

**FUNDAÇÃO UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE
PÓS-GRADUAÇÃO EM OCEANOGRAFIA BIOLÓGICA**

**Distribuição, Biomassas e Ecologia de
Macrouridae (Teleostei, Gadiformes) no Talude
Continental do Sul do Brasil, com ênfase em
Coelorinchus marinii Hubbs 1934 e
Malacocephalus occidentalis Goode & Bean 1885**

Luciano Gomes Fischer

Tese apresentada ao Programa de Pós-graduação em Oceanografia Biológica da Universidade Federal do Rio Grande, como requisito parcial à obtenção do título de DOUTOR.

Orientador: Dr. Manuel Haimovici

RIO GRANDE
Agosto de 2012

FURG
INSTITUTO DE OCEANOGRRAFIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM OCEANOGRRAFIA BIOLÓGICA

CONVIDA PARA A DEFESA DE TESE DE DOUTORADO EM
OCEANOGRRAFIA BIOLÓGICA

Do

Oc. Luciano Gomes Fischer

Orientador: Prof. Dr. Manuel Haimovici

INTITULADA

Distribuição, Biomassas e Ecologia de Macrouridae (Teleostei,
Gadiformes) no Talude Continental do Sul do Brasil, com
ênfase em *Coelorinchus marinii* Hubbs 1934 e
Malacocephalus occidentalis Goode & Bean 1885

COMISSÃO EXAMINADORA:

- Prof. Dr. Manuel Haimovici, Instituto de Oceanografia - FURG
- Prof. Dr. Carolus Maria Vooren, Instituto de Oceanografia - FURG
- Prof. Dr. Jorge Pablo Castello, Instituto de Oceanografia - FURG
- Prof. Dr. Lauro Madureira, Instituto de Oceanografia - FURG
- Profa. Dra. Carmen Lúcia Del Bianco Rossi-Wongtschowski -
Instituto Oceanográfico, USP
- Prof. Dr. Paulo Alberto Silva da Costa, Departamento de Ecologia e
Recursos Marinhos - Universidade Federal do Estado do Rio de
Janeiro (UNIRIO)

DATA: 13.08.2012

HORA: 09:30 HS.

LOCAL: SALA DE REUNIÕES DO INSTITUTO DE OCEANOGRRAFIA
BASE OCEANOGRÁFICA
- CAMPUS CARREIROS -

Resumo:

Os peixes da família Macrouridae apresentaram uma das maiores biomassas entre os peixes demersais em cruzeiros de pesquisa no Sudeste-Sul do Brasil entre 300-600m. Embora não sejam alvo da pesca no Brasil, estão entre os principais itens no descarte da pesca de arrasto no talude, sofrendo impacto similar às espécies-alvo. Dados de dois cruzeiros sazonais de arrasto de fundo foram utilizados para analisar a distribuição, abundância, densidade, composição de comprimentos e estimativas de biomassas para sete espécies de Macrouridae do talude superior do Sudeste-Sul do Brasil: *Coelorinchus marinii*, *Malacocephalus occidentalis*, *M. laevis*, *Lucigadus ori*, *Hymenocephalus billsam*, *Ventrifossa macropogon* e *V. mucocephalus*. A biomassa total foi estimada em 5,5 e 8,3 kt, respectivamente, no inverno-primavera e verão-outono, das quais *C. marinii* e *M. occidentalis* compuseram 98%. Amostras mensais da pesca comercial foram adicionalmente usadas para analisar a ecologia trófica das quatro espécies mais abundantes no talude superior do Sul do Brasil. Foram analisadas a composição da dieta, as mudanças ontogenéticas, as variações sazonais, a sobreposição alimentar intra e interespecífica, a fauna parasitária e aspectos da morfologia funcional relacionada à alimentação. *C. marinii* consumiu presas pequenas da infauna, epifauna, plâncton, nécton e carcaças, aproveitando presas em manchas ou agregações. *M. occidentalis* apresentou certa seleção por presas maiores e de coluna d'água, além de caranguejos e carcaças. As duas espécies apresentaram mudanças ontogenéticas e variações sazonais na composição da dieta, ocasionando mudanças nos padrões de sobreposição, mas em geral houve uma baixa sobreposição alimentar. As distintas morfologias funcionais encontradas refletiram em diferenças na dieta e nas estratégias de alimentação das espécies. Para *C. marinii* e *M. occidentalis* foram contruídos mapas com densidades, áreas de desova, índice alimentar, proporções de sexos e de imaturos/maturos, que foram relacionadas aos processos oceanográficos, fornecendo uma visão sobre as estratégias de vida e processos que regulam os padrões de distribuição e abundância. Ambas as espécies apresentaram variação sazonal na extensão e localização das áreas de desova. A maioria das fêmeas de *C. marinii* estavam maduras (90%), sugerindo que assentam ao fundo simultaneamente à maturação e que os juvenis são pelágicos, enquanto *M. occidentalis* apresentou muitos juvenis e poucas fêmeas maduras, assentando ao fundo bem antes da maturação. São identificados e descritos três processos responsáveis pelos padrões de distribuição e abundância encontrados nestas espécies. Sugere-se que áreas encontradas com elevadas biomassas de Macrouridae (carniceiros) sejam causadas por zonas de ocorrência semi-permanente de processos de mesoescala (e.g. vórtices). Esses processos aumentam a produtividade e possibilitam elevadas biomassas de organismos de vida-curta encontradas em camadas superiores, e por outro lado, aumentam a concentração, mortalidade e disponibilidade de carcaças desses organismos, favorecendo predadores carniceiros. Esses processos podem ser responsáveis por inconsistências nas biomassas de megafauna e macrofauna encontradas em alguns estudos, onde biomassas de megafauna foram da mesma ordem de grandeza ou maiores que as de macrofauna, contradizendo o princípio Eltoniano.

Palavras-chave: Atlântico Sudoeste, alimentação, reprodução, descarte, morfologia funcional, relações tróficas, ontogenia, peixes de águas profundas.

Abstract:

Macrourids are among the most abundant and diverse demersal fishes in all deep oceans, including the Southwestern Brazilian continental slope. Although not targeted by Brazilian fisheries, they suffer impact similar than the target species, being among the most discarded fishes by deep bottom trawling.

Trophic Ecology: Data from research surveys and commercial fishing were used to analyze the trophic ecology of four species inhabiting the upper slope of southern Brazil: *Coelorinchus marinii*, *Malacocephalus occidentalis*, *M. laevis* and *Lucigadus ori*. For the two abundant ones, ontogenetic changes, seasonal variations, intra- and interspecific dietary overlap, parasite fauna and aspects of functional morphology are also described. *C. marinii* had an extremely diverse diet, preying infauna, epifauna, plankton, necton and carcasses. *M. occidentalis* fed on larger and nektonic prey, but also included crabs and carcasses in the diet. Both species showed ontogenetic shifts and seasonal variations in diet composition, both leading to changes in intra- and interspecific diet overlap patterns. Species showed quite distinct feeding anatomy and proportions of body with mouth size, reflecting on feeding strategies. There was little interspecific food overlap. In most cases when the diet was more similar there was a spatial segregation. The coexistence of these species appears to be facilitated by the development of different functional morphologies and feeding strategies. A considerable portion of the diet of these species is due to the consumption of carcasses of pelagic and mesopelagic organisms, and even insects, bypassing the benthic trophic web. Conservative (minimum) estimates of the mean weight of carcasses in diet ranged from 3 to 20%, increasing with the size of the predators and towards deeper waters. *C. marinii* showed a lower consumption of carcasses and a high proportion of mesopelagic fishes and cephalopods, however, the analysis of the feeding morphology and prey size leads to believe that most of these two groups of prey were consumed as carcasses. This source of food bypass the detritus food chains and connect the concentrations of macrourids to fluctuations in the abundance of epi and mesopelagic organisms and to oceanographic processes that increase their concentration and mortality (e.g. mesoscale anticyclonic eddies).

Distribution, Biomass and Oceanography: Data from two seasonal bottom trawl surveys were used to provide information on distribution, abundances, densities, size-composition and biomass estimates for seven species: *Coelorinchus marinii*, *Malacocephalus occidentalis*, *M. laevis*, *Lucigadus ori*, *Hymenocephalus billsam*, *Ventrifossa macropogon* and *V. mucocephalus*. The total biomass was estimated in 5.5 and 8.3 kt respectively in winter-spring and summer-autumn. *C. marinii* and *M. occidentalis*

comprised 98% of the biomass. For these two abundant species, surface maps were made with spawning areas, feeding index, sex and immature/mature ratios, and were related to oceanographic processes, providing insights on strategies and important processes regulating distribution and abundance patterns. Both species showed a marked seasonal variation in the extent and location of spawning areas. Most *C.marinii* females were mature (90%), suggesting an early maturation during pelagic phase and acquiring demersal habit just prior the onset of maturation, while *M.occidentalis* showed few matures females and settle to bottom well before maturity. Temperature rather than depth seems to be the main factor regulating the batimetric distribution of both species. We describe three processes responsible for distribution and abundance patterns found in these species. Different patterns of spatial segregation were found in both species, related with depth, sex and maturity.

It is suggested that areas with high biomass Macrouridae (scavengers) are induced by zones of occurrence semi-permanent mesoscale processes (e.g. eddies). These processes increase productivity and enable large biomass of short-lived organisms found in the upper layers, and also increase the concentration, mortality and availability of carcasses, favoring scavenger predators. These processes may be responsible for inconsistencies in biomass of megafauna and macrofauna found in some studies, where biomass of megafauna was of the same order of magnitude or larger than macrofauna, contradicting the Eltonian principle. It is suggested that future studies attempt to relate mesoscale processes with the biomass of potential short-lived prey in surface waters and higher biomass of scavengers. This work highlights the importance of the study of ocean dynamics, combining biological and oceanographic observations, trying to understand the role of mesoscale physical processes on the distribution and abundance patterns of species.

Key-words: Southwestern Atlantic, reproduction, ontogeny, feeding ecology, functional anatomy, discards, deep-sea fisheries, trophic relationship.

Agradecimentos

Ao prof. Dr. Manuel Haimovici (IO, FURG), pela competência na orientação, apoio e confiança ao longo desses anos.

Aos membros da banca examinadora pelas valiosas conversas, críticas e sugestões: prof. Dra. Carmen LDB Rossi-Wongtschowski (IO-USP), prof. Dr. Jorge Pablo Castello (IO-FURG), prof. Dr. Carolus Maria Vooren (IO-FURG), prof. Dr. Lauro Saint-Pastous Madureira (IO-FURG), prof. Dr. Paulo Alberto Silva da Costa (UNIRIO).

Meu apreço especial à estimada profa. Carmen Rossi-Wongtschowski, pelo esforço em corrigir a tese mesmo durante sua recuperação. Ao exemplar prof. Castello, por suas verdadeiras aulas em cada conversa nossa e valiosas discussões.

Ao prof. Lauro Madureira pelos dados de macrourídeos. À Carmen Rossi-Wongtschowski e apoio no REVIZEE, pelos dados dos macrourídeos e CTD, e à Carolina Siliprandi, pela organização e envio destes dados.

Aos meus filhos, que apoiaram e se privaram de minha atenção em diversos momentos para a finalização dessa etapa.

Aos meus pais, pelo exemplo, apoio e incentivo incondicionais durante toda a vida.

Às minhas irmãs, pela alegria das nossas convivências e encontros.

À MSc. Patrícia Luciano Mancini, pelas inúmeras revisões, discussões, apoio e companheirismo, retornando-me ao rumo da ciência e da vida.

Ao Márcio Freire, pelo auxílio nas amostragens infundáveis e indispensáveis para a conclusão da tese.

Aos colegas de valiosas discussões: Gonzalo & Cris, Burns, Denis e Leo Moraes.

À querida Vera e Edu, pelo apoio, competência e responsabilidade na COMCUR. Ao Votto, pelo apoio na secretaria do IO.

À equipe do Lab. Demersais, pelo auxílio nas amostragens e discussões.

Vários pesquisadores auxiliaram na identificação de conteúdo: Cefalópodes: Dra. Roberta Aguiar dos Santos (CEPSUL/ ICMBio); Amphipoda: Dra. Cristiana S. Serejo (MNRJ); Bivalvia e Gastropoda: Dra. Paula Spotorno (MO-FURG); Polychaeta: Msc Raphael Mathias Pinnotti e Dr. Roberto Carlos D. Martins

(CESAM, Univ.Aveiro), Dados de ovos e larvas de Macrouridae: Dr. José H Muelbert (IO-FURG); Isópodes: Dra. Elis Regina Lopes Leitzke (IB, FURG); Copepoda Dr. Erik Dr. Muxagata (IO-Furg); Foraminifera, MSc. Elis Regina Ribas (LaFMA-UFPR); Parasitas: Dr. José L. Luque Alejos (UFRRJ) e MSc. Philippe V Alves (UFPR); Brachyura Dr. Marcos Alaniz (IO-FURG); Dendobranchiata Dr. Luiz Felipe Dumont (IO-FURG) Ao Dr. Luis Romano (ICB, FURG) pela confecção de lâminas histológicas.

Ao comandante e a valorosa e eficiente tripulação do N/Oc “Atlântico Sul”.

Ao Programa REVIZEE, que possibilitou a coleta do material.

Aos responsáveis pela Torquato Pontes, pelas informações, acesso aos barcos, ao local de desembarque e doação de espécimens para estudos.

Ao armador e ao mestre da embarcação “Xodó do Millenium” pelas informações das entrevistas e doação das amostras coletadas na pesca.

À CAPES pela bolsa de doutorado que possibilitou esse estudo.

Índice Geral

Resumo:	i
Abstract:	ii
Agradecimentos.....	iv
Índice Geral.....	6
Lista de Tabelas.....	7
Lista de Figuras	9
Lista de Anexos	13
Introdução Geral.....	14
Estrutura da tese	16
Ecologia Alimentar de Macrouridae (Teleostei, Gadiformes) do Talude Continental (100-600m) do Sul do Brasil, Oceano Atlântico Sudoeste	17
1. Introdução	20
2. Métodos.....	25
3. Resultados	39
4. Discussão	95
5. Conclusões	143
6. Referências	148
Apêndice 1. Manuscrito:.....	175
Grenadier Fishes (Gadiformes, Macrouridae) from Upper Slope of Southern Brazil: Distribution, Biomass, Biological Aspects, and their relations with Oceanographic Processes.....	175
1. Introduction	178
2. Material and Methods.....	179
3. Results.....	183
4. Discussion	190
5. Conclusions	201
6. References	204
7. Tables.....	212
7. Tables.....	212
8. Figures.....	214
Apêndice 2. Relações Comprimento-Peso dos Macrouridae do Sudeste-Sul do Brasil.	225
Anexos	229

Lista de Tabelas

Ecologia Alimentar de Macrouridae (Teleostei, Gadiformes) do Talude Continental (100-600m) do Sul do Brasil, Oceano Atlântico Sudoeste.

Tabela 1. Número de peixes coletados para elaboração do presente estudo.	39
Tabela 2. Sumário dos dados coletados. dp = desvio padrão (entre parênteses).....	40
Tabela 3. Número total, médio e máximo de táxons e presas encontrados nos estômagos.....	43
Tabela 4. Caracterização da dieta dos Macrouridae. Percentual da frequência de ocorrência (%O), do peso (%P), número (%N) e índice de importância relativa (%IRI). Valores entre 10-20% em <i>itálico</i> e cinza claro, acima de 20% em negrito e cinza escuro.	47
Tabela 5: Resultados da análise multivariada de variância (PERMANOVA+) para os efeitos principais entre os fatores “Período” (fixo) e “Classe de Peso” (aleatório) e para <i>Coelorinchus marinii</i> e <i>Malacocephalus occidentalis</i> , calculado a partir da matriz de similaridade de Bray-Curtis baseada na composição em peso com transformação na raiz quadrada.	56
Tabela 6: Resultados da análise multivariada de variância (PERMANOVA+) para a comparação entre os pares do fator “Período”, dentro do fator “Classe de Peso” para <i>Coelorinchus marinii</i> e <i>Malacocephalus occidentalis</i>	56
Tabela 7: Similaridade na composição alimentar entre as classes de peso por espécies*. Matriz de similaridade de Bray-Curtis (=índice de sobreposição alimentar de Schoener), calculada a partir da média do percentual em peso das 12 principais categorias de presas (Anexo 3., %P). Valores acima de 60 indicam sobreposição alimentar significativa.	64
Tabela 8: Similaridade na composição alimentar por períodos do ano entre os grupos de peso de cada espécie*. Valores acima de 60 indicam sobreposição alimentar significativa. Matriz de similaridade de Bray-Curtis padronizada pelo total, com transformação de raiz quadrada, calculada a partir da média do percentual em peso das 13 categorias de presas.	68
Tabela 9. Pesos médios dos itens (g), número médio de presas e de itens alimentares.	70
Tabela 10. Frequência de parasitas e cistos nos Macrouridae.	75
Tabela 11. Relação entre a presença de sedimento e algumas categorias de presas em <i>Coelorinchus marinii</i>	76

Grenadier fishes (Gadiformes, Macrouridae) from Upper Slope of Southern Brazil: Distribution, Biomass, Biological Aspects, and their relations with oceanographic processes

Table 1. Areas (in km²) and number of fishing hauls by depth and sector for winter-spring (ws) and summer-autumn (sa) surveys. _____ 212

Table 2. Results of factorial ANOVAs for bottom temperature on hauls, using areas and seasons as factors, run separately for each bathymetric stratum. _____ 212

Table 3. Total catches, mean sizes, weights and environmental parameters of macrourids in research cruises. SD=Standard deviation. Asterisks denote contribution <1%. _____ 212

Table 4. Results of full factorial ANOVAs, testing for differences on bottom temperatures and distribution depths of *C.marinii* and *M.occidentalis* using as factors areas (SBS/ SBB) and season (winter-spring/ summer-autumn). _____ 213

Table 5. Mean abundances (kg/km²) of macrourids. _____ 213

Table 6. Total estimated biomass and the respective confidence interval (CI90%) by surveys and average contribution to Macrouridae biomass; *percentual of increase of biomass in summer-autumn surveys*. _____ 213

Lista de Figuras

Ecologia Alimentar de Macrouridae (Teleostei, Gadiformes) do Talude Continental (100-600m) do Sul do Brasil, Oceano Atlântico Sudoeste.

- Figura 1.** As quatro espécies de Macrouridae estudadas. _____ 24
- Figura 2.** Posições dos 126 lances de pesca realizados entre 100-600m nas prospecções pesqueiras com rede de arrasto-de-fundo na Região Sul em 2001-2002. A área de pesca do barco de arrasto-de-profundidade “Xodó do Millenium”, cujos desembarques foram amostrados entre novembro de 2006 a outubro de 2008, é indicada, representando as áreas de menor esforço de pesca (amarelo) até as de maior esforço (vermelho). _____ 28
- Figura 3.** Medidas da altura e largura da boca em **(A)** *Coelorinchus marinii* e **(B)** *Malacocephalus occidentalis*. _____ 37
- Figura 4.** Número de exemplares coletados e de estômagos analisados por classes de comprimento. O valor do eixo das abscissas indica o início da classe de comprimento de 30mm. _____ 40
- Figura 5.** Área de captura de *Coelorinchus marinii*, *Malacocephalus occidentalis*, *M. laevis* e *Lucigadus ori*. _____ 42
- Figura 6.** Percentual do total capturado por estratos de profundidade de *Coelorinchus marinii*, *Malacocephalus occidentalis*, *M. laevis* e *Lucigadus ori*. _____ 42
- Figura 7.** Número acumulado de itens alimentares (táxons) nos estômagos de *C. marinii* e *M. occidentalis*, calculados através da média de 1.000 permutações na ordem dos dados. O gráfico mostra o número amostrado de estômagos e a taxa de variação de táxons em cada espécie. As linhas pontilhadas representam o desvio padrão das permutações. _____ 43
- Figura 8.** Caracterização da dieta das quatro espécies de Macrouridae. Percentual da frequência de ocorrência (%O), do número (%N) e do peso (%P). _____ 48
- Figura 9.** Percentual em peso (%P), Índice de importância relativa (%IRI) das quatro espécies de Macrouridae estudadas. As presas natantes (planctônicos + nectônicos) estão representadas em cores e as presas de fundo (bentônicos + infauna) em padrões preto-e-branco. _____ 48
- Figura 10.** Mudança na dieta com a ontogenia: Composição da dieta por classes de peso de *C. marinii* e *M. occidentalis*. Percentuais do peso, do número e do Índice de Importância Relativa (%IRI) das principais categorias de presa. _____ 51
- Figura 11.** Padrões de tendências na frequência de ocorrência (%O) das principais categorias de presas de *C. marinii* e *M. occidentalis* conforme o crescimento. **(A)** Categorias de presas cujo %O aumentou com o peso do peixe, **(B)** categorias que se mantiveram similares em *C. marinii*. **(C)** Categorias de presas em que o %O aumentou com o crescimento, **(D)** que se mantiveram similares, e **(E)** que tiveram declínio relacionado ao crescimento em *M. occidentalis*. _____ 52
- Figura 12.** Número esperado de espécies (itens alimentares) para números padronizados de presas retiradas aleatoriamente da população, calculados através da técnica de rarefação. _____ 54
- Figura 13.** Percentual em peso das principais categorias de presa de *Coelorinchus marinii* por “classes de peso” em cada “período”, *frio* (junho-novembro) e *quente* (dezembro-maio). A linha divide aproximadamente as presas natantes (planctônicas+nectônicas) das de fundo (bentônicas+infauna). 57

Figura 14. Percentual em peso das principais categorias de presa de *Malacocephalus occidentalis* por “classes de peso” em cada “período”, *frio* (junho-novembro) e *quente* (dezembro-maio). _____ 57

Figura 15. *Box-plot* da média e IC95% do Índice de Repleção estomacal (IR) de (A) *Coelorinchus marinii* e (B) *Malacocephalus occidentalis* por classes de peso (g) e em dois períodos do ano, *frio* (junho-novembro) e *quente* (dezembro-maio). A linha tracejada indica a média geral para cada espécie. O número de estômagos em cada período e classe de peso figura logo acima do eixo, em itálico. Dados dos cruzeiros e da pesca comercial. _____ 59

Figura 16. Percentual acumulado do total de peixes (frequência acumulada) em relação ao índice de repleção (IR). *Em destaque as frequências (percentual do total de peixes) de C.marinii e M.occidentalis com IR abaixo de 1% e 2%. IR médio de C.marinii =1,1%, de M.occidentalis=2,0%.* _____ 60

Figura 17. Variação no índice de repleção (IR) em relação ao horário de captura para *Coelorinchus marinii* e *Malacocephalus occidentalis*. Linha central=média, caixa= IC95%. O número de amostras figura em itálico. _____ 61

Figura 18. Variações no consumo das principais categorias de presa em *Coelorinchus marinii* e *Malacocephalus occidentalis* em três horários de captura. **A-B** peso do item/peso total do conteúdo; **C-D** peso médio do item/peso do predador. Número total de amostras por espécie e horário de captura é o mesmo da **Figura 17**. _____ 62

Figura 19. Média do percentual em peso por estágios de digestão (GD) das quatro espécies de Macrouridae. _____ 63

Figura 20. Análises de agrupamento (A, cluster) e escalonamento multidimensional (B, MDS) originadas da matriz de similaridade de Bray-Curtis calculada a partir da média do percentual em peso das 12 categorias de presas (Anexo 3., %P), com transformação da raiz quadrada. As correlações das principais variáveis (categorias de presas) responsáveis pela ordenação foram sobrepostas como vetores das correlações de Spearman ($\rho > 0,6$), indicando a direção de aumento no consumo. O tamanho dos vetores indica a força da correlação, o raio do círculo indica correlação=1 (máxima). As duas setas em cinza mostram a direção do menor para o maior grupo de peso de *C.marinii* e de *M.occidentalis*. ____ 65

Figura 21. Análises de agrupamento (A-B, cluster) e escalonamento multidimensional (C-D, MDS) originadas da matriz de similaridade de Bray-Curtis, calculada a partir da média do percentual em peso das 12 categorias de presas em cada período do ano (*quente* e *frio*). As correlações das principais variáveis (categorias de presas) responsáveis pelo agrupamento e ordenação foram sobrepostas como vetores das correlações de Spearman, indicando a direção de aumento no consumo. O tamanho dos vetores indica a força da correlação, o raio do círculo indica correlação=1 (máxima). *L.ori* e *M.laevis* foram agrupados. As setas mostram a direção para o maior grupo de peso de cada espécie. _____ 69

Figura 22. *Box-plot* das médias e erro-padrão das médias do peso das presas (A-B) e número de presas (C-D) por classes de peso em *C.marinii* e *M.occidentalis*. _____ 71

Figura 23. Relações entre a batimetria e o consumo: Médias do índice de repleção (IR) (A, B), do número de presas (C, D), e do peso das presas (E, F) por estratos de profundidade. Apenas dados dos cruzeiros de pesquisa. *M.occidentalis* não foi representado na profundidade de 200m por conter poucos dados. _____ 73

Figura 24. As relações entre (A) comprimento total (CT, mm) vs diâmetro da boca (mm) e (B) peso total (PT, g) vs diâmetro da boca, (C) CT vs área da boca (mm²) vs (D) PT vs área da boca (mm²) das quatro espécies de Macrouridae estudadas. _____ 74

Figura 25: Frequência de parasitas e cistos por classes de peso em *C.marinii* e *M.occidentalis*. _____ 75

Figura 26. Variações no índice hepatossomático de *Coelorinchus marinii* por (A) classes de peso e (B) meses. Pontos indicam as médias, retângulos o IC95%, e linhas verticais os valores extremos. Os triângulos mostram o percentual de peixes com IHS elevado (>8%). O número amostrado figura na parte superior, em itálico. _____ 77

- Figura 27.** Variações mensais nos índices de repleção (IR), gonadosomático (IGS), e hepatossomático (IHS) de fêmeas de *Coelorinchus marinii* coletados entre 2007-2008 em desembarques da pesca comercial. As barras representam o erro padrão das médias. _____ 78
- Figura 28.** As quatro espécies de Macrouridae estudadas, com detalhes da cabeça, posição da boca, protrusão da maxila e mandíbula e dentes: (A) *Coelorinchus marinii*, (B) *Lucigadus ori*, (C) *Malacocephalus occidentalis* e (D) *Malacocephalus laevis*. As escalas representam 2 cm. _____ 80
- Figura 29.** Detalhe das papilas gustativas e pequenos dentes no lábio inferior de *Malacocephalus occidentalis*. (material fixado). _____ 83
- Figura 30.** Cabeça de *Coelorinchus marinii*. No detalhe a narina com as lamelas olfativas em forma de roseta. *Observa-se também uma crista de fortes escamas contornando o focinho*. Espécimen fixado. 83
- Figura 31.** A) Detalhe dos canais da cabeça (em laranja), neuromastos e cérebro de *Coelorinchus flabelliespinis*. Linha traçada entre cada “almofada” sensorial. fb=prosencéfalo, ob=bulbo olfativo, oo=órgão olfativo (em amarelo), on=nervo olfativo. B) Diagrama da seção transversal da cabeça de *C. carminatus*, mostrando os olhos e canais da linha lateral. Os sinais ondulados representam preenchimento por muco. C=cúpula, soc=canal da linha lateral supraorbital, mc=canal mandibular. Figuras extraídas de Marshall (1965), com permissão. _____ 84
- Figura 32.** Modelo conceitual dos principais componentes da dieta de *Coelorinchus marinii* no sul do Brasil em relação à ontogenia. _____ 88
- Figura 33.** Modelo conceitual da ecologia trófica de *Coelorinchus marinii* no Sul do Brasil. _____ 89
- Figura 34.** Modelo conceitual dos principais componentes da dieta de *Malacocephalus occidentalis* no sul do Brasil em relação à ontogenia. _____ 90
- Figura 35.** Modelo conceitual da ecologia trófica de *Malacocephalus occidentalis* no Sul do Brasil. ____ 91
- Figura 36.** Modelo conceitual das origens de energia para o ambiente de águas profundas (talude superior) no Sul do Brasil. _____ 92
- Figura 37.** Modelo conceitual das principais adaptações funcionais de macrourídeos relacionadas à alimentação, utilizando como exemplo *C. marinii*. _____ 93
- Figura 38.** Composição da frequência de comprimentos dos peixes coletados nos cruzeiros de pesquisa e os desembarques da pesca comercial. Nota-se a ausência da moda de exemplares de maior tamanho (>350mm) na pesca comercial apenas em *Malacocephalus occidentalis*, evidenciando o descarte a bordo de exemplares maiores. As frequências referem-se a exemplares coletados entre Cabo de Santa Marta ao Chuí. _____ 94

Grenadier fishes (Gadiformes, Macrouridae) from Upper Slope of Southern Brazil: Distribution, Biomass, Biological Aspects, and their relations with oceanographic processes

Figure 1. The study area with subdivisions (SBS, with sectors A-B, and SBB, with sectors C-D), main currents and enrichment processes occurring on the outer-shelf to upper-slope. In detail at bottom-right is the section defined to project the surface maps. Isobaths of 100, 200, 600 and 1000m are shown. _____ 214

Figure 2. Oceanographic parameters collected during surveys. Surfaces were created using haul depths in vertical axis and section distance in horizontal axis, following section defined on **Figure 1**. _____ 215

Figure 3. Average bottom temperatures for each depth stratum by area and season. w-s= winter-spring, s-a= summer-autumn. Vertical bars=95%CI. _____ 215

Figure 4. Bathymetric and latitudinal patterns of abundance (kg/km²) of macrourids by season. For each species both seasons sums 100%. _____ 216

Figure 5. Distribution of densities (bubbles), length composition by sexes, and estimated number of fishes (red dotted lines) of *Coelorinchus marinii*, *Malacocephalus occidentalis* and *M. laevis*. F= ratio of females/males. Vertical lines for *C.marinii* and *M.occidentalis* represents the estimated length at which 50% of females are mature; for *M.laevis* are just for visual reference. Isobaths of 100, 200, 600 and 1000 m are shown. _____ 217

Figure 6. Distribution of densities (bubbles), length composition by sexes, and estimated number of fishes (red dotted lines) of *Lucigadus ori*, *Ventrifossa macropogon* and *Hymenocephalus billsam*. F= ratio of females/males. Vertical dotted lines are for visual reference only. Isobaths of 100, 200, 600 and 1000 m are shown. _____ 218

Figure 7. Distribution of densities of *Ventrifossa mucocephalus*. Isobaths of 100, 200, 600 and 1000 m are shown. _____ 219

Figure 8. Size-depth trends in Macrouridae species. Box=SE, Vertical bars=±95%CI. Numbers referred above graphs. _____ 219

Figure 9. Bathymetric distribution of sexed juveniles and adults of *C.marinii* and *M.occidentalis*. The number of individuals is stated above the graphs. Juveniles were those smaller than LM50% for each species (See M&M). _____ 220

Figure 10. Distribution of densities (number/km²) of macrourids by depth and bottom temperature. _____ 220

Figure 11. Average depths and bottom temperatures in hauls where *C.marinii* and *M.occidentalis* were found. Vertical bars=±95%CI. SBS=Southern Brazilian Slope, SBB=Southeastern Brazilian Bight. _____ 221

Figure 12. Distribution of biological parameters of *Coelorinchus marinii*. **A-B)** abundance on hauls (kg/km²); **C-D)** average Fullness Index; **E-F)** average Gonadosomatic Index; **G-H)** proportion of juvenile and mature specimens; **I-J)** proportion of females and males. _____ 222

Figure 13. Distribution of biological parameters of *Malacocephalus occidentalis*. **A-B)** abundance on hauls (kg/km²); **C-D)** average Fullness Index; **E-F)** average Gonadosomatic Index; **G-H)** proportion of juvenile and mature specimens; **I-J)** proportion of females and males. _____ 223

Figure 14. Abundance (kg/km²) of all Macrouridae by season (survey). _____ 224

Figure 15. Proportion of Macrouridae on total teleosts (excluding small mesopelagic). _____ 224

Lista de Anexos

Anexo 1. Lista taxonômica dos itens alimentares encontrados na dieta dos macrourídeos.....	229
Anexo 2. Registro fotográfico dos principais itens alimentares / parasitas.....	237
Anexo 3. Resultados da análise de conteúdos alimentares para as principais categorias de presas, %O = frequência de ocorrência, %P = percentual em peso, %N = percentual em número, %IRI = percentual do índice de importância relativa. <i>C.marinii</i> e <i>M.occidentalis</i> estão agrupados por classes de peso. Valores acima de 10% estão em célula cinza, e acima de 30% em negrito.	251
Anexo 4. Resumo submetido Embrapoa:.....	254
Anexo 5. Artigo Submetido Panamjas: Scientific Note	255
Anexo 6. Método de Projeção do Perfil dos Cruzeiros no Software Ocean Data View	261
Anexo 7. Correção do peso do conteúdo estomacal	265
Anexo 8. Tamanho Estimado de Maturação.....	266

Introdução Geral

A família Macrouridae é uma das mais importantes entre os peixes demersais de águas profundas, sendo a de maior número de espécies dentro da Ordem Gadiformes, com mais de 400 espécies e 34 gêneros (Marshall 1965; Cohen *et al.* 1990; Iwamoto 2008). É também a família de distribuição mais ampla, ocupando todos os oceanos, do Ártico ao Antártico, com 90% das espécies habitando áreas do talude continental (200-2.000 m), e as restantes as planícies abissais (até mais de 6.000 m) e algumas nas zonas bati e mesopelágicas (Cohen *et al.* 1990; Iwamoto 2008). Possui ainda um importante papel na teia alimentar batial e em geral na comunidade da megafauna de águas profundas (Geistdoerfer 1975; Macpherson 1979; Merrett & Haedrich 1997). Em relação à biomassa, em diversas regiões do globo os peixes da família Macrouridae são o principal componente da fauna demersal de águas profundas (Cohen *et al.* 1990; Tyler 2003; Orlov & Iwamoto 2008; Bergstad *et al.* 2008).

Entre as poucas espécies comercialmente capturadas, os estoques dos macrourídeos e de muitos outros peixes de águas profundas sofreram drásticas reduções causadas pela sobre-exploração, em geral devido à falta de dados biológicos para sua avaliação e manejo adequados (Gage and Tyler 1992; Merrett and Haedrich 1997; Devine *et al.* 2006; Koslow 2007b; Devine and Haedrich 2008). O tempo necessário para a recuperação de alguns estoques é estimado entre décadas e mais de um século, isso em ausência de pesca (Baker *et al.* 2009). Apesar de sua elevada abundância e importância ecológica, a biologia da maioria dos macrourídeos é pobremente conhecida. Isso se aplica também às espécies que ocorrem em águas brasileiras, onde apenas dados sobre alimentação estão disponíveis (Martins 2000; Muto *et al.* 2005).

Com a sobre-exploração dos principais recursos pesqueiros da plataforma continental do Sul e Sudeste do Brasil, foi iniciada uma expansão da pesca para águas profundas, seguida por um aumento nos esforços de pesca sobre a plataforma externa e talude (Haimovici 1997; Dallagnolo *et al.* 2009; Perez *et al.* 2009). No início dos anos 2000, uma frota de grandes barcos estrangeiros iniciou uma pescaria no talude continental do Sul e Sudeste do Brasil (Perez *et al.* 2003, 2009; Dallagnolo *et*

al. 2009) em busca de “novos” recursos, como forma de tentar compensar a redução nos rendimentos e a crescente demanda.

Os peixes de águas profundas, na sua maioria, apresentam diversos atributos de seleção-k (Morato *et al.* 2006; Norse *et al.* 2012), impondo uma elevada vulnerabilidade e baixa resiliência à sobrepesca (Koslow *et al.* 2000; Morato *et al.* 2006; Devine *et al.* 2006; Koslow 2007a; Baker *et al.* 2009; Bailey *et al.* 2009; Priede *et al.* 2010; Norse *et al.* 2012). Os estoques de recursos de águas profundas encontrados no talude continental Brasileiro mostraram não ser diferentes: os rendimentos iniciais dessas pescarias não se sustentaram (Dallagnolo *et al.* 2009; Perez *et al.* 2009). Embora nenhum macrourídeo seja alvo de pesca em águas brasileiras, estão entre os principais componentes nos descartes de arrastos de profundidade visando camarões aristeídeos (Pereira 2009, 2011; Perez *et al.* 2012) e peixes demersais (Haimovici *et al.* 2008), sofrendo uma pressão de pesca equivalente à das espécies-alvo dessas pescarias. Os elevados níveis de esforço de pesca no talude do Sudeste e Sul do Brasil (Dias and Perez 2011a,b) reforçam a crescente necessidade de estudos sobre biologia de quase a totalidade dos organismos marinhos de águas profundas. Isto inclui informações básicas como taxonomia, distribuição, biomassa, alimentação, reprodução e crescimento, permitindo assim subsidiar a avaliação destas espécies, o manejo das pescarias que as capturam e uma compreensão do ecossistema de águas profundas.

Dada a carência de informações sobre os macrourídeos brasileiros, um dos objetivos deste estudo foi o de fornecer estimativas de densidade e biomassa da família e de cada espécie, a fim de subsidiar sua avaliação, gestão e conservação, bem como o manejo das pescarias que as capturam. São identificadas as principais áreas de distribuição, reprodução e alimentação de *C.marinii* e *M.occidentalis*. Além disso, são discutidos os principais processos oceanográficos que contribuem e regulam a distribuição, alimentação, reprodução e padrões de abundância destas espécies. O outro enfoque foi o estudo da ecologia alimentar dos macrourídeos abundantes no talude superior do sul do Brasil, onde são descritas a composição da dieta, incluindo mudanças ontogenéticas e variações sazonais, e relações alimentares, como a sobreposição alimentar. São discutidas as vias de aporte de energia usadas por estas espécies e é feita uma revisão das adaptações morfológicas funcionais dos Macrouridae relacionadas à alimentação, uma descrição da morfologia das espécies estudadas.

Estrutura da tese

A tese foi estruturada em dois tópicos centrais e independentes:

O primeiro tópico trata de aspectos da ecologia alimentar de quatro espécies de macrourídeos abundantes na região Sul do Brasil. Este tópico compreende a composição da dieta, as mudanças ontogenéticas, as variações sazonais, a sobreposição alimentar intra e interespecífica, a fauna parasitária e os aspectos da morfologia funcional relacionados à alimentação. A partir desses resultados, são também discutidas as vias de aporte de energia usadas por estas espécies.

O segundo tópico aborda a riqueza, distribuição, abundâncias, densidades, composições de comprimento, proporções de sexos, segregação sexual e estimativas de biomassas de sete espécies de macrourídeos do Sul e Sudeste. A distribuição, densidade e aspectos da alimentação, recrutamento e reprodução são relacionados aos fatores ambientais coletados e feições oceanográficas importantes. Esse tópico foi estruturado em forma de manuscrito, visando acelerar sua submissão e ao mesmo tempo ter as contribuições dos membros da banca. O manuscrito foi incorporado como Apêndice da tese por ter sido redigido em inglês.

Ao final foi incluído outro apêndice com as relações comprimento-peso das sete espécies. Seguem-se sete anexos, contendo pranchas com fotografias dos itens alimentares, detalhamentos de metodologias específicas utilizadas, lista de itens encontrados na dieta e outras tabelas muito extensas para o corpo da tese, além de resumos sobre a fauna parasitária.

**Ecologia Alimentar de Macrouridae
(Teleostei, Gadiformes) do Talude
Continental (100-600m) do Sul do Brasil,
Oceano Atlântico Sudoeste**

Sumário

1. Introdução	20
2. Métodos.....	25
2.1. Área de Estudo	25
2.2. Coleta de Dados	25
2.3. Processamento dos Dados de Alimentação	28
2.3.1. Composição da Dieta	30
2.3.2. Intensidade Alimentar	32
2.3.2. Periodicidade (ritmo) Alimentar	32
2.3.3. Mudanças Sazonais e Ontogenéticas na Alimentação.....	33
2.3.4. Sobreposição Alimentar (intra e interespecífica).....	35
2.3.5. Relações Somáticas com o Tamanho da Boca.....	36
2.3.6. Fauna Parasitária.....	37
2.3.7. Índice Hepatossomático (IHS) e Índice Gonagossomático (IGS).....	37
2.3.8. Modelos Conceituais.....	38
3. Resultados	39
3.1. Distribuição Espacial	40
3.2. Padrão Geral da Dieta das Espécies.....	41
3.2.1. <i>Coelorinchus marinii</i>	43
3.2.2. <i>Malacocephalus occidentalis</i>	45
3.2.3. <i>Malacocephalus laevis</i>	46
3.2.4. <i>Lucigadus ori</i>	46
3.3. Mudanças Ontogenéticas e Variações Sazonais na Alimentação	49
3.3.1. Mudanças Ontogenéticas	49
3.3.2. Tendências em Relação às Categorias de Presas	51
3.3.3. Diversidade de Itens Alimentares ao Longo da Ontogenia	53
3.3.4. Interação entre Ontogenia e Sazonalidade	54
3.3.5. Composição da Dieta em Relação à Ontogenia e Sazonalidade	56
3.3.6. Índice de Repleção (Intensidade Alimentar)	58
3.4. Periodicidade Alimentar.....	60
3.5. Grau de Digestão.....	62
3.6. Sobreposição Alimentar Intra e Interespecífica	63
3.6.1. Padrão Geral de Sobreposição Alimentar.....	63
3.6.2. Mudanças Sazonais na Sobreposição da Dieta	66
3.7. Ontogenia e Seletividade no Peso das Presas.....	69
3.8. Relações com a Batimetria.....	71
3.9. Relação Entre o Tamanho e Peso do Predador com o Tamanho da boca	72
3.10. Fauna Parasitária	74
3.11. Sedimento	75
3.12. Índice Hepatossomático (IHS) e Gonagossomático (IGS).....	76
3.13. Adaptações Morfológicas e Funcionais Relacionadas à Alimentação.....	78
Morfologia Funcional.....	79
Sistema Sensorial	81
3.14. Modelos Conceituais	87
3.15. Comparação entre as composições de comprimentos dos cruzeiros vs pesca comercial: evidências de descartes não reportados?.....	94

4. Discussão.....	95
4.1. <i>Comparação da Dieta Geral</i>	95
<i>Coelorinchus marinii</i>	95
<i>Malacocephalus occidentalis</i>	97
<i>Malacocephalus laevis</i>	98
<i>Lucigadus ori</i>	99
4.2. <i>Diversidade de Itens Alimentares</i>	100
4.3. <i>Ontogenia</i>	101
4.4. <i>Sobreposição Alimentar</i>	102
4.5. <i>Sazonalidade</i>	107
4.6. <i>Efeito da Distribuição Batimétrica (Ontogenético e Sazonal)</i>	109
4.7. <i>Índice de Repleção (IR)</i>	113
4.8. <i>Índice Hepatossomático (IHS) e Gonadossomático (IGS) em C.marinii</i>	116
4.9. <i>Grau de Digestão, Periodicidade alimentar</i>	118
4.10. <i>Morfologia Funcional</i>	120
<i>Adaptações Funcionais:</i>	120
<i>Tamanho da Boca</i>	121
<i>Comportamento Alimentar</i>	123
<i>Adaptações na Alimentação e Vida no Oceano Profundo</i>	125
4.11. <i>Composições de Comprimentos da Pesca Comercial vs Cruzeiros de Pesquisa:</i>	
<i>Evidência dos Descartes</i>	127
4.12. <i>Os Macrouridae na Cadeia Alimentar do Ambiente Profundo</i>	128
<i>Macrourídeos como Presas</i>	128
<i>Origens e Disponibilidade do Alimento no Oceano Profundo</i>	129
<i>Inconsistência na biomassa da megafauna em relação à macrofauna:</i>	134
4.13. <i>Parasitas</i>	141
4.14. <i>Sedimento/Diatomáceas</i>	142
5. Conclusões	143
6. Referências.....	148

1. Introdução

As Espécies Estudadas:

No sul do Brasil, os Macrouridae apresentaram a maior abundância e frequência em levantamentos realizados sobre o talude superior até 600m de profundidade na década de 1980 e 2000, com redes de arrasto de fundo (Haimovici *et al.* 1994, 1996, 2008; Fischer 2008), e também em levantamentos com redes de meia-água (Madureira 2002; Madureira *et al.* 2005). Nestes levantamentos, duas espécies representaram mais de 90% das ocorrências e abundância da família: *Malacocephalus occidentalis* e *Coelorinchus marinii*, tornando-as particularmente importantes neste hábitat e principalmente para estudos sobre a biologia. As biomassas de *C. marinii* e *M. occidentalis* foram estimadas em cerca de 5.000 t e 1.600 t, e as densidades em aproximadamente 11 e 3,8 t/km², respectivamente, para a área compreendida entre 23°S-34°40'S e 200-600m de profundidade (Haimovici *et al.* 2008).

As quatro espécies estudadas podem ser vistas na **Figura 1**. Todas pertencem à subfamília Macrourinae, a mais numerosa, com mais de 250 das 400 espécies válidas de macrourídeos. *Coelorinchus marinii* atinge até 38cm CT e ocorre apenas no Atlântico Sul ocidental, entre 200 e 766m de profundidade do Rio de Janeiro a Mar del Plata, na Argentina, e também nas Ilhas Malvinas/Falklands e Geórgia do Sul (Figueiredo & Menezes 1978; Cohen *et al.* 1990; Haimovici *et al.* 1994, 2008; Bernardes *et al.* 2005a). Duas espécies do gênero *Malacocephalus* foram estudadas. *Malacocephalus occidentalis* alcança cerca de 45cm CT, ocorrendo em águas quentes e temperadas de ambos os lados do Oceano Atlântico, entre 140-600m (Marshall 1973; Cohen *et al.* 1990; Haimovici *et al.* 1994; Bernardes *et al.* 2005). Dentre as quatro espécies estudadas, *Malacocephalus laevis* é a de maior porte (+72cm CT) e de mais ampla distribuição, ocorrendo em ambos lados do Oceano Atlântico, além do Índico e Pacífico Leste, entre profundidades de 200-1.000m, sendo comum entre 300-700m (Cohen *et al.* 1990; Iwamoto & Williams 1999; Anderson 2005; Bernardes *et al.* 2005; Oñate & Pequeño 2005). De menor porte, *Lucigadus ori* atinge cerca de 24cm CT, foi descrito para a costa da África, mas possui ocorrências também na costa do

Brasil e da Austrália, ocorrendo entre 120-1.210m (Smith 1968; Haimovici *et al.* 1994; Iwamoto & Williams 1999; Nielsen 2010) e comum entre 275 e 550m (Bernardes *et al.*, 2005).

A identificação dos macrourídeos é complexa, além de muita experiência e uma vasta e pouco acessível bibliografia, muitas vezes é necessário material comparativo. Alguns caracteres dos exemplares coletados no Sul do Brasil não conferem totalmente com os das descrições originais. A taxonomia de pelo menos duas destas quatro espécies precisa ser revisada. A primeira é *Malacocephalus laevis*, descrita originadamente para a Ilha da Madeira, possui ocorrências em diversas partes do mundo, muito distantes entre si. A outra espécie é *Lucigadus ori*, cujos caracteres da descrição original não conferem totalmente com os exemplares capturados no sul do Brasil, e também possui registros esparsos em alguns locais do mundo. Provavelmente se trata de uma espécie distinta da que foi descrita para a África (Anderson, M.E., com. pess.). Estudos morfológicos e genéticos com ambas as espécies possivelmente revelarão a existência de populações ou espécies distintas.

Estudos Realizados Sobre Macrouridae na Região

Em relação aos estudos na região, sobre *M. occidentalis* e *C. marinii* se tem algumas informações sobre a composição da dieta, composição de tamanhos e distribuição, associações de espécies e descartes na pesca comercial. Haimovici *et al.* (1994) mencionam que a dieta de *C. marinii* constitui-se de poliquetas e crustáceos bentônicos, enquanto que a dieta de *M. occidentalis* foi composta de macrocrustáceos bentônicos, mictofídeos e cefalópodes. Em relação à alimentação, a partir da análise de 102 exemplares capturados na região sul, *C. marinii* foi classificado como nectófago-bentófago, com nível trófico médio de 3,9, com peixes e invertebrados bentônicos sendo os principais itens (Martins 2000). Na Região Sudeste, foraminíferos, poliquetas, crustáceos, moluscos e peixes teleósteos foram as principais presas de *C. marinii*, e os crustáceos, teleósteos e cefalópodes em *M. occidentalis* (Muto *et al.* 2005). A partir de dados de cruzeiros de pesquisa da década de 1980 e 2000, *M. occidentalis* e *C. marinii* foram classificadas como indicadoras da “assembléia de talude” da região sul, com freqüências de ocorrência entre 50-70% na faixa de profundidade entre 200-300m e de 90-100% entre 300-600m (Fischer 2008). Neste estudo, *C. marinii* foi o principal componente em densidade nos arrastos identificados como de “assembléia de talude”, com densidades médias de 726 e 1379

indivíduos/km², respectivamente no inverno-primavera de 2001 e verão-outono de 2002. Já *M.occidentalis* teve menores densidades, entre 42 e 243 indivíduos/km² no inverno-primavera de 2001 e verão-outono de 2002, respectivamente. Em relação à pesca, os macrourídeos foram registrados como *bycatch* (rejeito) na pesca comercial no talude da região Sudeste-Sul do Brasil tanto com emalhe-de-fundo (Perez & Wahrlich 2005) e principalmente com arrasto-de-fundo (Pereira 2009, 2011).

Ausência de Estudos Biológicos Sobre o Oceano Profundo

O ecossistema marinho de águas profundas do Oceano Atlântico Sudoeste é pouco conhecido. Até mesmo estudos elementares sobre a biologia das espécies mais abundantes (e.g. reprodução, alimentação, crescimento, ciclo de vida, biomassa) são praticamente inexistentes, mesmo das espécies mais abundantes. Um dos problemas está relacionado à acessibilidade a este tipo de material - para realizar coletas em ambientes profundos se faz necessário um enorme aporte financeiro, uma embarcação capaz de efetuar coletas em grandes profundidades, além de equipamentos, equipe especializada, etc.

Um grande obstáculo aos trabalhos com alimentação de peixes de águas profundas é relacionado à presença de uma bexiga natatória bem desenvolvida na maioria das espécies. No momento em que os peixes são recolhidos de grandes profundidades, devido à rápida redução na pressão, o volume dos gases na bexiga natatória aumenta, resultando frequentemente na eversão do estômago e na conseqüente perda do conteúdo alimentar. Para reduzir esse problema é necessária a coleta de um grande número de exemplares. Todas estas dificuldades refletem em um reduzido número de publicações, mesmo sobre as espécies dominantes dessas zonas.

O conhecimento dos hábitos alimentares das espécies é especialmente interessante. Saber se os predadores são especialistas ou generalistas têm importância para o conhecimento da estrutura da comunidade de águas profundas. Os hábitos alimentares podem fornecer uma melhor compreensão sobre as quantidades de diferentes tipos de alimentos transportados das camadas superiores para a teia alimentar de águas profundas (McLellan 1977). Tal informação é extremamente importante para identificar o papel trófico de cada espécie e para o entendimento da estrutura e funcionamento do ecossistema de águas profundas. Informações sobre a composição da dieta de organismos são essenciais para o desenvolvimento de

modelos tróficos dos ecossistemas. São também ferramentas importantes na avaliação da estrutura, dos processos e da dinâmica do ecossistema analisado, permitindo simulações do impacto causado pela redução ou exclusão de uma determinada espécie na comunidade. Além disso, a avaliação sobre como ocorre a repartição de recursos entre espécies semelhantes ajuda a revelar a regulação natural da diversidade de espécies e as relações de competição (Schoener 1983).

A falta de informações sobre a ecologia alimentar de quase a totalidade dos organismos marinhos de águas profundas no Brasil, somada aos elevados níveis de esforço de pesca na região Sudeste-Sul, indicam a prioridade desses estudos. Partindo desse princípio, os objetivos desse estudo são: **(1)** identificar os recursos alimentares utilizados pelos macrourídeos abundantes no talude superior do sul do Brasil; **(2)** analisar variações sazonais, espaciais e ontogenéticas na composição das dietas e na intensidade alimentar; **(3)** estudar as relações alimentares, como sobreposição alimentar e possíveis interações (inter e intraespecíficas); **(4)** detectar e discutir as vias de aporte de energia usadas por estas espécies; **(5)** revisar as adaptações morfológicas funcionais dos Macrouridae relacionadas à alimentação e descrever a morfologia das espécies estudadas; **(6)** relacionar a dieta às adaptações morfológicas funcionais relacionadas à alimentação destas espécies.

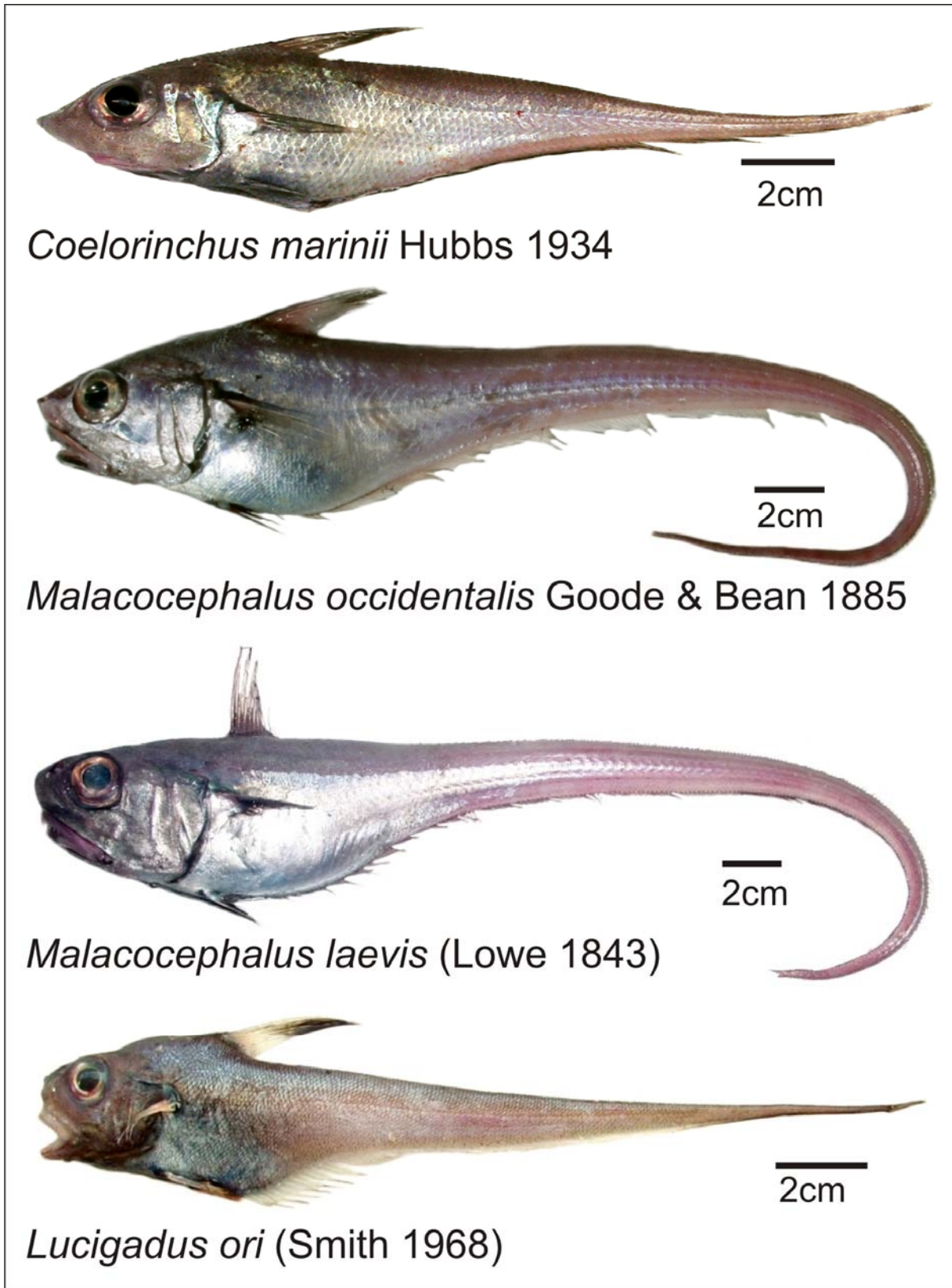


Figura 1. As quatro espécies de Macrouridae estudadas.

2. Métodos

2.1. Área de Estudo

O sul do Brasil é uma área tradicional de pesca com a maior biomassa de recursos pesqueiros demersais do país (Haimovici *et al.* 2006), devido à existência de uma plataforma continental extensa e larga, coberta por fundos lamosos e arenosos, influenciada pela convergência subtropical, que traz de águas frias de alta produtividade de áreas mais austrais (Odebrecht & Castello, 2001). Além disso, ocorrem vários outros processos de enriquecimento, como o aporte de águas continentais ricas em nutrientes, as ressurgências sazonais costeiras e de talude, as frentes, além de vórtices ciclônicos geralmente formados a partir do meandramento da Corrente do Brasil, ocorrendo com maior frequência na região de quebra de plataforma e talude (Lima *et al.* 1996; Garcia 1998; Acha *et al.* 2004).

2.2. Coleta de Dados

O material de estudo foi coletado através de dois métodos:

1) Cruzeiros de pesquisa utilizando redes de arrasto-de-fundo:

Foram realizados dois cruzeiros sazonais de pesquisa realizados durante o Programa REVIZEE (Avaliação do Potencial Sustentável de Recursos Vivos na Zona Econômica Exclusiva), um no inverno-primavera de 2001, o outro no verão-outono de 2002. No primeiro cruzeiro foi utilizado um desenho amostral aleatório, estratificado por profundidades e latitudes, e no segundo cruzeiro repetiu-se a posição dos lances do cruzeiro de 2001 (localizado por GPS). A prospecção abrangeu a área entre Cabo de Santa Marta e Chuí (de 28°S a 34°34'S) entre 100 e 600m de profundidade. A posição dos lances nos dois períodos encontra-se na **Figura 2**. As coletas foram realizadas a bordo do N/Oc "Atlântico Sul", da Universidade Federal de Rio Grande (FURG). A embarcação tem 36m de comprimento e motor principal de 860 HP. Foi utilizada uma rede de arrasto-de-fundo da *Engel Star*, modelo "Balloon", com 439 malhas de 160 mm esticada, medida entre nós opostos, na abertura, e 27 mm no sobre-saco. A tralha inferior possuía 20,8m e era provida de discos de borracha maciça "rockhopper" (300, 200 e 130 mm de diâmetro), com duas extensões laterais

de 9,8m cada, com discos de borracha de 75 mm de diâmetro, totalizando 40,5 m. As portas utilizadas (*Engel Hydro* retangulares de 550 kg) estavam conectadas às asas da rede por brincos de 5m de comprimento e ao cabo principal por brincos de 50 m. Esse equipamento é semelhante ao utilizado na pesca comercial que ocorre no talude superior por barcos de arrasto-de-fundo, com a diferença que a malha do sobresaco utilizada no N/Oc Atlântico Sul é menor. Todos os arrastos foram realizados durante a luz do dia, período em que se espera que os organismos demersais estejam próximos ao fundo (Gage & Tyler 1991; Gunderson 1993). Maiores detalhes sobre os equipamentos e metodologia utilizados nos cruzeiros podem ser obtidos Bernardes *et al.* (2005a) e Haimovici *et al.* (2008, 2009).

Ao todo foram realizados 126 lances de arrasto entre profundidades de 100 e 581 m, e os macrourídeos ocorreram em 62 lances (49,2%) entre 204,5m e 581m de profundidade. Ao todo foram capturados 7.372 exemplares pertencentes a oito espécies, todos da subfamília Macrourinae: *Coelorinchus marinii* Hubbs 1934, *Hymenocephalus billsam* Marshall & Iwamoto 1973, *Lucigadus ori* (Smith 1968), *Malacocephalus laevis* (Lowe 1843), *Malacocephalus occidentalis* Goode & Bean 1885, *Nezumia aequalis* (Günther 1878), *Ventrifossa macropogon* Marshall 1973, *Ventrifossa mucocephalus* Marshall 1973.

Nas análises onde a profundidade, área (latitude) e temperatura de fundo são considerados, somente os dados dos cruzeiros de pesquisa foram utilizados.

2) Amostragens nos Desembarques da pesca comercial de águas profundas:

O material foi coletado em amostragens durante os desembarques da pesca industrial de profundidade realizados nas indústrias de processamento de pescado. Entre novembro de 2006 e outubro de 2008 foram coletadas 14 amostras: 14 amostras com *C.marinii*, 11 com *M.occidentalis* e três com *M.laevis* e uma com *L.ori*, totalizando 1.052 exemplares. Além disso, foram realizadas 17 entrevistas para obtenção de informações sobre as viagens, capturas, dinâmica da pesca e dados do barco. Em todos os desembarques dessa embarcação foram encontrados Macrourídeos, que compuseram quase toda a fração dos peixes “sem valor” na pesca. Infelizmente não se conseguiu embarcar para descrever a composição das capturas, e durante os quase dois anos e meio de acompanhamento, o rejeito foi desembarcado de formas muito distintas, não permitindo uma estimativa de relação da quantidade de

rejeito e captura aproveitável. Além disso, não seria muito útil, já que houveram fortes evidências que grande parte foi descartada no mar.

Durante o acompanhamento, apenas uma embarcação que realizava arrasto-de-profundidade desembarcava pescado em Rio Grande, o restante das embarcações desembarcavam no porto de Itajaí (Perez *et al.* 2003).

As amostras foram obtidas durante os desembarques da embarcação "Xodó do Millenium", de Itajaí. O barco é um "tangoneiro" de casco de aço, com 21m de comprimento e motor principal de 380 HP, equipado com uma rede de arrasto-de-fundo de 32m de tralha inferior, 5m de altura e malha de 7-9 cm. As capturas ocorreram sobre o talude superior entre as profundidades de 260 e 510m e latitudes de 31°30'S e 34°S (Figura 2). As viagens duraram entre 5-24 dias de mar (média=17), e entre 5-21 dias de pesca (média=13). A pesca tinha como espécies-alvo o calamar-argentino (*Illex argentinus*), a merluza (*Merluccius hubbsi*), a abrótea-de-profundidade (*Urophycis mystacea*) e o peixe-sapo (*Lophius gastrophysus*). A captura total variou entre 12 e 82 toneladas (média 56t), com média de 4,7t por dia de pesca e 3,8t por dia de mar, composta principalmente por peixe-sapo (captura máxima de 4t, média 1,8t), abrótea-de-profundidade (máx. 75t, média 39,4t), merluza (máx. 25t, média 6,4t) e calamar-argentino (máx. 60t, média 17t). A "mistura" trazida chegou a 25t (média 5,9t). A composição média relativa foi de 2,6% de peixe-sapo, 56% de abrótea-de-profundidade, 9% de merluza, 24% de calamar e 8,3% de mistura. As despesas variaram entre 35 e 55 mil reais para 20 dias de mar.

Como as capturas de vários dias de pesca são misturadas e desembarcadas em conjunto, foi considerado como data da captura o ponto médio entre as datas de início e fim da pesca.

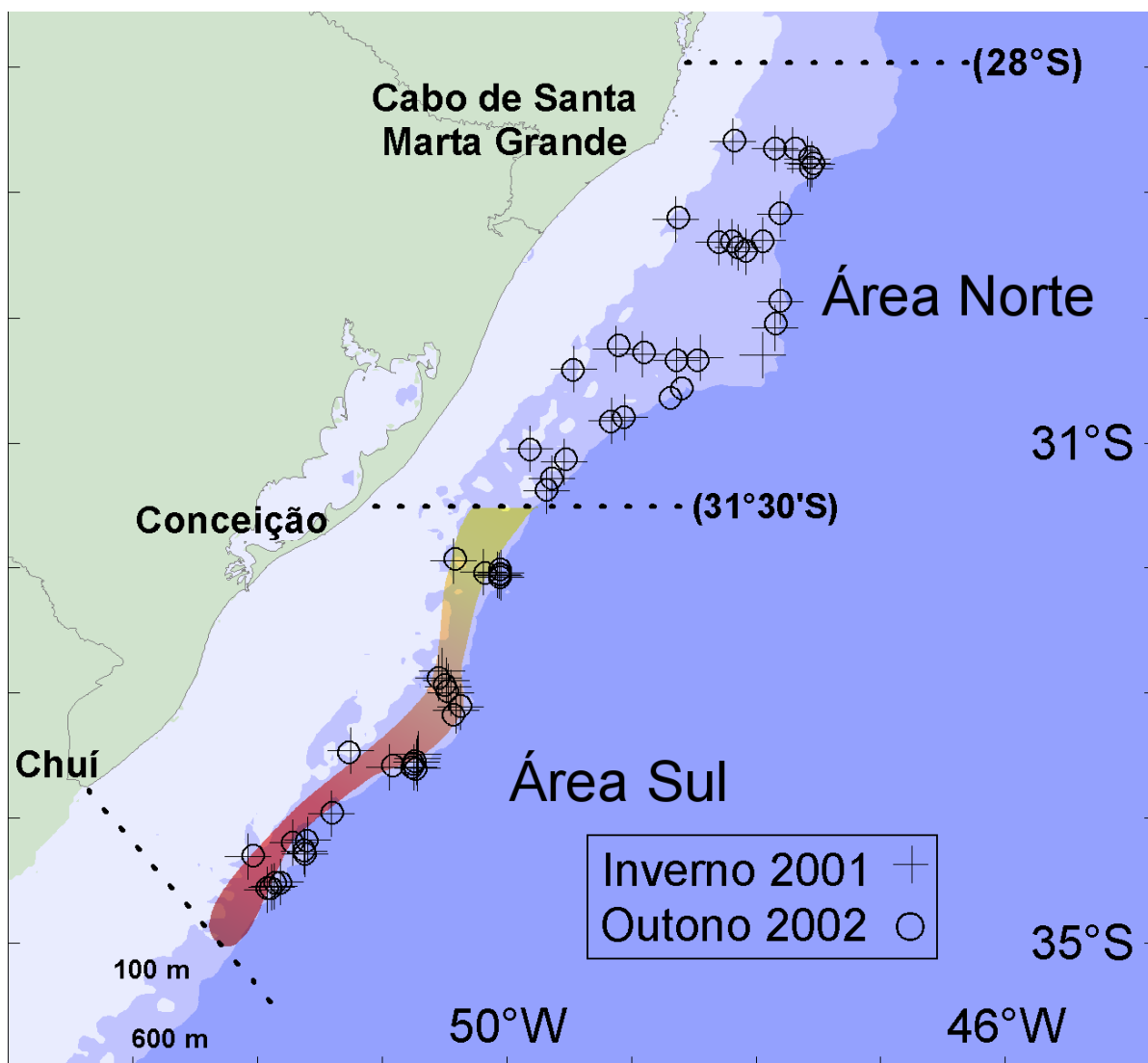


Figura 2. Posições dos 126 lances de pesca realizados entre 100-600m nas prospecções pesqueiras com rede de arrasto-de-fundo na Região Sul em 2001-2002. A área de pesca do barco de arrasto-de-profundidade “Xodó do Millenium”, cujos desembarques foram amostrados entre novembro de 2006 a outubro de 2008, é indicada, representando as áreas de menor esforço de pesca (amarelo) até as de maior esforço (vermelho).

2.3. Processamento dos Dados de Alimentação

Os peixes foram congelados a bordo (cruzeiros de pesquisa) ou logo após a descarga (pesca comercial), anteriormente à amostragem biológica. O comprimento total (**CT**) e comprimento pré-anal (**CPA**) dos peixes foram registrados em milímetros, e o peso total (**PT**) em décimo de grama (0,1g). Exemplos apresentando sinais de eversão do estômago ou regurgito (restos de alimento na boca ou nos rastros branquiais) foram excluídos das análises da alimentação. Os estômagos foram cortados entre o intestino e esôfago, fixados em formalina 10% neutralizada com solução saturada de bórax por pelo menos uma semana, e então transferidas para

álcool 70%. O conteúdo foi retirado com água em uma placa de petri, e as presas foram identificadas ao menor táxon possível em lupa estereoscópica.

As **presas** de cada **item alimentar** foram classificadas em uma escala de digestão de 5 pontos, similar à de [Vaske-Jr et al. \(2004\)](#), e então contadas e pesadas (balança eletrônica de capela, precisão de $\pm 0,001g$) agrupadas por grau de digestão. Por exemplo, Ocorreram muitas vezes itens em diferentes graus de digestão. Anteriormente à pesagem, a água superficial em excesso foi retirada com papel absorvente. As contagens de presas parcialmente digeridas foram feitas tentando encontrar o número mínimo de espécimes, levando-se em consideração partes duras mais resistentes, como cabeças, telso (*Mysida*), pares de olhos (*Euphausiidae*), mandíbulas (*Polychaeta*), bicos (*Cephalopoda*), otólitos, ou outras partes rastreáveis a um único espécime. Boa parte dos cefalópodes estava em elevado grau de digestão, e pode ser identificada através dos bicos, que também possibilitaram uma estimativa dos pesos e tamanhos originais através das regressões. As identificações dos cefalópodes e regressões foram gentilmente realizadas pela Dra. Roberta Aguiar dos Santos (CEPSUL/ICMBio), utilizando as fórmulas de regressão de [Santos \(1999\)](#), [Clarke \(1986\)](#), [Lu & Ickeringill \(2002\)](#), [Santos & Haimovici \(2000\)](#) e dados não publicados do banco de dados do CEPSUL/ICMBio. As estimativas do tamanho estimado do cefalópode não foram utilizadas nos cálculos da composição da dieta, servindo apenas para definir se foram potencialmente consumidos como carcaça.

Alguns termos utilizados no texto são aqui definidos a seguir: **item alimentar**: menor táxon identificado nos conteúdos alimentares; **presa**: cada um dos elementos de um item alimentar; **categoria de presa**: grupos de itens alimentares com algum significado ecológico e afinidades taxonômicas e/ou energéticas. *Exemplo: dentro da categoria de presa dos Cephalopoda, o item alimentar mais comum foi Abralia sp., com média de três presas em cada estômago.*

O termo “**demersal**” segue o conceito proposto por [Gartner et al. \(1997\)](#), página 177, em livre tradução como segue: “*peixes que passam a maior parte de suas vidas próximos (<5m) do fundo, e que se movem ativamente sobre este. Peixes demersais são morfologicamente distintos das formas pelágicas que passam somente parte de seu ciclo de vida próximos do fundo, para os quais mantemos o termo bentopelágico. Exemplos de famílias de peixes demersais são Macrouridae, Synphobranchidae, Halosauridae e Ophidiidae*”. Desta forma, as espécies demersais são razoavelmente bem amostradas com as redes de arrasto-de-fundo empregadas nos cruzeiros e na pesca comercial.

O termo “**megafauna**” se aplica aos organismos que têm tamanho suficientemente grande para serem identificáveis em fotografias ou filmagens submarinas (geralmente >1cm), utilizado desde as primeiras observações fotográficas e submarinas em grandes profundidades com o início das expedições do submarino “Alvin” (Grassle *et al.* 1975).

2.3.1. Composição da Dieta

Para as análises, as identificações finais dos itens alimentares foram reunidas em **23** Categorias de Presas, sendo que **12** delas foram utilizadas para as análises multivariadas: **Peixes** (somente peixes ósseos foram encontrados); **Cefalópodes**; **Camarões** (Dendrobranchiata, Alpheidae, Caridea); **Caranguejos** (Anomura e Brachyura), **Copépodes**; **Isópodes**; **Gamarídeos** (somente espécies bentônicas foram encontradas); **Eufausiáceos**; **Mysidáceos**; **Poliquetas** (somente espécies bentônicas foram encontradas), **Foraminíferos** e **Carcaças**.

Foram consideradas consumidos como **carcaças** organismos muito grandes para terem sido predados ativamente ou que não fazem parte do seu hábitat natural, como cefalópodes com peso maior que 70% do peso do predador, insetos terrestres, além de peixes e cefalópodes epipelágicos. Um exemplar de *M.occidentalis* de 460mm tinha um peixe mesopelágico inteiro no estômago (*Benthodesmus* sp., Trichiuridae) de mesmo comprimento que o seu predador, já em digestão parcial, e foi considerado consumido como carcaça.

Foram excluídos das análises estatísticas multivariadas os itens que não puderam ser inferidos o hábitat, como **Crustácea NI** (NI= não identificado) e **Material Digerido**, além de itens muito raros, como Hydrozoa, sementes de plantas terrestres, **Material Antropogênico**, **Outros Invertebrados Bentônicos** (incluindo salpas, holoturias, bivalves, gastrópodes e lepas), **Outros Crustáceos Bentônicos** (Ostracoda, Scyllaridae, Cumacea, Tanaidacea, Stomatopoda); **Outros Crustáceos Nectônicos** (Hiperiidea, larvas de decápodes). Outros quatro itens dos conteúdos não foram incluídos, embora os três primeiros tenham sido muito frequentes nos estômagos: **Parasitas**, porque não são realmente presas, mas sua frequência e abundância são discutidas em tópico à parte; **Sedimento**, porque considero que seja correlacionado ao consumo de anfípodes e poliquetas, e que ambas as presenças poderiam superestimar estes itens; **Foraminíferos** e **Diatomáceas**, pois foram

considerados como ingestão “incidental” com o sedimento, exceto alguns raros foraminíferos grandes, de diâmetro= 2-3 mm, que podem ter sido localizados e intencionalmente ingeridos.

Foi incluído na caracterização da dieta um grupo de organismos semelhantes a vermes (possivelmente **Sipuncúlidas**), que não foi identificado, sendo pouco freqüentes, porém muito abundantes.

A maior parte das análises relacionadas à alimentação de *M.laevis* e *L.ori* (com poucas amostras) se restringiram a ser descritivas, entretanto, elas foram consideradas importantes por serem as primeiras informações sobre a alimentação destas espécies no Atlântico Sudoeste.

Para investigar diferentes variáveis ao longo do estudo, a área de estudo foi dividida em 4 estratos de profundidade (200-299m, 300-399m, 400-499m, 500-600m), dando origem ao fator “**Profundidade**”, e dois períodos do ano: “*frio*” (junho-novembro); e “*quente*” (dezembro-maio), originando o fator “**período**”.

A importância das presas foi estudada por meio das percentagens das frequências de ocorrência (%**O**), número (%**N**), peso (%**P**) e do índice de importância relativa (%**IRI**) (Pinkas *et al.* 1971; Hyslop 1980; Cortés 1997). O **IRI** foi calculado como: $IRI = \%O * (\%N + \%P)$, e $\%IRI = 100 * IRI / \sum IRI$.

Os dados são apresentados na forma de histogramas percentuais com os táxons agrupados, mostrando o %**IRI**, %**N** e %**P** para cada espécie e classe de peso, bem como em forma de tabela com os valores de %**O**, %**N**, %**P**, %**IRI** das principais presas agrupadas. Para a visualização do padrão geral da dieta das espécies foi utilizada a representação gráfica proposta por Cortés (1997), onde os valores de %**P**, %**N** e %**O** para cada grupo de presa são plotados respectivamente nos eixos x, y e z. Esse método permite que abundância da presa, estratégia alimentar e componentes de amplitude de nicho sejam explorados em conjunto (Cortés 1997).

A diversidade de presas na dieta ao longo da ontogenia foi estudada em *C.marinii* e *M.occidentalis* através da técnica de rarefação (Hessler & Sanders 1967; Sanders 1968; Simberloff 1972). A rarefação é um método estatístico para estimar o número esperado de espécies **E(s)** em uma amostra aleatória de indivíduos tomados de uma população. O método permite estimar e comparar amostras com diferentes números de indivíduos. O número esperado de espécies **E(s)** foi estimado para cada classe de peso de *C.marinii* e *M.occidentalis*. A sistemática dos Crustacea segue Martin & Davis (2001), dos Cephalopoda Jereb & Roper (2005, 2010), para os

Osteichthyes [Eschmeyer & Fricke \(2011\)](#) e para os demais grupos foi utilizada a do projeto *Tree of Life* ([Maddison & Schulz, 2007](#)).

2.3.2. Intensidade Alimentar

A intensidade alimentar das espécies foi avaliada pelo índice de repleção estomacal (**IR**), calculado como: $IR=100*Pe/(PT-Pe)$, onde **Pe**= peso do conteúdo estomacal (g) e **PT**= peso total do peixe (g). O índice de repleção estomacal representa a quantidade de alimentos ingeridos, normaliza o peso do conteúdo em relação ao peso do predado, permitindo comparações entre predadores de diferentes pesos ([Yasuda 1960](#); [Hyslop 1980](#); [Cortés 1997](#)). A média dos valores de **IR** e $\pm IC95\%$ foram calculados para cada espécie e plotados por “período” e “classe de peso” ([Cortés 1997](#)). Testes para determinar diferenças no IR (entre sexos, espécies, classe de peso, hora de captura, etc.) foram realizados por meio de ANOVA com os dados logaritimizados para reduzir a variação. Os dados foram previamente testados em relação à homocedasticidade, adequação à normalidade e relação entre variância e desvio-padrão, com comparações posteriores entre grupos feitas através do método de Tuckey ([Zar 2010](#)). As inferências estatísticas foram feitas com base no nível de significância de 0,05.

2.3.2. Periodicidade (ritmo) Alimentar

A densidade e composição de presas é altamente variável no tempo e espaço, podendo ser alterada por parâmetros abióticos como luz, temperatura e concentrações de oxigênio, ou fatores bióticos como interações inter e intraespecíficas (e.g. competição, predação) ou ainda ritmos endógenos alimentares. Algumas presas podem estar disponíveis apenas em certos intervalos de tempo, como as que realizam migração vertical diária (e.g. mictofídeos, eufausiáceos, camarões nectônicos, copépodos). Esse efeito pode ser detectado observando a periodicidade (ritmo) alimentar através dos conteúdos alimentares dos predadores ([Hyslop 1980](#); [Macpherson 1985](#); [Cortés 1997](#)).

Embora os arrastos nos cruzeiros de pesquisa do REVIZEE tenham sido realizados apenas durante a luz do dia, durante esse período (12h) podem ser detectados padrões ou ritmos alimentares provocados, por exemplo, por migração

vertical dos predadores (Macrouridae) ou de suas presas. Para procurar padrões de variação na alimentação, os horários de captura foram agrupados em três conjuntos (6-10h, 10-14h, 14-18h), e foram utilizados o índice de repleção (**IR**), a frequência de ocorrência (**%O**) e percentual em peso (**%P**) das principais categorias de presas. As categorias de presas também foram agrupadas segundo sua provável origem (de captura): nectônica, bentônica, infauna e como carcaça.

2.3.3. Mudanças Sazonais e Ontogenéticas na Alimentação

Muitas espécies de peixes mudam sua dieta ontogeneticamente, sazonalmente, ou por alterações na disponibilidade de presas (Gartner *et al.* 1997) e as mudanças ontogenéticas na alimentação são comuns ao longo da história de vida dos peixes (Ross 1986). A densidade e composição das presas são altamente variáveis no espaço e tempo, devido aos ciclos reprodutivos naturais, variações no recrutamento, padrões de migração e mudanças na pressão de predação sobre populações de presas (Stoner 2004). A análise destas variações pode indicar potenciais mudanças no hábitat, nicho, comportamento alimentar, morfologia do predador, nível trófico, além de mudanças nas interações inter e intraespecíficas, como competição e predação (Ross 1986).

Para investigar a ocorrência de mudanças na composição da dieta com o crescimento (ontogenia), foram criadas classes de peso para as espécies mais abundantes (*C.marinii* e *M.occidentalis*). Foram usadas classes de peso de 5g para criar grupos com ao menos 50 exemplares para *C.marinii* (originando 5 classes de peso) e 30 exemplares para *M.occidentalis* (originando 4 classes de peso). Este agrupamento forneceu grupos suficientes para analisar variações na dieta causadas pelo tamanho, permitindo ao mesmo tempo amostras de tamanhos suficientes para análises estatísticas robustas.

Para cada classe de peso foi calculada a média dos pesos dos itens nos estômagos, padronizados (valor relativo ao total em cada estômago) e transformados pela raiz quadrada, sendo utilizados para criar uma matriz de similaridade de Bray-Curtis. Para visualização dos resultados foram criados gráficos de agrupamentos (*cluster*) com algoritmo de média de grupo (UPGMA) e gráficos de escalonamento multidimensional (MDS). Estas análises foram realizadas no *software* PRIMER 6.1.13 (Clarke & Warwick 2001; Clarke & Gorley 2006). Estômagos contendo apenas

“material digerido” foram excluídos destas análises. Os números de presas também foram utilizados para produzir os agrupamentos e MDS, mas não são apresentados, pois originaram resultados e interpretação muito semelhantes.

As duas espécies menos abundantes, *M.laevis* e *L.ori* foram incluídas nos agrupamentos e MDS para ilustrar a similaridade e sobreposição alimentar potencial com os demais grupos, mas não foram separadas em classes de peso devido ao reduzido número analisado.

Para testar a hipótese de mudanças sazonais e/ou ontogenéticas na alimentação, foi utilizada uma análise multivariada de variância baseada em permutação, a **PERMANOVA+** (Anderson *et al.* 2008). O teste foi usado para verificar diferenças na alimentação causadas pelos fatores “**Período**” e “**Classe de Peso**”, incluindo as interações entre estes fatores. O desenho experimental cruzado incluiu dois fatores: **Período** (fixo, 2 níveis) e **Classe de Peso** (aleatório, 5 níveis para *C. marinii* e 4 para *M. occidentalis*). O fator **Classe de Peso** foi utilizado no *desenho experimental* como sendo *aleatório*, porque os limites de peso foram decididos arbitrariamente. Embora proporcione menos *poder* ao teste estatístico utilizar um fator como *aleatório* ao invés de *fixo*, em dadas situações, o espaço de inferência é mais amplo e muitas vezes mais logicamente e ecologicamente relevante (Anderson 2011). Estes testes não foram realizados com *L. ori* e *M. laevis* devido ao pequeno número de amostras.

A PERMANOVA+ é semelhante à MANOVA (ANOVA multifatorial), mas mais robusta em relação à violação de seus pressupostos do que a MANOVA (e.g. não-normalidade, uso de transformações) e flexível (usa quaisquer medidas de similaridade ou distância), permitindo o particionamento para modelos aditivos, ou seja, pode ser utilizado para testar modelos experimentais mais complexos, incluindo interações entre estes (Anderson 2001a,b; McArdle & Anderson 2001; Anderson & Braak 2003; Anderson *et al.* 2008). Esse procedimento foi realizado no *software* PERMANOVA+ v1.0.3 para PRIMER v6.1.13.

Para calcular quais itens alimentares foram responsáveis pelas diferenças entre grupos e semelhanças dentro dos grupos, foi utilizado o procedimento **SIMPER** (Similaridade Percentual), que calcula a dissimilaridade (e similaridade) percentual média entre (e dentro) estes grupos (Clarke 1993; Clarke & Warwick 2001; Clarke & Gorley 2006). Dessa forma, o **SIMPER** pode indicar os recursos (itens alimentares) compartilhados, isto é, aqueles que mais contribuem para a semelhança entre os (pares de) grupos, indicando sobreposição alimentar e prováveis competições por

recursos. Como a maioria dos itens alimentares apresentou poucas diferenças nos tamanhos entre grupos e espécies (exceto camarões e peixes), os grupos com maior similaridade percentual possuem maior “potencial” de competição por recursos.

2.3.4. Sobreposição Alimentar (intra e interespecífica)

O grau de sobreposição alimentar inter e intraespecífico foi avaliado através da semelhança na composição em peso dos itens alimentares medida pelo índice de sobreposição de Schoener (α) (Linton *et al.* 1981; Schoener 1983), calculado como:

$$\alpha = 1 - 0,5 * (\sum |P_{ij} - P_{ik}|),$$

onde α =grau de sobreposição; P_{ij} = proporção da presa i na espécie j ; P_{ik} = proporção da presa i na espécie k .

O índice foi calculado com base nas médias das proporções em peso (%P) das 12 categorias de presa, por espécies e classes de peso, gerando uma matriz com o índice de Sobreposição de Schoener entre todos os pares (grupos de peso das espécies). Também conhecido como PSI (Índice de Similaridade Percentual), o índice de Schoener indica o percentual de sobreposição entre pares de espécies ou grupos, com base na composição e quantidade de itens em comum. O índice varia de zero (0) a um (1), sendo zero quando as espécies não possuem sobreposição alimentar e um (1) quando existe uma sobreposição total, onde as espécies se alimentam dos mesmos recursos (itens alimentares) na mesma proporção (utilização idêntica de recursos). Estudos anteriores indicam que valores acima de 0,6 representam significativa sobreposição alimentar no uso de recursos (Wallace 1981; Carrassón *et al.* 1992, 1997; Platell *et al.* 1998; Lucena *et al.* 2000; Bacheler *et al.* 2004; Mabragaña & Giberto 2007; Valls *et al.* 2011; Johnson & Arunachalam 2011). O índice de Schoener é utilizado em trabalhos para análise de sobreposição alimentar em peixes e tradicionalmente é visualizado em forma de extensas tabelas (Ross 1986; Hyndes *et al.* 1997; Platell *et al.* 1998a,b; López & Orvay 2005; Johnson & Arunachalam 2011).

Anteriormente ao cálculo do Índice de Sobreposição de Schoener, a matriz de peso foi padronizada pelo total do peso do grupo (espécie-classe de peso). Esse procedimento gerou valores idênticos ao índice de similaridade de Bray-Curtis (procedimento confirmado por K R Clarke, por comunicação pessoal), embora alguns autores que realizaram a padronização dos dados mencionem como sendo medidas diferentes, citando até mesmo o uso das duas medidas em um mesmo trabalho.

Para a visualização, ao invés de tradicionalmente apresentar apenas a extensa matriz triangular com os índices de sobreposição, que não permite observar facilmente os padrões de similaridades entre os pares, optou-se por também apresentar gráficos de ordenação (MDS) e de agrupamento (*cluster*, com algoritmo de média de grupo). Como o índice avalia a medida de sobreposição alimentar entre os grupos, e sendo uma medida de semelhança, a matriz diagonal gerada foi utilizada diretamente para originar um cluster e MDS, de forma a visualizar os níveis de sobreposição alimentar e avaliar potenciais competições entre os grupos. O **SIMPER** foi utilizado para indicar os principais itens alimentares que provocaram elevada sobreposição entre grupos e também aqueles responsáveis pela diferença entre alguns grupos. A **correlação de Spearman** foi utilizada entre a matriz de similaridade de Bray-Curtis e a matriz de peso das Categorias de Presas, sendo sobreposta ao MDS na forma de vetores, indicando as principais categorias de presas.

2.3.5. Relações Somáticas com o Tamanho da Boca

Para cada espécie, a relação do tamanho da boca (medida através da área) e do tamanho (e peso) do predador foi calculada com o intuito de comparar as diferenças entre espécies, e relacionar aos hábitos alimentares e mudanças ontogenéticas. Foram registradas medidas horizontais e verticais da boca aberta de exemplares com diferentes tamanhos (**Figura 3**). As medidas foram registradas com paquímetro digital, com precisão de 0,1 mm. A partir das medidas, foram calculadas regressões entre o comprimento total (**CT**) e peso total (**PT**) contra a área e o diâmetro médio da boca. A área foi estimada como uma elipse, através da fórmula: **$A=0,25*\pi*(\varnothing v*\varnothing h)$** , onde **A**=área da boca, **$\varnothing v$** = abertura vertical e **$\varnothing h$** a abertura horizontal.

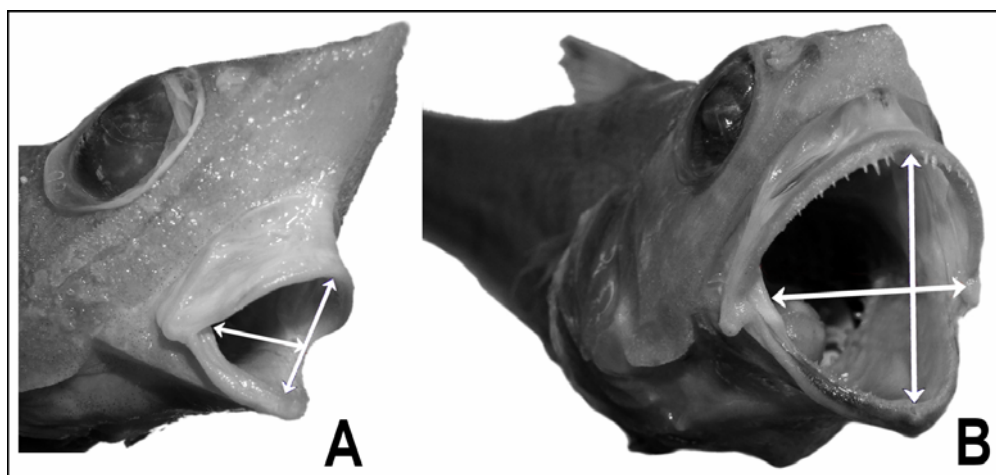


Figura 3. Medidas da altura e largura da boca em (A) *Coelorrinchus marinii* e (B) *Malacocephalus occidentalis*.

2.3.6. Fauna Parasitária

Em grande parte dos estômagos examinados foram encontrados parasitas, principalmente nematódeos e digenéticos. A frequência da incidência parasitária foi registrada e diferenciada em cistos e parasitas livres, e está sumarizada para cada espécie de Macrouridae. Somente foram contabilizados os parasitas encontrados dentro do estômago, e registrada a presença de cistos na parede do estômago. A maioria dos estômagos analisados foi utilizada para avaliar a fauna parasitária, desta forma o número de amostras foi um pouco menor que o total utilizado para a análise da dieta. A fauna parasitária do estômago foi registrada, coletada, e enviada para o Dr. José Luiz Luque Alejos, do Departamento de Parasitologia Animal da Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro para a identificação e descrição taxonômica. Posteriormente se tentará relacionar a presença dos parasitos com as presas hospedeiras e os hábitos alimentares dos predadores, pois os parasitos podem ser bons indicadores de relações tróficas (Campbell et al., 1980). Copépodes também foram registrados e coletados.

2.3.7. Índice Hepatossomático (IHS) e Índice Gonagossomático (IGS)

Durante as amostragens biológicas foi observada uma grande variação no volume (e peso) do fígado, mesmo comparando exemplares do mesmo tamanho. Foram também observadas (mas não registradas) diferenças na coloração e aspecto, sendo que diversos fígados (da mesma amostra) pareciam reduzidos, outros até necrosados. Era frequente encontrar um óleo translúcido abundante dentro da

cavidade abdominal, assim como fígados rompidos ou se “desfazendo”, provavelmente pelo processo de congelamento-descongelamento das amostras.

O peso do fígado foi registrado (em décimo de grama) para verificar possíveis relações (ou variações) com o mês de captura, sexo, tamanho e peso do peixe, além de índice gonadossomático (IGS) e índice de repleção (IR). Ao todo foram utilizados 310 registros de *C.marinii*, a espécie mais abundante, principalmente de amostras dos anos de 2007-2008. O índice hepatossomático (**IHS**) foi calculado dividindo o peso do fígado (g) pelo peso total do peixe (excluindo o peso da gônada e conteúdo alimentar), com o resultado expresso em percentagem. O IHS indica a proporção que o fígado representa no peso do peixe. O índice gonadossomático (**IGS**) foi calculado dividindo o peso da gônada (g) pelo peso total do peixe (excluindo o peso da gônada e conteúdo alimentar), com o resultado expresso em percentagem. A variação mensal nos índices foi testada utilizando Kruskal-Wallis ANOVA, e as comparações foram feitas com o teste U de Mann-Whitney ([Zar 2010](#)).

