometer data. **Journal of Plankton Research**, v. 17, p. 1245-1271, 1995.

MACEDO-SOARES, L. C. P.; GARCIA, C. A. E.; FREIRE, A. S.; MUELBERT, J. H. Large-scale ichthyoplankton and water mass distribution along the South Brazil shelf. **Plos One**, v. 9, e91241, 2014.

MAFALDA Jr, P. O.; SINQUE, C.; MUELBERT, J. H. Associações de larvas de peixes na costa norte da Bahia. **Atlântica**, v. 28, p. 5-11, 2006.

MAFALDA JR, P. O.; SOUZA, C. S.; VELAME, M. P. B. Fish larvae assemblage of a coastal area under influence of petrochemical activities, in Todos os Santos bay, Bahia, Brazil. **Aquatic Ecosystem Health and Management**, v. 11, p. 457-464, 2008.

MARGALEF, R. Information theory in ecology. **Gen Syst**, v. 3, p. 36-71, 1958.

MILLER, B. S.; KENDALL Jr, A. W. **Early life history of marine fishes**. Berkeley: University of California Press, 2009. 364 pp.

MORSE, W. W. Catchability, growth, and mortality of larval fishes. **Fish Bull**, v. 87, p. 417-446, 1989.

MUELBERT, J. H.; SINQUE, C. Distribution of Bluefish (*Pomatomus saltatrix*) larvae along the continental shelf off Southern Brazil. **Marine and Freshwater Research**, v. 47, p. 311-314, 1996.

NAKAGAWA, Y.; SENOO, S.; MIYASHITA, S. Protozoa and diatoms as primary food sources for larvae of the blue spotted snapper *Lutjanus rivulatus*. **Aquaculture Science**, v. 55, p. 125-130, 2007.

NAMIKI, C.; KATSURAGAWA, M.; ZANI-TEIXEIRA, M. L. Growth and mortality of larval *Myctophum affine* (Myctophidae, Teleostei). **Journal of Fish Biology**, v. 86, p. 1335-1347, 2015.

NEIRA, F. J.; MISKIEWICZ, A. G.; TRNSKI, T. **Larvae of temperate Australian fishes: laboratory guide for larval fish identification**. Nedlands: University of Western Australia Press, 1998. 474 pp.

NELSON, J. S. **Fishes of the world**. New York: John Wiley & Sons, 2006. 601 pp.

NÓBREGA, M. F.; LESSA, R. P. Description and composition of catches from the artisanal fishing fleet in Northeastern Brazil. **Arq Cienc Mar**, v. 40, p. 64-74, 2007.

OCHOA-MUÑOZ, M. J.; VALENZUELA, C. P.; TOLEDO, S.; BUSTOS, C. A.; LANDAETA, M. F. Feeding of a larval clinid fish in a microtidal estuary from southern Chile. **Revista de Biología Marina y Oceanografía**, v. 48, p. 45-57, 2013.

OKAZAKI, Y.; NAKATA, H. Effect of the mesoscale hydrographic features on larval fish distribution across the shelf break of East China Sea. **Cont Shelf Res**, v. 27, p. 1616-1628, 2007.

OKSANEN, J.; BLANCHET, F. G.; FRIENDLY, M.; KINDT, R.; LEGENDRE, P.; MCGLINN, D.; MINCHIN, P. R.; O'HARA, R. B.; SIMPSON, G. L.; SOLYMOS, P.; STEVENS, M. H. H.; SZOECS, E.; WAGNER, H. **Vegan: community ecology package**. R Package version 2.4-1. 2016. <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>

OSORIO-ZÚÑIGA, F.; LANDAETA, M. F.; ANGULO-AROS, J.; BALBONTÍN, F. Spatio-temporal variability of ichthyoplankton and its relationship with oceanographic conditions at the shelf break off Chilean Patagonia (43°S – 51°S). **Mar Biol Res**, v. 14, p. 191-202, 2018.

OVERTON, J. L.; MEYER, S.; STØTTRUP, J.; PECK, M. A. Role of heterotrophic protists in first feeding by cod (*Gadus morhua*) larvae. **Marine Ecology Progress Series**, v. 410, p. 197-204, 2010.

PETERSON, R. G.; STRAMMA, L. Upper-level circulation in the South Atlantic Ocean. **Progr Oceanogr**, v. 26, p. 1-73, 1991.

PIELOU, E. C. **The interpretation of ecological data: a primer on classification and ordination**. New York: Wiley, 1984. 263 pp.