2.3.8. Modelos Conceituais

Foram criados modelos conceituais para ilustrar os principais resultados sobre a estratégia alimentar, os principais grupos de presas e o efeito ontogenético em *C.marinii* e *M.occidentalis*. Também foi construído um modelo sobre as principais origens de energia (alimento) para essa duas espécies.

3. Resultados

Ao todo foram realizados 126 lances de arrasto nos cruzeiros de pesquisa entre 100 e 581m de profundidade. Os macrourídeos foram capturados em 62 lances entre 204,5 e 581m de profundidade (61 com *C.marinii*, 54 com *M.occidentalis*; 23 com *L.ori* e 13 com *M.laevis*), ocorrendo em 73,8% dos lances entre 200-600m e 98% dos lances entre 300-600 m. Em conjunto, 7.372 exemplares de Macrouridae, pertencentes a 8 espécies foram capturados. Durante os cruzeiros, algumas amostras muito numerosas foram subamostradas, como consequência, o número de exemplares analisados foi reduzido para 1.351.

Foram analisados 2.402 exemplares coletados, 1.351 provenientes de 51 lances dos cruzeiros de pesquisa e 1.051 de 14 desembarques da pesca comercial (**Tabela 1**). Destes, 2.188 foram examinados para o estudo da dieta, dos quais 1.312 estavam vazios ou evertidos e 876 com algum conteúdo no estômago. Foram dissecados 652 estômagos de 4 espécies, dos quais 16 continham apenas material digerido e não identificável, restando 636 estômagos com informações sobre presas que foram usados nas análises de alimentação (**Tabela 2**).

O sumário dos exemplares coletados e dos exemplares com conteúdo analisado é apresentado na **Tabela 2**. Foram examinadas amostras representativas de cada classe de tamanho das duas espécies mais abundantes (**Figura 4**).

Tabela 1. Número de peixes coletados para elaboração do presente estudo.

Espécie	Número de peixes analisados			Número de estômagos analisados		
	Cruzeiros de pesquisa	Pesca comercial	Total	Cruzeiros de pesquisa	Pesca comercial	Total
<i>Coelorinchus marinii</i>	784	877	1661	171	332	503
<i>Malacocephalus occidentalis</i>	427	168	595	80	55	135
<i>Malacocephalus laevis</i>	54	6	60	7	1	8
<i>Lucigadus ori</i>	86		86	6		6
Total	1351	1051	2402	264	388	652

- Incluindo aqueles com estômago vazio ou evertido.

Tabela 2. Sumário dos dados coletados. **dp** = desvio padrão (entre parênteses).

Espécie	Peixes com amostragem biológica					Peixes com estômagos com conteúdo				
	CT (mm)		PT (g)		N	CT (mm)		PT (g)		N
	Amplitude	Média (dp)	Amplitude	Média (dp)		Amplitude	Média (dp)	Amplitude	Média (dp)	
<i>C. marinii</i>	94 - 330	242,3(33,0)	2,0 - 153	51,6(20,5)	1661	115 - 320	249,6(31,1)	3,0 - 153	55,5(21,1)	493
<i>M. occidentalis</i>	71 - 520	301,6(84,0)	1,6 - 454	85,3(79,2)	595	132 - 500	315,1(81,9)	2,7 - 390	98,4(93,1)	129
<i>L. ori</i>	104 - 237	191,5(26,2)	2,2 - 28	15,1(6,5)	86	182 - 219	202,2(13,7)	14,3 - 26	20,2(3,7)	6
<i>M. laevis</i>	276 - 692	361,9(87,0)	25,7 - 1.105	134,3(172,4)	60	320 - 490	401,9(74,2)	39,5 - 370	179,3(108,1)	8

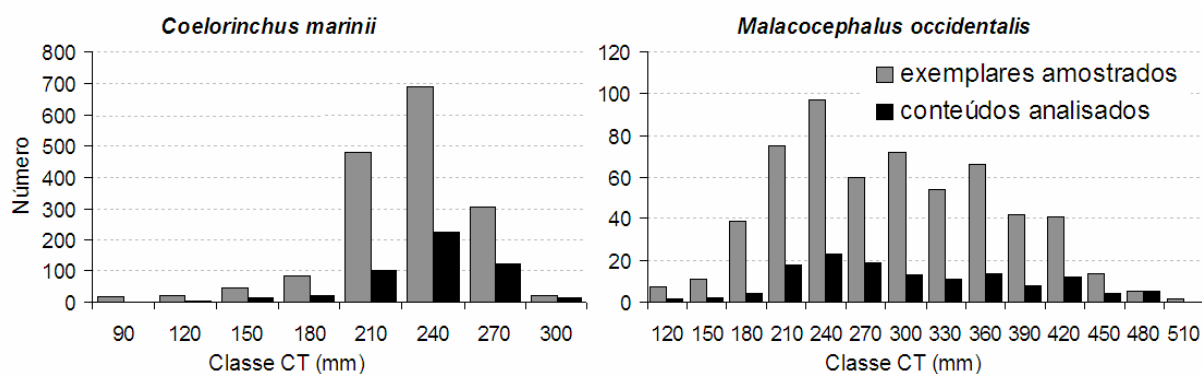


Figura 4. Número de exemplares coletados e de estômagos analisados por classes de comprimento. O valor do eixo das abscissas indica o início da classe de comprimento de 30mm.

3.1. Distribuição Espacial

As duas espécies mais abundantes, *C. marinii* e *M. occidentalis* apresentaram uma grande sobreposição espacial em toda a área amostrada (**Figura 5**), ocorrendo simultaneamente em 71% dos lances nos cruzeiros de pesquisa e 78% dos desembarques. Ambas possuem a mesma distribuição batimétrica, ocorrendo principalmente entre 200-600m de profundidade, sendo comuns entre 300-500m (**Cohen et al. 1990**). Considerando que os nossos lances foram realizados até aproximadamente 600m, praticamente toda a amplitude de distribuição batimétrica das espécies mais abundantes foi amostrada. *M. occidentalis* ocorreu principalmente em profundidades maiores que 300m, enquanto que *C. marinii* apresentou um distribuição mais homogênea entre os estratos de profundidade (**Figura 6**). *M. laevis* ocorreu apenas abaixo dos 400m (**Figura 6**). De menor porte, que as demais, *L. ori* teve maiores densidades e abundâncias em direção ao fundo, apenas 13 exemplares foram capturados entre 230-280m.

C. marinii e *M. occidentalis* apresentaram uma marcada segregação espacial em relação à ontogenia. Os juvenis de ambas as espécies somente foram

encontrados em águas mais rasas e os adultos maiores em águas mais profundas ([Apêndice 1](#)).

3.2. Padrão Geral da Dieta das Espécies

Nos 622 estômagos analisados foram identificadas 13.117 presas e ao menos 181 itens alimentares, pertencentes a 12 filos: Anellida (30 espécies), Arthropoda (77), Chordata (12), Cnidaria (1), Echinodermata (1), Foraminifera (9*), Heterokontophyta (1*), Mollusca (25), Porifera (1), Plantae (2), além dos parasitas Platyhelminthes (1*) e Nematoda (1*). A lista com todos os táxons identificados com número total de presas para cada espécie de Macrouridae encontra-se no [Anexo 1](#). O registro fotográfico de algumas destas espécies encontra-se no [Anexo 2](#).

A dieta de *C.marinii* foi a mais diversificada, com 154 itens, seguida por *M.occidentalis* (56), *L.ori* (18) e *M. laevis* (14). A [Tabela 3](#) sumariza por espécies, o número total, médio e máximo de táxons e presas encontrados nos estômagos. Os valores de frequência de ocorrência (%O), índice de importância relativa (%IRI) e percentuais de número (%N), peso (%P) e do índice de importância relativa são apresentados na [Tabela 4](#).

As curvas do número acumulado de táxons (itens) por estômagos de *C.marinii* e *M.occidentalis*, calculadas através da média de 1000 permutações na ordem dos dados, incluindo os desvios padrão, podem ser vistas na [Figura 7](#). O gráfico apresenta o número amostrado de estômagos e a taxa de variação de táxons em cada espécie. Nota-se que a taxa de aumento de táxons é bem mais acentuada em *C. marinii* do que em *M.occidentalis*.

Material antropogênico foi raramente encontrado (n=8), na forma de pequenos pedaços (<2cm) de plástico, borracha e fios de náilon. Sementes de diferentes tipos de plantas terrestres também foram raras (n=4), certamente sem valor nutricional, e provavelmente trazidas pelos ventos e/ou correntes. Ambos não foram utilizados nas análises ou curvas de acumulação de espécies.

* Ainda não foram identificados ao nível específico, podem conter mais espécies.

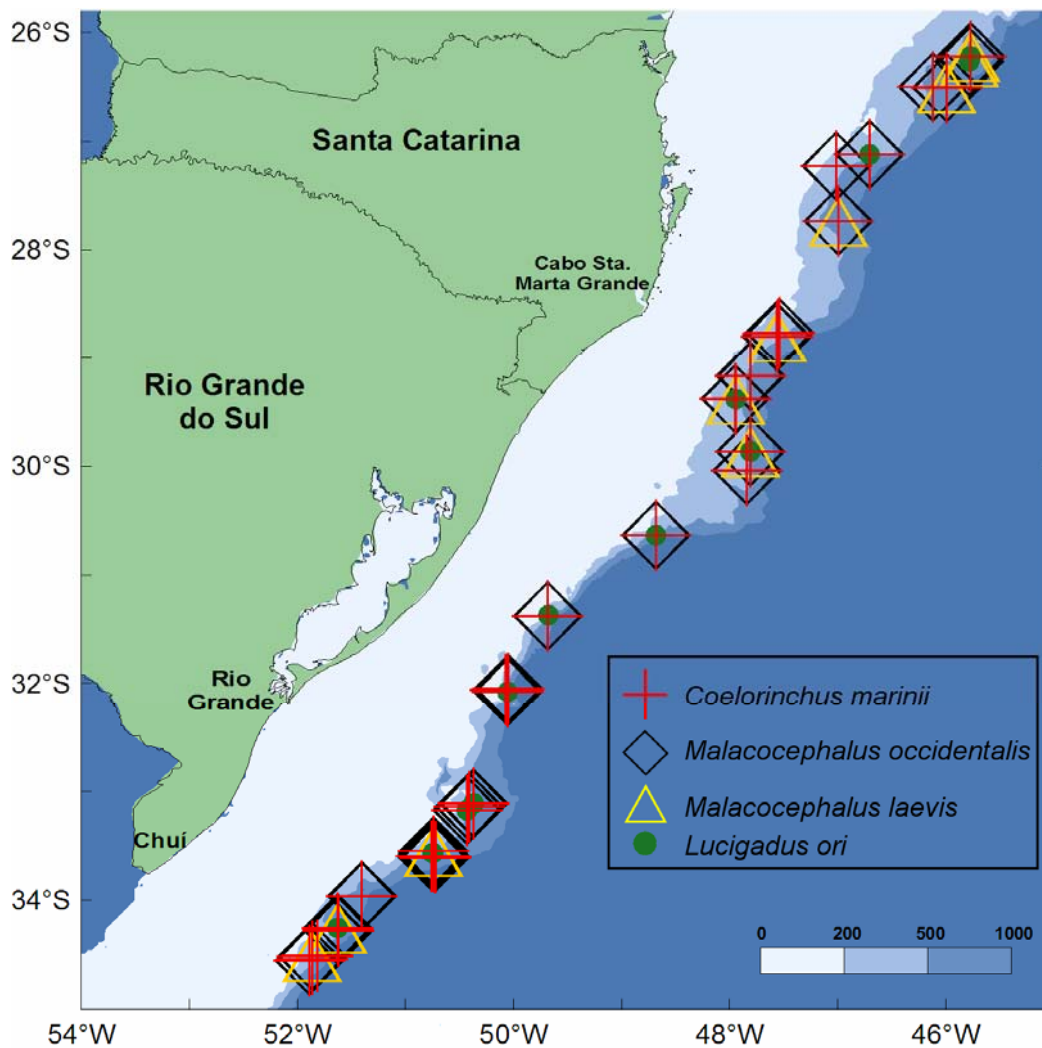


Figura 5. Área de captura de *Coelorinchus marinii*, *Malacocephalus occidentalis*, *M. laevis* e *Lucigadus ori*.

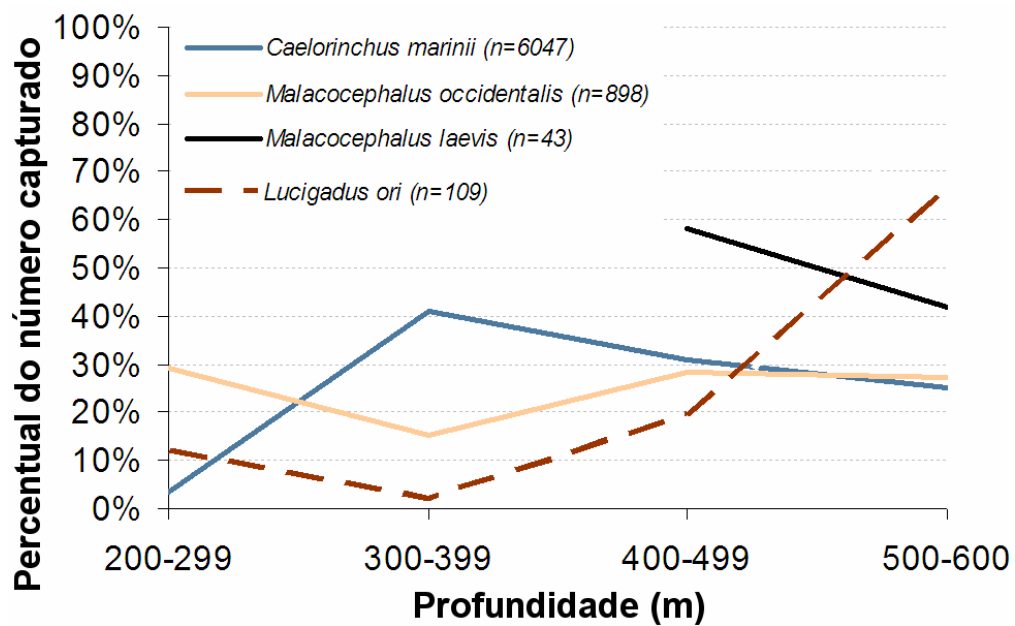


Figura 6. Percentual do total capturado por estratos de profundidade de *Coelorinchus marinii*, *Malacocephalus occidentalis*, *M. laevis* e *Lucigadus ori*.

Tabela 3. Número total, médio e máximo de táxons e presas encontrados nos estômagos.

	<i>C. marinii</i>	<i>M. occidentalis</i>	<i>M. laevis</i>	<i>L. ori</i>
Percentual de peixes c/ conteúdo alimentar	47,6%	27,1%	20,0%	13,4%
Percentual de peixes c/ conteúdos analisados	29%	21%	13%	7%
Número total itens alimentares (táxons)	152	53	13	17
Número médio de itens (táxons) por estômago	7,0	4,2	6,2	7,5
Soma peso de presas (g)	296,9	296,3	44,2	1,0
Soma número de presas	11.470	1.425	77	145
Número médio de presas por estômago	23,8	11,3	9,6	24,2
Peso médio das presas (g)	0,026	0,208	0,574	0,007
Índice de reposição (IR) médio	1,1%	2,0%	3,5%	0,9%
Índice de reposição (IR) máximo	9,4%	11,3%	13,4%	1,1%
Número peixes analisados	1.661	595	60	86
Número estômagos c/ conteúdo analisado	482	126	8	6
Média do CT do predador (mm)	249,6	316,4	401,8	202,2
Amplitude do CT predador (mm)	115-320	132-500	320-490	182-219
Desvio padrão CT predador (mm)	31,2	82,2	74,2	13,7
Média do PT do predador (g)	55,6	99,9	179,3	20,2
Amplitude de PT do predador (g)	3-153	2,7-390	39,5-370	14,3-26

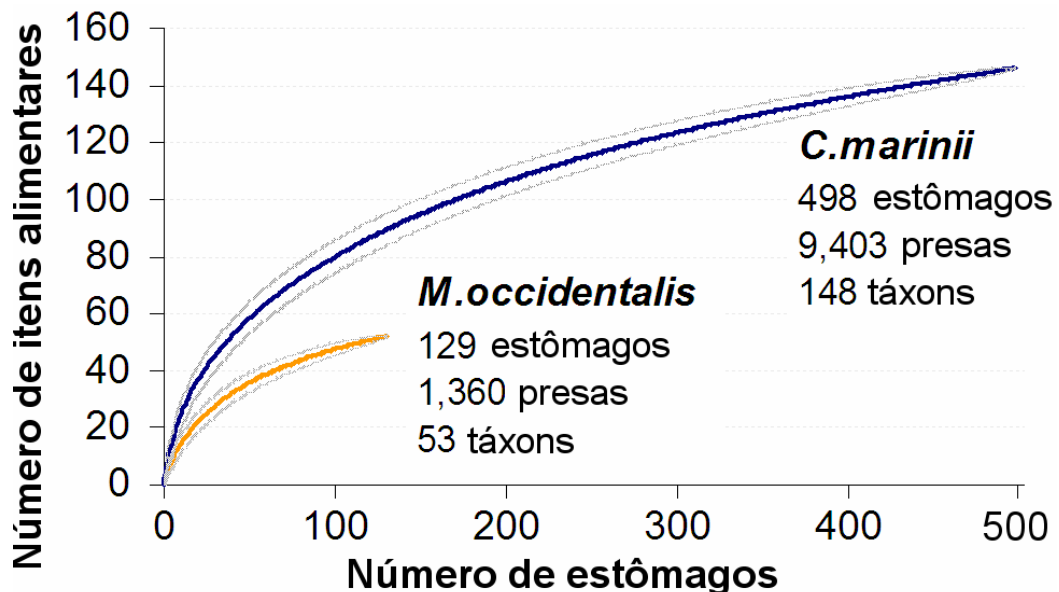


Figura 7. Número acumulado de itens alimentares (táxons) nos estômagos de *C. marinii* e *M. occidentalis*, calculados através da média de 1.000 permutações na ordem dos dados. O gráfico mostra o número amostrado de estômagos e a taxa de variação de táxons em cada espécie. As linhas pontilhadas representam o desvio padrão das permutações.

3.2.1. *Coelorinchus marinii*

De maneira geral, a dieta de *C. marinii* foi caracterizada por uma elevada diversidade de presas de pequeno tamanho, com uma média de 23,8 presas (0,026g cada) e 7 itens alimentares por predador (**Tabela 3**). A dieta esteve composta principalmente de **Polychaeta** e **Euphausiidae**, mas com contribuições consideráveis

de **Peixes**, **Gammaridea**, **Camarões** e **Copepoda** (Tabela 4, Figura 8a). Os poliquetas ocorreram em 70% dos peixes, gamarídeos em 41,6%, copépodes em 37,7% e peixes mesopelágicos em 36,5%. Além destas, eufausiáceos e foraminíferos ocorreram em pouco mais de 20% dos peixes. Em relação ao peso, os principais grupos de presa foram os eufausiáceos (21,9%), peixes mesopelágicos (15,2%), camarões (11,8%) e poliquetas (11%), totalizando 58%. Aproximadamente dois terços do peso e metade do %IRI e %N na dieta de *C. marinii* foi constituído de presas de coluna de água (nectônicas e planctônicas), e o restante de presas vinculadas ao fundo (bentônicas e de infauna) (Tabela 4, Figura 9).

Grande parte dos **Caranguejos** encontrados (80%) eram pequenos Anomuras Galatheidae, do gênero *Munida*, com comprimento de carapaça entre 2-20mm (a maioria entre 5-8mm), um com 40mm. A categoria **Carcaças** foi composta por 52 presas, incluindo estomatópodes (*Squilla brasiliensis*, Tetrasquillidae cf.), insetos (n=19, Coleóptera, Reduvidae, Odonata, Insecta NI) e cefalópodes. Entre os cefalópodes considerados como carcaças, estão polvos epipelágicos (*Argonauta* sp., com 3-18 mm de manto, n=12) e restos de cefalópodes muito grandes para terem sido predados como *Histioteuthis corona corona* (95mm de manto, ≈238g, predado por um *C. marinii* CT=253mm, peso 54g), *Lycoteuthis lorigera* (81-100mm manto, n=2), *Illex argentinus* (114-258mm de manto, n=9), além de grandes bicos de Oegopsina e grandes cristalinos de Cephalopoda não identificados. Na categoria **Cephalopoda** ocorreram 198 presas, as principais identificadas foram das pequenas lulas mesopelágicas das famílias Cranchiidae (n=26) e Enoploteuthidae (*Abralia*, n=16), as demersais Sepiolidae (n=3), e entre as de maior porte, as lulas musculares demersais Ommastrephidae (*Illex argentinus*). Entre os **Peixes**, ocorreram apenas pequenos mesopelágicos com comprimento padrão entre 40-60mm (*Maurolicus stehmanni*, *Bregmaceros* spp., e Mictofídeos). Os **Gammaridea** tinham entre 2-26 mm. Os **Isopoda** tinham entre 2-20 mm, a maioria das famílias Cirolanidae, Aegidae, Serolidae e Corallanidae. A maior parte (90%) dos **Crustáceos Nectônicos** eram anfípodes hiperídeos, o restante eram larvas de decápodes. Os **Polychaeta** identificados eram todos de infauna, foram importantes os Sabellidae, Polynoidae, Goniadidae, Eunicidae, Glyceridae e Lumbrineridae. Os Polychaeta Sabellidae, construtores de tubos, parecem ter sido consumidos em depósitos numerosos, pois nos estômagos em que foram encontrados havia entre 30 a 60 presas. É possível que a importância em peso desse grupo esteja subestimada, visto que a digestão destes organismos deve ser rápida, e que grande parte das ocorrências de Polychaeta

registradas no presente estudo deu-se pela presença de mandíbulas junto a restos (**Anexo 2, Prancha 1-5**). Os **Mysidae** estavam em avançado estado de digestão e não foram identificados. Os **Crustáceos Nectônicos** eram principalmente cumáceos (49%), ostrácodes (43%), e alguns estomatópodes (*Squilla brasiliensis*, 4%) e tanaidáceos (4%). **Material antropogênico** foi encontrado em sete exemplares (1,4%) e incluiu fragmentos de náilon (5) e plástico (2) de 1 a 2 cm. Ocorreram também raros exemplares de outros organismos como holotúrias, salpas, medusa, gastrópodes bivalves, lepas, ostrácodes, cumáceos, etc (**Anexo 1, Anexo 2**).

3.2.2. *Malacocephalus occidentalis*

A dieta de *M. occidentalis* foi composta principalmente por presas de tamanho moderado, com uma média de 11,3 presas (peso médio 0,2g) e 4,2 itens por predador (**Tabela 3**). As principais categorias alimentares foram os **camarões**, **caranguejos** (principalmente *Munidas*) e **Peixes**, e em menor grau de **Euphausiidae** e **Cephalopoda** (**Tabela 4, Figura 8b**). Os camarões foram os itens mais frequentes (66%), além de peixes e caranguejos ($\approx 40\%$) e cefalópodes (27%). Em peso, as maiores contribuições foram de camarões (44%), caranguejos (16%) e peixes (14%). Cerca de 70% do peso e 77% do IRI% e 60% do %N foi devido ao consumo de organismos da coluna de água (planctônicos e nectônicos), e o restante (28%P, 23%IRI, 39%N) de presas bentônicas e de infauna (**Tabela 4, Figura 9**).

Os **Caranguejos** encontrados eram na quase totalidade (95%) do gênero *Munida* (Galatheidae), pequenos, com largura de carapaça entre 5-15mm (média 9,1mm). A maioria dos **Euphausiidae** estava em avançado grau de digestão, 11% foram identificados como *Euphausia similis*. Entre os **Cephalopoda** (76 presas), as principais espécies foram pequenas lulas como *Heteroteuthis atlantis* (47% ML=19-25mm), *Abralia* spp (22%, ML=21-39mm), *Semirossia tenera* (7%, ML=13-28mm) e juvenis de *Illex argentinus* (5%, ML=68-113mm). Grande parte dos **Peixes** não foram identificados devido ao avançado estado de digestão (89%), o restante pertencia à família Myctophiidae (10%, CP=54-64mm) e ocorreu um *Synagrops spinosus* (1%, CP=32mm). Os **Camarões** Dendobranchiata, não foram identificados, tinham CT entre 8-100mm (média 57mm), mas pelo menos 5% pertenciam à Infraordem Caridea (CT=50mm). A categoria **Carcaças** foi composta por polvos epipelágicos (*Argonauta* sp. ML=7mm), restos de organismos grandes como o calamar-argentino *Illex*

argentinus (ML=275mm), o estomatópode (*Squilla brasiliensis*), insetos (n=6), e um peixe bentopelágico *Benthodesmus* sp. (CT=460mm). **Material antropogênico** foi encontrado apenas em um exemplar, um pedaço de borracha de 1cm.

3.2.3. *Malacocephalus laevis*

É a espécie de maior porte dentre as estudadas. Embora com poucos exemplares amostrados (n=8), os itens mais frequentes na dieta de *M.laevis* foram peixes mesopelágicos (75%), cefalópodes (75%) e camarões (50%) (**Tabela 4, Figura 8d**). Os peixes foram responsáveis pela maior contribuição em peso na dieta (61%), além de carcaças (19%) e camarões (7,8%). Exceto por alguns raros crustáceos gamarídeos, toda a dieta de *M.laevis* foi constituída de organismos natantes (planctônicos e nectônicos) (**Tabela 4, Figura 9**). Não se pode afirmar que todos os gamarídeos tenham sido predados sobre o sedimento, pois embora os gamarídeos sejam na grande maioria epibentônicos, com poucas espécies planctônicas conhecidas, algumas espécies epibentônicas podem se aventurar na coluna de água ([Swadling et al. 2008](#)). Em *M.laevis*, os cefalópodes representaram uma pequena fração do peso (3,6%), mas elevada em número (40,9%) e frequência (75%) devido à ocorrência de vários bicos e pouca massa muscular. Como esses organismos são mais rapidamente digeridos que crustáceos e peixes, é possível que seu peso esteja subestimado na dieta. Os cefalópodes apresentaram pequeno tamanho (20-30mm ML), entre os identificados, os principais foram *Heteroteuthis atlantis* (13,2%), *Abralia* sp. (7,9%) e *Semirossia tenera* (2,6%). Em 2 estômagos foram encontrados espermatóforos de cefalópodes. Somente um item foi caracterizado como carcaça: os restos de um peixe epipelágico da família Diodontidae (baiacu-de-espinhos). A maioria dos peixes não pôde ser identificada, mas era de pequeno tamanho (40-60mm CT), exceto por um exemplar do peixe-lanterna *Lampanyctus australis* de 150mm CT.

3.2.4. *Lucigadus ori*

Também com poucos exemplares amostrados (n=6), o pequeno *L.ori* consumiu principalmente anfípodes gamarídeos. Estes crustáceos ocorreram em 83,3% dos peixes e foram responsáveis por 32% do peso, 54% do número e 62% do IRI (**Tabela 4, Figura 8c**). Outras categorias frequentes foram os copépodes, poliquetas,

eufausiáceos, outros crustáceos planctônicos (principalmente larvas de decápodes) e foraminíferos, todos ocorrendo em metade dos exemplares. Em relação ao peso, além dos gamarídeos, foram importantes os caranguejos (17,1%), eufausiáceos e misidáceos, que em conjunto com os gamarídeos totalizam 66%. A maior parte da dieta esteve constituída de organismos de infauna e bentônicos, cerca de 81% em peso e 87% no número e %IRI (**Tabela 4, Figura 9**).

Tabela 4. Caracterização da dieta dos Macrouridae. Percentual da frequência de ocorrência (%O), do peso (%P), número (%N) e índice de importância relativa (%IRI). Valores entre 10-20% em *itálico* e cinza claro, acima de 20% em **negrito** e cinza escuro.

		<i>C.marinii</i>				<i>M.occidentalis</i>				<i>M.laevis</i>				<i>L.ori</i>			
		FO%	%P	%N	%IRI	FO%	%P	%N	%IRI	FO%	%P	%N	%IRI	FO%	%P	%N	%IRI
Presas de coluna de água (plâncton)	O.Crust.Nect.	5,68	0,50	0,83	0,12	0,78	0,03	0,07	0,00					50,0	2,39	5,13	3,23
	Copepoda	37,73	1,08	7,77	5,45	7,75	0,12	1,59	0,18	12,50	0,02	1,08	0,12	50,0	2,98	3,85	2,93
	Euphausiidae	21,91	20,27	20,82	14,69	10,85	2,64	19,97	3,40					50,0	9,94	2,56	5,37
	Camarões	13,59	11,78	0,96	2,82	65,89	44,26	13,23	52,40	50,00	7,76	4,30	5,45				
	Teleostei	36,51	15,22	2,26	10,41	40,31	14,60	11,04	14,30	75,00	60,67	15,05	55,42				
	Cephalopoda	15,01	2,64	1,61	1,04	27,13	1,37	5,03	2,40	75,00	3,55	40,86	30,12				
Presas de fundo (bentos+infauna)	Carcaças	8,92	0,96	0,45	0,21	8,53	8,22	0,73	1,06	12,50	18,79	1,08	2,24				
	Polychaeta	69,98	11,07	10,89	25,07	1,55	0,04	0,13	0,00					50,0	3,48	3,21	2,87
	Foraminifera	22,72	0,49	3,34	1,42	9,30	0,05	1,06	0,14					50,0	2,49	1,92	1,89
	Caranguejos	14,20	4,30	1,57	1,36	38,76	16,23	20,90	19,91					33,33	14,12	3,85	5,14
	Isopoda	18,26	5,44	1,61	2,10	1,55	0,05	0,13	0,00								
	Gammaridea	41,58	4,06	9,83	9,42	4,65	0,09	0,46	0,04	12,50	0,02	1,08	0,12	83,3	32,50	53,85	61,77
	O.Crust.Bent.	3,65	0,28	0,40	0,04	0,78	0,08	0,07	0,00					33,3	4,97	7,69	3,62
	O.Inv.Bent.	3,45	0,44	0,19	0,04	1,55	0,02	0,13	0,00								
	Mysidae	11,16	0,69	1,86	0,46	5,43	0,26	8,99	0,69					33,3	9,44	3,21	3,62
Indet.	Sipuncula?	6,29	0,71	13,89	1,50	1,55	0,03	2,71	0,06	12,50	0,05	10,75	1,22				
	Crust.NI	36,71	3,21	3,62	4,09	20,16	1,46	5,29	1,88	50,00	3,12	8,60	5,30	50,0	16,50	5,77	9,56
	Mat. digerido	64,30	16,25	2,58	19,76	20,93	10,44	1,79	3,54								
	Total presas de coluna de água*		65,00	53,19	46,26		71,56	60,97	76,89		38,95	96,60	97,48		18,60	13,53	12,75
	Total presas de fundo*		35,00	46,81	53,74		28,44	39,03	23,11		61,05	3,40	2,52		81,40	86,47	87,25
	N	493				129				8				6			

*Em relação ao total identificado.

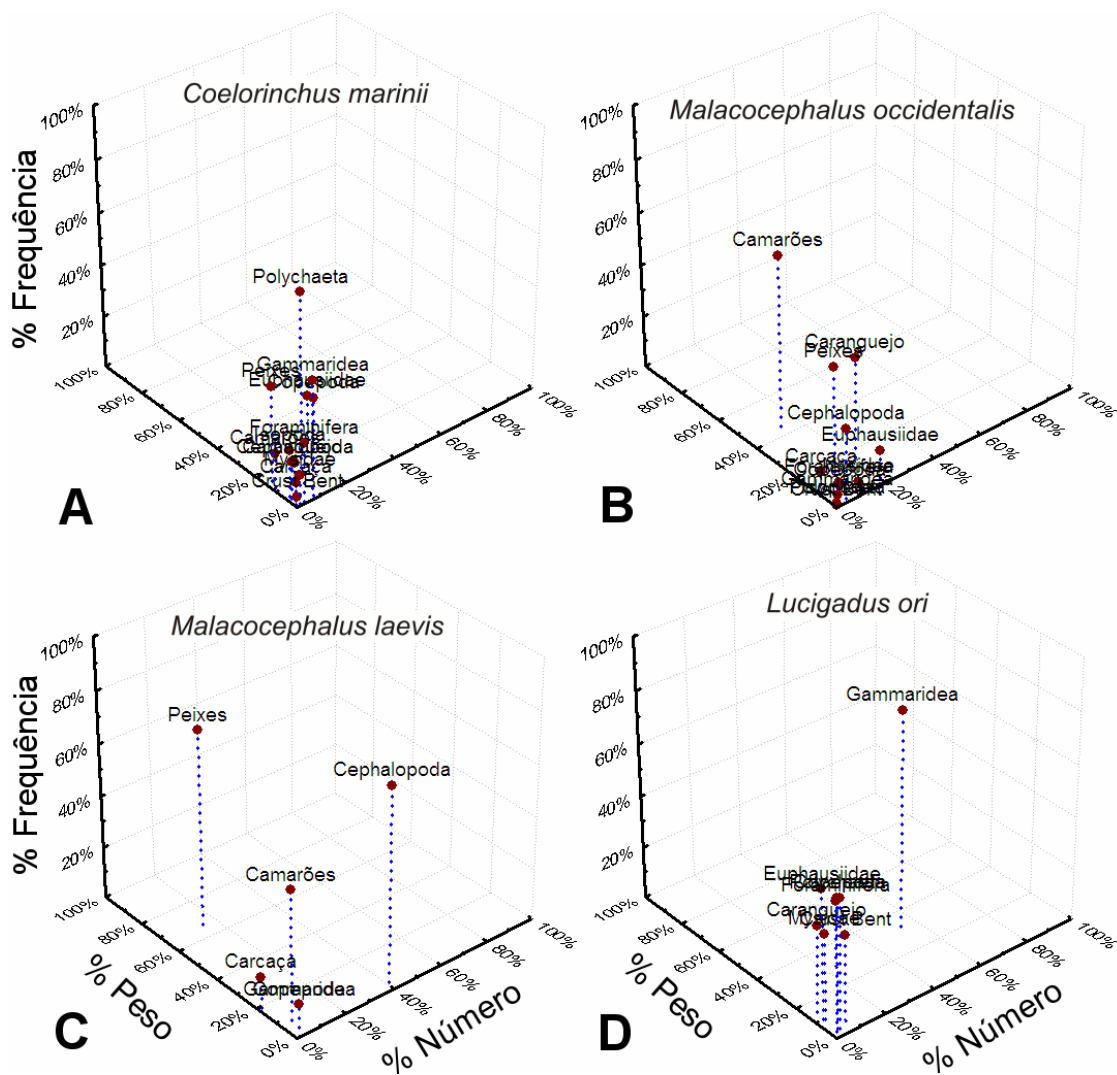


Figura 8. Caracterização da dieta das quatro espécies de Macrouridae. Percentual da frequência de ocorrência (%O), do número (%N) e do peso (%P).

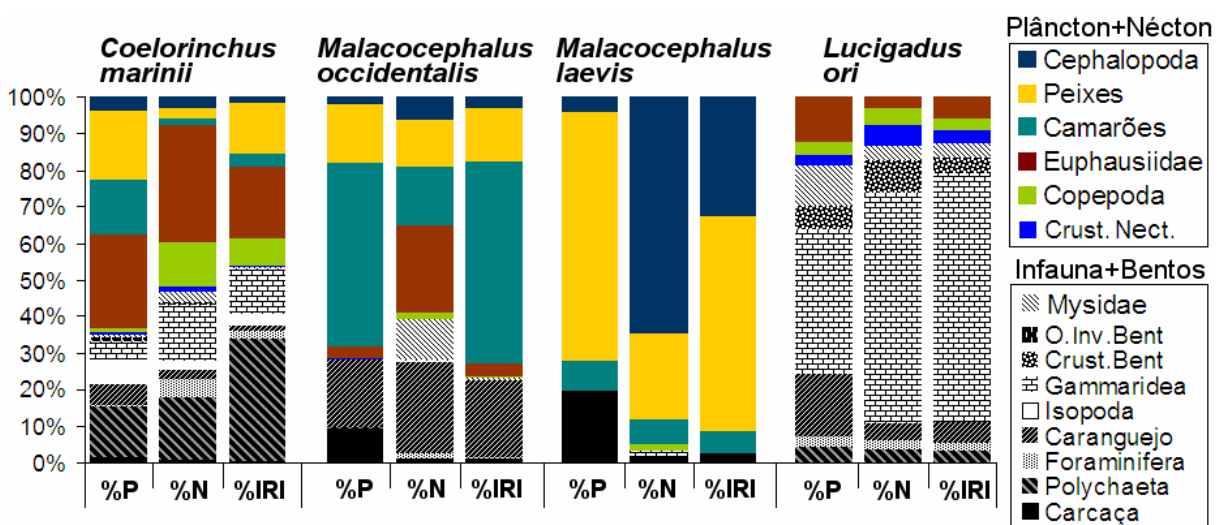


Figura 9. Percentual em peso (%P), Índice de importância relativa (%IRI) das quatro espécies de Macrouridae estudadas. As presas natantes (plânctônicos + nectônicos) estão representadas em cores e as presas de fundo (bentônicos + infauna) em padrões preto-e-branco.

3.3. Mudanças Ontogenéticas e Variações Sazonais na Alimentação

3.3.1. Mudanças Ontogenéticas

A composição das dietas por classes de peso de *Coelorrinchus marinii* e *Malacocephalus occidentalis*, é apresentada nas **Figura 10** e **Figura 11**, onde se podem observar as mudanças relacionadas à ontogenia.

Coelorrinchus marinii

Em *C. marinii* nota-se o aumento na importância em peso dos **camarões** com o aumento do peso do predador, e também que consomem camarões cada vez maiores com o crescimento, como fica evidente observando o baixo percentual em número. Já os peixes mesopelágicos não são consumidos pelos juvenis (0-25g), aumentando de importância nas classes intermediárias e reduzindo em proporção na classe de maior peso (>85g). Os **eufausiáceos** foram muito importantes na dieta de todas as classes, mas com menor participação nas classes de menor e de maior peso (0-25g e >85g). Os **poliquetas**, **gamarídeos**, e em menor grau os **copépodes**, possuíram grande importância na classe de menor peso. Esses predadores pequenos ainda não iniciaram o consumo de presas maiores, como peixes e cefalópodes, e o consumo de camarões ainda é reduzido.

Observando o %IRI, vemos que os poliquetas, copépodes, cefalópodes e caranguejos foram consumidos em uma proporção praticamente constante por todas as classes de peso. Outro grupo importante é o dos **gamarídeos**, responsável por cerca de 20% do peso e 35% do %IRI.

A proporção de presas de fundo (infauna + bentônicos) e de presas natantes (planctônicos + nectônicos) na dieta se mantém pouco variável, com as presas de fundo sendo um pouco mais importantes nos menores exemplares (classe <25g), mas a proporção se mantém em torno de 50% do IRI% ao longo do crescimento.

Malacocephalus occidentalis

Em *M. occidentalis*, os **camarões** se mostraram a principal presa no consumo em peso durante toda a ontogenia analisada. Houve um abrupto aumento no consumo em peso e número de pequenos **caranguejos** (*Munida*) até a classe de peso 60-140g,

seguido de um repentino declínio na maior classe de peso. Os **eufausiáceos** foram importantes principalmente na menor classe de peso, diminuindo gradualmente a importância nas classes seguintes, e não sendo consumidos pela classe de maior peso. Os **misidáceos** foram importantes apenas nos menores exemplares (0-30g), representando mais de 30% do %N e 14% do %O. É possível que a importância de misidáceos na dieta dos juvenis de *M.occidentalis* esteja subestimada, particularmente em relação ao peso, pois estavam em estado avançado de digestão; raros misidáceos foram encontrados inteiros, restando apenas o urópodo com estatocistos. Misidáceos também ocorreram em todas as classes de peso de *C.marinii*.

Duas categorias de presas apresentaram um grande aumento no consumo com o crescimento: **peixes** (peixes não identificados e Myctophidae), **cefalópodes** (principalmente a pequena lula mesopelágica *Heteroteuthis atlantis*) e **carcaças**, incluindo um peixe bentopelágico (*Benthodesmus* sp), restos de lulas musculares grandes (*Illex argentinus*), estomatópode (*Squilla brasiliensis*), polvos epipelágicos (*Argonauta* sp), além de insetos.

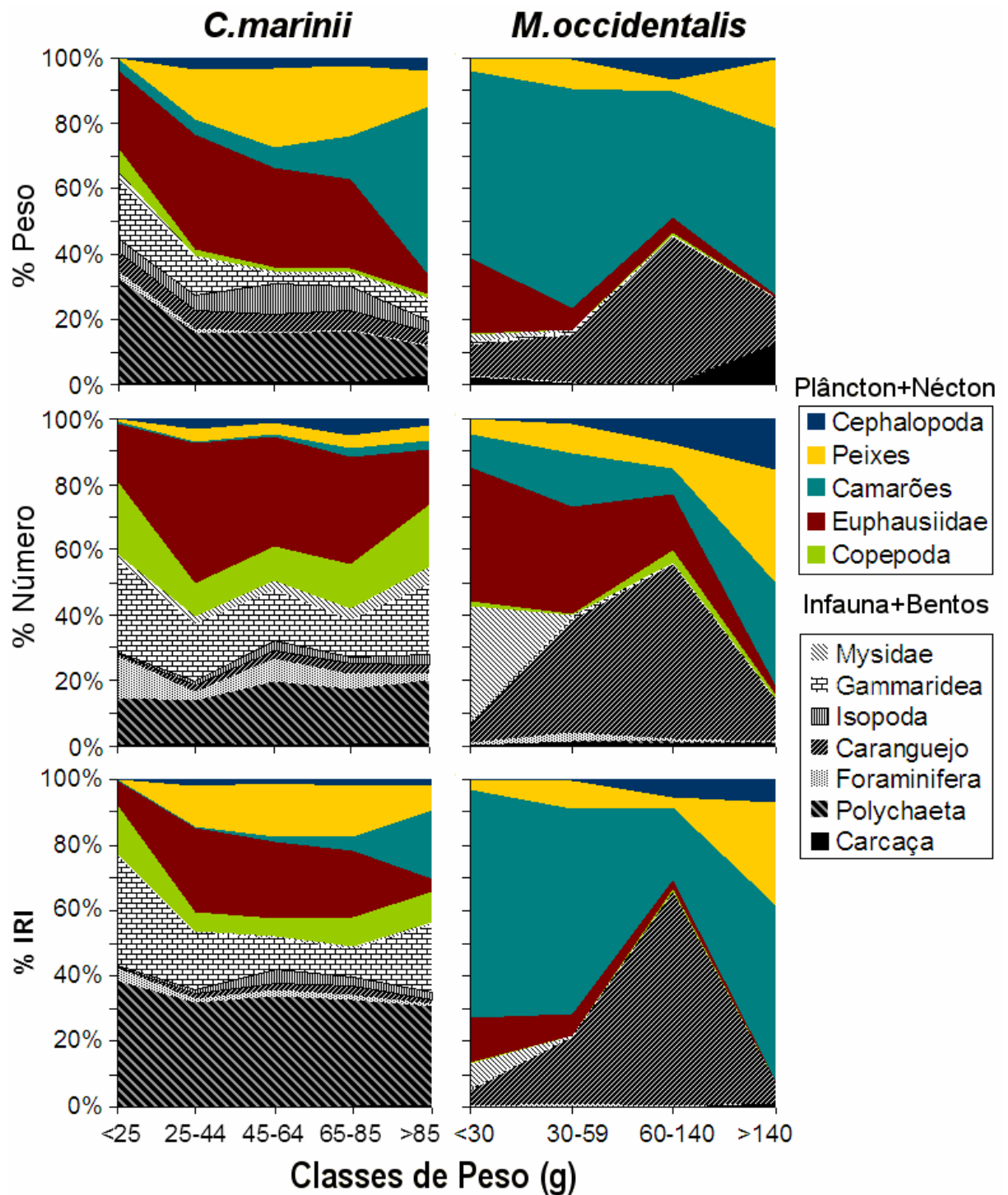


Figura 10. Mudança na dieta com a ontogenia: Composição da dieta por classes de peso de *C. marinii* e *M. occidentalis*. Percentuais do peso, do número e do Índice de Importância Relativa (%IRI) das principais categorias de presa.

3.3.2. Tendências em Relação às Categorias de Presas

Em *C. marinii* e *M. occidentalis*, ocorreram diferentes mudanças na frequência de ocorrência das categorias de presas em relação à ontogenia. Houve uma tendência de aumento na frequência de peixes, cefalópodes e carcaças conforme o

crescimento em ambas as espécies (**Figura 11A e C**), e além destas, em *C.marinii* também aumentaram os camarões, isópodes, caranguejos e “outros crustáceos bentônicos” (**Figura 11A**). Em *C.marinii* sete categorias de presas apresentaram certa constância na frequência (**Figura 11B**), enquanto que em *M.occidentalis* alguns mostraram tendências pouco claras ou complexas (**Figura 11D**).

Somente em *M.occidentalis* ocorreram categorias de presas com claras tendências de queda na frequência de ocorrência conforme o crescimento, como os eupausiáceos, misidáceos, gamarídeos, foraminíferos e sedimento (**Figura 11E**). Essa observação, em conjunto com o fato de que nenhuma das categorias com tendências ascendentes é bentônica ou de infauna, sugere que haja uma redução no forrageamento próximo ao fundo conforme o crescimento de *M. occidentalis*.

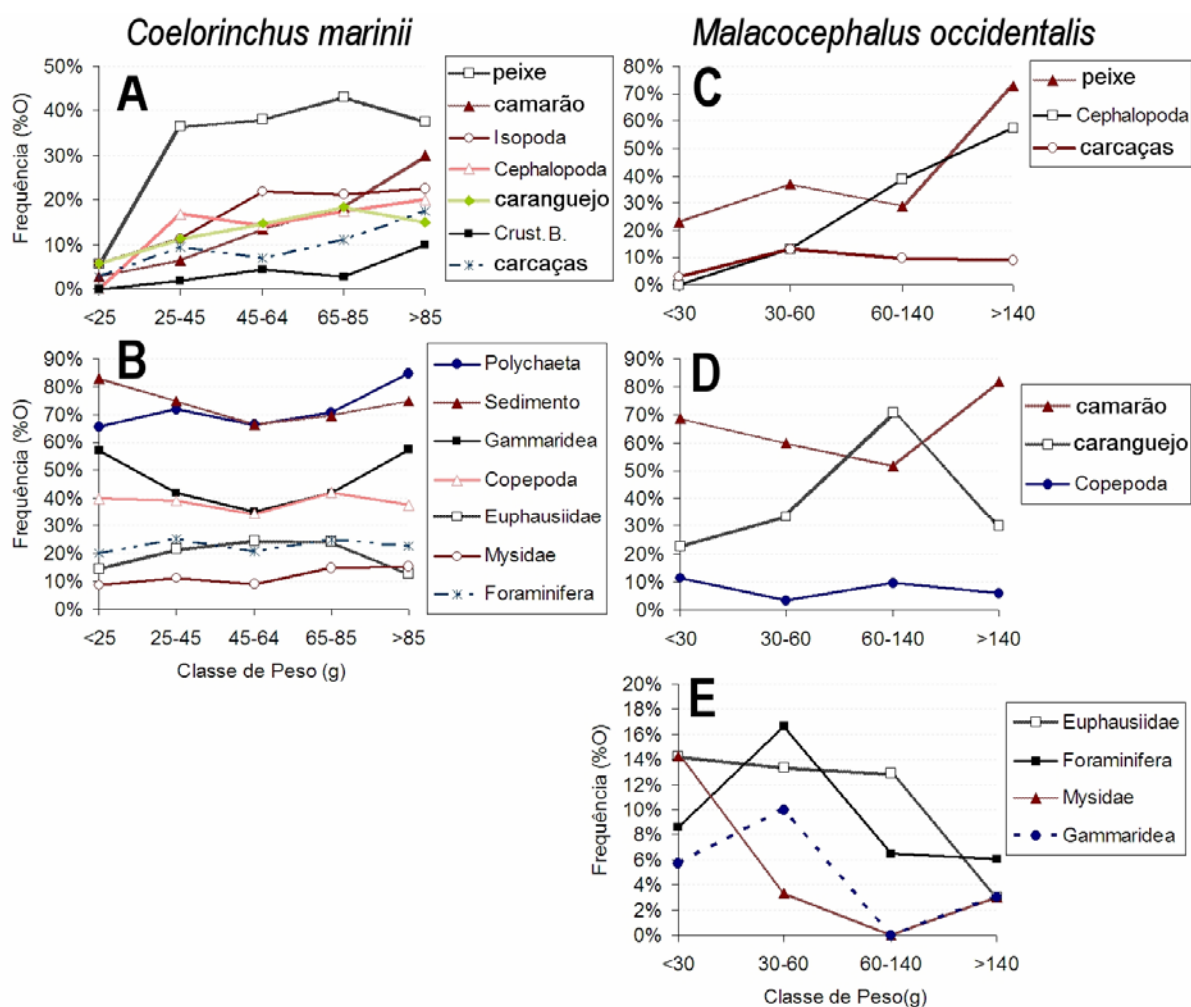


Figura 11. Padrões de tendências na frequência de ocorrência (%O) das principais categorias de presas de *C. marinii* e *M. occidentalis* conforme o crescimento. (A) Categorias de presas cujo %O aumentou com o peso do peixe, (B) categorias que se mantiveram similares em *C. marinii*. (C) Categorias de presas em que o %O aumentou com o crescimento, (D) que se mantiveram similares, e (E) que tiveram declínio relacionado ao crescimento em *M. occidentalis*.

3.3.3. Diversidade de Itens Alimentares ao Longo da Ontogenia

Tanto em *C. marinii* como em *M. occidentalis*, o número esperado de espécies **E(s)** aumentou conforme a ontogenia, indicando que a dieta dos exemplares menores se baseia em um baixo número de itens alimentares (táxons), e que conforme crescem, vão se alimentando de um número cada vez maior de itens (**Figura 12**).

Isso é óbvio para a classe de menor peso, onde nota-se que vários táxons e tipos de presas só começam a ser consumidos a partir do segundo grupo de peso (e.g. cefalópodes, peixes, eufausiáceos, carcaças) (**Figura 10** e **Figura 11A**, **Figura 11C**). Na classe de menor peso, o fator limitante pode ser o tamanho da boca, pois com uma boca pequena não conseguem consumir presas grandes, como peixes, cefalópodes, camarões e outros crustáceos maiores.

O comportamento alimentar ao longo da ontogenia em relação à seleção de presas foi diferente entre *C.marinii* e *M.occidentalis*:

Conforme o crescimento em *C.marinii*, ocorreu um aumento gradual no espectro alimentar (número de categorias de presas) (**Figura 11A**) e como consequência, um aumento na diversidade estimada pela rarefação (**Figura 12**). *C. marinii* não deixou de consumir nem reduziu a frequência de consumo de nenhuma categoria de presa com o crescimento. Houve um aumento na frequência em sete categorias e constância nas sete restantes. *C.marinii* consumiu proporções uniformes de presas pequenas (*Munida*, poliquetas, gamarídeos, isópodes, misidáceos, foraminíferos) durante toda a ontogenia (**Figura 11B**).

O mesmo não ocorreu em *M.occidentalis*. Com o crescimento e o início da capacidade para começar a consumir presas maiores, *M.occidentalis* apresentou uma grande redução no consumo de presas pequenas, deixando de consumir pelo menos cinco categorias de presas, como os gamarídeos, misidáceos, eufausiáceos, foraminíferos e isópodes (**Figura 11E**).

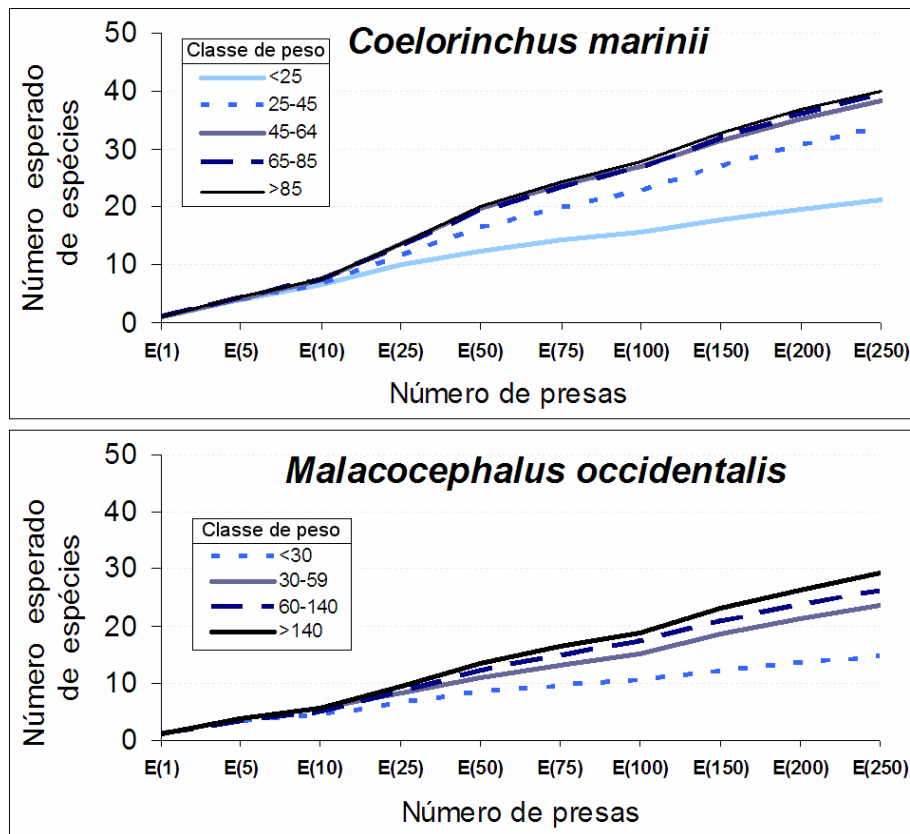


Figura 12. Número esperado de espécies (itens alimentares) para números padronizados de presas retiradas aleatoriamente da população, calculados através da técnica de rarefação.

3.3.4. Interação entre Ontogenia e Sazonalidade

As variações na dieta relacionadas com a sazonalidade e ontogenia foram analisadas com a análise multivariada de variância, PERMANOVA+, com o intuito de saber se existem diferenças significativas na dieta provocadas por esses fatores. A análise foi aplicada à matriz de similaridade de Bray-Curtis baseada no percentual em peso dos itens alimentares. Foi utilizado um desenho experimental fatorial, com os fatores “Classe de peso” (fixo, com quatro níveis em *M.occidentalis* e cinco em *C.marinii*) e “Período” (aleatório, dois níveis). De forma análoga a uma MANOVA, quando o efeito das interações é estatisticamente significativo, o procedimento lógico é realizar os testes entre pares de um fator (no caso, “Período”) para cada nível do outro fator (“Classe de Peso”).

Os resultados da PERMANOVA+ para os efeitos principais e para os testes entre pares são apresentados na **Tabela 5** e **Tabela 6**, respectivamente.

Os resultados indicam que, para ambas as espécies houve uma interação estatisticamente significativa nos efeitos do “Período” com “Classe de Peso” ($p < 0,05$ em ambas). A *Interação* indica que o fator “Período” causou uma variação na

composição da dieta, mas que não pôde ser generalizada para todas as “Classes de Peso”. Isso significa que o fator “Período” atua de forma a provocar variações estatisticamente significantes na dieta em algumas “Classes de Peso”.

Além disso, em ambas as espécies, a composição de espécies foi estatisticamente diferente entre os fatores “Classe de peso” ($p < 0,001$ para *C.marinii* e $p < 0,0005$ para *M.occidentalis*). Ou seja, utilizando o índice de Bray-Curtis para medir a similaridade na composição da dieta, verificamos que o fator “Classe de Peso” é responsável por uma variação estatisticamente significante na composição da dieta.

O resultado do teste PERMANOVA+ entre os pares detectou diferenças significativas entre período “quente” e “frio” nas composições da dieta de *C.marinii* apenas nos grupos de peso <25g e 45-64g, e também em *M.occidentalis* no grupo com 30-59g (**Tabela 6**).

O procedimento SIMPER (Similaridade Percentual) foi utilizado para calcular a dissimilaridade percentual média entre estes grupos. O resultado indicou que a composição da dieta de *C. marinii* na “Classe de Peso” <25g foi bem distinta entre os “períodos” *frio* e *quente*, com a média de dissimilaridades de 65,7. Os eufausiáceos, mais abundantes no “período” *frio*, foram responsáveis por 42,9% da variação, seguidos pelos copépodes (13,3%) e gamarídeos (14%), ambos mais abundantes no “período” *quente*. No grupo dos *C. marinii* com 45-64g: A média de dissimilaridade entre os períodos foi de 43,9, e a maior parte da variação (50,0%) foi causada pelos eufausiáceos, mais abundantes no “período” *quente*, seguida pelos misidáceos (13,4%) e caranguejos (8,5%), ambos mais abundantes no “período” *frio*. No grupo dos *M.occidentalis* 30-59g, a dissimilaridade média entre os pares do grupo foi de 65,3. Os camarões, muito mais abundantes no “período” *quente*, foram responsáveis por 46,1% da dissimilaridade, seguidos pelos eufausiáceos (22,3%) e caranguejos (17,7%), ambos mais abundantes no “período” *frio*.

No presente estudo, de acordo com o SIMPER, as variações sazonais na dieta de *C.marinii* foram causadas principalmente pela diferença no consumo de eufausiáceos (responsável por $\approx 50\%$ da variação), exceto na classe de maior peso, onde eufausiáceos, camarões e isópodes responderam por 54% da variação. Em *M.occidentalis*, a variação sazonal na dieta foi devido à diferenças no consumo de eufausiáceos e camarões, exceto no grupo de maior peso, onde camarões, e peixes e carcaças foram as presas responsáveis pela variação. Essa variação no consumo deve ser um reflexo principalmente da abundância destas presas no ambiente e da

disponibilidade à essas espécies, sugerindo uma grande variação sazonal na abundância (ou disponibilidade) de eufausiáceos nessa área.

Tabela 5: Resultados da análise multivariada de variância (PERMANOVA+) para os efeitos principais entre os fatores “Período” (fixo) e “Classe de Peso” (aleatório) e para *Coelorinchus marinii* e *Malacocephalus occidentalis*, calculado a partir da matriz de similaridade de Bray-Curtis baseada na composição em peso com transformação na raiz quadrada.

Origem	<i>C.marinii</i>				<i>M.occidentalis</i>			
	df	MS	F	P	df	MS	F	P
Período	1	9316,2	1,8739	0,1664	1	7329	1,4645	0,2364
Classe de Peso	4	7045,8	1,8474	0,0007	3	8826,4	3,1634	0,0004
Período x Classe de Peso	4	5399,1	1,4156	0,0296	3	5053,4	1,8112	0,0342
Resíduo	483	3814			121	2790,2		
Total	492				128			

Tabela 6: Resultados da análise multivariada de variância (PERMANOVA+) para a comparação entre os pares do fator “Período”, dentro do fator “Classe de Peso” para *Coelorinchus marinii* e *Malacocephalus occidentalis*.

<i>Coelorinchus marinii</i>			<i>Malacocephalus occidentalis</i>		
Classe de Peso	t	P	Classe de Peso	t	P
0-24g	1,4768	0,0337	0-29g	0,8998	0,5312
25-44g	0,9474	0,5366	30-59g	1,9957	0,0052
45-64g	1,6899	0,0011	60-139g	1,1410	0,2498
65-84g	1,2508	0,0840	>140g	1,1709	0,2179
>85g	1,0964	0,2409			

3.3.5. Composição da Dieta em Relação à Ontogenia e Sazonalidade

As mudanças ontogenéticas e a variação sazonal da dieta, observadas pelo percentual em peso das principais categorias de presa são apresentadas para *C. marinii* na **Figura 13** e para *M. occidentalis* na **Figura 14**.

Em *C. marinii*, na menor classe de peso, nota-se uma grande redução no consumo de eufausiáceos, com aumento de gamarídeos, caranguejos e camarões na época quente. Nesse período, as três classes de peso intermediárias consumiram mais que o dobro de eufausiáceos em relação ao período frio, com redução de poliquetas, caranguejos e cefalópodes em quase todas as classes. Isso provocou um grande aumento no IR nesse período.

Em *M. occidentalis*, na classe de peso de 30-59g, houve uma grande redução de camarões e aumento de caranguejos na época fria. O mesmo ocorreu na época quente na classe de peso de 60-140g, e incluiu um aumento no consumo de cefalópodes.

Em ambas as espécies, o consumo da categoria carcaças foi maior na classe de maior peso no período “quente” (12,3% em *C.marinii* e 15,2% em *M.occidentalis*), devido ao consumo de crustáceos estomatópodes e peixes bentopelágicos de tamanho relativamente grande. Nas classes intermediárias houve um consumo de diversos cefalópodes considerados carcaças (de peso quando vivo maior que o predador), mas a contribuição em peso na dieta foi baixa, pois na maior parte dos casos foi encontrado somente o bico.

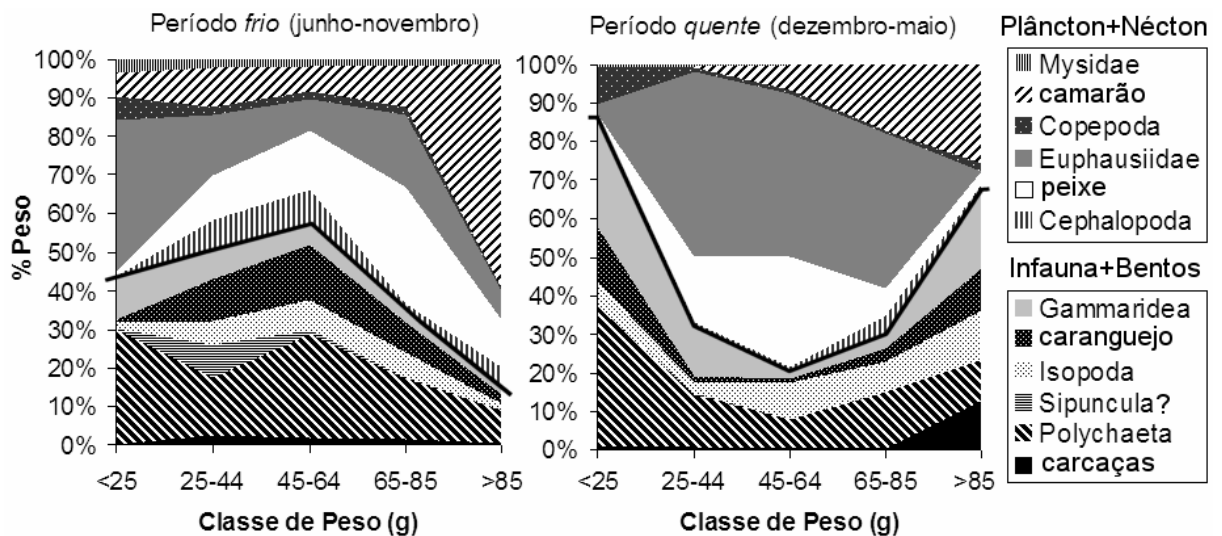


Figura 13. Percentual em peso das principais categorias de presa de *Coelorinchus marinii* por “classes de peso” em cada “período”, *frio* (junho-novembro) e *quente* (dezembro-maio). A linha divide aproximadamente as presas natantes (planctônicas+nectônicas) das de fundo (bentônicas+infauna).

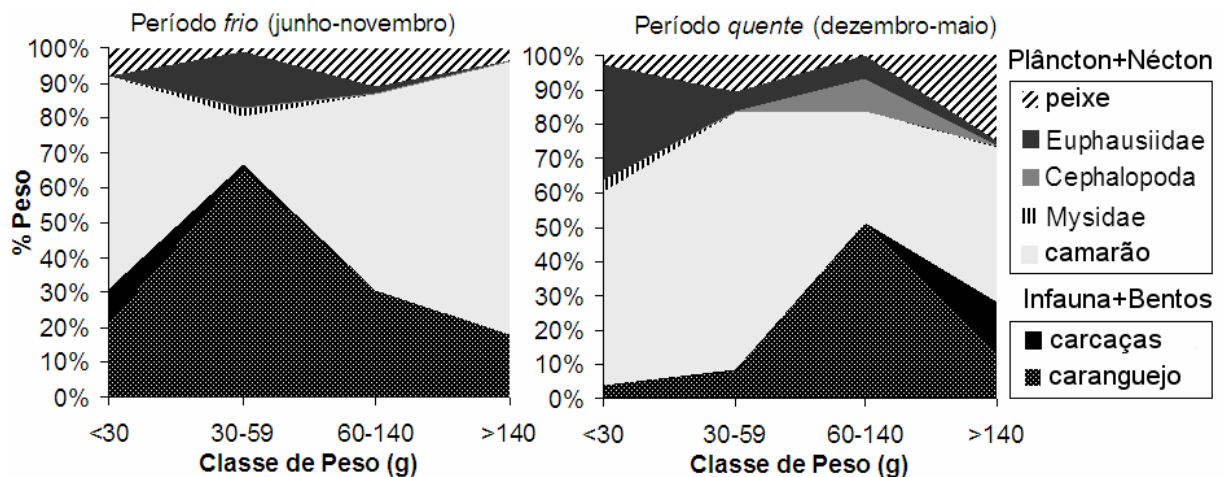


Figura 14. Percentual em peso das principais categorias de presa de *Malacocephalus occidentalis* por “classes de peso” em cada “período”, *frio* (junho-novembro) e *quente* (dezembro-maio).

3.3.6. Índice de Repleção (Intensidade Alimentar)

A comparação do Índice de Repleção entre *C.marinii* e *M.occidentalis* indicou uma diferença significativa (ANOVA: $F(1, 620)=54,607$, $p=0,00000$), indicando que *M.occidentalis* consome uma maior quantidade de alimento (conteúdo alimentar relativo ao tamanho do predador é significativamente distinto entre as duas espécies). A comparação entre os sexos da mesma espécie não indicou diferenças (*C.marinii*: ANOVA: $F(1, 464)=,66067$, $p=,41674$, *M.occidentalis*: ANOVA $F(1, 102)=0,05982$, $p=0,80727$).

Aproximadamente metade dos exemplares examinados de *C.marinii*, (47,6%, $n=694$) continham alimento, com o peso do conteúdo (IR) em média 1,11% do peso corporal (máximo=9,4%). Comparando os dois períodos (*quente* e *frio*), *C .marinii* consumiu significativamente mais alimento no período *quente* (IR=1,32%) do que no período *frio* (IR=0,98%) (ANOVA: $F(1, 491)=8,2484$, $p=0,00426$). A ANOVA fatorial indicou homogeneidade no consumo (IR) durante a ontogenia e também entre períodos, mas indicou um efeito de interação entre ambas (ANOVA: $F(4, 483)=3,8337$, $p=0,00444$). Nas classes de peso intermediárias (25-45g, 45-65g, 65-85g), o IR médio foi maior no período *quente* (**Figura 15A**), sendo que a classe 45-64g o IR foi significativamente menor no período *frio* (Tukey $p<0 0,00020$). Nos exemplares de maior peso (>85g) a média do índice de repleção (IR) foi duas vezes maior no período *frio* (1,6%) do que no período *quente* (0,8%) (**Figura 15A**).

Em *M.occidentalis*, 27,1% dos exemplares continham alimento, com o Índice de Repleção médio de 2,0% do peso corporal (máx. 11,3%). Embora o IR médio tenha sido mais elevado no período *quente* (IR=2,1%) do que no período *frio* (IR=1,6%), não houve diferença estatística (ANOVA: $F(1, 127)=1,4577$, $p=0,22954$). O consumo (IR) foi mais elevado na classe dos exemplares menores (<30g) e na dos maiores (>140g), com IR médio acima da média geral (=2%), enquanto nas classes intermediárias de peso (30-59g, 60-140g) o IR encontrado foi menor que a média geral. Em relação à época do ano, nas 3 maiores classes de peso o IR médio foi maior na época *quente* (verão-outono), enquanto que na classe menor (0-30g) os valores foram semelhantes entre períodos (**Figura 15B**). Houve heterogeneidade no IR entre as classes de peso (ANOVA: $F(3, 125)=5,0226$, $p=0,00254$), e homogeneidade entre épocas, sendo que a classe de maior peso (>140g) foi maior que a 30-60g (Tukey, $p=0,002774$) e 60-140 (Tukey $p=0,008912$).

Em *M. laevis* 20% dos estômagos continham alimento, com a média do peso do conteúdo 3,53% do peso corporal (máx. 13,4%). Em *Lucigadus ori* 13,4% dos estômagos continham comida, com o peso conteúdo em média 0,87% do peso corporal (máx. 1,1%).

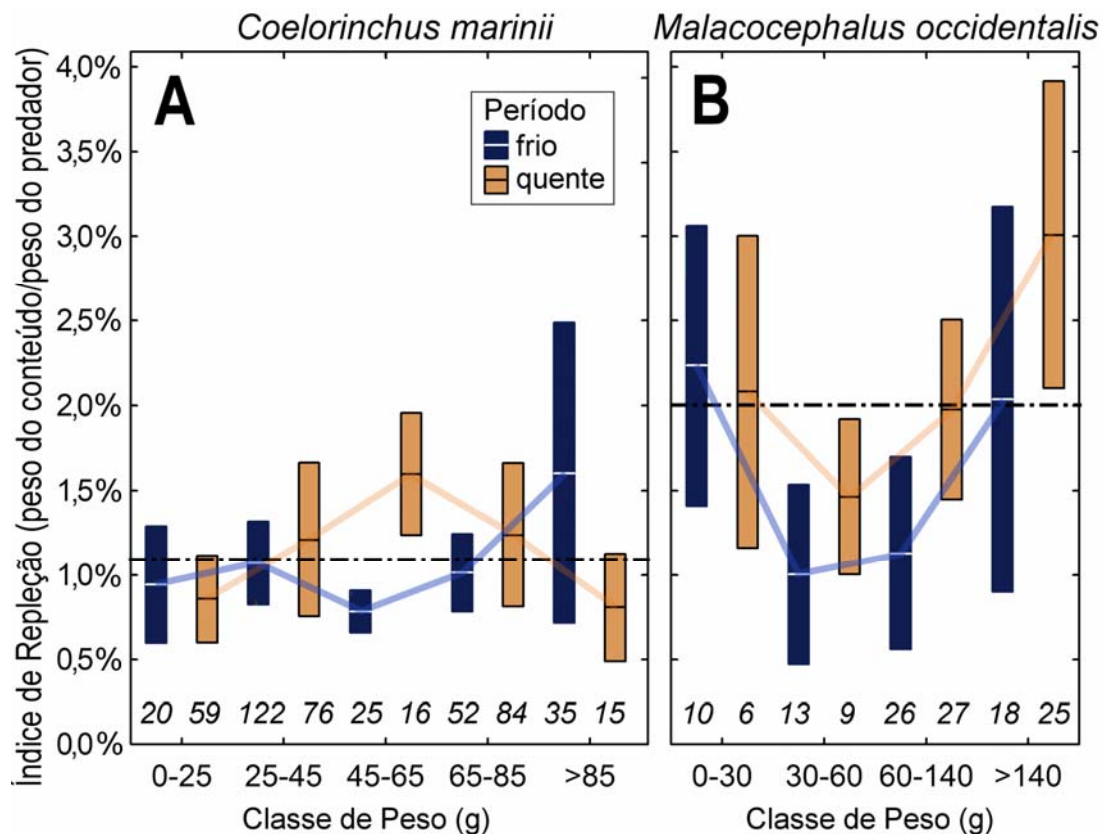


Figura 15. Box-plot da média e IC95% do Índice de Repleção estomacal (IR) de (A) *Coelorinchus marinii* e (B) *Malacocephalus occidentalis* por classes de peso (g) e em dois períodos do ano, frio (junho-novembro) e quente (dezembro-maio). A linha tracejada indica a média geral para cada espécie. O número de estômagos em cada período e classe de peso figura logo acima do eixo, em itálico. Dados dos cruzeiros e da pesca comercial.

A relação entre a frequência de peixes e o índice de repleção (IR) é apresentada na **Figura 16**, que mostra que a maioria dos exemplares de *C. marinii* (71%) tinham IR abaixo da média da espécie (1,11%), e apenas 29% acima da média. Nos exemplares de *M. occidentalis*, 58,1% estavam abaixo do IR médio da espécie (2%) e 42% acima.

Os exemplares de *M. occidentalis* examinados tinham muito mais alimento em seus estômagos: 70,5% dos *M.occidentalis* tinham conteúdo acima de 1% do peso do corpo, contra apenas 33,6% dos exemplares de *C. marinii* (**Figura 16**). Da mesma forma, 42% dos exemplares de *M. occidentalis* tinham valores de IR acima de 2%, contra apenas 13,8% dos *C. marinii*.

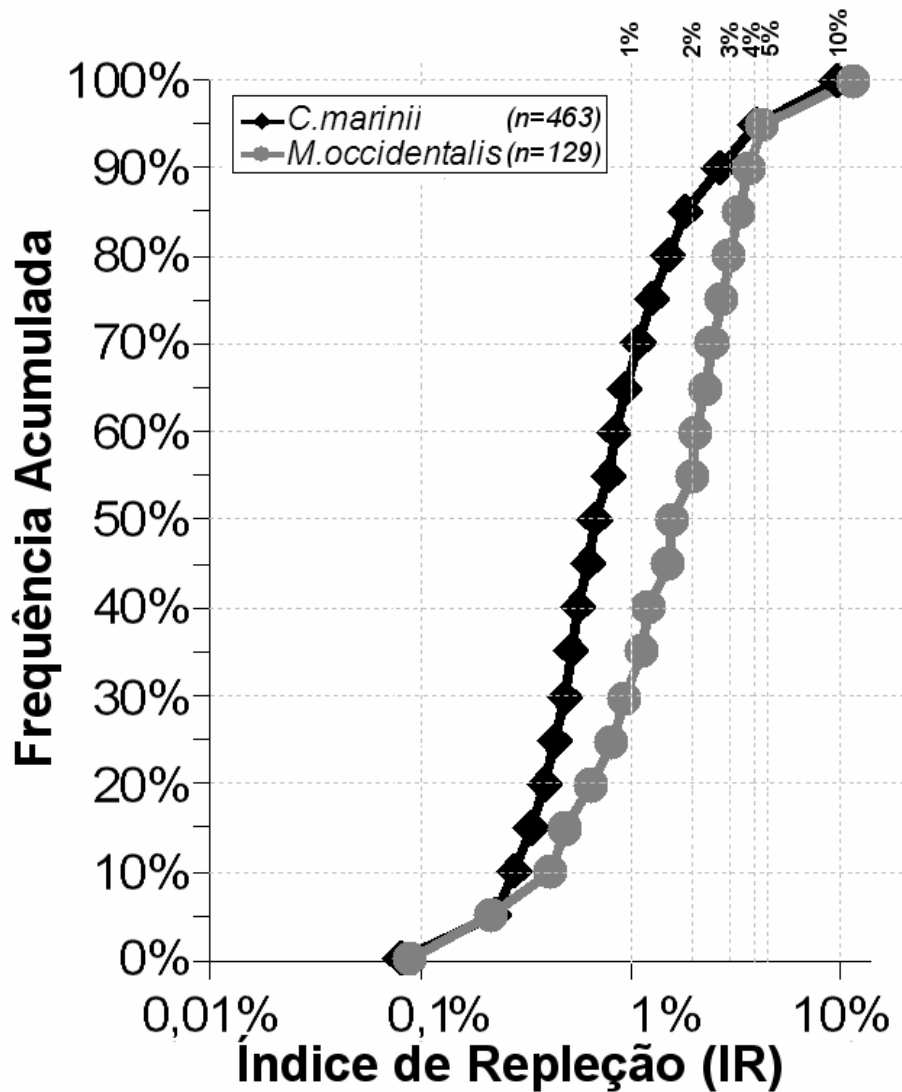


Figura 16. Percentual acumulado do total de peixes (frequência acumulada) em relação ao índice de repleção (IR). Em destaque as frequências (percentual do total de peixes) de *C.marinii* e *M.occidentalis* com IR abaixo de 1% e 2%. IR médio de *C.marinii*=1,1%, de *M.occidentalis*=2,0%.

3.4. Periodicidade Alimentar

A **Figura 17** apresenta a relação entre o consumo (IR) e hora da captura. Nota-se que a maior variação no consumo ocorreu durante período da tarde, em ambas as espécies. No caso de *M.occidentalis* esse efeito pode estar associado à um menor tamanho amostral. Embora o padrão de variação tenha sido semelhante entre as duas espécies, não foram encontradas diferenças significativas entre o consumo (IR) e hora do dia, sugerindo um padrão de alimentação contínuo ao longo do dia (*C.marinii* ANOVA: $F(2, 167)=2,5104$, $p=0,08430$, *M.occidentalis* ANOVA: $F(2, 73)=1,7546$, $p=0,18019$).

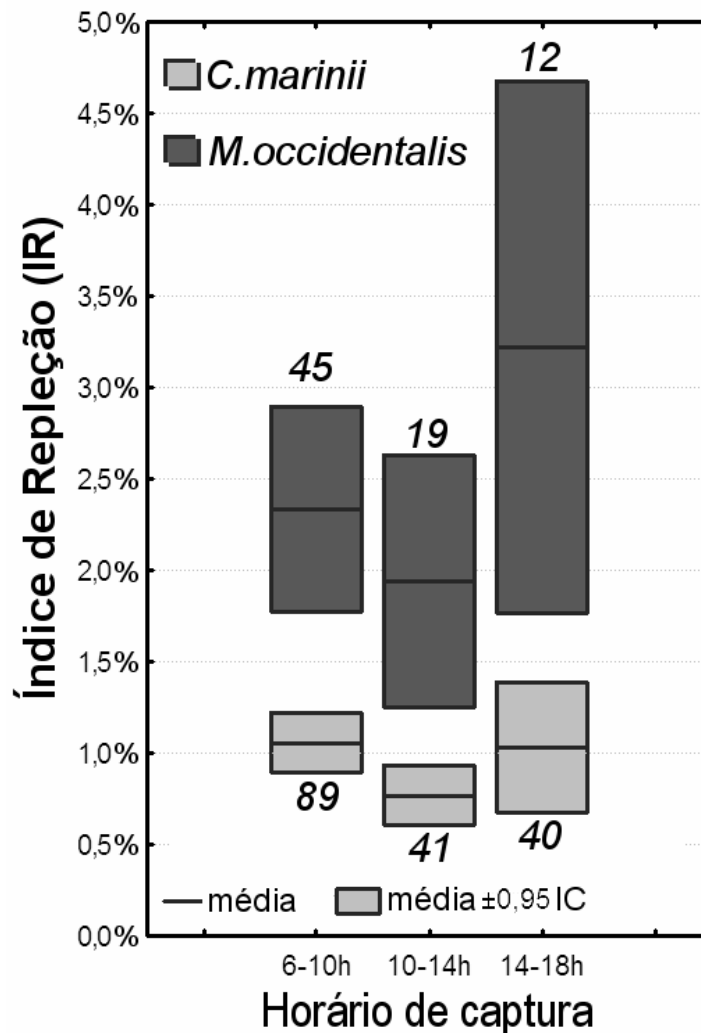


Figura 17. Variação no índice de repleção (IR) em relação ao horário de captura para *Coelorinchus marinii* e *Malacocephalus occidentalis*. Linha central=média, caixa= IC95%. O número de amostras figura em itálico.

Os padrões de consumo das principais **categorias de presas** em três horários de captura são apresentados através da proporção média do item no estômago (razão entre a média de peso do item e o peso total do conteúdo) (**Figura 18A, B**) e a proporção do peso do item no peso do predador (média de peso do item/peso do predador) (**Figura 18C, D**). Em ambas as espécies nota-se um aumento no consumo de **camarões** ao longo do dia em direção ao entardecer, tanto na proporção de camarões no conteúdo total em peso, como no peso consumido de camarões em relação ao peso do predador. Em *M.occidentalis* houve um maior consumo de eufausiáceos durante o início da manhã (6-10h), 84% do alimento consumido, reduzindo para 56% ao longo do dia (10-14h) e não houve consumo no final da tarde (14-18h), entretanto os exemplares oriundos dos cruzeiros do REVIZEE consumiram poucos eufausiáceos.

Não foram encontradas tendências entre o grau de digestão (GD) e o horário de captura, nem entre o grau de digestão (GD) e as frequências de ocorrência (%O) das categorias de presas.

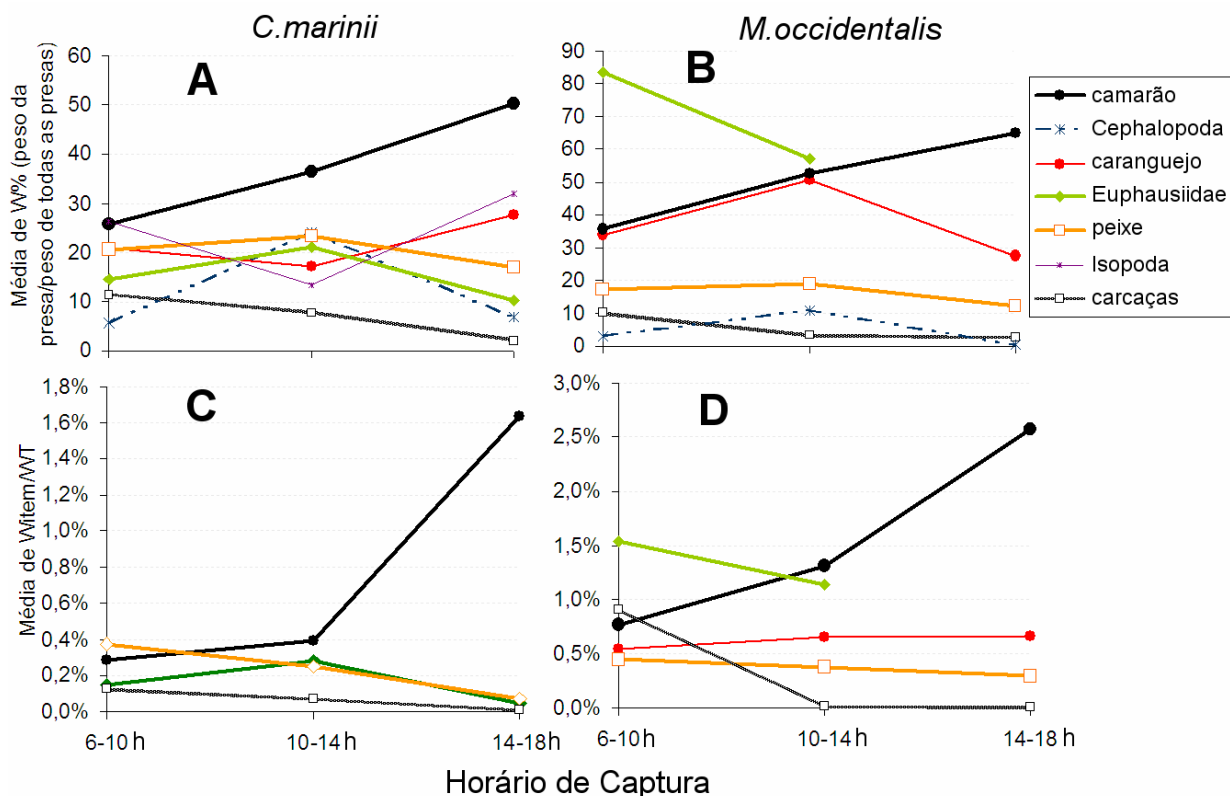


Figura 18. Variações no consumo das principais categorias de presa em *Coelorrinchus marinii* e *Malacocephalus occidentalis* em três horários de captura. **A-B** peso do item/peso total do conteúdo; **C-D** peso médio do item/peso do predador. Número total de amostras por espécie e horário de captura é o mesmo da **Figura 17**.

3.5. Grau de Digestão

A média dos percentuais em peso por grau de digestão (GD) das quatro espécies é apresentada na **Figura 19**, onde os valores de *C. marinii* e *M. occidentalis* são discriminados por classes de peso. Em *C. marinii* houve um aumento na proporção em peso de presas em digestão completa conforme o crescimento, bem como uma redução na proporção das presas recém ingeridas (sem digestão) (**Figura 19**). Em relação ao horário de capura, ambas as espécies não apresentaram tendências com o grau de digestão dos itens consumidos.

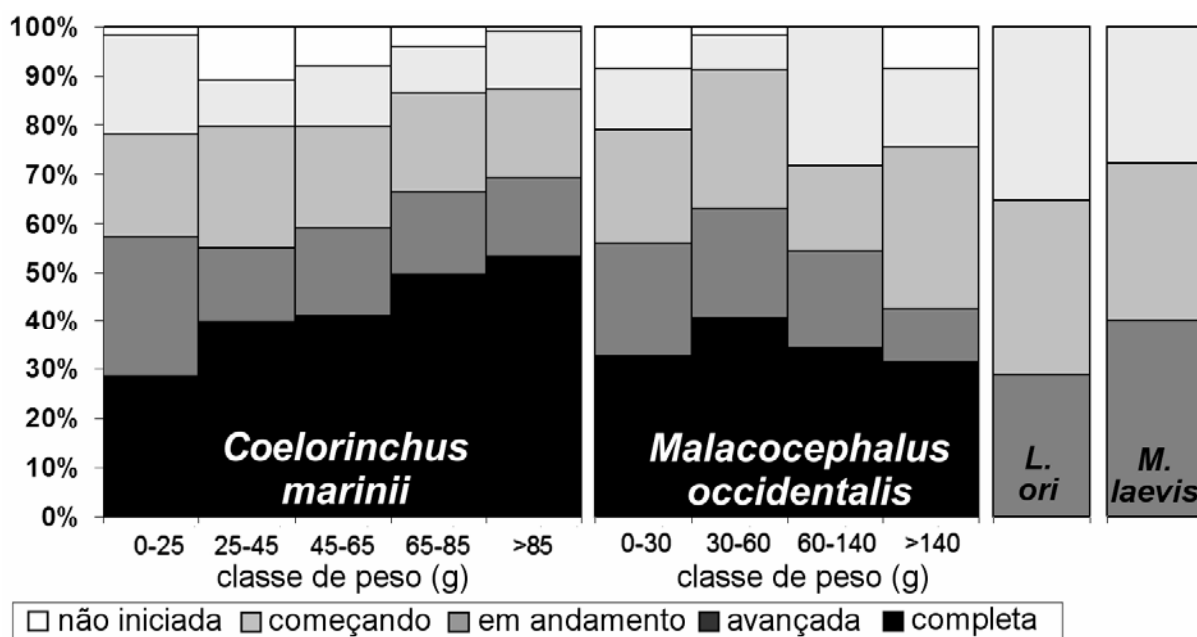


Figura 19. Média do percentual em peso por estágios de digestão (GD) das quatro espécies de Macrouridae.

3.6. Sobreposição Alimentar Intra e Interespecífica

3.6.1. Padrão Geral de Sobreposição Alimentar

A matriz de similaridade de Bray-Curtis foi calculada através do percentual em peso das categorias de presas do Anexo 3, e é apresentada na Tabela 7. Os valores são idênticos ao índice de sobreposição alimentar de Schoener, e indicam o percentual de sobreposição alimentar da dieta entre os pares de grupos, ou o percentual de semelhança na composição da dieta. Cabe salientar que uma sobreposição alimentar elevada indica uma competição potencial por recursos. A Figura 20 apresenta a análise de agrupamento e o MDS, ambos obtidos com a matriz de similaridade de Bray-Curtis (=Schoener). Para mostrar os padrões de consumo das principais categorias de presas, as correlações das principais variáveis (categorias de presas) responsáveis pela ordenação e agrupamento foram sobrepostas ao MDS como vetores das correlações de Spearman. Os vetores indicam a direção no aumento do consumo de cada categoria de presa, e o tamanho dos vetores indica a força da correlação, sendo que o raio do círculo indica correlação=1 (máxima).

As espécies ficaram separadas ao nível de 60% de similaridade (ou sobreposição alimentar). Os três grupos intermediários de *C. marinii* (25-44, 45-64, 65-85) apresentaram grande similaridade/sobreposição na dieta (>80%), agrupados ao nível de 80% de similaridade (Figura 20A, Tabela 7), mas ficaram separados das

classes de maior e menor peso, indicando menor sobreposição. Houve elevada similaridade ($\approx 70\%$) na dieta dos maiores exemplares de *C.marinii* (>85) com três grupos de *M.occidentalis*. A dieta dos maiores *C.marinii* (>85) se assemelha à dos menores *M.occidentalis* (<30g) pelo consumo elevado de camarões, peixes e carcaças; com o grupo intermediário (30-59g) foi semelhante devido aos camarões, peixes e eufausiáceos, e com o grupo >140g pelo consumo de camarões e peixes.

M.laevis e *L.ori* possuíram menos de 50% de similaridade com os demais grupos, ficando separados. Essas duas espécies se distribuem em águas mais profundas do que *M.occidentalis* e *C.marinii*, havendo pouca sobreposição batimétrica na área estudada, mas é possível que ocorra maior sobreposição entre essas espécies a mais de 600 m de profundidade, onde não foram feitas coletas, ou incluindo os grupos de peso com mais dados.

Tabela 7: Similaridade na composição alimentar entre as classes de peso por espécies*. Matriz de similaridade de Bray-Curtis (=índice de sobreposição alimentar de Schoener), calculada a partir da média do percentual em peso das 12 principais categorias de presas (**Anexo 3, %P**). Valores acima de 60 indicam sobreposição alimentar significativa.

Espécies / grupos de peso		<i>L.ori</i>	<i>C.marinii</i>					<i>M.occidentalis</i>			
			<25g	25-44g	45-64g	65-85g	>85g	<30g	30-59g	60-140g	>140g
<i>C.marinii</i>	<25g	49									
	25-44g	36	65								
	45-64g	30	58	83							
	65-85g	29	60	80	91						
	>85g	23	35	51	50	56					
<i>M.occidentalis</i>	<30g	25	38	41	43	50	70				
	30-59g	24	19	28	31	37	72	78			
	60-140g	23	17	23	25	31	56	56	61		
	>140g	15	12	27	35	42	70	68	75	57	
<i>M.laevis</i>		0	4	24	34	32	25	15	18	15	42

L.ori* e *M.laevis* foram agrupados por conterem poucos dados. Valores acima de 60 estão em itálico, acima de 75 em negrito. Sobreposição alimentar **interespecífica em potencial é indicada nas células em **cinza escuro**, sobreposição **intraespecífica** potencial em **cinza claro**.