PITMAN, E. J. G. Significance tests which may be applied to samples from any populations. **Supplement to the Journal of the Royal Statistical Society**, v. 4, p. 119-130, 1937.

PURCELL, J. E. Predation on fish eggs and larvae by pelagic cnidarians and ctenophores. **Bulletin of Marine Science**, v. 37, p. 739-755, 1985.

PURCELL, J. E. Predation on fish larvae by *Physalia physalis*, the Portuguese man of war. **Marine Ecology Progress Series**, v. 19, p. 189-191, 1984.

PURCELL, J. E.; ARAI, M. N. Interactions of pelagic cnidarians and ctenophores with fish: A review. **Hydrobiologia**, v. 451, p. 27-44, 2001.

R CORE TEAM. **R**: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. 2016. URL <https://www.R-project.org>.

REGLERO, P.; ORTEGA, A.; BLANCO, E.; FIKSEN, Ø.; VIGURI, F. J.; GÁNDARA, F.; SEOKA, M.; FOLKVORD, A. Size-related differences in growth and survival in piscivorous fish larvae fed different prey types. **Aquaculture**, v. 433, p. 94-101, 2014.

REITAN, K. I.; RAINUZZO, J. R.; ØIE, G.; OLSEN, Y. A review of the nutritional effects of algae in marine fish larvae. **Aquaculture**, v. 155, p. 207-221, 1997.

RICHARDS, W. J. **Early Stages of Atlantic Fishes**: an identification guide for the Western Central North Atlantic. Florida: CRC Press, 2006. 2640 pp.

ROCHA, A. F.; SILVA-FALCÃO, E. C.; SEVERI, W. Alimentação das fases iniciais do peixe-rei *Atherinella brasiliensis* (Atherinopsidae) no estuário do Rio Jaguaribe, Itamaracá, PE. **Revista Brasileira de Ciências Agrárias**, v. 3, p. 365-370, 2008.

RODRÍGUEZ-GRAÑA, L.; CASTRO, L.; LOUREIRO, M.; GONZÁLEZ, H. E.; CALLIARI, D. Feeding ecology of dominant larval myctophids in an upwelling area of the Humboldt Current. **Marine Ecology Progress Series**, v. 290, p. 119-134, 2005.

RSTUDIO TEAM. **RStudio**: integrated development for R. RStudio, Inc., Boston, MA. 2016. <http://www.rstudio.com>

SABATÉS, A.; BOZZANO, A.; VALLVEY, I. Feeding pattern and the visual light environment in myctophid fish larvae. **Journal of Fish Biology**, v. 63, p. 1476-1490, 2003.

SABATÉS, A.; OLIVAR, M. P. Variation of larval fish distributions associated with variability in the location of a shelf-slope front. **Mar Ecol Prog Ser**, v. 135, p. 11-20, 1996.

SAMPEY, A.; MCKINNON, A. D.; MEEKAN, M. G.; MCCORMICK, M. I. Glimpse into guts: overview of the feeding of larvae of tropical shorefishes. **Marine Ecology Progress Series**, v. 339, p. 243-257, 2007.

SANTANA, J. R.; COSTA, A. E. S. F.; VELEDA, D.; SCHWAMBORN, S.; MAFALDA JR, P. O.; SCHWAMBORN, R. Ichthyoplankton community structure on the shelf break off Northeastern Brazil. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, *no prelo*.

SASSA, C. Feeding ecology of *Symbolophorus californiensis* larvae (Teleostei: Myctophidae) in the southern transition region of the western North Pacific. **Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom**, v. 90, p. 1249-1256, 2010.

SASSA, C.; KAWAGUCHI, K. Larval feeding habits of *Diaphus tetha*, *Protomyctophum thompsoni*, and *Tarletonbeania taylori* (Pisces: Myctophidae) in the transition region of the western North Pacific. **Marine Ecology Progress Series**, v. 298, p. 261-276, 2005.

SASSA, C.; MOSER, H. G.; KAWAGUCHI, K. Horizontal and vertical distribution patterns of larval Myctophid fishes in the Kuroshio Current region. **Fish Oceanogr**, v. 11, p. 1-10, 2002.

SASSA, C.; TSUKAMOTO, Y. Inter-annual comparison of diet and daily ration of larval jack mackerel *Trachurus japonicus* in the southern East China Sea. **Journal of Plankton Research**, v. 34, p. 173-187, 2012.