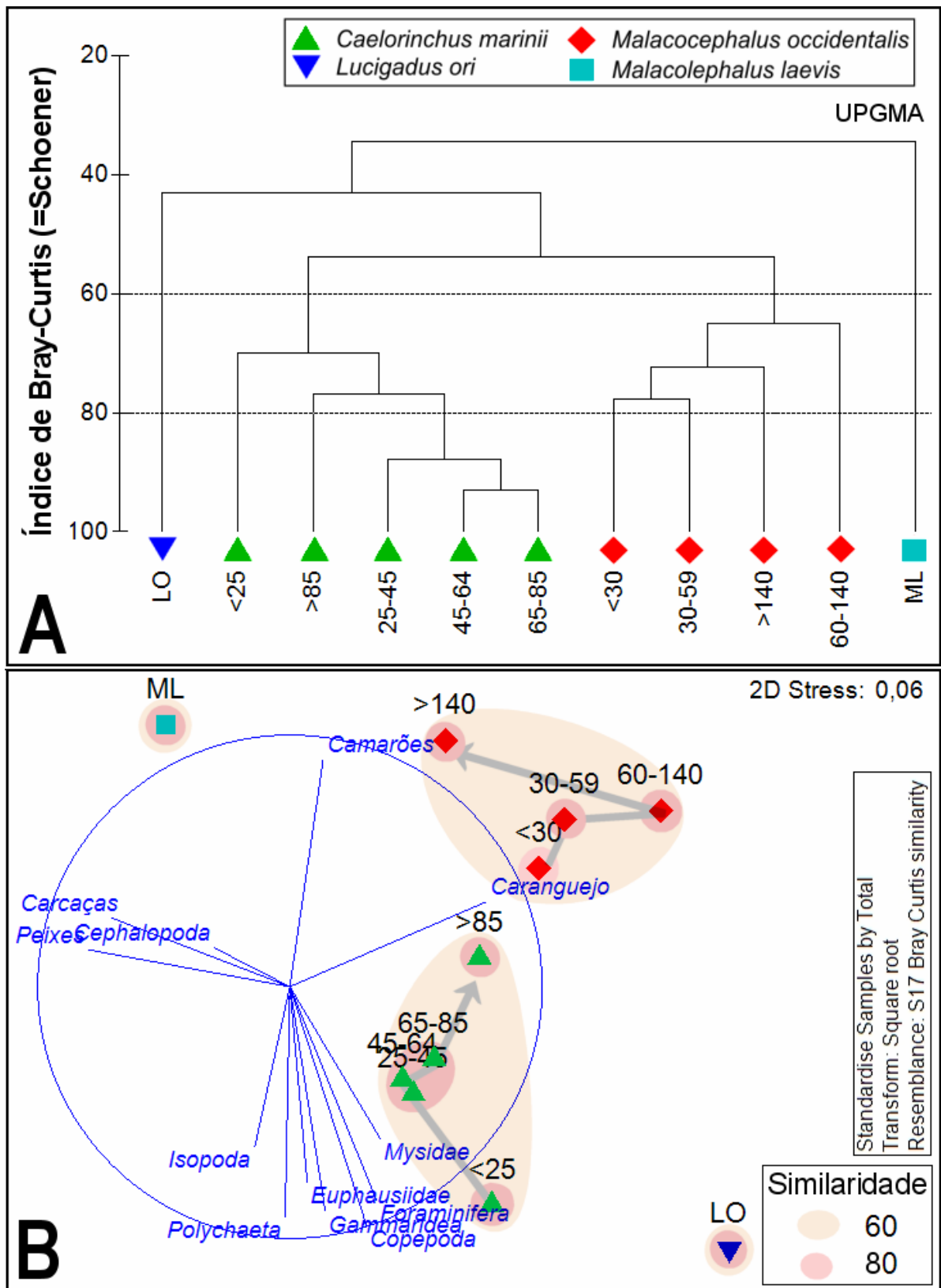


Figura 20. Análises de agrupamento (**A**, cluster) e escalonamento multidimensional (**B**, MDS) originadas da matriz de similaridade de Bray-Curtis calculada a partir da média do percentual em peso das 12 categorias de presas (**Anexo 3., %P**), com transformação da raiz quadrada. As correlações das principais variáveis (categorias de presas) responsáveis pela ordenação foram sobrepostas aos vetores das correlações de Spearman ($\rho > 0,6$), indicando a direção de aumento no consumo. O tamanho dos vetores indica a força da correlação, o raio do círculo indica correlação=1 (máxima). As duas setas em cinza mostram a direção do menor para o maior grupo de peso de *C. marinii* e de *M. occidentalis*.

3.6.2. Mudanças Sazonais na Sobreposição da Dieta

Os resultados da PERMANOVA+ já haviam mostrado que a composição da dieta mudou com o período (frio, quente) em alguns grupos alimentares (item 3.3.4). Com isso podemos supor que os padrões na sobreposição alimentar também mudam ao longo do ano. Para verificar a ocorrência de mudanças sazonais na sobreposição alimentar, a matriz de similaridade de Bray-Curtis (sobreposição alimentar de Schoener), foi criada com os mesmos grupos de peso, mas discriminada por períodos do ano (frio, quente), sendo apresentada na Tabela 8. A parte superior (Tabela 8A) mostra a **similaridade** percentual dos grupos **dentro** de cada período, enquanto a parte inferior (Tabela 8B) mostra a **dissimilaridade**¹ percentual dos grupos **entre** os períodos. A Figura 21 apresenta a análise de agrupamento e o MDS para cada época, obtidos com a mesma matriz de similaridades.

Os resultados mostram que o período do ano (frio e quente) modifica significativamente os níveis de sobreposição alimentar entre os grupos, tanto ao nível **intraespecífico** (dentro dos grupos de peso de uma mesma espécie) como **interespecífico** (entre espécies ou grupos de peso de diferentes espécies).

Em geral, no período frio as sobreposições alimentares intra e interespecíficas foram maiores (ocorrendo 16 grupos com sobreposição) do que no período quente (7-9 grupos) (Tabela 8A). Os menores exemplares de ambas as espécies apresentaram as maiores variações sazonais na dieta, enquanto os maiores apresentaram uma maior “estabilidade” na dieta entre os períodos (Tabela 8B).

Sobreposição Intraespecífica:

C.marinii. Em ambos os períodos, ocorreu uma sobreposição alimentar elevada entre os três grupos intermediários de peso de *C.marinii*, com semelhança entre 77-89% (Tabela 8A), ficando agrupados nos dois períodos ao nível de 75% (Figura 21). O grupo de maior peso (>85g) não apresentou sobreposição significativa com os demais, em ambos os períodos, embora no período frio os valores sejam um

¹ Neste estudo, a similaridade de Bray-Curtis (=Schoener) indica o percentual de semelhança (e sobreposição alimentar) na dieta entre dois grupos, calculada com os percentuais em peso das categorias de presas. A Similaridade varia de 0 (indicando nenhuma semelhança) a 100% (indicando uma dieta idêntica). A dissimilaridade percentual é = **100-similaridade**, e indica o percentual de diferença entre a dieta de dois grupos.

pouco mais elevados (**Tabela 8A**). Já o grupo dos menores *C.marinii* (<25g) apresentou alta sobreposição com os três grupos intermediários apenas no período frio (60-72%) (**Tabela 8A**). Observando *C.marinii* dentro do período, frio nota-se que seis grupos apresentaram elevada sobreposição no período frio, e apenas três no período quente (**Tabela 8A**).

***M.occidentalis*:** Apresentou uma grande variação sazonal na sobreposição alimentar: no período frio houve alta sobreposição alimentar entre a classe de menor peso com as duas maiores (84-89%), e também houve sobreposição entre as duas maiores classes (78%), ficando todas unidas no MDS e agrupamento (**Tabela 8A, Figura 21A,C**). No período quente houve sobreposição na dieta da classe 60-140g com as duas menores (<30g, 30-59g), e entre 30-59g e a maior (>140g) (**Tabela 8A, Figura 21B,D**). Dentro do período frio, os grupos de *M.occidentalis* apresentaram uma maior similaridade na dieta, sendo que sete grupos apresentaram sobreposição significativa, contra apenas três no período quente (**Tabela 8A**).

Sobreposição Interespecífica:

Durante o período frio houve uma maior sobreposição alimentar entre *C.marinii* e *M.occidentalis* (7 grupos com elevada similaridade), do que no período quente (2-3 grupos).

Período frio: O grupo dos maiores exemplares de *C.marinii* (>85g) apresentou considerável sobreposição na dieta com três grupos de *M.occidentalis* (**Tabela 8A**), ficando no mesmo agrupamento e unido no MDS (**Figura 21A,C**). O procedimento SIMPER indicou os camarões como os principais como as presas “causadoras” dessa sobreposição. Somente no período frio, o grupo 30-59g de *M.occidentalis* apresentou significativa similaridade (62-75%) com os quatro grupos de menor peso de *C.marinii* (**Tabela 8A**) do que com demais grupos da sua espécie, sendo os eufausiáceos, camarões e caranguejos as presas que provocaram a elevada similaridade.

Período quente: O grupo dos maiores exemplares de *C.marinii* (>85g) apresentou similaridade apenas com um grupo de *M.occidentalis* (>140g), também provocada pelo elevado consumo de camarões. No período quente, houve significativa semelhança entre os menores exemplares de *M.occidentalis* (<30g) e dois grupos intermediários de peso de *C.marinii* (**Tabela 8A**), causada principalmente pelo grande consumo de eufausiáceos.

A semelhança na dieta entre *M.laevis* e *M.occidentalis* foi maior no período quente, mas não foi considerada significativa. Embora somente tenha sido capturado apenas no período quente, *L.ori* mostrou maiores similaridades com *C.marinii*, sem apresentar valores significativos. Por causa do pequeno número amostral de *L.ori* e *M.laevis* esses últimos resultados devem ser considerados com cautela.

Tabela 8: Similaridade na composição alimentar por períodos do ano entre os grupos de peso de cada espécie*. Valores acima de 60 indicam sobreposição alimentar significativa. Matriz de similaridade de Bray-Curtis padronizada pelo total, com transformação de raiz quadrada, calculada a partir da média do percentual em peso das 13 categorias de presas.

A. Similaridade percentual na dieta/sobreposição alimentar dentro de cada período do ano												
		<i>C.marinii</i>					<i>L.ori</i>	<i>M.laevis</i>	<i>M.occidentalis</i>			
		<25	25-44	45-64	65-85	>85			<30	30-59	60-140	>140
<i>C.marinii</i>	<25		72	60	69	34		5	5	62	15	5
	25-44	22		83	88	51		17	25	75	34	20
	45-64	21	87		77	49		22	25	65	36	20
	65-85	22	83	89		49		25	21	69	30	17
	>85	33	12	17	25			16	68	42	77	65
	<i>L.ori</i>	41	33	30	31	22						
	<i>M.laevis</i>	1	1	5	14	52	0		13	8	15	10
<i>M.occid.</i>	<30	25	55	59	67	39	39	36		27	84	89
	30-59	18	22	26	32	55	19	44	52		35	24
	60-140	26	24	28	38	55	29	44	59	65		78
	>140	12	12	21	21	66	11	51	42	75	57	

B. Dissimilaridade (=100-similaridade) percentual na dieta entre os períodos do ano												
		<i>C.marinii</i>					<i>L.ori</i>	<i>M.laevis</i>	<i>M.occidentalis</i>			
		<25	25-44	45-64	65-85	>85			<30	30-59	60-140	>140
<i>C.marinii</i>	<25	66	22	20	20	83	53	95	32	79	72	90
	25-44	59	38	33	28	63	51	85	27	63	57	68
	45-64	50	53	44	45	59	47	88	44	65	56	64
	65-85	65	37	28	28	70	58	87	29	64	62	62
	>85	76	68	64	59	42	72	56	38	16	32	25
	<i>M.laevis</i>	100	93	84	89	89	100	92	92	87	91	74
<i>M.occid.</i>	<30	89	93	89	83	37	94	52	63	15	43	21
	30-59	63	52	49	40	73	54	83	28	65	35	72
	60-140	79	85	80	76	36	85	56	57	17	34	20
	>140	92	97	93	84	43	94	56	63	19	46	29

Período quente (dezembro-maio) em itálico (vermelho), frio (junho a novembro) em verde; valores de similaridade acima de 60% são considerados como sobreposição significativa e estão destacados, sendo: sobreposição **intraespecífica** potencial indicada nas células cinza-claro; sobreposição **interespecífica** indicada nas células cinza-escuro. Valores acima de 75% em negrito. **M.laevis* e *L.ori* estão agrupados.

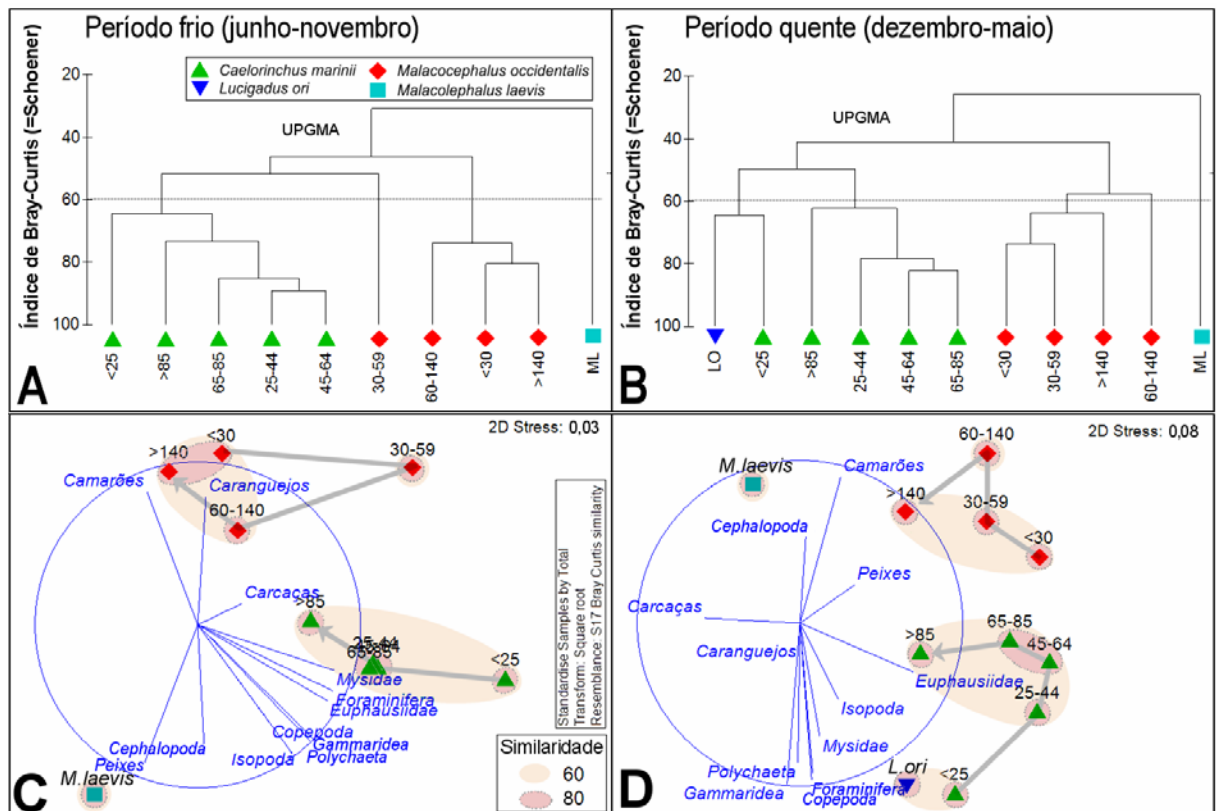


Figura 21. Análises de agrupamento (A-B, cluster) e escalonamento multidimensional (C-D, MDS) originadas da matriz de similaridade de Bray-Curtis, calculada a partir da média do percentual em peso das 12 categorias de presas em cada período do ano (quente e frio). As correlações das principais variáveis (categorias de presas) responsáveis pelo agrupamento e ordenação foram sobrepostas como vetores das correlações de Spearman, indicando a direção de aumento no consumo. O tamanho dos vetores indica a força da correlação, o raio do círculo indica correlação=1 (máxima). *L.ori* e *M.laevis* foram agrupados. As setas mostram a direção para o maior grupo de peso de cada espécie.

3.7. Ontogenia e Seletividade no Peso das Presas

A **Figura 22** mostra a mudança ontogenética e a seletividade no peso das presas e no número médio de presas consumidas. Observa-se que, conforme o crescimento, ambas as espécies consumiram presas cada vez mais pesadas, entretanto *M.occidentalis* consumiu presas dez vezes mais pesadas (**Figura 22A, B**). Nesse caso, o erro padrão pode ser um bom indicativo da seletividade do predador - quanto menor o erro padrão, maior a seletividade por presas de um determinado peso, e valores altos indicam baixa seletividade, consumindo presas de diversos pesos. Nota-se que os juvenis são muito seletivos em relação ao peso das presas, enquanto que os predadores maiores são pouco seletivos, consumindo uma grande amplitude de pesos. Considerando a escala dos gráficos, nota-se que *M.occidentalis* consome um espectro de pesos de presas muito maior que *C.marinii* (**Figura 22A, B**).

A **Tabela 9** apresenta as características gerais das presas consumidas para as quatro espécies de Macrouridae, sendo discriminadas por classes de peso para

C.marinii e *M.occidentalis*. Observando as menores classes de peso de *C.marinii* e *M.occidentalis* (respectivamente <25g e <30g) consumiram presas de pesos bem distintos. Enquanto o número médio de presas consumidas foi igual (≈ 13) em ambas as espécies, *M.occidentalis* consumiu presas cerca de 10 vezes mais pesadas (0,013g) do que *C.marinii* (0,1g) (Tabela 9, Figura 22A, B).

Durante toda a ontogenia de *M.occidentalis* o número médio de presas foi constante (≈ 12), enquanto que *C.marinii* dobrou o número de presas consumidas nas classes de mais de 25g.

Nota-se que em quase todos os itens da Tabela 9, os *M.laevis* assemelham-se com os *M.occidentalis* de maior peso enquanto que os *L.ori* assemelham-se com os menores *C.marinii*.

Cerca de 50% das presas consumidas por *C.marinii* e *M.occidentalis* durante todo o crescimento tinham peso médio entre 0,005 e 0,05g.

Tabela 9. Pesos médios dos itens (g), número médio de presas e de itens alimentares.

		<i>Coelorrinchus marinii</i>					total	<i>Malacocephalus occidentalis</i>				total	<i>M.laevis</i> total	<i>L.ori</i> total
		<25g	25-45g	45-65g	65-85g	>85g		<30g	30-60g	60-140g	>140g			
Peso das presas (g)	Médio	0,013	0,028	0,044	0,048	0,077	0,042	0,100	0,086	0,228	0,944	0,343	0,513	0,009
	Máx	0,5	2,5	4,9	4,3	7,4	7,4	2,1	1,8	4	37,8	37,8	26,4	0,2
Número de presas	Médio	12,7	26,6	25,2	27,0	24,4	25,0	12,8	10,1	12,2	11,7	11,7	11,6	26,0
	Min-Máx.	1-35	1-104	1-100	1-161	1-75	1-161	1-125	1-45	1-50	1-20	1-125	1-7	1-20
Número de itens alimentares	Médio	3,8	5,0	5,2	6,0	6,7	5,3	2,3	2,9	3,71	5,2	3,5	4,3	5,7
	Máx	7	27	15	14	17	27	5	6	10	18	18	6	8
Peso do peixe (g)	Médio	14,9	36,9	54,7	74,0	96,3	55,6	20,5	42,4	97,9	238,4	99,9	179,3	20,22
	Min-Máx.	3-24,7	25-44,8	45-64,5	65-84	85-153	3-153	2,7-29	30,4-59	60-139	143-390	2,7-390	39,5-370	14,3-26
Índice de repleção (IR)	Médio	0,93%	1,16%	1,13%	1,10%	1,30%	1,13%	2,18%	1,44%	1,62%	2,82%	2,04%	3,53%	0,87%
	Máx	3,3%	8,1%	9,3%	6,6%	9,4%	9,4%	10,4%	3,7%	3,8%	11,3%	11,3%	13,4%	1,1%
Núm. examinado		35	107	202	109	40	493	35	30	31	33	129	8	6

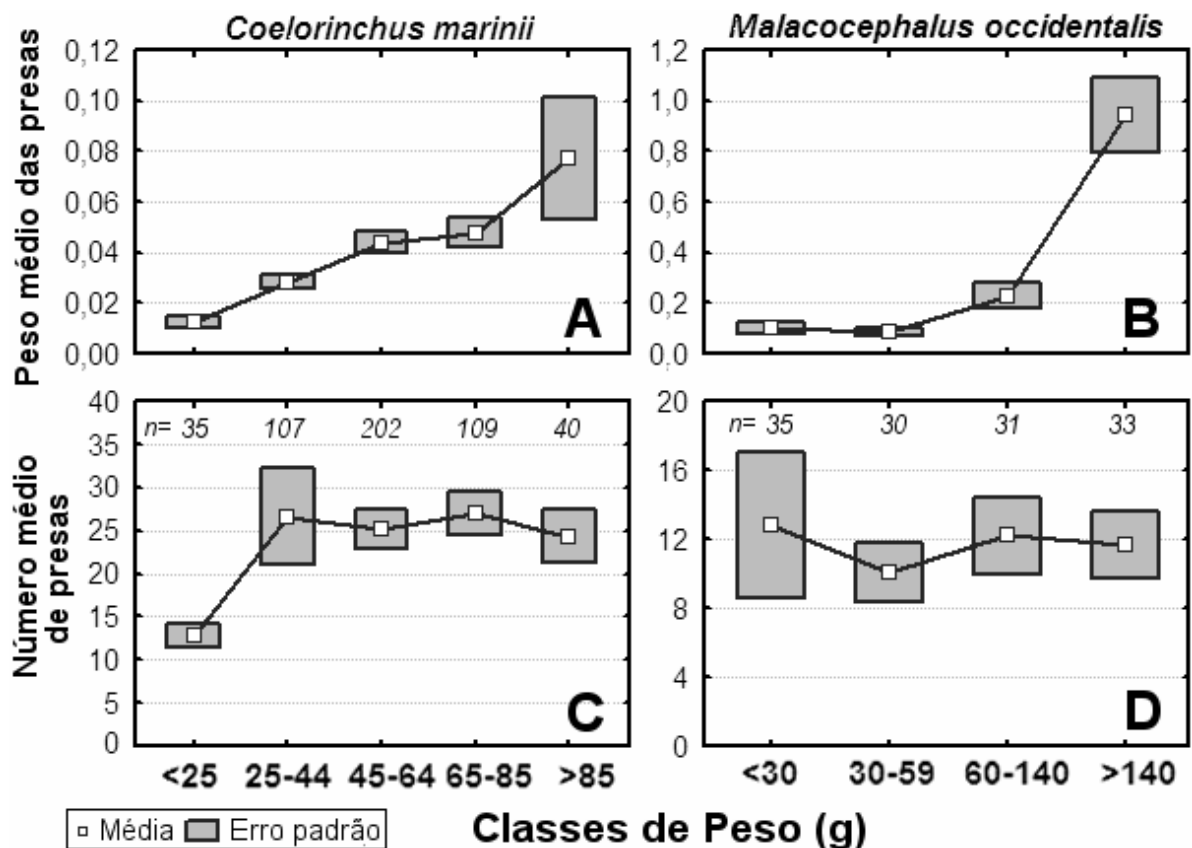


Figura 22. Box-plot das médias e erro-padrão das médias do peso das presas (A-B) e número de presas (C-D) por classes de peso em *C.marinii* e *M.occidentalis*.

3.8. Relações com a Batimetria

As relações entre a batimetria e a alimentação de *C.marinii* e *M.occidentalis* são apresentadas na **Figura 23**. Ressalta-se que foram utilizados apenas os dados dos cruzeiros de pesquisa, pois havia registro das profundidades.

Em *C.marinii* ocorreram diferenças significativas no índice de repleção (Kruskal-Wallis: $H(3;170)=20,01174$ $p=0,0002$, sendo que o IR nos estratos de 200m e 300m foi maior que em 400m e 500m, $p<0,04$ (**Figura 23A**). O número médio de presas consumidas também apresentou diferenças (Kruskal-Wallis: $H(3;170)=21,14535$ $p=0,0001$; sendo que os valores foram maiores nos estratos 200m e 300m do que nos estratos de 400m e 500m, $p<0,02$; **Figura 23C**), e peso médio de presas consumidas (Kruskal-Wallis: $H(3;70)=9,144349$ $p=0,0274$; **Figura 23E**). Em *M.occidentalis* somente o peso médio de presas consumidas apresentou diferenças significativas

(Kruskal-Wallis: $H(2;73)=8,910945$ $p=0,0116$; sendo $300 \neq 500m$, $p=0,010476$; **Figura 23F**).

Em águas profundas (400-600m), *C.marinii* foi encontrado com menos conteúdo no estômago (**Figura 23A**) e consumiu menos presas (**Figura 23C**), porém o peso médio das presas consumidas aumentou com a profundidade (**Figura 23E**).

Nota-se que o número médio de presas consumidas diminuiu em direção às águas mais profundas (**Figura 23C**), em oposição ao peso médio de presas consumidas, que aumentou em direção ao fundo.

A PERMANOVA+ mostrou que existem diferenças significativas na composição da dieta de *C.marinii* causadas pela batimetria, quando aplicada aos quatro estratos de profundidade (fator fixo), **mesmo incluindo a variação das Classes de peso** (fator aleatório), e usando somente dados dos cruzeiros de pesquisa (PERMANOVA: $F=2,3087$, $p=0,009$). O mesmo teste aplicado para *M.occidentalis* também indicou um resultado no limiar de significância (PERMANOVA: $F=4,3653$, $p=0,052$).

3.9. Relação Entre o Tamanho e Peso do Predador com o Tamanho da boca

As regressões calculadas entre o comprimento total (CT) e peso total (PT) contra a área e o diâmetro médio da boca, para as quatro espécies, estão na **Figura 24**. As relações entre CT/diâmetro da boca ($\emptyset b$) e PT/área da boca (Ab) e se demonstraram de natureza linear (**Figura 24A-B**), enquanto as relações CT/Ab e entre PT/ $\emptyset b$ foram de natureza potencial.

Comparando predadores de mesmo peso ou tamanho, *L.ori* possui a menor abertura bucal, seguido por *C. marinii*, enquanto *M.occidentalis* e *M.laevis* possuem as maiores aberturas. Para um comprimento total de 200 mm, o $\emptyset b$ estimado para *L.ori* é de 7,5 mm ($Ab=45 \text{ mm}^2$), para *C.marinii* de 10,5 mm ($Ab=85 \text{ mm}^2$), *M.occidentalis* 12,5 mm ($Ab=118 \text{ mm}^2$). A relação entre as taxas de aumento de Ab e $\emptyset b$ com o crescimento parecem similares entre *M.occidentalis* e *M.laevis*, enquanto a taxa de aumento da boca foi reduzida em *C.marinii* e ainda menor em *L.ori*.

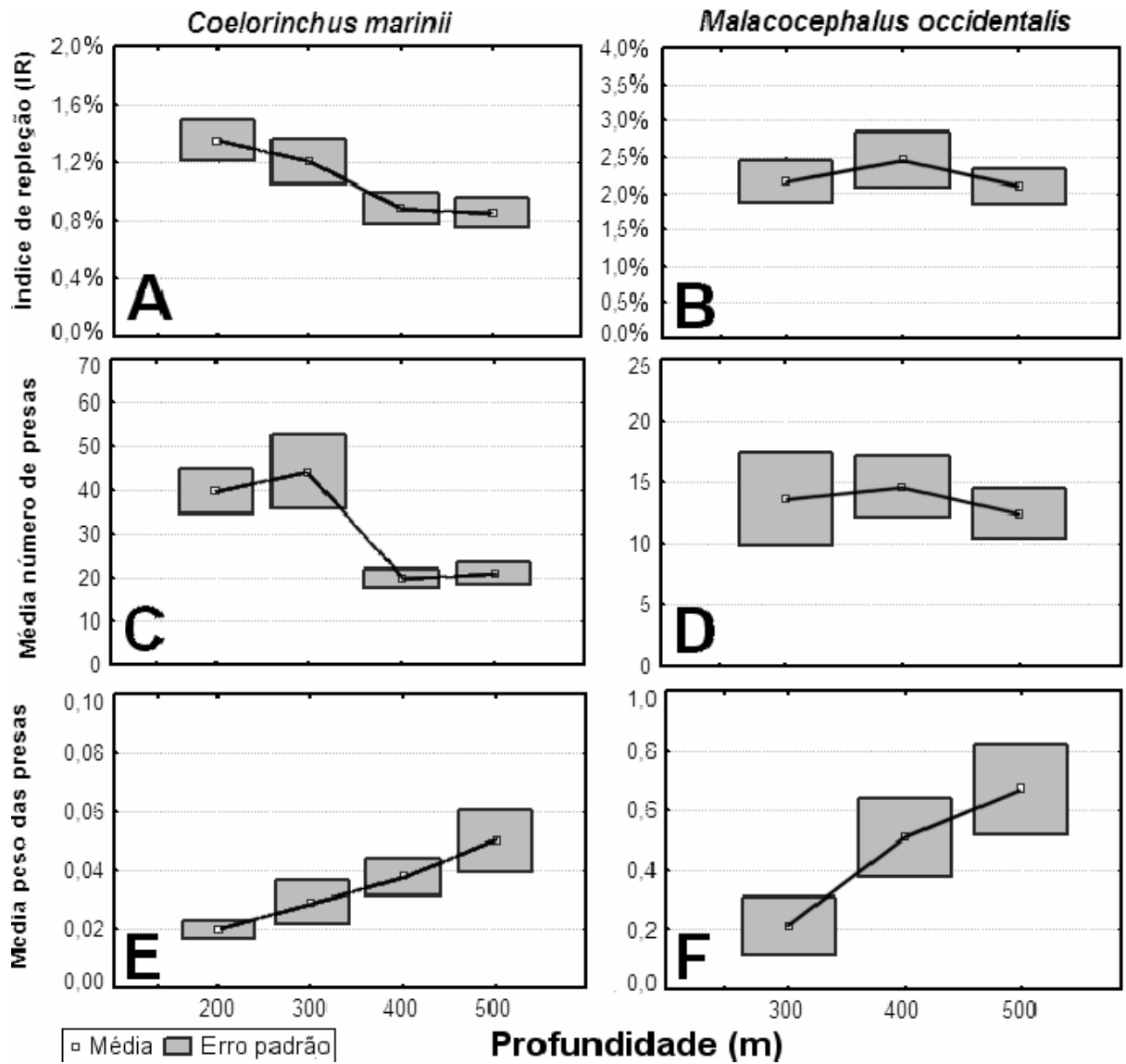


Figura 23. Relações entre a batimetria e o consumo: Médias do índice de repleção (IR) (A, B), do número de presas (C, D), e do peso das presas (E, F) por estratos de profundidade. Apenas dados dos cruzeiros de pesquisa. *M.occidentalis* não foi representado na profundidade de 200m por conter poucos dados. Foi excluído um indivíduo de *M.occidentalis* que tinha no estômago um peixe de 11,3% do seu peso e mesmo CT.

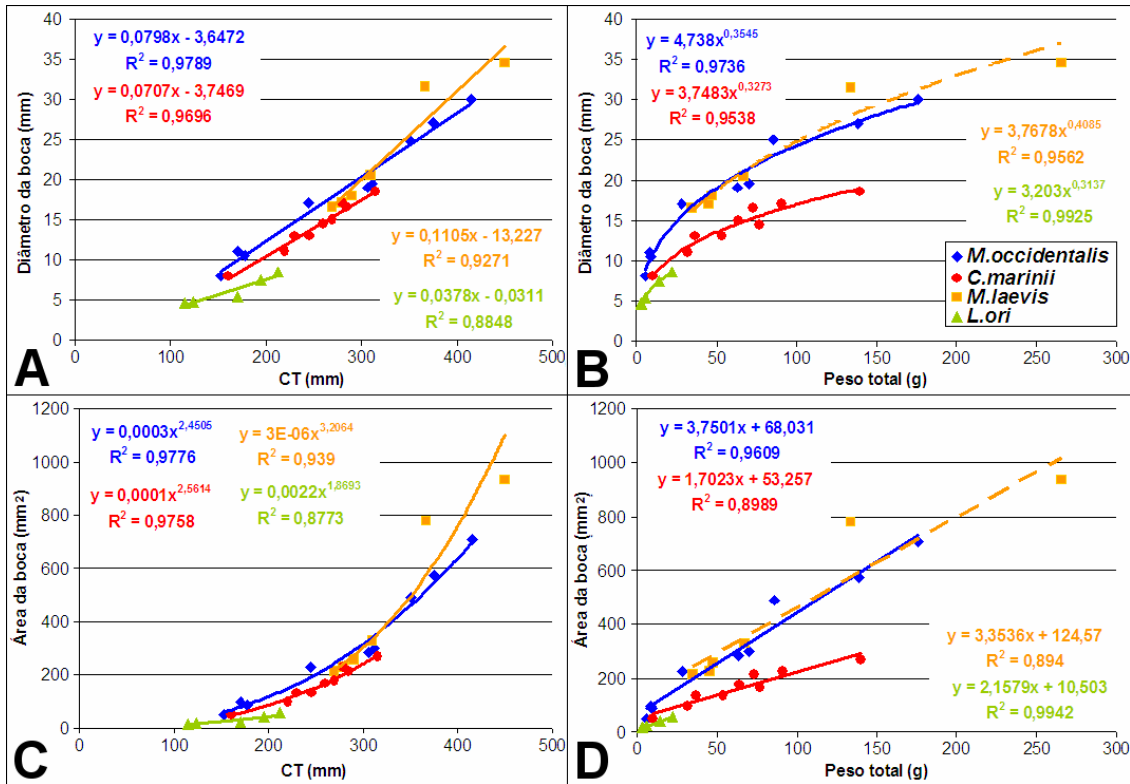


Figura 24. As relações entre (A) comprimento total (CT, mm) vs diâmetro da boca (mm) e (B) peso total (PT, g) vs diâmetro da boca, (C) CT vs área da boca (mm²) vs (D) PT vs área da boca (mm²) das quatro espécies de Macrouridae estudadas.

3.10. Fauna Parasitária

A frequência da incidência parasitária encontrada nos estômagos de cada espécie de Macrouridae foi diferenciada em cistos e parasitas livres (Tabela 10). A frequência de infecção foi maior em *C.marinii* do que em *M.occidentalis*. Em 482 estômagos de *C.marinii*, 62,4% tinham algum tipo de infecção, sendo que em 13,4% ocorreram apenas parasitas livres, em 26,5% apenas cistos, e em 22,4% havia tanto parasitas livres como cistos. Em 90 estômagos de *M.occidentalis*, 51,1% apresentaram parasitas e/ou cistos, 10% somente com formas livres, 36,7% apenas com cistos, e em 4,4% haviam parasitas livres e cistos.

Ao todo 1.043 parasitas livres foram contados nos estômagos de 146 exemplares de *C.marinii*, com uma média de 7,1 parasitas por estômago (IC95%=1,6), e um máximo de 61 parasitas. Em apenas 6 exemplares de *M.occidentalis* foi registrado o número de parasitas, com total de 13 parasitas, média de 2,2 e máximo de 4. O frequência de infecção por parasitas livres e de cistos aumentou com o peso do corpo do peixe em *C.marinii* e *M.occidentalis* (Figura 24). Os parasitas mais

frequentes foram os Nematoda, mas também ocorreram Trematoda Digenea da família Hemiuridae.

Nos exemplares capturados na pesca comercial também foram encontrados alguns copépodes mesoparasitas em *C. marinii*. Foi registrada a primeira ocorrência de uma espécie de copépode Siphonostomatoida (*Sphyrion lumpi*, Sphyrriidae) para o Oceano Atlântico Sul e um novo hospedeiro ([Anexo 4.](#), [Anexo 5.](#) Artigo Submetido Panamjas: Scientific Note).

Tabela 10. Frequência de parasitas e cistos nos Macrouridae.

<i>Coelorinchus marinii</i> n = 482				<i>Malacocephalus laevis</i> n = 8			
	sem parasitas	com parasitas	% cistos		sem parasitas	com parasitas	% cistos
sem cistos	37,7%	13,4%	51,0%	sem cistos	0,0%	12,5%	12,5%
com cistos	26,5%	22,4%	49,0%	com cistos	75,0%	12,5%	87,5%
% parasitas	64,2%	35,8%		% parasitas	75%	25%	
<i>Malacocephalus occidentalis</i> n = 90				<i>Lucigadus ori</i> n = 6			
	sem parasitas	com parasitas	% cistos		sem parasitas	com parasitas	% cistos
sem cistos	48,9%	10,0%	58,9%	sem cistos	0,0%	0,0%	0%
com cistos	36,7%	4,4%	41,1%	com cistos	50,0%	50,0%	100%
% parasitas	85,6%	14,4%		% parasitas	50%	50%	

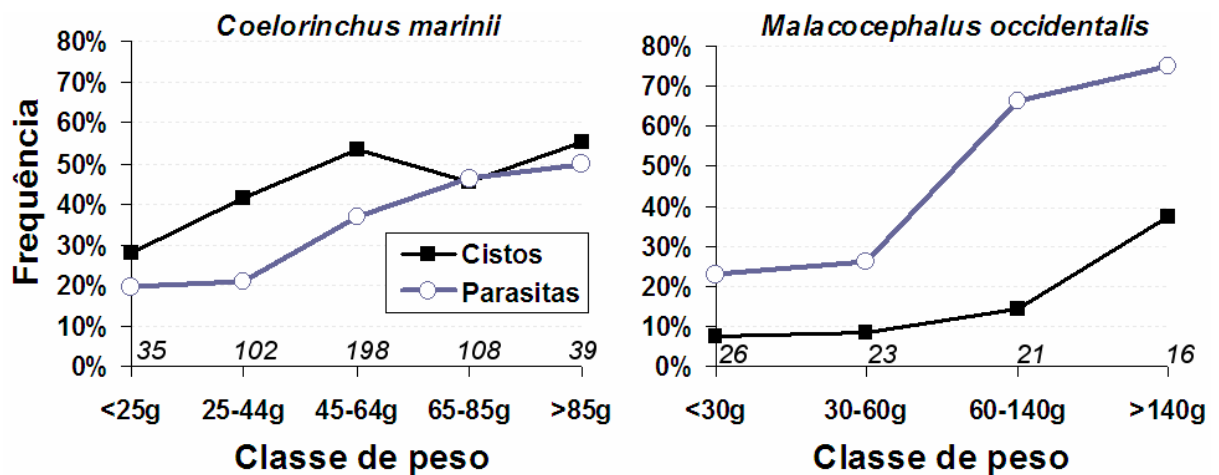


Figura 25: Frequência de parasitas e cistos por classes de peso em *C. marinii* e *M. occidentalis*.

3.11. Sedimento

Sedimento foi muito frequente nos estômagos de *C. marinii*. Em 343 peixes foi registrado se havia ou não sedimento, em 52% destes havia sedimento. Alguns itens alimentares apresentaram uma boa associação com a ocorrência de sedimento, como poliquetas, foraminíferos, gamarídeos e diatomáceas ([Tabela 11](#)). Por exemplo, nos

41 estômagos que continham diatomáceas, 80% também apresentavam sedimentos, e entre os 80 estômagos com foraminíferos, 68% apresentavam também sedimentos. Além disso, nos 180 estômagos de *C.marinii* que continham sedimentos, 82% continham poliquetas, 54% gamarídeos e 31% continham foraminíferos.

Apenas 2,3% dos *M.occidentalis* analisados tinham sedimento no estômago, 12,5% dos *M.laevis* e 60% dos *L.ori*.

Tabela 11. Relação entre a presença de sedimento e algumas categorias de presas em *Coelorrinchus marinii*.

	N	com sedimento	sem sedimento
Número de peixes observado quanto à presença de sedimento	343	52%	48%
Diatomacea	41	80%	20%
Foraminifera	80	68%	32%
Gammaridea	96	61%	39%
Polychaeta	242	60%	40%

3.12. Índice Hepatossomático (IHS) e Gonagossomático (IGS)

O índice hepatossomático médio de *C.marinii* foi de 4,9% (dp=3,3; n=310), em *M.occidentalis* foi de 3,2% (dp=5,0; n=13) e em *M.laevis* de 2,4% (dp=1,3%; n=3). O peso do fígado atingiu até 15% do peso corporal em alguns exemplares de *C.marinii*. Embora tenham sido pesados poucos fígados de *M.occidentalis* (n=13), um exemplar com CT=262mm tinha IHS=20%.

As variações no índice hepatossomático de *C.marinii* por meses do ano e por classes de peso são apresentadas na **Figura 25**. O percentual de peixes com IHS elevado (peso do fígado >8% do peso somático) aumentou muito com o crescimento, de zero nos juvenis até 41% dos peixes na maior classe de peso (>85g) (**Figura 25A**). Os valores médios e máximos apresentaram tendência de aumento com o peso, entretanto as médias foram estatisticamente semelhantes (ANOVA K-W: $H(4,304)=5,854354$; $p=0,2103$). Não houve diferença no IHS entre sexos (ANOVA K-W: $H(1,304)=0,0730219$; $p=0,7870$).

O IHS foi significativamente diferente entre os meses (ANOVA Kruskal-Wallis: $H(6, N=308)=21,67928$ $p=0,0014$), com as médias mensais de março e abril menores que os demais meses (exceto pelo par abril-setembro). A partir de março (IHS=3%) as médias iniciaram a subir, chegando a duplicar entre maio-julho (5,8-6,1%).

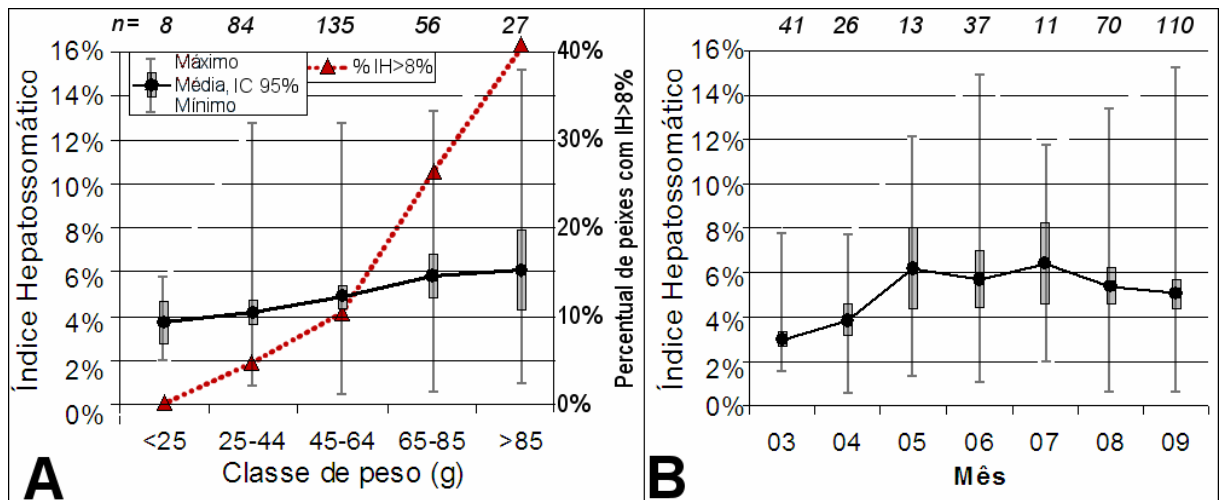


Figura 26. Variações no índice hepatossomático de *Coelorinchus marinii* por (A) classes de peso e (B) meses. Pontos indicam as médias, retângulos o IC95%, e linhas verticais os valores extremos. Os triângulos mostram o percentual de peixes com IHS elevado (>8%). O número amostrado figura na parte superior, em itálico.

Em geral, as diferenças no IHS podem estar relacionadas a padrões sazonais alimentares e/ou reprodutivos, por esse motivo, foram observadas em conjunto as variações mensais nos índices de repleção (IR), gonadossomático (IG), e hepatossomático (IHS) de *Coelorinchus marinii*, sendo apresentadas na **Figura 26**. Para as fêmeas, a média de consumo (IR) foi de 1,1%, do índice hepatossomático (IHS) foi de 5,2%, e do índice gonadossomático (IGS) de 3,3 (**Figura 26**). Observando a variação destes índices, um interessante padrão se sobressai em *C.marinii*.

Após um período de grande volume alimentar em março (principalmente eufausiáceos) houve um abrupto aumento no peso relativo do fígado (IHS) entre abril-maio (+50%) que se manteve elevado até julho. Em julho observou-se um aumento de 50% no IGS, indicando um impulso na reprodução nesse mês. Com o avanço da desova, houve uma progressiva redução nas gônadas (IGS) entre agosto e outubro, com redução no IHS e IGS, que pode ocorrer por causa da utilização de energia do fígado para suprir gastos com a desova e o período pós-desova. Em setembro ocorreu outro aumento na alimentação.

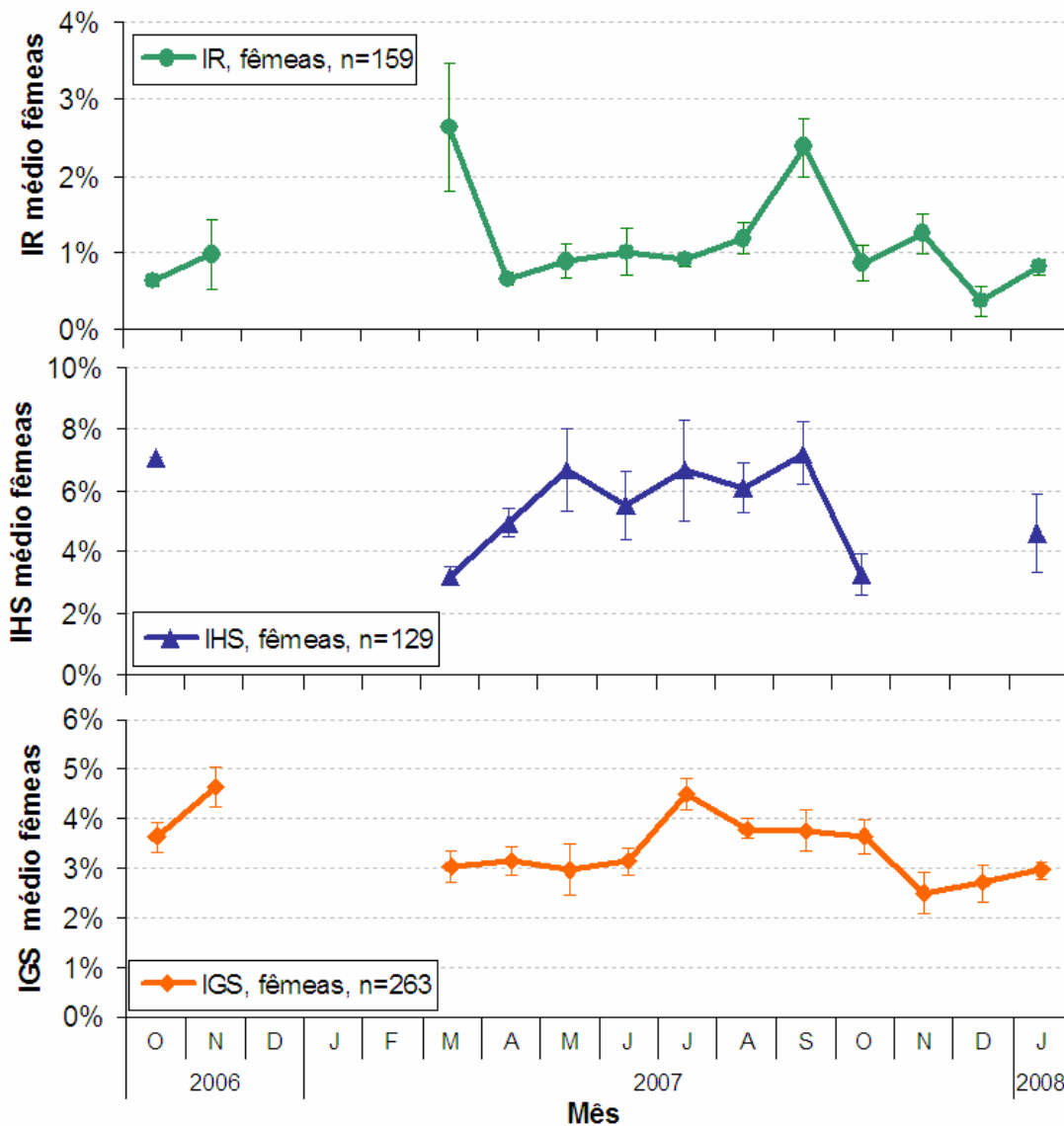


Figura 27. Variações mensais nos índices de repleção (IR), gonadossomático (IGS), e hepatossomático (IHS) de fêmeas de *Coelorincus marinii* coletados entre 2007-2008 em desembarques da pesca comercial. As barras representam o erro padrão das médias.

3.13. Adaptações Morfológicas e Funcionais Relacionadas à Alimentação

O tipo e tamanho de presas consumidas pelos peixes são em grande parte relacionados à morfologia funcional das espécies predadoras (McLellan 1977; Hyndes et al. 1997), tais como o tamanho, a forma e posição da boca e dos dentes, o formato e disposição das nadadeiras (propiciando um estilo de vida mais ativo ou letárgico), e o conjunto de aparatos relativos à localização sensorial das presas (olhos, narinas,

linha lateral, papilas gustativas). Essas características, em combinação com as diferenças no comportamento e na distribuição entre populações de diferentes espécies, permitem aos predadores explorar vários tipos de presas que apresentam padrões heterogêneos de comportamento e de distribuição (Mauchline & Gordon 1986). Além disso, ao longo da ontogenia dos peixes ocorrem mudanças nas proporções da boca, na acuidade visual, na capacidade digestiva, nos órgãos sensoriais (para detecção de presas), no desempenho natatório (musculatura, nadadeiras), na habilidade de predação, na flutuabilidade, entre outros fatores (Stergiou & Fourtouni 1991; Luczkovich *et al.* 1995; Cook 1996; Mittelbach & Persson 1998; Piet 1998; Huskey & Turingan 2001). Essas mudanças são necessárias para permitir alterações na dieta ao longo da história de vida, como forma de adaptação às mudanças de hábitat, disponibilidade de alimento, necessidades energéticas, pressão de predação, e quase sempre refletindo na mudança de nível trófico, uso de hábitat e relações intra e interespecíficas (Luczkovich *et al.* 1995; McCormick 1998; Amundsen *et al.* 2003; Karpouzi & Stergiou 2003; Yasuno *et al.* 2011).

Morfologia Funcional

Boca: As quatro espécies analisadas podem ser vistas na **Figura 27**, com maior detalhe da cabeça, posição da boca, protrusão da maxila e mandíbula e dos dentes. Todas possuem pré-maxilas protráteis, mais acentuadas em *C.marinii* (**Figura 27A**). A boca tem posição inferior em *Coelorinchus marinii* e subterminal em *Malacocephalus occidentalis*, *M.laevis* e *Lucigadus ori*. Observa-se que o tamanho da boca (relativo ao comprimento total ou da cabeça) é menor em *L.ori* e *C.marinii*, enquanto que *M.occidentalis* e *M.laevis* têm bocas relativamente maiores.

Dentes: Os dentes são muito pequenos e viliformes em *C.marinii*, distribuídos em cerca de seis séries na maxila (**Figura 27A**), e pequenos e cônicos em *L.ori*, em cerca de 13 séries na maxila (**Figura 27B**). *M.occidentalis* se assemelha à *M.laevis* por possuir boca terminal moderadamente grande, bem como dentes grandes, curvados, espaçados e do tipo caniniforme nas séries externas, enquanto os dentes das séries internas são menores, próximos e do tipo cônicos (**Figura 27C-D**). *M.laevis* possui pré-maxila praticamente não protrátil (McLellan 1976; McLellan 1977), assim como *M.occidentalis*.

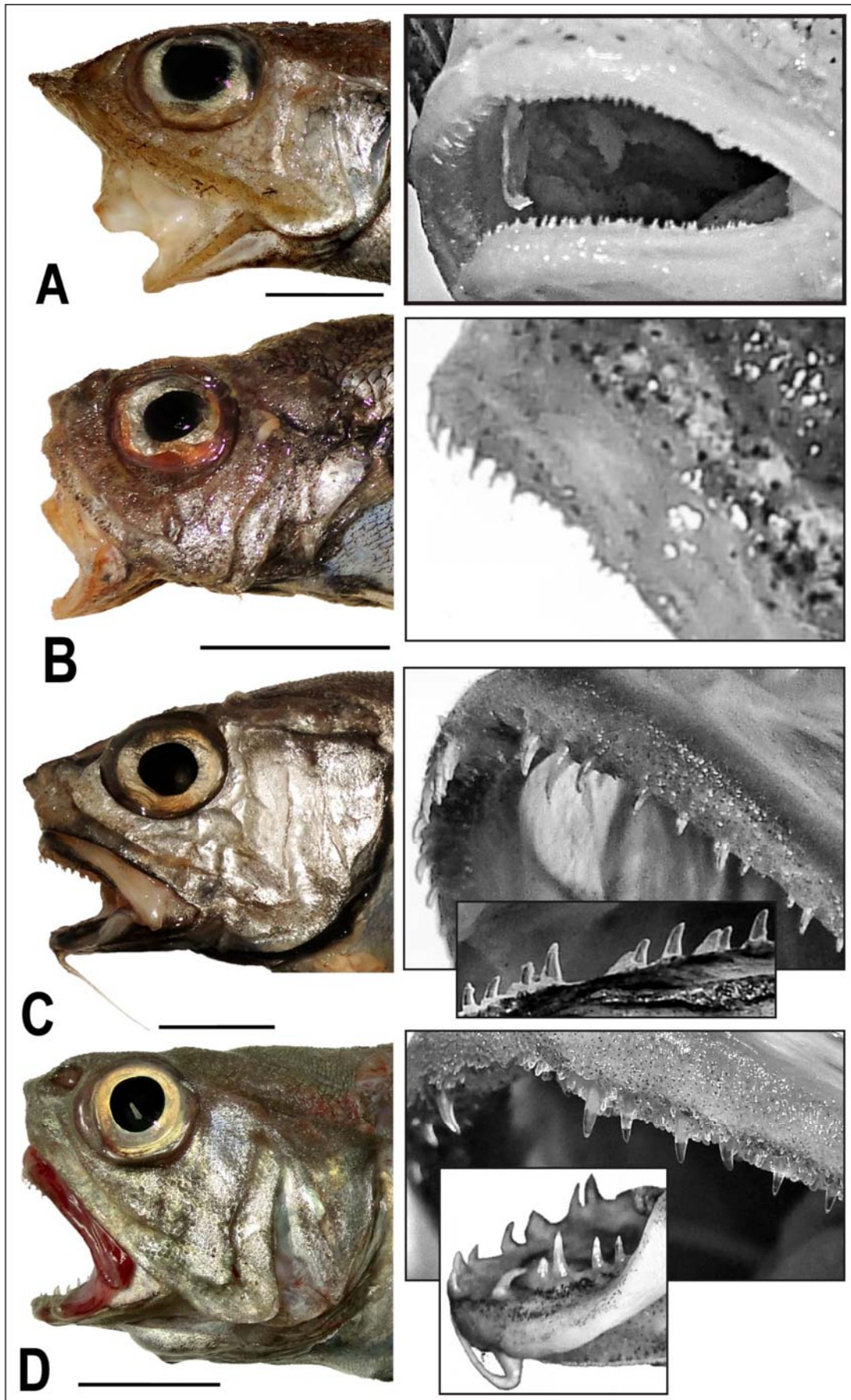


Figura 28. As quatro espécies de Macrouridae estudadas, com detalhes da cabeça, posição da boca, protrusão da maxila e mandíbula e dentes: (A) *Coelorinchus marinii*, (B) *Lucigadus ori*, (C) *Malacocephalus occidentalis* e (D) *Malacocephalus laevis*. As escalas representam 2 cm.

Sistema Sensorial

Os macrourídeos apresentam um extenso sistema sensorial extremamente desenvolvido auxiliando a localização e captura de presas através da visão, sistema tátil, sistema de linhas laterais, neuromastos livres, e sistema gustativo.

Visão: O tamanho e complexidade dos olhos nos macrourídeos é inversamente proporcional à profundidade que vivem, com as espécies viventes sobre o talude possuindo olhos muito grandes e elaborados, enquanto que as abissais têm olhos muito pequenos (Marshall 1965). Todas as quatro espécies estudadas possuem olhos grandes e bem desenvolvidos, o diâmetro variando entre cerca de 25 a 35% do comprimento da cabeça (Figura 28).

Sistema gustativo: O padrão de distribuição das papilas gustativas reflete hábitos, estratégias e habitats dos peixes (Hara 2011). No entanto, a maioria dos teleósteos não as possui externamente, embora algumas espécies as tenham evoluído independentemente em partes especializadas do corpo, como barbilhões, nadadeiras alongadas e lábios da boca (Hara 2011). Os Macrouridae possuem um extenso sistema gustativo, se estendendo externamente aos barbilhões, lábios e nadadeiras pélvicas, podendo ser usado para localização de presas no fundo oceânico (Marshall 1965). As quatro espécies estudadas apresentam um barbilhão mentoniano sensorial (abaixo da mandíbula) (Figura 28) e lábios revestidos com milhares de papilas gustativas na epiderme. *M.laevis*, por exemplo, têm mais de 140 papilas por mm² (Figura 29). Um exame histológico feito em *Coryphaenoides armatus* do Atlântico Norte mostrou inúmeras papilas gustativas na pele, no barbilhão (cerca de 450 papilas por mm²), e que o nervo do barbilhão possuía cerca de 20.000 axônios em um peixe adulto (Bailey *et al.* 2007b). No mesmo estudo foi feito um teste com traçadores, identificando que a terminação nervosa enviava sinais para duas regiões do cérebro (trigeminal e rombo-encefálica), indicando tanto uma função mecanoreceptora como gustativa.

Olfato: Na ausência de luz solar e com bioluminescência apenas para indicações visuais, os peixes de oceano profundo desenvolveram outros tipos de comunicação sensorial, como avançados quimiosensores (Marshall 1954, 1965, 1967; Robison 2004). Os quimiorreceptores do olfato são altamente sensíveis, respondendo tipicamente a substâncias que não são detectadas pelas células gustativas ou terminações nervosas livres (embora exista alguma sobreposição), funcionando com um alcance muito maior do que as outras duas (Macdonald 1975).

A função mais óbvia para o olfato é a procura por alimento (principalmente carcaças), já que a matéria orgânica morta que chega até o fundo marinho é uma fonte de energia que pode ser rastreada ao longo das trilhas de odor levadas pelas correntes de fundo (Pankhurst & Montgomery 1997). Wilson & Smith-Jr (1984) e Sainte-Marie & Hargrave (1987) nos seus experimentos com câmeras de vídeo já haviam sugerido que os macrourídeos abissais usavam o olfato para localizar as iscas, porque chegavam rapidamente e quase sempre vindo de contra-corrente, salientando a importância das correntes de fundo no transporte de odores. Esse comportamento “carniceiro” entre diversos Macrouridae é bem conhecido (e.g. Priede *et al.* 1994b; Priede & Merrett 1996, 1998; Henriques *et al.* 2002; Farnsworth *et al.* 2007; Bailey *et al.* 2007a), e é ele que possibilita muitos estudos sobre abundância, comportamento alimentar, interações inter- e intraespecíficas, metabolismo, etc.

Outra importante função do olfato é a procura por parceiros para reprodução. Marshall (1967) estudou os órgãos olfativos de peixes abissais e concluiu que, em 80% das espécies, os machos são macrosmáticos (têm grandes órgãos olfativos e elevada acuidade olfativa) e as fêmeas microsmáticas. Merrett (1994) observou essas diferenças em macrourídeos. Mesmo em espécies meso e batipelágicas que não apresentam dimorfismo sexual olfativo, esse meio de localização entre sexos foi considerado o mais provável a grandes distâncias (Gibbs 1991). Em um ambiente virtualmente sem luz onde os organismos em geral são solitários, o uso do olfato para detecção de feromônios de potenciais parceiros para acasalamento, possivelmente aumenta muito as chances de reprodução. A narina e o órgão olfativo bem desenvolvido de *Coelorinchus marinii* podem ser vistos na **Figura 30**.

Linha lateral principal: A linha lateral funciona como um sensor de movimento da água e da estimulação hidrodinâmica nas proximidades do peixe. Ela detecta o movimento da água, a presença de animais nas proximidades e objetos que interrompem ou alteram o fluxo de água (Popper & Higgs 2009). Como a maioria dos peixes, os Macrouridae também possuem um sistema de linha lateral bem desenvolvido nas laterais do corpo, mas seu longo corpo aumenta ainda mais a extensão e efetividade da linha lateral.



Figura 29. Detalhe das papilas gustativas e pequenos dentes no lábio inferior de *Malacocephalus occidentalis*. (material fixado).

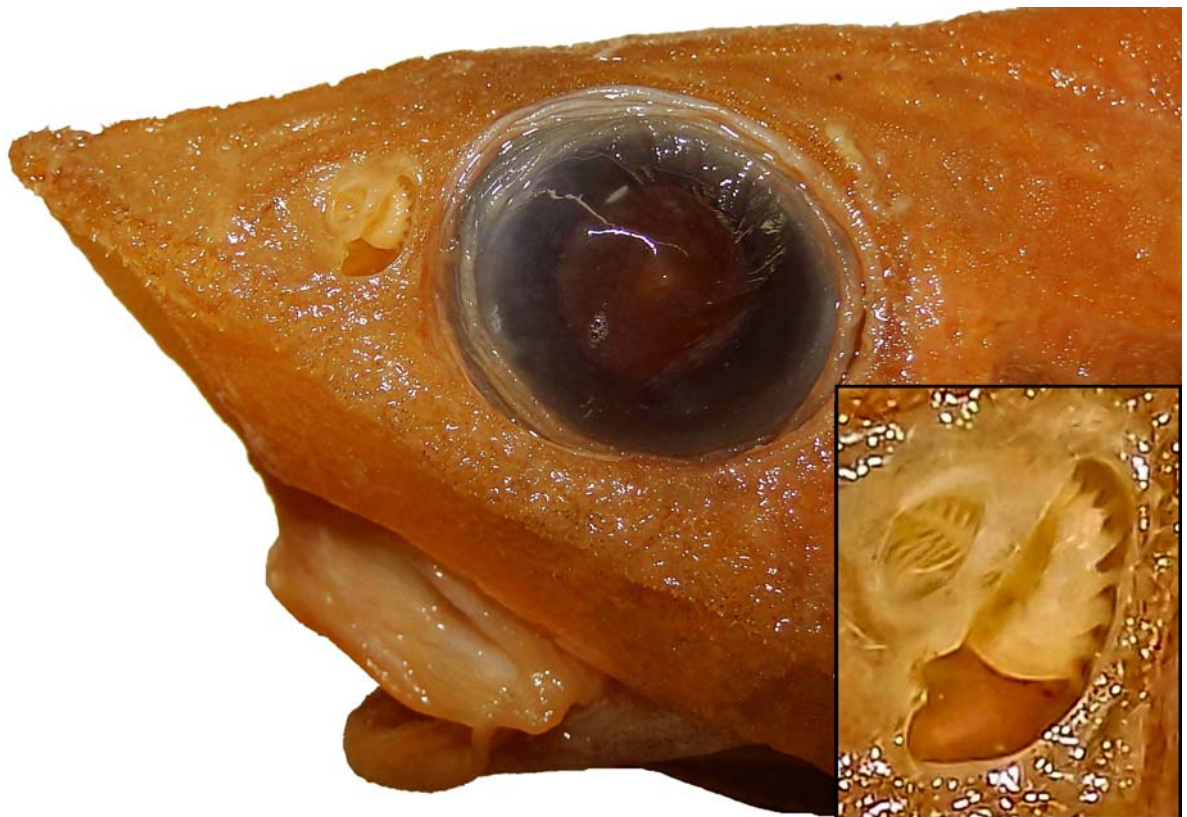


Figura 30. Cabeça de *Coelorinchus marinii*. No detalhe a narina com as lamelas olfativas em forma de roseta. Observa-se também uma crista de fortes escamas contornando o focinho. Espécimen fixado.

Linhas laterais acessórias na cabeça: Além do sistema de linha lateral no corpo, os Macrouridae possuem um extenso sistema de linhas laterais na cabeça. Mais da metade da superfície da cabeça de um Macrouridae é coberta com órgãos

sensoriais, dispostos em séries de largos canais de linhas laterais acessórias, onde grandes neuromastos são encontrados ao longo de todo o canal (Marshall 1965) (Figura 30). Cada neuromasto carrega dezenas de milhares de células-capilares sensoriais (*sensory hair-cells*). Além dos neuromastos que formam as linhas laterais, também existem neuromastos livres (soltos, esparsos) na cabeça, tronco e cauda (Marshall 1965).

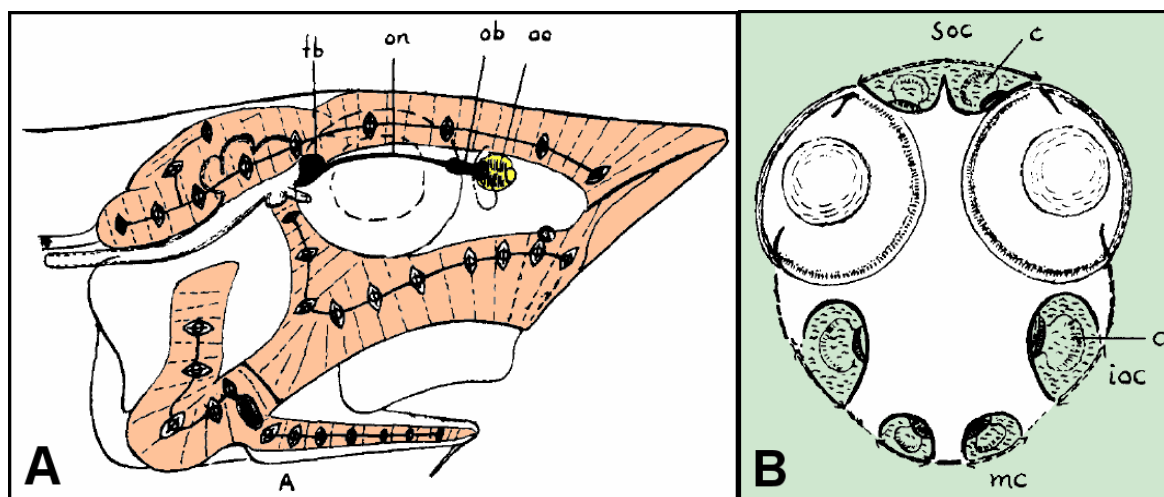


Figura 31. A) Detalhe dos canais da cabeça (em laranja), neuromastos e cérebro de *Coelorinchus flabellispinis*. Linha traçada entre cada “almofada” sensorial. fb=prosencefalo, ob=bulbo olfativo, oo=órgão olfativo (em amarelo), on=nervo olfativo. B) Diagrama da seção transversal da cabeça de *C. carminatus*, mostrando os olhos e canais da linha lateral. Os sinais ondulados representam preenchimento por muco. C=cúpula, soc=canal da linha lateral supraorbital, mc=canal mandibular. Figuras extraídas de Marshall (1965) com permissão².

Natação e postura: O corpo dos Macrouridae possui um tronco curto e uma cauda longa e afilada, lateralmente comprimida, com nadadeira caudal e dorsal com numerosos raios que se encontram na extremidade da cauda, sem vestígios de uma nadadeira caudal (Marshall 1965). O movimento de natação nos Macrouridae é realizado por meio da ondulação lenta da cauda, auxiliado pelas longas nadadeiras dorsal e anal (Marshall & Bourne 1964; Marshall 1965). Nas espécies da sub-família Macrourinae, os raios da nadadeira anal são bem mais longos que os da segunda nadadeira dorsal, proporcionando uma grande superfície. Na maior parte das observações, eles são encontrados próximos ao fundo, nadando com a cabeça

² Licença da Elsevier com Copyright Clearance Center, N 2792341151701.

Acessível em:

https://s100.copyright.com/CustomerAdmin/PLF.jsp?IID=2011111_1321688159701

direcionada para baixo (Marshall & Bourne 1964; Bailey *et al.* 2007b). Essa postura pode ser explicada pela combinação do centro de gravidade, que fica na porção anterior-ventral do corpo, e pela propulsão, que se dá na parte póstero-inferior da cauda. Como os macrourídeos estão limitados a baixas velocidades de natação (pela ausência de nadadeira caudal, pouca musculatura e pequena área de propulsão), sua orientação durante a natação assemelha-se à de um helicóptero em movimento.

Como muitos organismos planctônicos e micronectônicos nadam próximos ao fundo, essa postura (orientação) aumenta as chances de localizar, sentir ou tocar estes organismos. O mesmo é válido para a localização e captura de pequenos organismos bentônicos e de infauna, principalmente nas espécies de boca inferior e maxila protátil, como os *Coelorinchus*.

Lembrando que a parte inferior do focinho é repleta de neuromastos quimiorreceptores, largos canais acessórios de linhas laterais, barbilhão com células gustativas e mecanoreceptoras abaixo da maxila, células gustativas nas nadadeiras pélvicas e uma longa cauda com igualmente extensa linha lateral principal, percebemos que: essa postura de natação próxima ao fundo, com o focinho voltado para baixo, permite que utilizem simultaneamente todo seu aparato sensorial na busca de presas na interface com o fundo oceânico.

Órgão bioluminescente ventral: Muitos macrourídeos têm um órgão luminoso alojado abaixo da pele, ao longo da linha mediana do abdômen, possuindo uma abertura anterior ao ânus. Um revestimento glandular interior detém cápsulas de bactérias luminosas (Haneda 1951). A posição, tamanho e forma do órgão luminoso é um caráter taxonômico, e nesse sentido é possível que a emissão de luz nessas espécies possua uma função de auxiliar a aproximação e reconhecimento de indivíduos de uma mesma espécie (Marshall 1965, 1979). Entretanto, devido à baixa luminosidade, esse comportamento teria alcance limitado a cerca de 16m (Macdonald 1975).

Bexiga Natatória: quase todos os Macrouridae apresentam uma bexiga natatória bem desenvolvida (Marshall 1965). Isso permite que algumas espécies reduzam a densidade do corpo como um todo, possibilitando nadar sobre o fundo com menor gasto energético. Em algumas espécies também permite realizar deslocamentos verticais e o consumo de organismos natantes. Além da função hidrostática, outra função importante é a produção de sons. Dentre quase todas as diversas espécies examinadas por Marshall (1965), incluindo *Macacocephalus occidentalis*, *M.laevis* e *Coelorhynchus caribbaeus*, somente os machos

apresentavam músculos produtores de sons (*drumming muscles*) bem desenvolvidos, homólogos aos dos Siaenidae. Esse autor sugere que os sons dos machos devem unir os dois sexos para a reprodução, e que a presença de mecanismos de produção de som em machos parece particularmente apropriada em um ambiente onde a visão é limitada. Mecanismos de produção de som são predominantes em espécies de talude, e podem muito bem ser um meio de comunicação de grande alcance. Se os machos de cada espécie têm sinais específicos de chamamento, estes poderiam chamar as fêmeas das imediações para reconhecer seus parceiros adequados para acasalar, mesmo em um ambiente sem luz (Marshall 1965).

Tamanho: Em diversas espécies de peixes demersais existe uma tendência dos exemplares maiores ocorrerem em águas mais profundas (Macpherson 1979; Macpherson & Duarte 1991; Massutí *et al.* 2004; Moranta *et al.* 2004). Esse efeito, chamado “*bigger-deeper*”, e também conhecido como “lei de Heincke”, e ocorre pelo deslocamento ontogenético para águas mais profundas. Em algumas espécies pode também ocorrer dimorfismo sexual em relação ao tamanho (Laptikhovsky 2010). Nas duas espécies mais abundantes foi encontrado um marcado dimorfismo sexual em relação ao tamanho e peso. As fêmeas se mostraram maiores e mais pesadas que os machos tanto em *C.marinii* (CT: ANOVA $F(1, 3733)=598,86, p=0,0000$; PT: ANOVA $F(1, 4089)=1124,9, p=0,0000$), como em *M.occidentalis* (CT: ANOVA $F(1, 1135)=22,940, p=0,0000$; PT: ANOVA $F(1, 1278)=78,981, p=0,0000$).

3.14. Modelos Conceituais

Seis modelos conceituais são apresentados como forma de resumir os resultados encontrados para *C.marinii* e *M.occidentalis*. Dois modelos conceituais simples apresentam os principais grupos de presas (**Figura 32** e **Figura 34**), e outros mais complexos descrevem vários aspectos ontogenéticos relacionados à dieta e sobreposição intraespecífica (**Figura 33** e **Figura 35**). As duas principais vias de entrada de energia também foram inseridas nesse tipo de representação (**Figura 36**). As principais adaptações funcionais dos macrourídeos relacionadas à alimentação são apresentadas na **Figura 37**, utilizando como exemplo *C.marinii*.

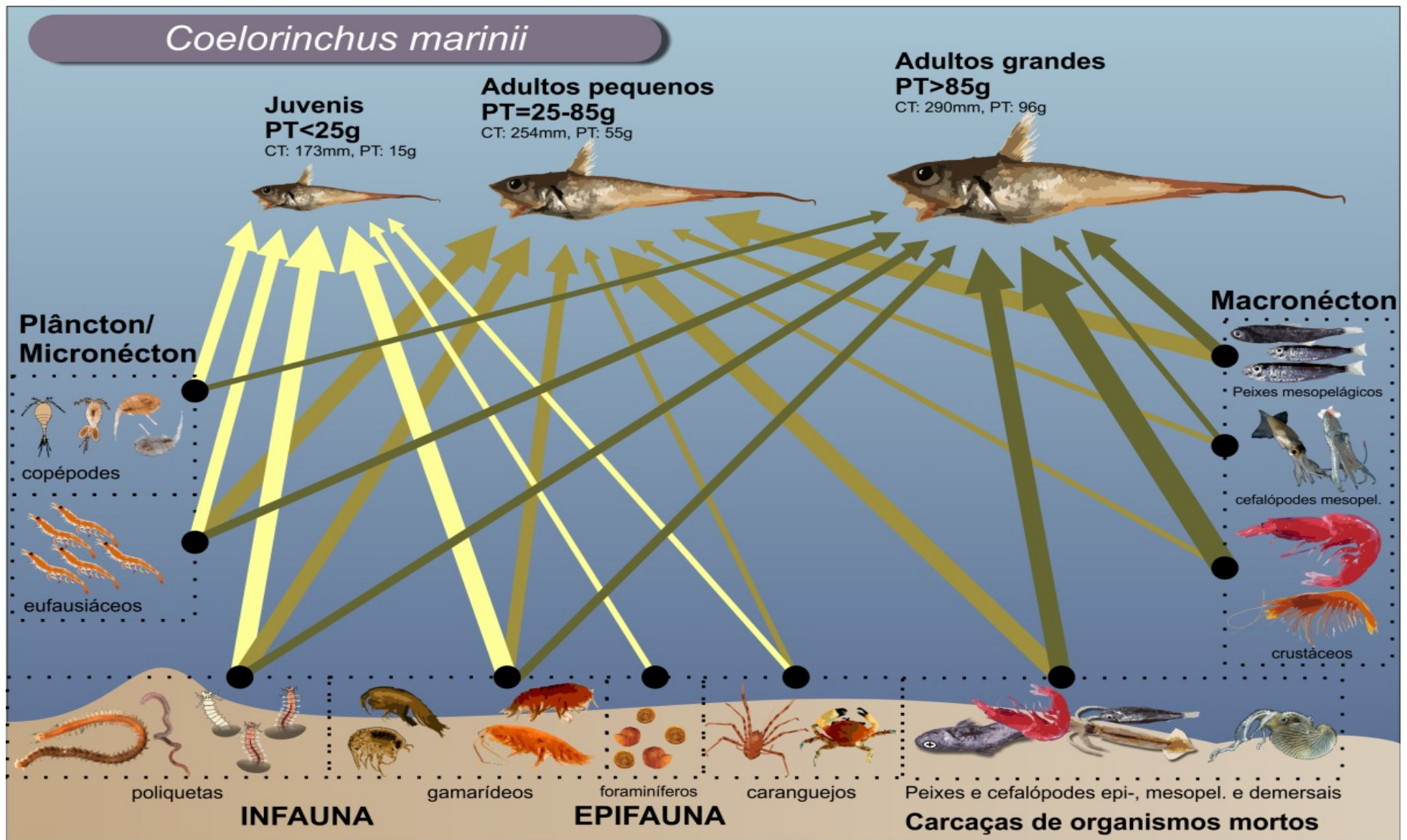


Figura 32. Modelo conceitual dos principais componentes da dieta de *Coelorinchus marinii* no sul do Brasil em relação à ontogenia.


493 peixes (115-320mm CT, 3-153g PT)
160 táxons encontrados
11.672 presas

Coelorinchus marinii

Grupo de peso

Principais presas

<25g



CT: 173mm, PT: 15g
Pesos presas: 0,01g
N presas: 13, N itens: 3,8
Prof.: 392m (354-416)

%Peso:		%Número:	
poliquetas	32	gamarídeos	28
eufausiáceos	23	copépodes	22
gamarídeos	18	eufausiáceos	17
copépodes	7	poliquetas	14
caranguejos	6	foraminíferos	13


Médias
período
frio (jun-nov)
quente (dez-maio)

Grande mudança na dieta

Redução: poliquetas %P, copépodes %P e %N, gamarídeos %N
Aumento: %P, %N: eufausiáceos
Inclusão: peixes, cefalópodes, carcaças

Reduzida sobreposição alimentar, melhor partição dos recursos

25-44g




CT: 229mm, PT: 37g
Peso presa: 0,03g
N presas: 27, N itens: 5
Prof.: 418m (400-431)

%Peso:		%Número:	
eufausiáceos	33	sipuncula?	44
peixes	14	eufausiáceos	23
poliquetas	14	gamarídeos	10
gamarídeos	10	poliquetas	7
caranguejos	5	copépodes	6

Pouca variação na dieta

Elevada sobreposição alimentar, competição intraespecífica potencial

45-64g



CT: 254mm, PT: 55g
Peso presa: 0,04g
N presas: 25, N itens: 5,2
Profundidade: 438m (432-444)

%Peso:		%Número:	
eufausiáceos	29	eufausiáceos	28
peixes	23	poliquetas	16
poliquetas	14	sipuncula?	13
isópodes	9	gamarídeos	13
camarões	6	copépodes	9
caranguejos	5	foraminíferos	5

Pouca variação na dieta

65-85g



CT: 272mm, PT: 74g
Peso presa: 0,05g
N presas: 27, N itens: 6
Profundidade: 454m (437-464)

%Peso:		%Número:	
eufausiáceos	26	eufausiáceos	31
peixes	21	poliquetas	16
poliquetas	15	copépodes	13
camarões	13	gamarídeos	11
isópodes	7	cefalópodes	5
caranguejos	6		

Grande mudança na dieta

Reduzida sobreposição alimentar, boa partição dos recursos

Redução %P, %N: eufaus. Aumento %P: camarões

>85g



CT: 290mm, PT: 96g
Peso presa: 0,08g
N presas: 24, N itens alimentares: 6,7
Profundidade: 487m (475-498)

%Peso:		%Número:	
camarões	51	gamarídeos	21
peixes	11	copépodes	18
poliquetas	9	poliquetas	18
gamarídeos	6	eufausiáceos	16
eufausiáceos	6	peixes	5

Conforme crescem:

- Aumento na frequência de ocorrência (%O) de presas natantes (cefalópodes, peixes, camarões) além de carcaças
- Não há redução no %O nas 13 categorias de presas
- Deslocamento para águas mais profundas com o crescimento
- Aumento no nível trófico
- Aumento linear no peso médio das presas consumidas

Legenda:
%O= frequência de ocorrência
%P= frequência em peso
%N= frequência em número
CT= comprimento total do peixe
PT= peso total do peixe

Figura 33. Modelo conceitual da ecologia trófica de *Coelorinchus marinii* no Sul do Brasil.

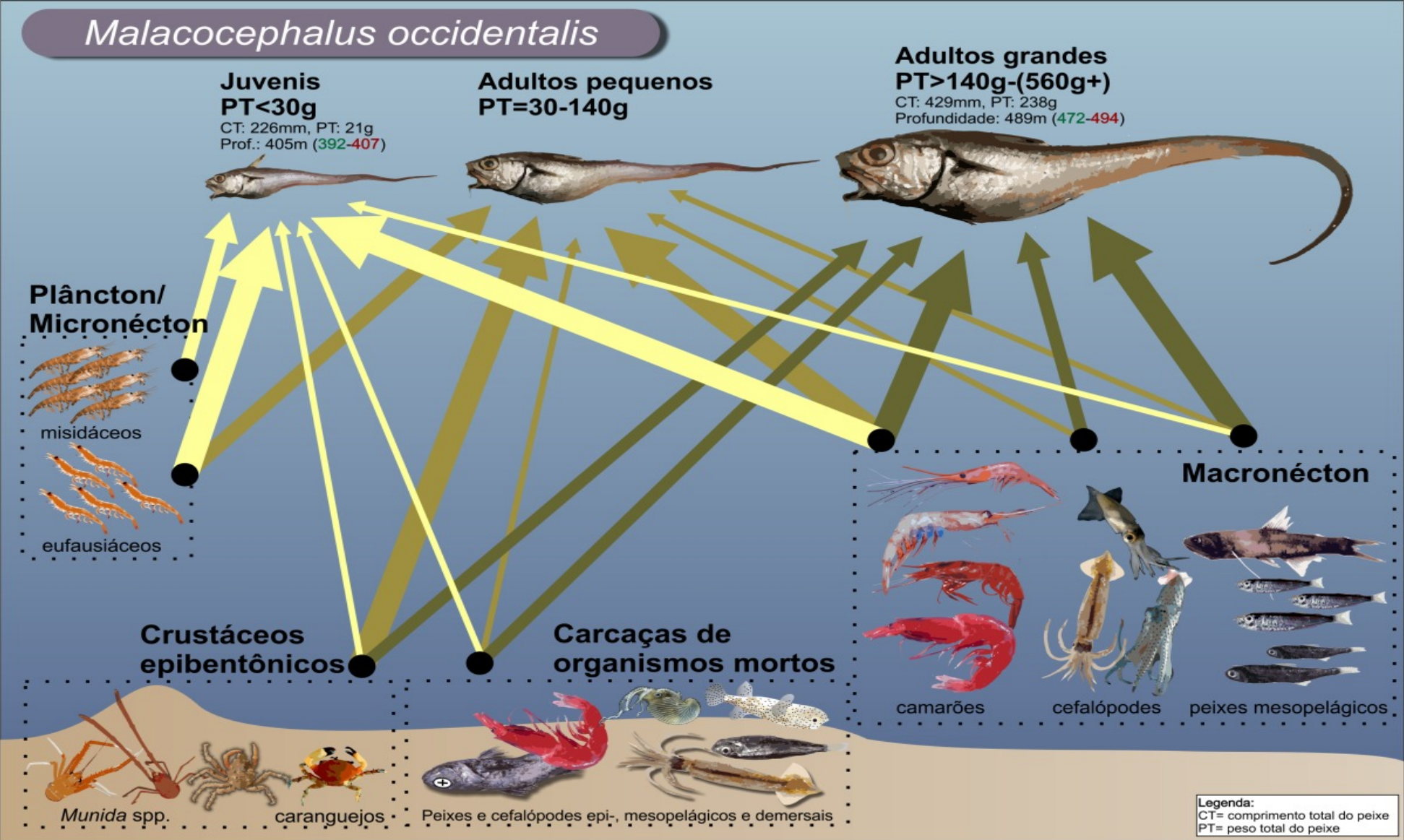


Figura 34. Modelo conceitual dos principais componentes da dieta de *Malacocephalus occidentalis* no sul do Brasil em relação à ontogenia.

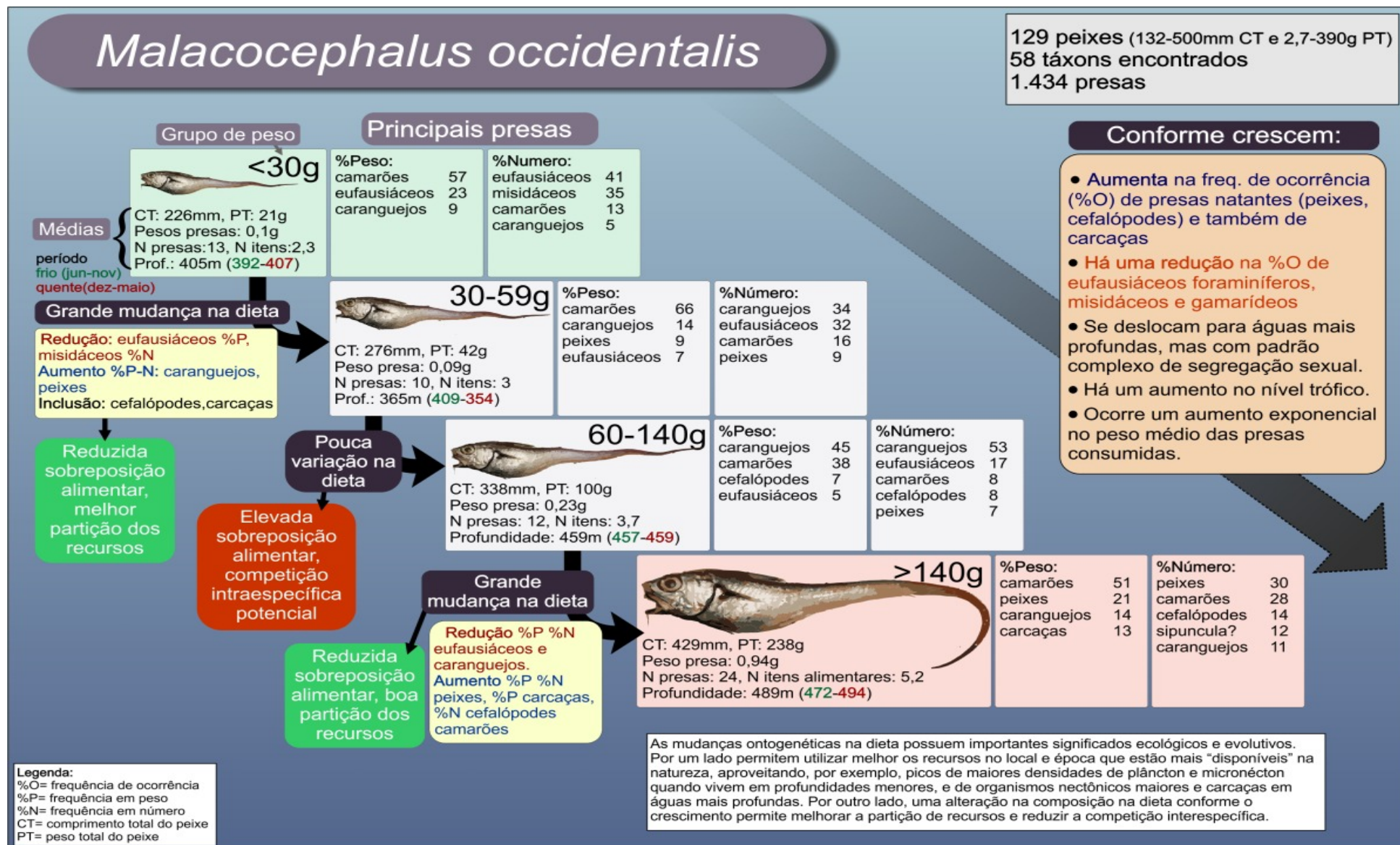


Figura 35. Modelo conceitual da ecologia trófica de *Malacocephalus occidentalis* no Sul do Brasil.

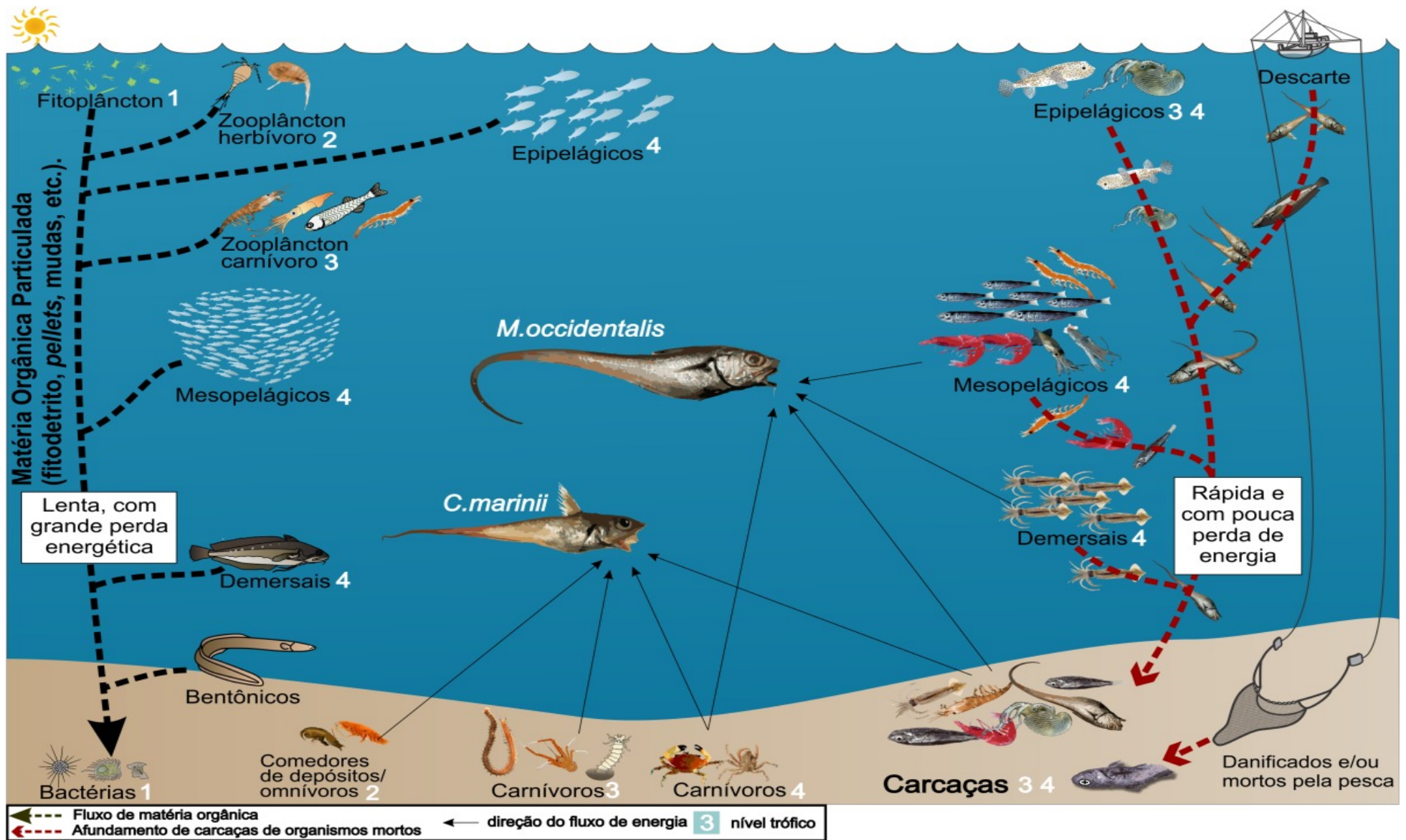


Figura 36. Modelo conceitual das origens de energia para o ambiente de águas profundas (talude superior) no Sul do Brasil.