SASSA, C.; TSUKAMOTO, Y.; KONISHI, Y. Diet composition and feeding habits of *Trachurus japonicus* and *Scomber* spp. larvae in the shelf break region of the East China Sea. **Bulletin of Marine Science**, v. 82, p. 137-153, 2008.

SCHINDELIN, J.; ARGANDA-CARRERAS, I.; FRISE, E. et al. Fiji: an open-source platform for biological-image analysis. **Nature Methods**, v. 9, p. 676-682, 2012.

SCHOTT, F. M.; DENGLER, M.; ZANTOPP, R.; STRAMMA, L.; FISCHER, J.; BRANDT P. The shallow and deep western boundary circulation of the South Atlantic at 5°–11°S. **J Am Meteorol Soc**, v. 35, p. 2031-2053, 2005.

SEVERI, W.; URACH, B. F.; CASTRO, M. F. Ocorrência de *Microsdesmus bahianus* e *M. longipinnis* (Teleostei: Microdesmidae) larvae and juveniles in estuaries of the State of Pernambuco, Brazil. **Revista Brasileira de Ciências Agrárias**, v. 3, p. 360-364, 2008.

SHANNON, C. E. A. Mathematical Theory of Communication. **Bell Syst Tech J**, v. 27, p. 379-423, 1948.

SHOJI, J.; AOYAMA, M.; FUJIMOTO, H.; IWAMOTO, A.; TANAKA, M. Susceptibility to starvation by piscivorous Japanese Spanish mackerel *Scomberomorus niphonius* (Scombridae) larvae at first feeding. **Fisheries Science**, v. 68, p. 59-64, 2002.

SHOJI, J.; TANAKA, M. Strong piscivory of Japanese Spanish mackerel larvae from their first feeding. **Journal of Fish Biology**, v. 59, p. 1682-1685, 2001.

SIFA, L.; MATHIAS, J. A. The critical period of high mortality of larvae fish – a discussion based on current research. **Chinese Journal of Oceanology and Limnology**, v. 5, p. 80-96, 1987.

SOUZA, C. S.; LUZ, J. A. G.; MACEDO, S.; MANUEL, J. F. M.; MAFALDA Jr, P. O. Chlorophyll a and nutrient distribution around seamounts and islands of the tropical south-western Atlantic. **Mar Freshw Res**, v. 64, p. 168-184, 2013.

SOUZA, C. S.; MAFALDA Jr, P. O. Distribution and abundance of Carangidae (Teleostei, Perciformes) associated with oceanographic factors along the Northeast Brazilian Exclusive Economic Zone. **Braz Arch Biol Technol**, v. 51, p. 1267-1278, 2008.

STRAMMA, L.; ENGLAND, M. On the water masses and mean circulation of the South Atlantic Ocean. **J Geophys Res C**, v. 104, p. 863-883, 1999.

STRAMMA, L.; HÜTTL, S.; SCHAFSTALL, J. Water masses and currents in the upper tropical northeast Atlantic off northwest Africa. **J Geophys Res C**, v. 110, p. 1-18, 2005.

SUN, J.; LIU, D. Geometric models for calculating cell biovolume and surface area for phytoplankton. **Journal of Plankton Research**, v. 25, p. 1331-1346, 2003.

TRAVASSOS, P.; HAZIN, F. H. V.; ZAGLAGIA, J. R.; ADVÍNCULA, R.; SCHOBER, J. Thermohaline structure around seamounts and islands off North-Eastern Brazil. **Arch Fish Mar Res**, v. 47, p. 211-222, 1999.

VAN DER MEEREN, T. Algae as first food for cod larvae, *Gadus morhua* L.: filter feeding or ingestion by accident? **Journal of Fish Biology**, v. 39, p. 225-237, 1991.

VELEDA, D.; ARAUJO, M.; ZANTOPP, R.; MONTAGNE, R. Intraseasonal variability of the North Brazil Undercurrent forced by remote winds. **J Geophys Res**, v. 117, C11024, 2012.

VERA-DUARTE, J. A.; LANDAETA, M. F. Feeding habits and dietary overlap during the larval development of two sandperches (Pisces: Pinguipedidae). **Scientia Marina**, v. 81, p. 195-204, 2017.

VERA-DUARTE, J.; LANDAETA, M. F. Diet of labrisomid blenny *Auchenionchus variolosus* (Valenciennes, 1836) (Labrisomidae) during its larval development off central Chile (2012-2013). **Journal of Applied Ichthyology**, v. 32, p. 46-54, 2016.