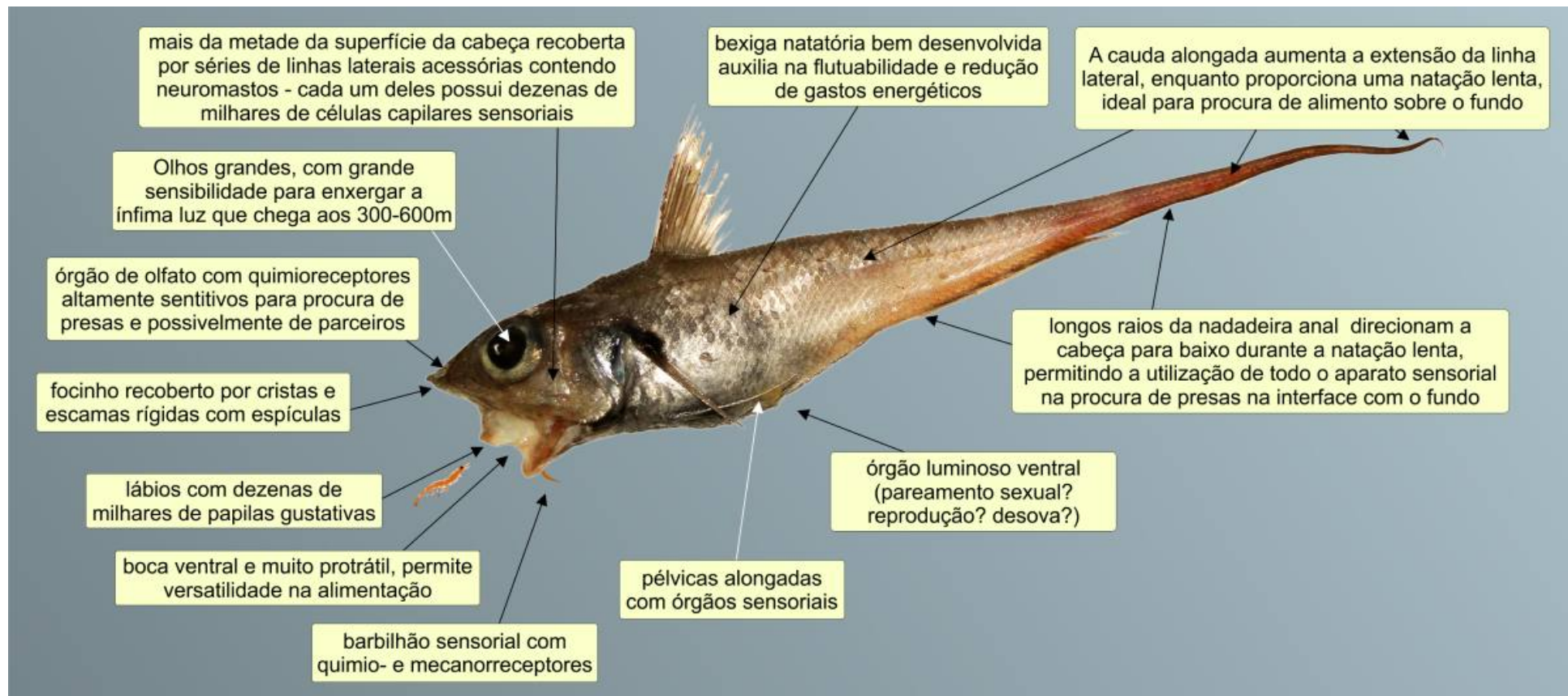


Figura 37. Modelo conceitual das principais adaptações funcionais de macrurídeos relacionadas à alimentação, utilizando como exemplo *C. marinii*.

3.15. Comparação entre as composições de comprimentos dos cruzeiros vs pesca comercial: evidências de descartes não reportados?

A composição de frequências de comprimentos de *C. marinii* e *M. occidentalis* dos peixes coletados nos cruzeiros de pesquisa e os desembarques da pesca comercial é mostrada na **Figura 38**. Os exemplares foram coletados na mesma área (Cabo de Santa Marta ao Chuí, entre 250-550m) e utilizando redes de dimensões muito semelhantes (**Ver Métodos, Item 2.2**), exceto pela malha e sobresaco, que eram menores nos cruzeiros de pesquisa, permitindo capturar exemplares bem pequenos. Nota-se a ausência da moda de exemplares de maior tamanho (>350mm) na pesca comercial apenas em *Malacocephalus occidentalis*, que sugere o descarte a bordo de exemplares maiores.

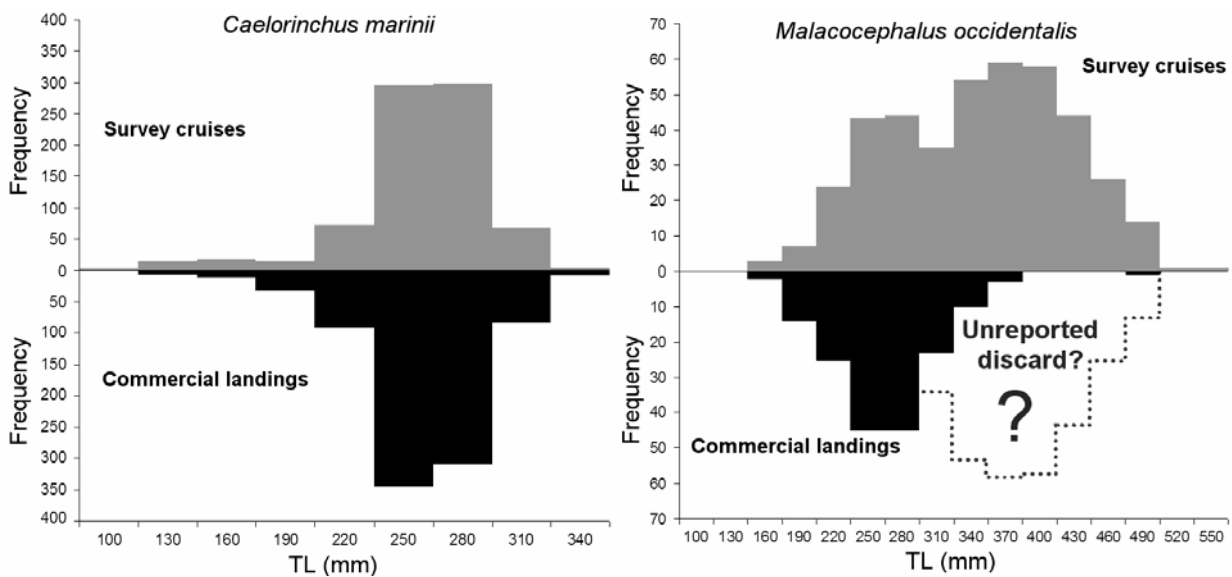


Figura 38. Composição da frequência de comprimentos dos peixes coletados nos cruzeiros de pesquisa e os desembarques da pesca comercial. Nota-se a ausência da moda de exemplares de maior tamanho (>350mm) na pesca comercial apenas em *Malacocephalus occidentalis*, evidenciando o descarte a bordo de exemplares maiores. As frequências referem-se a exemplares coletados entre Cabo de Santa Marta ao Chuí.

4. Discussão

4.1. Comparação da Dieta Geral

Coelorinchus marinii

A dieta de *Coelorinchus marinii* foi muito diversificada e composta por partes *equivalentes* de organismos de fundo (infauna e bentônicos) e de coluna de água (planctônicos e nectônicos). Constituiu-se principalmente das categorias Polychaeta, Euphausiidae, Gammaridea, peixes mesopelágicos, camarões, Copepoda, Cephalopoda, caranguejos (principalmente *Munidas*) e também de carcaças de organismos nectônicos mortos. *Coelorinchus marinii* se mostrou uma espécie generalista muito “versátil”, se alimentando de infauna, bentos, zooplâncton, nécton e carcaças, (aproveitando presas em manchas ou agregações). Diversos itens alimentares ocorreram uma única vez, provavelmente representando recursos que são consumidos raramente de forma oportunista ou incidental juntamente com outros itens principais.

A espécie ocorre no Atlântico Sul ocidental, do Rio de Janeiro a Mar del Plata, na Argentina, e também na Geórgia do Sul, mas os estudos sobre sua dieta foram realizados apenas no Sul e Sudeste do Brasil. [Haimovici et al. \(1994\)](#) mencionam que a dieta de *Coelorinchus marinii* no Sul do Brasil inclui crustáceos bentônicos e poliquetas. [Martins \(2000\)](#) analisou 102 exemplares com CT entre 35-310 mm, capturados entre 186-516 m. Foram identificadas apenas duas categorias de presas: a categoria **Peixes**, com o item alimentar **Teleostei NI**, com 55,3% do peso, e a categoria **Invertebrados Bentônicos da Infauna** com 44,7% do peso, que incluiu os itens **Copepoda bentônico** indet. (18,8%), **Gammaridea** indet. (8,2%), **Hexacorallia** indet. (1,1%), **Isopoda** Indet. (12,3%), **Ophiuroidea** indet. (3,2%) e **Polychaeta** indet. (1,1%). Nesse trabalho *C. marinii* foi classificado como nectófago-bentófago, e seu nível trófico médio foi estimado em 3,9 usando valores médios de presas da base de dados do Fishbase. A dieta descrita por [Martins \(2000\)](#) é bem diferente da encontrada no presente estudo: nela os peixes tiveram mais da metade da importância total em peso, e não foram registrados diversos grupos importantes, como **eufausiáceos**, **camarões**, **cefalópodes**, **caranguejos**, **misidáceos** e **foraminíferos**. A diferença na

dieta é notável, pois no presente estudo os **eufausiáceos**, **peixes mesopelágicos**, **camarões** e **poliquetas** foram os principais grupos de presa, totalizando 74,5%.

A alimentação da espécie também foi estudada por [Muto et al. \(2005\)](#) que examinaram 237 exemplares medindo entre 132-313 cm CT, coletados durante o Programa REVIZEE na região Sudeste entre Cabo Frio (RJ) e Ilha de Santa Catarina. Nesse estudo foram encontrados 33 itens alimentares (contrastando com 160 no presente estudo), sendo que a principal categoria de presa foi a dos **peixes**, com 56,9-79% do peso (%P) e 31,3-40,8% da frequência (%O), respectivamente no inverno-primavera e verão-outono. Outras categorias importantes (no inverno-primavera e verão-outono, respectivamente) foram os **Decapoda** (9,0-6,2 %P e 12,7-14,1 %O), **Cephalopoda** (3,7-6,0 %P e 21,1-36,6 %O), Isopoda (5,7-0,9 %P e 12,5-8,5 %O), **Polychaeta** (0,4-4,9 %P e 3,0-12,7 %O) e **Amphipoda** (0,7-0,1 %P e 11,4-1,4 %O). [Muto et al. \(2005\)](#) encontraram uma variação sazonal no Índice Alimentar, sendo atribuída à diferença na proporção de crustáceos e peixes: no inverno-primavera os crustáceos foram mais importantes, e no verão-outono os peixes.

Comparado ao presente estudo, [Muto et al. \(2005\)](#) registraram baixa frequência e abundância de **Gammaridea** na dieta. Uma possibilidade é que não tenham sido identificados pelo grau de digestão e compusessem grande parte dos crustáceos não identificados (Crustacea NI). Embora a biomassa de **Polychaeta** estimada por [Amaral et al. \(2004\)](#) para a região Sudeste seja muito superior à da região Sul, [Muto et al. \(2005\)](#) encontraram uma ocorrência muito baixa de **Polychaeta** na alimentação de *C.marinii* em comparação com o presente estudo. Uma subestimação desse grupo pode facilmente ocorrer pois possivelmente são de rápida digestão, e grande parte das ocorrências registradas no presente estudo deram-se pela presença de mandíbulas junto a restos. Os Amphipoda também foram muito pouco frequentes na dieta na dieta de *C.marinii* da região Sudeste em comparação com o presente estudo.

Os estudos de [Martins \(2000\)](#) e [Muto et al. \(2005\)](#) encontraram os peixes como principal categoria de presa na dieta de *C.marinii*. Os peixes identificados foram principalmente Myctophiiformes da espécie *Maurolicus stehmanni* e do gênero *Diaphus* sp.

Mesmo os eufasiáceos sendo muito abundantes nas regiões de estudo ([Montú et al. 1998](#); [Boltovskoy 1999](#); [Lopes et al. 2006](#)), não foram registrados na dieta de *C.marinii* por [Martins \(2000\)](#) e [Muto et al. \(2005\)](#). É possível que ocorra uma grande variação interanual na dieta de *C.marinii*, possivelmente vinculada às variações na abundância e disponibilidade das presas.

Malacocephalus occidentalis

A dieta de *M. occidentalis* foi menos diversa e composta por espécies mais pelágicas, principalmente de **camarões**, **caranguejos** (principalmente *Munidas*) e **peixes mesopelágicos**, seguida de **Cephalopoda**, **Euphausiidae**, além de **carcaças** e **Mysidae**. *M. occidentalis* apresentou uma maior seleção por presas de coluna d'água, mas incluiu também carcaças de organismos pelágicos e mesopelágicos na dieta, além dos caranguejos *Munida* spp. Algumas espécies de caranguejos Galatheidae, incluindo ao menos uma do gênero *Munida* são pelágicas, ou têm fases larvais e juvenis pelágicas ou ainda realizam grandes agregações e incursões ao ambiente pelágico, em regiões e épocas de elevada produtividade e ressurgências (Poore *et al.* 2011). É plausível supor que os exemplares tenham sido consumidos na coluna de água durante deslocamentos pequenos, e assim, de certa forma, justificaria o grande consumo de organismos supostamente “bentônicos” e pequenos, atípicos na alimentação de *M.occidentalis*. Diversas cenas de documentários e filmagens de ROVS disponíveis na *internet* mostram *Munidas* se deslocando acima do fundo. Assim, dentro da dieta dessas espécies, poderiam ser consideradas presas menos bentônicas, principalmente na dieta de *M.occidentalis*.

Haimovici *et al.* (1994) mencionam que no Sul do Brasil *M. occidentalis* se alimenta de macrocrustáceos bentônicos, peixes mictofídeos e cefalópodes. Martins (2000) examinou 13 exemplares de *M.occidentalis* da região Sul, medindo entre 315-449 mm CT, cuja dieta foi composta principalmente por peixes (69,7 %P), incluindo Myctophiiformes (31,1 %P), *Synagrops bellus* (28,3 %P) e *Maurolicus stehmanni* (5,7 %P, citado como *M.muelleri*). Também foram importantes os cefalópodes nectônicos (6 %P), isópodes (7,4 %P) e *Munida* sp. (16,7 %P). A espécie foi classificada como nectófaga-bentófaga, com nível trófico médio de 4,3, um pouco mais elevado que *C.marinii*. Muto *et al.* (2005) analisaram a dieta de 211 exemplares de *M.occidentalis* da região Sudeste, com comprimentos entre 157-530mm CT e não encontraram diferenças sazonais ou entre áreas latitudinais no Índice Alimentar. Nesse estudo, as principais presas (respectivamente no inverno-primavera e verão-outono) foram os **decápodes** (35,6-40,6 %P, 44,1-47 %O), **peixes** (35-37,5 %P, 25,2-16 %O), **isópodes** (8,7-0,9 %P, 28,8-7%O) e **cefalópodes** (0,4-1,9 %P, 18-21 %O). Entre os decápodes, os camarões e Galatheidae (incluindo *Munida*) foram mais importantes. A ocorrência de presas (epi) pelágicas na dieta analisada por Muto *et al.* (2005), incluindo os peixes da família Diodontidae e da ordem Tetraodontiformes, reforça a

ideia de que boa parte da dieta seja composta por presas consumidas como carcaças de organismos afundados.

É de se estranhar que não foram encontrados eufausiáceos na dieta de *C.marinii* e *M.occidentalis* nos estudos de [Martins \(2000\)](#) e [Muto et al. \(2005\)](#), uma presa relativamente abundante na região e que foi frequente em ambas as espécies no presente estudo.

[Geistdoerfer \(1975\)](#) examinou 49 exemplares de *M.occidentalis* provenientes da costa noroeste do continente africano, com CT entre 180 e 390 mm, encontrando uma média de 4,24 presas por estômago, peso médio de 0,308g por presa e IR variando entre 0,07 e 7,0%. Esse autor identificou como principais presas os **camarões** (%O=51%, 55,6 %P), peixes (20%O, 35%P) e **cefalópodes** (28%O), e como presas secundárias frequentes os **caranguejos** (24%%O, 6,2%P) e **misidáceos** (20%O, 2,7%P), mostrando uma notável semelhança ao presente estudo. Geistdoerfer também analisou a dieta de *M.occidentalis* por três classes de tamanhos, onde menciona a ontogenia como “complexa”, descrevendo *M.occidentalis* como uma espécie ativa que, conforme cresce, procura presas pelágicas maiores (peixes, camarões cefalópodes) e acaba por negligenciar os caranguejos.

[Mclellan \(1976\)](#) encontrou *M.occidentalis* consumindo principalmente presas epibentônicas, como **eufausiáceos** e **decápodes**, enquanto que a maioria das espécies de *Coelorinchus* (não incluindo *C.marinii*) tinha presas de origem bentônica no estômago.

Malacocephalus laevis

Embora com poucos dados, *Malacocephalus laevis* consumiu basicamente presas mesopelágicas relativamente grandes (Macronécton), como peixes e lulas mesopelágicas e camarões. Os poucos dados de exemplares maiores de *M. laevis* apontam para um macronectívoro (camarões, lulas e peixes). Todos os exemplares examinados de *M.laevis* tinham maior tamanho (320-490mm), levando a refletir a alimentação deste grupo de tamanho; possivelmente por isso houve uma elevada proporção de presas maiores, como peixes mesopelágicos, lulas e camarões.

[Okamura \(1970\)](#) citado em [Noble 1973](#) encontrou apenas lulas (38%) e eufausiáceos (62%), com restos de sedimento constituindo a dieta de nove exemplares analisados de *M.laevis* do Japão. [Marshall & Iwamoto \(1973\)](#), citados em

(Mclellan 1976) encontraram principalmente presas de origem pelágica, como cefalópodes, eufausiáceos e copépodes. Já Mauchline e Gordon (1984) examinaram 15 exemplares do Atlântico Noroeste com amplitudes de comprimentos semelhantes ao presente estudo (32-54 cm), encontrando como principal presa pequenos caranguejos do gênero *Munida* (4-10 mm carapaça), e restos de peixes, e em menor proporção restos de decápodes, anfípodes, eufausiáceos, cefalópodes, ostrácodes e quetógnatos. A julgar pelos conteúdos de *C.marinii* e *M.occidentalis*, os galateídeos *Munida* spp. são muito abundantes na região, sendo provável que um maior número de amostras evidencie esses crustáceos na dieta de *M.laevis*. Anderson (2005) estudou a dieta de 180 juvenis e 109 adultos de *M.laevis* da costa Oeste da África do Sul e Banco de Agulhas, e classificou ambos na guilda demersal de micro- e mesocarnívoros. O autor encontrou a dieta de juvenis composta basicamente de hiperídeos ($\approx 85\%N$, $57\%O$, $50\%volume$, $\%V$) e em menor proporção de peixes mesopelágicos ($\approx 3\%N$, $19\%O$, $18\%V$) e gamarídeos ($\approx 5\%N$, $17\%O$, $10\%V$). Já os adultos consumiram basicamente teleósteos demersais ($\approx 15\%N$, $72\%O$, $68\%V$) e hiperídeos ($\approx 65\%N$, $9\%O$, $19\%V$), com pouca participação em peso de outros grupos. Os juvenis consumiram principalmente teleósteos mesopelágicos (*Maurolicus* e mictofídeos, além de pequenos *Merluccius* sp.), enquanto a dieta dos adultos foi composta principalmente por teleósteos demersais (incluindo enguias, *Helicolenus dactylopterus*, *Coelorinchus simorhynchus*, *Merluccius* spp. e mictofídeos). Ambos os grupos consumiram presas bentônicas ocasionalmente. Oñate & Pequeño (2005) observaram a dieta de 9 exemplares de *M.laevis* coletados em montes submarinos no Chile, sendo composta por cefalópodes, peixes e camarões carídeos, se mostrando muito similar ao presente estudo.

No presente estudo, a dieta de *M.laevis* constituiu-se quase que totalmente de presas pelágicas. Cabe lembrar que poucos exemplares foram examinados, nenhum menor que 320mm CT, caracterizando apenas a dieta de “subadultos” e adultos.

Lucigadus ori

Dentre as espécies analisadas é a que atinge o menor tamanho. Mostrou uma dieta composta predominantemente por Amphipoda (Gammaridea), embora outros crustáceos pequenos bentônicos e planctônicos tenham sido frequentes, mas com baixa contribuição em peso e número. Os poucos dados sugerem que *L. ori* seja um

generalista, consumindo presas pequenas, especialmente crustáceos, com forte seleção por Amphipoda (Gammaridea), mas que precisam ser confirmados com mais dados.

O trabalho de [Anderson \(2005\)](#) realizado na costa Oeste da África do Sul e Banco de Agulhas é o único registro de dieta de *L.ori*, embora existam dúvidas se esta espécie é a mesma que ocorre no Brasil ([M.E. Anderson Com. Pess.](#)). Nesse estudo a dieta de 168 exemplares foi composta de três categorias principais: anfípodes gamarídeos ($\approx 30\%N$, $27\%V$, $40\%O$), decápodes carídeos ($\approx 16\%N$, $25\%V$, $33\%O$) e eupausídeos ($\approx 25\%N$, $22\%V$, $27\%O$) e em menor proporção de hiperídeos e misidáceos. No presente estudo os gamarídeos também foram a principal presa de *L.ori*, mas os poucos exemplares analisados não permitem avaliar a variação na composição da dieta.

4.2. Diversidade de Itens Alimentares

O maior número de itens alimentares ([Tabela 3](#)) e a elevada taxa de aumento de táxons por estômago em *C. marinii* ([Figura 7](#)) se devem ao consumo de presas de diversos hábitos, com elevada frequência de presas bentônicas, de infauna, plâncton, nécton, além de carcaças, se mostrando uma espécie extremamente generalista. Em *M. occidentalis* foi observada uma taxa bem menor no aumento do número de espécies (principalmente nectônicas, “bentônicas” e carcaças), indicando uma maior seletividade. Outro fator importante é que, durante o crescimento, *M.occidentalis* foi mudando sua alimentação, começando a predar certos itens alimentares maiores (e.g. peixes, Cephalopoda, carcaças) e **deixando** de consumir alguns itens de menor tamanho (e.g. Foraminifera, Gammaridea, Mysidae, Euphausiidae). Essa redução na frequência não aconteceu com *C.marinii*, que manteve o consumo de todos os grupos de presas (incluindo de itens de pequeno tamanho) durante todo o crescimento. *C. marinii* não deixou de consumir nenhuma categoria de presa com o crescimento, consumindo proporções uniformes de presas pequenas (*Munida*, poliquetas, gamarídeos, isópodes, misidáceos, foraminíferos) durante toda a ontogenia estudada ([Figura 11](#)). As variações na frequência de ocorrência de algumas categorias de presa em *M.occidentalis* provavelmente são reflexo de um comportamento altamente oportunista em relação à disponibilidade de presas no ambiente.

4.3. Ontogenia

As mudanças ontogenéticas na dieta na maior parte das vezes estão relacionadas a suprir uma maior necessidade energética dos indivíduos maiores (Valls *et al.* 2011).

A abrupta redução na frequência de ocorrência de eufausiáceos conforme o crescimento em *M. occidentalis*, e em *C. marinii* na maior classe de peso (>85g), provavelmente é auxiliada pelo deslocamento ontogenético para águas mais profundas. Os eufausiáceos ocorrem em maiores densidades próximos à quebra de plataforma (Dadon & Boltovskoy 1982; Montú *et al.* 1998; Lopes *et al.* 2006), onde podem aproveitar o aumento de produtividade devido às ressurgências que ocorrem na quebra de plataforma e no talude (Garcia 1998). Como os exemplares maiores e mais pesados de *C. Marinii* e *M. occidentalis* são encontrados em águas mais profundas, é de se esperar a redução na proporção de eufausiáceos. Os eufausiáceos foram muito mais abundantes (~10x) na dieta dos *C. marinii* capturados em 2007-2008 (pesca comercial, n=2.431 presas, %O=22,9%, média 7,5 presas/predador) do que nos capturados em 2001-2002 (cruzeiros de pesquisa, n=128 presas, %O=21,8%; média 0,8 presas/predador). Isso sugere flutuações interanuais na abundância ou disponibilidade destas presas, ou ainda, que os meses amostrados durante os cruzeiros de pesquisa não tenham incluído os períodos de maior abundância de eufausiáceos.

Coelorrinchus marinii: De maneira geral, em *C. marinii* houve uma redução no consumo de organismos bentônicos e de infauna, com aumento de presas de coluna de água. Em peso, os poliquetas, gamarídeos, e em menor grau os copépodes, foram importantes nos menores exemplares de *C. marinii*. Nas classes intermediárias houve redução de poliquetas e gamarídeos, e aumento de eufausiáceos, peixes e isópodes. Nos maiores exemplares houve uma redução destes grupos pelo grande aumento no consumo de camarões. Não houve redução evidente na frequência (%O) do consumo de nenhuma das categorias de presas ao longo do crescimento de *C. marinii*.

Malacocephalus occidentalis: O aumento no consumo em peso e número de pequenos caranguejos (principalmente *Munida*) até a classe de peso 60-140g, com redução no grupo de maior peso pode ser um reflexo: **1)** da mudança de hábitat (para águas mais profundas); **2)** da variação na disponibilidade da presa, que é pouco provável, pois *C. marinii* continuou consumindo *Munida* nas mesmas áreas durante toda a ontogenia; **3)** de uma mudança na dieta para presas maiores de coluna de

água (nectônicas e de planctônicas) e carcaças, reduzindo o consumo de presas bentônicas e presas menores de infauna. Também houve redução no consumo de outras categorias bentônicas com o crescimento, como Gammaridea, outros crustáceos bentônicos, Foraminifera, Mysidae e Isopoda. Ocorreu uma redução (%P, %N, %O) nos misidáceos com o crescimento, e houve um aumento na importância de cefalópodes, peixes e os caranguejos (*Munida*) nas classes intermediárias. A classe de maior peso apresentou uma redução de caranguejos e eufausiáceos devido ao aumento de peixes, cefalópodes, camarões e carcaças. Houve uma marcada redução na frequência do consumo (%O) de presas pequenas com o crescimento em *M.occidentalis*, como misidáceos, gamarídeos, foraminíferos e eufausiáceos.

***C.marinii* vs *M.occidentalis*:** Ontogeneticamente, *M.occidentalis* mostrou uma redução gradual na frequência de ocorrência de presas de menor tamanho (e.g. misidáceos, gamarídeos, foraminíferos e eufausiáceos) e aumento de presas maiores (e.g. peixes, cefalópodes, camarões, carcaças), enquanto que em *C.marinii* houve apenas a inclusão e aumento de presas maiores na dieta, sem redução no consumo de presas de menor tamanho. [Platell et al. \(1998a\)](#) também observaram a substituição de presas de menor por maior tamanho em peixes da família Mullidae da Austrália, relacionando o aumento na espessura da carapaça dos crustáceos consumidos com o aumento na capacidade digestiva desses predadores. Interessantemente, [Gutowska et al. \(2004\)](#) compararam peixes demersais e mesopelágicos quanto às enzimas que digerem a quitina de crustáceos, encontrando elevados níveis de quitinase e quitobiase apenas nos peixes demersais. Os resultados sugerem que podem catabolizar a quitina não apenas para penetrar no exoesqueleto das presas, mas também para derivar nutrientes da própria quitina, sugerindo uma forma de absorver o máximo de energia das presas consumidas.

4.4. Sobreposição Alimentar

A avaliação da partição de recursos alimentares entre espécies semelhantes ajuda a revelar a regulação natural da diversidade de espécies, e as relações de competição ([Schoener 1983](#)). Diferentes mecanismos de segregação de nichos reduzem a competição, permitindo a coexistência das espécies ([Hardin 1960](#); [May & Arthur 1972](#); [Schoener 1974](#)). Segundo o “princípio da exclusão competitiva” ([Hardin 1960](#)), para coexistirem, as espécies devem ocupar diferentes nichos ecológicos:

nesse caso, ou ocupam diferentes habitats sobre o talude (e.g. tipo de fundo, distância do fundo, profundidade) ou possuem diferentes hábitos alimentares. Então, espécies com grande sobreposição de habitat tendem a apresentar diferenças no nicho alimentar, como por exemplo, através de distintas estratégias alimentares, seletividade nos itens e/ou nos tamanhos de presa. [Macpherson \(1979\)](#) analisou a sobreposição alimentar e de habitat e considerou que no caso dos Macrouridae tanto o habitat como a alimentação são importantes para a segregação ecológica.

Uma grande sobreposição ecológica em relação ao nicho alimentar implica em uma grande tendência à competição ([Schoener 1983](#)). Sendo assim, uma elevada sobreposição na dieta sugere competição por recursos. No entanto, o grau de sobreposição (ou competição) depende de diversos fatores, como a sobreposição espacial destas espécies, a abundância de presas disponíveis a cada uma delas, o local onde forrageiam e a forma como é consumida (e.g. viva, carcaça). Além disso, também é importante a seleção que os predadores realizam entre os itens alimentares de cada categoria de presa.

Os resultados aqui apresentados, sobre a sobreposição alimentar em relação à composição da dieta em peso, sugerem que ocorra certa sobreposição entre as espécies e dentro dos grupos de peso de cada espécie. Mas esse padrão não é estático, e sim dinâmico. Além da ontogenia, a variabilidade ambiental, a abundância de presas e os deslocamentos sazonais também podem provocar variações na sobreposição de nichos ecológicos.

O padrão sazonal na sobreposição na dieta dos macrourídeos indicou variações significativas, com aumento na sobreposição **intra** e **interespecífica** no período frio e diminuição no período quente. Salienta-se que essa variação foi observada agrupando os dados em dois semestres, e uma dinâmica (variação) ainda maior pode ocorrer em menores intervalos de tempo.

Sobreposição Interespecífica: Em relação à sobreposição alimentar entre as espécies, os resultados indicam uma baixa sobreposição na dieta, indicando boa repartição de recursos e baixa competição. De forma geral, quando a dieta foi semelhante houve uma separação espacial. Uma considerável sobreposição na dieta, mas com segregação espacial, ocorreu entre *L.ori* (habitam áreas >400m) e os juvenis de *C.marinii* (<400m) e também entre *M.laervis* e os maiores *M.occidentalis*, que possuem basicamente a mesma dieta, mas com pouca sobreposição batimétrica.

Ocorreu uma sobreposição na dieta, com potencial competição entre recursos entre *M.occidentalis* e os adultos grandes de *C.marinii*, que ocorrem em águas mais

profundas. Estas espécies não se alimentam necessariamente dos mesmos recursos no mesmo hábitat e mesmo espaço e tempo. Elas podem preda recursos semelhantes, mas em diferentes áreas e/ou profundidades, horários (e.g. deslocamentos ou migrações não sincronizadas, etc), ou mesmo em “condições” diferentes (vivo/ carcaça). Como *C.marinii* tem baixa capacidade de preda ativamente peixes e cefalópodes, é possível que *M.occidentalis* capture ativamente essas presas na coluna de água, enquanto *C.marinii* encontre as mesmas presas na forma de carcaças de organismos mortos, parcialmente predados ou danificados pela pesca.

Embora o número de estômagos analisados de *L.ori* seja pequeno, parece haver certa sobreposição de recursos com *C.marinii*, tanto ao observarmos a composição da dieta (**Figura 8 e Figura 9**) como no índice de sobreposição alimentar e conformação dos MDS e agrupamentos (**Tabela 7 e Tabela 8, Figura 20 e Figura 21**). Como não sabemos o limite inferior da profundidade de distribuição destas espécies (pois as coletas se restringiram à 600m de profundidade), não podemos inferir o grau de sobreposição espacial. Caso não exista separação espacial e/ou temporal no nicho que ocupam, e dependendo da intensidade de predação e disponibilidade de recursos, podem ser potenciais competidores. O mesmo se aplica para *M.laevis*, cujos exemplares apresentaram alimentação semelhante aos *M.occidentalis* da maior classe de peso, basicamente peixes, camarões e cefalópodes (**Figuras 9 e 10**), que também agrupados nos MDS e agrupamentos (**Tabela 7 e Tabela 8, Figura 20 e Figura 21**).

Sobreposição Intraespecífica: *C. marinii* e *M.occidentalis* apresentaram uma marcada mudança ontogenética na alimentação nos extremos de tamanho (peso), sugerindo uma redução na competição intraespecífica e uma melhor partição dos recursos. Os grupos intermediários de peso apresentaram elevada sobreposição na dieta, sugerindo potencial competição por recursos. A extrema flexibilidade (versatilidade) alimentar e de forrageio destes macrourídeos certamente contribui para o sucesso num ambiente com restrição de alimento como os ecossistemas de águas profundas do talude continental. Uma elevada sobreposição intraespecífica em *C.marinii* pode explicar seu hábito generalista (epifauna, infauna, plâncton, nécton, carcaças) e o aproveitamento de agregações, consumindo muito alimento de uma vez, como forma de aproveitar os recursos disponíveis, muito mais escassos e que ocorrem em intervalos mais irregulares (carcaças, ressurgências) que no ambiente de plataforma.

Em relação à dieta de *C.marinii*, em ambas as épocas pode-se identificar 3 grupos ontogenéticos distintos: o de menor peso (0-25g), um grupo intermediário com três classes (25-44g, 45-65g, 65-85g) e o de maior peso (>85g). Em outras palavras, ao longo do espectro de crescimento estudado, *C.marinii* apresentou três grupos tróficos distintos: entre 3-24g, 25-85g e >85g. Essas fases podem ser observadas na composição da dieta (**Figura 10**), mas principalmente na sobreposição alimentar (**Figura 20B**), incluindo os períodos do ano (**Figura 21C-D**).

As principais mudanças ontogenéticas na dieta de *C.marinii* são sintetizadas na **Figura 32** e **Figura 33** e em *M.occidentalis* na **Figura 34** e **Figura 35**. Nota-se que as mudanças ontogenéticas na dieta foram mais marcadas nos extremos da vida de *C.marinii* do que durante as fases intermediárias. Isso reforça o papel importante da seleção evolutiva em reduzir a competição intraespecífica entre grupos que apresentam grande sobreposição espacial e recursos limitantes. Essas mudanças podem ser causadas em grande parte por processos que provavelmente atuam simultaneamente: um processo endógeno envolveria mudanças: **1**) no tamanho (e.g. aumento na capacidade natatória e conseqüentemente no forrageamento, caça e predação) e morfologia (e.g. tamanho da boca, dentição, influenciando a seletividade); e **2**) na fisiologia, envolvendo o sistema digestivo (e.g. possibilitando digestão de organismos maiores e com carapaça mais espessa), reprodução, metabolismo, necessidades energéticas, desenvolvimento de bexiga natatória (possibilitando a migração vertical), desenvolvimento dos órgãos sensoriais dos peixes (para detecção de presas e carcaças). Outro processo seria relacionado à mudança de hábitat (ontogenético), já que existe uma marcada diferenciação batimétrica entre as classes de peso, com os exemplares menores ocupando águas mais rasas e intermediárias, se deslocando para águas mais profundas com o crescimento. Esse processo também é em parte endógeno, pois as larvas e juvenis são frequentemente encontrados em meia-água, e o deslocamento para o fundo faz parte da história de vida de grande parte das espécies de águas profundas (Marshall 1965; Stein & Pearcy 1982; Collins *et al.* 1999a, 2007; Pearcy 2000; Laptikhovsky 2005, 2011).

Essa mudança de hábitat também tem influências sazonais dos fatores ambientais, já que as espécies também realizaram deslocamentos sazonais, em direção à costa (para águas mais rasas) em épocas frias e vice versa. Esse deslocamento também contribui para a mudança na dieta devido à disponibilidade diferencial nas presas em cada área, possivelmente refletindo em uma mudança de comportamento alimentar e nas interações inter e intraespecíficas.

A rede de arrasto de fundo captura apenas os exemplares que já adquiriram o hábito demersal e estão “assentados” no fundo. Os menores exemplares de *C. marinii* capturados tinham 94 mm CT, embora a rede tivesse capacidade para capturar peixes muito menores (sobre-saco=2,7mm). Mesmo assim exemplares pequenos foram muito raros: do conjunto dos exemplares capturados com CT entre 90 e 150 mm correspondeu a apenas 1,2% do número total, entre 90-170 mm correspondeu a 2%, e 90-210 a 7% do total capturado. A julgar pelos baixos números encontrados entre 90-210 mm, o assentamento deve ocorrer em uma ampla faixa de comprimentos, iniciando entre 90 mm (raros) e continuando até pouco mais de 200 mm CT (\approx 230 mm). Coletas com redes de meia-água em diferentes profundidades talvez pudessem auxiliar a estimar melhor o comprimento de mudança para o hábitat demersal.

C. marinii matura com aproximadamente 220 mm (\approx 25g) (**Apêndice 1. Manuscrito:**), o que significa que a estrutura de comprimentos analisada incluiu juvenis (menor classe de peso, <25g) e adultos (demais classes). Ao analisar as mudanças ontogenéticas na dieta dos cinco grupos de peso de *C. marinii* vemos que ocorreram duas marcadas mudanças na dieta (**Figura 10, Figura 20 e Figura 21**). A primeira mudança ocorreu na classe de peso de 25g, que coincide aproximadamente com o tamanho de maturação 250 mm \approx 26g. Uma hipótese é de que, após adquirir o hábitat demersal, a primeira mudança marcada na dieta ocorra na fase de transição de juvenis para adultos. A inclusão de diversos itens alimentares reforça essa hipótese (**Figura 11A**). Essa mudança na dieta ocorre possivelmente por uma resposta à mudança nas necessidades energéticas, sendo auxiliada pelo aumento na área da boca, possibilitando a inclusão de presas maiores na dieta (peixes, camarões, cefalópodes, carcaças, etc.). Após essa mudança, ocorreu um período de pouca variação na dieta das três classes de peso intermediárias, com elevada sobreposição alimentar e batimétrica, com possível competição por recursos. A segunda mudança evidente ocorreu na transição para a maior classe de peso, com grande alteração nas proporções de presas, aumentando o consumo de camarões e carcaças. Essa última mudança pode ter sido auxiliada pela mudança de hábitat, relacionada ao deslocamento dos maiores exemplares para águas mais profundas, onde a abundância de outras presas certamente é reduzida. Um padrão similar foi encontrado ao estudar a dieta de juvenis e adultos de três macrourídeos (*Coelorrinchus* sp2, *C.* sp4 e *Lepidorhynchus denticulatus*) do talude do leste da Tasmânia, com grande

sobreposição (semelhança) entre as classes intermediárias e menor sobreposição entre as classes extremas e as intermediárias (Blaber & Bulman 1987).

Essa mudança na dieta relacionada ao deslocamento para águas profundas pode estar também relacionada às alterações no metabolismo ocasionadas pela redução na temperatura da água. Em águas mais rasas, quentes, e com maior aporte (disponibilidade) de alimento, os juvenis podem aproveitar taxas mais rápidas de crescimento e maturação.

4.5. Sazonalidade

Embora exista uma idéia geral de que o ambiente em águas profundas é pouco variável, a alimentação de *C.marinii* e *M.occidentalis* apresentou significativas variações sazonais provocadas, pelo menos em parte, pela disponibilidade de presas (e.g. eufausiáceos, camarões), alterando a sobreposição alimentar intra e interespecíficas. No presente estudo, as variações sazonais na dieta foram causadas principalmente pelas variações no consumo de eufausiáceos e camarões. Essa variação no consumo deve ser um reflexo principalmente da abundância dessas presas no ambiente e disponibilidade à essas espécies. Stevens e Dunn (2010) sugerem que caso a abundância de uma presa aumente em determinada época, o predador pode em alguns casos e até certo ponto, deixar de lado a preferência alimentar em favor da presa abundante.

Comparando os dois períodos, houve uma maior sobreposição alimentar intraespecífica no período frio, tanto em *C.marinii* como em *M.occidentalis*. Nota-se que neste período ocorreram mais grupos com sobreposição elevada (Tabela 8), resultando em pontos muito mais próximos no MDS (Figura 21). Macpherson (1981) observou que quando há picos na abundância de algum recurso alimentar, para o qual várias espécies são atraídas, os valores de sobreposição aumentam, e quando os recursos são escassos a sobreposição tende a ser menor. Para as espécies estudadas, esses efeitos parecem ter sido causados principalmente pelos picos sazonais (e interanuais) na abundância dos eufausiáceos, camarões e concentrações de peixes mesopelágicos. Nesse caso, a competição entre essas espécies (ou grupos de uma espécie) pode ser minimizada pela superabundância de recursos, como por exemplo, uma abundância muito elevada de eufausiáceos, camarões e peixes mesopelágicos. No caso de picos sazonais ou superabundância de alguma presa em

comum, a sobreposição alimentar e competição podem ser superestimadas (e.g. eufausiáceos e peixes mesopelágicos).

A abundância média de eufausiáceos na dieta de *C. marinii* foi cerca de 10 vezes maior no período entre 2007-2008 do que no período 2001-2002: aumentou de 0,8 para 7,5 eufausiáceos por predador (considerando todos os peixes), ou de 3,2 para 34 (considerando apenas os que consumiram eufausiáceos). A possível causa nessa diferença é que em nos cruzeiros de pesquisa do REVIZEE só foram coletadas amostras em 4 meses do ano, possivelmente não incluindo as épocas (e locais) de maiores abundâncias desses organismos, enquanto que durante as amostragens nos desembarques, entre 2007-2008, as amostragens foram aproximadamente mensais. Outra possibilidade são as variações interanuais, muito comuns e intensas em organismos de vida curta, como os eufausiáceos.

O “**Período**” provocou uma variação na composição da dieta que não pôde ser generalizado entre todas as “**Classes de Peso**”, sendo estatisticamente perceptível somente em alguns grupos. Isso comprova que o período do ano provoca uma alteração na composição (abundância e/ou disponibilidade) de algumas presas no ambiente - e como cada grupo de peso consome presas distintas (e habitam estratos batimétricos relativamente distintos), não são afetadas de forma semelhante. Realizando as mesmas análises multivariadas de variância (PERMANOVA+) com os dados em números ao invés de pesos, os resultados significativos foram iguais tanto para os efeitos principais como entre os pares. Resultado similar ocorreu quando se agrupou os 180 itens alimentares nas 12 “categorias de presa”, utilizando a média dos pesos dos “itens alimentares”.

Embora diferenças estatisticamente significativas na dieta causadas pelo efeito do período do ano tenham sido encontradas em algumas “classes de peso”, variações menores ocorreram em todas as classes de peso, mas não foram diretamente atribuídas ao efeito sazonal. Isso pode ocorrer porque alguns itens alimentares podem ter ciclos complexos na abundância e/ou disponibilidade, ou que esses ciclos sejam curtos e/ou englobem partes de ambos os períodos estudados.

As mudanças ontogenéticas na dieta possuem importantes significados ecológicos e evolutivos. Por um lado permitem que os predadores utilizem melhor os recursos, no local e época que estão mais “disponíveis” na natureza. Possibilitam por exemplo, que os juvenis, que vivem em profundidades menores, com maior abundância de presas, aproveitem os picos de maiores densidades de plâncton; assim como os adultos maiores, que vivem em águas mais profundas aproveitem os

organismos nectônicos maiores e carcaças de organismos pelágicos. Por outro lado, a alteração na composição na dieta conforme o crescimento permite melhorar a partição de recursos e reduzir a competição interespecífica.

4.6. Efeito da Distribuição Batimétrica (*Ontogenético e Sazonal*)

C. marinii apresentou uma redução no consumo (IR) e no número médio de presas consumidas em direção às águas mais profundas (**Figura 23A, C**). Existe um viés amostral que pode causar esse efeito: a presença de uma bexiga natatória. Durante o recolhimento da rede, o volume dos gases na bexiga natatória aumenta devido à rápida redução na pressão, e em muitos peixes ocasiona a eversão do estômago e na conseqüente perda total ou parcial do conteúdo alimentar. Esse efeito ainda aumenta com a profundidade. Para reduzir a ocorrência desse tipo de erro, peixes com sinais de eversão parcial não foram utilizados neste trabalho, no entanto, é uma questão de difícil solução.

Deixando de lado o problema da eversão, a causa mais provável para a redução no consumo em direção às águas mais profundas em *C. marinii* é o declínio exponencial na abundância e biomassa de organismos em direção às águas profundas, descrita em diversas regiões oceânicas ([Angel & Baker 1982](#); [Rowe 1983](#); [Billett et al. 1983](#); [Lampitt et al. 1986, 2001](#); [Gage & Tyler 1992](#); [Lampitt & Antia 1997](#); [Tyler 2003](#); [Rex et al. 2006](#); [Johnson et al. 2007](#); [Wei et al. 2010](#); [Ramirez-Llodra et al. 2010](#)). Essa redução ocorre primariamente como reflexo da proporção da produção primária que chega ao oceano profundo, mas acaba refletindo em todos os níveis tróficos, limitando o crescimento e o investimento reprodutivo das espécies, a biomassa das populações e moldando a singular estrutura trófica do ecossistema de águas profundas. Além da menor abundância de alimento, a média do IR pode diminuir por outro motivo comentado anteriormente: o intervalo entre cada alimentação. Com a abundância de presas diminuindo exponencialmente com a profundidade, é presumível que o intervalo aumente com a profundidade, aumentando assim a frequência de peixes sem alimento no estômago, ou com os conteúdos em grau avançado de digestão.

A redução no número médio das presas consumidas por *C. marinii* (**Figura 23C**) pode ser causada em parte pelo mesmo motivo da redução no IR (menor biomassa de presas em águas profundas). No entanto, a principal causa deve ser a combinação

das mudanças ontogenéticas na dieta (consumo de presas maiores, como peixes e cefalópodes) e pela migração ontogenética que realizam em direção a maiores profundidades, causando o efeito “maiores-no-fundo” (*bigger-deeper*). Esses dois fatores também devem ser as causas do aumento no peso médio das presas consumidas em direção às águas mais profundas observadas nas duas espécies (**Figura 23E, F**).

Parece haver uma seleção para exemplares menores no raso, aproveitando a maior disponibilidade de presas em águas rasas. As espécies parecem ter sido selecionadas a passar esse estágio de maior requerimento energético em águas mais produtivas e de maior aporte de alimentos (vantagem evolutiva). Conforme os exemplares de maior tamanho se deslocam para águas mais profundas, frias e com menor aporte de alimento, o metabolismo pode diminuir, e como consequência as necessidades energéticas. Mesmo que não diminuam seu metabolismo ou necessidades energéticas, existe uma outra alternativa à menor abundância e biomassa de organismos em águas mais profundas: o aporte de carcaças afundadas de organismos nectônicos, que disponibiliza alimento de alto nível energético, sem passar pela cadeia alimentar bentônica de profundidade.

Uma outra causa na variação da dieta entre épocas está relacionada à profundidade de distribuição, que também foi responsável por significativas variações na alimentação. Essas diferenças em parte são causadas pelo deslocamento ontogenético dos exemplares maiores em direção às águas mais profundas (e possivelmente com menor disponibilidade de recursos), alterando a abundância e disponibilidade de algumas presas.

Além desse efeito provocado pela ontogenia, ocorreu simultaneamente uma mudança sazonal na distribuição batimétrica, com as espécies se deslocando para águas um pouco mais rasas durante o inverno-primavera e retornando para águas mais profundas durante o verão-outono (**Apêndice 1**. Manuscrito:). Esse comportamento já havia sido observado e descrito para as assembléias de organismos nectônicos que habitam a região entre a plataforma externa e o talude da região Sul do Brasil (**Fischer 2008; Fischer & Haimovici 2010**). Esse estudo mostrou que as variações sazonais na profundidade de distribuição são maiores em direção ao fundo, sendo que a assembléia de talude apresentou maior variação sazonal na profundidade. Esse efeito pôde ser observado tanto nos extremos de distribuição das assembléias identificadas (e.g. a assembléia de talude foi encontrada em águas entre 90-150m mais rasas na época fria (inverno-primavera)), como também na

profundidade média de distribuição destas assembléias (ocorrendo diferenças entre 20-60m). O efeito pode estar associado à entrada de águas frias no inverno-primavera, possibilitando que esses organismos expandam temporariamente sua área de distribuição para áreas mais rasas (e com maior abundância de alimento), permitindo um melhor aproveitamento dos recursos nas épocas e áreas de maior produtividade (Fischer 2008; Fischer & Haimovici 2010).

No presente estudo, *C.marinii* e *M.occidentalis* foram encontradas em profundidades entre 75-100 m mais rasas no inverno-primavera. Considerando a declividade média do talude como 20m/km (Zenbruski, 1972, citado em Haimovici *et al.* 2008), e que o deslocamento tenha ocorrido em direção à costa, as espécies estariam pelo menos entre 3,75 a 5 km mais próximas da costa durante o inverno. Todas as espécies foram encontradas em temperaturas abaixo de 10-11°C, o que pode ser um indício de um limite de tolerância fisiológico. Nesse caso, as menores temperaturas ocorridas durante o inverno-primavera possibilitariam seus deslocamentos para águas mais rasas.

Embora haja pouca variação sazonal nas temperaturas e salinidades de fundo no talude, a produtividade primária, e conseqüentemente a produção secundária na região, apresenta grandes variações. Diversos processos de pequena a grande escala ocorrem na região de quebra de plataforma provocando aumento na produtividade e alterando a abundância e composição da fauna (Garcia, 1998; Odebrecht & Castello, 2001; Acha *et al.*, 2004). Em geral a produtividade primária sobre a quebra de plataforma e talude é maior no inverno-primavera (Odebrecht & Castello, 2001), seguida por um aumento no zooplâncton nessa área na primavera-verão (Montú *et al.* 1998).

Como consequência das variações sazonais das massas de água, dos processos que provocam as ressurgências na quebra de plataforma e talude, e da produtividade primária e zooplânctônica, ocorre uma alteração na abundância das principais presas dos macrourídeos na região de quebra e de talude. Entre as presas fortemente associadas a esses processos oceanográficos incluem-se os eufausiáceos (Montú *et al.* 1998; Lopes *et al.* 2006), os mictofídeos (Haimovici *et al.* 2006), o calamar *Illex argentinus* (Santos & Haimovici 1997) e pequeno peixe mesopelágico *Maurollicus stehmanni* (Almeida 2001; Madureira & Rossi-Wongtschowski 2005). Estas espécies apresentam picos de abundância nas épocas e locais de maiores abundâncias de seus recursos alimentares, com ocorrências altamente associadas às incidências de ressurgências.

Os distintos padrões que as espécies apresentam em relação à seleção de hábitat, no uso de recursos, nas migrações e deslocamentos, geralmente ocorrem como respostas evolutivas de longo-prazo, em consequência do sucesso reprodutivo, padrões denso-dependentes, competição inter ou intraespecífica, ou ainda como reflexo das densidades de presas. O deslocamento sazonal dos macrourídeos provavelmente é uma resposta evolutiva para aproveitar as épocas de maior abundância de presas na região próxima à quebra de plataforma, possivelmente associados aos diferentes processos de aumento na produtividade (e.g. frentes, ressurgências) que ali ocorrem.

O deslocamento sazonal possibilita ampliar sazonalmente sua área de distribuição quando as temperaturas estão um pouco mais baixas próximo à quebra da plataforma, e assim ocupar novos nichos e predação novas (e mais abundantes) fontes de alimentos. No verão, quando as temperaturas de fundo estão um pouco mais elevadas nessa região, sua área de distribuição é restringida para áreas um pouco mais profundas e distantes da costa, possibilitando dessa forma usufruir de metabolismo reduzido (minimizando gastos energéticos) em águas mais profundas e frias.

Esse comportamento de forrageamento condiz com a Teoria de Ótimo Forrageamento (*Optimal Foraging Theory*), cuja premissa é que quando existem recursos (alimentos) limitados, os animais forrageiam de forma a maximizar a taxa de ingestão (no sentido de absorção líquida de energia) por unidade de tempo (MacArthur & Pianka, 1966). A quantidade de alimento e seu valor energético determinam a “rentabilidade”, sendo uma função da: **1)** energia ganha por “unidade” (presa, mordida, etc); **2)** energia gasta por “unidade”; **3)** tempo gasto forrageando, manuseando e processando. Caso as abundâncias de presas entre a plataforma e talude sejam semelhantes, não se justifica a permanência em águas mais rasas e quentes, onde existe uma maior abundância de competidores e predadores em potencial, e onde o metabolismo e gastos energéticos são maiores.

É possível que a reprodução também seja em parte determinante desse deslocamento. Isso pode ocorrer em decorrência de aspectos fisiológicos, (e.g. já que a maturação das gônadas ocorre mais rapidamente em águas quentes e vice-versa, ou ainda como forma de maximizar o sucesso reprodutivo. Os exemplares maiores de *C. marinii* foram encontrados em águas mais profundas na primavera-inverno, e mais dispersos no verão-outono.

A única referência a deslocamentos sazonais reprodutivos em macrourídeos foi feita por [Laptikhovsky \(2011\)](#), que sugere que em torno das Ilhas Malvinas/Falklands, os adultos de *Macrourus carinatus* se movem sazonalmente ao longo do talude, com machos e fêmeas se movendo separadamente, sendo que em agosto migram para o norte e ocorre a maior desova, retornando ao sul no inverno, e ainda que durante a primavera e verão toda a população migra para norte, ocorrendo uma desova menor.

4.7. Índice de Repleção (IR)

O índice de repleção de *C.marinii* foi a metade do encontrado em *M.occidentalis*, ou seja, nos estômagos de *M.occidentali* havia o dobro de alimento do que nos exemplares de *C.marinii*. Essa grande diferença pode ser um reflexo de uma combinação de vários fatores: **1)** de distintas necessidades energéticas (taxas metabólicas); **2)** de disponibilidade de alimento desigual causada pelo micro hábitat, nicho ou comportamento; **3)** de diferentes estratégias alimentares; **4)** de distintas morfologias no sistema digestivo (e.g. tamanho do estômago e diferentes taxas de digestão).

É razoável supor que a estratégia presumivelmente mais ativa de *M.occidentalis* resulte em maiores necessidades energéticas, precisando de taxas alimentares mais altas que *C.marinii*. Para investigar as causas das diferenças no consumo são necessários estudos sobre as taxas diárias de alimentação, energética ou metabolismo. Para calcular as necessidades energéticas ou a taxa de ração diária são necessárias aproximações com modelos bioenergéticos (e.g. [Koslow 1996](#)), trófico-dinâmicos (e.g. [Madurell & Cartes 2005](#); [Fanelli et al. 2009](#)); de orçamento energético (e.g. [Drazen 2002](#)), ou a partir de medições metabólicas *in situ* (e.g. [Bailey et al. 2002](#); [Drazen & Yeh 2012](#)). Infelizmente os modelos requerem dados de capturas ao longo de 24h (que não temos disponíveis), ou necessitam de equipamentos sofisticados e onerosos, fugindo do proposto nesse estudo. Entretanto, esses estudos trazem resultados interessantes, e como posteriormente, caso os valores de biomassa estejam disponíveis, permitem estimar o consumo da população, permitindo avaliar a biomassa requerida e o impacto sobre a população de presas.

Existem raras estimativas de taxas de dose diária de ingestão de alimentos em Macrouridae. Em *Coelorinchus fasciatus* da Costa da Namíbia, foi estimada entre 0,55-1,3% ou 0,84-2,15% (dependendo da fórmula usada) do peso corporal por dia

(%PT/dia), utilizando o método de evacuação gástrica (Macpherson 1985). Para *Coelorinchus coelorinchus* no Mediterrâneo foram estimados valores entre 2,92 e 2,53%PT/dia (Madurell & Cartes 2005, 2006). Utilizando um modelo de balanço (orçamento) energético, Koslow (1996) estimou em 0,05 e 0,10%, respectivamente para *Coryphaenoides acrolepis* e *C. rupestris*. Drazen (2002) estimou as taxas alimentares mínimas e balanço energético de duas espécies de Macrouridae do Oceano Pacífico Norte, *Coryphaenoides acrolepis* e *C. armatus*, variando de 0,31% a 0,07% PT/dia para *C. acrolepis* e entre 0,12% a 0,02% PT/dia para *C. armatus*, reduzindo o consumo com aumento no tamanho do peixe. As duas espécies de *Coelorinchus* estudadas por Macpherson (1985) e Madurell & Cartes (2006) são semelhantes à *C. marinii*, têm aproximadamente o mesmo tamanho (<40cm), dieta similar e se distribuem em uma faixa semelhante de profundidades (300-800m). Em ambos os trabalhos os autores observaram que nas espécies de dieta mais bentônica (e.g. *Coelorinchus*) a alimentação era constante ao longo do dia, enquanto os Macrourídeos de dieta mais pelágica apresentavam diferenças ao longo do dia. As taxas de dose diária de ingestão de alimentos em *Coelorinchus* variaram entre 0,55 e 2,93%PT/dia. O valor médio de alimento encontrado no estômago de *C. marinii* nesse estudo foi de 1,1%, dentro da faixa de valores encontrada para espécies congêneres semelhantes.

O elevado número de exemplares de *C. marinii* com IR abaixo da média (Figura 15) sugere que grande parte dos peixes teve uma alimentação escassa e irregular. Somente cerca de 5% de ambas as espécies consumiram acima de 4% do peso do corpo. O grande número de exemplares com IR entre 0-1% (Figura 15 e Figura 16) das duas espécies, mas principalmente de *C. marinii*, sugere que muitos peixes tinham ingerido pouco alimento, ou se alimentado há muito tempo. Isso é condizente com a visão geral de escassez de alimentos em águas profundas (Ver discussão no tópico 4.11), e que o aporte muitas vezes ocorre em pulsos (baixa frequência e moderada quantidade), muitas vezes com duração e intensidades imprevisíveis.

Alguns exemplares analisados haviam consumido pequenos organismos em grandes números (sugerindo agregações), como eufausiáceos, poliquetas, sipuncúlidas? e copépodes, ou organismos maiores e mais pesados, como peixes e camarões. Em um ambiente onde os recursos são limitantes, a estratégia de consumir organismos em agregações leva à economia de energia, concordando com a teoria de forrageamento ótimo (*optimal foraging theory*) (MacArthur & Pianka, 1966), que diz que os animais forrageiam de forma a maximizar a taxa de ingestão.

Stein e Percy (1982) sugerem que pequenos macrourídeos, recém recrutados ao ambiente demersal, provavelmente enfrentam recursos mais limitados que os adultos, já que não possuem alta mobilidade e bocas grandes, o que permite aos adultos predação de peixes, lulas e grandes porções de organismos nectônicos mortos. No presente estudo, os exemplares de menor e maior peso de *M.occidentalis* apresentaram maior conteúdo no estômago (IR) (Figura 15B), sugerindo que havia mais recursos alimentares disponíveis para os juvenis e adultos maiores, do que para os grupos intermediários de peso. Esse padrão, no entanto, não ocorreu em *C.marinii*.

O maior consumo encontrado nos juvenis de *M.occidentalis* pode estar associado a pelo menos dois fatores: **1)** à profundidade, já que os juvenis se distribuem em águas mais rasas e provavelmente com maior aporte de alimento; **2)** ao tipo e tamanho de presas, já que consomem mais presas menores e mais abundantes (camarões, eufausiáceos e misidáceos); **3)** à uma maior necessidade energética, já que a quase totalidade das espécies, os juvenis têm maiores taxas metabólicas por grama de peso corporal, diminuindo com o crescimento (Drazen & Seibel 2007; Seibel & Drazen 2007; Drazen *et al.* 2011; Drazen & Yeh 2012).

Uma dependência de **carcaças** na dieta possivelmente leva a um aumento na variabilidade da regularidade (frequência, constância, periodicidade) e quantidade da alimentação, podendo o peixe ficar grandes períodos sem se alimentar, e por outro lado, pode aportar grandes quantidades de alimento em uma única refeição ou em um curto período de tempo. Isso pode explicar a elevada variação (alto IC95%) encontrada no consumo (IR) de *M.occidentalis* e nos exemplares maiores de ambas as espécies (Figura 15), com valores de IR variando de 0,1-13,4% em *M.occidentalis* e 0,1-9,4% em *C.marinii* (Tabela 9).

A diferença no consumo (IR) entre classes de peso e épocas (períodos), além de ser relacionada aos ciclos sazonais de abundância das presas e mudanças ontogenéticas na composição da dieta, também está relacionada à profundidade de distribuição dos **predadores**, já que a maior parte dos exemplares jovens distribui-se em águas mais rasas e os maiores em águas mais profundas. Em diversas espécies de gadiformes, incluindo os Macrouridae, existe essa marcada migração ontogenética para águas mais profundas provocando o efeito “*maiores no fundo*”. As larvas e juvenis de muitas espécies são pelágicos e realizam uma mudança para o ambiente profundo (batipelágico ou demersal). (Merrett 1978, 1986, 2003; Stein 1980; Merrett & Haedrich 1997; Percy 2000; Fukui *et al.* 2005, 2008, 2009; Busby 2005; Fahay 2007; Laptikhovsky 2010; Endo *et al.* 2010).

4.8. Índice Hepatosomático (IHS) e Gonadosomático (IGS) em *C. marinii*

A baixa densidade do fígado auxilia na flutuabilidade de diversas espécies demersais (Marshall 1979). Outra função importante do fígado é a de servir como reserva energética: o alimento em excesso pode ser rapidamente sintetizado e armazenado na forma de lipídios, aumentando o volume e peso do fígado. O conteúdo lipídico estocado pode ser usado durante: **1)** épocas de grandes gastos energéticos ou aumento metabólico (e.g. reprodução: desenvolvimento de gônadas, localização de pares, migração); **2)** épocas de invernagem ou carência energética (e.g. inanição, períodos de baixa abundância de presas) (Eliassen & Vahl 1982; Black & Love 1986; Shulman & Love 1999). Lambert & Dutil (1997) mostraram que o Índice hepatossomático (IHS) varia rapidamente conforme as mudanças na demanda energética e disponibilidade de alimento, e que sua utilização pode servir para avaliação rápida, segura e eficiente nas variações sazonais de reservas energéticas do bacalhau, um Gadiforme assim como os Macrouridae. Sandeman *et al.* (2008) demonstraram que a quantidade de alimento ingerida pelo bacalhau altera o IHS no mês corrente e no seguinte às variações na alimentação, servindo para compreender a habilidade de resposta populacional ao estresse ambiental, à variação na disponibilidade de alimento e competição.

O primeiro estágio de inanição ou depleção pós-desova é a redução dos lipídios e carboidratos do fígado (Shulman and Love 1999). Durante restrição na alimentação e eventos reprodutivos sazonais, ocorre a depleção dos lipídios do fígado do bacalhau, com redução de seu peso relativo (Jangaard *et al.* 1967a,b; Black and Love 1986), sendo que as fêmeas desovantes podem perder até 67% do peso do fígado e 25% do peso corporal após a desova de primavera (Jangaard *et al.* 1967b). Morley *et al.* (2004) também encontraram uma redução no fígado após a desova de um Macrouridae (*Macrourus holotrachys*) nas ilhas Geórgia do Sul.

A acumulação de lipídios depende diretamente da disponibilidade de alimento, sendo particularmente importante para os peixes no período de pós-desova (Shulman and Love 1999). O aumento brusco no IHS com o crescimento (atingindo até 15% do peso corporal em *C. marinii* e 20% em *M. occidentalis*), é um forte indício do início do armazenamento de energia para a reprodução ou para épocas de menor disponibilidade de alimento (Figura 26A). Observando o percentual de peixes com IHS muito elevado (maior que 8%) na Figura 27, vemos que nenhum exemplar juvenil

armazenou grandes quantidades de energia no fígado. Nessa fase a energia é totalmente direcionada ao crescimento e início da maturação sexual, portanto é esperado pouco acúmulo. Conforme crescem, houve maior acúmulo, com 26% dos exemplares do grupo 65-85g armazenando mais de 8% do peso no fígado e 41% dos exemplares do maior grupo de peso. Lembrando que esses exemplares maiores ocorrem em águas mais profundas, isso indica que mesmo nessas águas eles obtêm energia suficiente para um grande armazenamento no fígado. Se certa forma isso nos leva a questionar a idéia central de reduzida disponibilidade de alimento, pelo menos para essas espécies. Mesmo em águas profundas (400-600m), conseguem alimento suficiente para investir energia na reprodução (IGS até 8%) e armazenamento no fígado (IHS até 15-20%). Provavelmente isso deve ser obtido pela combinação de baixo metabolismo (como nas demais espécies da família, citadas anteriormente) e uma facilidade de obtenção de alimento, potencialmente proporcionada pela facilidade em encontrar carcaças.

O aumento no peso relativo do fígado com o crescimento já havia sido descrito para outros Macrouridae ([Stein and Percy 1982](#); [Drazen 2002b,a](#)), assim como valores elevados de IHS. No Macrouridae abissal *Coryphaenoides armatus*, por exemplo, o IHS atingiu valores até 18%, com conteúdo de até 56% de lipídios ([Stein and Percy 1982](#); [Drazen 2002b](#)), enquanto que na região dos Grandes Bancos, o IHS de fêmeas de *Macrourus berlax* variou entre 1,7 a 23,5% (média 7,3%) e dos machos 4,8 a 24,3% (média 11,3%) ([Savvatimsky 1984](#)).

Uma parte da energia utilizada na reprodução pode ser estimada pela quantidade armazenada nas gônadas (ovos e esperma), mas um suplemento é necessário para sua formação, e outro adicional é gasto durante a desova e durante o período de recuperação pós-desova ([Hoar and Randall 1969](#)). O armazenamento nas gônadas pode ser avaliado através do índice gonadossomático (IGS).

As tendências ou padrões sazonais na alimentação e reprodução podem ser observados se as amostras forem representativas da população. Assim, se grande parte das fêmeas desovar simultaneamente, o índice gonadossomático irá aumentar, e logo se seguirá um declínio sazonal no tamanho de gônada e do fígado, que poderão ser percebidos pelo IGS e IHS. Dessa forma, a condição nutricional da população amostrada pode ser avaliada com o índice de repleção (IR), o investimento reprodutivo nas gônadas através do índice gonadossomático (IGS) e o armazenamento ou depleção de lipídios no fígado através do índice hepatossomático (IHS).

Embora não se tenha a série anual completa do IHS, e nem analisado o conteúdo lipídico, as médias mensais do IR, IHS e IGS das fêmeas de *C.marinii* mostram certa tendência. Após um aumento no consumo alimentar houve um grande aumento no peso relativo do fígado, sugerindo um armazenamento de energia nesse órgão. Quando estavam com boas reservas energéticas e alimentação normalizada, houve rápido aumento no IGS e boa parte das fêmeas entrou em desova. Isso se confirmou pela observação microscópica de todas as gônadas (*a reprodução será descrita em um artigo que está sendo redigido*). Com o prosseguimento da desova houve redução das gônadas, e simultânea depleção das reservas lipídicas do fígado.

Os eufausiáceos foram as principais presas que provocaram os grandes aumentos no consumo, sendo *Euphausia similis* a única espécie identificada nos conteúdos. *E.similis* é abundante na região do talude, representando entre 40-60% do zooplâncton capturado entre a primavera e verão (Gorri 1995), época em que ocorre a maior biomassa zooplanctônica no talude (Matsuura *et al.* 1980), e quando os processos de ressurgência (fertilização) associados à vórtices da Corrente do Brasil atingem seu máximo na região (Garcia 1998; Odebrecht and Castello 2001).

A maior abundância de eufausiáceos (e em menor grau dos peixes mesopelágicos) provocou o aumento na alimentação, que possivelmente resultou no melhoramento da condição dos peixes (aumento do IHS), e culminou em um pico de desova. Isso sugere que o ciclo reprodutivo da espécie possa ser fortemente vinculado aos processos oceanográficos que regulam a abundância desses organismos.

Os resultados encontrados sugerem que para *C.marinii*, um dos principais fatores determinantes para a desova seja a disponibilidade de alimento, a ponto de permitir o armazenamento de energia na forma de lipídios no fígado. Entretanto, novas seqüências de dados são necessárias para confirmar esse possível ciclo.

4.9. Grau de Digestão, Periodicidade alimentar

Na grande maioria dos exemplares de *C.marinii*, em cada estômago foram encontrados pequenos crustáceos e poliquetas (que possuem rápidas taxas de digestão) em vários estágios de digestão diferentes, sugerindo uma alimentação contínua ao longo do período estudado (entre as 6h e 18h). A ausência de tendências entre o horário de captura e o grau de digestão das presas reforça a ideia de uma

alimentação contínua. Tanto nos estudos de [Macpherson \(1985\)](#) com *Coelorinchus fasciatus* como nos de [Madurell & Cartes \(2005, 2006\)](#) sobre *Coelorinchus coelorinchus*, que realizaram arrastos ao longo do período de 24h, os autores observaram que a alimentação era constante ao longo do dia. Além disso, verificaram que nas espécies de Macrouridae com dieta mais pelágica havia variações na alimentação ao longo do dia, enquanto que nas de dieta mais bentônica era constante (como *Coelorinchus*).

Conforme o crescimento de *C. marinii* houve um aumento na proporção de presas em digestão completa e redução nas presas recém ingeridas (sem digestão) ([Figura 19](#)). Isso pode ser efeito do deslocamento em direção ao fundo que a espécie realiza, com os maiores exemplares ocorrem em águas mais profundas, ([Apêndice 1. Manuscrito:](#)). Como consequência, os peixes maiores ficam mais tempo à procura de alimento, logo, o espaçamento entre as refeições será maior, refletindo em uma maior frequência de presas com grau de digestão avançada (e também de estômagos vazios). Essa lógica é condizente com a menor abundância de alimento em águas profundas, portanto, é razoável sua generalização para outros predadores que apresentem grande distribuição batimétrica ou padrão “maiores-no-fundo” (*bigger-deeper*). Observando a relação do IR com a batimetria, vemos que ocorreu uma redução do IR em direção às águas profundas, também corroborando essa ideia ([Figura 23](#)).

Em relação ao tipo de presas consumidas ao longo do dia, os resultados sugerem que ocorram mudanças no tipo de presas consumidas ao longo do dia, provavelmente provocadas pelo comportamento dos peixes e/ou por diferenças na disponibilidade de presas. As migrações verticais diárias, realizadas pelos eufausiáceos e grande parte dos camarões (e.g. Carídeos e Aristeídeos) podem ser responsáveis (ao menos em parte) por essas diferenças no consumo. Dessa forma, o horário de captura desses peixes (horário de realização dos arrastos) pode provocar diferenças nas inferências sobre a dieta, potencialmente em relação às presas que realizam movimentos de migração diária. Essas diferenças devem ser levadas em consideração nos estudos de dieta dessas espécies.

4.10. Morfologia Funcional

A morfologia dos peixes tem uma importante função na determinação do tipo e tamanho de presas consumidas e do hábitat de forrageamento, e as variações na morfologia funcional podem levar à mudanças na habilidade de forrageamento e conseqüentemente na exploração diferencial de recursos alimentares (Stergiou & Fourtouni 1991; Karpouzi & Stergiou 2003).

Adaptações Funcionais:

As espécies apresentam distintas adaptações para a alimentação (e.g. tamanho e posição da boca, maxilas protráteis, dentes, etc.) que refletem na dieta realizada. Mcllellan (1976, 1977) estudou a anatomia funcional da cabeça de diversos macrourídeos para observar adaptações para muitas das possíveis fontes de alimentos, em uma tentativa de compreender o papel funcional da fauna bentopelágica nas cadeias alimentares de águas profundas. A autora também observou que *Coelorinchus* apresenta diversas especializações morfológicas para capturar organismos bentônicos e de infauna, enquanto *M.occidentalis* e *M.laevis* estão muito mais adaptados a preda presas maiores e pelágicas. Segundo Mcllellan (1977), a boca pequena e baixa capacidade de natação encontrada em muitas espécies de Macrouridae (e.g. *C.marinii* e *L.ori*) as restringiria à uma dieta mais especializada do que a dieta daqueles com bocas grandes (e.g. *Malacocephalus* spp.) que podem se alimentar tanto de presas pequenas como grandes. Isso não ocorreu com *C.marinii*, embora suas características morfológicas se assemelhem à de um especialista em presas de fundo, sua dieta apresentou um amplo espectro alimentar, incluindo aproximadamente metade de presas natantes (planctônicas e nectônicas) e metade de presas de fundo (bentônicas e infauna). A única “especialização” que ocorreu foi em relação à seleção por presas pequenas, já que o tamanho das presas é limitado pela boca pequena.

Por outro lado, embora *M.occidentalis* tenha grande potencial de preda um amplo espectro de tamanhos e tipos de presas (pelágicas e bentônicas), acabou consumindo mais presas pelágicas e de maior porte, com menor espectro alimentar, reduzindo o consumo de presas menores com o crescimento (e conseqüente aumento no tamanho da boca). Assim, embora possam se alimentar de presas pequenas e grandes, as espécies com bocas maiores “preferiram” presas maiores. Claro que as

adaptações morfológicas facilitam o consumo de determinados tipos de presas, mas existe uma grande influência da abundância das presas no ambiente, a disponibilidade destas ao predador, a seletividade do predador, e o retorno líquido de energia que elas proporcionam. Desta forma, havendo disponibilidade de presas no ambiente, é de se esperar que acabem por consumir presas maiores, como foi ocorreu com *M.occidentalis*.

Tamanho da Boca

Em ecossistemas aquáticos, em geral existe uma relação direta entre o tamanho do predador e da presa (Schmitt & Holbrook 1984; Juanes & Conover 1994; Scharf *et al.* 1998; Webs 2005; Urban 2007; Costa 2009). Com o crescimento dos peixes, ocorre um aumento na amplitude do tamanho das presas que os predadores podem consumir, assim como o tamanho médio das presas consumidas (Clark 1985; McCormick 1998; Bergstad *et al.* 2003; Hildrew *et al.* 2007; Urban 2007; Yasuno *et al.* 2011). Uma transição mais rápida no crescimento da boca implica na possibilidade de predação mais precocemente presas maiores e energeticamente vantajosas, além de ampliar seu espectro de seleção de tipos e tamanhos de presas, permitindo aos predadores aumentar seu nível trófico precocemente (Schmitt & Holbrook 1984; Stergiou & Fourtouni 1991; Stergiou & Karpouzi 2002; Vögler *et al.* 2008; Yasuno *et al.* 2011).

O rápido aumento na área da boca observado nas duas espécies de *Malacocephalus* impulsiona o aumento do espectro de tamanhos e tipos de presas consumidas. Isso auxilia e acelera a mudança ontogenética na dieta destas espécies, sendo uma vantagem na captura de presas maiores natantes, como peixes, lulas e camarões, que representam mais de 80% do peso consumido pela maior classe de peso em *M.occidentalis* e 90% em *M.laevis*. No caso de duas espécies com dietas semelhantes (possivelmente com elevada sobreposição e competição), uma mudança mais precoce no hábito alimentar de uma delas pode aumentar o grau de diferenciação na dieta, reduzindo a sobreposição alimentar e a competição. Stein & Percy (1982) também encontraram diferenças nas regressões entre o tamanho do corpo e da boca de dois macrourídeos com dieta semelhante, sugerindo que o tamanho de boca diferente em cada espécie poderia minimizar a competição por alimento.

Se incluirmos *C.marinii* e *L.ori* na comparação, ambas as espécies de *Malacocephalus* se mostram predadoras muito mais competitivas conforme crescem. O tamanho das presas consumidas por *C.marinii* aumentou muito pouco (e linearmente) durante a ontogenia (**Tabela 9, Figura 1**), e apesar de apresentar uma marcada mudança ontogenética, ao longo de toda a vida consome principalmente presas que não atingem grandes proporções, como gamarídeos, poliquetas, eufausíáceos e pequenos peixes mesopelágicos. Com um relaxamento na pressão seletiva por rápido aumento no tamanho da boca (e principalmente corporal), é possível alocar energias em outros processos, como a reprodução, além de poder propiciar um metabolismo relativamente mais baixo. Isso poderia explicar o baixo IR que *C.marinii* e *L.ori* apresentaram. Da mesma forma poderia ajudar a explicar em parte o extenso período reprodutivo realizado por *C.marinii* e elevada proporção de fêmeas desovantes encontrada (**Figura 27, Apêndice 1**. Manuscrito).

Karpouzi e Stergiou (2003) também calcularam regressões entre o comprimento somático (CT, mm) e área da boca (mm²) em 18 espécies de peixes e encontraram dois grupos de curvas associadas a dois tipos de hábitos alimentares: o grupo de espécies que se alimentava de copépodes, pequenos crustáceos, poliquetas, bivalves e gastrópodes possuía crescimento relativamente mais lento na área da boca. O segundo grupo apresentou um aumento mais rápido na área da boca e era formado por espécies que se alimentavam principalmente de peixes, cefalópodes e decápodes. Comparando essas curvas (Karpouzi e Stergiou 2003, Fig. 1) com o presente trabalho, nota-se uma grande semelhança do primeiro grupo (predadores de pequenas presas) com *C.marinii* e *L.ori*, e do segundo grupo (predadores ativos) com *M.occidentalis* e *M.laevis*. Em um trabalho anterior, Stergiou e Karpouzi (2002) mostraram que as espécies do grupo dos predadores apresentavam mudanças no nível trófico já nos estágios iniciais de vida, em oposição às espécies do grupo que se alimentava de presas menores, cuja mudança ontogenética na alimentação e nível trófico é tardia ou não é tão marcada.

Considerando que vivem em um ambiente com fontes de alimento relativamente escassas, e que eles possuem pouco potencial para cortar presas grandes em pedaços, pode ser um diferencial ter uma boca maior para ingerir presas grandes inteiras de alto conteúdo energético. Por predação sobre presas maiores (e alcançar maior porte), e provavelmente mais na coluna de água, *M.laevis* diminui a competição com *M.occidentalis*, tanto na separação parcial de hábitat como na seleção de presas.

Comportamento Alimentar

Em trabalhos pioneiros, a ideia que se tinha sobre muitos peixes demersais e batipelágicos, incluindo os macrourídeos, é que adotavam um comportamento de espera (*sit and wait*), aguardando com reduzido metabolismo (basal), aproveitando seus órgãos sensoriais extremamente desenvolvidos para sentir o odor da carcaça e chegar rapidamente. Essa ideia foi sendo extinta por diversos trabalhos utilizando câmeras fotográficas com iscas (*baited traps*) (Smith *et al.* 1992; Smith & Kaufmann 1993; Priede *et al.* 1994a,b; Priede & Merrett 1996, 1998; Witte 1999; Stoner 2004b; Jamieson *et al.* 2006, 2011; Kemp *et al.* 2008; Martinez *et al.* 2011), filmagens subaquáticas e rádio-transmissores colocados em iscas (Henriques *et al.*; Priede *et al.* 1990, 1991, 1994b; Collins *et al.* 1998; Premke *et al.* 2003), que evidenciam que são espécies bem ativas. Mesmo em locais com densidades reduzidas, esses peixes chegam logo após a exposição das iscas, ficam pouco tempo no local, dispersando logo após acabar o alimento. Ficam quase que continuamente em movimento, nadando ou parcialmente à deriva sobre o fundo quando as correntes são mais fortes (Collins *et al.* 1998; Lorange & Trenkel 2006). A natação é do tipo anguiliforme (Collins *et al.* 1999b) a sub-carangiforme (Alves 2003), sempre nadam e se aproximam das iscas vindos de contracorrente (Priede & Smith 1986; Priede *et al.* 1990; Raymond & Widder 2007; Pakhorukov 2008; Parin *et al.* 2010). São nadadores ativos, encontrados quase sempre em movimento, embora sua velocidade de natação seja lenta, variando entre 5-13 cm/s (Armstrong *et al.* 1992; Smith *et al.* 1997), até 20-26cm/s (Priede *et al.* 1994b, 2003; Ruxton & Houston 2004). Diversos vídeos na internet e fotografias em publicações mostram macrourídeos parcialmente à deriva em corrente fortes, e mantendo a cabeça direcionada contra a corrente.

Os Macrouridae vivem em associação com os sedimentos do fundo, nadando pouco acima deste, quase sempre encontrados com a cabeça apontando para baixo (Marshall & Bourne, 1964). Como mencionado por (Marshall 1965), “*since the jaws of benthopelagic macrourines open under the snout, such posture must make it easier for them to pick food from the bottom. Even more important, perhaps, fishes that tend to swim head downward are ready to apply a projecting well-armed snout to turn over the surface of ooze*”. O fato interessante é que *C. marinii* tem focinho longo, coberto com escamas “armadas” com espínulas, que podem proteger a pele enquanto chafurda o fundo e captura pequenos organismos bentônicos. Mclellan (1976, 1977) e Macpherson (1979) também chegou à essa conclusão ao analisar a morfologia

funcional do aparato alimentar de algumas espécies de Macrouridae de focinho longo, como *Coelorinchus coelorhincus* e *C.carminatus*. Entretanto, mesmo em dezenas de trabalhos com utilização de filmagens e fotografias, ainda foram encontradas menções a esse comportamento em Macrouridae, nem tampouco nas dezenas de vídeos disponibilizados na *internet* (e.g páginas de projetos, instituições de pesquisa).

O comportamento de natação lenta e parcialmente à deriva em correntes fortes, otimiza a utilização e conservação de energia dos Macrouridae enquanto se deslocam. Ao mesmo tempo em que nadam em direção de certa forma transversal às correntes (Priede *et al.* 1991), fazem uso destas para procurar plumas de dispersão de odores na busca de carcaças.

Deslocamento e Migração Vertical: Diversos trabalhos relatam a ocorrência de carcaças de organismos pelágicos na dieta de organismos que vivem em águas profundas, onde se pode descartar a hipótese de captura na coluna de água (Haedrich & Henderson 1974; Percy & Ambler 1974; Smith *et al.* 1997; Jones *et al.* 1998; Bjelland *et al.* 2000; Janssen *et al.* 2000; Bergstad *et al.* 2003; King *et al.* 2006, 2008; Yeh & Drazen 2009). No presente estudo, foram encontrados vários itens alimentares que podem ter sido consumidos tanto na coluna de água quanto nas proximidades do fundo durante a migração vertical das presas. Seria plausível que estes predadores ajustassem sua flutuabilidade, com auxílio da bexiga natatória, para realizar um deslocamento esporádico, ou ainda que efetuassem migração vertical diária para predação de espécies mesopelágicas. Ambas as espécies de *Malacocephalus* possuem maior porte e musculatura mais robusta que *C.marinii* e *L.ori*, proporcionando uma maior mobilidade e agilidade, e portanto, um maior potencial de captura de espécies pelágicas de maior porte.

No Brasil não existem publicações sobre as observações *in situ* com ROVS, nem foram realizados experimentos com sondas com iscas (*baited traps* ou *baited landers*) ou com câmeras (*time-lapse cameras*). A inexistência de tais registros no Brasil, ou em quaisquer outras regiões com as espécies aqui estudadas, não permite saber se estas espécies realizam deslocamento vertical.

Os arrastos de meia-água realizados em águas profundas na região Sul do Brasil, com captura de Macrouridae, foram efetuados a uma distância muito pequena do fundo (<50m) ((Madureira 2002) dados utilizados parcialmente) e, portanto não são informativos de deslocamentos verticais. Por outro lado, os lances realizados com rede de meia-água em profundidades a mais de 50m do fundo não capturaram

macrourídeos (Madureira 2002). A ausência de *C.marinii* e *M.occidentalis* em arrastos de meia-água distantes a mais de 20m do fundo (n=3) não exclui a possibilidade de que estas espécies realizem deslocamentos verticais, mas reforça a necessidade de tais estudos.

Adaptações na Alimentação e Vida no Oceano Profundo

Considerando o tipo de morfologia da boca, dentes, e até a frequência das presas bentônicas e de infauna na alimentação, parece muito pouco provável que *C.marinii* seja um predador de coluna de água, principalmente de pequenos peixes mesopelágicos como *Maurolicus stehmanni*, *Bregmaceros*, os Myctophidae e peixes demersais como *Synagrops spinosus*. Parece muito mais razoável que os exemplares de *C.marinii* tenham consumido as presas como carcaças de organismos mortos que afundaram, ou parcialmente consumidos por outros predadores, ou ainda danificados ou mortos pela pesca.

Em áreas de reduzidas densidades de organismos, existem inúmeros registros em fotos e vídeos da rápida aparição de diversas espécies de macrourídeos em iscas colocadas no fundo oceânico, comprovando que estas espécies estão extremamente adaptadas para encontrar rapidamente e aproveitar esse tipo de recurso (Hessler & Sanders 1967; Dayton & Hessler 1972; Priede *et al.* 1994a; Priede & Merrett 1996, 1998; Smith *et al.* 1997; Collins *et al.* 1998, 1999a,b; Witte 1999; Bailey & Priede 2002; Yau *et al.* 2002; Henriques *et al.* 2002; Kemp *et al.* 2006; Bailey *et al.* 2007a; King *et al.* 2007; Barry & Drazen 2007; Jamieson *et al.* 2011; Martinez *et al.* 2011). Esses estudos indicam que essa fonte de energia, na forma de carcaças que afundam rapidamente e de forma esparsa no oceano, sustenta animais ativos como os Macrouridae, sendo importante complemento alimentar em espécies de talude, e consistindo a única fonte de energia de algumas espécies abissais.

Examinando a dieta de *M.occidentalis* à luz de sua anatomia funcional alimentar (boca e dentes grandes, maior porte, musculatura e bexiga bem desenvolvidas) sem duvida percebemos que possui um maior potencial para predação ativamente a maioria dos peixes e cefalópodes encontrados. No entanto, comparando com *C.marinii*, que tem a boca pequena e inferior, protrátil e desprovida de dentes, não se pode facilmente imaginar que seja um predador ativo de organismos nectônicos ágeis como muitos peixes e lulas.

Se ambas as espécies predassem ativamente esses pequenos peixes, certamente elas aumentariam sua capacidade de captura ativa conforme crescem, e como ocupam o mesmo hábitat, os pequenos peixes mesopelágicos estariam disponíveis para ambas. Assim, a quantidade capturada deveria aumentar ou pelo menos se manter. Observando a **Figura 10** e **Figura 11**, vemos que isso é verdadeiro para *M.occidentalis*, mas não para *C.marinii*. Há um grande aumento no %O, %N e %P de peixes em *M.occidentalis*, e desconsiderando os juvenis (<25g) de *C.marinii*, que ainda têm boca muito pequena para ingerir peixes ($\text{Øb}\approx 8\text{mm}$), o %N e %O se mantêm constantes e há uma redução de 50% no %P.

Em *C.marinii*, essa redução no consumo de peixes em peso, e a constância no número e frequência podem ser explicadas se os peixes não forem capturados ativamente, mas forem consumidos como carcaças. A chance de encontrar uma carcaça não depende (muito) do tamanho do predador, e sim da disponibilidade, da velocidade das correntes, e da casualidade no encontro dessas carcaças. Nesse caso a chance de encontro seria independente do tamanho do predador, e explicaria a constância no consumo em número e frequência. Da mesma forma, a redução do consumo em peso de peixes na dieta dos maiores *C.marinii* pode ser explicada pela relação do peso da presa com o peso do predador. Os peixes consumidos por *C.marinii* tinham invariavelmente 40-60mm CT, e portanto, se não há variação no peso da presa, quanto maior for o predador, menor sua importância relativa em peso. A mesma redução no %P e constância no %N e %O ocorreu no consumo de lulas, reforçando a hipótese de que os organismos nectônicos sejam consumidos como carcaças por *C.marinii*.

Com cerca de 210mm CT (ou PT=22g,) um *C.marinii* já poderia engolir um *M.stehmanni* de CT=50mm Se considerarmos somente a largura de boca como sendo limitante,. Observando a dieta, o menor *C.marinii* que ingeriu um *M.stehmanni* foi um exemplar de CT=210mm, e o menor *C.marinii* que consumiu um peixe “mensurável” foi um exemplar de CT=242mm (PT=41g, $\text{Øb}\pm 13\text{mm}$) que consumiu um *M.stehmanni* com CT=40mm (altura corpo $\approx 8\text{mm}$). O máximo CT de um *Maurolicus stehmanni* é de 60mm, bem menor que o tamanho máximo que um *C.marinii* de tamanho adulto pode engolir, já que *C.marinii* com CT=300mm e 100g têm $\text{Øb}=17\text{mm}$ (**Figura 23**) e *M.stehmanni* com CT 55mm tem altura de corpo $\approx 10\text{mm}$. *Uma limitação ao tamanho de presa também pode se dar ao tamanho do esôfago, mas esta averiguação está além do objetivo desse estudo.*

Conforme o crescimento de *M.occidentalis*, o consumo de lulas aumentou em frequência e número, mas não em peso, sugerindo que parte dos cefalópodes também seja proveniente de carcaças. Como um erro inerente ao método de análise de conteúdos, esse efeito pode ser um reflexo da rápida digestão dos cefalópodes ou da acumulação de bicos no estômago.

4.11. Composições de Comprimentos da Pesca Comercial vs Cruzeiros de Pesquisa: Evidência dos Descartes

Simultaneamente às coletas de macrourídeos nos desembarques da pesca comercial, foram realizadas entrevistas mensais com os mestres dos navios, e registradas as informações sobre a viagem e capturas. Nessas entrevistas, os mestres informaram que toda a fauna de macrourídeos é retida a bordo e desembarcada. Entretanto, ao compararmos a composição de comprimentos dos desembarques da pesca comercial com a dos cruzeiros de pesquisa, temos fortes razões para duvidar disso. A composição de comprimentos de *C.marinii* é praticamente idêntica em ambas as capturas (comercial vs de pesquisa), mas em *M.occidentalis*, que atinge maior porte, toda uma grande classe modal está ausente: praticamente todos os exemplares acima de 340 até 520 mm.

Como os equipamentos de pesca são praticamente idênticos, e as áreas e intervalos de profundidades são os mesmos, e é pouco plausível uma redução na captura de exemplares maiores pela pesca comercial, ou o desaparecimento de toda uma classe modal, fica evidente que **há seleção dos exemplares maiores “sem valor comercial” e descarte a bordo**. Os maiores exemplares são mais visíveis e facilmente recolhidos, ocupando mais espaço nos porões do que os menores, portanto, o espaço liberado com os peixes “sem valor” pode ser preenchido com outros de “alto valor”, e assim, o trabalho de uma separação prévia da captura é financeiramente compensado. Por outro lado, *C.marinii* tem menor porte, dificultando sua separação do restante da captura, além de ocupar pouco espaço no porão, e neste caso, o esforço de separação e descarte após o arrasto provavelmente não é compensado. Somente 6 exemplares de *M.laervis* (que também atinge maior porte) foram encontrados nos descartes, e possivelmente foram descartados a bordo.

Nos cruzeiros de pesquisa a família Macrouridae constituiu grande parte das capturas em número e peso sobre o talude continental entre 300 e 600 m de profundidade. Provavelmente essas espécies também constituem uma grande fração

das capturas pela frota comercial, e possivelmente são descartadas em alto-mar. É de extrema importância o estudo da composição das capturas e descartes das pescarias que ocorrem na quebra de plataforma e talude. Isso enfatiza a importância do monitoramento efetivo da pesca em todas as suas modalidades e nas diferentes regiões, permitindo ter acesso aos dados de capturas, desembarques, composições de comprimento, descartes, capturas incidentais, etc., possibilitando a avaliação e a implementação de medidas de manejo e ordenação pesqueira.

Além dos Macrouridae, diversas outras espécies de peixes, incluindo muitas raias e elasmobrânquios foram coletados na fração rejeitada desses desembarques, além de crustáceos, equinodermos e corais de águas frias. Essa fração “sem valor” foi utilizada para a produção de farinha de pescado, mas somente quando o “equipamento” para produção estava em operação. Muitas vezes esse rejeito era descarregado diretamente na margem da Lagoa dos Patos, logo abaixo do cais de descarga. Entre outros problemas, essa prática ainda causa eutrofização, poluição e contaminação local, e portanto deveria ser fiscalizada pelos órgãos competentes.

Essa pesca ocorre sobre o talude continental, um ambiente ainda pouco conhecido, que apresenta uma grande diversidade ainda não totalmente estudada, com muitas espécies ainda a serem descritas. Esse material é precioso para estudos de taxonomia e biologia das espécies, tendo enorme potencial para subsidiar o conhecimento da ecologia do ecossistema de águas profundas do Sul do Brasil. É uma lástima que as espécies não aproveitadas comercialmente sejam jogadas à margem da Lagoa dos Patos ou utilizadas para produção de farinha de pescado.

4.12. Os Macrouridae na Cadeia Alimentar do Ambiente Profundo

Macrourídeos como Presas

Até o momento existem poucos registros de macrourídeos como presas no Brasil, sendo registrados em cinco espécies demersais: o tubarão *Hexanchus griseus* (*C.marinii*, 1 presa em 2 predadores) (Soto 2001), cherne-poveiro *Polyprion americanus* (*L.ori* 1/250; *M.occidentalis* 1/250) (Peres & Haimovici 2003), o peixe-sapo *Lophius gastrophysus* (*C.marinii*, 1/39) (Muto *et al.* 2005), o sarrão *Helicolenus lahillei* (Muto *et al.* 2005) (Macrouridae 1/41) e o calamar-argentino *Ilex argentinus*, cujas

larvas predaram larvas de Macrouridae (Santos 1992). Juvenis de *M.occidentalis* (CT 247-274mm) também foram encontrados na dieta do albatroz-de-nariz-amarelo *Thalassarche chlororhynchos* mortos durante operações de pesca com espinhéis pelágicos (Colabuono & Vooren 2006). Entretanto, provavelmente as aves consumiram peixes provenientes de descartes da pesca de arrasto ou do próprio espinhel, assim como devem ter feito com outras espécies demersais encontradas nos conteúdos (e.g. *Urophycis mystacea*, *Porichthys porosissimus*, *Umbrina canosai*, *Micropogonias furnieri*, *Prionotus punctatus*).

Todos os estudos mostram uma proporção muito baixa de Macrouridae na dieta, na maioria apenas um espécime encontrado em cada estudo. No entanto, o alto índice de infestação por nematóides anisakídeos em *C.marinii* sugere que eles também sejam predados por mamíferos marinhos (ver: 4.12. Parasitas).

Origens e Disponibilidade do Alimento no Oceano Profundo

No fundo oceânico, a maioria dos organismos depende da matéria orgânica derivada da produção primária superficial (Gage & Tyler 1991). Conforme a profundidade aumenta, o aporte de matéria orgânica diminui bruscamente como reflexo da proporção da produção primária que chega ao oceano profundo (Lampitt & Antia 1997). Da mesma forma, a biomassa de organismos zooplanctônicos e bentônicos apresenta uma redução quase que exponencial com o aumento de profundidade (Wishner 1980; Angel & Baker 1982; Weikert 1982; Rowe 1983; Billett *et al.* 1983; Lampitt *et al.* 1986, 2001; Lampitt & Antia 1997; Vinogradov 1997; Johnson *et al.* 2007; Wei *et al.* 2010). A biomassa zooplanctônica a 1000m de profundidade, por exemplo, é equivalente a cerca de 1% da superfície, e em 5000 é cerca de 0,1% (Wishner 1980).

Embora a biomassa sofra uma drástica redução com a profundidade dentro da coluna de água, ela volta a aumentar próximo ao fundo oceânico, na chamada “camada bentônica profunda” (*deep-sea benthic boundary layer*, BBL). A BBL é a região da coluna de água logo acima do solo marinho, uma zona estruturalmente complexa entre organismos e processos bentônicos e pelágicos, e que biologicamente inclui tanto a fauna profunda “comum”, como organismos demersais (bentopelágicos) muito especializados, encontrados somente próximos ao fundo (Wishner & Gowing 1987). É dentro dessa camada que vivem quase todos os Macrouridae (Marshall

1965; Merrett & Marshall 1981; Gage & Tyler 1992; Merrett & Haedrich 1997; Tyler 2003).

Ao contrário do que se pensava, o oceano profundo não é homogeneamente estável em relação ao aporte de nutrientes. Diversos trabalhos acumulam evidências de que o aporte de matéria orgânica no oceano profundo pode acompanhar os pulsos de aumento de produtividade nas camadas superficiais (Smith *et al.* 2009). *Blooms* planctônicos epipelágicos, por exemplo, são rapidamente sedimentados através da coluna de água para o fundo oceânico profundo (Billett *et al.* 1983; Gooday & Lamshead 1989; Fischer *et al.* 1996), com rápida resposta da fauna local (Drazen *et al.* 1998; Gage *et al.* 2000; Smith *et al.* 2009). Dentro da camada bentônica profunda, o carbono orgânico pode ser reciclado muitas vezes entre os organismos da BBL.

As principais fontes de energia disponíveis para os consumidores no ecossistema de oceano profundo são: **1)** os próprios organismos que habitam essa área; **2)** carbono orgânico dissolvido; **3)** a neve marinha (*chuva* passiva de detritos - agregados de partículas que pode ser de diversas composições e origens, $\varnothing > 0,5\text{mm}$) que algumas vezes atinge o fundo oceânico; **4)** o afundamento de plâncton, *pellets* fecais, mudas, etc; **5)** afundamento de grandes porções de alimento (e.g. carcaças de animais, restos de plantas); **6)** a migração vertical de organismos mesopelágicos (pela sedimentação de *pellets* fecais e pela predação direta); **7)** a produção local quimiossintética; **8)** os descartes e os organismos mortos ou danificados na pesca;

Para os macrouridae da região estudada, as principais fontes de alimento são: **1)** os organismos locais; **2)** o afundamento de plâncton de maior tamanho (e.g. eufausiáceos); **3)** o afundamento de carcaças; **4)** a migração vertical de mesopelágicos (predação direta); **5)** organismos disponibilizados pela pesca.

Predação de presas locais (autóctones): Os organismos locais encontrados na alimentação dos macrourídeos foram principalmente de origem bentônica (e.g. isópodes, misidáceos, caranguejos, gamarídeos) e de infauna (e.g. poliquetas, foraminíferos). Quase todos atuam como comedores de depósitos (ingerindo sedimento, foraminíferos, diatomáceas, matéria orgânica particulada) e, portanto, suas biomassas são vinculadas à produção primária das camadas superficiais. A biomassa desses pequenos organismos é muito grande: na região Sudeste-Sul, entre 100-1000m foi estimada em $45\text{t}/\text{km}^2$ por Gasalla *et al.* (2007), utilizando dados de Amaral & Rossi-Wongtschowski (2004). Esses organismos sustentam um grande número de espécies bentônicas e demersais de importância comercial na região.

Predação de presas mesopelágicas: A migração vertical diária de animais pelágicos entre as camadas superficiais e inferiores dos oceanos é o maior movimento coordenado de biomassa na Terra. Esse comportamento é a principal via de carbono que atinge o interior dos oceanos, já que esses organismos comem na superfície e lançam resíduos nas profundezas (Tarling & Johnson 2001; Radchenko 2007). Esses organismos foram predados por diversos macrourídeos, principalmente em áreas de talude, possivelmente durante a descida na migração vertical. As biomassas dos peixes mesopelágicos planctófagos (principalmente *Diaphus* spp.) e *Maurolicus stehmannii* foram estimadas em 9t/km² por Gasalla *et al.* (2007). Esses organismos são a base da alimentação para importantes espécies comerciais na região, alimentando desde tubarões pelágicos e atuns, até espécies demersais como a merluza, o peixe galo-de-profundidade, o sarrão, o calamar-argentino, entre outros Gasalla *et al.* (2007).

Organismos disponibilizados pela pesca: O descarte de organismos de baixo ou sem valor comercial é um problema antigo da maioria das atividades pesqueiras, sendo que a pesca de arrasto é a que produz os maiores volumes (Cook 2001; Gislason 2001; Harrington *et al.* 2005; Kelleher 2005) e também provoca os maiores impactos na comunidade bentônica e demersal (Dayton *et al.* 1998; Watling & Norse 1998b,a; Norse & Watling 1999; Turner *et al.* 1999; Collie *et al.* 2000; Gordon 2001; Roberts 2002; Gianni 2004; Labropoulou & Papaconstantinou 2005; De Juan *et al.* 2011). Durante as operações de arrasto, diversos organismos (e.g. cefalópodes, peixes, crustáceos, corais) que habitam o ambiente marinho são mortos ou danificados, sem serem capturados. Além disso, após cada operação de pesca, a captura é selecionada a bordo e uma grande parte é descartada sem vida em alto-mar, por não ter valor comercial. Esses organismos acabam sendo disponibilizados para os predadores demersais e outros organismos de fundo como uma consequência pesca.

Alguns estudos já registraram a presença de descartes de pesca e restos de processamento a bordo na dieta de peixes demersais (carniceiros) de águas profundas (Ramsay *et al.* 1997; Yamamura 1997; Laptikhovsky & Fetisov 1999; Groenewold & Fonds 2000; Bozzano & Sarda 2002). Nas Ilhas Malvinas/Falklands, vísceras de *Illex argentinus*, provenientes do processamento a bordo pela pesca comercial, representaram 50-100% da dieta de 40% (n=205) dos exemplares do

Macrouridae *Macrourus holotrachys* (Laptikhovsky & Fetisov 1999). Groenewold & Fonds (2000) estimaram que no Mar do Norte, em um único arrasto de *beam-trawl*, entre 6-13% da produção anual secundária de macrobentos por unidade de área, são repentinamente disponibilizados para organismos carniceiros e detritívoros, devido ao descarte e danos causados aos organismos bentônicos.

No Brasil existem dois trabalhos não publicados (monografias de conclusão de curso) quantificando os descartes nas pescarias de águas profundas, ambos evidenciando grandes capturas em número de Macrouridae. Embora as identificações sejam muitas vezes parciais (e.g. *Macrourus* sp.1, Macrouridae indet.1, *Hymenocephalus* sp.1 *Ventrifossa* sp.1, *Caelorinchus* sp.1), em alguns casos incluem as espécies *C.marinii*, *M.occidentalis* e *M.laevis*. A partir de dados do GEP-Univali e Programa de Observadores de Bordo, em três viagens de pesca direcionadas a camarões de profundidade, de duração entre 2 e 3 meses, foram estimadas mortalidades de aproximadamente 70.000, 110.000 e 140.000 exemplares, apenas das principais espécies de Macrouridae (Pereira 2009). As elevadas mortalidades nessa pescaria mostram que centenas de milhares de macrourídeos e de outras espécies sem valor comercial são descartadas em alto-mar em cada viagem na pesca direcionada a camarões de profundidade no Sudeste-Sul do Brasil (Pereira 2009, 2011).

A partir das estruturas de comprimentos dos macrourídeos desembarcados na pesca comercial do presente estudo (Item 3.15, Figura 38), Há fortes indícios de que todos os exemplares de maior porte (CT>350 mm) de *M.occidentalis* são descartados em alto-mar, sendo disponibilizados ao ecossistema na forma de carcaças.

No presente estudo, diversos organismos marinhos encontrados na dieta dos macrourídeos que foram considerados como carcaça (estomatópodes, cefalópodes, peixes bentopelágicos) não são aproveitados comercialmente, podendo muito bem ter sido parte dos descartes destas pescarias. Entretanto, diversas outras presas que não foram consideradas carcaças no estudo, também podem ter sido disponibilizadas pela pesca.

Afundamento de carcaças de mesozooplâncton: Em condições de grande fluxo de partículas grandes para o fundo oceânico, como durante picos sazonais de zooplâncton, o afundamento de organismos inteiros mortos e de mudas de crustáceos constitui o principal componente do fluxo (Gage 2003). A deposição desses organismos pode ocorrer em grande volume no fundo oceânico, e as velocidades de

afundamento podem chegar a centenas de metros/dia (Gage 2003). No Oceano Atlântico Sul, por exemplo, uma enorme quantidade de eufausiáceos foi registrada na dieta de várias espécies de invertebrados bentônicos de grandes profundidades, inclusive equinodermos abissais, compondo 100% do conteúdo alimentar da maioria dos exemplares analisados (Sokolova 1994, 1997; Sokolova *et al.* 1996).

Afundamento de carcaças de organismos nectônicos: Fragmentos de carcaças de animais nectônicos também são importantes na nutrição de organismos estritamente carniceiros e de carniceiros oportunistas (Smith 1985; Klages *et al.* 2001; Kemp *et al.* 2006) e esses fragmentos são previsíveis ao longo de longas rotas de organismos migradores (Tyler 1988). Vários estudos demonstram a presença de carcaças de organismos na alimentação dos Macrouridae (Haedrich & Henderson 1974; Percy & Ambler 1974; Stein 1985; Martin & Christiansen 1997; Christiansen & Martin 2000; Drazen *et al.* 2001, 2008b; Moranta *et al.* 2004; Stowasser *et al.* 2009). Esses estudos indicam que essa fonte de energia, na forma de carcaças que afundam rapidamente e de forma esparsa no oceano, sustenta animais ativos como os Macrouridae, como importante complemento alimentar em espécies de talude e sendo a única fonte de energia de algumas espécies abissais (Ruxton & Houston 2004; Ruxton & Bailey 2005)

As primeiras estimativas quantitativas da importância do consumo de carcaças para os Macrouridae indicaram cerca de 20% do consumo em peso dos maiores exemplares de *Coryphaenoides acrolepis*, ocorrendo em 20% dos peixes examinados por Drazen *et al.* (2001). Já em *Coryphaenoides armatus*, chegou a representar 69% do peso de alimento nos grandes exemplares (Drazen *et al.* 2008b).

No presente estudo, as carcaças ocorreram em 9,4% dos maiores exemplares de *M.occidentalis* e 17,5% nos *C.marinii*, representando em média, 16% do peso dos conteúdos de *M.occidentalis* (máximo 82%), 8,9% em *C.marinii* (máximo 63%) e um máximo de 78% em *M.laevis* (n=1). Em relação ao peso do predador, as carcaças representaram até 9,2% do peso corporal de *M.laevis*, 6,3% em *M.occidentalis* e apenas 1% em *C.marinii* (devido ao grande número de bicos e cristalinos com baixo peso de músculos). Como diversas outras presas podem ter sido consumidas como carcaças, essas estimativas devem ser consideradas como valores mínimos.

Importância das Carcaças para Organismos Demersais/ Bentônicos (megafauna)

Um pressuposto central que tem sido confirmado é que, em ambientes de oceano profundo, espécies generalistas oportunistas são favorecidas devido à diminuição da disponibilidade de alimentos, e que este padrão deve tornar-se mais aparente com o aumento da profundidade (Randall e Farrell 1997). Por outro lado, Gartner *et al.* (1997) sugerem que para a maioria das espécies de oceano profundo, as carcaças provavelmente são um bônus alimentar, rapidamente explorados por diversos tipos de organismos, incluindo os peixes. *Embora raros trabalhos tenham quantificado a importância das carcaças na dieta dos macrourídeos, sendo que para algumas espécies abissais, elas são a principal fonte de energia* (Drazen *et al.* 2001, 2008b).

A hipótese de Gartner *et al.* (1997), de que as carcaças são um bônus alimentar, pode em parte ser válida para *C.marinii* e *M.occidentalis*, pois parece que grande parte da dieta é originada da predação de organismos de fundo e natantes, sendo complementada com carcaças, principalmente pelos maiores exemplares. Entretanto, parece que os maiores exemplares de *M.occidentalis* e *M.laevis* são muito mais dependentes de carcaças, o que precisa ser verificado em futuros estudos. Resta também descobrir se *C.marinii* preda os organismos maiores e mais ativos encontrados na dieta (peixes, lulas e camarões) ou se eles são consumidos como carcaças, permitindo assim quantificar a real importância dessas carcaças na dieta desses consumidores e as entradas de energia no ecossistema de águas profundas.

Inconsistência na biomassa da megafauna em relação à macrofauna:

A baixa abundância e disponibilidade da macrofauna em águas profundas não explica a abundância relativamente elevada de espécies demersais e bentopelágicas encontrada em vários levantamentos realizados em diferentes partes do mundo. Como sugerido por Mclellan (1976), possivelmente as pequenas presas bentônicas disponíveis não são suficientes para prover toda a energia suficiente para estes peixes e demais organismos ativos de médio porte (megafauna).

Ao estudar a fauna bentônica de águas profundas, Haedrich & Rowe (1977) realizaram a primeira estimativa de biomassas de meiofauna, macrofauna e megafauna e tiveram uma surpresa: As biomassas de megafauna eram muito semelhantes às da macrofauna. Isso contrariava o senso comum de que as

biomassas de organismos grandes deveriam ser menores que as de meiofauna e macrofauna (Grassle *et al.* 1975) e deveriam seguir as relações tróficas concebidas e o princípio Eltoniano (Elton 1927). Eles levantam uma hipótese sobre as origens de energia para o fundo marinho, sugerindo que as carcaças de animais mortos poderiam ser uma fonte de energia mais importante do que se imaginava. Christiansen e Thiel (1992) também encontraram divergências similares comparando biomassas de peixes e bentos da bacia da Islândia. Eles estimaram uma biomassa de peixes cerca de duas vezes maior que da macrofauna, concluindo que os organismos de “megabentos” sozinhos não poderiam sustentar a população de peixes demersais na área. Na mesma região, Martin & Christiansen (1997) chegaram à conclusão que a produção primária total não poderia suportar a biomassa estimada de peixes demersais, mesmo incluindo estratos rasos. Outro trabalho levantou essa questão em 2006, ao analisar os padrões globais de distribuição de biomassa no fundo oceânico, observando que novamente as biomassas de macrofauna e megafauna eram similares em algumas regiões (e.g. Atlântico noroeste) (Rex *et al.* 2006). Os valores não eram separados por uma ordem de magnitude como esperado em uma pirâmide trófica, e as linhas de regressão se cruzavam em certo ponto, invertendo as posições relativas na hierarquia de biomassas. Trinta e três anos depois do artigo de Haedrich & Rowe (1977), essa questão é trazida à tona, incluindo a participação dos autores do primeiro artigo, em um projeto de grande porte para modelar e prever padrões globais de distribuição de biomassas no fundo oceânico de bactérias, meiofauna, macrofauna e megafauna de todos os oceanos. O estudo foi realizado a partir de uma gigantesca base de dados compilados de pesquisas, incluindo dados de produtividade primária, exportação de matéria orgânica particulada integradas à coluna de água, relevo marinho, propriedades da água marinha, entre outros (Wei *et al.* 2010). Os modelos mostraram uma elevada correlação entre os valores preditos e observados de biomassas de bactérias, meiofauna e macrofauna. Entretanto, os modelos de previsão não explicaram bem as biomassas observadas de megafauna, sugerindo existir alguma outra fonte de energia ou elo importante ainda não avaliado e inserido nos modelos.

Os resultados desses estudos mostram diferentes áreas no mundo com inconsistências nas relações entre biomassas de megafauna/ macrofauna, todos apontando para alguma(s) importante(s) fonte(s) de energia ainda não considerada(s).

Observa-se uma grande “coincidência” nas áreas de: **1)** elevadas biomassas de Macrouridae apresentadas no **Apêndice 1** (Manuscrito) (**Figure 5, Figure 14**); **2)** elevadas proporções de Macrouridae no total de teleósteos demersais e bentônicos

([Apêndice 1, Figure 15](#)); **3**) maiores biomassas de organismos mesopelágicos e demersais que possuem grande biomassa na região, longevidade muito curta, e que foram identificadas entre as presas dos Macrouridae, (e.g. mapas de densidades de *Maurolicus*, *Diaphus*, *Illex*, etc., em [Madureira & Rossi-Wongtschowski \(2005\)](#) e maior explicação no tópico posterior; **4**) áreas de maior incidência/tendência de formação de vórtices anticiclônicos, propostas por [Bakun \(2006\)](#), (explicadas em maior detalhe no [Apêndice 1](#)), cujos efeitos sobre o transporte, acumulação e mortalidade de organismos são discutidos em inúmeros artigos (e.g. [Owen 1981](#); [Lobel and Robinson 1986](#); [Olson et al. 1994](#); [Bakun 1996, 2006](#); [Mann and Lazier 2006](#); [Godø et al. 2012](#)).

Todas essas “coincidências” apontam uma provável relação destes processos de mesoescala para a disponibilização de alimento e favorecimento dos peixes carniceiros (e.g. Macrouridae), e assim, um possível rumo de estudos para explicar a origem de energia e as inconsistências encontradas na relação de biomassa megafauna/macrofauna. Sugere-se que estudos futuros sejam realizados tentando verificar e relacionar a ocorrência desses processos de mesoescala com as biomassas de potenciais presas de vida-curta nas águas superficiais e locais de elevada biomassa de organismos carniceiros.

Origens das Carcaças:

Pelas características dos macrourídeos estudados, de potencial limitado e natação lenta, é pouco provável que sejam predadores ativos de grandes lulas musculares (*Illex argentinus*, *Lycoteuthis lorigera*, Ommastrephidae) e peixes ágeis (e.g. *Benthodesmus elongatus*, *Synagrops spinosus*), de grande poder natatório e de fuga. A predação de presas ativas e velozes exige uma grande *agilidade* e velocidade de natação, suficiente para superar a presa e capturá-la, façanha difícil de imaginar sendo realizado por um macrourídeo, ainda mais se tratando de uma presa de tamanho muitas vezes maior. Por outro lado, utilizar a natação lenta com baixo gasto energético enquanto procura organismos e fareja carcaças com olfato apurado, parece uma estratégia alternativa para os macrourídeos demersais. Entretanto, para isso pode ser necessário permanecer longos períodos sem alimento, nadando grandes distâncias até encontrar alguma carcaça ou outra presa, como sugerido por [Isaacs e Schwartzlose \(1975\)](#).

Muitos organismos pelágicos e demersais encontrados na dieta dessas espécies de fundo possuem uma enorme biomassa na região (*Eufausia*, *Maurolicus*,

Illex), apresentando mortalidades naturais elevadas e ciclo de vida curto, de menos de um ano. A biomassa desses organismos é, portanto, rapidamente renovada. Isso significa que os organismos que não forem predados em vida, irão perecer e afundar, se tornando disponíveis para os organismos no fundo oceânico. Sendo assim, a importância das carcaças na dieta pode ser bem maior que a encontrada no presente estudo.

A presa mais abundante na dieta destas espécies foi o eufausiáceo *Euphausia similis*, cuja longevidade no Japão foi estimada em cerca de 220 dias (Hirota *et al.* 1990). Os eufausiáceos foram consumidos pelos macrourídeos principalmente nos meses de março (final de verão) e agosto a outubro (inverno- início primavera) na área ao Sul de 32°S, área onde ocorrem ressurgências de talude durante o inverno-primavera provocada por vórtices ciclônicos da ACAS, Corrente do Brasil e ramo costeiro da Corrente das Malvinas (Garcia 1998). Na área ao norte de 32°S o consumo foi maior nos meses de abril-maio (outono) na latitude 27°S e 28°S, região onde ocorrem ressurgências costeiras provocadas por fortes ventos de NE na primavera e verão.

Já o peixe mesopelágico *Maurolicus stehmanii*, que teve importante participação em peso, possui longevidade entre 0,5 a um ano (Bellucco *et al.* 2004), e sua biomassa estimada varia entre 450-500 mil toneladas entre inverno e verão, a mais de um milhão de toneladas no outono (Madureira & Rossi-Wongtschowski 2005).

Os cefalópodes predados também possuem ciclo de vida curto, morrendo logo após a desova. O calamar-argentino *Illex argentinus* foi principal cefalópode consumido, vive menos de um ano, desovando na plataforma e talude da região entre o inverno e primavera (Haimovici *et al.* 1998; Schwarz & Perez 2010; Bainy & Haimovici 2012), morrendo pouco após a desova. A espécie possui uma grande variação interanual na biomassa devido às características do seu ciclo de vida, fortemente dependentes de condições oceanográficas favoráveis. Os exemplares de *Illex argentinus* considerados como carcaça ocorreram em agosto-setembro (maiores, média 303% do peso do predador) e março-abril (menores, média 150% peso do predador) de 2001 e 2002. Nesses anos, a espécie apresentou uma grande biomassa nessa região, estimada em 9.000t no inverno-primavera e 28 mil t no verão outono, a maioria entre 300-600m de profundidade (Haimovici *et al.* 2009).

Juvenis do polvo pelágico *Argonauta* sp. ocorreram nos conteúdos de *C. marinii*, 83% deles no inverno-primavera, época de maior pico na produtividade na região (Odebrecht & Castello 2001), quando ocorrem as ressurgências no talude. A

ocorrência de larvas e juvenis na região entre 28-29°S é também associada à ressurgências, presença de picnoclina e alta concentração de clorofila- α (Vidal et al, 2011).

Se por um lado feições oceanográficas como meandros e vórtices podem provocar ressurgências e aumento na produtividade local (Brandini 1988; Campos et al. 1999, 2000; Gaeta et al. 1999; Brandini et al. 2000; Silveira et al. 2004; Gaeta & Brandini 2006) e agregação de biomassa nas zonas frontais (Lima & Castello 1994; Franco et al. 2005, 2006; Lopes et al. 2006a; Castello 2007), por outro também podem transportar grandes quantidades de organismos planctônicos e mesopelágicos para áreas não propícias ao seu desenvolvimento, quer seja pelas condições ambientais inadequadas ou pela escassez de alimentos, provocando grandes mortalidades de organismos (Franks 1992b; Bakun & Csirke 1998; Bakun 2006; Mann & Lazier 2006).

As presas mencionadas possuem grande biomassa na região e apresentam rápidos pulsos em relação aos processos oceanográficos de aumento na produtividade. Enquanto uma parte dos organismos é predada na coluna de água, outra decai para o fundo oceânico. Esses pulsos de aumento na biomassa podem ser disponibilizados ao ecossistema de fundo: **1)** forma mais lenta e menos enriquecida (afundamento de matéria orgânica particulada, *pellets*, mudas) e com grande perda energética por passar por vários níveis tróficos; ou **2)** por uma via rápida, sem perda de energia, e de alto conteúdo energético (afundamento de carcaças de peixes, cefalópodes, eufausiáceos, mamíferos, etc) (Figura 36). No último caso, organismos carniceiros, com sistemas sensoriais bem adaptados à procura de alimento têm grande vantagem sobre os demais, permitindo tirar rápido proveito de qualquer aumento na produtividade ou disponibilidade.

As estimativas de consumo de carcaças neste trabalho são consideradas como valores mínimos, sendo extremamente subestimadas (isso certamente aplica-se também a outros estudos). Dois erros que certamente levam à subestimar esses valores são: **1) o consumo de presas grandes** (e.g. pedaços de peixes maiores, cefalópodes, mamíferos, etc) é quase sempre observado em estudos de alimentação como pedaços de músculos, não sendo possível identificar sua origem. Neste estudo, a categoria “material digerido”, compõe entre 30 a 50% do consumo em peso de *C.marinii* e *M.occidentalis*. **2) Consumo de presas pequenas e autóctones:** em estudos de dieta são considerados como presas normais, não podendo ser inferido como foi predado (carcaça/vivo). Analisando a morfologia alimentar de *C.marinii*, o baixo potencial de captura de espécies mesopelágicas, e o tamanho de suas presas,

sugere-se que grande parte foi consumida como carcaça, o que poderia aumentar para 30-40% o consumo em peso de carcaças.

Essas evidências mostram que parte da energia da zona epipelágica e mesopelágica passa para zonas bentônicas mais profundas através do afundamento de organismos mesopelágicos mortos, como peixes e cefalópodes, representando significativa porção da energia consumida por peixes demersais.

Dessa forma, uma porção considerável da energia utilizada pelo “ecossistema de fundo oceânico” deve ser proveniente de carcaças de organismos pelágicos e mesopelágicos de pequeno a médio porte, extremamente abundantes, elevada biomassa, e curto ciclo de vida, sendo disponibilizados diretamente ao sistema bentônico sem passar pela cadeia trófica alimentar.

Essa fonte de alimento independe do fluxo de detritos das camadas superiores, e por outro lado conecta os organismos bentônicos e demersais (Macrourídeos carniceiros) às flutuações nas abundâncias de organismos epi- e mesopelágicos e às influências diretas (morte dos predadores) e indiretas (carcaças) da pesca. É provável que a importância desta fonte de energia para o ecossistema de fundo seja maior em locais onde a biomassa destes organismos também o seja, possivelmente crescendo em direção à quebra de plataforma e também relacionada aos processos que podem aumentar a mortalidade, como zonas frontais, meandros e vórtices, especialmente os anticiclônicos.

A avaliação da origem do alimento dos organismos tem implicações importantes no estudo da teia alimentar do talude. A grande parte dos organismos de oceano profundo depende direta ou indiretamente do aporte de matéria orgânica, principalmente na forma de detritos, que está vinculado à produtividade das camadas superficiais. Através do consumo de carcaças com alto conteúdo energético, parte da energia das zonas epi e mesopelágica passa rapidamente (por via direta) para a teia alimentar profunda (300-600m), criando uma via alternativa. Dessa forma, a dinâmica populacional dessas espécies demersais e bentônicas se torna diretamente vinculada às oscilações na abundância desses organismos pelágicos, e às condições oceanográficas, às mudanças climáticas e também às oscilações no esforço de pesca.

Alternativas de estudos:

Uma possível abordagem para tentar responder rapidamente essa questão de origem e quantificação de energia para os organismos do fundo oceânico, seria com a utilização de marcadores bioquímicos nesses organismos. A utilização de biomarcadores (ácidos graxos e isótopos estáveis) combinada com a tradicional análise de conteúdos estomacais tem fornecido outras visões da teia alimentar profunda (e.g. Drazen *et al.* 2008b,a; Stowasser *et al.* 2009), elucidando especializações tróficas ou fluxos de energia não previstos ou alcançados com métodos tradicionais (Syväranta *et al.* 2012). Em dois trabalhos que utilizaram análise de conteúdos alimentares e isótopos estáveis em dezenas de espécies em águas profundas (um no Atlântico Noroeste, outro no Pacífico Norte), surgiram resultados intrigantes: embora as análises de conteúdos alimentares apontassem que os peixes demersais (e.g. Macrourídeos) eram os predadores de topo da cadeia trófica, os níveis tróficos calculados (definidos pela razão isotópica $\delta^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$) eram menores do que o de alguns invertebrados, como asteróides, esponjas, camarões e poliquetas (Iken *et al.* 2001; Drazen *et al.* 2008b). A explicação dada pelos autores do trabalho mais recente foi o consumo de carcaças. Os resultados do balanço isotópico de massas mostraram que, embora as carcaças consumidas fossem de organismos nectônicos e tivessem elevado nível trófico, sua assinatura isotópica era diferente das outras presas dos Macrouridae, possuindo valores menores de $\delta^{15}\text{N}$ do que as presas bentônicas de nível trófico semelhante. Assim, os Macrouridae apresentavam uma mistura de presas bentônicas enriquecidas e pelágicas empobrecidas.

Outra proposta de experimento que pode trazer interessantes resultados a curto e longo-prazo é utilização de “sondas” de queda-livre (*free-fall autonomous baited camera landers*). São muito utilizadas em diversas partes do mundo para realizar diferentes tipos de experimentos no fundo oceânico, como observação *in situ* de comportamentos, estimativas de densidades, deposição sazonal e fluxo de detritos, armadilhas de sedimento e carbono orgânico, etc. Algumas têm fabricação relativamente simples e de baixo custo, são facilmente adaptadas para diversos tipos de experimentos acoplando diferentes equipamentos, e podem ser lançadas rapidamente durante cruzeiros multiespecíficos, possuindo um grande potencial para pesquisa e produção científica (Laver *et al.* 1985; Armstrong *et al.* 1992; Smith *et al.* 1992, 1997, 2001; Priede *et al.* 1994a; Priede & Merrett 1996; Beaulieu & Smith 1998;

Collins *et al.* 1998; Bailey *et al.* 2002, 2006, 2007a; Gillibrand *et al.* 2006; King *et al.* 2007; Fujii *et al.* 2010; Drazen & Yeh 2012).

4.13. Parasitas

A composição da fauna de parasitas, assim como as taxas de infecção, em geral são um reflexo das diferenças na dieta dos peixes (Campbell *et al.* 1980). No presente estudo a frequência de infecção por cistos e parasitas foi maior em *C.marinii* (62,4%), que inclui muitos organismos bentônicos na dieta do que em *M.occidentalis* (51,1%), que consome poucos organismos bentônicos. Em *C.marinii*, a frequência de ocorrência de parasitas livres (35,8%) e de cistos (49%) foi maior o que em *M.occidentalis* (14,4% e 41,1%, respectivamente).

Esses resultados são semelhantes aos encontrados no estudo de Houston & Haedrich (1986) em um relacionando a dieta e incidência parasitária em 14 espécies de peixes de águas profundas do Oceano Atlântico Norte: em espécies de alimentação predominantemente bentônica a incidência de parasitas foi de 53,1%, enquanto que nas de dieta predominantemente pelágica foi de 28,9%. Da mesma forma, peixes de dieta bentônica tiveram maior diversidade de táxons e número médio de parasitas (2,4 táxons e 4,3 parasitas/peixe) do que peixes de dieta pelágica (1 táxon e 1,9 parasitas/peixe) (Houston & Haedrich 1986). Esses autores associaram as maiores taxas de infecção em peixes de dieta bentônica ao argumento de que parasitas de peixes demersais se “transferem” horizontalmente através dos animais, dentro e associados com a comunidade (Campbell *et al.* 1980) (Mauchline & Gordon 1984b) e não verticalmente através da coluna de água (Collard, 1970).

Entretanto, como muitas vezes os hospedeiros finais dos parasitas Nematóides Anisakídeos são mamíferos marinhos e os intermediários (transmissores) são peixes (Klimpel *et al.* 2004, 2010; Palm *et al.* 2007), o elevado índice de infestação por Nematóides em *C.marinii* sugere que também são predados por mamíferos marinhos. Larvas de Anisakídeos são encontradas comumente em organismos pelágicos como Copepoda e Euphausiacea, sendo transferidas pela cadeia trófica para peixes mesopelágicos migradores como Sternoptychidae (e.g. *Maurolicus*) e Myctophyidae (Klimpel *et al.* 2010). Todos esses organismos fazem parte da dieta de *C.marinii* e

M.occidentalis, mas curiosamente, a segunda espécie não apresentou altas taxas de infecção por Nematódeos.

4.14. Sedimento/Diatomáceas

A presença de sedimento na dieta de *C.marinii* foi altamente associada à de poliquetas e gamarídeos. Uma das hipóteses é de que os peixes ingerem “incidentalmente” o sedimento, diatomáceas e foraminíferos quando estão se alimentando de poliquetas, gamarídeos e outros organismos bentônicos que estão sobre o sedimento ou enterrados nele. Outra hipótese é que a presença do sedimento é devido à digestão de presas que tenham se alimentado de sedimento com matéria orgânica (e.g. consumidores de depósitos, como poliquetas).

As diatomáceas foram encontradas em geral junto com algum sedimento, em grande frequência nas amostras de setembro de 2007. Em condições de maior produtividade, o fitodetrito abundante proveniente da produção primária superficial se acumula sobre o fundo oceânico em forma de agregados em águas profundas e em zonas abissais (Billett *et al.* 1983; Beaulieu & Smith 1998; Wilde *et al.* 1998; Bett *et al.* 2001). Alguns experimentos evidenciam que peixes carniceiros (incluindo macrourídeos) também consomem plantas e fitodetrito se estiverem disponíveis (Jeffreys *et al.* 2010, 2011). Assim, não pode ser excluída a possibilidade destes peixes terem consumido as diatomáceas na forma de agregados de fitodetrito no fundo oceânico, provenientes de momentos de maior produtividade.

5. Conclusões

Dieta geral: A dieta de *Coelorrinchus marinii* foi muito diversificada e composta por partes equivalentes de pequenos organismos de fundo (infauna e epifauna) e de coluna de água (planctônicos e nectônicos). Constituiu-se principalmente de Polychaeta, Euphausiidae, Gammaridea, peixes mesopelágicos, camarões, Copepoda, Cephalopoda, caranguejos (principalmente *Munidas*) e também de carcaças de organismos nectônicos mortos. A dieta de *Malacocephalus occidentalis* foi menos diversa e composta principalmente por espécies mais pelágicas, e incluiu camarões, caranguejos (principalmente *Munidas*) e peixes mesopelágicos, seguido de Euphausiidae e Cephalopoda, além de carcaças e Mysidae. Embora com poucos dados, as dietas das outras duas espécies sugerem estratégias distintas: de maior porte, *Malacocephalus laevis* consumiu basicamente presas mesopelágicas relativamente grandes (macronécton), como peixes e lulas mesopelágicas e camarões, incluindo carcaças. De menor tamanho, *Lucigadus ori* apresentou uma seleção por Amphipoda (Gammaridea), embora outros pequenos crustáceos bentônicos e planctônicos tenham sido frequentes, mas com baixa contribuição em peso e número.

Comparativamente, *C. marinii* consumiu presas bem menores que *M. occidentalis*. O peso médio das presas consumidas por *C. marinii* foi cerca de 10 vezes menor que o de *M. occidentalis*, mesmo comparando classes de peso semelhantes. O conteúdo alimentar (IR) médio de *M. occidentalis* foi de 2,0% do peso somático, o dobro dos valores encontrados em *C. marinii*. Em conjunto com a morfologia funcional alimentar, esse resultado sugere que *M. occidentalis* tenha um metabolismo mais elevado e conseqüentemente maiores necessidades energéticas.

Embora não tenhamos amostragem ao longo de 24h, durante o período amostrado (6-18h) *C. marinii* e *M. occidentalis* não apresentaram diferenças no consumo (IR) nem no grau de digestão das presas, sugerindo uma alimentação contínua nesse período. Entretanto ocorreram diferenças nos tipos de presas consumidas ao longo do período estudado, sugerindo mudanças no comportamento dos peixes e/ou diferenças na disponibilidade de presas. Dessa forma, o horário de realização dos arrastos pode provocar diferenças nas inferências sobre a dieta, potencialmente em relação às presas que realizam movimentos de migração diária.

Essas diferenças devem ser levadas em consideração nos estudos de dieta dessas espécies.

Estratégia alimentar: *C.marinii* se mostrou uma espécie extremamente generalista, consumindo (infauna, epifauna, plâncton, nécton e carcaças) e oportunista (aproveitando presas em manchas ou agregações), enquanto que *M.occidentalis* teve uma seleção por presas de coluna d'água de maior conteúdo energético, incluindo também carcaças de organismos pelágicos e mesopelágicos na dieta, além dos caranguejos *Munida* spp. Os poucos dados de exemplares maiores de *M. laevis* apontam para um macronectívoro (camarões, lulas e peixes) e *L. ori* um generalista em menor grau, com alguma seleção por Amphipoda (Gammaridea), mas que precisam ser confirmados com mais dados. *M.occidentalis* e *C.marinii* parecem ter seus nichos gradualmente substituídos respectivamente por *M.laevis* e *L.ori* em águas mais profundas (+550m).

Ontogenia: No consumo em peso percentual, em *C.marinii* houve uma redução de organismos bentônicos e de infauna, com aumento de presas de coluna de água e carcaças. Nos exemplares pequenos, os poliquetas, eufausiáceos, gamarídeos, e em menor grau os copépodes, foram importantes. Nos grupos intermediários de peso houve redução de poliquetas, gamarídeos e copépodes, com aumento de eufausiáceos, peixes mesopelágicos, isópodes e camarões. Nos maiores exemplares ocorreu uma redução no percentual em peso das demais presas causada pelo grande aumento de camarões, além da inclusão de carcaças na dieta. Observando as frequências de ocorrência, não houve qualquer redução evidente nas categorias de presas ao longo do crescimento de *C.marinii*. Ontogeneticamente, *C.marinii* se manteve um generalista com amplo espectro alimentar, variando sua alimentação conforme a disponibilidade sazonal de presas.

Nos menores exemplares de *M.occidentalis* foram importantes os camarões, eufausiáceos e caranguejos no consumo em peso percentual, além de elevada importância em número de misidáceos. Nos grupos intermediários houve uma grande redução nos misidáceos e eufausiáceos, com aumento na importância de caranguejos e cefalópodes. Nos maiores exemplares houve redução de caranguejos e eufausiáceos pelo aumento de peixes, cefalópodes e carcaças. Durante a ontogenia de *M.occidentalis* ocorreu uma marcada redução na frequência de ocorrência de presas pequenas, como misidáceos, gamarídeos, foraminíferos e eufausiáceos.

Ontogeneticamente, *M.occidentalis* mostrou uma gradual redução de presas de menor tamanho (e.g. misidáceos, gamarídeos, foraminíferos e eufausiáceos) e aumento de presas maiores (e.g. peixes, cefalópodes, camarões, carcaças), indicando mudanças na estratégia alimentar, guilda trófica, e consequentemente no nível trófico.

A diversidade de itens alimentares aumentou com o crescimento em ambas as espécies. Por outro lado, *M.occidentalis* apresentou uma redução no espectro alimentar (categorias de presas) com o crescimento, causada pelo interrompimento do consumo de presas pequenas. O espectro alimentar aumentou em *C.marinii*, ocorrendo apenas a inclusão de presas maiores na dieta, sem redução no consumo de presas de pequeno tamanho.

Durante a ontogenia, ambas as espécies apresentaram dois momentos de maior mudança na dieta: a primeira ocorreu aproximadamente ao tamanho de maturação, sendo atribuída às mudanças na anatomia funcional, na mudança de hábitat (para águas um pouco mais profundas) e alterações nas necessidades energéticas provocadas pelo início da maturação. A segunda mudança ocorreu mais no final do crescimento, sendo provocada pela migração em direção ao fundo, em *M.occidentalis* também foi causada pelo grande incremento no potencial de captura de presas maiores e ativas. Com o crescimento, o peso médio das presas consumidas aumentou linearmente em *C.marinii* e exponencialmente em *M.occidentalis*.

Sobreposição alimentar: *Coelorinchus marinii* e *Malacocephalus occidentalis* apresentaram uma marcada mudança ontogenética na alimentação nos extremos de peso, indicando uma redução na competição **intraespecífica** e sugerindo um melhor aproveitamento e repartição de recursos. Os grupos intermediários de peso da mesma espécie apresentaram elevada sobreposição na dieta, sugerindo uma elevada competição **intraespecífica** por recursos.

Em geral houve pouca sobreposição alimentar **interespecífica**, quando a dieta foi semelhante, houve uma separação espacial. Exceção ocorreu entre os adultos grandes de *M.occidentalis* e *M.laevis*, que ocorreram na mesma área e batimetria, apresentando uma significativa sobreposição na dieta, com potencial competição. As mudanças ontogenéticas na dieta permitiram modificar e reduzir a sobreposição alimentar intra e interespecífica entre a maioria dos grupos tróficos.

Sazonalidade: Embora exista uma idéia geral de que o ambiente em águas profundas é pouco variável, a alimentação de *C.marinii* e *M.occidentalis* apresentou

significativas variações sazonais. As principais variações sazonais na dieta foram causadas por diferenças no consumo de eufausiáceos, camarões e peixes mesopelágicos, que por sua vez estão intimamente relacionados às variações nas condições oceanográficas. Essas variações sazonais alteraram a composição da dieta e os padrões de sobreposição alimentar intra e interespecíficas, e conseqüentemente, a repartição por recursos.

Morfologia funcional: As espécies apresentaram diferentes tamanhos e taxas de aumento no tamanho (área) da boca com o crescimento. Essas diferenças aceleram a mudança ontogenética na dieta, auxiliam a reduzir a sobreposição alimentar, a competição e proporcionam uma melhor partição de recursos. O rápido aumento na área da boca observado nas duas espécies de *Malacocephalus* permite predação mais precocemente presas maiores e energéticas, além de aumentar o espectro de tamanhos e tipos de presas consumidas, sendo uma vantagem na captura de presas maiores natantes, como peixes, lulas e camarões pelágicos. As espécies observadas apresentaram adaptações distintas para a alimentação (tamanho e posição da boca, maxilas protráteis, dentes, etc.), que refletiram na dieta realizada. *Malacocephalus* spp. são mais adaptados à captura e predação de espécies de maior porte, provavelmente na coluna de água, possuindo musculatura bem desenvolvida, boca terminal e dentes caniniformes grandes. *C. marinii* apresentou corpo menor, boca muito pequena, protrátil e inferior, adaptada ao consumo de presas sobre o fundo.

Origem do alimento: Uma porção considerável da alimentação destas espécies (e possivelmente de outras simpátricas) se deve ao consumo de carcaças de organismos pelágicos (*Diodontidae*, *Argonauta*), mesopelágicos (*Lulas*, *Benthodesmus*) e até insetos, sem passar pela teia trófica bentônica. O consumo de carcaças aumentou em águas mais profundas e com o tamanho do predador, em geral 6-20% em peso, sendo considerados valores conservadores, podendo representar mais da metade do consumo em peso. *C. marinii* apresentou um baixo consumo de carcaças e uma elevada proporção de peixes mesopelágicos e cefalópodes, entretanto, a análise da morfologia funcional e tamanho das presas capturadas leva a acreditar que a maior parte destes dois grupos de presas foi consumida como carcaça.

O trabalho evidencia que parte da energia da zona epipelágica e mesopelágica passa para zonas bentônicas mais profundas (300-600m) através do afundamento de organismos mesopelágicos mortos, como peixes e cefalópodes, e que representa uma porção significativa na dieta. O consumo de carcaças indicou a importância desta fonte de alimento para este grupo de predadores e possivelmente da teia alimentar de águas profundas de forma geral, possibilitando a manutenção de uma biomassa relativamente grande desses organismos em algumas áreas. Essa fonte de alimento independe do fluxo de detritos das camadas superiores, e por outro lado conecta esses predadores às flutuações nas abundâncias de organismos epi e mesopelágicos e aos processos que aumentam a mortalidade (e.g. zonas frontais de mesoescala).

Descartes: A pesca comercial captura uma grande fração de peixes da família Macrouridae. A comparação da estrutura de comprimentos entre cruzeiros de prospecção com os desembarques comerciais evidenciou que ocorreu o descarte de exemplares maiores de Macrourídeos em alto-mar.

Inconsistências nas biomassas da megafauna: As evidências encontradas nesse estudo apontam para fortes relações dos processos de mesoescala (principalmente vórtices anticiclônicos) provocando aumento na disponibilidade de alimento na forma de carcaças. Essa fonte de energia cria um atalho na trama trófica e favorece o aumento de biomassa de organismos carniceiros (e.g. Macrouridae), e pode ser responsável pelas inconsistências nas biomassas de megafauna. Sugere-se que estudos futuros sejam realizados tentando verificar e relacionar a ocorrência desses processos com as biomassas de potenciais presas de vida-curta nas águas superficiais e locais de elevada biomassa de organismos carniceiros.

6. Referências

- Acha E.M., Mianzán H.W., Guerrero R.A., Favero M. and Bava J. (2004) Marine fronts at the continental shelves of austral South America: Physical and ecological processes. *Journal of Marine Systems* **44**, 83 – 105.
- Almeida E.M. (2001) Estrutura da População, Crescimento e Reprodução de *Maurolicus stehmanii* Parin & Kobylansky, 1993 (Teleostei: Sternoptychidae) na Zona Econômica Exclusiva do Sul e Sudeste do Brasil. *MSc Dissertation* **1993**, 130.
- Alves D.M. (2003) Behaviour and patterns of habitat utilisation by deep-sea fish: analysis of observations recorded by the submersible Nautilus in “98” in the Bay of Biscay, NE Atlantic Department of Aquatic Bioscience Norwegian College of Fishery Science University of. 71.
- Amaral A.C.Z., Lana P. da C., Fernandes F. da C. and Coimbra J.C. (2004) Caracterização do ambiente e da macrofauna bentônica. In: *Biodiversidade Bentônica da Região Sudeste-Sul do Brasil – Plataforma Externa e Talude Superior*, Vol. 1. (eds A.C.Z. Amaral and C.L.D.B. Rossi-Wongtschowski). Instituto Oceanográfico, USP, São Paulo, pp. 11–46.
- Amaral A.C.Z. and Rossi-Wongtschowski C.L.D.B. eds (2004) *Biodiversidade Bentônica da Região Sudeste-Sul do Brasil – Plataforma Externa e Talude Superior*. Instituto Oceanográfico, USP, São Paulo.
- Amundsen P., Bøhn T., Popova O.A., Staldvik F.J., Reshetnikov Y.S., Kashulin N.A. and Lukin A.A. (2003) Ontogenetic niche shifts and resource partitioning in a subarctic piscivore fish guild. *Hydrobiologia* **497**, 109–119.
- Anderson M.E. (2005) Food habits of some deep-sea fish off South Africa’s west coast and Agulhas Bank. 1. The grenadiers (Teleostei: Macrouridae). *African Journal of Marine Science* **27**, 409–425.
- Anderson M.J. (2001a) A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral Ecology* **26**, 32–46.
- Anderson M.J. (2001b) Permutation tests for univariate or multivariate analysis of variance and regression. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **58**, 626–639.
- Anderson M.J. (2011) Workshop on Experimental Design and Analysis of Multivariate Data using PRIMER and PERMANOVA+. Lecture Notes. 16–18.
- Anderson M.J. and Braak C.T. (2003) Permutation tests for multi-factorial analysis of variance. *Journal of Statistical Computation and Simulation* **73**, 85–113.
- Anderson M.J., Gorley R.N. and Clarke K.R. (2008) *PERMANOVA+ for PRIMER: Guide to Software and Statistical Methods*. PRIMER-E, Plymouth, UK.

- Angel M.V. and Baker A.C. (1982) Vertical distribution of the standing crop of plankton and micronekton at three stations in the northeast Atlantic. *Biol. Oceanogr.*, 1–30.
- Armstrong J.D., Bagley P.M. and Priede I.G. (1992) Photographic and acoustic tracking observations of the behaviour of the grenadier *Coryphaenoides (Nematonurus) armatus*, the eel *Synaphobranchus bathybius*, and other abyssal demersal fish in the North Atlantic Ocean. *Marine Biology* **112**, 535–544.
- Bacheler N.M., Neal J.W. and Noble R.L. (2004) Diet overlap between native bigmouth sleepers (*Gobiomorus dormitor*) and introduced predatory fishes in a Puerto Rico reservoir. *Ecology of Freshwater Fish* **13**, 111–118.
- Bailey D.M., Collins M.A., Gordon J.D.M., Zuur A.F. and Priede I.G. (2009) Long-term changes in deep-water fish populations in the northeast Atlantic: a deeper reaching effect of fisheries? *Proceedings. Biological sciences / The Royal Society* **276**, 1965–9.
- Bailey D.M., Jamieson A.J., Bagley P.M., Collins M.A. and Priede I.G. (2002) Measurement of in situ oxygen consumption of deep-sea fish using an autonomous lander vehicle. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers* **49**, 1519–1529.
- Bailey D.M., King N.J. and Priede I.G. (2007a) Cameras and carcasses: historical and current methods for using artificial food falls to study deep-water animals. *Marine Ecology Progress Series* **350**, 179–191.
- Bailey D.M. and Priede I.G. (2002) Predicting fish behaviour in response to abyssal food falls. *Marine Biology* **141**, 831–840.
- Bailey D.M., Ruhl H.A. and Smith K.L. (2006) Long-term change in benthopelagic fish abundance in the abyssal northeast Pacific Ocean. *Ecology* **87**, 549–555.
- Bailey D.M., Wagner H., Jamieson A.J., Ross M.F. and Priede I.G. (2007b) A taste of the deep-sea: The roles of gustatory and tactile searching behaviour in the grenadier fish *Coryphaenoides armatus*. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers* **54**, 99–108.
- Bainy M.C.R.S. and Haimovici M. (2012) Seasonality in Growth and Hatching of the Argentine Short-Finned Squid *Illex argentinus* (Cephalopoda: Ommastrephidae) Inferred from Aging on Statoliths in Southern Brazil. *Journal of Shellfish Research* **31**, 135–143.
- Baker K.D., Devine J.A. and Haedrich R.L. (2009) Deep-sea fishes in Canada's Atlantic: population declines and predicted recovery times. *Environmental Biology of Fishes* **85**, 79–88.
- Bakun A. (2006) Fronts and eddies as key structures in the habitat of marine fish larvae: opportunity, adaptive response and competitive advantage. *Scientia Marina* **70**, 105–122.

- Bakun A. (1996) *Patterns in the ocean. Ocean processes and marine population dynamics*. California Sea Grant College System, La Jolla, California.
- Bakun A. and Csirke J. (1998) Chapter 6 Environmental processes and recruitment variability. In: *Squid recruitment dynamics. The genus Illex as a model. The commercial Illex species. Influences on variability*. (eds P.G. Rodhouse, E.G. Dawe and R.K. O'Dor). FAO, Rome, pp. 105–124.
- Barry J.P. and Drazen J.C. (2007) Response of deep-sea scavengers to ocean acidification and the odor from a dead grenadier. *Marine Ecology Progress Series* **350**, 193–207.
- Beaulieu S.E. and Smith K.L. (1998) Phytodetritus entering the benthic boundary layer and aggregated on the sea floor in the abyssal NE Pacific: macro- and microscopic composition. *Marine Biology Research* **45**, 781–815.
- Belgrano A., Scharler U.M., Dunne J. and Ulanowicz R.E. eds (2005) *Aquatic Food Webs An Ecosystem Approach*. Oxford University Press, Oxford.
- Bellucco A., Hara A., Almeida E.M. and Rossi-Wongtschowski C.L.D.B. (2004) Growth parameters estimates of *Maurolicus stehmanii* Parin & Kobylansky 1996 (Teleostei, Sternoptichydae) from south and southeastern Brazilian waters. *Brazilian Journal of Oceanography* **52**, 195–205.
- Bergstad O.A., Menezes G.M. and Høines Å.S. (2008) Demersal fish on a mid-ocean ridge: Distribution patterns and structuring factors. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography* **55**, 185–202.
- Bergstad O.A., Wik Å.D. and Hildre Ø. (2003) Predator-Prey Relationships and Food Sources of the Skagerrak Deep-Water Fish Assemblage. *Journal of Northwest Atlantic Fishery Science* **31**, 165–180.
- Bernardes R.Á., Figueiredo J.L. de, Rodrigues A.R., Fischer L.G., Vooren C.M., Haimovici M. and Rossi-Wongtschowski C.L.D.B. (2005) *Peixes da Zona Econômica Exclusiva da Região Sudeste do Brasil. Levantamento com armadilhas, pargueiras e redes de arrasto de fundo*. Edusp, São Paulo.
- Bett B.J., Malzone M.G., Narayanaswamy B.E. and Wigham B.D. (2001) Temporal variability in phytodetritus and megabenthic activity at the seabed in the deep Northeast Atlantic. *Progress in Oceanography* **50**, 349–368.
- Billett D.S.M., Lampitt R.S., Rice A.L. and Mantoura R.F.C. (1983) Seasonal sedimentation of phytoplankton to the deep-sea benthos. *Nature* **302**, 520–522.
- Bjelland O., Bergstad O.A., Skjæraasen J.E. and Meland K. (2000) Trophic ecology of deep-water fishes associated with the continental slope of the eastern Norwegian Sea. *Sarsia* **85**, 101–117.
- Blaber S.J.M. and Bulman C.M. (1987) Diets of fishes of the upper continental slope of eastern Tasmania: content , calorific values , dietary overlap and trophic relationships. *Marine Biology* **96**, 345–356.

- Black D. and Love R.M. (1986) The sequential mobilisation and restoration of energy reserves in tissues of Atlantic cod during starvation and refeeding. *Journal of Comparative Physiology B* **156**, 469–479.
- Boltovskoy D. (1999) *South Atlantic Zooplankton*. Backhuys Publishers, Leiden.
- Bozzano A. and Sarda F. (2002) Fishery discard consumption rate and scavenging activity in the northwestern Mediterranean Sea. *ICES Journal of Marine Science* **59**, 15–28.
- Brandini F.P. (1988) Hydrography, phytoplankton biomass and photosynthesis in shelf and oceanic waters off southeastern Brazil during autumn (May/June, 1983). *Boletim do Instituto Oceanográfico* **36**, 63–72.
- Brandini F.P., Boltovskoy D., Piola A.R., Kocmur S., Ro K., Abreu P.C. and Lopes R.M. (2000) Multiannual trends in fronts and distribution of nutrients and chlorophyll in the southwestern Atlantic (30–62°S). *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers* **47**, 1015–1033.
- Busby M.S. (2005) An unusual macrourid larva (Gadiformes) from San Juan Island, Washington, USA. *Ichthyological Research* **52**, 86–89.
- Campbell R.A., Haedrich R.L. and Munroe T.A. (1980) Parasitism and Ecological Relationships Among Deep-Sea Benthic Fishes. *Marine Biology* **57**, 301–313.
- Campos E.J.D., Piola A.R. and Miller J.L. (1999) Water mass distribution on the shelf and shelf-break upwelling in the Southeast Brazilian Bight. In: *Proceedings of The 10th Symposium on Global Change Studies 10-15 January 1999*, Vol. 298. American Meteorological Society, Dallas, TX, pp. 446–449.
- Campos E.J.D., Velhote D. and da Silveira I.C.A. (2000) Shelf break upwelling driven by Brazil Current Cyclonic Meanders. *Geophysical Research Letters* **27**, 751–754.
- Carrassón M., Matallanas J. and Casadevall M. (1997) Feeding strategies of deep-water morids on the western Mediterranean slope. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers* **44**, 1685–1699.
- Carrassón M., Stefanescu C. and Cartes J.E. (1992) Diets and bathymetric distributions of two bathyal sharks of the Catalan deep sea (western Mediterranean). *Marine Ecology Progress Series* **82**, 21–30.
- Castello J.P. (2007) Síntese sobre a Anchoíta (*Engraulis anchoita*) no Sul do Brasil. In: *A prospecção pesqueira e abundância de estoques marinhos no Brasil nas décadas de 1960 a 1990: Levantamento de dados e Avaliação Crítica*. MMA/SMCQA, Brasília, pp. 197–217.
- Christiansen B. and Martin B. (2000) Observations on deep-sea benthopelagic nekton at two stations in the northern Arabian Sea: links to organic matter supply? *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography* **47**, 3027–3038.

- Christiansen B. and Thiel H. (1992) Deep-Sea Epibenthic Megafauna of The Northeast Atlantic: Abundance And Biomass At Three Mid-Oceanic Locations Estimated From Photographic Transects. *NATO Science Series* **360**, 125–138.
- Clark M.R. (1985) Feeding relationships of seven fish species from the Campbell Plateau, New Zealand. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research* **19**, 365–374.
- Clarke K.R. (1993) Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure. *Australian Journal of Ecology* **18**, 117–143.
- Clarke K.R. and Gorley R.N. (2006) *Primer v6: User Manual / Tutorial*. PRIMER-E, Plymouth, UK.
- Clarke K.R. and Warwick R.M. (2001) *Change in Marine Communities: An Approach to Statistical Analysis and Interpretation*, 2nd edn. PRIMER-E, Plymouth, UK.
- Cohen D.M., Inada T., Iwamoto T. and Scialabba N. (1990) *Gadiform Fishes of the World (Order Gadiformes). An Annotated and Illustrated Catalogue of Cods, Hakes, Grenadiers and other Gadiform Fishes Known to Date*. FAO, Rome.
- Colabuono F.I. and Vooren C.M. (2006) Hábitos alimentares de alguns Albatrozes e Petréis na Região Sul do Brasil. In: *Aves oceânicas e suas interações com a pesca na Região Sudeste-Sul do Brasil*. (eds T. Neves, L. Bugoni and C.L.D.B. Rossi-Wongtschowski). Instituto Oceanográfico, USP, São Paulo, pp. 83–102.
- Collie J.S., Escanero G.A. and Valentine P.C. (2000) Photographic evaluation of the impacts of bottom fishing on benthic epifauna. *ICES Journal of Marine Science* **57**, 987–1001.
- Collins M.A., Cynthia Y., Nolan C.P., Bagley P.M. and Priede I.G. (1999a) Behavioural observations on the scavenging fauna of the Patagonian slope. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* **79**, 963–970.
- Collins M.A., Priede I.G., Addison S., Smith A. and Bagley P.M. (1998) Acoustic tracking of the dispersal of organic matter by scavenging fishes in the deep-sea. *Hydrobiologia* **371-372**, 181–186.
- Collins M.A., Priede I.G. and Bagley P.M. (1999b) In situ comparison of activity in two deep-sea scavenging fishes occupying different depth zones. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **266**, 2011–2016.
- Collins M.A., Ross K.A., Belchier M. and Reid K. (2007) Distribution and diet of juvenile Patagonian toothfish on the South Georgia and Shag Rocks shelves (Southern Ocean). *Marine Biology* **152**, 135–147.
- Cook A. (1996) Ontogeny of feeding morphology and kinematics in juvenile fishes: a case study of the cottid fish *Clinocottus analis*. *The Journal of experimental biology* **199**, 1961–71.

- Cook R. (2001) THE MAGNITUDE AND IMPACT OF BY-CATCH MORTALITY BY FISHING GEAR. In: *Reykjavik Conference on Responsible Fisheries in the Marine Ecosystem*. pp. 1–18.
- Cortés E. (1997) A critical review of methods of studying fish feeding based on analysis of stomach contents: application to elasmobranch fishes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **54**, 726–738.
- Costa G.C. (2009) Predator size, prey size, and dietary niche breadth relationships in marine predators. *Ecology* **90**, 2014–2019.
- Dadon J.R. and Boltovskoy D. (1982) Zooplanktonic recurrent Groups (Pteropoda, Euphausiacea, Chaetognatha) in the Southwestern Atlantic Ocean. *Phycis, Secc. A* **41**, 63–83.
- Dallagnolo R., Perez J.A.A., Pezzuto P.R. and Wahrlich R. (2009) The deep-sea shrimp fishery off Brazil (Decapoda: Aristeidae): development and present status. *Latin American Journal of Aquatic Research* **37**, 327–346.
- Dayton P.K. and Hessler R.R. (1972) Role of biological disturbance in maintaining diversity in the deep sea. *Deep Sea Research* **19**, 199–208.
- Dayton P.K., Thrush S. and Coleman F.C. (2002) *Ecological Effects of Fishing in Marine Ecosystems of the United States*. Arlington, Virginia.
- Devine J.A., Baker K.D. and Haedrich R.L. (2006) Deep-sea fishes qualify as endangered. *Nature* **439**, 29.
- Devine J.A. and Haedrich R.L. (2008) Population Trends and Status of Two Exploited Northwest Atlantic Grenadiers, *Coryphaenoides rupestris* and *Macrourus berglax*. In: *Grenadiers of the World Oceans: Biology, Stock Assessment, and Fisheries*. (eds A.M. Orlov and T. Iwamoto). American Fisheries Society Symposium 63., Bethesda, pp. 463–484.
- Dias M.C. and Perez J.A.A. (2011a) Dinâmica da frota de arrasto de fundo na exploração de peixes demersais de profundidade entre 2007 e 2009. In: *XIV Congresso Latino-Americano de Ciências do Mar – XIV COLACMAR Balneário Camboriú (SC / Brasil), 30 de outubro a 04 de novembro de 2011*. Camboriú, SC.
- Dias M.C. and Perez J.A.A. (2011b) Padrões de distribuição espacial do esforço de pesca e dos rendimentos da frota arrasteira do Sudeste e Sul do Brasil na captura de peixes demersais de profundidade entre 2007 e 2009. In: *XIV Congresso Latino-Americano de Ciências do Mar – XIV COLACMAR Balneário Camboriú (SC / Brasil), 30 de outubro a 04 de novembro de 2011*. Camboriú, SC.
- Drazen J.C. (2002a) A seasonal analysis of the nutritional condition of deep-sea macrourid fishes in the north-east Pacific. *Journal of Fish Biology* **60**, 1280–1295.
- Drazen J.C. (2002b) Energy budgets and feeding rates of *Coryphaenoides acrolepis*. *Marine Biology* **140**, 677–686.

- Drazen J.C., Baldwin R.J. and Smith K.L. (1998) Sediment community response to a temporally varying food supply at an abyssal station in eastern North Pacific. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography* **45**, 893–913.
- Drazen J.C., Buckley T.W. and Hoff G.R. (2001) The feeding habits of slope dwelling macrourid fishes in the eastern North Pacific. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers* **48**, 909–935.
- Drazen J.C., Phleger C., Guest M. and Nichols P. (2008a) Lipid, sterols and fatty acids of abyssal polychaetes, crustaceans, and a cnidarian from the northeast Pacific Ocean. food web implications. *Marine Ecology Progress Series* **372**, 157–167.
- Drazen J.C., Popp B.N., Choy C.A., Clemente T., Forest L.D. and Smith K.L. (2008b) Bypassing the abyssal benthic food web: Macrourid diet in the eastern North Pacific inferred from stomach content and stable isotopes analyses. *Limnology & Oceanography* **53**, 2644–2654.
- Drazen J.C. and Seibel B.A. (2007) Depth-related trends in metabolism of benthic and benthopelagic deep-sea fishes. *Limnology & Oceanography* **52**, 2306–2316.
- Drazen J.C. and Yeh J. (2012) Respiration of four species of deep-sea demersal fishes measured in situ in the eastern North Pacific. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers* **60**, 1–6.
- Drazen J.C., Yeh J., Friedman J. and Condon N. (2011) Metabolism and enzyme activities of hagfish from shallow and deep water of the Pacific Ocean. *Comparative biochemistry and physiology. Part A* **159**, 182–7.
- Eliassen J.-E. and Vahl O. (1982) Seasonal variations in biochemical composition and energy content of liver, gonad and muscle of mature and immature cod, *Gadus morhua* (L.) from Balsfjorden, northern Norway. *Journal of Fish Biology* **20**, 707–716.
- Elton C.S. (1927) *Animal Ecology*. Macmillan Co., New York.
- Endo H., Nakayama N., Suetsugu K. and Miyake H. (2010) A larva of *Coryphaenoides pectoralis* (Gadiformes: Macrouridae) collected by deep-sea submersible from off Hokkaido, Japan. *Ichthyological Research* **57**, 272–277.
- Eschmeyer W.N. and Fricke R. (2011) Catalog of Fishes electronic version. Available at: <http://research.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp>.
- Fahay M.P. (2007) *Early Stages of Fishes in the Western North Atlantic Ocean (Davis Strait, Southern Greenland and Flemish Cap to Cape Hatteras) Vol 1. Acipenseriformes through Syngnathiformes*.
- Fanelli E., Cartes J.E., Rumolo P. and Sprovieri M. (2009) Food-web structure and trophodynamics of mesopelagic – suprabenthic bathyal macrofauna of the Algerian Basin based on stable isotopes of carbon and nitrogen. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers* **56**, 1504–1520.

- Farnsworth K.D., Thygesen U.H., Ditlevsen S. and King N.J. (2007) How to estimate scavenger fish abundance using baited camera data. *Marine Ecology Progress Series* **350**, 223–234.
- Fischer G., Neuer S., Wefer G. and Gunther Krause (1996) Short-term sedimentation pulses recorded with a fluorescence sensor and sediment traps at 900-m depth in the Canary basin. *Limnology & Oceanography* **41**, 1354–1359.
- Fischer L.G. (2008) Caracterização da Estrutura da Comunidade Nectônica demersal da plataforma externa e talude superior da região sul do Brasil. *MSc Dissertation*, 123.
- Fischer L.G. and Haimovici M. (2010) Mudanças Espaciais e Temporais na Distribuição da Fauna Nectônica Demersal da Plataforma Externa e Talude Superior do Sul do Brasil. In: *II Congresso Brasileiro de Oceanografia – CBO2010*. Rio Grande, pp. 3007–3010.
- Franco B.C., Muelbert J.H. and Mata M.M. (2006) Mesoscale physical processes and the distribution and composition of ichthyoplankton on the southern Brazilian shelf break. *Fisheries Oceanography* **15**, 37–43.
- Franco B.C., Muelbert J.H. and Mata M.M. (2005) *O ictioplâncton da quebra de plataforma da Região Sul do Brasil e sua relação com as condições ambientais*. Instituto Oceanográfico, USP, São Paulo.
- Franks P.J.S. (1992) Sink or swim, accumulation of biomass at fronts. *Marine Ecology Progress Series* **82**, 1–12.
- Fujii T., Jamieson A.J., Solan M., Bagley P.M. and Priede I.G. (2010) A Large Aggregation of Liparids at 7703 meters and a Reappraisal of the Abundance and Diversity of Hadal Fish. *BioScience* **60**, 506–515.
- Fukui A., Takami M., Tsuchiya T., Sezaki K., Igarashi Y., Kinoshita S. and Watabe S. (2009) Pelagic eggs and larvae of *Coelorinchus kishinouyei* (Gadiformes: Macrouridae) collected from Suruga Bay, Japan. *Ichthyological Research* **57**, 169–179.
- Fukui A., Tsuchiya T. and Jordan V. (2005) Pelagic larvae of *Ventrifossa garmani* (Gadiformes: Macrouridae) from Suruga Bay and offshore waters of Japan. *Ichthyological Research*.
- Fukui A., Tsuchiya T., Sezaki K. and Watabe S. (2008) Pelagic eggs and larvae of *Coryphaenoides marginatus* (Gadiformes: Macrouridae) collected from Suruga Bay, Japan. *Ichthyological Research* **55**, 284–293.
- Gaeta S.A. and Brandini F.P. (2006) Produção primária do fitoplâncton na região entre o Cabo de São Tomé (RJ) e o Chuí (RS). In: *O Ambiente oceanográfico da Plataforma Continental e do Talude na Região Sudeste-Sul do Brasil*. (eds C.L.D.B. Rossi-Wongtschowski and L.S. Madureira). Editora da USP, São Paulo, pp. 219–264.

- Gaeta S.A., Lorenzetti S.A., Miranda L.B., Susini-Ribeiro S.M.M., Pompeu M. and Araújo C.E.S. (1999) The Vitória Eddy and its relation to the phytoplankton biomass and primary productivity during the austral fall of 1995. *Archive of Fishery Marine Research* **47**, 253–270.
- Gage J.D. (2003) Food inputs, utilization, carbon flow and energetics. In: *Ecosystems of the Deep Oceans*. pp. 315–382.
- Gage J.D., Lamont P.A., Kroeger K., Paterson G.L.J. and Vecino J.L.G. (2000) Patterns in deep-sea macrobenthos at the continental margin: standing crop, diversity and faunal change on the continental slope off Scotland. *Hydrobiologia* **440**, 261–271.
- Gage J.D. and Tyler P.A. (1992) *Deep-Sea Biology. A Natural History of Organisms at the Deep-Sea Floor*. Cambridge University Press.
- Garcia C.A.E. (1998) Oceanografia Física. In: *Os Ecossistemas Costeiro e Marinho do Extremo Sul do Brasil*. (eds U. Seeliger, C. Odebrecht and J.P. Castello). Ecoscientia, Rio Grande, pp. 104–107.
- Gartner J., Crabtree R.E. and Sulak K.J. (1997) Feeding at Depth. In: *Deep Sea Fishes*. (eds D.J. Randall and A.P. Farrell). Academic Press, pp. 115–194.
- Gasalla M. de L.A., Velasco G., Rossi-Wongtschowski C.L.D.B., Haimovici M. and Madureira L.S.-P. (2007) *Modelo de equilíbrio de biomassas Região Sudeste-Sul do Brasil entre 100-1000 m de profundidade*. Instituto Oceanográfico, USP, São Paulo.
- Geistdoerfer P. (1975) Ecologie alimentaire des macrouridae. *PhD Thesis.*, 89.
- Gianni M. (2004) *High Seas Bottom Trawl Fisheries and their Impacts on the Biodiversity of Vulnerable Deep-Sea Ecosystems: Options for International Action*. IUCN, Gland, Switzerland.
- Gibbs M.A. (1991) The olfactory organs of deep-sea fishes. Their morphology and possible role in mate location. *Master's Theses*, 62.
- Gillibrand E.J.V., Bagley P.M., Jamieson A.J., *et al.* (2006) Deep sea benthic bioluminescence at artificial food falls, 1,000-4,800 m depth, in the Porcupine Seabight and Abyssal Plain, North East Atlantic Ocean. *Marine Biology* **150**, 1053–1060.
- Gislason H. (2001) The effects of fishing on non-target species and ecosystem structure and function. In: *Reykjavik Conference on Responsible Fisheries in the Marine Ecosystem Reykjavik, Iceland, 1-4 October 2001*. pp. 1–21.
- Godø O.R., Samuelsen A., Macaulay G.J., *et al.* (2012) Mesoscale eddies are oases for higher trophic marine life. *PloS one* **7**, e30161.

- Gooday A.J. and Lamshead P.J.D. (1989) Influence of seasonally deposited phytodetritus on benthic foraminiferal populations in the bathyal northeast Atlantic: the species response. *Marine Ecology Progress Series* **58**, 53–67.
- Gordon J.D.M. (2001) *The Rockall Trough, North East Atlantic: an Account of the Change from one of the Best studied Deep-water Ecosystems to one that is Being Subjected to Unsustainable Fishing Activity.*
- Gorri C. (1995) Distribuição espaço-temporal e estrutura populacional de Euphausiacea (Crustacea) na região do extremo sul do Brasil (31040' S-33045' S).
- Grassle J.F., Sanders H.L., Hessler R.R., Rowe G.T. and McLellan T. (1975) Pattern and zonation: a study of the bathyal megafauna using the research submersible Alvin. *Deep Sea Research and Oceanographic Abstracts* **22**, 457–481.
- Groenewold S. and Fonds M. (2000) Effects on benthic scavengers of discards and damaged benthos produced by the beam-trawl fishery in the southern North Sea. *ICES Journal of Marine Science* **57**, 1395–1406.
- Gunderson D.R. (1993) *Surveys of Fisheries Resources.*
- Gutowska M.A., Drazen J.C. and Robison B.H. (2004) Digestive chitinolytic activity in marine fishes of Monterey Bay, California. *Biochemistry* **139**, 351 – 358.
- Haedrich R.L. and Henderson N.R. (1974) Pelagic food of *Coryphaenoides armatus*, a deep benthic rattail. *Deep Sea Research* **21**, 739–744.
- Haedrich R.L. and Rowe G.T. (1977) Megafaunal biomass in the deep sea. *Nature* **269**, 141–142.
- Haimovici M. (1997) *Recursos pesqueiros demersais da região sul. Subsídios para o levantamento do estado da arte dos recursos vivos marinhos do Brasil - Programa REVIZEE.* FEMAR.
- Haimovici M., Brunetti N.E., Rodhouse P.G., Csirke J. and Leta R.H. (1998) Chapter 3 *Illex argentinus*. In: *Squid recruitment dynamics. The genus Illex as a model. The commercial Illex species. Influences on variability.* (eds P.G. Rodhouse, E.G. Dawe and R.K. O'Dor). FAO, Rome, pp. 27–58.
- Haimovici M., Cergole M.C., Rossi-Wongtschowski C.L.D.B., Madureira L.S.-P. and Bernardes R.Á. (2006) Recursos Pesqueiros da Costa Sudeste Sul. In: *Programa REVIZEE. Avaliação do Potencial Sustentável de Recursos Vivos na Zona Econômica Exclusiva. Relatório Executivo.* (ed MMA). .
- Haimovici M., Fischer L.G., Rossi-Wongtschowski C.L.D.B., Ávila Bernardes R. and Santos R.A. dos (2009) Biomass and fishing potential yield of demersal resources from the outer shelf and upper slope of southern Brazil. *Latin American Journal of Aquatic Research* **37**, 395–408.

- Haimovici M., Martins A.S., Figueiredo J.L. de and Vieira P.C. (1994) Demersal bony fish of the outer shelf and upper slope of the southern Brazil Subtropical Convergence Ecosystem. *Marine Ecology Progress Series* **108**, 59–77.
- Haimovici M., Martins A.S. and Vieira P.C. (1996) Distribuição e abundância de peixes teleósteos demersais sobre a plataforma continental do Sul do Brasil. *Revista Brasileira De Biologia* **56**, 27–50.
- Haimovici M., Rossi-Wongtschowski C.L.D.B., Bernardes R.Á., *et al.* (2008) *Prospecção pesqueira de espécies demersais com rede de arrasto-de-fundo na Região Sudeste-Sul do Brasil*. Instituto Oceanográfico, USP, São Paulo.
- Haneda Y. (1951) The Luminescence of Some Deep-sea Fishes of the Families Gadidae and Macrouridae. *Pacific Science* **5**, 372–378.
- Hara T.J. (2011) Morphology of the Gustatory (Taste) System in Fishes. In: *Encyclopedia of Fish Physiology: From Genome to Environment*, Vol. 1. (ed A.P. Farrell). Academic Press, pp. 187–193.
- Hardin G. (1960) The Competitive Exclusion Principle. *Science* **131**, 1292–1297.
- Harrington J.M., Myers R.A. and Rosenberg A.A. (2005) Wasted fishery resources: discarded by-catch in the USA. *Fish and Fisheries* **6**, 350–361.
- Henriques C., Priede I.G. and Bagley P.M. (2002) Baited camera observations of deep-sea demersal fishes of the northeast Atlantic Ocean at 15-28°N off West Africa. *Marine Biology* **141**, 307–314.
- Henriques C., Wylie C., Bagley P.M., Collins M.A. and Priede I.G. Tracking scavengers in the abyss: swimming performances of *Coryphaenoides armatus*, *Antimora rostrata* and *Barathrites iris*. 27–32.
- Hessler R.R. and Sanders H.L. (1967) Faunal diversity in the deep-sea. *Deep Sea Research and Oceanographic Abstracts* **14**, 65–78.
- Hildrew A.G., Raffaelli D.G. and Edmonds-Brown R. eds (2007) *Body Size: The Structure and Function of Aquatic Ecosystems*. Cambridge University Press, New York.
- Hirota Y., Nemoto T. and Marumo R. (1990) Life History of *Euphausia similis* (Crustacea, Euphausiacea) in Sagami Bay, Central Japan. *Journal of the Oceanographical Society of Japan* **46**, 237–249.
- Hoar W.S. and Randall D.J. eds (1969) *Fish Physiology. Volume 1. Excretion, Ionic Regulation, and Metabolism*, (Vol. 1). Academic Press, New York.
- Houston K.A. and Haedrich R.L. (1986) Food habits and intestinal parasites of deep demersal fishes from the upper continental slope east of Newfoundland, northwest Atlantic Ocean. *Marine Biology* **92**, 563–574.

- Huskey S.H. and Turingan R.G. (2001) Variation in prey-resource utilization and oral jaw gape between two populations of largemouth bass, *Micropterus salmoides*. *Environmental Biology of Fishes* **61**, 185–194.
- Hyndes G.A., Platell M.E. and Potter I.C. (1997) Relationships between diet and body size, mouth morphology, habitat and movements of six sillaginid species in coastal waters: implications for resource partitioning. *Marine Biology* **128**, 585–598.
- Hyslop E.J. (1980) Stomach contents analysis—a review of methods and their application. *Journal of Fish Biology* **17**.
- Iken K., Brey T., Wand U., Voigt J. and Junghans P. (2001) Food web structure of the benthic community at the Porcupine Abyssal Plain (NE Atlantic): a stable isotope analysis. *Progress in Oceanography* **50**, 383–405.
- Isaacs J.D. and Schwartzlose R.A. (1975) Active Animals of the Deep-Sea Floor. *Scientific American* **233**, 84–91.
- Iwamoto T. (2008) A Brief Taxonomic History of Grenadiers. In: *Grenadiers of the World Oceans: Biology, Stock Assessment, and Fisheries*. (eds A. Orlov and T. Iwamoto). American Fisheries Society, Bethesda, EUA, p. 484.
- Iwamoto T. and Williams A. (1999) Grenadiers (Pisces, Gadiformes) from the continental slope of western and northwestern Australia. *Proceedings of the California Academy of Sciences* **51**, 105–243.
- Jamieson A.J., Bailey D.M., Wagner H.-J., Bagley P.M. and Priede I.G. (2006) Behavioural responses to structures on the seafloor by the deep-sea fish *Coryphaenoides armatus*: Implications for the use of baited landers. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers* **53**, 1157–1166.
- Jamieson A.J., Kilgallen N.M., Rowden A.A., *et al.* (2011) Bait-attending fauna of the Kermadec Trench, SW Pacific Ocean: Evidence for an ecotone across the abyssal–hadal transition zone. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers* **58**, 49–62.
- Jangaard P.M., Ackman R.G. and Sipos J.C. (1967a) Seasonal Changes in Fatty Acid Composition of Cod Liver, Flesh, Roe, and Milt Lipids. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* **24**, 613–627.
- Jangaard P.M., Brockerhoff H., Burgher R.D. and Hoyle R.J. (1967b) Seasonal Changes in General Condition and Lipid Content of Cod from Inshore Waters. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* **24**, 607–612.
- Janssen F., Treude T., Witte U. and Jansen F. (2000) Scavenger assemblages under differing trophic conditions: a case study in the deep Arabian Sea. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography* **47**, 2999–3026.
- Jeffreys R.M., Lavaleye M.S.S., Bergman M.J.N., Duineveld G.C.A. and Witbaard R. (2011) Do abyssal scavengers use phytodetritus as a food resource? Video and

- biochemical evidence from the Atlantic and Mediterranean. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers* **58**, 415–428.
- Jeffreys R.M., Lavaleye M.S.S., Bergman M.J.N., Duineveld G.C.A., Witbaard R. and Linley T. (2010) Deep-sea macrourid fishes scavenge on plant material: Evidence from in situ observations. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers* **57**, 621–627.
- Jereb P. and Roper C.F.E. eds (2005) *Cephalopods of the world. An annotated and illustrated catalogue of cephalopod species known to date. Volume 1. Chambered nautilus and sepioids (Nautilidae, Sepiidae, Sepiolidae, Sepiadariidae, Idiosepiidae and Spirulidae)*, (Vol. 1). FAO, Rome.
- Jereb P. and Roper C.F.E. eds (2010) *Cephalopods of the world. An annotated and illustrated catalogue of cephalopod species known to date. Volume 2. Myopsid and Oegopsid Squids*. FAO, Rome.
- Johnson J.A. and Arunachalam M. (2011) Feeding habit and food partitioning in a stream fish community of Western Ghats, India. *Environmental Biology of Fishes*.
- Johnson N.A., Campbell J.W., Moore T.S., Rex M.A., Etter R.J., McClain C.R. and Dowell M.D. (2007) The relationship between the standing stock of deep-sea macrobenthos and surface production in the western North Atlantic. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers* **54**, 1350–1360.
- Jones E.G., Collins M.A., Bagley P.M., Addison S. and Priede I.G. (1998) The fate of cetacean carcasses in the deep sea: observations on consumption rates and succession of scavenging species in abyssal north-east Atlantic Ocean. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **265**, 1119–1127.
- De Juan S., Demestre M. and Sanchez P. (2011) Exploring the degree of trawling disturbance by the analysis of benthic communities ranging from a heavily exploited fishing ground to an undisturbed area in the NW Mediterranean. *Scientia Marina* **75**, 507–516.
- Juanes F. and Conover D. (1994) Piscivory and prey size selection in young-of-the-year bluefish: predator preference or size-dependent capture success? *Marine Ecology Progress Series* **114**, 59–69.
- Karpouzi V.S. and Stergiou K.I. (2003) The relationships between mouth size and shape and body length for 18 species of marine fishes and their trophic implications. *Journal of Fish Biology* **62**, 1353–1365.
- Kelleher K. (2005) *Discards in the world's marine fisheries: An update*. FAO, Rome.
- Kemp K.M., Jamieson A.J., Bagley P.M., Collins M.A. and Priede I.G. (2008) A new technique for periodic bait release at a deep-sea camera platform: First results from the Charlie–Gibbs Fracture Zone, Mid-Atlantic Ridge. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography* **55**, 218–228.

- Kemp K.M., Jamieson A.J., Bagley P.M., Mcgrath H., Bailey D.M., Collins M.A. and Priede I.G. (2006) Consumption of large bathyal food fall, a six month study in the NE Atlantic. *Marine Ecology Progress Series* **310**, 65–76.
- King N.J., Bagley P.M. and Priede I.G. (2006) Depth zonation and latitudinal distribution of deep-sea scavenging demersal fishes of the Mid-Atlantic Ridge, 42 to 53° N. *Marine Ecology Progress Series* **319**, 263–274.
- King N.J., Bailey D.M. and Priede I.G. (2007) Role of scavengers in marine ecosystems. *Marine Ecology Progress Series* **350**, 175–178.
- King N.J., Jamieson A.J., Bagley P.M. and Priede I.G. (2008) Deep-sea scavenging demersal fish fauna of the Nazaré Canyon system, Iberian coast, north-east Atlantic Ocean. *Journal of Fish Biology* **72**, 1804–1814.
- Klages M., Vopel K., Bluhm H., Brey T., Soltwedel T. and Arntz W.E. (2001) Deep-sea food falls: first observation of a natural event in the Arctic Ocean. *Polar Biology* **24**, 292–295.
- Klimpel S., Busch M., Kuhn T., Rohde A. and Palm H. (2010) The *Anisakis simplex* complex off the South Shetland Islands (Antarctica): endemic populations versus introduction through migratory hosts. *Marine Ecology Progress Series* **403**, 1–11.
- Klimpel S., Palm H.W., Rückert S. and Piatkowski U. (2004) The life cycle of *Anisakis simplex* in the Norwegian Deep (northern North Sea). *Parasitology research* **94**, 1–9.
- Koslow J.A. (2007a) Deepwater Fisheries: No More Oxymoron. In: *The Silent Deep. The Discovery, Ecology and Conservation of the Deep Sea*. The University of New South Wales, Sidney, NSW, pp. 197–224.
- Koslow J.A. (1996) Energetic and life-history patterns of deep-sea benthic, benthopelagic and seamount-associated fish. *Journal of Fish Biology* **49**, 54–74.
- Koslow J.A. (2007b) *The Silent Deep. The Discovery, Ecology and Conservation of the Deep Sea*. The University of New South Wales, Sidney, NSW.
- Koslow J.A., Boehlert G.W., Gordon J.D.M., Haedrich R.L., Lorange P. and Parin N.V. (2000) Continental slope and deep-sea fisheries: implications for a fragile ecosystem. *ICES Journal of Marine Science* **57**, 548–557.
- Labropoulou M. and Papaconstantinou C. (2005) Effect of fishing on community structure of demersal fish assemblages. *Belg. J. Zool.* **135**, 191–197.
- Lambert Y. and Dutil J.-D. (1997) Can simple condition indices be used to monitor and quantify seasonal changes in the energy reserves of cod (*Gadus morhua*)? *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **54**, 104–112.
- Lampitt R.S. and Antia A.N. (1997) Particle flux in deep seas: regional characteristics and temporal variability. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers* **44**, 1377–1403.

- Lampitt R.S., Bett B.J., Kiriakoulakis K., Vangriesheim A., Popova E.E. and Wolff G.A. (2001) Material supply to the abyssal seafloor in the Northeast Atlantic. *Progress in Oceanography* **50**, 27–63.
- Lampitt R.S., Billett D.S.M. and Rice A.L. (1986) Biomass of the invertebrate megabenthos from 500 to 4100 m in the northeast Atlantic Ocean. *Marine Biology* **93**, 69–81.
- Laptikhovskiy V.V. (2005) A trophic ecology of two grenadier species (Macrouridae, Pisces) in deep waters of the Southwest Atlantic. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers* **52**, 1502–1514.
- Laptikhovskiy V.V. (2010) Migrations and structure of the species range in ridge-scaled rattail *Macrourus carinatus* (Southwest Atlantic) and their application to fisheries management. *ICES Journal of Marine Science* **68**, 309–318.
- Laptikhovskiy V.V. and Fetisov A. (1999) Scavenging by fish of discards from the Patagonian squid fishery. *Fisheries Research* **41**, 93–97.
- Laver M.B., Olsson M.S., Edelman J.L. and Smith K.L. (1985) Swimming rates of scavenging deep-sea amphipods recorded with a free-vehicle video camera. *Deep Sea Research* **32**, 1135–1142.
- Lima I.D. and Castello J.P. (1994) Distribución y abundancia de la anchoita (*Engraulis anchoita*) en la costa sur Brasil. *Frente Marítimo* **15**, 87–99.
- Lima I.D., Garcia C.A.E. and Möller-Jr O.O. (1996) Ocean surface processes on the southern Brazilian shelf: characterization and seasonal variability. *Continental Shelf Research* **16**, 1307–1317.
- Linton L.R., Davies R.W. and Wrona F.J. (1981) Resource Utilization Indices: An Assessment. *The Journal of Animal Ecology* **50**, 283–292.
- Lobel P.S. and Robinson A.R. (1986) Transport and entrapment of fish larvae by ocean mesoscale eddies and currents in Hawaiian waters. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers* **33**, 483–500.
- Lopes R.M., Katsuragawa M., Dias J.F., Monica A., Muelbert J.H., Gorri C. and Brandini F.P. (2006) Zooplankton and ichthyoplankton distribution on the southern Brazilian shelf: an overview. *Scientia Marina* **70**, 189–202.
- Lorance P. and Trenkel V.M. (2006) Variability in natural behaviour, and observed reactions to an ROV, by mid-slope fish species. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **332**, 106–119.
- Lucena F.M., Vaske T., Ellis J.R. and Brien C.M.O. (2000) Seasonal variation in the diets of bluefish, *Pomatomus saltatrix* (Pomatomidae) and striped weakfish, *Cynoscion guatucupa* (Sciaenidae) in southern Brazil: implications of food partitioning. *Environmental Biology of Fishes* **57**, 423–434.

- Luczkovich J.J., Norton S.F. and Gilmore-Jr R.G. (1995) The influence of oral anatomy on prey selection during the ontogeny of two percoid fishes, *Lagodon rhomboides* and *Centropomus undecimalis*. *Environmental Biology of Fishes* **44**, 79–95.
- López V.G. and Orvay F.C. (2005) Food habits of groupers *Epinephelus marginatus* (Lowe, 1834) and *Epinephelus costae* (Steindachner, 1878) in the Mediterranean Coast of Spain. *Hidrobiológica* **15**, 27–34.
- Mabragaña E. and Giberto D.A. (2007) Feeding ecology and abundance of two sympatric skates, the shortfin sand skate *Psammobatis normani* McEachran, and the smallthorn sand skate *P. rudis* Gunther (Chondrichthyes, Rajidae), in the southwest Atlantic. *ICES Journal of Marine Science* **64**, 1017–1027.
- Macdonald A.G. (1975) Physiological aspects of deep sea biology. *Monographs of the Physiological Society* **31**, 1–434.
- Macpherson E. (1985) Daily ration and feeding periodicity of some fishes off the coast of Namibia. *Marine Ecology Progress Series* **26**, 253–260.
- Macpherson E. (1979) Ecological Overlap Between Macrourids in the Western Mediterranean Sea. *Marine Biology* **53**, 149–159.
- Macpherson E. (1981) Resource Partitioning in a Mediterranean Demersal Fish Community. *Marine Ecology Progress Series* **4**, 183–193.
- Macpherson E. and Duarte C.M. (1991) Bathymetric trends in demersal fish size: is there a general relationship? *Marine Ecology Progress Series* **71**, 103–112.
- Maddison D.R. and Schulz K.-S. (2007) Tree of Life Web Project. Available at: <http://tolweb.org>.
- Madureira L.S.-P. (2002) *Acústica e Pesca: um programa para amostrar os Ecos Fortes de Profundidade (EFPs) na plataforma externa e talude do Sudeste-Sul do Brasil Relatório Técnico*. Rio Grande.
- Madureira L.S.-P., Habiaga R.P., Soares C., Weigert S., Ferreira C., Eliseire D. and Duvoisin A.C. (2005) Identification of acoustic records of the Argentinian Calamar *Illex argentinus* (Castellanos, 1960) along the outer shelf and shelf break of the south and southeast coast of Brazil. *Fisheries Research* **73**, 251–257.
- Madureira L.S.-P. and Rossi-Wongtschowski C.L.D.B. eds (2005) *Prospecção de recursos pesqueiros pelágicos na Zona Econômica Exclusiva da Região Sudeste-Sul do Brasil: hidroacústica e biomassas*. Instituto Oceanográfico, USP.
- Madurell T. and Cartes J.E. (2006) Trophic relationships and food consumption of slope dwelling macrourids from the bathyal Ionian Sea (eastern Mediterranean). *Marine Biology* **148**, 1325–1338.
- Madurell T. and Cartes J.E. (2005) Trophodynamics of a deep-sea demersal fish assemblage from the bathyal eastern Ionian Sea (Mediterranean Sea). *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers* **52**, 2049–2064.

- Mann K.H. and Lazier J.R.N. (2006) *Dynamics of marine ecosystems: biological-physical interactions in the oceans*, 3rd ed. Blackwell Publishing, Malden.
- Marshall N.B. (1954) *Aspects of deep sea biology*. Philosophical Library, New York.
- Marshall N.B. (1979) *Developments in Deep-Sea Biology*. Blandford Press, Poole, UK.
- Marshall N.B. (1973) Family Macrouridae. In: *Fishes of the Western North Atlantic, Part 6. Memoirs of the Sears Foundation for Marine Research.*, Vol. 6. (ed D.M. Cohen). Yale University, pp. 496–665.
- Marshall N.B. (1965) Systematic and biological studies of the Macrourid fishes (Anacanthini-Teleostii). *Deep Sea Research* **12**, 299–322.
- Marshall N.B. (1967) The olfactory organs of bathypelagic fishes. *Symposia of the Zoological Society of London* **19**, 57–70.
- Marshall N.B. and Bourne D.W. (1964) A photographic survey of benthic fishes of the Red Sea and Gulf of Aden, with observations on population density, diversity, and habits. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology* **132**, 223–244.
- Martin B. and Christiansen B. (1997) Diets and standing stocks of bathypelagic fishes at two bathymetrically different midoceanic localities in the northeast Atlantic. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers* **44**, 541–558.
- Martin J.W. and Davis G.E. (2001) *An Updated Classification of the Recent Crustacea*. Natural History Museum of Los Angeles County.
- Martinez I., Jones E.G., Davie S.L., Neat F.C., Wigham B.D. and Priede I.G. (2011) Variability in behaviour of four fish species attracted to baited underwater cameras in the North Sea. *Hydrobiologia* **670**, 23–34.
- Martins A.S. (2000) Assembléias e guildas tróficas de peixes ósseos e cefalópodes demersais da plataforma continental e talude superior do extremo sul do Brasil. *PhD Thesis*, 169.
- Massutí E., Gordon J.D.M., Moranta J., Swan S.C., Stefanescu C. and Merrett N.R. (2004) Mediterranean and Atlantic deep-sea fish assemblages: differences in biomass composition and size-related structure. *Scientia Marina* **68**, 101–115.
- Matsuura Y., Nakatani K. and Tamassia S.T.J. (1980) Distribuição sazonal de zooplâncton, ovos e larvas de peixes na região centro-sul do Brasil (1975-77). *Boletim do Instituto Oceanográfico* **29**, 231–235.
- Mauchline J. and Gordon J.D.M. (1984a) Diets and bathymetric distributions of the macrourid fish of the Rockall Trough, northeastern Atlantic Ocean. *Marine Biology* **81**, 107–121.
- Mauchline J. and Gordon J.D.M. (1986) Foraging strategies of deep-sea fish. *Marine Ecology Progress Series* **27**, 227–238.

- Mauchline J. and Gordon J.D.M. (1984b) Incidence of parasitic worms in stomachs of pelagic and demersal fish of the Rockall Trough, northeastern Atlantic Ocean. *Journal of Fish Biology* **24**, 281–285.
- May R.M. and Arthur R.H.M. (1972) Niche Overlap as a Function of Environmental Variability. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **69**, 1109–1113.
- McArdle B.H. and Anderson M.J. (2001) Fitting Multivariate Models to Community Data: A Comment on Distance-Based Redundancy Analysis. *Ecology* **82**, 290.
- McLellan T. (1977) Feeding strategies of the macrourids. *Deep Sea Research* **24**, 1019–1036.
- Mccormick M.I. (1998) Ontogeny of diet shifts by a microcarnivorous fish, *Cheilodactylus spectabilis*: relationship between feeding mechanics, microhabitat selection and growth. *Marine Biology* **132**, 9–20.
- McLellan T. (1976) Functional anatomy of the Macrouridae (Teleostei, Gadiformes). 311.
- Merrett N.R. (1986) Macrouridae of the eastern North Atlantic. *Fich. Ident. Plancton. Fich. Ident. Plancton* **173/174/17**, 1–14.
- Merrett N.R. (1978) On the identity and pelagic occurrence of larval and juvenile stages of rattail fishes (Family Macrouridae) from 60°N, 20°W and 53°N, 20°W. *Deep Sea Research* **25**, 147–160.
- Merrett N.R. (2003) *Preliminary guide to identification of early life history stages of bathygadid and macrourid fishes of western central North Atlantic*. Miami, Florida.
- Merrett N.R. (1994) Reproduction in the North Atlantic oceanic ichthyofauna and the relationship between fecundity and species' sizes. *Environmental Biology of Fishes* **41**, 208–246.
- Merrett N.R. and Haedrich R.L. (1997) *Deep-Sea Demersal Fish and Fisheries*. Chapman & Hall, London.
- Merrett N.R. and Marshall N.B. (1981) Observations on the ecology of deep-sea bottom-living fishes collected off northwest Africa (08°–27°N). *Progress In Oceanography* **9**, 185–244.
- Mittelbach G.G. and Persson L. (1998) The ontogeny of piscivory and its ecological consequences. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **55**, 1454–1465.
- Montú M.A., Gloeden I.M., Duarte A.K. and Resgalla-Jr C. (1998) Zooplâncton. In: *Os ecossistemas costeiro e marinho do extremo sul do Brasil*. (eds U. Seeliger, C. Odebrecht and J.P. Castello). Ecoscientia, Rio Grande, pp. 43–46.

- Moranta J., Palmer M., Massutí E., Stefanescu C. and Morales-nin B. (2004) Body fish size tendencies within and among species in the deep-sea of the western Mediterranean. *Scientia Marina* **68**, 141–152.
- Morato T., Watson R., Pitcher T.J. and Pauly D. (2006) Fishing down the deep. *Fish and Fisheries* **7**, 24–34.
- Morley S.A., Mulvey T., Dickson J. and Belchier M. (2004) The biology of the bigeye grenadier at South Georgia. *Journal of Fish Biology* **64**, 1514–1529.
- Muto E.Y., Silva M.H.C. da, Vera G.R., Leite S.S.M., Navarro D.G. and Rossi-Wongtschowski C.L.D.B. (2005) *Alimentação e relações tróficas de peixes demersais da plataforma continental externa e talude superior da Região Sudeste-Sul do Brasil*. Instituto Oceanográfico — USP, São Paulo.
- Nielsen J.G. (2010) Revision of the bathyal fish genus *Benthocometes* (Teleostei: Ophidiidae) with a new species from off NW Australia. *Zootaxa* **2561**, 59 – 68.
- Noble E.R. (1973) Parasites and Fishes in a Deep-sea Environment. In: *Advances in Marine Biology*, Vol. 11. (eds S.F.S. Russel and S.M. Yonge). Academic Press, pp. 121–195.
- Norse E.A., Brooke S., Cheung W.W.L., *et al.* (2012) Sustainability of deep-sea fisheries. *Marine Policy* **36**, 307–320.
- Norse E.A. and Watling L. (1999) Impacts of Mobile Fishing Gear: The Biodiversity Perspective. *American Fisheries Society Symposium* **22**, 31–40.
- Odebrecht C. and Castello J.P. (2001) The Convergence Ecosystem in the Southwest Atlantic. In: *Coastal Marine Ecosystems of Latin America*. (eds U. Seeliger and B. Kjerfve). Springer, Berlin, pp. 147–165.
- Okamura O. (1970) Studies on the macrouroid fishes of Japan - morphology, ecology and phylogeny. *Reports of the USA Marine Biological Station* **17**, 1–179.
- Olson D.B., Hitchcock G.L., Mariano A.J., Ashjian C.J., Peng G., Nero R.W. and Podestá G.P. (1994) Life on the edge: Marine life and fronts. *Oceanography* **7**, 52–60.
- Orlov A.M. and Iwamoto T. (2008) *Grenadiers of the World Oceans: Biology, Stock Assessment, and Fisheries*. ASF, Bethesda, EUA.
- Owen R.W. (1981) Fronts and Eddies in the Sea: Mechanisms , Interactions and Biological Effects. In: *Analysis of marine ecosystems*. (ed A. Longhurst). Academic Press, London, UK, pp. 197–233.
- Oñate J. and Pequeño G. (2005) Presencia de *Malacocephalus laevis* (Lowe, 1843) en montes sumergidos frente al norte de Chile, con notas sobre su contenido estomacal (Osteichthyes, Gadiformes, Macrouridae). *Investigaciones Marinas* **33**, 201–206.

- Pakhorukov N.P. (2008) Visual Observations of Fish from Seamounts of the Southern Azores Region (the Atlantic Ocean). *Journal of Ichthyology* **48**, 114–123.
- Palm H.W., Klimpel S. and Walter T. (2007) Demersal fish parasite fauna around the South Shetland Islands: high species richness and low host specificity in deep Antarctic waters. *Polar Biology* **30**, 1513–1522.
- Pankhurst N. and Montgomery J. (1997) Sensory Physiology. In: *Deep Sea Fishes*. (eds J.E. Randall and A.P. Farrell). pp. 325–349.
- Parin N.V., Kukuev E.I. and Pakhorukov N.P. (2010) Species composition, distribution, and behavior of fish on the Vavilov Underwater Ridge (the Atlantic Ocean). *Journal of Ichthyology* **50**, 12–19.
- Pearcy W.G. (2000) Pelagic capture of abyssobenthic macrourid fish. *Deep Sea Research* **23**, 1065–1066.
- Pearcy W.G. and Ambler J.W. (1974) Food habits of deep-sea macrourid fishes off the Oregon coast. *Deep Sea Research* **21**, 745–759.
- Pereira B.N. (2009) Avaliação Preliminar do Impacto da Pesca de Arrasto Profundo no Sudeste e Sul do Brasil. *Bachelor's monograph*. 88p., 88.
- Pereira D.A. (2011) Análise dos padrões de diversidade da fauna acompanhante da pesca de camarão de profundidade no Sudeste-Sul do Brasil. *Bachelor's monograph*. 93p., 93.
- Peres M.B. and Haimovici M. (2003) Alimentação do cherne-poveiro *Polyprion americanus* (Polyprionidae, Teleostei) no sul do Brasil. *Atlântica* **25**, 201–208.
- Perez J.A.A., Pereira B.N., Pereira D.A. and Schroeder R. (2012) Composition and diversity patterns of megafauna discards in the deepwater shrimp trawl fishery off Brazil. In: *6th World Fisheries Congress*. Edinburgh.
- Perez J.A.A., Pezzuto P.R., Wahrlich R. and Soares A.L. de S. (2009) Deep-water fisheries in Brazil: history, status and perspectives. *Latin American Journal of Aquatic Research* **37**, 513–541.
- Perez J.A.A. and Wahrlich R. (2005) A bycatch assessment of the gillnet monkfish *Lophius gastrophysus* fishery off southern Brazil. *Fisheries Research* **72**, 81–95.
- Perez J.A.A., Wahrlich R., Pezzuto P.R., Schwingel P.R., Lopes F.R.D.A. and Rodrigues-Ribeiro M. (2003) Deep-sea Fishery off Southern Brazil: Recent Trends of the Brazilian Fishing Industry. *Journal of Northwest Atlantic Fishery Science* **31**, 1–18.
- Piet G.J. (1998) Ecomorphology of a size-structured tropical freshwater fish community. *Environmental Biology of Fishes* **51**, 67–86.
- Pinkas L., Oliphant M.S. and Iverson I.L.K. (1971) Food habits of albacore, bluefin tuna, and bonito in California waters. *Fishery Bulletin* **151**, 105.

- Platell M.E., Potter I.C. and Clarke K.R. (1998a) Do the habitats, mouth morphology and diets of the mullids *Upeneichthys stotti* and *U. lineatus* in coastal waters of south-western Australia differ? *Journal of Fish Biology* **52**, 398–418.
- Platell M.E., Potter I.C. and Clarke K.R. (1998b) Resource partitioning by four species of elasmobranchs (Batoidea: Urolophidae) in coastal waters of temperate Australia. *Marine Biology* **131**, 719–734.
- Poore G.C.B., Ahyong S.T. and Taylor J. eds (2011) *The Biology of Squat Lobsters*. CSIRO Publishing, Collingwood, Australia.
- Popper A.N. and Higgs D.M. (2009) Fish hearing, lateral lines (Mechanisms, role in behavior, adaptations to life underwater). In: *Encyclopedia of Ocean Sciences*. (eds J.H. Steele, K.K. Turekian and S.A. Thorpe). Academic Press, pp. 476–482.
- Premke K., Muyakshin S., Klages M. and Wegner J. (2003) Evidence for long-range chemoreceptive tracking of food odour in deep-sea scavengers by scanning sonar data. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **286**, 283 – 294.
- Priede I.G., Bagley P.M., Armstrong J.D., Smith K.L. and Merrett N.R. (1991) Direct measurement of active dispersal of food-falls by deep-sea demersal fishes. *Nature* **351**, 647–649.
- Priede I.G., Bagley P.M., Smith A., Creasey S. and Merrett N.R. (1994a) Scavenging deep demersal fishes of the Porcupine Seabight, North-east Atlantic: observations by baited camera, trap and trawl. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* **74**, 481–498.
- Priede I.G., Bagley P.M. and Smith K.L. (1994b) Seasonal change in activity of abyssal demersal scavenging grenadiers *Coryphaenoides (Nematonurus) armatus* in the eastern North Pacific Ocean. *Limnology & Oceanography* **39**, 279–285.
- Priede I.G., Deary A.R., Bailey D.M. and Smith K.L. (2003) Low activity and seasonal change in population size structure of grenadiers in the oligotrophic abyssal central North Pacific Ocean. *Journal of Fish Biology* **63**, 187–196.
- Priede I.G., Godbold J.A., Niedzielski T., Collins M.A., Bailey D.M., Gordon J.D.M. and Zuur A.F. (2010) A review of the spatial extent of fishery effects and species vulnerability of the deep-sea demersal fish assemblage of the Porcupine Seabight, Northeast Atlantic Ocean (ICES Subarea VII). *ICES Journal of Marine Science* **68**, 281–289.
- Priede I.G. and Merrett N.R. (1996) Estimation of abundance of abyssal demersal fishes; a comparison of data from trawls and baited cameras. *Journal of Fish Biology* **49**, 207–216.
- Priede I.G. and Merrett N.R. (1998) The relationship between numbers of fish attracted to baited cameras and population density: Studies on demersal grenadiers *Coryphaenoides (Nematonurus) armatus* in the abyssal NE Atlantic Ocean. *Fisheries Research* **36**, 133–137.

- Priede I.G. and Smith K.L. (1986) Behaviour of the abyssal grenadier, *Coryphaenoides yaquinae*, monitored using ingestible acoustic transmitters in the Pacific Ocean. *Journal of Fish Biology* **29**, 199–206.
- Priede I.G., Smith K.L. and Armstrong J.D. (1990) Foraging behavior of abyssal grenadier fish: inferences from acoustic tagging and tracking in the North Pacific Ocean. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers* **37**, 81–101.
- Radchenko V.I. (2007) Mesopelagic fish community supplies “biological pump.” *The Raffles Bulletin of Zoology*, 265–271.
- Ramirez-Llodra E., Brandt A., Danovaro R., *et al.* (2010) Deep, diverse and definitely different: unique attributes of the world’s largest ecosystem. *Biogeosciences* **7**, 2851–2899.
- Ramsay K., Kaiser M.J., Moore P.G. and Hughes R.N. (1997) Consumption of fisheries discards by benthic scavengers: utilization of energy subsidies in different marine habitats. *Journal of Animal Ecology* **66**, 884–896.
- Randall D.J. and Farrell A.P. (1997) *Deep-Sea Fishes*. Academic Press.
- Raymond E.H. and Widder E.A. (2007) Behavioral responses of two deep-sea fish species to red , far-red , and white light. *Marine Ecology Progress Series* **350**, 291–298.
- Rex M.A., Etter R., Morris J., *et al.* (2006) Global bathymetric patterns of standing stock and body size in the deep-sea benthos. *Marine Ecology Progress Series* **317**, 1–8.
- Roberts C.M. (2002) Deep impact□: the rising toll of fishing in the deep sea. *Trends in Ecology & Evolution* **17**, 242–245.
- Robison B. (2004) Deep pelagic biology. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **300**, 253–272.
- Ross S.T. (1986) Resource Partitioning in Fish Assemblages: A Review of Field Studies. *Copeia* **2**, 352–388.
- Rowe G.T. (1983) Deep-Sea Biology. In: *Deep-Sea Biology*, Vol. 8. (ed G.T. Rowe). Wiley, New York, pp. 97–122.
- Ruxton G.D. and Bailey D.M. (2005) Searching speeds and the energetic feasibility of an obligate whale-scavenging fish. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers* **52**, 1536–1541.
- Ruxton G.D. and Houston D.C. (2004) Energetic feasibility of an obligate marine scavenger. *Marine Ecology Progress Series* **266**, 59–63.
- Sainte-Marie B. and Hargrave B.T. (1987) Estimation of scavenger abundance and distance of attraction to bait. *Marine Biology* **94**, 431–443.

- Sandeman L.R., Yaragina N. a and Marshall C.T. (2008) Factors contributing to inter- and intra-annual variation in condition of cod *Gadus morhua* in the Barents Sea. *The Journal of animal ecology* **77**, 725–34.
- Sanders H.L. (1968) Marine Benthic Diversity: A Comparative Study. *American Naturalist* **102**, 243–282.
- Santos R.A. dos (1992) Relações tróficas do calamar argentino *Illex argentinus* (Castellanos, 1960) (Teuthoidea: Ommastrephidae) no sul do Brasil. *PhD Thesis*, 83.
- Santos R.A. dos and Haimovici M. (1997) Food and feeding of the short-finned squid *Illex argentinus* (Cephalopoda: Ommastrephidae) off southern Brazil. *Fisheries Research* **33**, 139–147.
- Savvatimsky P.I. (1984) Biological aspects of Roughhead Grenadier (*Macrourus berlax*) from Longline Catches in the Eastern Grand Bank Area, 1982. *NAFO Scientific Council Studies* **7**, 45–51.
- Scharf F.S., Buckel J.A., Juanes F. and Conover D. (1998) Predation by juvenile piscivorous bluefish (*Pomatomus saltatrix*): the influence of prey to predator size ratio and prey type on predator capture success and prey profitability. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **55**, 1695–1703.
- Schmitt R.J. and Holbrook S.J. (1984) Gape-limitation, foraging tactics and prey size selectivity of two microcarnivorous species of fish. *Oecologia* **63**, 6–12.
- Schoener T.W. (1983) Field experiments on interspecific competition. *The American Naturalist* **122**, 240–285.
- Schoener T.W. (1974) Resource Partitioning in Ecological Communities. *Science* **185**, 27–39.
- Schwarz R. and Perez J.A.A. (2010) Growth model identification of short-finned squid *Illex argentinus* (Cephalopoda: Ommastrephidae) off southern Brazil using statoliths. *Fisheries Research* **106**, 177–184.
- Seibel B.A. and Drazen J.C. (2007) The rate of metabolism in marine animals: environmental constraints, ecological demands and energetic opportunities. *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences* **362**, 2061–78.
- Shulman G.E. and Love R.M. (1999) *Advances in Marine Biology. Vol. 36. The Biochemical Ecology of Marine Fishes*. Academic Press, London.
- Silveira I.C.A. da, Calado L., Castro B.M. de, Cirano M., Lima J.A.M. and Mascarenhas A.D.S. (2004) On the baroclinic structure of the Brazil Current-Intermediate Western Boundary Current system at 22°-23°S. *Geophysical Research Letters* **31**, 1–5.

- Simberloff D. (1972) Properties of the Rarefaction Diversity Measurement. *American Naturalist* **106**, 414–418.
- Smith A., Priede I.G., Bagley P.M. and Addison S.W. (1997) Interception and dispersal of artificial food falls by scavenging fishes in the abyssal Northeast Atlantic: early-season observations prior to annual deposition of phytodetritus. *Marine Biology* **128**, 329–336.
- Smith C.R. (1985) Food for the deep sea: utilization, dispersal, and flux of nekton falls at the Santa catalina basin floor. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers* **32**, 417–442.
- Smith J.L.B. (1968) New & interesting fishes from deepish water off Durban, Natal & Southern Mozambique. *Oceanographic Research Institute. Investigational Report N.19* **19**, 30.
- Smith K.L., Edelman J.L. and Baldwin R.J. (1992) Abyssopelagic fauna in the central North Pacific: comparison of acoustic detection and trawl and baited trap collections to 5800 m. *Deep Sea Research* **39**, 659–685.
- Smith K.L. and Kaufmann R.S. (1993) Mobile megafaunal activity monitored with a time-lapse camera in the abyssal North Pacific. *Deep Sea Research* **41**, 2307–2324.
- Smith K.L., Kaufmann R.S. and Baldwin R.J. (2001) Pelagic – benthic coupling in the abyssal eastern North Pacific: An 8-year time-series study of food supply and demand. *Limnology & Oceanography* **46**, 543–556.
- Smith K.L., Ruhl H.A., Bett B.J., Billett D.S.M., Lampitt R.S. and Kaufmann R.S. (2009) Climate, carbon cycling, and deep-ocean ecosystems. *PNAS* **106**, 19211–19218.
- Sokolova M.N. (1994) Euphausiid “dead body rain” as a source of food for abyssal benthos. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers* **41**, 741–746.
- Sokolova M.N. (1997) Trophic Structure Of Abyssal Macrobenthos. In: *Advances in Marine Biology*, Vol. 32. (eds J.H.S. Blaxter, A.J. Southward, A.V. Gebruk, E.C. Southward and P.A. Tyler). Academic Press, pp. 429–528.
- Sokolova M.N., Vinogradova N. and Burmistrova I. (1996) “Rain of dead bodies” as a source of food for the ultraabyssal macrobenthos in the Orkney trench. *Oceanology* **35**, 539–543.
- Soto J.M.R. (2001) Deep-sea fishes in the stomach contents of the bluntnose sixgill shark *Hexanchus griseus* (Bonnaterre, 1788)(Chondrichthyes, Hexanchidae), caught off southern brazilian coast. *Mare Magnum* **1**, 171–172.
- Stein D.L. (1980) Description and occurrence of macrourid larvae and juveniles in the northeast Pacific Ocean-off Oregon, U.S.A. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers* **27A**, 889–900.

- Stein D.L. (1985) Towing large nets by single warp at abyssal depths: methods and biological results. *Deep Sea Research* **32**, 183–200.
- Stein D.L. and Percy W.G. (1982) Aspects of reproduction, early life, history, and biology of macrourid fishes off Oregon, U.S.A. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers* **29**, 1313–1329.
- Stergiou K.I. and Fourtouni H. (1991) Food habits , ontogenetic diet shift and selectivity in Zeus faber Linnaeus , 1758. *Journal of Fish Biology* **39**, 589–603.
- Stergiou K.I. and Karpouzi V.S. (2002) Feeding habits and trophic levels of Mediterranean fish. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* **11**, 217–254.
- Stevens D.W. and Dunn M.R. (2010) Different food preferences in four sympatric deep-sea Macrourid fishes. *Marine Biology* **158**, 59–72.
- Stoner A.W. (2004) Effects of environmental variables on fish feeding ecology: implications for the performance of baited fishing gear and stock assessment. *Journal of Fish Biology* **65**, 1445–1471.
- Stowasser G., McAllen R., Pierce G.J., Collins M.A., Moffat C.F., Priede I.G. and Pond D.W. (2009) Trophic position of deep-sea fish—Assessment through fatty acid and stable isotope analyses. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers* **56**, 812–826.
- Swadling K.M., Slotwinski A.S., Ritz D.A., Gibson J.A.E. and Hosie G.W. (2008) Guide to the marine zooplankton of south eastern Australia. Available at: www.tafi.org.au/zooplankton [Accessed November 2, 2011].
- Syväranta J., Harrod C., Kubicek L., Cappanera V. and Houghton J.D.R. (2012) Stable isotopes challenge the perception of ocean sunfish *Mola mola* as obligate jellyfish predators. *Journal of fish biology* **80**, 225–31.
- Tarling G.A. and Johnson M.L. (2001) Satiation gives krill that sinking feeling. *Current Biology* **16**, 83–84.
- Turner S.J., Thrush S.F., Hewitt J.E., Cummings V.J. and Funnell G. (1999) Fishing impacts and the degradation or loss of habitat structure. *Fisheries Management and Ecology*, 401–420.
- Tyler P.A. (2003) *Ecosystems of the Deep Oceans*. Elsevier.
- Tyler P.A. (1988) Seasonality in the deep-sea. *Oceanography and Marine Biology* **26**, 227–258.
- Urban M.C. (2007) Predator size and phenology shape prey survival in temporary ponds. *Oecologia* **154**, 571–80.
- Valls M., Quetglas A., Ordines F. and Moranta J. (2011) Feeding ecology of demersal elasmobranchs from the shelf and slope off the Balearic Sea (western Mediterranean). *Scientia Marina* **75**, 633–639.

- Vaske-Jr T., Vooren C.M. and Lessa R.P. (2004) Feeding habits of four species of Istiophoridae (Pisces: Perciformes) from northeastern Brazil. *Environmental Biology of Fishes* **70**, 293–304.
- Vinogradov M.E. (1997) Some Problems of Vertical Distribution of Meso- and Macroplankton in the Ocean. In: *Advances in Marine Biology*, Vol. 32. Academic Press, pp. 2–92.
- Vögler R., Milessi A.C. and Duarte L.O. (2008) Changes in trophic level of *Squatina guggenheim* with increasing body length: relationships with type, size and trophic level of its prey. *Environmental Biology of Fishes* **84**, 41–52.
- Wallace R.K. (1981) An assessment of diet overlap Indexes. *Transactions of the American Fisheries Society* **110**, 72–76.
- Watling L. and Norse E.A. (1998a) Disturbance of the Seabed by Mobile Fishing Gear: A Comparison to Forest Clearcutting. *Conservation Biology* **12**, 1180–1197.
- Watling L. and Norse E.A. (1998b) Effects of Mobile Fishing Gear on Marine Benthos. *Conservation Biology* **12**, 1178–1179.
- Webb T.J., Tyler E.H.M. and Somerfield P.J. (2009) Life history mediates large-scale population ecology in marine benthic taxa. *Marine Ecology Progress Series* **396**, 293–306.
- Wei C., Rowe G.T., Escobar-Briones E., *et al.* (2010) Global patterns and predictions of seafloor biomass using random forests. *PloS one* **5**, e15323.
- Weikert H. (1982) The Vertical Distribution of Zooplankton in Relation to Habitat Zones in the Area of the Atlantis II Deep, Central Red Sea. *Marine Ecology* **8**, 129–143.
- Wilde P.A.W.J.D., Duineveld G.C.A., Berghuis E.M., Lavaleye M.S.S. and Kok A. (1998) Late-summer mass deposition of gelatinous phytodetritus along the slope of the N. W. European Continental Margin. *Progress in Oceanography* **42**, 165–187.
- Wilson R.R. and Smith K.L. (1984) Effect of near-bottom currents on detection of bait by the abyssal grenadier fishes *Coryphaenoides* spp., recorded in situ with a video camera on a free vehicle. *Marine Biology* **84**, 83–91.
- Wishner K.F. (1980) The biomass of the deep-sea benthopelagic plankton. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers* **27A**, 203–216.
- Wishner K.F. and Gowing M.M. (1987) In situ filtering and ingestion rates of deep-sea benthic boundary-layer zooplankton in the Santa Catalina Basin. *Marine Biology* **366**, 357–366.
- Witte U. (1999) Consumption of large carcasses by scavenger assemblages in the deep Arabian Sea: observations by baited camera. *Marine Ecology Progress Series* **183**, 139–147.

- Yamamura O. (1997) Scavenging on discarded saury by demersal fishes off Sendai Bay, northern Japan. *Journal of Fish Biology* **50**, 919–925.
- Yasuda F. (1960) The types of food habits of fishes assured by stomach content examination. *Bulletin Of The Japanese Society Of Scientific Fisheries* **26**, 653–662.
- Yasuno N., Chiba Y., Shindo K., Fujimoto Y., Shimada T., Shikano S. and Kikuchi E. (2011) Size-dependent ontogenetic diet shifts to piscivory documented from stable isotope analyses in an introduced population of largemouth bass. *Environmental Biology of Fishes* **93**, 255–266.
- Yau C., Collins M.A., Bagley P.M., Everson I. and Priede I.G. (2002) Scavenging by megabenthos and demersal fish on the South Georgia slope. *Antarctic Science* **14**, 16–24.
- Yeh J. and Drazen J.C. (2009) Depth zonation and bathymetric trends of deep-sea megafaunal scavengers of the Hawaiian Islands. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers* **56**, 251–266.
- Zar J.H. (2010) *Biostatistical analysis*, 5th edn. Prentice-Hall.

Apêndice 1. Manuscrito:

Grenadier Fishes (Gadiformes, Macrouridae) from Upper Slope of Southern Brazil: Distribution, Biomass, Biological Aspects, and their relations with Oceanographic Processes

SUMMARY

<i>Abstract</i>	177
<i>Resumo</i>	177
1. Introduction	178
2. Material and Methods	179
2.1. Study Area	179
2.2. Vessels, Fishing Gear and Oceanographic Data.....	180
2.3. Biological Data	181
2.4. Distribution, Densities, Abundances and Biomass Estimates	182
3. Results.....	183
3.1. Oceanographic Conditions and Seasonal Variability	183
3.2. Grenadiers Data	184
<i>Coelorinchus marinii</i>	185
<i>Malacocephalus occidentalis</i>	186
<i>Malacocephalus laevis</i>	187
<i>Lucigadus ori</i>	188
<i>Ventrifossa macropogon</i>	188
<i>Ventrifossa mucocephalus</i>	188
<i>Hymenocephalus billsam</i>	189
3.3. Distribution in Relation to Oceanographic Conditions.....	189
3.4. Abundances and Total Biomass Estimates.....	189
<i>Macrouridae</i> Contribution to the Total Teleosts	190
4. Discussion	190
4.1. Composition, Richness and Distribution.....	190
4.2. Oceanographic Features	192
4.3. Oceanography and Distribution Patterns: habitat use to provide optimal physiological conditions.....	193
4.4. Oceanography and Abundance Patterns	194
4.5. Segregation by Sexes.....	197
4.6. Settlement and Recruiting.....	198
5. Conclusions	201
6. References	204
7. Tables.....	212
7. Tables.....	212
8. Figures.....	214

Abstract:

Macrourids are among the most abundant and diverse demersal fishes in all deep oceans, including the Southwestern Brazilian continental slope. Although not targeted by fisheries in Brazil, are among the main components of bottom trawl discards on the slope, suffering impact equivalent to the target species. We use data from two seasonal bottom trawl surveys conducted by REVIZEE Program to provide information on distribution, abundances, densities, size-composition and biomass estimates for seven species. The total biomass was estimated at 5.5 and 8.3 kt respectively in winter-spring and summer-autumn. *Coelorinchus marinii* and *Malacocephalus occidentalis* comprised 98% of the biomass. For these two abundant species we build surface maps with spawning areas, feeding index, sex and immature/mature ratios and relate to oceanographic processes, providing insights on strategies and important processes regulating distribution and abundance patterns. Both species showed a marked seasonal variation in the extent and location of spawning areas. Most *C.marinii* females were mature (90%), suggesting an early maturation during pelagic phase and acquiring demersal habit just prior the onset of maturation, while *M.occidentalis* showed few matures females and settle to bottom well before maturity. We describe three processes responsible for distribution and abundance patterns found in these species. It is suggested that the high biomass of Macrouridae results from high productivity, biomass accumulation and high mortality rates of organisms caused by mesoscale processes (anticyclonic eddies), which supplies high availability of carcasses, providing the advantage to surpass other teleosts. This study highlights the importance of the study of ocean dynamics, combining biological and oceanographic observations, trying to understand the role of mesoscale physical processes on the distribution and abundance patterns of species.

Resumo:

Os macrourídeos estão entre os mais abundantes e diversos peixes de águas profundas em todo o mundo, incluindo o talude superior do Sudeste-Sul do Brasil. Embora não sejam alvo da pesca no Brasil, estão entre os principais componentes do descarte da pesca de arrasto no talude, sofrendo impacto equivalente às espécies-alvo. Foram utilizados dados de dois cruzeiros sazonais com arrasto de fundo do Programa REVIZEE para fornecer as estimativas de abundâncias, densidades, composições de comprimentos e estimativas de biomassas de sete espécies de macrourídeos do talude superior do Sudeste-Sul do Brasil. A biomassa total foi estimada em 5,5 e 8,3 kt respectivamente no inverno-primavera e verão-outono. *Coelorinchus marinii* e *Malacocephalus occidentalis* compuseram 98% da biomassa. Para estas duas espécies, dados de abundâncias, distribuição, índices de alimentação, áreas de desova, proporção de sexos e tamanho de maturação são apresentados e relacionados aos processos oceanográficos, fornecendo uma visão sobre estratégias e ciclo de vida na região. Ambas as espécies apresentaram marcada sazonalidade na extensão e localização das áreas de desova. A maioria das fêmeas de *C.marinii* estavam maduras (90%), sugerindo uma fase pelágica curta, e que adquirem hábito demersal pouco antes da maturação, enquanto *M.occidentalis* apresentou muitos indivíduos juvenis, indicando assentamento ao fundo bem antes do início da maturação. São descritos três processos responsáveis pelos padrões de distribuição e abundância destas espécies. É sugerido que as elevadas biomassas de Macrouridae são resultantes da alta produtividade, acumulação de biomassa e elevadas taxas de mortalidade de organismos provocadas por processos de mesoescala (e.g. vórtices anticiclônicos), que combinada com maiores disponibilidades de carcaças, fornecem a vantagem para superar outros teleosteos. O trabalho destaca a importância do estudo da dinâmica dos oceanos, combinando observações biológicas e oceanográficas, tentando entender o papel dos processos físicos de mesoescala sobre a distribuição e abundância desses peixes.

1. Introduction

Also known as grenadiers or rattails, the family Macrouridae is the most diverse (+400 spp.), abundant and widespread of the Order Gadiformes, inhabiting deep waters from outer-shelf to hadal trenches (>6,000m) and from Arctic to Antarctica (Cohen *et al.* 1990; Iwamoto 2008).

Grenadiers and many other deep sea fishes have undergone drastic reductions in biomass by overfishing mainly due to lack of biological data for evaluation and appropriate management (Gage and Tyler 1992; Merrett and Haedrich 1997; Devine *et al.* 2006; Devine and Haedrich 2008). Predicted times to recover from initial overfishing is estimated to be from decades to over a century in absence of fishing (Baker *et al.* 2009). Despite their importance, the knowledge about the biology of most of the Macrourids is still poorly known. This is also true about those found in Brazilian waters, of which only some data on their feeding are available (Martins 2000; Muto *et al.* 2005).

To support the establishment of the Brazilian Exclusive Economic Zone (EEZ), during the late 1990s, the Brazilian government established the large-scale REVIZEE Program, that took place the entire Brazilian coast to gather oceanographic and biological data (MMA 2006). In two bottom trawl surveys carried by Revizee in Central (11°S-22°S) and Southern (23°S-34°40'S) coasts, the grenadiers showed the highest biomass and richness in the continental upper-slope (Costa *et al.* 2007; Haimovici *et al.* 2008).

In the early 2000s, a fleet of large foreign vessels was allowed to fish in the continental slope of Southern Brazil (Perez *et al.* 2003, 2009; Dallagnolo *et al.* 2009) supposedly to develop the fishery of underexploited resources and decrease the pressure on the heavily exploited shelf resources. However, most living resources inhabiting deep-waters shows low resilience of fishing and many K-selection attributes as low fecundity, late maturity, slow growth and high longevity (Morato *et al.* 2006; Norse *et al.* 2012). The Brazilian upper-slope resources have not proved to be different: the high initial yields were not sustained (Dallagnolo *et al.* 2009; Perez *et al.* 2009), demonstrating the low replenishment rate of stocks. Although no macrourid is a target species in Brazilian fisheries, they are among the main components in the discards of the bottom-trawl fisheries targeting aristeid shrimps (Pereira 2009, 2011;

Perez *et al.* 2012) and demersal fishes (Haimovici *et al.* 2008) suffering the same fishing pressure as the target species of these fisheries.

Exploratory bottom trawl surveys can provide important information on the distribution and abundance of fish resources (Saville 1977). Despite low precision and several sources of bias, surveys can be especially helpful in the initial stages of fisheries, providing rough estimates of the biomass, distribution and the potential yield of the assessed resources (Gulland 1983).

We present the results of two REVIZEE bottom trawl surveys carried out simultaneously to the onset of the deep-sea fisheries, providing the first estimates of biomass, densities, proportion on overall teleosts and size structures to support the assessment and conservation of these deep sea fishes. Furthermore, for the two main species, *Coelorinchus marinii* and *Malacocephalus occidentalis*, data on abundances, distribution, spawning areas, sex ratios, size structure and feeding activity were related to oceanographic conditions that prevailed in the region at the time of the surveys, providing an insight on their life cycle in the region.

2. Material and Methods

2.1. Study Area

The study area included the Southern Brazilian outer-shelf to upper-slope, from 100-600 m depth, between 23°S (Cabo Frio) and 34°40'S (Chuí), covering 152,350 km² (Figure 1). The northern area (sectors **C** and **D**) is known as Southeastern Brazilian Bight (**SBB**), while for the southern area (sectors **A-B**) we will use the term Southern Brazilian Slope (**SBS**).

The general circulation pattern of water masses that flow over the outer-shelf and continental slope consists of southward flow of warm and salty waters of the Brazil Current (**BC**) and a northward flow of cooler and less salty waters of Antarctic origin (Piola *et al.* 2000). The BC is typically a baroclinic western boundary current flowing southward on the continental slope in the first 500m of depth (Piola and Matano 2001). The Tropical Water (**TW**) is warm and oligotrophic, occupying the surface layer and getting stronger and farther south in summer-autumn. Under the TW up to 500-700m deep, flows the nutrient-rich, South Atlantic Central Water (**SACW**). The Antarctic Intermediary Water (**AAI**) flows northward usually below SACW.

In the outer shelf and slope a strong thermocline occurs throughout the year. The productivity is increased by important mesoscale processes that occur continuously.

In the SBB, the dynamics is strongly influenced by intrusion of SACW and the frequent meandering TW. On the shelf-break and slope, the meanderings of BC create strong frontal zones and interacts with bottom topography commonly evolving into eddies (**Figure 1**) that pumps SACW for the euphotic zone and induce shelf-break upwelling (Campos *et al.* 1995, 2000; Silveira *et al.* 2000; Castro *et al.* 2006). Due to these processes, there is an increase in primary (Gaeta and Brandini 2006) and zooplanktonic productivity (Franco *et al.* 2005, 2006; Katsuragawa *et al.* 2006; Lopes *et al.* 2006a,b). During spring and summer, the shelf-break upwelling are coupled with wind-driven upwelling tied to seasonal cycles of wind stress (Campos *et al.* 2000). In a recent review, Braga and Niencheski (2006) found the main upwelling areas at latitudes 22°S, 24°S and 28°S, pictured on **Figure 1**.

In the SBS area, a strong front (Subtropical Shelf Front, **STSF**) starts between 32-34°S and follow the 100-200 m isobaths, close to the shelf-break (**Figure 1**), separating the southward tropical and subtropical waters of BC (warm and salty) from the northward waters of Antarctic origin (cold and less salty) (Piola *et al.* 2000). During the winter-spring, slope upwelling occurs near 28°S (Cape of Santa Marta) caused by meanders and eddies of TW, and during the spring and summer, they are also induced by Ekman transport due to prevailing NE winds (**Figure 1**). Southern to 31°S, the slope upwelling occur more frequently during the winter-spring, caused by eddies in the confluence zone of Brazil and Malvinas/Falklands Currents (Garcia 1998; Odebrecht and Castello 2001).

2.2. Vessels, Fishing Gear and Oceanographic Data

Two oceanographic vessels operated roughly simultaneously in southern (R/V “Atlântico Sul”, 39.5m, 860HP, Federal University of Rio Grande-FURG) and southwest (R/V “Soloncy Moura” 26m, 600HP, Brazilian Environmental Agency-IBAMA) regions. A double-warp Engel Star ballom trawl net, with 18m of horizontal opening, with 439 meshes of 160 mm stretched between opposite knots in the mouth, and 27 mm in the codend was used with a trawling speed of 3 knots. Further details on

the surveys, vessels, equipments and trawling gear, including plants, can be obtained in [Haimovici et al. \(2008\)](#).

To investigate oceanographic features and its variability, CTDs (SBE-19, Sea-Bird Electronics in sectors A-B, Falmouth Scientific in sectors C-D) were deployed logging profiles of temperature and salinity. Surface maps were created with bottom and surface temperatures and salinities for each survey using *Ocean Data View V4.5* software ([Schlitzer 2012](#)) with *DIVA* (Data-Interpolating Variational Analysis) gridding ([Troupin et al. 2008](#)). Surface maps of the abundances (kg/km²) on hauls were also constructed for each species and season.

Distances between isobaths are very small in some points (and hence the trawls) ([Figure 1](#)), and gridding methods on usual map projections causes poor adjustment and misleading interpretation. A methodology applying the ODV program was developed to allow better visualization and good adjust of gridding, which is described apart ([Anexo 6. Método de Projeção do Perfil dos Cruzeiros no Software Ocean Data View](#)

).

To verify if bottom temperatures differ between areas and seasons, factorial ANOVA models were analysed separately for each depth strata (100m), using areas (SBB and SBS) and surveys (winter-spring and summer-autumn) as factors. Similarly, to examine if the macrourids change their distribution depths or bottom temperatures, additional ANOVA were used using the same factors. Assumptions for the tests (e.g. homoscedasticity, normality) were assessed, and multiple comparisons (post-hoc) were made with the Scheffé test ([Zar 2010](#)).

2.3. Biological Data

After each trawl, the catch were classified, counted, and weighed. *Few large catches were subsampled onboard*. The following information was recorded: total length (TL, mm), total weight (TW, 0.1g), gonad weight (GW, 0.01g) and stomach contents weight (SW) (0.001g). Fullness (FI) and Gonadosomatic Indexes (GSI) were calculated as $FI=100*SW/(TW-SW-GW)$ and $GSI=100*GW/(TW-SW-GW)$ for *C.marinii* and *M.occidentalis* only. Unsexed specimens were left as “indeterminate”. Corrections were used to remove the percentage by weight of the stomach membrane, which was weighed together with the food contents in the specimens of SBB ([Anexo 7.](#))Anexo 1.

To locate potential spawning areas and feeding peaks, gridded surface maps were built with the average values of GSI and FI in each haul, highlighting areas with values above 50% of the overall means. Recruitment of juveniles and sex segregation were also analysed on surface maps by highlighting areas where proportions of juveniles/adults and females/males were higher than 75%. Specimens with TL below LM50% (the size at which 50% attain maturation) were considered juveniles. For *C. marinii* was TL=214mm for and for *M. occidentalis* TL=344mm (authors, unpublished data, Anexo 8). To reduce bias, hauls with less than 5 data were excluded from the maps based on means, and 10 for those based on ratios.

2.4. Distribution, Densities, Abundances and Biomass Estimates

Two seasonal bottom trawl surveys were conducted in 2001-2002, following a random sampling design, stratified by depth and latitudinal sectors (Table 1). The first survey occurred in winter-spring (late June to mid October), followed by a summer-autumn survey (mid February to late March) using the same trawl positions. Altogether 113 hauls made in winter-spring survey, and 111 in summer-autumn survey. Surface maps included 18 hauls of a sequential Revizee survey (Madureira 2002) using the same vessel and gear. Abundances, densities and biomass of grenadiers were estimated only with hauls below 200m depth (143 hauls) were used, since only two trawls in shallower waters caught macrourids.

Abundances (kg/km²) and densities (numbers/km²) were estimated using the swept-area method. The swept area calculated multiplying the estimated net wingspread by the swept distance. Total biomass estimates (tonnes) in the study area were calculated multiplying the mean abundances by the area of each strata (Table 1). The total number of fishes in each sector/season by length classes was estimated by multiplying the total abundance by the proportion of fishes in each length class. No correction was made for differences in catchability among species. Further details of the methodology are described in Haimovici *et al.* (2009). Contribution of macrourids to the total teleosts collected on surveys was calculated on abundances on each haul and for the total biomass.

3. Results

3.1. Oceanographic Conditions and Seasonal Variability

Surface maps created with bottom and surface temperature and salinity collected in each survey were presented in [Figure 2](#).

Bottom conditions: During the *winter-spring*, the nutrient-rich SACW occupies the entire outer-shelf and slope up to 450m in the south (sector A), 500m in sectors B-C, and up to 550m in sector D. A large orthogonal intrusion (tongue) of colder and less salty SACW ($<12.5^{\circ}\text{C}$) is observed reaching the shelf break between $25\text{--}26^{\circ}\text{S}$, and a smaller also occurred at 29°S . The AAI occurred in intrusions at 400 m in sector A ($33\text{--}34^{\circ}\text{S}$) and 600m in sector C (27°S). Steep gradients occurred between 200-300m in the southernmost (AB) and also in sector C at 150m. During the *summer-autumn*, SACW occupied the entire area between 100-400m, and by 25°S is noted to plunge 600m deep. A tongue of colder and less salty SACW intrudes to up 200m, smaller and further south than observed in the winter-spring survey. Below 400m, SACW is replaced by SACW-AAI mixture. AAI occurs in the southernmost sector and also scattered meandering below 500m. The higher gradients lie in 150m in sector A and at 300m in sectors B and D.

Surface conditions: During the *winter-spring*, the cold waters of Antarctic origin were observed occupying the entire shelf and slope between 100-600m, limiting the TW to about 28°S . A potential warm eddy ($\varnothing\approx 100\text{km}$, or a meander of TW) was observed at $30\text{--}31^{\circ}\text{S}$ above the 500m isoline. The less salty water seen between $33\text{--}35^{\circ}\text{S}$ probably is a mixture of La Plata runoff and Antarctic waters. In *summer-autumn* the warm, salty and oligotrophic TW gets stronger, covering the entire continental shelf and slope to 33°S , pulling the colder surface waters of Antarctic origin to further south.

Statistic comparisons: Factorial ANOVAs were used to analyse each depth stratum (100m) separately. Bottom temperatures in each depth strata were significantly different between SBS and SBB (except in 200-299m), and they did not showed seasonal changes or interactions ([Table 2](#), [Figure 3](#)). Moreover, the SBS showed lower bottom temperatures compared to SBB only in the deeper strata (300-600m), while an inversion occurred in the shallowest stratum (100-200m). This inversion was caused by an orthogonal intrusion of SACW in the region of $24\text{--}26^{\circ}\text{S}$.

3.2. Grenadiers Data

Altogether, 23,183 macrourids weighing 1,563 kg of eight species were captured: Marini's grenadier *Coelorinchus marinii* Hubbs 1934; *Hymenocephalus billsam* Marshall & Iwamoto 1973; Bronze whiptail *Lucigadus ori* (Smith 1968); Softhead grenadier *Malacocephalus laevis* (Lowe 1843), Western softhead grenadier *Malacocephalus occidentalis* Goode & Bean 1885; Common Atlantic grenadier *Nezumia aequalis* (Günther 1878); Longbeard grenadier *Ventrifossa macropogon* Marshall 1973; Slimehead grenadier *Ventrifossa mucocephalus* Marshall 1973. The collected species were reported by [Bernardes et al. \(2005\)](#) and [Caires \(2008\)](#). Preserved specimens are held at the MZUSP and FURG collections.

The macrourids occurred in 118 hauls (50%) between 152 and 619m depth, increasing in frequency with depth: in only 2% of the hauls over outer-shelf and shelf-break (<200m), in 23% at 200-299m, 67% at 300-399m and in all hauls below 400m.

For seven species, the bathymetric and latitudinal distribution pattern of relative biomass per survey is presented on [Figure 4](#). The distribution maps, sex ratios, proportion of size composition by sexes, and size composition of total estimated number by surveys and sectors are presented in [Figure 4 to 7](#).

The most abundant were *C.marinii* and *M.occidentalis*, which together represented 96.7% in number and 97% in weight of all macrourid catches. The remaining species were uncommon or rare, and a single specimen of *Nezumia aequalis* was caught ([Table 3](#)).

The two abundant species, *C.marinii* and *M.occidentalis* occurred in the same areas, with virtually complete spatial overlap and very similar abundance patterns ([Figure 4](#)), showing moderate-high correlation between abundances in hauls (Pearson coefficient $\rho=0,586$). The other species however, had their distribution centers in deeper waters and presents distinct latitudinal patterns ([Figure 4](#)). Although some species occur on the same depth ranges, it is possible to observe recurrent patterns in abundances. The relative biomass increases towards deeper waters, as well as the number of species. The mean number of species in hauls was 2.68 (IC95%= ± 0.22). Although the abundances of macrourids had higher values in summer-autumn (60%), they were not statistically different.

Coelorinchus marinii

It was the most abundant macrourid in all areas, comprising 82% in number and 70.9% of weight, with a total of 19,018 specimens weighing 1,109.3kg. It was present in 9.2% of 120 hauls above 300m depth, 23% of 39 hauls between 200-299m, 66.7% of 33 trawls between 300-399m and in all 85 trawls below 400m. The abundance increased towards deeper waters, was higher in northern areas and in summer-autumn survey (**Figure 4**).

Females were larger (ANOVA $p=0.0000$, $F_{(1;3733)}=598.86$), and heavier (ANOVA $p=0.0000$, $F_{(1;4089)}=1124.9$) than males, leading to distinct length composition (**Figure 5**). The pooled length composition was similar between seasons and areas, except for sector A (Southern) which have a slightly higher proportion of smaller (juvenile) specimens (**Figure 5**). The estimated numbers were five to tenfold higher in sectors B-C in both seasons (**Figure 5**). The ratio of females was lower in some areas, mainly in summer-autumn (**Figure 5**).

C.marinii showed a clear trend for larger (and heavier) specimens to occur in deeper waters (ANOVA $p=0.0000$, $F_{(3;780)}=22.2$) (**Figure 8**), the so called “bigger-deeper” effect (a positive relationship with size and depth), suggesting its displacement to deeper waters as they grow.

The ratio of females/males was almost constant between depth strata, about 35% in winter-spring and 30% in summer-autumn, except the shallower in which a small number was sampled (**Figure 9**).

It occurred between 152-619m depth and bottom temperatures of 5.2-15.0°C, but almost all were found between 6-11°C (97.9%) and below 350m (92.5%) (**Figure 10**).

The abundance surface maps of *C.marinii* (**Figure 12 a-b**) showed areas with very high concentrations in sector C between 400-600m depth, with up to 1,500 kg/km². This pattern was observed in both seasons. The shallower distribution limit in these maps shows that they start to occur in shallower waters in the south and deeper to the north.

The average Fullness Index (FI) on each sample (haul) was used as a proxy for food availability (**Figure 12 c-d**). In SBS area, *C.marinii* showed an average FI=1,0% (**Capítulo alimentação**), and values 50% higher (FI=1,5%) were highlighted on maps. Not all samples from SBB were analyzed, but those showed higher FI values. High FI values were found in winter-spring between 25-28°S (sector C), in SBB area.

Spawning females (GSI>3%) were abundant in all sectors during winter-spring; in summer-autumn were found in smaller proportions and scattered, only concentrated in the sector A, deeper waters of sectors C-D, and at 300m in 28°S (Figure 12 e-f).

A slightly higher proportion of juveniles were found in shallower waters (thus higher bottom temperatures) between 250-350m depth in both seasons, somewhat higher in winter-spring and northward (Figure 12 g-h), but no specific recruitment area was observed. As 91% of the specimens captured were above LM50% (214 mm TL, PAL=59 mm, authors, unpublished data, Anexo 8), the demersal population (vulnerable to fishing gear) is composed almost exclusively by adults (Figure 5, Figure 12 g-h).

There is no clear sex segregation (Figure 9, Figure 12 i-j). However, females were less numerous in summer-autumn (Figure 5, Figure 9) possibly caused by their displacement to deeper waters in the warmer season. The females showed a similar proportion in all depth strata, in which the species were well represented (Figure 9). Only a few small scattered areas present unequal sex ratio, not seasonally persistent, except perhaps, in deeper waters of sector C, where a large proportion of males was collected (Figure 12 i-j) in high abundances in both seasons.

Malacocephalus occidentalis

It was the second most important macrourid in number (14.7%) and weight (26.1%), with 3,403 specimens totalling 407.7kg. The frequency on trawls increases with depth, 50% in 300-399m, 84% in 400-499m and 92% in 500-600m. The abundance increase towards deeper waters, and was higher in northern area (81.9%) and similar between seasons (56.4% in summer-autumn) (Figure 4).

Females reach largest sizes (ANOVA $p=0.00000$, $F_{(1;1135)}=22.940$,) and weights (ANOVA $p=0.0000$, $F_{(1;1278)}=78.981$), which can be seen in length compositions (Figure 5). The length compositions showed multimodal structures, especially at southern sectors (Figure 5), both for males, females and juveniles, suggesting an age structure more complex than observed in *C.marinii*. Estimated numbers were four to tenfold higher in the sector C in both seasons (Figure 5).

Juveniles (TL<310mm) were found in higher numbers in sector A in both seasons, and in sector B only in summer-autumn, but were smaller in winter-spring and more numerous in summer-autumn (Figure 5).

M. occidentalis showed a steeper increase in body weight with depth (the “bigger-deeper” effect) (ANOVA $p=0.0000$, $F_{3;413}=59.6$; (Figure 8), indicating that they move to deeper waters with growth. As an expected result of such behavior, a reduction on proportion of juveniles with depth should be seen. Surprisingly, only juvenile females occurred in shallower waters (Figure 9), with a clear reduction toward deeper waters. A narrow strip of juveniles (mainly females) were observed between 300-400m depth in sectors A-C (Figure 13 g-j). Young males were found mostly at intermediary depths (400-500m). Both juvenile and adult males were almost absent in shallow strata (<400m) (Figure 9). Dense male aggregations occurred in deeper waters in high abundance areas at same locations in both seasons (Figure 13 i-j). There were no clear seasonal variations regarding the distribution by sexes of juveniles and adults (Figure 9).

It occurred between 204-619m depth, and 5.2-12.8°C, but most of specimens occurred below 400m (86.9%) and between 6-11°C (95.1%) (Figure 10).

The surface maps showed that the highest abundances (up to 600 kg/km²) occurred in the same positions in both surveys, between 400-600m in sector C, suggesting a persistent pattern over time (seasonal persistent pattern) (Figure 13 a-b).

The average Fullness Index (FI) in SBS area was 2.0% (Capítulo alimentação), and values above 3.0% were highlighted, suggesting higher food availability. High FI values were found in sector A in summer-autumn and in SBB (26-28°S, sector C) in both seasons (Figure 13 c-d).

Spawning females (GSI>3%) were abundant during winter-spring in deeper waters (>400m) of all sectors (Figure 13 e-f); during summer-autumn were restricted to 32-33°S (>400m) and deeper (600m) SBB waters (26-28°S).

Malacocephalus laevis

The species is very similar to *M.occidentalis*, but attains larger size (~70cm, 1.1kg) and is found in deeper waters. Most of the specimens (80.8%) and abundance (73%) were found in summer-autumn and between 27-30°S (Figure 4). There was a large gap of ~600km with no catches between the southernmost records (Figure 5). Sizes and weights did not differ between sexes (ANOVA for size $p=0.20439$, $F_{(1;86)}=1.6354$; and weight $p=0.60625$, $F_{(1;86)}=0.26764$), however, as only a few adults

were caught, the possibility of finding differences, as those showed by *M.occidentalis* cannot be excluded. Almost all specimens were sexually immature, with only two spawning females caught (TL=505mm, TW=437g, GSI=7.4% and TL=692mm, TW=1,105g, GSI=9.1%). Most specimens occurred below 450m (85.4%) and between 6-9°C (91.6%) (**Figure 10**).

Lucigadus ori

This species was absent in the northernmost sector (D), and their abundance increased southward, in opposition to most species (**Figure 4, Figure 6**). Most of specimens (69% in number, 83% in weight) were found in summer-autumn. No differences were found between sexes regarding size (ANOVA $p=0.17628$, $F_{(1;46)}=1.8862$,) and weights (ANOVA $p=0.19288$, $F_{(1;46)}=1.7463$). Most specimens were found below 400m depth (89.1%) and between 5-9°C (86.6%) (**Figure 10**). Mature females occurred in summer-autumn between 180-237mm TL, with highest GSI=6.2%.

Ventrifossa macropogon

The abundance increased northwards and was higher in summer-autumn (67%) (**Figure 4**), with 95.3% of specimens found in sectors C-D, with two isolated records in sector A (**Figure 6**). Females were larger (ANOVA $p=0.03360$; $F_{(1;72)}=4.6927$) and heavier (ANOVA $p=0.00931$; $F_{(1;94)}=7.0501$) than males. Almost all specimens were found below 550m (94.8%) and between 7-8°C (91.8%) (**Figure 10**). Mature females spanned 277-387mm TL and had highest GSI=4.1%.

Ventrifossa mucocephalus

The abundance increased northwards (**Figure 4**), like *M.macropogon*. Most specimens (87%) were caught in SBB between 23-25°S (**Figure 7**). A slightly higher abundance (64%) was found in summer-autumn (**Figure 4**). Most specimens occurred below 550m (82.6%), and all between 6-7°C (**Figure 10**). Only juveniles were found on southern area; length data from northern area were not available.

Hymenocephalus billsam

It was caught in all sectors except B (**Figure 6**), and 63% of its abundance was found in summer-autumn (**Figure 4**). Most specimens were caught below 500m (97.9%) and between 5-7°C (92.8%) (**Figure 10**). Specimens were not sexed.

3.3. Distribution in Relation to Oceanographic Conditions

Regardless of the season, nearly all ($\approx 96.7\%$) specimens of *C.marinii* and *M.occidentalis* were found between 5-11°C (**Figure 10**), in water masses identified as AAI, SACW and a mixture of both. Moreover, the shallower limits of both species showed that they start to occur in shallower waters in the south and deeper waters to the north (**Figure 12** and **Figure 13**), showing a close relation with the 9-10°C isotherms in both surveys (**Figure 2**).

Temperatures and depths in hauls where *C.marinii* and *M.occidentalis* were caught were used as proxies for their distribution. Results of factorial ANOVAs are presented in **Table 4**. They showed that, regardless the season, the average temperature of the fish in SBS did not differ from those that were in the SBB, but those who were in SBS were at significantly lower depths (**Figure 11**). This suggests that both species maintains its temperature by shifting to deeper or shallower waters, rather than maintain the same depth.

3.4. Abundances and Total Biomass Estimates

The surface maps of abundance of macrourids showed areas with very high concentrations (up to 2,200 kg/km²) (**Figure 14**). The sector C showed largest abundances, mainly concentrated between 400-600m depth, while the sector A had the lowest values. Four main concentrations occurred at approximately the same points in both seasons. In both seasons a trend is observed in the lower distribution limit, they occur in shallower waters in the south and deeper to the north.

The average abundances for each species and for the sum of macrourids are shown in **Table 5** and the total estimated biomass and their confidence intervals (95%) in **Table 6**. The average abundances were above 100 kg/km² in most strata below 300m deep. The highest average abundances were in the sectors B-C (25-29°S)

below 400m depth, and some strata have reached over 700 kg/km². The total estimated biomass of macrourids in the study area oscillated between 5,545 ton ($\pm 33\%$) and 8,301 ton ($\pm 28\%$) in winter-spring and summer-autumn, respectively. *C.marinii* accounted for 78%, *M.occidentalis* 20% and the five remaining species 2%.

The estimated numbers of *C.marinii* in the study area ranged from 82.2 to 104.4 million fishes in winter-spring and summer-autumn, respectively. For *M.occidentalis* the estimates ranged from 12.9 to 14.1 million fishes respectively for winter-spring and summer-autumn.

Macrouridae Contribution to the Total Teleosts

The proportion of macrourids to the teleosts is presented on [Figure 15](#). They formed the bulk of the catches at depths between 400-600m, mainly in sectors C and D. The contribution to the total teleosts biomass also increased towards deeper waters, in each 100m depth strata: 0.5%, 3.6%, 10.5% and 22.4%, but attained 30% in sector B and 42% in sector C between 500-600m.

4. Discussion

4.1. Composition, Richness and Distribution

Early research surveys in the Southern Brazilian continental slope registered four species, *C.marinii*, *M.occidentalis*, *M.laevis* and *L.ori* (as *Ventrifossa ori*) with bottom trawls ([Haimovici et al. 1994](#)), the second species occurred in longlines ([Haimovici et al. 2004](#)). *Macrourus holotrachys* Günther 1878 was only caught with traps and small vertical longlines, together with *C.marinii* ([Bernardes et al. 2005b](#)). *M.occidentalis*, *C.marinii* and *N.aequalis* were also recorded in commercial fisheries in this area ([Mincarone et al. 2004](#)). By adding *V.macropogon*, *V.mucocephalus* and *H.billsam*, the Revizee surveys increased to nine the species recorded in Southern Brazilian upper-slope. This number seems relatively small considering that Macrouridae is one of the most diverse fish families. However, this area was sampled to a depth of 600m, not including the mid- and lower-slope. In the adjacent Central Brazilian coast (11-22°S), for example, 25 species were recorded between 200-2000 m depth ([Melo et al. 2010](#)).

The depth ranges of all species caught were similar to other regions of the Atlantic. *C.marinii* and *M.occidentalis* were recorded in other regions between 200-600 m depth, common between 300-500m (Cohen *et al.* 1990). *M.laevis* has a worldwide distribution in tropical to temperate seas between 200-1000m (Iwamoto and Graham 2001). *L.ori* seems to occur only in temperate waters between 150-1150m in Australia, New Zealand and both sides of Southern Africa (Iwamoto and Anderson 1994; Anderson 2005b; Heemstra *et al.* 2006). However, there is uncertainty whether the species reported from Brazil is the same originally described in Africa. *V.macropogon* (439-1000m), *V.mucocephalus* (450-732m) and *H.billsam* (400-900m) are native from Western Central Atlantic, off Guyana into the Caribbean and the Gulf of Mexico (Marshall 1973; Cohen *et al.* 1990). In the central Brazilian coast, *C.marinii* was collected up to 776m, *M. occidentalis* and *M. laevis* to 822m, *H. billsam* up to 1,275m, *V. macropogon* between 545-2,271m, *V.mucocephalus* between 705-801m and *L.ori* was not found (Melo *et al.* 2010).

Thus, in our study area, besides *C.marinii* and *M.occidentalis*, the bulk of population of the remaining species presumably lies in deeper waters. Both *Ventrifossa* species occurred only in deeper waters, with the biomass increasing northwards, and together with *M.laevis*, they form a continuum with records in Central Brazilian coast.

The population of *L.ori* in South America seems restricted to 22-35°S, since it was not caught in Central Brazilian coast, its biomass increased southward, and it was not recorded in Uruguay or Argentina. However, taxonomic comparisons are necessary to check its specific status.

C.marinii was considered endemic to the Southwest Atlantic and South Georgia (Cohen *et al.* 1990), however, its distribution probably is more restricted. It was the most abundant macrourid in Southern Brazil, but rarely occurs in the central Brazilian coast (Costa 2003) as well in Uruguayan or Argentinian Waters (Cousseau *et al.* 2011). Moreover, the only specimens mentioned very apart from Brazil are the paratype of original description of Hubbs (1934), and one specimen collected around Malvinas/Falklands (51°57S-56°42W) Cousseau (1993). As the temperatures of both sites differ greatly from those of Brazil, they probably pertain to another species. Even if the identifications are confirmed, its presence seems to be very rare. Therefore, as Southern Brazil is the main distributional area, the species must be considered endemic to this region for management and conservation purposes.

The ontogenetic migration to deeper waters observed in *C.marinii* and *M.occidentalis* has been reported for macrourids (Middleton and Musick 1986; Macpherson and Duarte 1991; Moranta *et al.* 2007) and many other demersal species (Coggan *et al.* 1996). This phenomenon, known as "Heinckes Law" (Cushing 1975, 1976) or more popularly as the "bigger-deeper" effect, was studied by Macpherson and Duarte (1991), who found a positive relationship in 49 of 75 species (65%). The authors considering various hypotheses, and suggests that this pattern generally reflects a migration (or dispersal) towards the deep waters during ontogeny, were adults benefits from low metabolism and longer life at lower temperatures. The eggs and larvae from many species are transported by water masses and retained in shallower waters, were they may take advantage of increased production and fast growth. This behavior seems a natural movement in response to transport (dispersal) of eggs, larva and juveniles to shallow waters in order to return to "adult natural depth range" and his optimal physiological.

4.2. Oceanographic Features

An ortogonal intrusion of colder SACW in the region of 24-26°S (SBB) was observed in both surveys, stronger in winter-spring (Figure 2). The occurrence of cold water intrusions in this region (24-26°S) is not uncommon (Castro *et al.* 2006), being associated to the presence of cyclonic eddies (Castro *et al.* 1987; Campos *et al.* 1995).

Bakun (2006) mention that the SBB area has tendency to form large permanent (cyclonic) eddies. According to this author, a strong shear occurs between the fast and continuous flow and the slower water on the sheltered side of capes that protrude. Moreover, frictional effects of eddies and currents will tend to develop a train of interspersed divergent (upwelling) and convergent (downwelling) frontal eddies (Bakun 2006). Large divergent (cyclonic) eddies will tend to develop at coastside from the strong current, and convergent (anticyclonic) eddies will tend to develop offshore.

The Santa Marta Cape (28°S) shows a sheltered side after a protruding cape, fitting in the descriptions of Bakun (2006) for the SBB area, although on a smaller scale. Supporting this idea, Franco *et al.* (2006) found a convergent eddie at 31°S showing a very low abundance of ichthyoplankton in relation to adjacent areas, that can be explained if it represents a late stage eddy. Semi-stationary eddies have also been observed in this region (28-31°S) (Stevenson *et al.* 1998; Assireu *et al.* 2003).

Thus, probably the potential warm eddy observed at 31°S ([Figure 2](#)) was caused by shear instabilities similar to those that occur in SBB area.

4.3. Oceanography and Distribution Patterns: *habitat use to provide optimal physiological conditions*

Many macrourid species have a wide bathymetric range, found continuously from continental slope to abyssal plains ([Merrett and Marshall 1981](#)) and even in hadal trenches ([Merrett 1992](#); [Jamieson et al. 2009](#)). Particularly for macrourids of relatively shallow waters, as *C.marinii* and *M.occidentalis*, probably the pressure is not the main limiting factor. Thus, this limit of about 10-11°C is probably a tolerance limit (physiological constraint) or close to optimal temperature. This explains that in warmer SBB waters, they need to shift to deeper waters in order to maintain the optimal range of temperatures.

The ANOVA results also strongly suggest that bottom temperature is the main factor, and not depth, to determine the distribution of both species ([see 3.2.1](#)). Thus, changes in bottom temperatures of the order of one degree have potential to alter their distribution, foraging and spawning areas. This finding also suggests that temperature is a potential mechanism that triggers seasonal movements found in these species ([Fischer 2008](#)). This has a profound ecological significance: cooler waters moving over the shelf enable a temporary expansion on distribution areas, allowing foraging on shallow areas previously inaccessible and with higher food availability.

As stated by [Helfman et al. \(2009\)](#) “... choice of habitat reflects use of physiologically optimal environments rather than being the result of interactions with other species over limiting resources such as food or shelter”. Our results, however, does not take in account other potential factors as **competition**, **predation**, and **food availability**.

Competition between *C.marinii* and *M.occidentalis* was considered low ([Capítulo Ecología Trófica](#)), even regarding that they were found together in most of the hauls. **Predation** can also lead to habitat segregation or avoidance in some extent. However, to date only a few species were recorded preying macrourids in the study area ([Capítulo Ecología Trófica](#)) and almost all had suffered a considerable reduction in biomass because of overfishing ([Haimovici et al. 2009](#)), which may increase the biomass of Macrouridae by reducing predation. **Food availability** affects the survival, growth, condition and reproduction, playing an important role in distribution and

abundances. Macrourids commonly are scavengers (Bailey *et al.* 2007b; King *et al.* 2007), rapidly attracted by potential food sources (Priede *et al.* 1994a) and sometimes forming large aggregations. Most of such aggregations seems to be only a form of local disturbance (see Dayton and Hessler 1972). These aggregations cause only ephemeral heterogeneity in the distribution, unless that the food sources are available in the same areas and with some frequency. This seems to be precisely the role of some areas which present productive oceanographic features that have some regularity or are somewhat predictable, as some frontal zones and mesoscale processes.

4.4. Oceanography and Abundance Patterns

The deep sea environment is a result of a long-term stability and marked by low food availability, which is potentially the major limiting factor acting. The deep-sea fishes also evolved with (*and within*) this environment, taking advantage of any predictability (*predictable source*). Thus, areas with high concentration of macrourids suggest that these species are taking advantage of richer areas.

Higher abundances of macrourids were found in the same locations in both seasons, mainly between 24-29°S and 31-32°S inside the isobaths of 400-600m (Figure 14). Higher rates of stomach fullness (FI) were found roughly in the same areas (Figure 12, Figure 13).

The Bakun description of zones of permanent frontal eddy creation, induced by shear forces in sheltered areas after a protruding cape, fit well in three distinct areas: São Tomé Cape, São Sebastião, and Santa Marta Cape (Figure 1). These three areas show a high recurrence of meanderings and frontal eddies that induces upwellings and increases the biomass of phyto- and zooplankton (Campos *et al.* 1999, 2000; Silveira *et al.* 2000; Assireu *et al.* 2003; Brandini 2006; Gaeta and Brandini 2006; Lopes *et al.* 2006a). Part of the production induced by these mesoscale processes are advected to offshore areas and also are concentrated in convergent eddies and meanders, which in turn tend to form in slope areas at the oceanic side of Brazil Current.

Apart from divergent productive eddies, the convergent eddies are known to concentrate planktonic organisms that can resist the downwelling, and to induce large feeding aggregations of pelagic and mesopelagic fishes (Olson *et al.* 1994; Bakun 1996b; Mann and Lazier 2006). Indeed, many short-lived animals (<1yr, as

euphausiids, squids and mesopelagic fish) and large pelagic fishes show high biomass and interannual variation in those areas. The lanternfish, *Maurolicus stehmanii*, for example, has biomass oscillating between 0.5-1.5Mt (Haimovici *et al.* 2006a) and longevity of 0.6yr (Bellucco *et al.* 2004). Acoustic surveys show that its biomass centers were concentrated around these trapezoidal areas, and large aggregations are clearly related to convergent meandering of the Brazil Current (Madureira *et al.* 2005b). *Engraulis anchoita* also shows large concentrations near the inner boundary of the shelf-break fronts, with biomass ranging between 35kt to 1.9Mt, greatly depending on the oceanographic conditions (Castello 1997). *Illex argentinus* also has relatively large biomass (+30kt) with high interannual oscillations (Haimovici *et al.* 2009) and semelparous life-cycle, with longevity nearly 0.5yr in this area (Schwarz and Perez 2010; Bainy and Haimovici 2012). *Euphausia similis* presents peaks of higher biomass over slope waters (Montú *et al.* 1998), amounts 40-60% of the zooplankton captured in sampling nets in spring and summer (Gorri 1995), and has longevity estimated in 0.6yr in Japan waters (Hirota *et al.* 1990). Thus, the huge biomass of these organisms is therefore quickly renewed, and those that are not preyed upon in life, will perish and sink, becoming available to organisms on the ocean floor. Large pelagic fishes, as *Thunnus albacares* and *Katsuwonus pelamis* show larger yields in live-bait fisheries between 24-25°S and 200-400m and +800m depth (Ávila-da-silva and Vaz dos Santos 2007), certainly taking advantage of concentrated preys.

Moreover, inside convergent eddies, particles and organisms with no swimming power or depth control mechanisms will sink, leading to the accumulation of organic matter in the sediments below (Mann and Lazier 2006), and entering the deep sea food-chain through detritivores and deposit feeders. However, even those organisms with some vertical control will have to balance energies between preventing sinking and other vital functions (feeding, avoid predation), in an event which can last from days to weeks. Furthermore, convergent eddies normally have low nutrients for phytoplankton develop to feed trapped organisms (Bakun 1996b). Thus, frontal convergent eddies also induces high-mortality situations for a large range of marine animals (Olson *et al.* 1994; Bakun 2006).

Macrouridae contribution to overall teleosts: abundance and food availability

If the way that food is available to the seabed was similar between areas at the same depth, the proportion of Macrouridae on overall teleosts should be similar across

the sectors. But if in some areas the food is made available to benefit one of them, their biomass is expected to increase over the long-term. Thus, the higher proportion of Macrouridae in some areas (**Figure 15**) indicates that they are taking advantage to obtaining food over other teleosts. Macrourids are very adapted to search and locate prey by chemical clues (Marshall 1954, 1965; Wagner 2003; Bailey *et al.* 2007c), and to follow odor plumes (Priede *et al.* 1991), which suggests that the carcasses may be providing such advantage. Reinforcing this, Drazen *et al.* (2001, 2008b) found carcasses amounting 20-70% of weight in diet of larger macrourids in North Atlantic, suggesting that they supply much of energy for these populations. Fischer and Haimovici (in preparation) also found that in SBS, carcasses of pelagic and nectonic animals amount up to 20% of macrourids diet in average, depending of predator species and size. The energy supplied by carcasses is independent, faster and more energetic than the marine snow that sinks from the upper layers. It connects these predators to fluctuations in abundances of short-lived epi- and mesopelagic organisms, and also to the oceanographic processes that increases production and mortality rates (*i.e.* mesoscale frontal zones).

One antropogenic source of food to the seafloor is the fisheries discard. In Malvinas/Falklands slope waters, Laptikhovsky and Fetisov (1999) reported that offal from *Illex argentinus* fisheries amount 20-40% of volume of food in four species of demersal fishes, including one Macrouridae. They conclude that *Illex* offal may affect trophic interactions within this ecosystem, at least on fishery grounds. Macrourids are not used for consumption in Brazil, and nearly all are discarded onboard, and only a small portion is landed mixed with valuable fish. As the trawl used in our surveys is almost identical to those used in commercial fishing (Haimovici *et al.* 2009), our estimates of the proportion of Macrourids on total teleosts probably are quite similar to those in commercial fisheries (**Figure 15**). Therefore, a considerable portion of energy removed by fishing eventually return to the marine ecosystem, and may even feed scavenger macrourids.

We suggest that mesoscale processes that occur on the slope, coupled with the high biomass of pelagic organisms are partially responsible for the abundance patterns of macrourids. Thus, two requirements of Bakun's triad (Bakun 1996), **enrichment** and **concentration**, explain the high abundance areas found in upper slope of Southern Brazil.

Three processes that regulate the distribution and abundance of *C.marinii* and *M.occidentalis* emerge. The first is endogen and ontogenetic, causing a progressive

displacement to deeper waters with growth. The second causes the displacements to deeper or shallow waters to maintain the temperature, probably as physiological reflex to maintain the optimum metabolic. The third is related to mesoscale processes that regulates production, concentration, and food availability; it explains and regulates the local abundance and high feeding areas. The three processes are regulated by oceanographic conditions: while the distribution depth is regulated by temperature of water masses and their displacements (depending on large scale circulation), the local abundances will depend on mesoscale processes that regulate production, accumulation, mortality and sinking rates. Thus, the population dynamics of these species are directly tied to fluctuations in oceanographic conditions and the abundance of organisms in surface layers.

4.5. Segregation by Sexes

Large aggregations of mainly adult males of both species were found in the same areas and both seasons ([Figure 12](#), [Figure 13](#)), strongly suggesting sexual segregation. Another unexpected finding was that the juvenile females of *M.occidentalis* were segregated to shallow waters, and the juvenile males ([Figure 9](#), [Figure 13 g-j](#)). It is very possible that the “indeterminate juveniles” have a higher proportion of males than females, since the gonad of males were extremely small (attaining GSI=0.07% maximum) and much more indistinguishable than those from females, especially in smaller specimens. Even accounting for this, it does not balance the smaller proportion of juvenile males in shallower waters ([Figure 9](#)). Differences in sex ratio have been reported in some macrourid species but mostly for adults, probably as a result of deep water displacement of larger (female) specimens ([Orlov and Tokranov 2008](#), and references herein), but often may be related to a small area, depth ranges or number of collected specimens. It must also taken in account that the criterion used to define the LM50% is for females only. [Fossen et al. \(2003\)](#) observed male macrourids maturing at smaller sizes, then, if males have different maturation sizes or different growth rates, this proportion can be somewhat different.

Possible explanations include differences in size at maturity, growth rates, size of settlement to bottom, a delayed migration to deeper waters with growth or even complex mechanisms of sex segregation (or aggregation) by depth or areas.

Furthermore, as the size of the females is proportional to its fecundity, the strategy used by *M.occidentalis*, females staying more time in shallower waters, can decrease intraespecific competition, increase their growth rates, while provides a higher reproductive output in the food-poor deep sea and could also have a direct influence on survival. This “bet-hedging” strategy makes use of more predictable food sources during growth, increases offspring, and allows that part of the population spawns in shallow water, with distinct oceanographic features than those found in deeper waters.

4.6. Settlement and Recruiting

Considering the estimated length at which 50% of females of *C.marinii* matures as TL=214mm, we observe that the demersal population is composed almost exclusively by adults ([Figure 5](#), [Figure 13 g-i](#)). Nearly 90% of all the females caught were mature (observed by microscopy), and 95.7% were above LM50%. Few juveniles were caught, despite the fact that nets used a small codend (27mm), which allowed the capture of thousands of small size species (e.g. *Maurolicus stehmanii*) and juveniles of many specimens (e.g. 40mm TL *L.ori* and *H.billsam*). The smallest *C.marinii* was 94 mm TL, and 2% of the total was under 160mm, and 7.7% above 200mm. The absence of juveniles of *C.marinii* in bottom trawl catches strongly suggests that they had not acquired demersal habits. This means that they spend the juvenile stages on pelagic waters, settling to bottom just prior to the onset of maturation, at the same time that they are recruited to fisheries.

When converted to pre-anal length, the LM50% of *C.marinii* is 58,5mm, almost exactly the values estimated by ([D’Onghia et al. 1996, 1999, 2008](#)) for *C.coelorinchus* (60 and 61mm, respectively), a very similar species that lives in Mediterranean oligotrophic waters. However, almost all of the captured specimens (with bottom trawls between 250-750m) in the Mediterranean were immature ([D’Onghia et al. 1996, 1999, 2008](#)). This suggests that, although both species matures at the same size, the Mediterranean one acquires demersal habit much smaller and well before maturation. This may be related to the availability of food in each area. The very small juveniles of both species were not captured, which suggests that they are pelagic, like other species of Macrouride ([Merrett 1978, 1986, 2003](#); [Stein 1980](#); [Merrett and Haedrich 1997](#); [Pearcy 2000](#); [Busby 2005](#); [Fukui and Tsuchiya 2005](#); [Fukui et al. 2008, 2010](#);

Laptikhovsky 2010; Endo *et al.* 2010). In the Mediterranean, with warm water and limited food availability in surface waters, growth *C.coelorhynchus* is slow, and seems more advantageous to acquire demersal habit with smaller size to avoid predation and to reduce metabolic costs. Differently, the higher food availability in Southwest Atlantic allows rapid growth, so that *C.marinii* acquires demersal habit *sooner and* with greater size, simultaneously to maturation. Comparing these similar species, the availability of food apparently has great influence on the size at which they acquire demersal habit. *C.marinii* seems to use a strategy to take advantage of warmer productive waters to grow and mature faster staying shorter time in pelagic waters till demersal settlement.

M.occidentalis showed an opposite trend: few females were mature, and 70% of females were above the LM50%. Many demersal fishes only mature when somatic growth decrease or ceased, because in deeper waters, energy is available for growth or reproduction, but not both (Gordon *et al.* 1995). Delay the ontogenetic migration to deep water (food-poor and lower growth) and stay longer in shallow and more productive waters, taking advantage of higher growth rates while maturing may be a feasible strategy used by females of *M.occidentalis*.

Comparative studies, including other reproductive and age-growth aspects may show different growth rates and ages at demersal settlement.

Eggs and Larvae

While on planktonic stages, egg properties (density, ornamentation), larval behavior (e.g. diel vertical migration, DVM) and water currents must “work” together ensuring that, from thousands eggs and larvae produced, a minimum number must survive and reach bottom layers, while some need to be retained close to home sites (or else return later) in order to maintain original populations.

However, eggs and principally larval (and pre-juvenile) stages of Macrouridae are seldom observed (Mead *et al.* 1964). In Southern Brazil, in nine AREPE (1980-1982) and ECOPEL (1987-1991) surveys conducted on the shelf and slope between 30-34°30'S, only 30 Macrouridae larvae were captured between 60 and 700m depth (15.6-26°C, 30-36.4 psu) and none in Revizee (1997) survey (27°S-34°40S, 100-2000m) (Muelbert, JH, pers. comm., data from Ichthyoplankton Laboratory, FURG, Brazil). Marshall (1965) observed Macrouridae pelagic eggs (at >200m) and concluded that fertilization must occur near the bottom and the development should occur during the ascent to the upper layers. He also noted that the few larvae found where in

coastal or semi-enclosed areas, and that they are not found in slope regions, even in areas where they are very abundant and with well covered sampling. He concluded that unlike to other bathypelagic fishes, the Macrouridae must show some unusual history-life and that surface waters of open ocean does not seems to be used by early-life stages. Ehrlich et al. (1999) analysed a large series of ichthyoplankton data (11 surveys, 1992-1995) of Argentine/Falklands waters, and found nearly all eggs of *Coelorinchus fasciatus* and *Macrourus whitsoni* only on slope waters (400-1000), not above the shelf. They also did not found any Macrouridae larvae. Alevin stages (Merrett 1986) are rarely found, and by 2003 only 9-10 were found in the North Atlantic, despite the large sampling effort in different oceanic and coastal areas (Merrett 2003). Larval stages also are found rarely in some regions and eventually described (Merrett 1978; Stein 1980; Busby 2005; Fukui et al. 2008, 2009; Endo et al. 2010).

Juveniles of both species were found in warmer shallower waters (200-350m for *C.marinii* and 300-450m for *M.occidentalis*) (Figure 12 g-i, Figure 13 g-i), suggesting that recruitment occurs mainly at these depths. Thus, the retention areas of eggs, larvae and pre-settlement stages may act in these or in slightly shallower depths. Regardless of their origin or nature, fronts act as natural barriers to the dispersion of the larvae during early development (Mann and Lazier 2006), defining the overall distribution pattern of marine organisms (Brandini et al. 2000). Then, possibly the shelf-break (and slope) fronts, meanders, eddies and other mesoscale processes have great potential to be responsible for the retention of eggs and larvae of both species in waters favorable to their development. The frontal zones are well known to promote increased productivity (Franks 1992a; Olson et al. 1994; Acha et al. 2004; Bakun 2006) also observed in the SSS-SSB area with relatively regularity, thus providing part of the necessary conditions for the survival of larvae and juveniles.

Further studies are needed to describe eggs and larvae. Surveys coupled with oceanographic data collection are also needed to locate distribution areas, abundance of eggs and larvae, and the possible role of currents and mesoscale processes to transport and retention mechanisms.

5. Conclusions

- Eight species were found in Southern Brazilian slope between 200-600m: *Coelorinchus marinii*; *Hymenocephalus billsam*; *Lucigadus ori*; *Malacocephalus laevis*, *Malacocephalus occidentalis*; *Nezumia aequalis*; *Ventrifossa macropogon*; *Ventrifossa mucocephalus*;
- Frequency of occurrence of Macrouridae in hauls increased in with depth, occurring in all trawls below 400m;
- The two most common species, *C.marinii* and *M.occidentalis* showed complete spatial overlap and very similar density patterns, while the other species had their distribution centers in deeper waters and had distinct latitudinal patterns;
- The total macrourid biomass was estimated to be 5,545 t ($\pm 39\%$) and 8,301 t ($\pm 34\%$) in the winter-spring and summer-autumn surveys, respectively. Two species were responsible for nearly all (98%) biomass: *C.marinii* (78%) and *M.occidentalis* (20%);
- The highest abundances occurred in areas just offshore to those with high productivity, high biomasses of short-lived (prey) mesopelagic species, and incidence of frontal divergent meanders and eddies, and below areas where large semi permanent convergent eddies occur, suggesting that they are responsible by abundance patterns;
- It is suggested that the high Macrouridae biomass is a result of high productivity, biomass accumulation and high-mortality rates provided by mesoscale events, and combined with availability of carcasses, provides the advantage to overcome over all other teleosts;
- The Macrouridae had an important contribution to the teleosts biomass, increasing toward deep waters, and reaching 44% in some sectors, indicating an advantage over other fishes;
- Surface maps of abundance of macrourids showed areas with very high concentrations (up to 2,200 kg/km²);
- For management and conservation purposes, *C.marinii* should be considered endemic of Southern Brazil, as it have only (three) sparse occurrences in Uruguay and Argentina, and it was rarely caught to the north of Rio de Janeiro;
- *C.marinii* and *M.occidentalis* showed a “bigger-deeper” effect, indicating a clear displacement to deeper waters with growth;

- Temperature rather than depth seems to be the main factor regulating the bathymetric distribution of *C.marinii* and *M.occidentalis*. Thus, changes in bottom temperatures of the order of one degree can alter their distribution, foraging and spawning areas. Also, a close relation with Isotherms of 9-10°C suggests a physiological constraint or close to the upper tolerance limit of both species in the study area;
- *C.marinii* surface maps show very high concentrations (up to 2,000 kg/km²) in both seasons in the same points (sectors C-D, 400-600m depth). Those areas were associated with high feeding index, suggesting that these are important feeding grounds for the species;
- Both species showed a clear seasonality in the extent and location of spawning areas; both species spawned in all sectors during winter-spring, and concentrated in few and deeper areas in summer-autumn;
- During the winter-spring, *C.marini* showed high proportions of spawning females in the entire study area. In summer-autumn, the largest spawning areas were restricted to the sector A (300-600m) and sector C (500-600m);
- During the winter-spring, *M.occidentalis* had greater proportions of spawning females in the whole area, but in deep waters (500-600m). In summer-autumn, spawning peaks were found in the deepest area of the sector C (600m);
- Few females of *M.occidentalis* were mature, and only 21.5% of females were greater than LM50%, assuming demersal habit well before maturity;
- Most of *C.marinii* females were mature (90%), and very few juveniles were caught, showing that the demersal population was composed almost exclusively by adults and juveniles are pelagic. Thus, settling to bottom happens just prior to the onset of maturation, at the same time that they are recruited to fisheries. It seems to use a strategy to shorten the demersal settlement, taking advantage of warmer productive waters and high-growth rates to mature faster and to provides a higher reproductive output;
- Surface maps showed a recruitment aggregation of *M.occidentalis*, composed mainly by juvenile females in shallower waters (300-450m) 34-26°S, suggesting an important area for this population and presence of segregation mechanisms;
- Three processes that regulate the distribution and abundance of *C.marinii* and *M.occidentalis* emerge. The first is endogen and ontogenetic, causing a progressive displacement to deeper waters with growth. The second causes the displacements to deeper or shallow waters to maintain the temperature, probably as a reflex to maintain

the optimal physiological. The third is related to mesoscale processes that regulates production, concentration, and food availability; it explains and regulates the local abundance and high feeding areas. The last two processes are regulated by oceanographic conditions: while the distribution depth is regulated by temperature of water masses and their displacements (depending on large scale circulation), the local abundances will depend on mesoscale processes that regulate production, accumulation, mortality and sinking of carcasses (important food source). Thus, the population dynamics of these species are directly tied to fluctuations in oceanographic conditions and the abundance of organisms in surface layers;

- *The two areas (SSS-SBB) showed distinct bottom temperatures for the same depth stratum, but no seasonal variation;*

6. References

- Acha E.M., Mianzán H.W., Guerrero R.A., Favero M. and Bava J. (2004) Marine fronts at the continental shelves of austral South America: Physical and ecological processes. *Journal of Marine Systems* **44**, 83 – 105.
- Anderson M.E. (2005) Food habits of some deep-sea fish off South Africa's west coast and Agulhas Bank. 1. The grenadiers (Teleostei: Macrouridae). *African Journal of Marine Science* **27**, 409–425.
- Assireu A.T., Stevenson M.R. and Stech J.L. (2003) Surface circulation and kinetic energy in the SW Atlantic obtained by drifters. *Continental Shelf Research* **23**, 145–157.
- Ávila-da-silva A.O. and Vaz dos Santos A.M. (2007) Análise da pescaria com isca-viva e corrico realizada com o N/Pq “Malacostraca” (1980-1991). In: *A prospecção pesqueira e abundância de estoques marinhos no Brasil nas décadas de 1960 a 1990: Levantamento de dados e Avaliação Crítica*. (ed M. Haimovici). MMA/SMCQA, Brasília, pp. 153–163.
- Bailey D.M., King N.J. and Priede I.G. (2007a) Cameras and carcasses: historical and current methods for using artificial food falls to study deep-water animals (Draft). *Marine Ecology Progress Series* **350**, 179–191.
- Bailey D.M., Wagner H., Jamieson A.J., Ross M.F. and Priede I.G. (2007b) A taste of the deep-sea: The roles of gustatory and tactile searching behaviour in the grenadier fish *Coryphaenoides armatus*. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers* **54**, 99–108.
- Bainy M.C.R.S. and Haimovici M. (2012) Seasonality in Growth and Hatching of the Argentine Short-Finned Squid *Illex argentinus* (Cephalopoda: Ommastrephidae) Inferred from Aging on Statoliths in Southern Brazil. *Journal of Shellfish Research* **31**, 135–143.
- Baker K.D., Devine J.A. and Haedrich R.L. (2009) Deep-sea fishes in Canada's Atlantic: population declines and predicted recovery times. *Environmental Biology of Fishes* **85**, 79–88.
- Bakun A. (2006) Fronts and eddies as key structures in the habitat of marine fish larvae: opportunity, adaptive response and competitive advantage. *Scientia Marina* **70**, 105–122.
- Bakun A. (1996) *Patterns in the ocean. Ocean processes and marine population dynamics*. California Sea Grant College System, La Jolla, California.
- Bellucco A., Hara A., Almeida E.M. and Rossi-Wongtschowski C.L.D.B. (2004) Growth parameters estimates of *Maurolicus stehmanii* Parin & Kobylansky 1996 (Teleostei, Sternoptichyidae) from south and southeastern Brazilian waters. *Brazilian Journal of Oceanography* **52**, 195–205.
- Bernardes R.Á., Figueiredo J.L. de, Rodrigues A.R., Fischer L.G., Vooren C.M., Haimovici M. and Rossi-Wongtschowski C.L.D.B. (2005a) *Peixes da Zona Econômica Exclusiva da Região Sudeste do Brasil. Levantamento com armadilhas, pargueiras e redes de arrasto de fundo*. Edusp, São Paulo.
- Bernardes R.Á., Rossi-Wongtschowski C.L.D.B., Wahrlich R., Vieira R.C., Santos A.P. dos and Rodrigues A.R. (2005b) *Prospecção pesqueira de recursos demersais com armadilhas e pargueiras na Zona Econômica Exclusiva da Região Sudeste-Sul do Brasil*. Instituto Oceanográfico, USP.
- Braga E.S. and Niencheski L.F.H. (2006) Composição das massas de água e seus potenciais produtivos na área entre o Cabo de São Tomé (RJ) e o Chuí (RS). In: *O Ambiente*

- oceanográfico da Plataforma Continental e do Talude na Região Sudeste-Sul do Brasil*. (eds C.L.D.B. Rossi-Wongtschowski and L.A.S.-P. Madureira). Instituto Oceanográfico, USP, São Paulo, pp. 161–218.
- Brandini F.P. (2006) Hidrografia e produção biológica na região Sudeste-Sul do Brasil no contexto do Programa Revizee. In: *O Ambiente oceanográfico da Plataforma Continental e do Talude na Região Sudeste-Sul do Brasil*. (eds C.L.D.B. Rossi-Wongtschowski and L.S.-P. Madureira). Instituto Oceanográfico, USP, São Paulo, pp. 459–466.
- Brandini F.P., Boltovskoy D., Piola A.R., Kocmur S., Ro K., Abreu P.C. and Lopes R.M. (2000) Multiannual trends in fronts and distribution of nutrients and chlorophyll in the southwestern Atlantic (30–62°S). *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers* **47**, 1015–1033.
- Busby M.S. (2005) An unusual macrourid larva (Gadiformes) from San Juan Island, Washington, USA. *Ichthyological Research* **52**, 86–89.
- Caires R.A., Figueiredo J.L. de and Bernardes R.Á. (2008) Registros novos e adicionais de Teleósteos Marinhos na Costa Brasileira. *Papéis Avulsos de Zoologia* **48**, 213–225.
- Campos E.J.D., Gonçalves J.E. and Ikeda Y. (1995) Water mass characteristics and geostrophic circulation in the South Brazil Bight: Summer of 1991. *Journal of Geophysical Research* **100**, 18537–18550.
- Campos E.J.D., Piola A.R. and Miller J.L. (1999) Water mass distribution on the shelf and shelf-break upwelling in the Southeast Brazilian Bight. In: *Proceedings of The 10th Symposium on Global Change Studies 10-15 January 1999*, Vol. 298. American Meteorological Society, Dallas, TX, pp. 446–449.
- Campos E.J.D., Velhote D. and da Silveira I.C.A. (2000) Shelf break upwelling driven by Brazil Current Cyclonic Meanders. *Geophysical Research Letters* **27**, 751–754.
- Castello J.P. (1997) Pelagic Teleosts. In: *Subtropical Convergence Environments. The coast and sea in the Southwestern Atlantic*. (eds U. Seeliger, C. Odebrecht and J.P. Castello). Springer, Berlin, pp. 123–128.
- Castro B.M. de, Lorenzetti J.A., Silveira I.C.A. da and Miranda L.B.D. (2006) Estrutura Termohalina e Circulação na região entre o Cabo de São Tomé (RJ) e o Chuí (RS). In: *O Ambiente oceanográfico da Plataforma Continental e do Talude na Região Sudeste-Sul do Brasil*. São Paulo, pp. 359–446.
- Castro B.M. de, Miranda L.B.D. and Miyao S.Y. (1987) Condições hidrográficas na plataforma continental ao largo de Ubatuba: variações sazonais e em média escala. *Boletim do Instituto Oceanográfico* **35**, 135–151.
- Coggan R.A., Nolan C.P. and George M.J.A. (1996) Exploratory deep-sea fishing in the Falkland Islands, south-western Atlantic. *Journal of Fish Biology* **49**, 298–310.
- Cohen D.M., Inada T., Iwamoto T. and Scialabba N. (1990) *Gadiform Fishes of the World (Order Gadiformes). An Annotated and Illustrated Catalogue of Cods, Hakes, Grenadiers and other Gadiform Fishes Known to Date*. FAO, Rome.
- Costa P.A.S. (2003) Ictiofauna demersal profunda encontrada no talude continental brasileiro, entre o Rio Real (ba) e o Cabo de São Tomé (RJ). *PhD Thesis*, 191p.
- Costa P.A.S., Braga A.C., Melo M.R.S., Nunan G.W.A., Martins A.S. and Olavo G. (2007) Assembléias de teleósteos demersais no talude da costa central brasileira. In: *Biodiversidade da fauna marinha profunda na costa central brasileira.*, Vol. 24. (eds P.A.S. Costa, G. Olavo and A. Martins). Museu Nacional, Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, pp. 87–107.

- Cousseau M.B. (1993) Las especies del orden gadiformes del Atlántico sudamericano comprendido entre 34° y 55°S y su relación con las de otras áreas. *Frente Marítimo* **13**, 7–108.
- Cousseau M.B., Barbini S.A. and Figueroa D.E. (2011) The presence of southern fishes in the Argentinian continental shelf and adjacent areas. *Marine Biodiversity* **42**, 73–78.
- Cushing D.H. (1976) Biology of fishes in the pelagic community. In: *The ecology of the seas*. (eds D.H. Cushing and J.J. Walsh). Blackwell, Oxford, pp. 317–340.
- Cushing D.H. (1975) *Marine ecology and fisheries*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Dallagnolo R., Perez J.A.A., Pezzuto P.R. and Wahrlich R. (2009) The deep-sea shrimp fishery off Brazil (Decapoda: Aristeidae): development and present status. *Latin American Journal of Aquatic Research* **37**, 327–346.
- Dayton P.K. and Hessler R.R. (1972) Role of biological disturbance in maintaining diversity in the deep sea. *Deep Sea Research* **19**, 199–208.
- Devine J.A., Baker K.D. and Haedrich R.L. (2006) Deep-sea fishes qualify as endangered. *Nature* **439**, 29.
- Devine J.A. and Haedrich R.L. (2008) Population Trends and Status of Two Exploited Northwest Atlantic Grenadiers, *Coryphaenoides rupestris* and *Macrourus berglax*. In: *Grenadiers of the World Oceans: Biology, Stock Assessment, and Fisheries*. (eds A.M. Orlov and T. Iwamoto). American Fisheries Society Symposium 63., Bethesda, pp. 463–484.
- Drazen J.C., Buckley T.W. and Hoff G.R. (2001) The feeding habits of slope dwelling macrourid fishes in the eastern North Pacific. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers* **48**, 909–935.
- Drazen J.C., Popp B.N., Choy C.A., Clemente T., Forest L.D. and Smith K.L. (2008) Bypassing the abyssal benthic food web: Macrourid diet in the eastern North Pacific inferred from stomach content and stable isotopes analyses. *Limnology & Oceanography* **53**, 2644–2654.
- D'Onghia G., Basanisi M., Matarrese A. and Megli F. (1999) Reproductive strategies in macrourid fish: seasonality or not? *Marine Ecology Progress Series* **184**, 189–196.
- D'Onghia G., Maiorano P. and Sion L. (2008) A Review on the Reproduction of Grenadiers in the Mediterranean with New Data on the Gonad Maturity and Fecundity. In: *Grenadiers of the World Oceans: Biology, Stock Assessment, and Fisheries*. (eds A.M. Orlov and T. Iwamoto). American Fisheries Society, Bethesda, pp. 169–184.
- D'Onghia G., Tursi A. and Basanisi M. (1996) Reproduction of macrourids in the upper slope of the north-western Ionian Sea. *Journal of Fish Biology* **49**, 311–317.
- Ehrlich M.D., Sánchez R.P., Ciechomski J.D., Machinandiarena L. and Pájaro M. (1999) Ichthyoplankton composition, distribution & abundance on southern patagonian shelf & adjacent waters. *INIDEP documento científico* **5**, 37–65.
- Endo H., Nakayama N., Suetsugu K. and Miyake H. (2010) A larva of *Coryphaenoides pectoralis* (Gadiformes: Macrouridae) collected by deep-sea submersible from off Hokkaido, Japan. *Ichthyological Research* **57**, 272–277.
- Fischer L.G. (2008) Caracterização da Estrutura da Comunidade Nectônica demersal da plataforma externa e talude superior da região sul do Brasil. *MSc Dissertation*, 123.
- Fossen I., Jørgensen O.A. and Gundersen A.C. (2003) Roughhead Grenadier (*Macrourus berglax*) in the Waters off East Greenland: Distribution and Biology. *Journal of Northwest Atlantic Fishery Science* **31**, 285–298.

- Franco B.C., Muelbert J.H. and Mata M.M. (2006) Mesoscale physical processes and the distribution and composition of ichthyoplankton on the southern Brazilian shelf break. *Fisheries Oceanography* **15**, 37–43.
- Franco B.C., Muelbert J.H. and Mata M.M. (2005) *O ictioplâncton da quebra de plataforma da Região Sul do Brasil e sua relação com as condições ambientais*. Instituto Oceanográfico, USP, São Paulo.
- Franks P.J.S. (1992) Phytoplankton Blooms at Fronts Patterns, Scales, and Physical Forcing Mechanisms. *Reviews in Aquatic Sciences* **6**, 121–137.
- Fukui A., Takami M., Tsuchiya T., Sezaki K., Igarashi Y., Kinoshita S. and Watabe S. (2010) Pelagic eggs and larvae of *Coelorinchus kishinouyei* (Gadiformes: Macrouridae) collected from Suruga Bay, Japan. *Ichthyological Research* **57**, 169–179.
- Fukui A. and Tsuchiya T. (2005) Pelagic larvae of *Ventrifossa garmani* (Gadiformes: Macrouridae) from Suruga Bay and offshore waters of Japan. *Ichthyological Research* **52**, 311–315.
- Fukui A., Tsuchiya T., Sezaki K. and Watabe S. (2008) Pelagic eggs and larvae of *Coryphaenoides marginatus* (Gadiformes: Macrouridae) collected from Suruga Bay, Japan. *Ichthyological Research* **55**, 284–293.
- Gaeta S.A. and Brandini F.P. (2006) Produção primária do fitoplâncton na região entre o Cabo de São Tomé (RJ) e o Chuí (RS). In: *O Ambiente oceanográfico da Plataforma Continental e do Talude na Região Sudeste-Sul do Brasil*. (eds C.L.D.B. Rossi-Wongtschowski and L.S. Madureira). Editora da USP, São Paulo, pp. 219–264.
- Gage J.D. and Tyler P.A. (1992) *Deep-Sea Biology. A Natural History of Organisms at the Deep-Sea Floor*. Cambridge University Press.
- Garcia C.A.E. (1998) Oceanografia Física. In: *Os Ecossistemas Costeiro e Marinho do Extremo Sul do Brasil*. (eds U. Seeliger, C. Odebrecht and J.P. Castello). Ecoscientia, Rio Grande, pp. 104–107.
- Gordon J.D.M., Merrett N.R. and Haedrich R.L. (1995) Environmental and biological aspects of slope dwelling fishes of the North Atlantic slope. In: *Proceedings of NATO Advanced Workshop on deepwater fisheries of the north Atlantic Slope*. (ed A.L. Hopper). Kluwer Academic Publishers, Amsterdam, pp. 1–27.
- Gorri C. (1995) Distribuição espaço-temporal e estrutura populacional de Euphausiacea (Crustacea) na região do extremo sul do Brasil (31040' S-33045' S).
- Gulland J.A. (1983) *Fish stock assessment, a manual of basic methods*, 1st edn. Wiley, New York, Chichester, UK.
- Haimovici M., Cergole M.C., Lessa R.P., Madureira L.S.-P., Jablonski S. and Rossi-Wongtschowski C.L.D.B. (2006) Capítulo 2. Panorama Nacional. In: *Programa REVIZEE. Avaliação do Potencial Sustentável de Recursos Vivos na Zona Econômica Exclusiva. Relatório Executivo*. MMA, Brasília, pp. 79–126.
- Haimovici M., Fischer L.G., Rossi-Wongtschowski C.L.D.B., Ávila Bernardes R. and Santos R.A. dos (2009) Biomass and fishing potential yield of demersal resources from the outer shelf and upper slope of southern Brazil. *Latin American Journal of Aquatic Research* **37**, 395–408.
- Haimovici M., Martins A.S., Figueiredo J.L. de and Vieira P.C. (1994) Demersal bony fish of the outer shelf and upper slope of the southern Brazil Subtropical Convergence Ecosystem. *Marine Ecology Progress Series* **108**, 59–77.
- Haimovici M., Rossi-Wongtschowski C.L.D.B., Bernardes R.Á., et al. (2008) *Prospecção pesqueira de espécies demersais com rede de arrasto-de-fundo na Região Sudeste-Sul do Brasil*. Instituto Oceanográfico, USP, São Paulo.

- Haimovici M., Ávila-da-silva A.O., Tutui S.L. dos S., Bastos G.C.C., Santos R.A. dos and Fischer L.G. (2004) Prospecção pesqueira de espécies demersais com espinhel-de-fundo na região sudeste-sul do Brasil. In: *Prospecção pesqueira de espinhel-de-fundo na Zona Econômica Exclusiva da Região Sudeste-Sul do Brasil*. (eds M. Haimovici, A.O. Ávila-da-silva and C.L. del B. Rossi-wongtschowski). Instituto Oceanográfico, USP, São Paulo, pp. 11–78.
- Heemstra P.C., Hissmann K., Fricke H. and Smale M.J. (2006) Fishes of the deep demersal habitat at Ngazidja (Grand Comoro) Island, Western Indian Ocean. *South African Journal Of Science* **102**, 444–461.
- Helfman G.S., Collette B.B., Facey D.E. and Bowen B.W. (2009) *The Diversity of Fishes. Biology, Evolution, and Ecology*, 2nd edn.
- Hirota Y., Nemoto T. and Marumo R. (1990) Life History of *Euphausia similis* (Crustacea, Euphausiacea) in Sagami Bay, Central Japan. *Journal of the Oceanographical Society of Japan* **46**, 237–249.
- Hubbs C.L. (1934) *Coelorhynchus marinii*, a new Macrouroid fish from Argentina and South Georgia. *Occasional Papers of the Museum of Zoology*, 1–11.
- Iwamoto T. (2008) A Brief Taxonomic History of Grenadiers. In: *Grenadiers of the World Oceans: Biology, Stock Assessment, and Fisheries*. (eds A. Orlov and T. Iwamoto). American Fisheries Society, Bethesda, EUA, p. 484.
- Iwamoto T. and Anderson M.E. (1994) Review of the grenadiers (Teleostei: Gadiformes) of Southern Africa, with descriptions of four new species. *Ichthyological Bulletin* **61**, 28 pages.
- Iwamoto T. and Graham K.J. (2001) Grenadiers (Families Bathygadidae and Macrouridae, Gadiformes, Pisces) of New South Wales, Australia. *Proceedings of the California Academy of Sciences* **52**, 407–509.
- Jamieson A.J., Fujii T., Solan M., Matsumoto A.K., Bagley P.M. and Priede I.G. (2009) Liparid and macrourid fishes of the hadal zone: in situ observations of activity and feeding behaviour. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **276**, 1037–1045.
- Katsuragawa M., Muelbert J.H. and Dias J.F. (2006) O ictioplâncton na região entre o Cabo de São Tomé (RJ) e o Chuí (RS). In: *O Ambiente oceanográfico da Plataforma Continental e do Talude na Região Sudeste-Sul do Brasil*. São Paulo, pp. 359–446.
- King N.J., Bailey D.M. and Priede I.G. (2007) Role of scavengers in marine ecosystems. *Marine Ecology Progress Series* **350**, 175–178.
- Laptikhovskiy V.V. (2010) Migrations and structure of the species range in ridge-scaled rattail *Macrourus carinatus* (Southwest Atlantic) and their application to fisheries management. *ICES Journal of Marine Science* **68**, 309–318.
- Laptikhovskiy V.V. and Fetisov A. (1999) Scavenging by fish of discards from the Patagonian squid fishery. *Fisheries Research* **41**, 93–97.
- Lopes R.M., Katsuragawa M., Dias J.F., Monica A., Muelbert J.H., Gorri C. and Brandini F.P. (2006a) Zooplankton and ichthyoplankton distribution on the southern Brazilian shelf: an overview. *Scientia Marina* **70**, 189–202.
- Lopes R.M., Montú M.A., Gorri C., Muxagata E., Miyashita L.K. and Oliveira L.P. (2006b) O Zooplâncton Marinho na região entre o Cabo de São Tomé (RJ) e o Chuí (RS). In: *O Ambiente oceanográfico da Plataforma Continental e do Talude na Região Sudeste-Sul do Brasil*. São Paulo, pp. 359–446.
- MMA (2006) *Programa REVIZEE. Avaliação do Potencial Sustentável de Recursos Vivos na Zona Econômica Exclusiva. Relatório Executivo*. MMA, Brasília.
- Macpherson E. and Duarte C.M. (1991) Bathymetric trends in demersal fish size: is there a general relationship? *Marine Ecology Progress Series* **71**, 103–112.

- Madureira L.S.-P. (2002) *Acústica e Pesca: um programa para amostrar os Ecos Fortes de Profundidade (EFPs) na plataforma externa e talude do Sudeste-Sul do Brasil Relatório Técnico*. Rio Grande.
- Madureira L.S.-P., Vasconcellos M.C., Weigert S.C., *et al.* (2005) Distribuição, abundância e interações ambientais de espécies pelágicas na Região Sudeste-Sul do Brasil, entre o Cabo de São Tomé (RJ) e o Chuí (RS). In: *Prospecção de recursos pesqueiros pelágicos na Zona Econômica Exclusiva da Região Sudeste-Sul do Brasil: hidroacústica e biomassas*. (eds L.S.-P. Madureira and C.L.D.B. Rossi-Wongtschowski). Instituto Oceanográfico, USP, São Paulo, pp. 63–126.
- Mann K.H. and Lazier J.R.N. (2006) *Dynamics of marine ecosystems: biological-physical interactions in the oceans*, 3rd ed. Blackwell Publishing, Malden.
- Marshall N.B. (1954) *Aspects of deep sea biology*. Philosophical Library, New York.
- Marshall N.B. (1973) Family Macrouridae. In: *Fishes of the Western North Atlantic, Part 6. Memoirs of the Sears Foundation for Marine Research.*, Vol. 6. (ed D.M. Cohen). Yale University, pp. 496–665.
- Marshall N.B. (1965) Systematic and biological studies of the Macrourid fishes (Anacanthini-Teleostii). *Deep Sea Research* **12**, 299–322.
- Martins A.S. (2000) Assembléias e guildas tróficas de peixes ósseos e cefalópodes demersais da plataforma continental e talude superior do extremo sul do Brasil. *PhD Thesis*, 169.
- Mead G.W., Bertelsen E. and Cohen D.M. (1964) Reproduction among deep-sea fishes. *Deep Sea Research* **11**, 569–596.
- Melo M.R.S., Braga A.C., Nunan G.W.A. and Costa P.A.S. (2010) On new collections of deep-sea Gadiformes (Actinopterygii: Teleostei) from the Brazilian continental slope, between 11° and 23° S. *Zootaxa* **2433**, 25–46.
- Merrett N.R. (1992) Demersal ichthyofaunal distribution in the abyssal eastern North Atlantic, With special reference to *Coryphaenoides (Nematonurus) armatus* (Macrouridae). *Journal of the Marine Biological Association of the UK* **72**, 5–24.
- Merrett N.R. (1986) Macrouridae of the eastern North Atlantic. *Fich. Ident. Plancton. Fich. Ident. Plancton* **173/174/17**, 1–14.
- Merrett N.R. (1978) On the identity and pelagic occurrence of larval and juvenile stages of rattail fishes (Family Macrouridae) from 60°N, 20°W and 53°N, 20°W. *Deep Sea Research* **25**, 147–160.
- Merrett N.R. (2003) *Preliminary guide to identification of early life history stages of bathygadid and macrourid fishes of western central North Atlantic*. Miami, Florida.
- Merrett N.R. and Haedrich R.L. (1997) *Deep-Sea Demersal Fish and Fisheries*. Chapman & Hall, London.
- Merrett N.R. and Marshall N.B. (1981) Observations on the ecology of deep-sea bottom-living fishes collected off northwest Africa (08°–27°N). *Progress In Oceanography* **9**, 185–244.
- Middleton R.W. and Musick J.A. (1986) The abundance and distribution of the family Macrouridae (Pisces: Gadiformes) in the Norfolk Canyon area. *Fishery Bulletin* **84**, 35–62.
- Mincarone M.M., Consulim C.E.N., Kitahara M.V., *et al.* (2004) Report on the demersal fishes sampled by onboard observers off southern Brazil. *Mare Magnum* **2**, 127–144.
- Montú M.A., Gloeden I.M., Duarte A.K. and Resgalla-Jr C. (1998) Zooplâncton. In: *Os ecossistemas costeiro e marinho do extremo sul do Brasil*. (eds U. Seeliger, C. Odebrecht and J.P. Castello). Ecoscientia, Rio Grande, pp. 43–46.

- Moranta J., Massutí E., Palmer M. and Gordon J.D.M. (2007) Geographic and bathymetric trends in abundance, biomass and body size of four grenadier fishes along the Iberian coast in the western Mediterranean. *Progress In Oceanography* **72**, 63–83.
- Morato T., Watson R., Pitcher T.J. and Pauly D. (2006) Fishing down the deep. *Fish and Fisheries* **7**, 24–34.
- Muto E.Y., Silva M.H.C. da, Vera G.R., Leite S.S.M., Navarro D.G. and Rossi-Wongtschowski C.L.D.B. (2005) *Alimentação e relações tróficas de peixes demersais da plataforma continental externa e talude superior da Região Sudeste-Sul do Brasil*. Instituto Oceanográfico — USP, São Paulo.
- Norse E.A., Brooke S., Cheung W.W.L., *et al.* (2012) Sustainability of deep-sea fisheries. *Marine Policy* **36**, 307–320.
- Odebrecht C. and Castello J.P. (2001) The Convergence Ecosystem in the Southwest Atlantic. In: *Coastal Marine Ecosystems of Latin America*. (eds U. Seeliger and B. Kjerfve). Springer, Berlin, pp. 147–165.
- Olson D.B., Hitchcock G.L., Mariano A.J., Ashjian C.J., Peng G., Nero R.W. and Podestá G.P. (1994) Life on the edge: Marine life and fronts. *Oceanography* **7**, 52–60.
- Orlov A.M. and Tokranov A.M. (2008) Some Ecological and Biological Features of Giant and Popeye Grenadiers in the Pacific Waters off the Northern Kuril Islands and Southeastern Kamchatka. In: *Grenadiers of the World Oceans: Biology, Stock Assessment, and Fisheries*, Vol. 63. (eds A.M. Orlov and T. Iwamoto). American Fisheries Society, Bethesda, pp. 225–260.
- Pearcy W.G. (2000) Pelagic capture of abyssobenthic macrourid fish. *Deep Sea Research* **23**, 1065–1066.
- Pereira B.N. (2009) Avaliação Preliminar do Impacto da Pesca de Arrasto Profundo no Sudeste e Sul do Brasil. *Bachelor's monograph*. 88p., 88.
- Pereira D.A. (2011) Análise dos padrões de diversidade da fauna acompanhante da pesca de camarão de profundidade no Sudeste-Sul do Brasil. *Bachelor's monograph*. 93p., 93.
- Perez J.A.A., Pereira B.N., Pereira D.A. and Schroeder R. (2012) Composition and diversity patterns of megafauna discards in the deepwater shrimp trawl fishery off Brazil. In: *6th World Fisheries Congress*. Edinburgh.
- Perez J.A.A., Pezzuto P.R., Wahrlich R. and Soares A.L. de S. (2009) Deep-water fisheries in Brazil: history, status and perspectives. *Latin American Journal of Aquatic Research* **37**, 513–541.
- Perez J.A.A., Wahrlich R., Pezzuto P.R., Schwingel P.R., Lopes F.R.D.A. and Rodrigues-Ribeiro M. (2003) Deep-sea Fishery off Southern Brazil: Recent Trends of the Brazilian Fishing Industry. *Journal of Northwest Atlantic Fishery Science* **31**, 1–18.
- Piola A.R., Campos E.J.D., Möller-Jr O.O., Charo M., Martinez C. and Möller O.O. (2000) Subtropical Shelf Front off eastern South America. *Journal of Geophysical Research* **105**, 6565–6578.
- Piola A.R. and Matano R.P. (2001) Brazil And Falklands (malvinas) Currents. In: *Encyclopedia of Ocean Sciences*. (ed J.H. Steele). Academic Press, Oxford, UK, pp. 340–349.
- Priede I.G., Bagley P.M., Armstrong J.D., Smith K.L. and Merrett N.R. (1991) Direct measurement of active dispersal of food-falls by deep-sea demersal fishes. *Nature* **351**, 647–649.
- Priede I.G., Bagley P.M., Smith A., Creasey S. and Merrett N.R. (1994) Scavenging deep demersal fishes of the Porcupine Seabight, North-east Atlantic: observations by baited camera, trap and trawl. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* **74**, 481–498.

- Saville A. ed (1977) *Survey methods of appraising fishery resources*. FAO, Rome.
- Schlitzer R. (2012) Ocean Data View. (<http://odv.awi.de>).
- Schwarz R. and Perez J.A.A. (2010) Growth model identification of short-finned squid *Illex argentinus* (Cephalopoda: Ommastrephidae) off southern Brazil using statoliths. *Fisheries Research* **106**, 177–184.
- Silveira I.C.A. da, Schmidt A.C.K., Campos E.J.D., Godoi S.S. de and Ikeda Y. (2000) A Corrente do Brasil ao Largo da Costa Leste Brasileira. *Revista Brasileira de Oceanografia* **48**, 171–183.
- Stein D.L. (1980) Description and occurrence of macrourid larvae and juveniles in the northeast Pacific Ocean-off Oregon, U.S.A. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers* **27A**, 889–900.
- Stevenson M.R., Dias-brito D., Stech J.L. and Kampel M. (1998) How do cold water biota arrive in a tropical bay near Rio de Janeiro, Brazil? *Continental Shelf Research* **18**, 1595–1612.
- Troupin C., Ouberdous M., Machín F., Rixen M., Sirjacobs D. and Beckers J.-M. (2008) Three-dimensional analysis of oceanographic data with the software DIVA. In: *EGU General Assembly 2008*. European Geosciences Union, Vienna.
- Wagner H.-J. (2003) Volumetric analysis of brain areas indicates a shift in sensory orientation during development in the deep-sea grenadier *Coryphaenoides armatus*. *Marine Biology* **142**, 791–797.
- Zar J.H. (2010) *Biostatistical analysis*, 5th edn. Prentice-Hall.

7. Tables

Table 1. Areas (in km²) and number of fishing hauls by depth and sector for winter-spring (ws) and summer-autumn (sa) surveys.

depth (m)	Southern Brazilian Slope (SBS)						Southeastern Brazilian Bight (SBB)						Total	
	sector A			sector B			sector C			sector D				
	area	ws	sa	area	ws	sa	area	ws	sa	area	ws	sa	area	hauls
100-149	7,524	6	5	16,723	8	9	17,123	6	4	14,960	5	6	56,330	49
150-199	7,869	4	4	15,283	4	3	20,353	6	4	8,110	2	5	51,615	32
200-299	2,237	5	4	6,456	7	6	5,762	4	3	3,121	3	3	17,576	35
300-399	1,247	5	4	3,460	3	4	2,450	4	5	1,857	1	5	9,014	31
400-499	1,458	5	5	3,534	3	3	2,924	6	5	1,675	3	3	9,591	33
500-600	1,882	5	5	2,995	3	3	2,217	9	6	1,130	6	7	8,224	44
Total	22,217	30	27	48,451	28	28	50,829	35	27	30,853	20	29	152,350	224

Table 2. Results of factorial ANOVAs for bottom temperature on hauls, using areas and seasons as factors, run separately for each bathymetric stratum.

	Bottom temperature									
	100-199m		200-299m		300-399m		400-499m		500-600m	
	F	p	F	p	F	p	F	p	F	p
Area (SBS vs SBB)	9.43	0.0029	1.41	0.2449	12.98	0.0012	23.98	0.0000	13.48	0.0007
Season (winter-spring vs summer-autumn)	0.06	0.8027	0.78	0.3838	0.18	0.6760	0.85	0.3647	0.43	0.5168
Area*Season	0.32	0.5725	0.56	0.4615	0.10	0.7551	0.00	0.9526	0.07	0.7998

Table 3. Total catches, mean sizes, weights and environmental parameters of macrourids in research cruises. SD=Standard deviation. Asterisks denote contribution <1%.

Species	Total catches		Depth (m)		Bottom temp (C)		Salinity		Total Length (mm)		Total Weight (g)	
	Number (%)	Weight, kg (%)	Mean (SD)	Range	Mean (SD)	Range	Mean (SD)	Range	Mean (SD)	Range	Mean (SD)	Range
<i>C.marinii</i>	19,018 (82)	1,109.3 (70.9)	445.1 (109)	152-619	8.8 (2.2)	5.2-15	35 (0.8)	34.2-37.1	242.6 (26.3)	94-330	55 (18)	2-180
<i>M.occidentalis</i>	3,403 (14.7)	407.7 (26.1)	468.1 (92.7)	204.5-619	8.4 (1.7)	5.2-12.8	35.1 (0.8)	34.2-37.1	350.5 (66.3)	105-523	128.6 (76.1)	2-454
<i>L.ori</i>	137*	1.7*	473.9 (92.3)	222-602	7.8 (1.9)	5.3-14	34.7 (0.6)	34.2-36.6	191.5 (26.2)	104-237	15 (6.5)	2.2-28
<i>M.laevis</i>	130*	14.7*	519 (64.3)	404-619	8.1 (1.5)	5.7-12.8	35.2 (0.9)	34.3-37	341.1 (68.4)	211-692	104.4 (127.2)	22.6-1105
<i>N.aequalis</i>	1*	0.05*	534.5		6.3		34.4		240		50	
<i>H.billsam</i>	243 (1.1)	1*	557.5 (46.5)	438-610	6.4 (0.8)	5.2-8	34.6 (0.6)	34.2-36.6	81.3 (12.3)	50-112	2 (0.8)	0.5-4
<i>V.macropogon</i>	213*	13.6*	582.8 (26.4)	534.5-619	7 (0.7)	5.9-8	35.3 (1)	34.4-37	258.1 (52.5)	86-387	56.4 (34.3)	2.2-203.6
<i>V.mucocephalus</i>	23*	0.6*	578.9 (28.3)	532.5-605	6.8 (0.4)	6-7.4	35.5 (1.2)	34.4-37	194.6 (16.5)	166-215	19.8 (4.4)	12-26
Total	23,183	1,563	471.2 (103.9)	152-619	8.4 (2)	5.2-15	35 (0.8)	34.2-37.1	269.7 (65.8)	50-692	73.2 (55.6)	0.5-1105

Table 4. Results of full factorial ANOVAs, testing for differences on bottom temperatures and distribution depths of *C.marinii* and *M.occidentalis* using as factors areas (SBS/ SBB) and season (winter-spring/ summer-autumn).

Dependent Variable →		Depth				Bottom temperature			
		<i>C.marinii</i>		<i>M.occidentalis</i>		<i>C.marinii</i>		<i>M.occidentalis</i>	
		F	p	F	p	F	p	F	p
Factor	Area	11.83	0.00082	21.07	0.00001	2.48	0.11841	0.51	0.47809
	Season	1.24	0.26820	0.54	0.46302	0.98	0.32394	1.27	0.26395
	Area*Season	0.46	0.49897	0.00	0.99283	2.42	0.12302	0.35	0.55789

Table 5. Mean abundances (kg/km²) of macrourids.

		winter-spring survey				summer-autumn survey			
		SBS		SBB		SBS		SBB	
depth		sector A	sector B	sector C	sector D	sector A	sector B	sector C	sector D
Macrouridae	200-299	25.7	13.2	3.0	0.4	31.6		0.2	
	300-399	105.7	134.7	6.0		172.7	240.0	1.1	112.1
	400-499	50.7	137.4	346.9	149.5	203.8	352.0	735.5	228.7
	500-600	48.6	329.0	715.7	250.8	159.1	200.9	758.5	278.5
C. marinii	200-299	19.9	13.2	3.0	0.4	0.6		0.2	
	300-399	95.2	123.8	4.0		161.2	237.3	1.1	97.1
	400-499	27.6	134.1	299.9	135.5	145.8	331.2	681.3	149.6
	500-600	35.5	247.7	449.8	167.8	104.2	135.4	393.2	173.1
M.occidentalis	200-299	5.6				30.8			
	300-399	10.5	10.9	2.0		11.5	2.7		15.0
	400-499	22.8	1.7	47.0	11.6	54.5	17.0	52.6	79.1
	500-600	11.6	68.6	261.4	70.3	50.4	38.1	353.8	71.0
M.laevis	400-499		1.6		2.4	2.4	3.4	1.2	
	500-600		11.9	0.03	2.8		25.9	7.9	8.9
Lucigadus ori	400-499	0.032				1.12	0.39	0.43	
	500-600	0.488	0.620	0.019		2.30	1.54		0.01
V.macropogon	500-600			4.0	9.7	0.3		3.3	24.3
V.mucocephalus	500-600		0.3	0.1	0.2				1.1
H.billsam	500-600	1.0		0.3	0.1	1.9		0.3	0.2

Table 6. Total estimated biomass and the respective confidence interval (CI90%) by surveys and average contribution to Macrouridae biomass; *percentual of increase of biomass in summer-autumn surveys.*

depth range of estimates	taxon	winter-spring survey			summer-autumn survey			relative contribution	% of increase in summer-autumn
		Biomass (ton)	IC90% (ton)	IC90% (%)	Biomass (ton)	IC90% (ton)	IC90% (%)		
200-600m	Macrouridae	5,545	1,814	33%	8,301	2,362	28%		50%
	<i>C. marinii</i>	4,318	1,478	34%	6,502	2,142	33%	78%	51%
	<i>M. occidentalis</i>	1,150	458	40%	1,620	587	36%	20%	41%
400-600m	<i>M.laevis</i>	49	58	119%	124	121	97%	1,18%	155%
	<i>L.ori</i>	3	2	67%	13	6	48%	0,11%	362%
500-600m	<i>V.macropogon</i>	20	15	74%	35	27	77%	0,39%	79%
	<i>V.mucocephalus</i>	1.18	1.41	120%	1.28	0.95	74%	0,02%	9%
	<i>H.billsam</i>	2.80	1.37	49%	4.48	4.69	105%	0,05%	60%

8. Figures

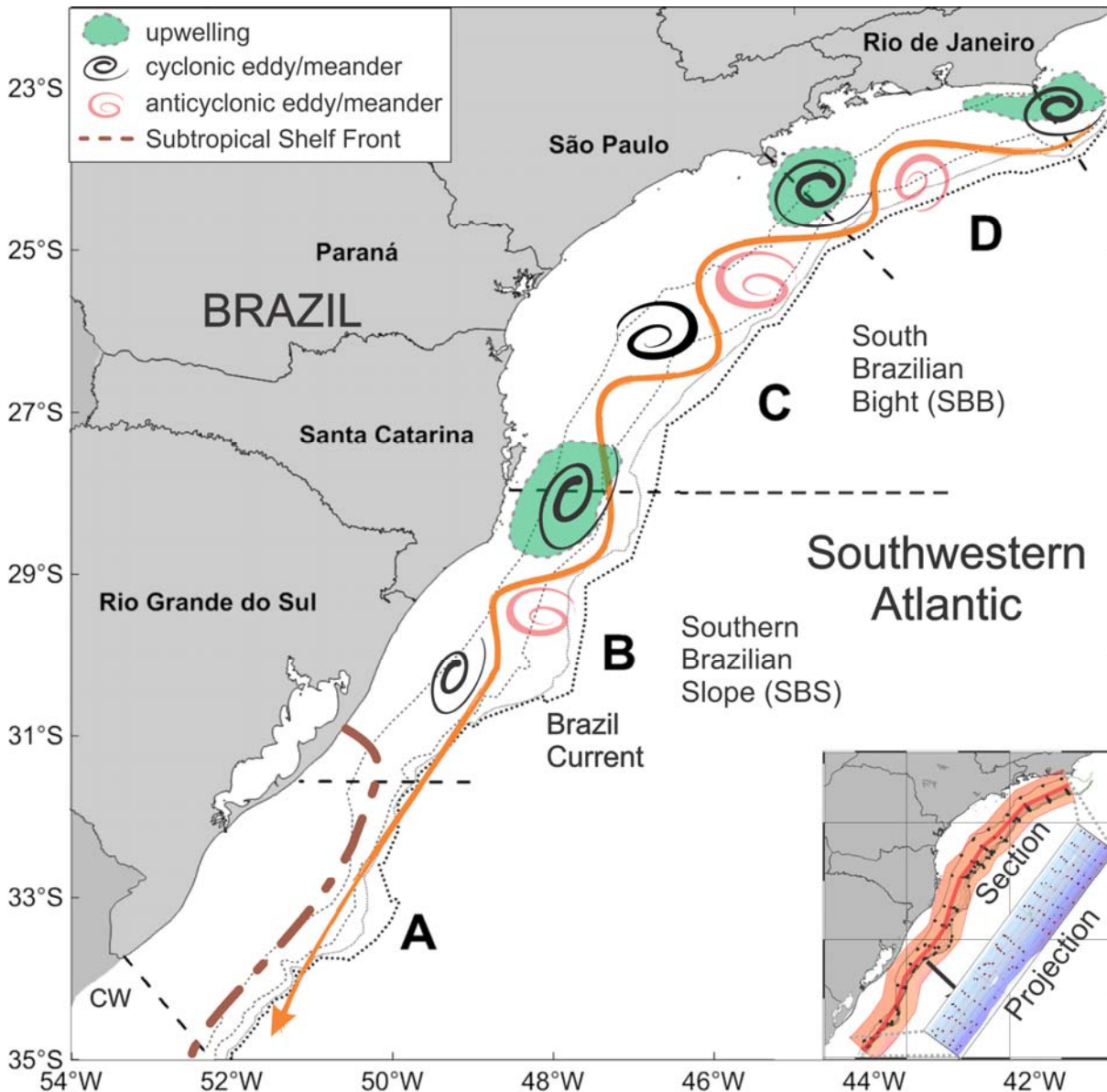


Figure 1. The study area with subdivisions (SBS, with sectors A-B, and SBB, with sectors C-D), main currents and enrichment processes occurring on the outer-shelf to upper-slope: the meandering Tropical Water of Brazil Current (BC) create strong frontal zones and interacts with protruding capes and bottom topography, commonly evolving into eddies above shelf-break and upper-slope, inducing upwelling and convergence (see text). On the southernmost area and during the winter, a strong thermohaline front (STSF) follows the 100-200m isobaths. Wind-driven upwelling caused by Ekman transport induced by prevailing NE winds occurs in some areas, mainly during spring-summer. Eddies and upwelling areas not in scale; Meandering of BC are highly dynamic and a hypothetical conformation are depicted. In detail at bottom-right is the section defined to project the surface maps. Isobaths of 100, 200, 600 and 1000m are shown.

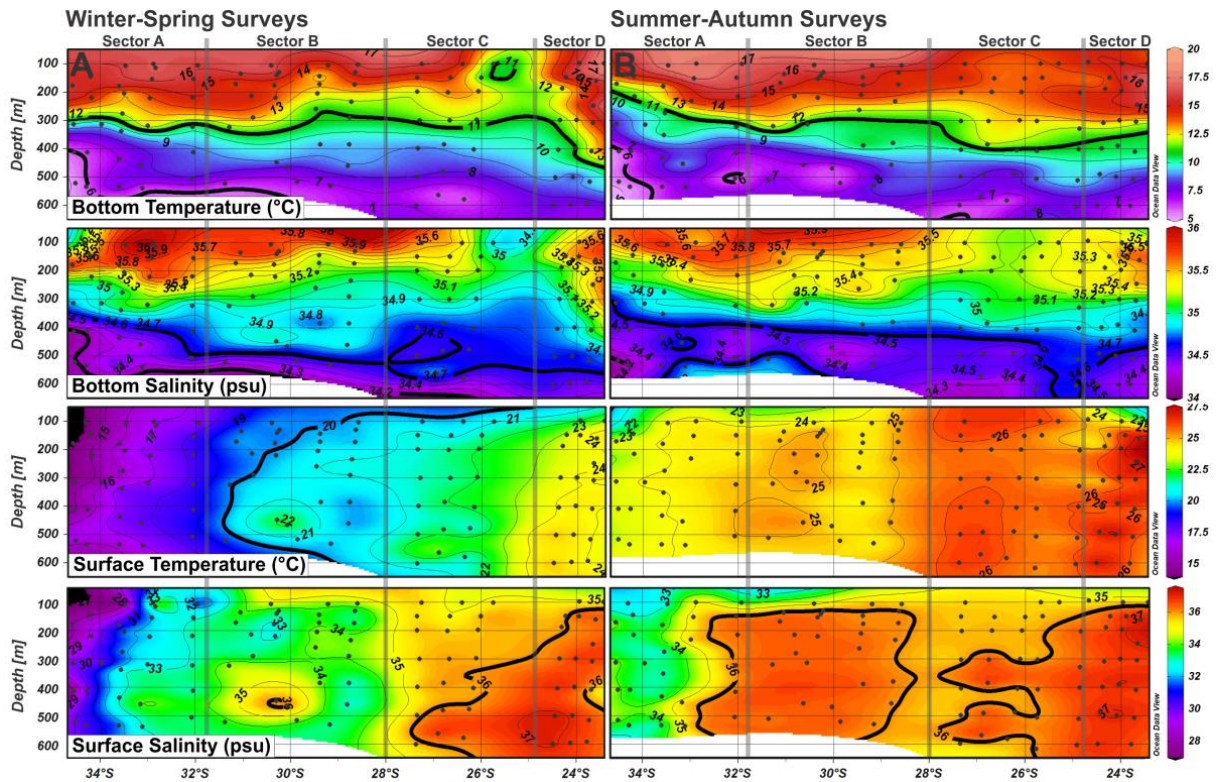


Figure 2. Oceanographic parameters collected during surveys. Surfaces were created using haul depths in vertical axis and section distance in horizontal axis, following section defined on [Figure 1](#).

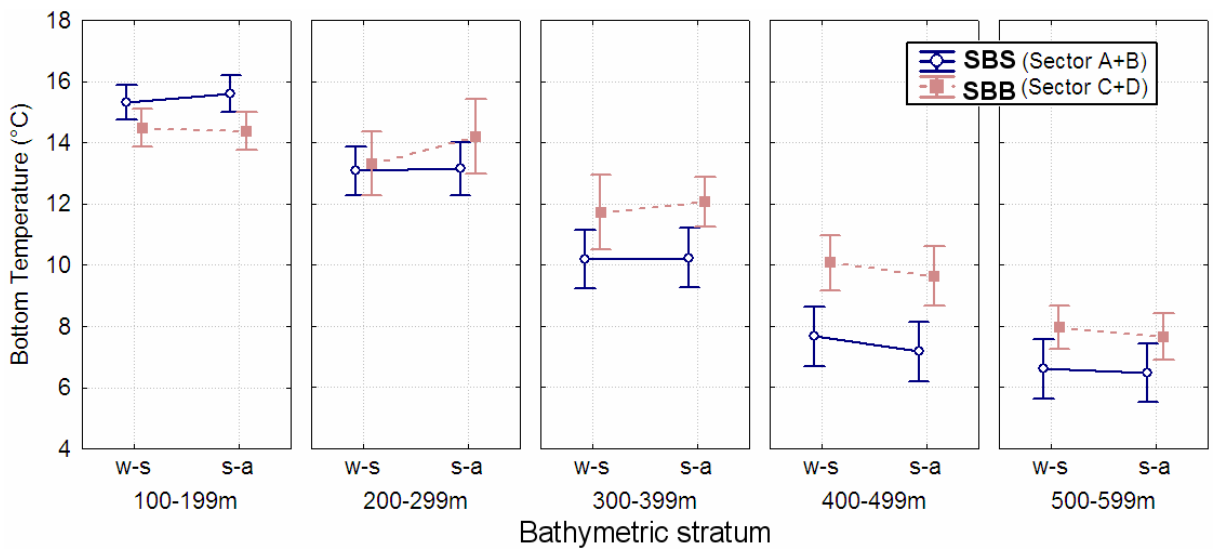


Figure 3. Average bottom temperatures for each depth stratum by area and season. w-s= winter-spring, s-a= summer-autumn. Vertical bars=95%CI.

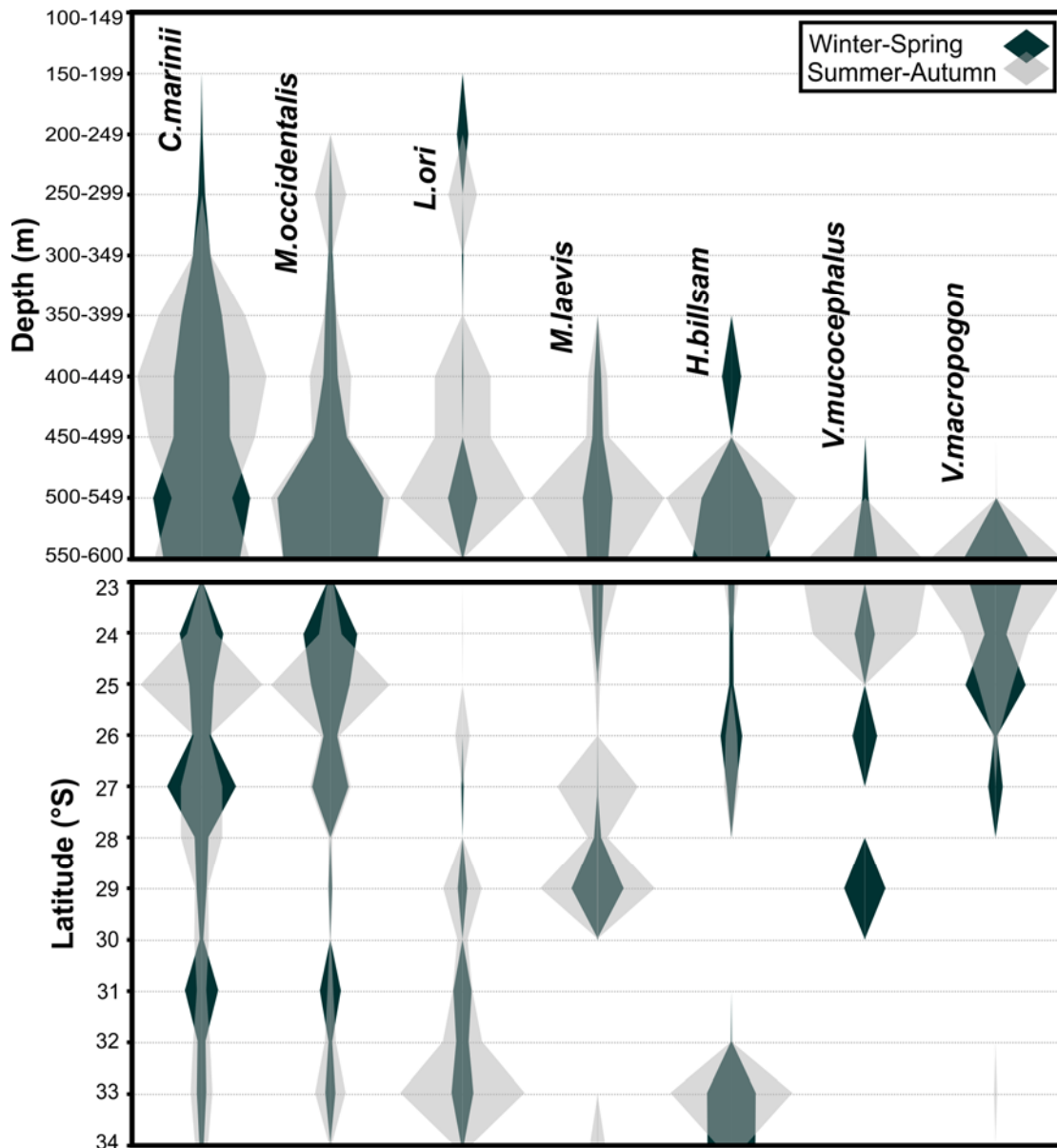


Figure 4. Bathymetric and latitudinal patterns of abundance (kg/km²) of macrourids by season. For each species both seasons sums 100%.

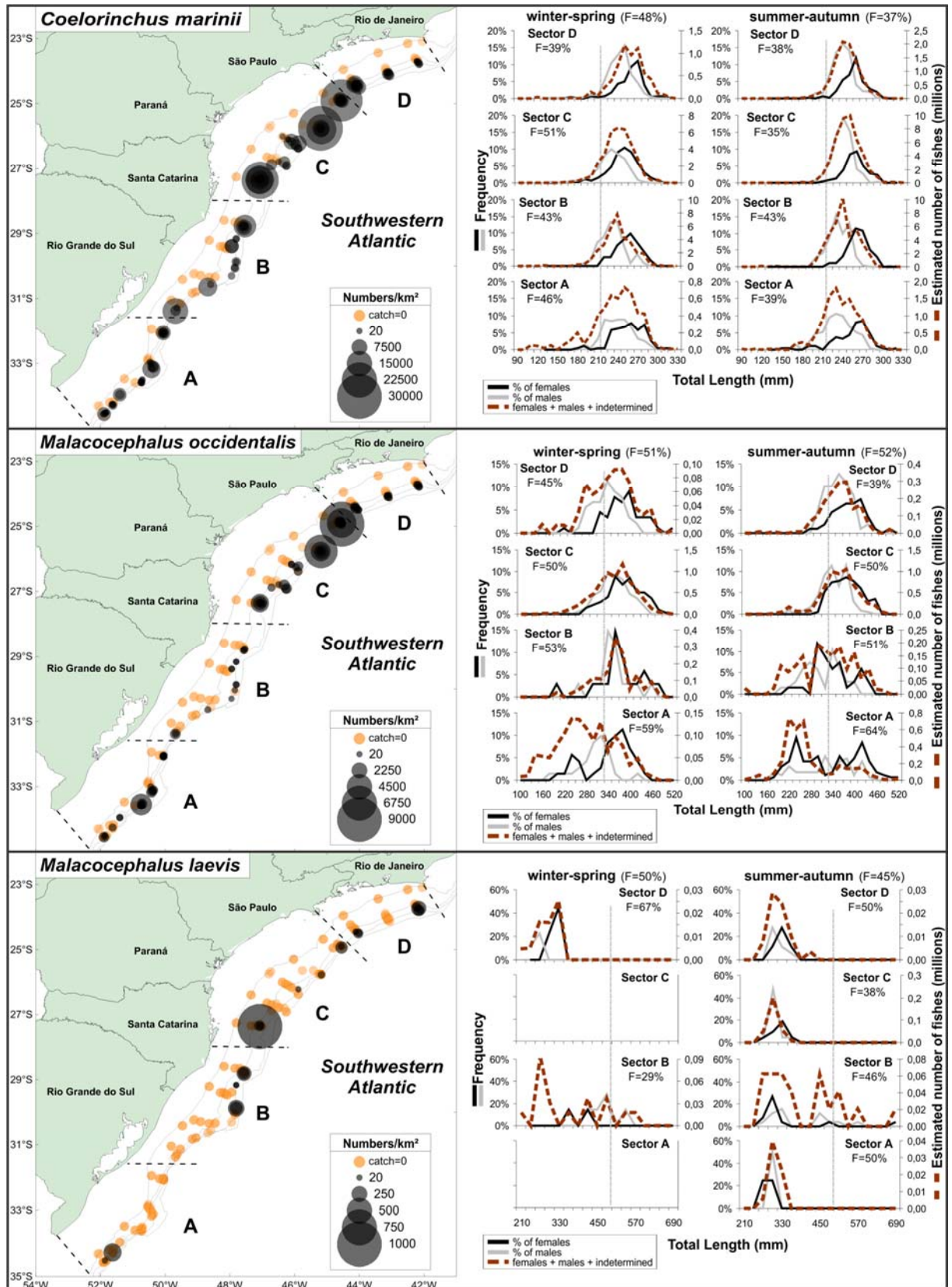


Figure 5. Distribution of densities (bubbles), length composition by sexes, and estimated number of fishes (red dotted lines) of *Coelorinchus marinii*, *Malacocephalus occidentalis* and *M. laevis*. F= ratio of females/males. Vertical lines for *C. marinii* and *M. occidentalis* represents the estimated length at which 50% of females are mature; for *M. laevis* are just for visual reference. Isobaths of 100, 200, 600 and 1000 m are shown.

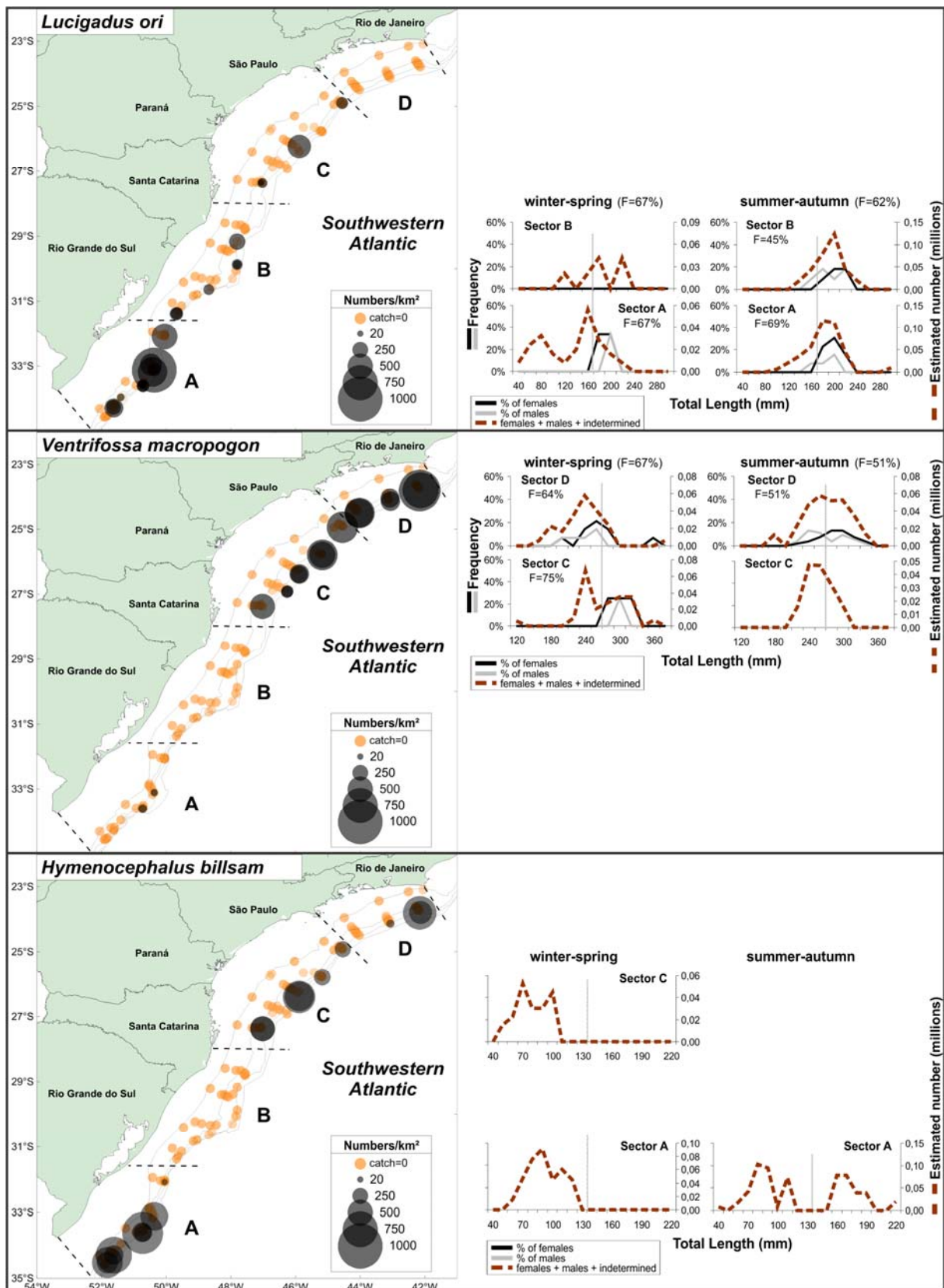


Figure 6. Distribution of densities (bubbles), length composition by sexes, and estimated number of fishes (red dotted lines) of *Lucigadus ori*, *Ventrifossa macropogon* and *Hymenocephalus billsam*. F= ratio of females/males. Vertical dotted lines are for visual reference only. Isobaths of 100, 200, 600 and 1000 m are shown.

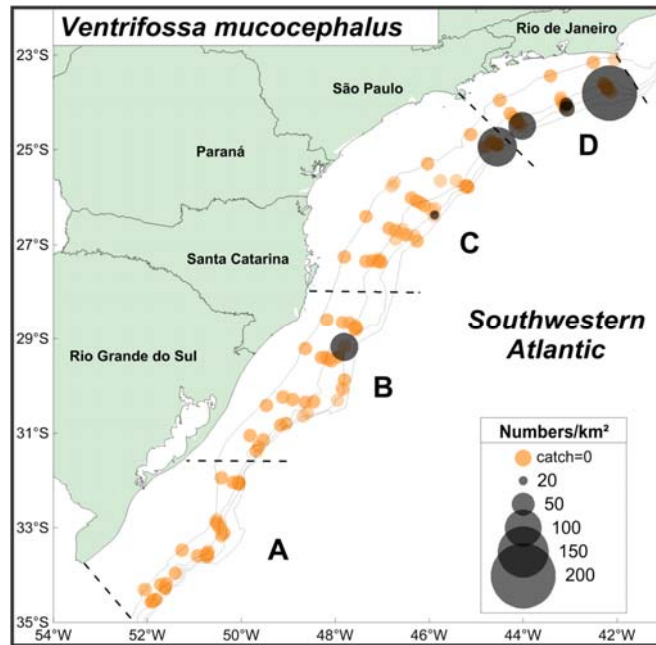


Figure 7. Distribution of densities of *Ventrifossa mucocephalus*. Isobaths of 100, 200, 600 and 1000 m are shown.

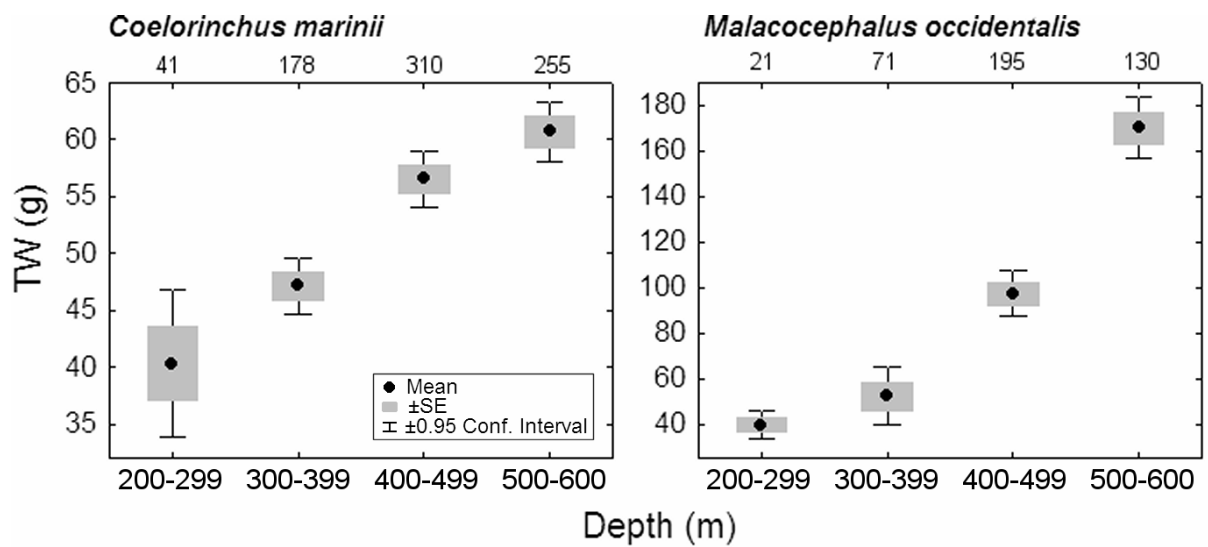


Figure 8. Size-depth trends in Macrouridae species. Box=SE, Vertical bars=±95%CI. Numbers referred above graphs.

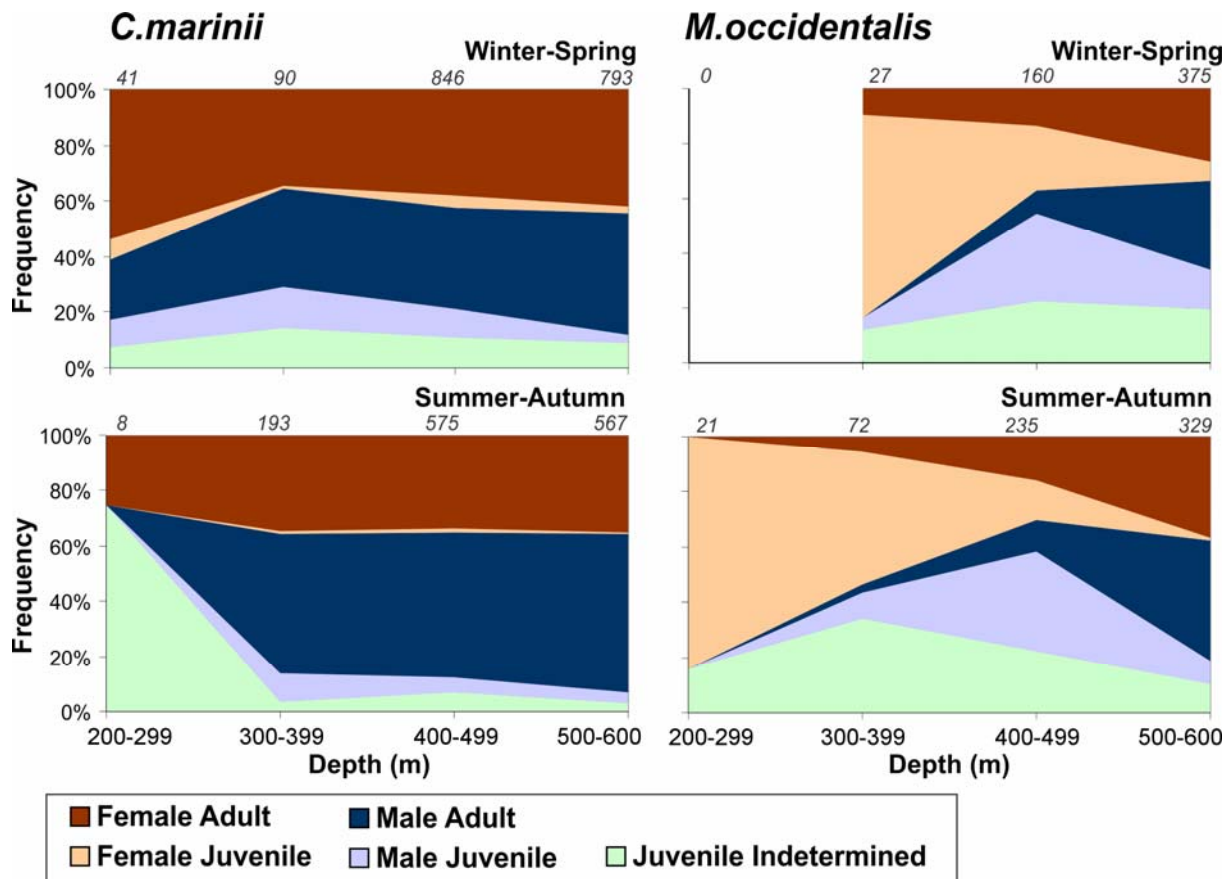


Figure 9. Bathymetric distribution of sexed juveniles and adults of *C. marinii* and *M. occidentalis*. The number of individuals is stated above the graphs. Juveniles were those smaller than LM50% for each species (See M&M).

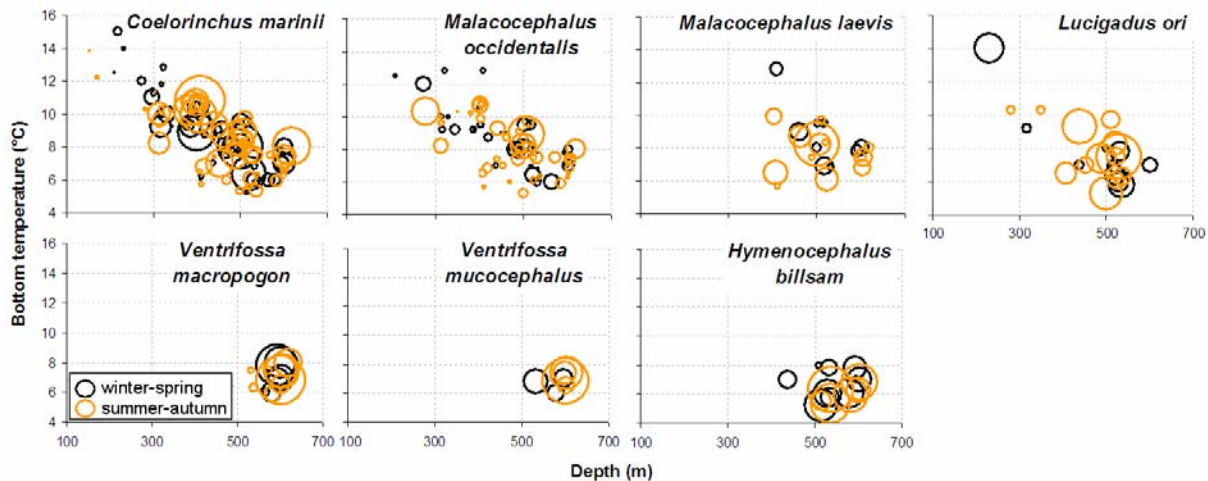


Figure 10. Distribution of densities (number/km²) of macrourids by depth and bottom temperature.

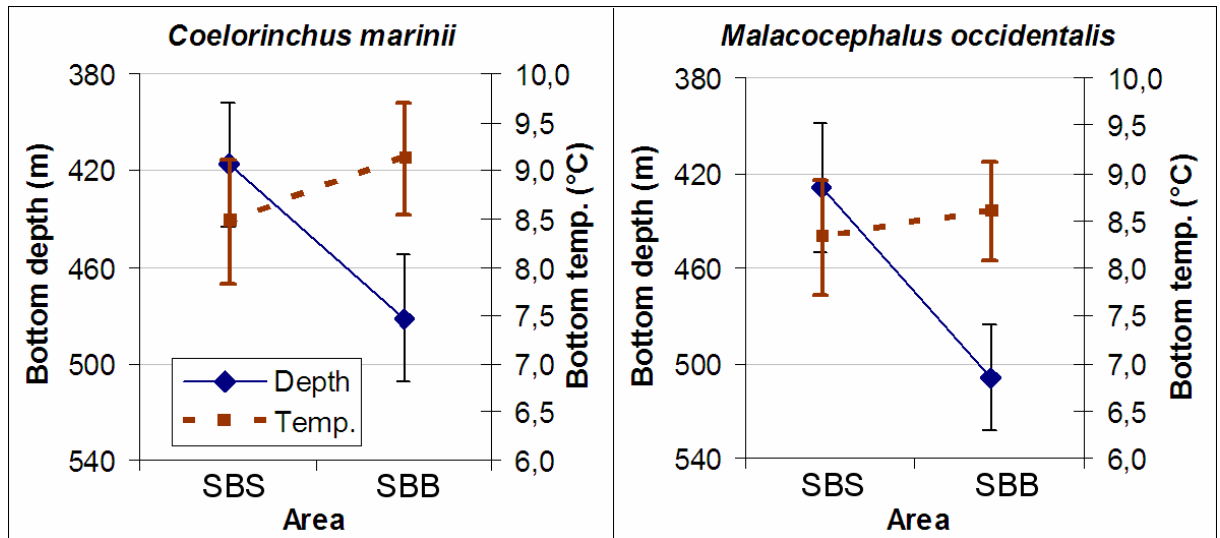


Figure 11. Average depths and bottom temperatures in hauls where *C.marinii* and *M.occidentalis* were found. Vertical bars= $\pm 95\%$ CI. SBS=Southern Brazilian Slope, SBB=Southeastern Brazilian Bight.

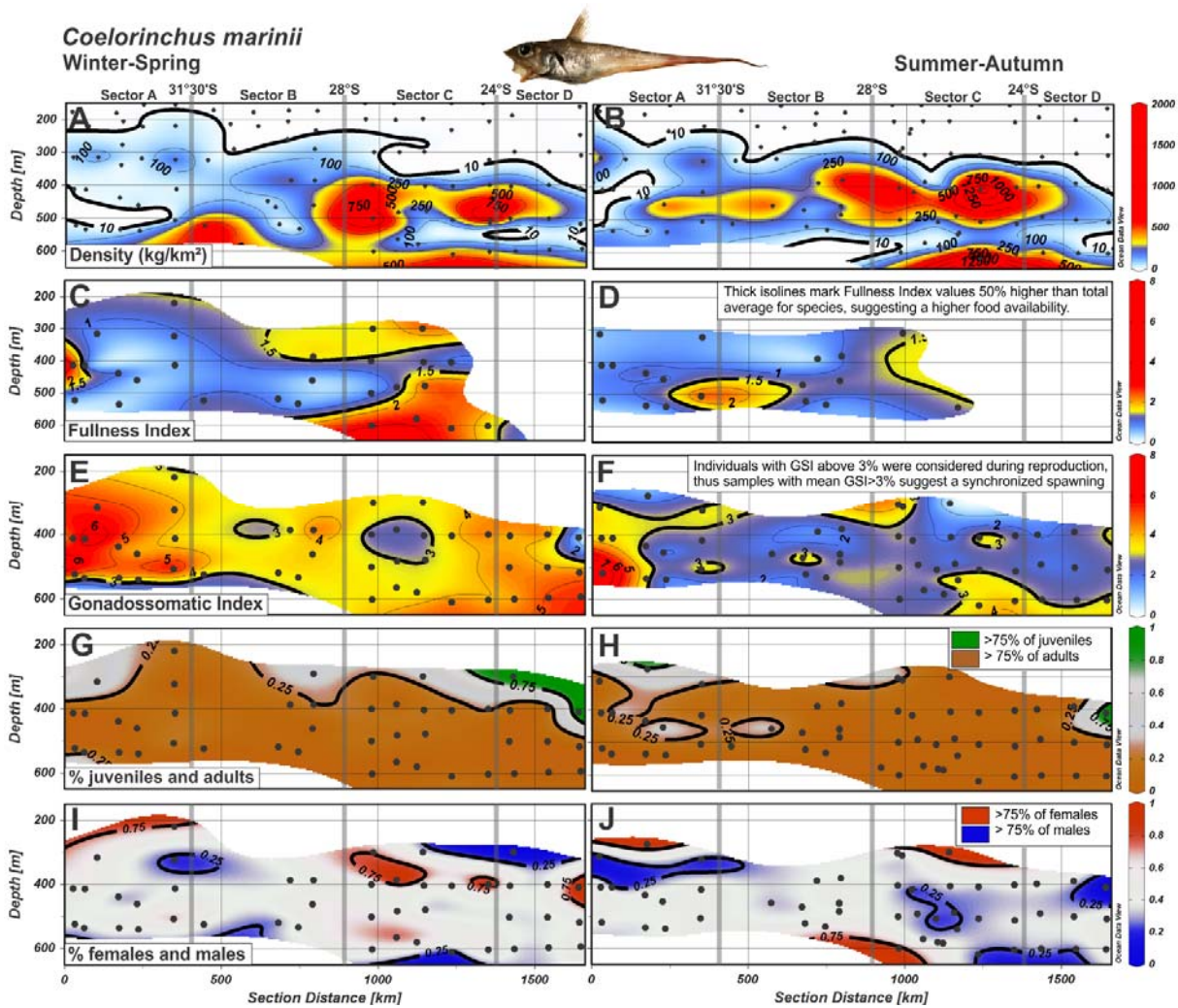


Figure 12. Distribution of biological parameters of *Coelorinchus marinii*. **A-B)** abundance on hauls (kg/km^2); **C-D)** average Fullness Index; **E-F)** average Gonadosomatic Index; **G-H)** proportion of juvenile and mature specimens; **I-J)** proportion of females and males.

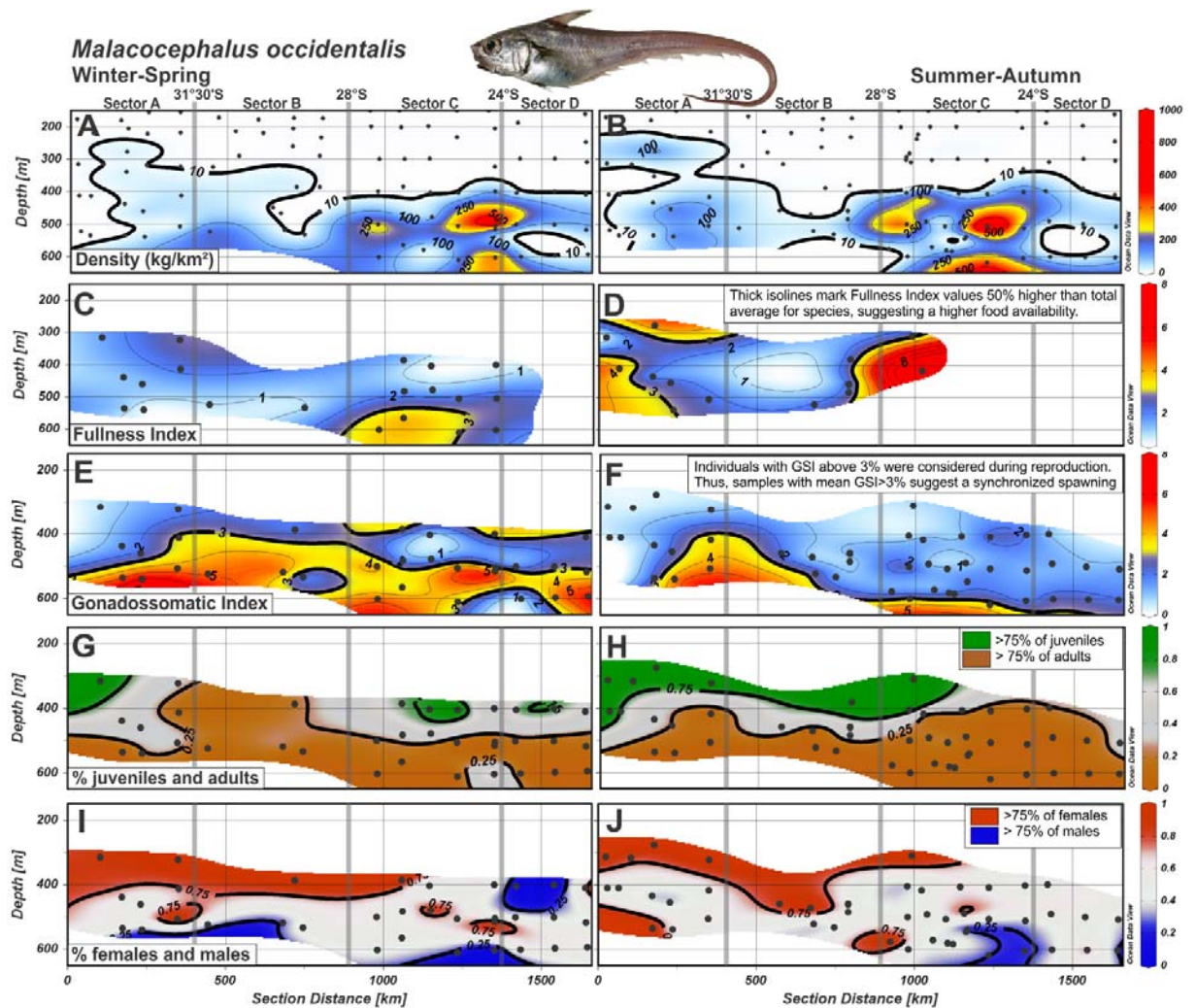


Figure 13. Distribution of biological parameters of *Malacocephalus occidentalis*. **A-B)** abundance on hauls (kg/km^2); **C-D)** average Fullness Index; **E-F)** average Gonadosomatic Index; **G-H)** proportion of juvenile and mature specimens; **I-J)** proportion of females and males.

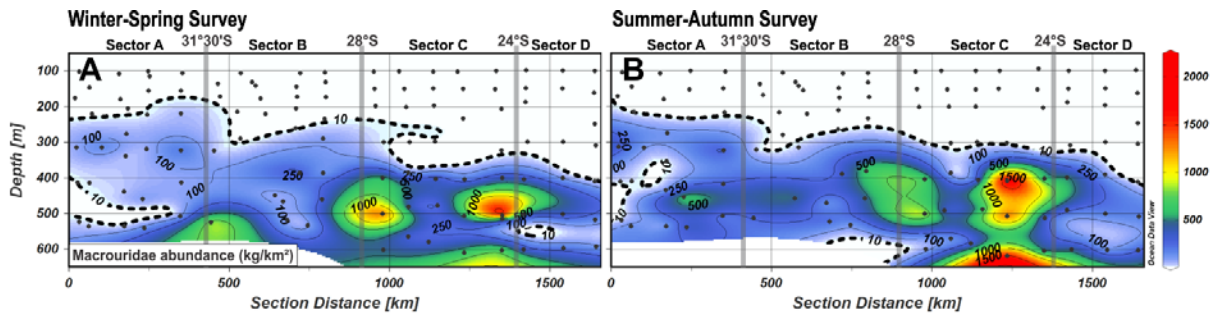


Figure 14. Abundance (kg/km²) of all Macrouridae by season (survey).

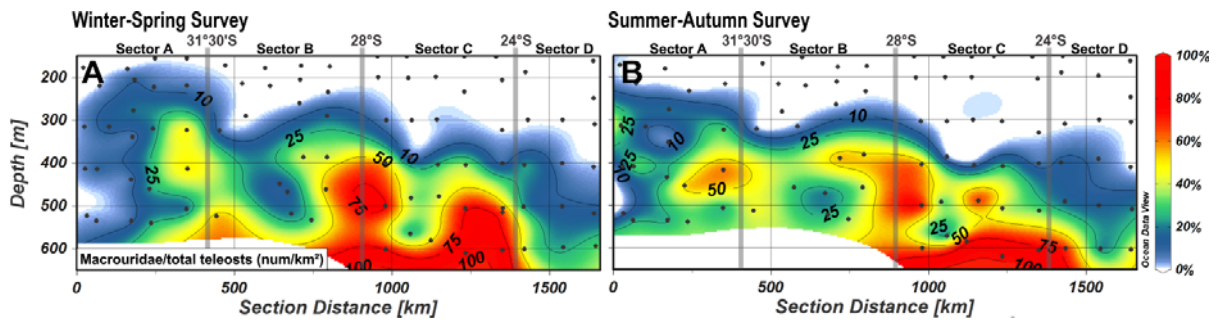


Figure 15. Proportion of Macrouridae on total teleosts (excluding small mesopelagic fishes).

Apêndice 2. Relações Comprimento-Peso dos Macrouridae do Sudeste-Sul do Brasil.

Foram construídas relações comprimento total vs peso total (**CT x PT**), e comprimento total vs comprimento pré-anal (**CT x CPA**) para sexos agrupados e separados, para sete espécies: *Coelorinchus marinii*, *Hymenocephalus billsam*; *Lucigadus ori*; *Malacocephalus laevis*, *Malacocephalus occidentalis*, *Ventrifossa macropogon*, *Ventrifossa mucocephalus*.

Os peixes utilizados foram coletados em 2001-2002 nos cruzeiros de arrasto-de-fundo do Revizee Score-Sul e também entre 2006-2008 em desembarques da pesca comercial nas indústrias de processamento/ comércio de pescado de Rio Grande, RS. A descrição da área e época de coleta, equipamentos utilizados e outras metodologias podem ser consultadas nos primeiros tópicos da tese, ou em [Haimovici et al. \(2008\)](#). Os dados dos exemplares coletados na Região Sudeste (23-28°S) foram gentilmente cedidos pela Dra. Carmen L.D.B. Rossi-Wongtschowski, do Instituto Oceanográfico da USP.

Nos cruzeiros de pesquisa os peixes foram congelados a bordo, e nos desembarques da pesca comercial, foram congelados logo após a descarga, anteriormente à amostragem biológica. O comprimento total (**CT**) e comprimento pré-anal (**CPA**) dos peixes foram registrados em milímetros, e o peso total (**PT**) em décimo de grama 0,1g. As medidas foram tomadas conforme a **Figura 1**. As relações CPA foram feitas utilizando somente exemplares do Sul.

As relações CT x CPA foram descritas por regressões lineares, enquanto CT x PT por modelos potenciais. Em geral, o crescimento não foi isométrico, sugerindo que esses peixes sofrem mudanças ontogenéticas no crescimento. As relações são apresentadas na **Tabela 1** e **Figura 2**.

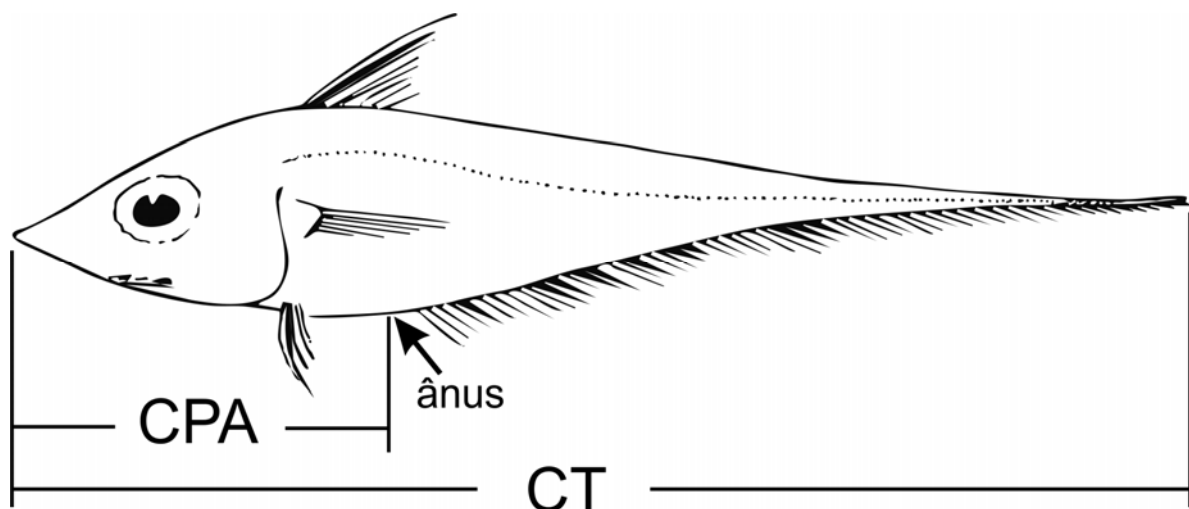


Figura 1. Forma como foram registradas as medidas de comprimento total (CT) e comprimento pré-anal (CPA) dos Macrouridae.

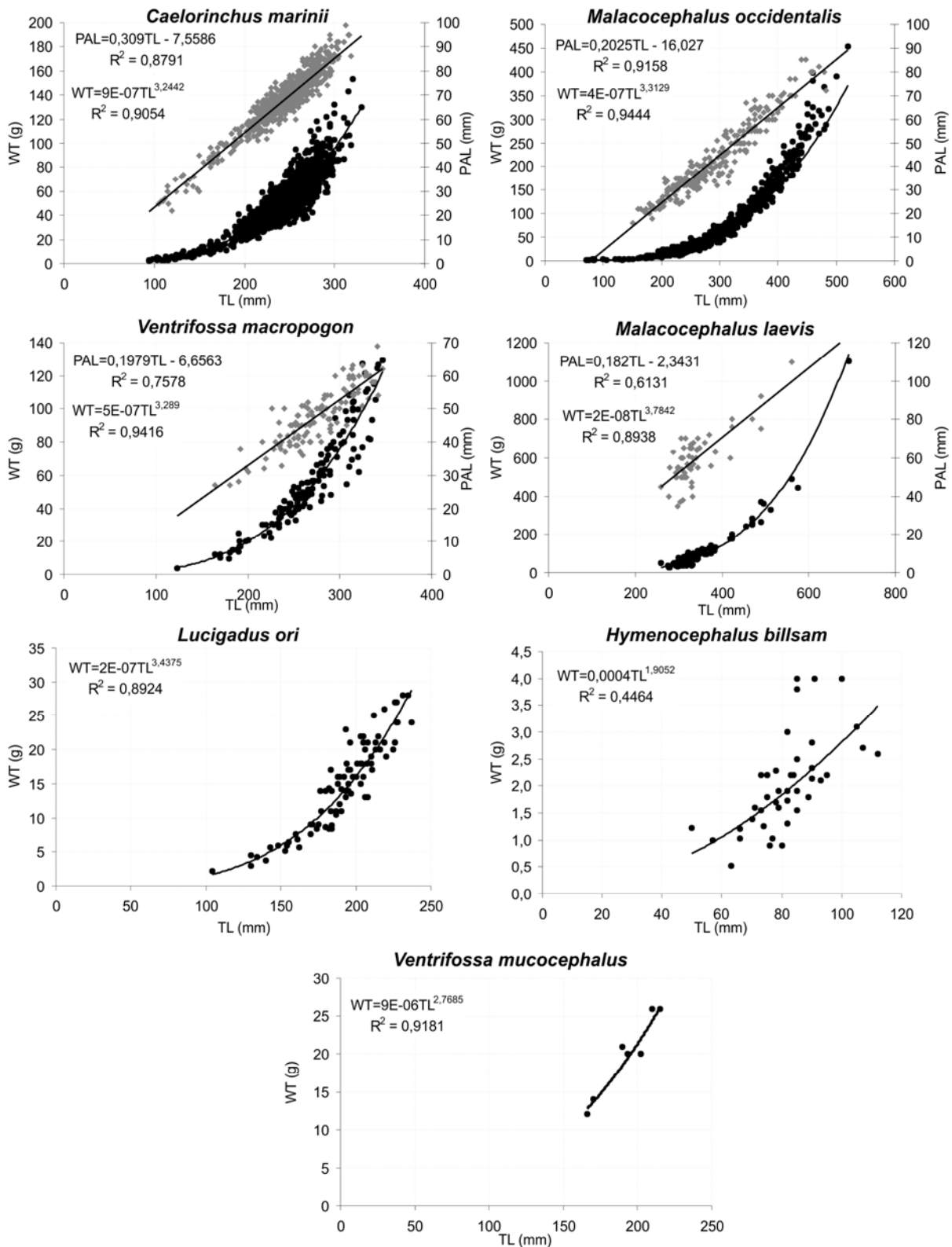
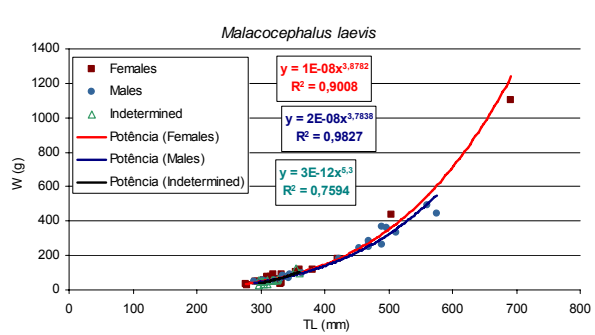
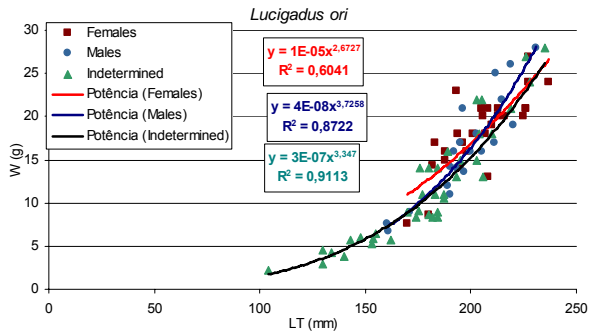
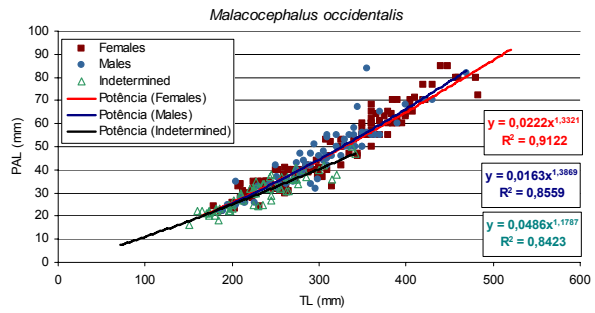
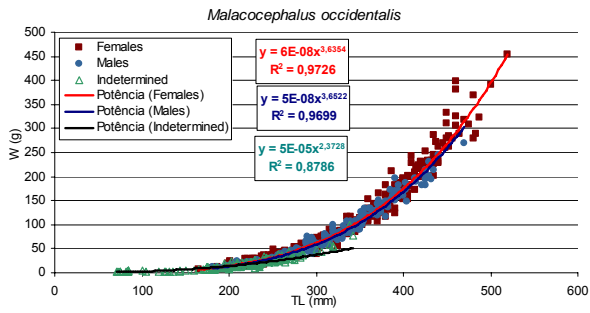
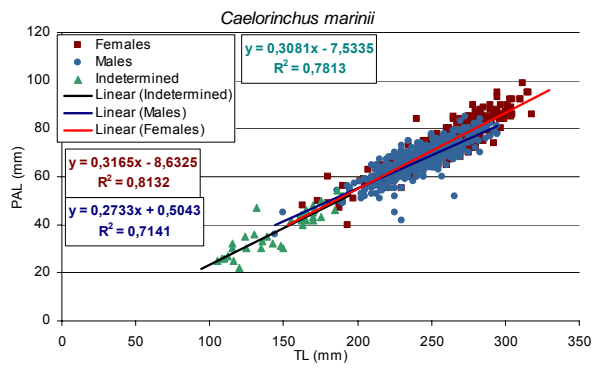
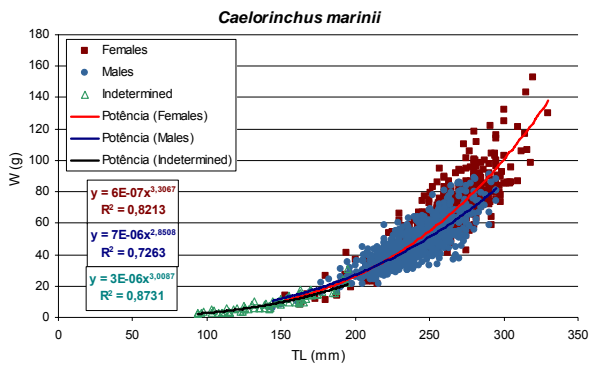


Figura 2. Representação gráfica das relações comprimento-peso dos Macrouridae por sexos agrupados. Pontos pretos referem-se à relação CT-PT (TL-TW), pontos cinza à relação CT-CPA (TL-PALextrato).

Tabela 1. Relações entre comprimento total (CT, mm) e peso total (PT, g) para sexos agrupados e separados, e relações entre CT e comprimento pré-anal (CPA, mm) para sexos agrupados. Relações CT-PT são potenciais e CT-CPA são lineares. A relação CT-CPA não é fornecida para *V.mucocephalus* e *H.billsam* devido à elevada dispersão e baixo coeficiente de correlação.

		a	b	R ²	N	CT mín.	CT máx.	PT mín.	PT máx.
<i>C. marinii</i>									
PT-CT	Agrupados	9E-07	3,2442	0,905	1603				
	Fêmeas	6E-07	3,3067	0,821	575	153	330	7,8	153
	Machos	7E-06	2,8508	0,726	955	144	295	6	91
	Indet.	3E-06	3,0087	0,873	73	94	195	2	31
CT-CPA	Agrupados	0,309	-7,5586	0,879	920				
<i>M. occidentalis</i>									
PT-CT	Agrupados	4E-07	3,3128	0,944	595				
	Fêmeas	6E-08	3,6354	0,973	283	165	520	7	454
	Machos	5E-08	3,6522	0,970	187	181	470	9,1	270
	Indet.	5E-05	2,3728	0,879	125	71	342	1,6	99
CT-CPA	Agrupados	0,2025	-16,027	0,916	249				
<i>M. laevis</i>									
PT-CT	Agrupados	2E-08	3,7842	0,894	109				
	Fêmeas	2E-08	3,783	0,855	34	276	692	25,7	1105
	Machos	4E-08	3,6716	0,949	40	260	575	37,5	490
	Indet.	4E-09	4,0794	0,557	33	280	375	26,2	123
CT-CPA	Agrupados	0,182	-2,3431	0,613	56				
<i>L. ori</i>									
PT-CT	Agrupados	2E-07	3,4375	0,892	86				
	Fêmeas	1E-05	2,6727	0,604	20	160	231	6,8	28
	Machos	4E-08	3,7258	0,872	28	170	237	7,6	27
	indet	3E-07	3,347	0,911	38	104	235	2,2	28
<i>V. macropogon</i>									
PT-CT	Agrupados	5E-07	3,289	0,942	132				
	Fêmeas	2E-07	3,447	0,918	35	218	342	23,5	126,5
	Machos	5E-07	3,3051	0,935	68	123	339	3,71	105,5
	Indet.	2E-06	3,0412	0,938	31	200	347	20,9	129,3
CT-CPA	Agrupados	0,1979	-6,6563	0,758	117				
<i>V. mucocephalus</i>									
PT-CT	Agrupados	9E-06	2,7685	0,918	8	166	215	12	26
<i>H. billsam</i>									
PT-CT	Agrupados	0,0004	1,9052	0,446	41	50	112	0,52	4



Anexos

Anexo 1. Lista taxonômica dos itens alimentares encontrados na dieta dos macrourídeos.

Lista dos itens alimentares (táxons) encontrados na dieta das quatro espécies de Macrouridae analisadas. Os números representam o total de exemplares de cada táxon para cada predador. Os táxons com final "NI" incluem, em muitos casos, diversas espécies, mas que não puderam ser identificadas. O.inv.nect= Outros invertebrados nectônicos; O.inv.bent.= Outros invertebrados bentônicos; Crust.bent.= Crustacea bentônico; Crust.NI= Crustacea NI.

Itens Alimentares (táxons) (n=181)	Frequência					Número de presas					Cat. de presa
	CM	MO	ML	LO	Total	CM	MO	ML	LO	Total	
Anellida											
Polychaeta											
Polychaeta sp1	1				1	1				1	Polychaeta
Polychaeta sp4	21				21	43				43	Polychaeta
Polychaeta sp5	1				1	1				1	Polychaeta
Polychaeta sp6	1				1	1				1	Polychaeta
Polychaeta NI	273	1		3	277	699	1		5	705	Polychaeta
Palpata											
Aciculata											
Eunicida											
Eunicida NI	32	1			33	96	1			97	Polychaeta
Arabellidae											
Arabellidae NI	1				1	2				2	Polychaeta
Eunicidae											
Eunicidae sp1	4				4	9				9	Polychaeta
Eunicidae sp2	6				6	21				21	Polychaeta
Eunicidae sp3	2				2	5				5	Polychaeta
Lumbrineridae											
Lumbrineridae sp1	4				4	9				9	Polychaeta
Lumbrineridae sp2	8				8	13				13	Polychaeta
Lumbrineridae sp3	1				1	2				2	Polychaeta
Lumbrineridae sp4	1				1	1				1	Polychaeta
Lumbrineridae sp5	2				2	3				3	Polychaeta
Lumbrineridae sp6	5				5	11				11	Polychaeta
Onuphidae											
Onuphidae sp1	1				1	2				2	Polychaeta
Onuphidae NI	4				4	7				7	Polychaeta
Phyllodocida											
Glyceridae											
Glyceridae NI	10				10	14				14	Polychaeta
Goniadidae											
<i>Glycinde</i> sp.	1				1	2				2	Polychaeta
<i>Goniada maculata</i>	3				3	3				3	Polychaeta
<i>Goniada</i> sp.	6				6	46				46	Polychaeta
Goniadidae NI	13				13	33				33	Polychaeta
Nereididae											
Nereididae NI	1				1	3				3	Polychaeta

Itens Alimentares (táxons) (n=181)	Frequência					Número de presas					Cat. de presa
	CM	MO	ML	LO	Total	CM	MO	ML	LO	Total	
Polynoidea											
Polynoidea sp1	3				3	7				7	Polychaeta
Polynoidea sp2	1				1	1				1	Polychaeta
Polynoidea sp3	1				1	2				2	Polychaeta
Polynoidea sp4	3				3	7				7	Polychaeta
Polynoidea NI	28				28	51				51	Polychaeta
Canalipalpata											
Sabellida											
Sabellidae											
<i>Hypsicomus</i> sp.	7				7	243				243	Polychaeta
Arthropoda											
Crustacea											
Crustacea NI	182	29	4	3	218	445	80	8	9	542	Crust.NI
Malacostraca											
Eumalacostraca											
Eucarida											
Decapoda											
Dendrobranchiata											
Dendrobranchiata NI	66	107	4		177	108	192	4		304	Camarões
Sergestidae											
Sergestidae NI	2				2	2				2	Camarões
Solenoceridae											
<i>Pleoticus muelleri</i>		1			1		1			1	Camarões
Pleocyemata											
Anomura											
Anomura NI	1				1	1				1	Caranguejos
Galatheidae											
<i>Munida constricta</i>	1	7		1	9	1	7		4	12	Caranguejos
<i>Munida forceps</i>		3			3		4			4	Caranguejos
<i>Munida</i> sp.	52	49		1	102	153	296		2	451	Caranguejos
<i>Munidopsis</i> sp.	1				1	1				1	Caranguejos
Brachyura											
Brachyura NI	1	2			3	1	2			3	Caranguejos
Calappidae											
<i>Achantocarpus alexandrii</i>	1	2			3	3	2			5	Caranguejos
Goneplacidae											
<i>Frevillea hirsuta</i>	1				1	1				1	Caranguejos
Goneplacidae NI	6	1			7	8	1			9	Caranguejos
Grapsidae											
<i>Euchirograpsus americanus</i>		1			1		1			1	Caranguejos
Majidae											
Majidae NI	3				3	4				4	Caranguejos
Panopeidae											
<i>Panopeus</i> sp.	1				1	1				1	Caranguejos
Xantidae											
Xantoidea 1	1				1	1				1	Caranguejos
Xantoidea 2	2				2	2				2	Caranguejos
Pleocyemata NI	12	3			15	16	3			19	Caranguejos
Larva Decapoda 1	2	1		1	4	3	1		2	6	Crust.nect.
Larva Decapoda 2	8				8	8				8	Crust.nect.
Caridea											
Caridea NI		2			2		7			7	Camarões

Itens Alimentares (táxons) (n=181)	Frequência					Número de presas					Cat. de presa
	CM	MO	ML	LO	Total	CM	MO	ML	LO	Total	
Alpheidae											
Alpheidae NI	8				8	8				8	Camarões
Palinura											
Scyllaridae											
<i>Scyllarus depressus</i>		1			1		1			1	Crust.bent.
Euphausiacea											
Euphausiidae											
<i>Euphausia similis</i>	28	2			30	1323	34			1357	Euphausiidae
Euphausiidae NI	83	12		3	98	1236	268		4	1508	Euphausiidae
Peracarida											
Amphipoda											
Amphipoda NI	3				3	29				29	Gammaridea
Gammaridea											
Gammaridea NI	124	4		2	130	554	5		24	583	Gammaridea
Gammaridea sp.1				1	1				18	18	Gammaridea
Gammaridea sp.2	1				1	6				6	Gammaridea
Gammaridea sp.3	1				1	2				2	Gammaridea
Gammarida											
Lysianassoidea sp.1	2				2	22				22	Gammaridea
Ampeliscidae											
<i>Byblis</i> sp.	3				3	26				26	Gammaridea
Ampeliscidae	3				3	17				17	Gammaridea
Eusiridae											
Eusiridae sp.	8			2	10	91			40	131	Gammaridea
Liljeborgiidae											
<i>Liljeborgia</i> sp.1	1				1	2				2	Gammaridea
<i>Liljeborgia</i> sp.2	4				4	33				33	Gammaridea
Maeridae											
<i>Elasmopus</i> sp.	1				1	21				21	Gammaridea
Melitidae											
Melitidae sp.1	2				2	9				9	Gammaridea
Melitidae sp.2	2				2	12				12	Gammaridea
Melphidippidae											
Melphidippidae sp.1	3				3	11				11	Gammaridea
Phoxocephalidae											
<i>Pseudharpinia</i> sp.	4				4	15				15	Gammaridea
<i>Heterophoxus</i> sp.	5				5	25				25	Gammaridea
Birubiinae sp.	2				2	13				13	Gammaridea
Synopiidae											
Synopiidae sp.	3				3	18				18	Gammaridea
<i>Syrrhoe</i> sp.	1				1	4				4	Gammaridea
Urothoidae											
<i>Urothoe</i> sp.	1				1	8				8	Gammaridea
Urothoidae sp.1	1				1	1				1	Gammaridea
Urothoidae sp.2	1				1	21				21	Gammaridea
Gammaridae											
Lysianassoidea sp.2	1				1	17				17	Gammaridea
Gammaridae NI	70	2	1	2	75	240	2	1	2	245	Gammaridea
Gammaridae sp.1	2				2	4				4	Gammaridea
Gammaridae sp.2	1				1	1				1	Gammaridea
Hyperiidea											
Hyperiidea NI	18			2	20	77			6	83	Crust.nect.

Itens Alimentares (táxons) (n=181)	Frequência					Número de presas					Cat. de presa
	CM	MO	ML	LO	Total	CM	MO	ML	LO	Total	
Hyperidea sp.1	1	1			2	13	1			14	Crust.nect.
Corophiidea											
Caprellida											
Photidae											
Photidae sp.	1				1	6				6	Gammaridea
Cumacea											
Cumacea NI	8				8	24				24	Crust.bent.
Isopoda											
Isopoda NI	41	2			43	67	2			69	Isopoda
Flabellifera											
Flabellifera NI	6				6	6				6	Isopoda
Aegidae											
<i>Rocinela</i> sp.	3				3	5				5	Isopoda
Aegidae NI	16				16	37				37	Isopoda
Cirolanidae											
Cirolanidae NI	32				32	56				56	Isopoda
Corallanidae											
Corallanidae NI	6				6	10				10	Isopoda
Gnathiidae											
Gnathiidae NI	2				2	2				2	Isopoda
Serolidae											
Serolidae NI	12				12	14				14	Isopoda
Anthuridea											
Anthuridae											
Anthuridae NI	1				1	1				1	Isopoda
Mysida											
Mysidae											
Mysidae NI	56	7		2	65	229	136		5	370	Mysidae
Tanaidacea											
Tanaidacea NI	2				2	2				2	Crust.bent.
Hoplocarida											
Stomatopoda											
Squillidae											
<i>Squilla brasiliensis</i>	2	1			3	2	1			3	Crust.bent.
Tetrasquillidae											
Tetrasquillidae NI	1				1	1				1	Carcaças
Maxillipoda											
Thecostraca											
Thoracica											
Pedunculata											
Lepadomorpha											
Lepadidae											
<i>Lepas</i> sp.	1				1	1				1	O.inv.bent.
Maxillopoda											
Copepoda											
Copepoda NI	122	4	1	3	130	508	5	1	6	520	Copepoda
Gymnoplea											
Calanoida											
Calanoida NI	68	6			74	413	19			432	Copepoda
Temoridae											
<i>Temora stylifera</i>	1				1	5				5	Copepoda
Podoplea											

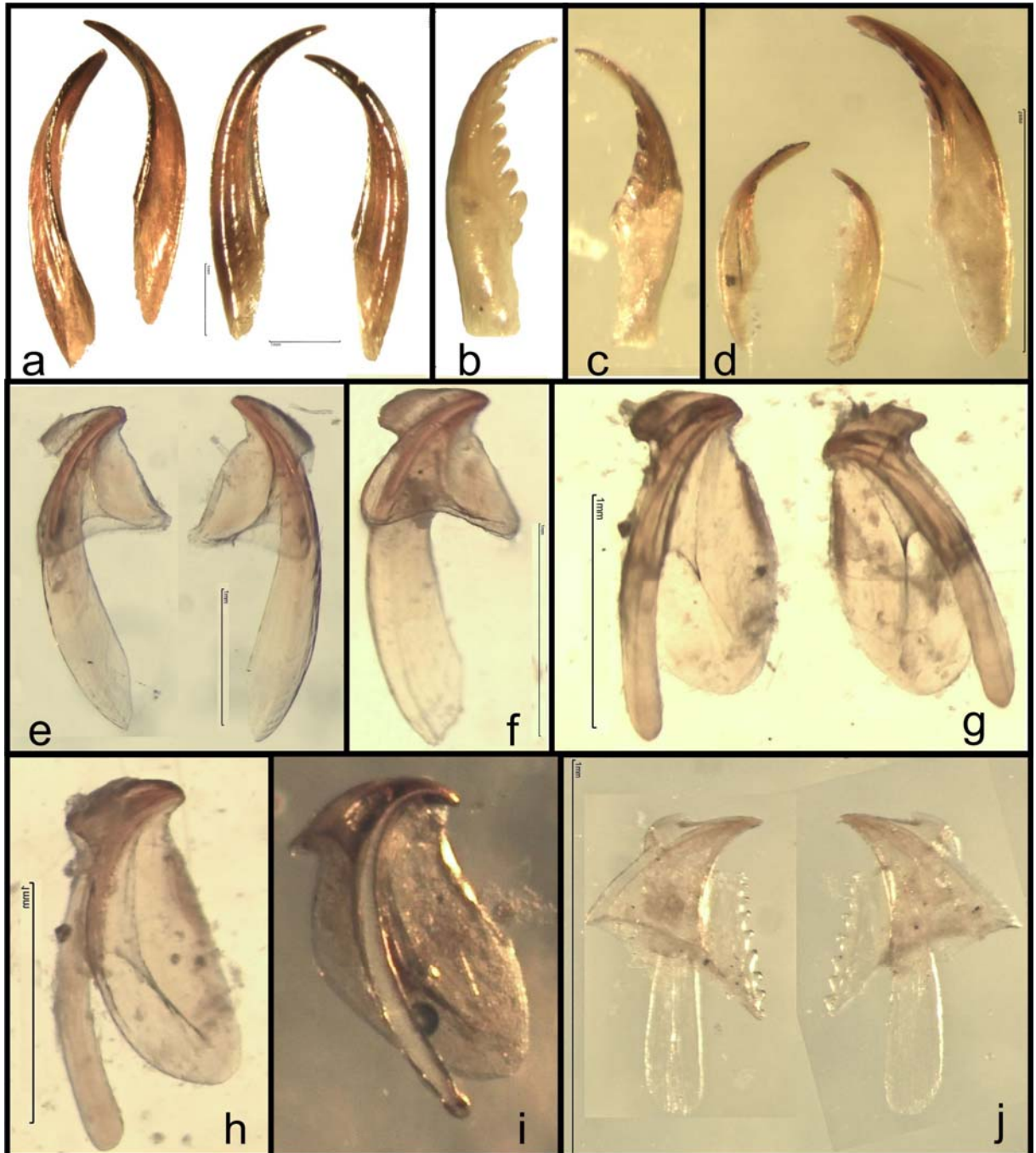
Itens Alimentares (táxons) (n=181)	Frequência					Número de presas					Cat. de presa	
	CM	MO	ML	LO	Total	CM	MO	ML	LO	Total		
Harpacticoida												
Harpacticoida NI	1				1	1				1		Copepoda
Poecilostomatoida												
Oncaeidae												
Oncaea sp.	4				4	28				28		Copepoda
Ostracoda												
Ostracoda NI	8			2	10	21			12	33		Crust.bent.
Branchiopoda												
Phyllopoda												
Diplostraca												
Cladocera												
Cladocera	1				1	1				1		Crust.nect.
Uniramia												
Insecta												
Odonata												
Odonata NI	7				7	7				7		Carcaças
Insecta NI	9	6			15	9	6			15		Carcaças
Hemiptera												
Reduviidae												
Reduviidae NI	1				1	1				1		Carcaças
Coleoptera												
Coleoptera	2				2	2				2		Carcaças
Chordata												
Urochordata												
Thaliacea												
Salpida												
Salpidae												
Salpidae NI	2				2	4				4		O.inv.nect.
Vertebrata												
Osteichthyes												
Osteichthyes NI	157	49	8		214	222	149	13		384		Osteichthyes
Gadiformes												
Bregmacerotidae												
<i>Bregmaceros atlanticus</i>	1				1	2				2		Osteichthyes
<i>Bregmaceros</i> sp.	3				3	3				3		Osteichthyes
Macrouridae												
Escama Macrouridae NI	2				2	2				2		Osteichthyes
Myctophiformes												
Myctophidae												
<i>Lampanyctus australis?</i>	1		1		2	1		1		2		Osteichthyes
Myctophidae NI	9	10			19	15	17			32		Osteichthyes
Perciformes												
Trichiuridae												
<i>Benthodesmus</i> sp.		1			1		1			1		Carcaças
Percoidei												
Acropomatidae												
<i>Synagrops spinosus</i>		1			1		1			1		Osteichthyes
Stomiiformes												
Stomiiformes NI	3				3	6				6		Osteichthyes
Sternoptychidae												
<i>Argyropelecus</i> sp.	1				1	3				3		Osteichthyes
<i>Maurolicus stehmanii</i>	10				10	24				24		Osteichthyes

Itens Alimentares (táxons) (n=181)	Frequência					Número de presas					Cat. de presa
	CM	MO	ML	LO	Total	CM	MO	ML	LO	Total	
Tetraodontiformes											
Diodontidae											
Diodontidae NI			1		1			1		1	Carcaças
Cnidaria											
Hydrozoa											
Hydroidolina											
Anthoathecatae											
Filifera											
Pandeidae											
<i>Leuckartiara octona</i>	1				1	1				1	O.inv.nect.
Mat.digerido											
Material digerido	328	32			360	328	32			360	Digerido
Echinodermata											
Holothuroidea											
Holothuroidea NI	6				6	7				7	O.inv.bent.
Foraminifera											
Foraminifera NI	33	1		2	36	208	1		2	211	Foraminifera
Foraminifera sp1	5				5	10				10	Foraminifera
Foraminifera sp2	40	5			45	109	5			114	Foraminifera
Foraminifera sp3	36	6		1	43	57	8		1	66	Foraminifera
Foraminifera sp4	7				7	11				11	Foraminifera
Foraminifera sp5	2				2	4				4	Foraminifera
Foraminifera sp6	4	2			6	5	2			7	Foraminifera
Foraminifera sp7	5				5	6				6	Foraminifera
Foraminifera sp8	1				1	1				1	Foraminifera
Heterokontophyta											
Coscinodiscophyceae											
Coscinodiscophyceae NI	49				49	49				49	Diatomacea
Mollusca											
Bivalvia											
Bivalvia NI	2				2	2				2	O.inv.bent.
Pterioida											
Pectinidae											
Pectinidae NI	3				3	3				3	O.inv.bent.
Cephalopoda											
Cephalopoda NI	6				6	8				8	Carcaças
Cephalopoda NI	23	5			28	55	8			63	Cephalopoda
Octopoda											
Octopoda sp1		8			8		8			8	Cephalopoda
Argonautidae											
<i>Argonauta</i> sp.	11	1			12	12	1			13	Carcaças
Bolitaenidae cf.											
Bolitaenidae cf.		1			1		1			1	Cephalopoda
Octopodidae											
Sepioidea											
Oegopsina											
Sepiolidae											
<i>Semirossia tenera</i>	3	4	1		8	3	4	1		8	Cephalopoda
Theutoidea											
Oegopsina											
Oegopsina sp1	1				1	1				1	Cephalopoda
Oegopsina sp2	1				1	1				1	Cephalopoda

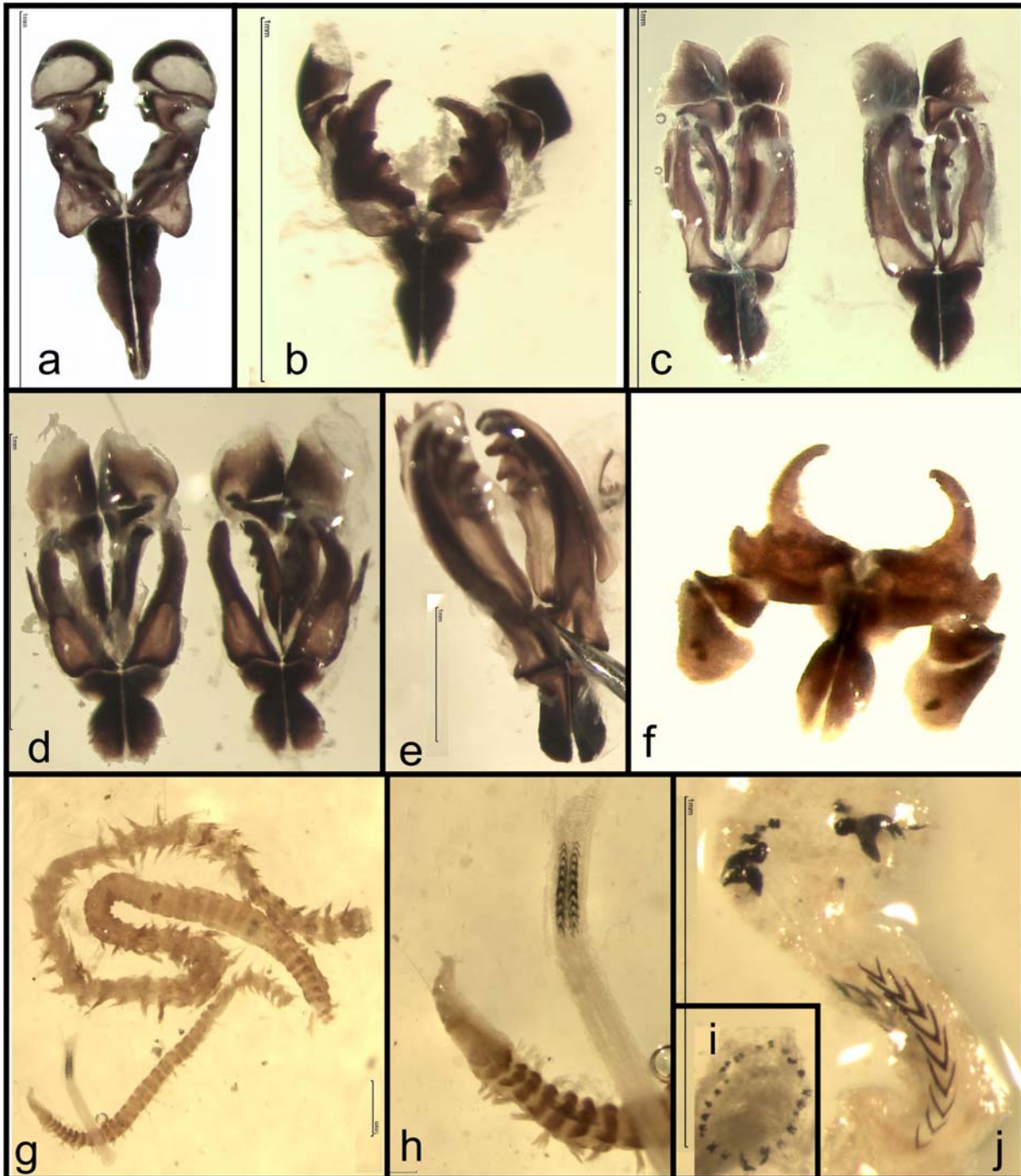
Itens Alimentares (táxons) (n=181)	Frequência					Número de presas					Cat. de presa
	CM	MO	ML	LO	Total	CM	MO	ML	LO	Total	
Oegopsina NI	1				1	1				1	Carcaças
Oegopsina NI	32	8	4		41	86	9	29		124	Cephalopoda
Cranchiidae											
Cranchiidae NI	26				26	26				26	Cephalopoda
Enoploteuthidae											
<i>Abralia redfieldi</i>	6	2			8	6	2			8	Cephalopoda
<i>Abralia</i> sp.	8	6	3		17	8	6	3		17	Cephalopoda
<i>Abralia veranyi</i>	2	5			7	2	5			7	Cephalopoda
Histioteuthidae											
<i>Histioteuthis corona corona</i>	1				1	1				1	Carcaças
Lycoteuthidae											
<i>Lycoteuthis lorigera</i>	2				2	2				2	Carcaças
<i>Lycoteuthis lorigera</i>	1				1	1				1	Cephalopoda
Ommastrephidae											
<i>Illex argentinus</i>	8	1			9	8	1			9	Carcaças
<i>Illex argentinus</i>	3	3			6	3	3			6	Cephalopoda
<i>Ommastrephes bartrami</i>		1			1		1			1	Cephalopoda
Ommastrephidae	2				2	2				2	Cephalopoda
Pyroteuthidae											
<i>Pterigioteuthis</i> sp.		1			1		1			1	Cephalopoda
<i>Pyroteuthis margaritifera</i>	1				1	1				1	Cephalopoda
Sepiolidae											
<i>Heteroteuthis atlantis</i>		28	3		31		28	5		33	Cephalopoda
Sepiolidae NI	2				2	3				3	Cephalopoda
Gastropoda											
Gastropoda NI	3	2			5	3	2			5	O.inv.bent.
Olividae											
Olividae NI	1				1	1				1	O.inv.bent.
Platyhelminthes											
Trematoda											
Digenea											
Digenea NI	17				17	20				20	Parasitas
Nematoda											
Nematoda NI	130	6		1	137	1017	13		3	1033	Parasitas
Cisto de parasita											
Cisto NI	239	38	7	6	290	239	38	7	6	290	Parasitas
Sipuncula?											
Sipuncula?	31	2	1		34	1707	41	10		1758	Sipuncula
Plantae											
Angiospermae											
Asteraceae											
<i>Taraxacum</i> sp. (semente)	1				1	1				1	-----
Semente NI		1			1		1			1	-----
Madeira	1				1	1				1	-----
Porifera											
Porifera NI (espícula)	2				2	6				6	O.inv.bent.
Organismo NI											
Organismo NI	12	3			15	13	4			17	-----
Sedimento											
Sedimento	177	1	7	4	189	177	1	7	4	189	Sedimento
Material Antropogênico											
Náilon	5				5	5				5	-----

Itens Alimentares (táxons) (n=181)	Frequência					Número de presas					Cat. de presa
	CM	MO	ML	LO	Total	CM	MO	ML	LO	Total	
Plástico	2				2	2				2	-----
Borracha		1			1		1			1	-----
TOTAL	2813	453	39	36	3341	11672	1434	84	149	13339	
Número de peixes com conteúdo alimentar	493	129	6	8	636						
Número de táxons	164	58	14	19	180						

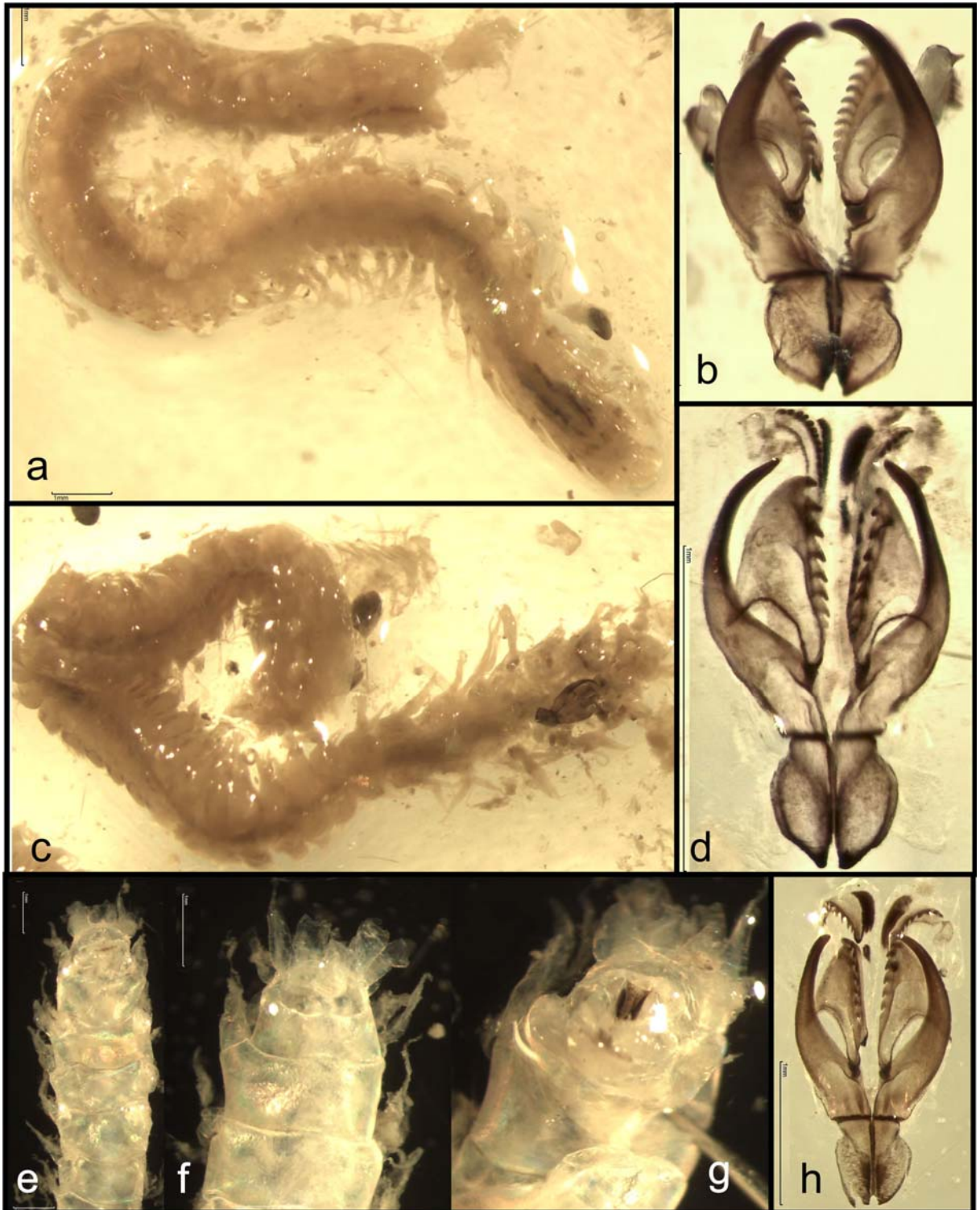
Anexo 2. Registro fotográfico dos principais itens alimentares / parasitas.



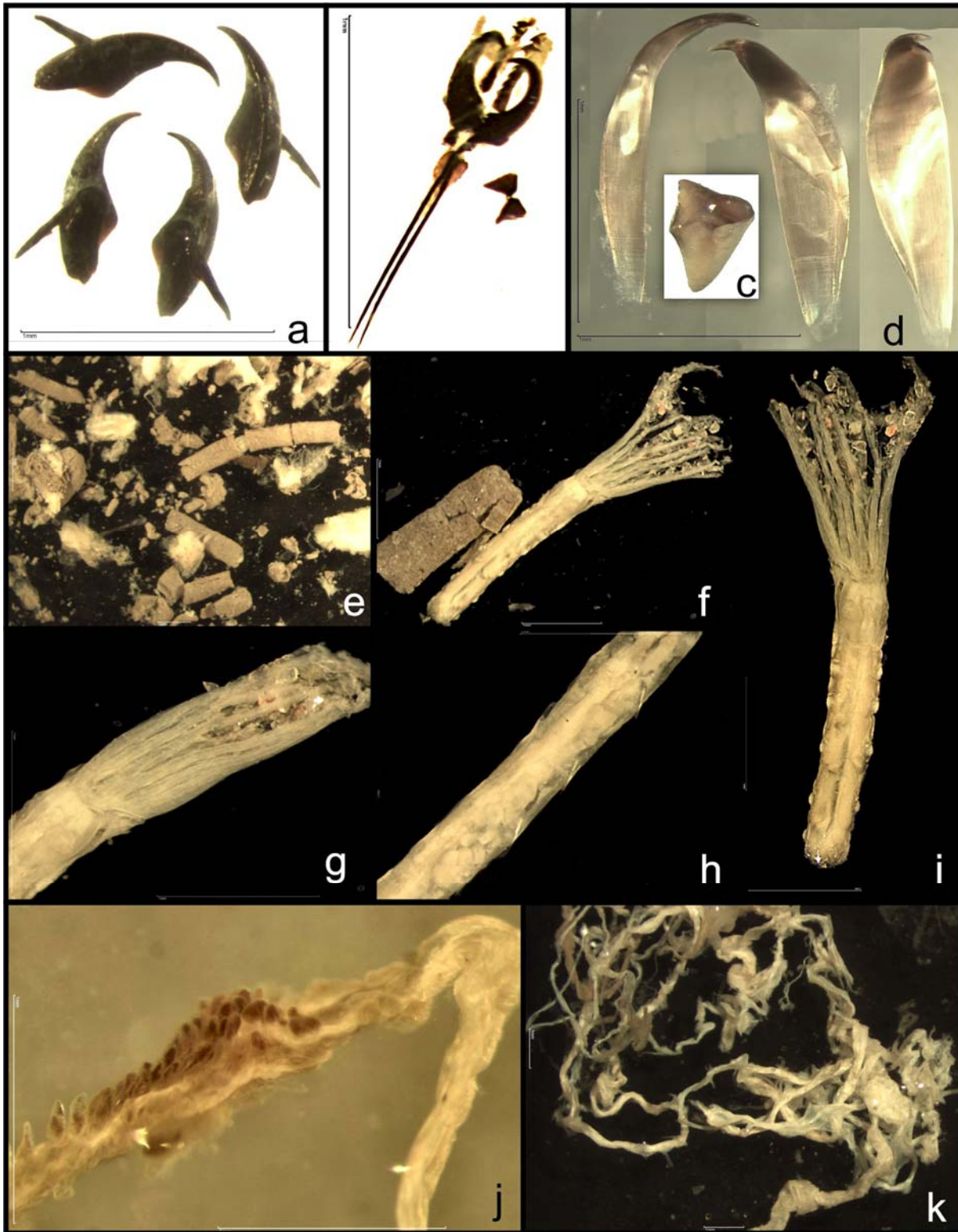
Prancha 1. Polychaeta (mandíbulas): a) Polychaeta sp1; b-d) Nereididae spp? NI; e-f) Polynoidae sp1; g) Polynoidae sp2; h) Polynoidae sp3; i) Polynoidae sp4; j) Polynoidae NI.



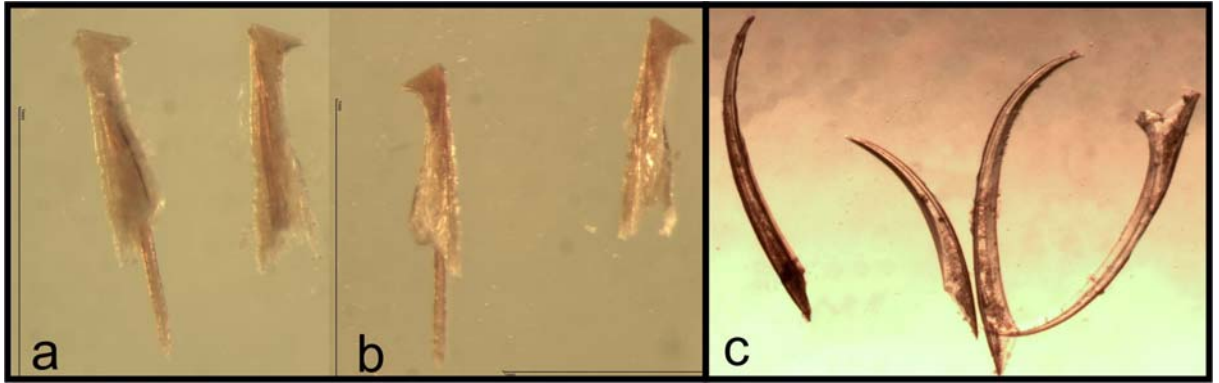
Prancha 2. Polychaeta (mandíbulas e organismos): a) Lumbrineridae sp1; b) Lumbrineridae sp2; c) Lumbrineridae sp3; d) Lumbrineridae sp4; e) Lumbrineridae sp5; f) Polychaeta sp5; g-j) Goniadidae, *Goniaga cf. maculata*; h) detalhe mostrando dez pares de chevrons; i) detalhe mostrando 2 macrognatas e 22 micrognatas; j) detalhe de exemplar com nove pares de chevrons e as macro e micrognatas.



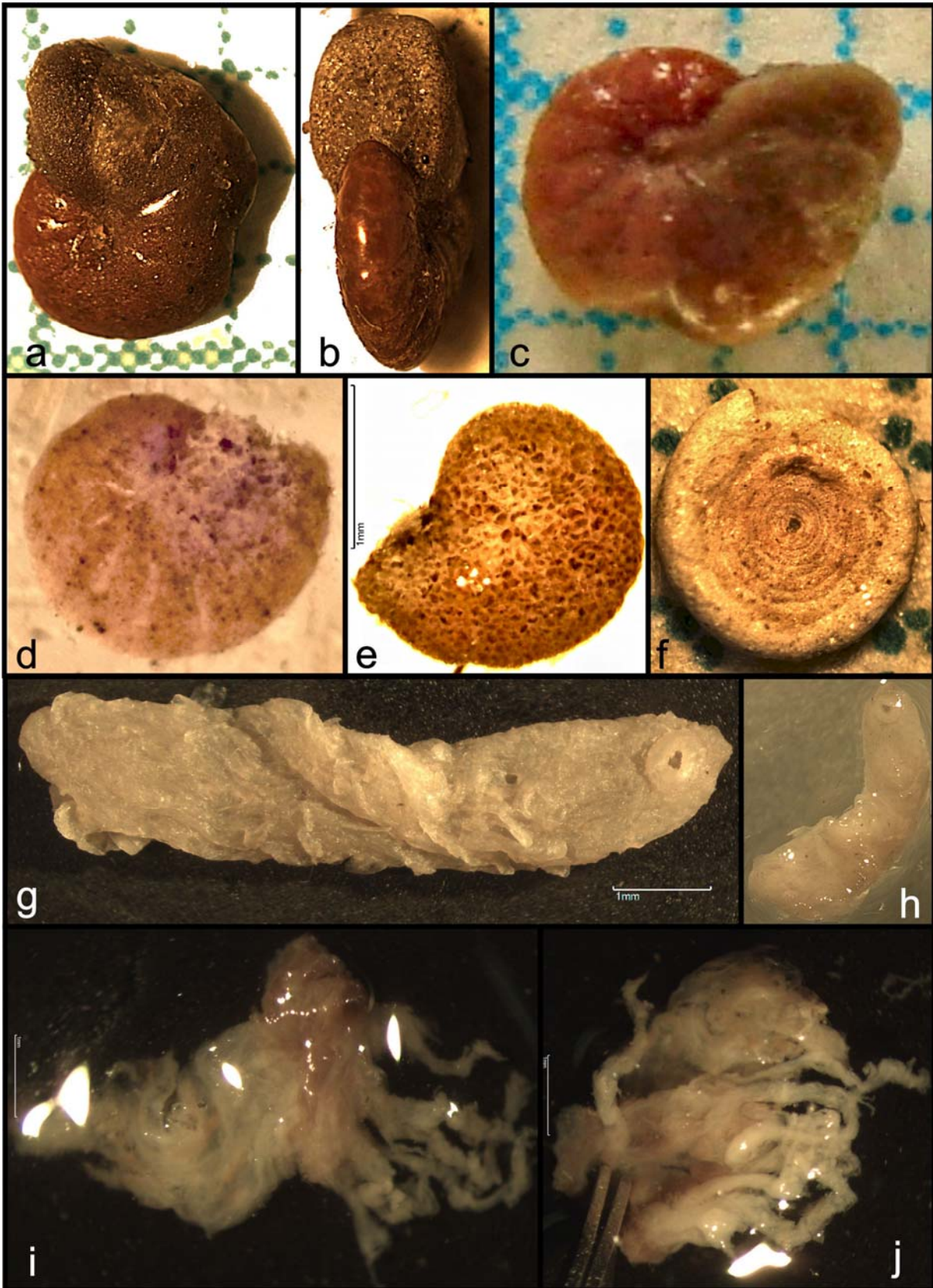
Prancha 3. Polychaeta (mandíbulas e organismos): a-d) Eunicidae (*Palola* sp.); b,d) detalhe da mandíbula de *Palola* sp; e-h) Eunicidae sp2; h) detalhe da mandíbula de Eunicidae sp2.



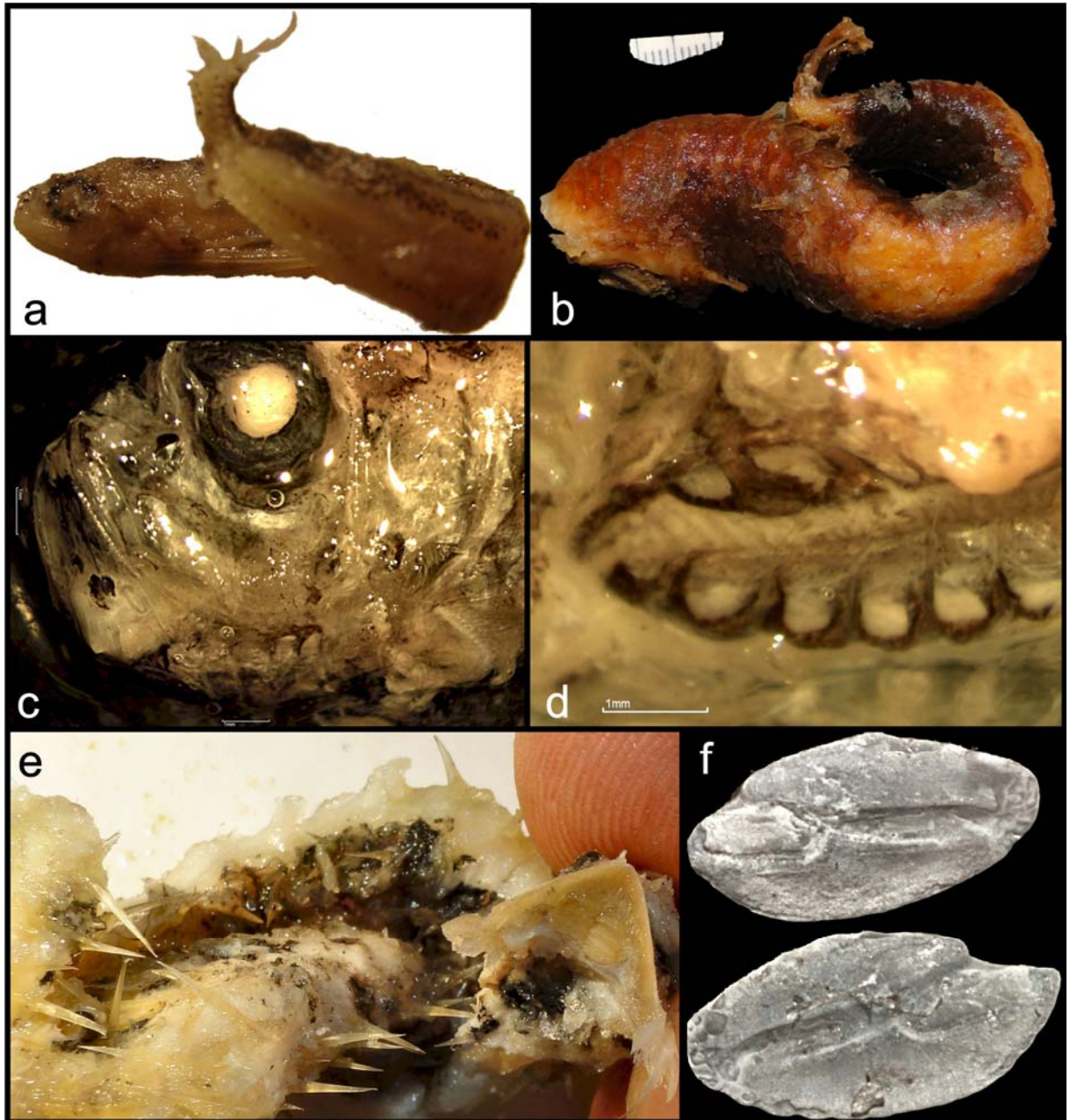
Prancha 4. Polychaeta (mandíbulas e organismos): a) Glyceridae NI (dentes); b) Arabellidae NI (mandíbula); c- d) Polychaeta sp6; e-i) Sabellidae, *Hysicimus* sp?; e) amostra com depósito vários poliquetas em tubos, f-i) *Hysicimus* sp?; j-k) Polychaeta Não identificado.



Prancha 5. a-b) Polychaeta sp8; b) ; c) não identificado;



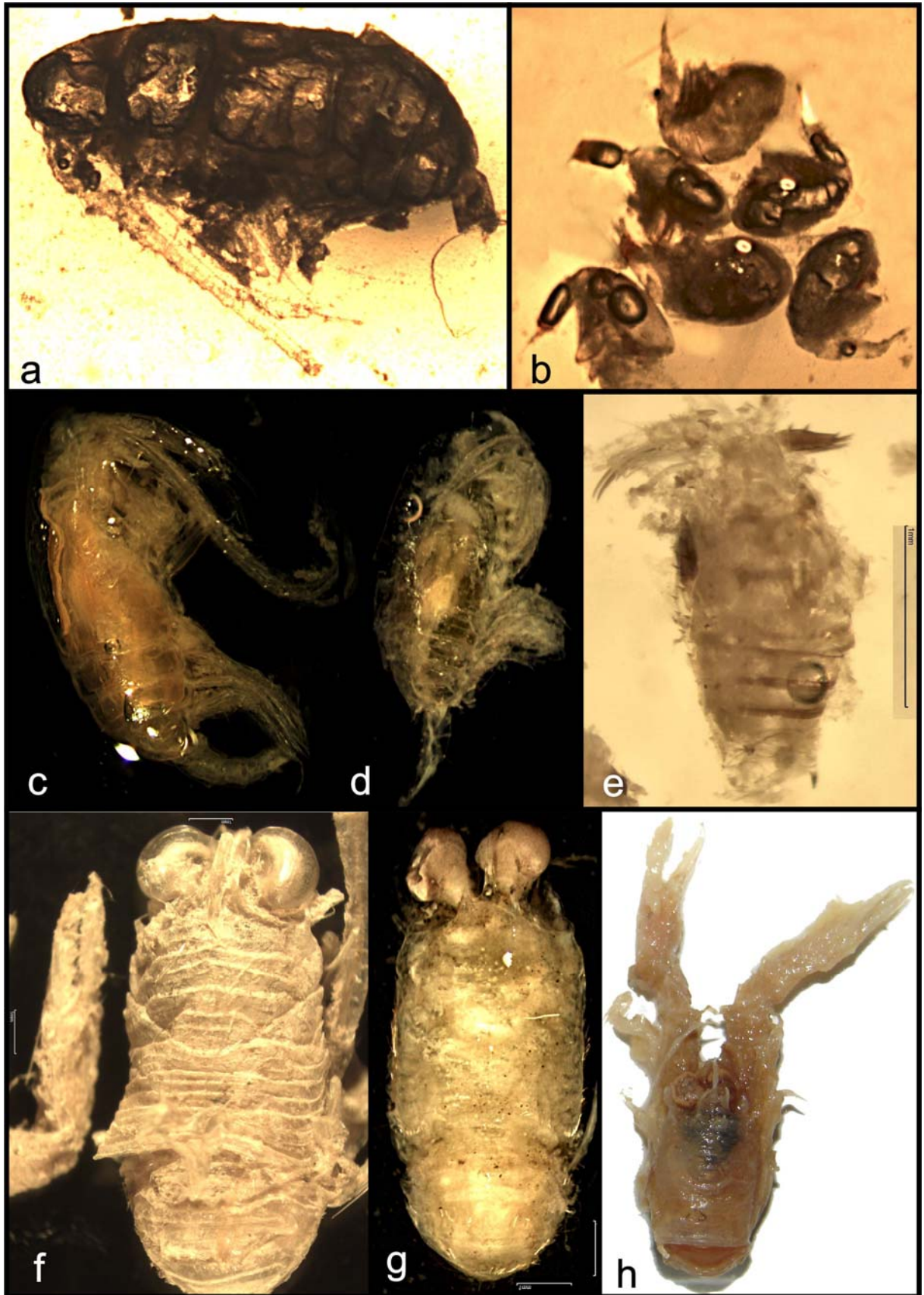
Prancha 6. Foraminifera, Holothuroidea e Hydrozoa: a-f) Foraminifera; g-h) Holothuroidea; i-j) Hydrozoa (*Leuckartiara octona?*).



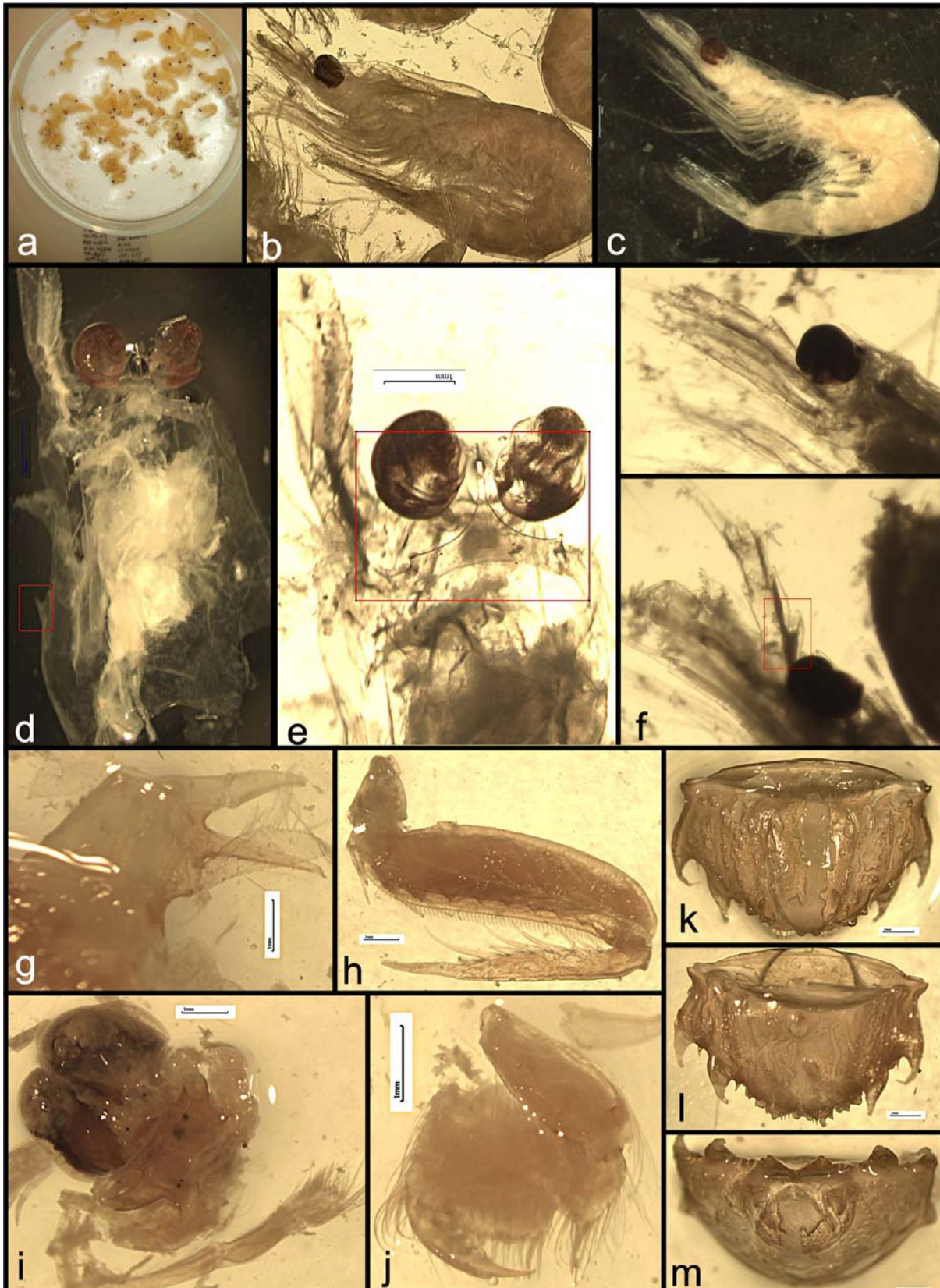
Prancha 7. Teleostei: a) *Bregmaceros atlanticus*; b) *Lampanyctus australis?*; c-d) *Maurolicus stehmanii*; e) Diodontidae NI (pele com espículas e a placa dentária fusionada); f) otólitos de *Synagrops spinosus*.



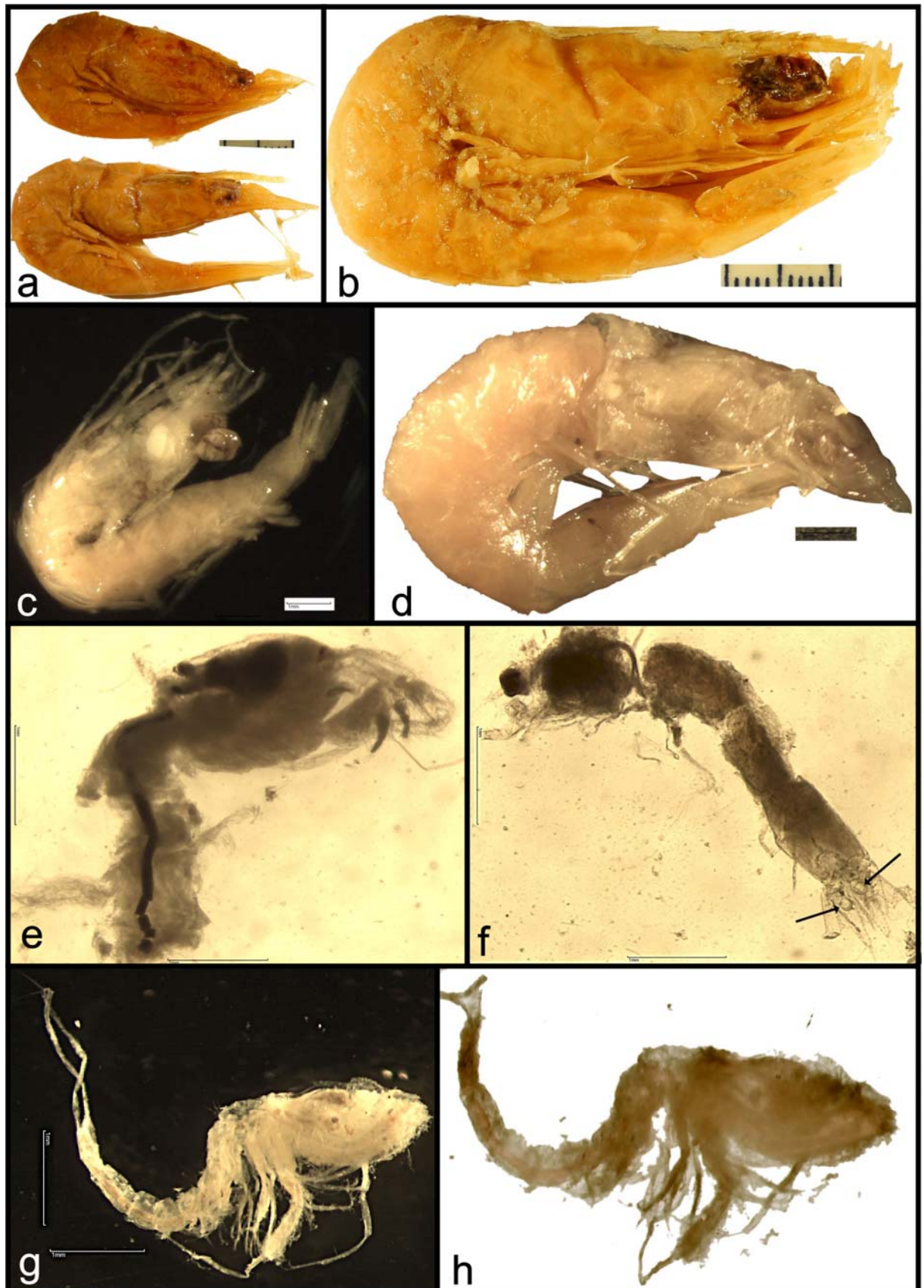
Prancha 8. Organismo não identificado: a-i) semelhante a Sipuncula?, Phoronida?; espermatóforos? (ver M&M).



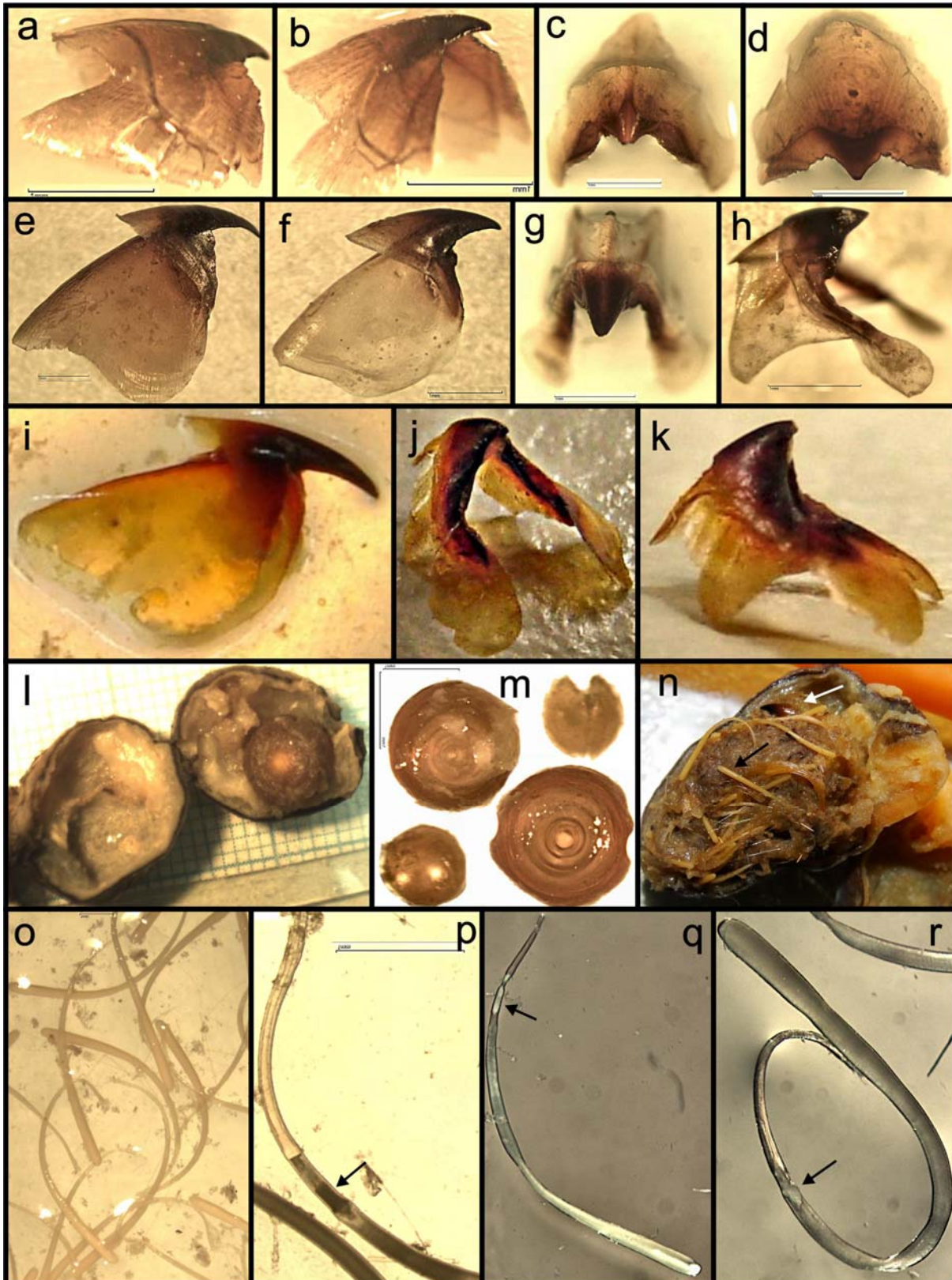
Prancha 9. Crustacea 1- Copepoda e Galatheidae: a) Copepoda; b) Oncaea; c-e) Copepoda; f-h) *Munida* spp.



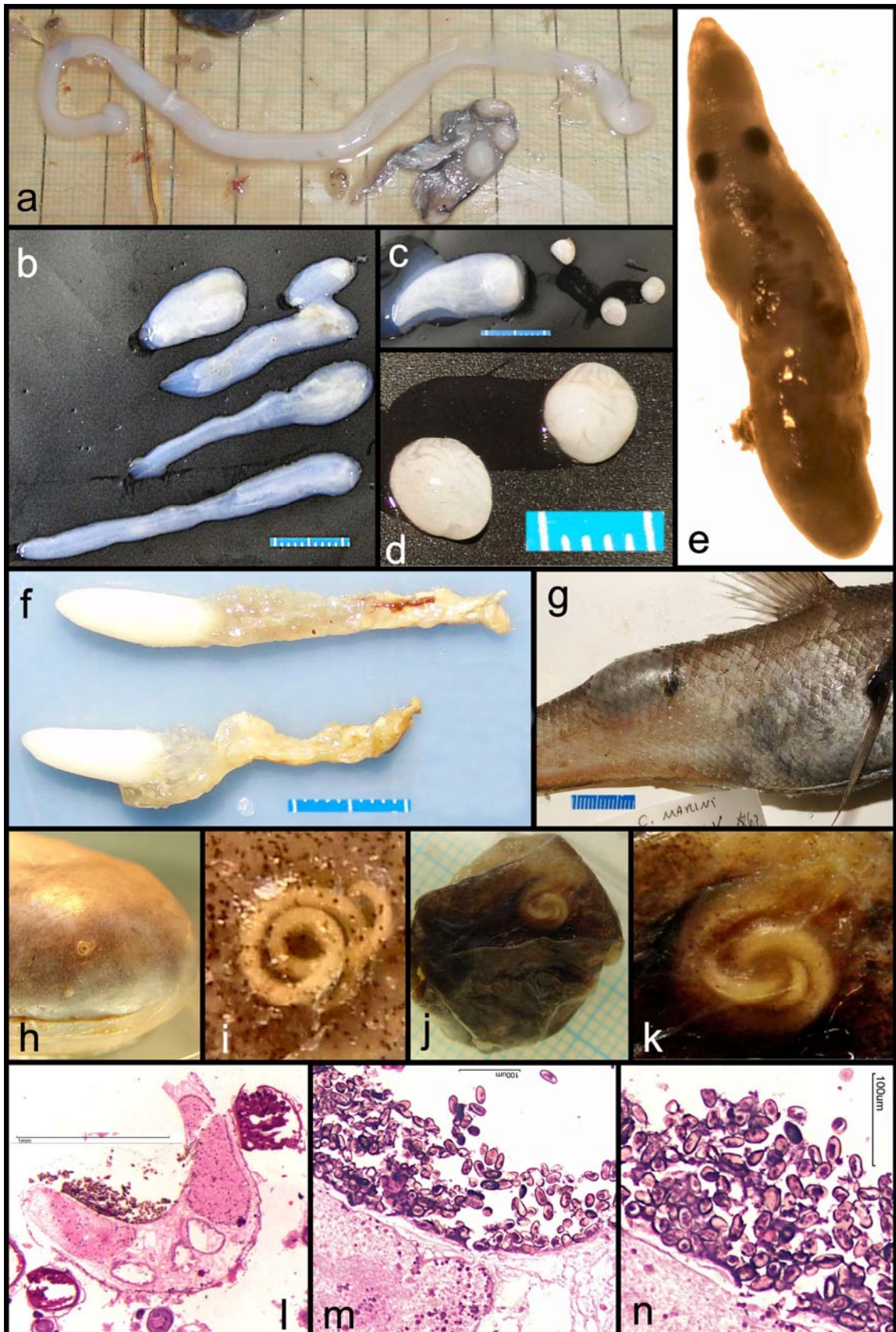
Prancha 10. Crustacea 2- Euphausiacea e Stomatopoda: a) amostra repleta de Euphausiidae; b-c) *Euphausia similis*; d-f) detalhes de identificação; g-m) confere com Tetrasquillidae (detalhes da identificação).



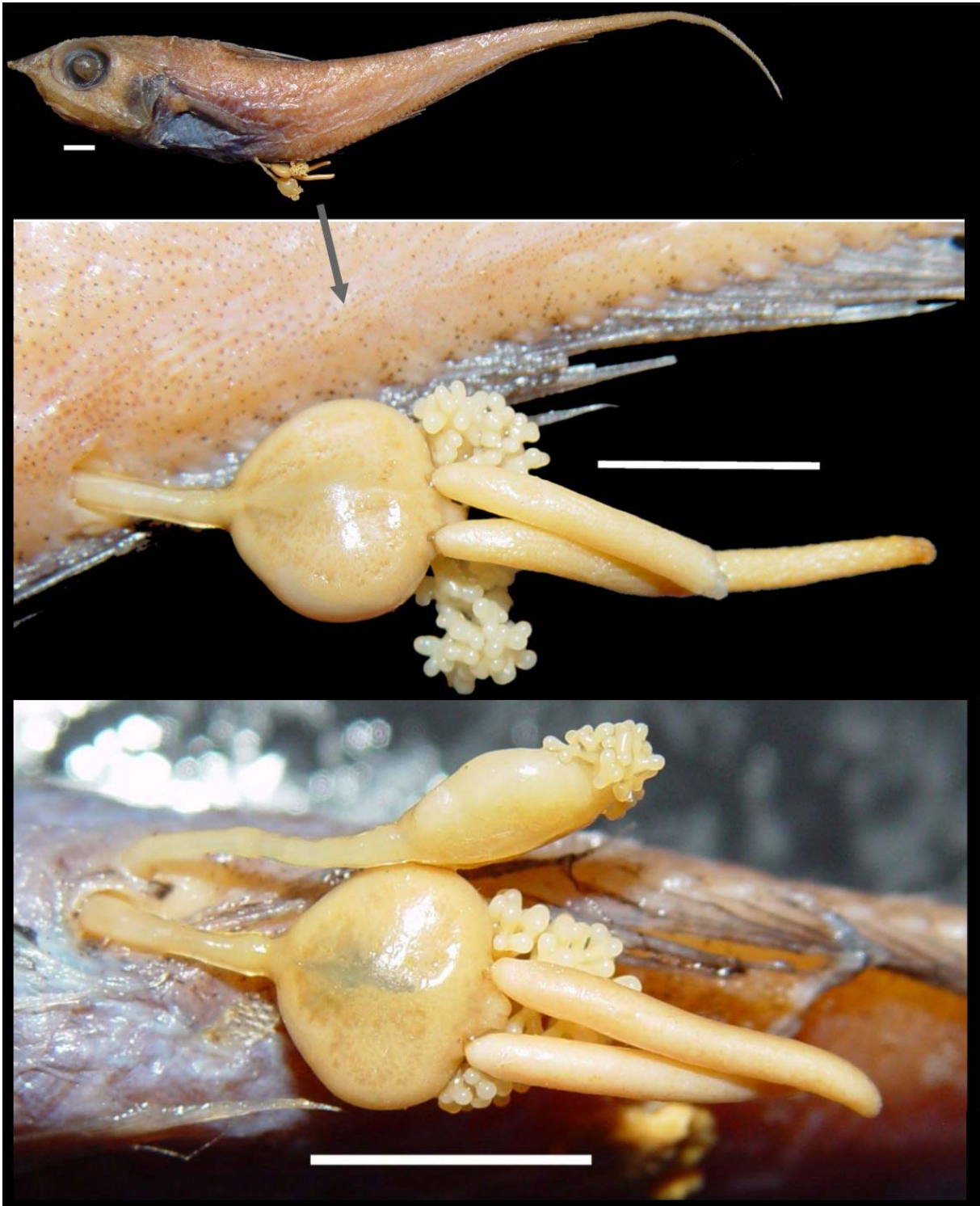
Prancha 11. Crustacea 3- Dendrobranchiata, Alpheidae, Mysidacea, Cumacea: a-d) Dendrobranchiata NI; e) Alpheidae NI ; f) Mysidae NI; g-h) Cumacea NI.



Prancha 12. Cefalópodes (Cephalopoda): **a-d)** *Argonauta* sp. na dieta de *C.marinii*; **e-h)** *Abralia redfieldi* na dieta de *C.marinii*; **i-k)** *Heteroteuthis atlantis* na dieta de *M.occidentalis*; **l-m)** cristalininos de cefalópode (\approx *Histioteuthis*) na dieta de *C.marinii* (em l, o cristalino ocupa cerca de 1/3 do volume do estômago); **n)** estômago de *C.marinii* com espermatóforos (seta negra, n=66) e 3 pares de bicos de *Abralia* sp. (seta branca); **o-r)** espermatóforos no conteúdo de *C.marinii* (setas: corpo de cimento).



Prancha 13. Parasitas (Platyhelminthes e Nematoda): a-d) Cestoda Trypanorhyncha em estágio plerocercóide na cavidade abdominal; e) Digenea Hemiuridae dentro do estômago; f) parasita ainda não identificado encontrado na cavidade abdominal; g) táxon ainda não identificado no músculo de *C.marinii*; h-k) Nematoda, *Anisakis* sp. (cistos na membrana estomacal); l) Digenea Hemiuridae, encontrado em histologia de gônada de fêmea de *C.marinii* (ovócitos visíveis acima-direita, e abaixo-esquerda); m-n) detalhe do parasita.



Prancha 14. Parasitas: Duas fêmeas do Copepoda Syphonostomatoida *Sphyrion lumpi*. Primeiro registro no Oceano Atlântico Austral.

Anexo 3. Composição da dieta de peixes da família Macrouridae do Sul do Brasil. Percentual de ocorrência, do peso, número e IRI.

Anexo 3. Resultados da análise de conteúdos alimentares para as principais categorias de presas, %O= frequência de ocorrência, %P= percentual em peso, %N= percentual em número, %IRI= percentual do índice de importância relativa. *C.marinii* e *M.occidentalis* estão agrupados por classes de peso. Valores acima de 10% estão em célula cinza, e acima de 30% em negrito.

Classes de peso→		Coelorinchus marinii																			
		<25g (n=34)				25-44g (n=105)				45-64g (n=195)				65-84g (n=108)				>85g (n=40)			
		%O	%P	%N	%IRI	%O	%P	%N	%IRI	%O	%P	%N	%IRI	%O	%P	%N	%IRI	%O	%P	%N	%IRI
Presas de fundo (bentônicas + infauna)	Carça	2,86	0,32	0,35	0,02	9,35	1,32	0,58	0,33	6,93	0,85	0,44	0,15	11,01	0,83	0,64	0,24	17,50	2,84	1,24	0,94
	Polychaeta	65,71	31,52	14,24	38,52	71,96	13,92	7,16	28,74	66,34	14,23	16,29	32,91	70,64	15,16	15,81	32,18	85,00	8,85	17,67	29,77
	Foraminifera	20,00	2,52	12,50	3,85	25,23	0,81	1,52	1,11	20,79	0,59	5,63	2,10	24,77	0,60	4,37	1,81	22,50	0,33	2,02	0,70
	Caranguejo	5,71	5,99	0,69	0,49	11,21	5,45	1,11	1,39	14,85	5,54	2,08	1,84	18,35	5,90	2,94	2,39	15,00	3,89	2,33	1,23
	Isopoda	5,71	3,40	0,69	0,30	11,21	4,37	0,74	1,09	21,78	8,73	2,96	4,14	21,10	6,94	1,70	2,68	22,50	3,81	3,10	2,05
	Gammaridea	57,14	17,99	27,78	33,50	42,06	10,55	9,63	16,08	35,15	3,51	12,96	9,41	42,20	3,55	10,57	8,77	57,50	5,93	20,93	20,39
	Crust.Bent					1,87	0,06	0,08	0,01	4,46	0,72	0,71	0,10	2,75	0,05	0,32	0,01	10,00	0,14	1,71	0,24
	O.Inv.Bent	2,86	0,63	0,35	0,04	2,80	1,84	0,16	0,11	2,97	0,11	0,17	0,01	5,50	0,84	0,46	0,10	2,50	0,06	0,16	0,01
Mysidae	8,57	2,36	2,08	0,49	11,21	1,00	1,19	0,47	8,91	0,67	2,28	0,43	14,68	1,01	3,31	0,93	15,00	0,85	4,50	1,06	
Presas pelágicas (plancônicas e nectônicas)	O.Crust. Nect.	2,86	0,63	0,35	0,04	2,80	0,18	0,29	0,02	7,92	0,93	1,45	0,31	5,50	0,37	0,69	0,09	5,00	0,63	3,10	0,25
	Copepoda	40,00	7,15	22,22	15,05	39,25	1,52	5,89	5,51	34,16	1,24	8,65	5,49	42,20	1,36	12,78	8,78	37,50	0,94	18,14	9,44
	Euphausiidae	14,29	23,38	17,36	7,46	21,50	33,07	23,55	23,05	24,26	29,19	28,43	22,72	23,85	26,53	30,93	20,16	12,50	5,82	15,97	3,60
	Camarões	2,86	3,47	0,69	0,15	6,54	4,49	0,33	0,60	13,37	6,40	0,91	1,59	18,35	13,07	2,53	4,21	30,00	51,15	2,48	21,24
	Peixes	5,71	0,63	0,69	0,10	36,45	14,22	2,35	11,44	38,12	23,10	2,84	16,07	43,12	20,93	3,40	15,44	37,50	10,64	4,50	7,49
	Cephalopoda					16,82	3,59	1,65	1,67	14,36	3,51	0,91	1,03	17,43	2,57	5,01	1,94	20,00	4,08	1,86	1,57
Sipuncula?					9,35	3,61	43,76	8,39	7,43	0,67	13,30	1,69	3,67	0,30	4,55	0,26	5,00	0,06	0,31	0,02	

Malacocephalus occidentalis

Classes de peso→		<30g (n=34)				30-59g (n=28)				60-140g (n=31)				>140g (n=33)			
		%O	%P	%N	%IRI	%O	%P	%N	%IRI	%O	%P	%N	%IRI	%O	%P	%N	%IRI
Presas de fundo (bentônicas + infauna)	Carcaça	2,86	2,74	0,26	0,13	13,33	0,24	1,57	0,31	9,68	0,07	0,91	0,09	9,09	12,55	0,89	1,02
	Polychaeta									6,45	0,27	0,61	0,05				
	Foraminifera	8,57	0,38	1,05	0,18	16,67	0,42	2,75	0,67	6,45	0,05	0,91	0,06	6,06	0,01	0,59	0,03
	Caranguejo	22,86	8,90	4,97	4,78	33,33	14,32	33,73	20,44	70,97	44,79	53,03	65,70	30,30	13,80	10,68	6,23
	Isopoda	2,86	0,23	0,26	0,02					3,23	0,32	0,30	0,02				
	Gammaridea	5,71	0,68	0,79	0,13	10,00	1,03	1,18	0,28					3,03	0,01	0,30	0,01
	Crust. Bent					3,33	1,40	0,39	0,08								
	O. Inv. Bent					3,33	0,18	0,39	0,02					3,03	0,01	0,30	0,01
	Mysidae	14,29	2,43	35,08	8,07	3,33	0,24	0,39	0,03					3,03	0,21	0,30	0,01
Presas pelágicas (plancônicas e nectônicas)	O. Crust. Nect.									3,23	0,25	0,30	0,02				
	Copepoda	11,43	0,30	1,83	0,37	3,33	0,06	0,39	0,02	9,68	0,64	3,94	0,42	6,06	0,03	0,89	0,05
	Euphausiidae	14,29	23,27	40,84	13,79	13,33	6,91	32,16	6,65	12,90	4,99	16,97	2,68	3,03	0,84	2,37	0,08
	Camarões	68,57	56,88	10,47	69,56	60,00	65,84	16,08	62,74	51,61	38,48	7,88	22,64	81,82	50,96	27,60	53,93
	Peixes	22,86	4,18	4,45	2,97	36,67	8,98	9,02	8,43	29,03	3,14	7,27	2,86	72,73	20,95	30,56	31,44
	Cephalopoda					13,33	0,24	1,57	0,31	38,71	7,00	7,88	5,45	57,58	0,61	13,65	6,89
	Sipuncula?					3,33	0,12	0,39	0,02					3,03	0,04	11,87	0,30

		<i>Malacocephalus laevis</i> (n=6)				<i>Lucigadus ori</i> (n=8)			
		FO%	%P	%P	%IRI	FO%	%P	%N	%IRI
Presas de fundo (bentônicas + infauna)	Carcaça					16,67	19,4	1,45	2,13
	Polychaeta	37,5	4,23	3,76	3,18				
	Foraminifera	37,5	3,02	2,26	2,1				
	Caranguejo	25	17,15	4,51	5,75				
	Isopoda								
	Gammaridea	62,5	39,49	63,16	68,13	16,67	0,02	1,45	0,15
	Crust. Bent	25	6,04	9,02	4				
	O. Inv. Bent								
Mysidae	25	11,47	3,76	4,04					
Presas pelágicas (plancônicas e nectônicas)	O. Crust. Nect.	37,5	2,9	6,02	3,55				
	Copepoda	37,5	3,62	4,51	3,24	16,67	0,02	1,45	0,15
	Euphausiidae	37,5	12,08	3,01	6,01				
	Camarões					66,67	8,02	5,8	5,63
	Peixes					100	68,83	20,29	54,52
	Cephalopoda					100	3,67	55,07	35,94
	Sipuncula?					16,67	0,05	14,49	1,48

Anexo 4. Resumo submetido Embrapoa:

NOVO REGISTRO DE HOSPEDEIRO E LOCALIDADE PARA O COPÉPODE PARASITO *Sphyrion lumpi* (KRØYER, 1845) (SIPHONOSTOMATOIDA: SPHYRIIDAE)

Philippe V. Alves¹; Luciano G. Fischer² & José L. Luque³

1 Curso de Pós-Graduação em Biologia Animal – UFRRJ. BR 465, Km 7, CEP:23890-000, Seropédica, RJ.

2 Curso de Pós-Graduação em Oceanografia Biológica - FURG. Laboratório de recursos pesqueiros demersais e cefalópodes, Campus Carreiros, CEP: 96201-900 - Rio Grande, RS.

3 Departamento de Parasitologia Animal – UFRRJ. Caixa Postal: 74.508, CEP: 23851-970, Seropédica, RJ.

O presente estudo objetivou relatar a ocorrência do copépode parasito *Sphyrion lumpi* (Krøyer, 1845) em *Coelorrinchus marinii* Hubbs, 1934 provenientes do litoral do Estado do Rio Grande do Sul, Brasil. Os peixes foram coletados em uma embarcação que realiza pescas comerciais na plataforma continental entre 250-450m de profundidade. Quatorze amostras mensais foram coletadas durante o final de 2006 e o início de 2008 em Rio Grande, RS. Todos os espécimes foram coletados com duplas redes de arrasto, fixados em formol 4% e conservados em álcool 70% até o processamento dos parasitos. Somente quatro dos 877 *C. marinii* coletados estavam parasitados pelos copépodes. Estes foram retirados da musculatura de seus hospedeiros com o auxílio de uma pinça e acondicionados em álcool 70%. O preparo dos parasitos seguiu técnicas tradicionais. Um total de oito espécimes fêmeas de *S. lumpi* foram coletados, aderidos fortemente à musculatura lateral dos peixes, próximos a nadadeira anal. Os copépodes foram identificados como *S. lumpi* por apresentarem o cefalotórax alongado transversalmente pelo desenvolvimento de dois processos laterais, processos posteriores altamente ramificados, “neck” sem processos e expandido posteriormente em um complexo genito-abdominal piriforme. *S. lumpi* é um copépode muito estudado, sendo reportado mais de 70 vezes em um grande número de hospedeiros. Entretanto, não há registros no Brasil de peixes parasitados por esta espécie. Este trabalho forneceu uma nova localidade e hospedeiro para *S. lumpi*, registrando pela primeira vez sua ocorrência em *C. marinii*.

Anexo 5. Artigo Submetido Panamjas: Scientific Note

Occurrence of *Sphyrion lumpi* (Krøyer, 1845) (Siphonostomatoida: Sphyrriidae) on Marini's grenadier *Coelorinchus marinii* Hubbs, 1934 (Gadiformes: Macrouridae) from Brazil.

Philippe V. Alves¹, Luciano G. Fischer² & José L. Luque³

¹ Curso de Pós-Graduação em Biologia Animal, Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro, BR 465, Km 7, CEP:23890-000, Seropédica, RJ, Brazil.

² Curso de Pós-Graduação em Oceanografia Biológica, Universidade Federal do Rio Grande, Av. Itália, Km 8, CEP: 96203-900, Rio Grande, RS, Brazil.

³ Departamento de Parasitologia Animal, Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro, Caixa Postal 74.508, CEP: 23851-970, Seropédica, RJ, Brazil. E-mail: jlluque@ufrj.br

Abstract: Here we present the first record of *Sphyrion lumpi* (Copepoda), a mesoparasitic species found on macrourid *Coelorinchus marinii* from Southern Brazilian continental slope.

Key words: marine fish, parasitic copepod, mesoparasite, Southwestern Atlantic

Resumo: Ocorrência de *Sphyrion lumpi* (Krøyer, 1845) (Siphonostomatoida: Sphyrriidae) em *Coelorinchus marinii* Hubbs, 1934 no Brasil. Apresentamos o primeiro registro de *Sphyrion lumpi* (Copepoda), uma espécie mesoparasítica encontrada no macrourídeo *Coelorinchus marinii*, proveniente do talude continental do Sul do Brasil.

Palavras chave: peixe marinho, copépole parasito, mesoparasito, Oceano Atlântico Sudoeste

Sphyrriidae Wilson, 1919 contains species of extremely modified siphonostomatoid copepods that parasitize both bony and cartilaginous fishes. These are characterized by partial or complete loss of thoracic appendages and by some degree of degeneration of head appendages (Dojiri & Deets 1988) whose postmetamorphic females are highly modified, exhibiting a mesoparasitic mode of life (Kabata 1979). The family comprises nine genera (Boxshall & Halsey 2004) frequently reported on North Atlantic deep sea fishes (Boxshall 1998). According to Walter & Boxshall (2011) *Sphyrion* Cuvier, 1930 includes three valid species: *S. laevigatum* (Quoy & Gaimard, 1824), *S. lumpi* (Krøyer, 1845) and *S. quadricornis* [Gaevskaya & Kovaleva, 1984](#), all of them parasitizing the somatic musculature of teleost fishes (Dojiri & Deets 1988). *Sphyrion lumpi* was recorded in more than 27 hosts, distributed

in eight families and four orders of fishes (Ho 1992). In the present work, we record the presence of *S. lumpi* parasitic on *Coelorinchus marinii* Hubbs, 1934 by the first time in Brazilian waters.

Fishes were collected from landings of a commercial fish vessel that operates with bottom-trawl on Southern Brazilian continental slope. Fourteen monthly samples from these landings were collected during late 2006 and early 2008 in Rio Grande, RS. All specimens were collected between 32.3°S-34.3°S and 250-450 m depth (Fig. 1). The fishes were fixed in 4% borax-buffered formalin and preserved in 70% ethanol until processing. Four of 877 analyzed specimens of *C. marinii* had attached copepods, three from the same sample. Total length of hosts range 245-286 mm, all sexually mature. The copepods were carefully detached from their hosts and preserved in 70% ethanol. Fishes were identified according Cohen *et al.* (1990) and copepods were identified according to Wilson (1919) and Boxshall & Montú (1997). Photos were made with aid of an Olympus stereomicroscope SZX16-131 and voucher specimens were deposited in the Coleção de Crustacea do Museu Nacional (MNRJ), Quinta da Boa Vista, RJ, Brazil.

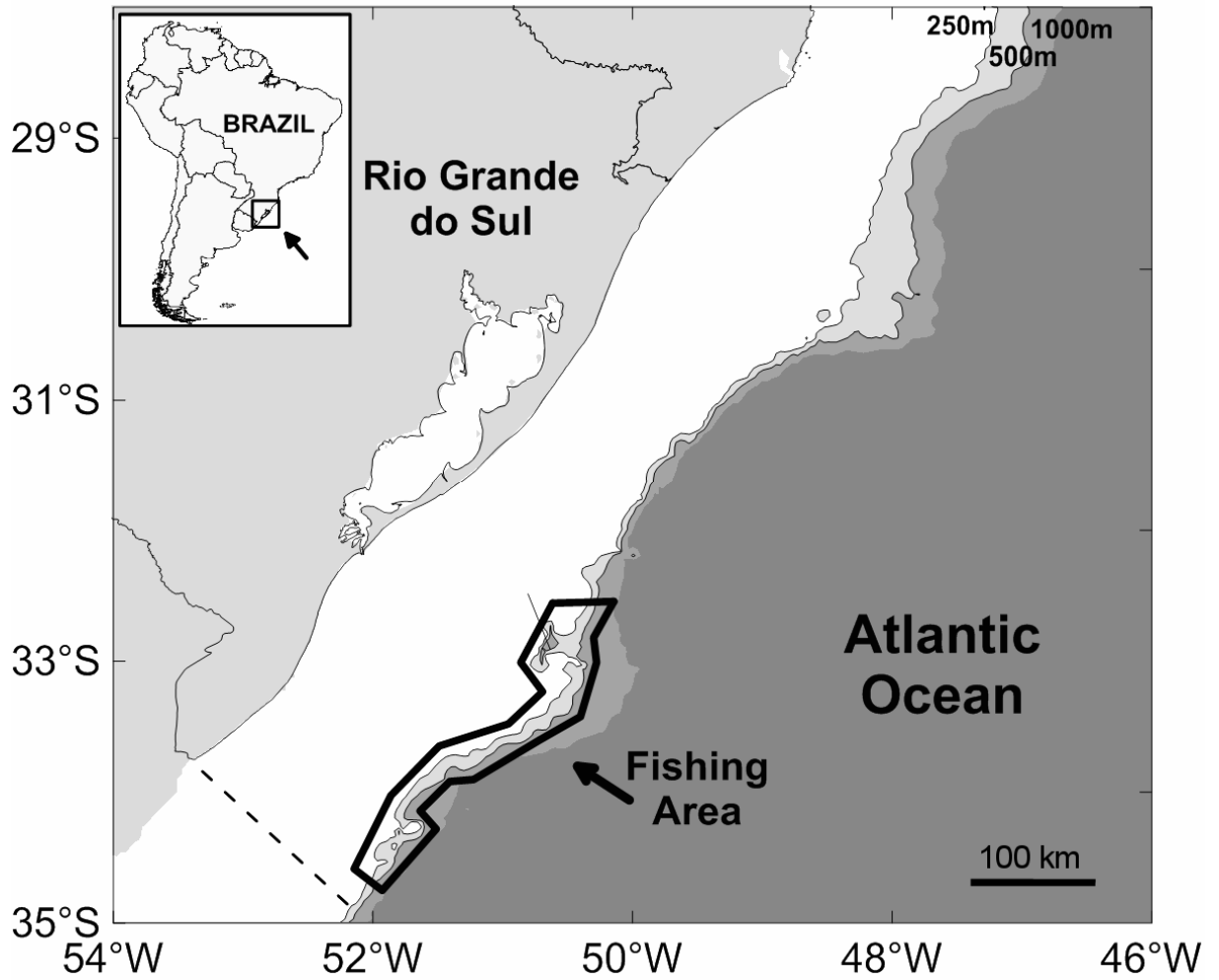


Figure 1. Map of study area.

A total of eight female specimens of *Sphyrion lumpi* were collected from their hosts, all of them were attached with their cephalosome buried in the lateral musculature of the host, close to the anal fin (Fig. 2). No males were found.

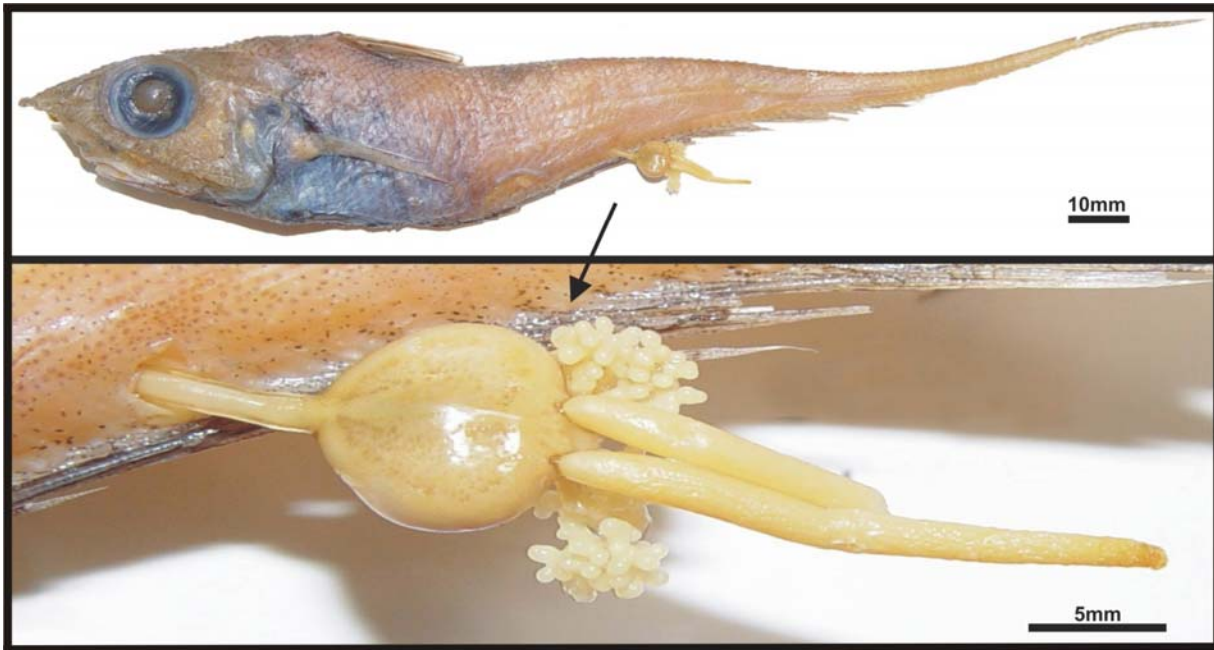


Figure 2. Female of *Sphyrion lumpi* attached to *Coelorinchus marinii*.

Female copepods were identified as *Sphyrion lumpi* (Figs. 3a-3e) by the presence of cephalothoracic holdfast transversely elongated by development of two lateral processes and prominent midanterior cephalic region (with reduced appendages), neck without processes (longer than the rest of the body) expanding posteriorly into pyriform genital-abdominal complex flattened dorsoventrally, posterior processes branching and clustered and midposterior perianal prominence.

Sphyrion lumpi is a well known parasitic copepod. It has been reported, since the 19th century, more than 70 times (Boxshall 1998). Despite on the fact of *S. lumpi* has a broad range of hosts (Kabata 1979), there are no records of this copepod on fishes from coastal zone of Brazil.

This is a new host and geographic record of parasitic copepod *Sphyrion lumpi*, recording its occurrence by the first time in Brazil.

Acknowledgments

Philippe V. Alves and Luciano G. Fischer were supported by postgraduate fellowship from Coordenação de Aperfeiçoamento do Pessoal de Ensino Superior (CAPES). José L. Luque was supported by a research fellowship from Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq).

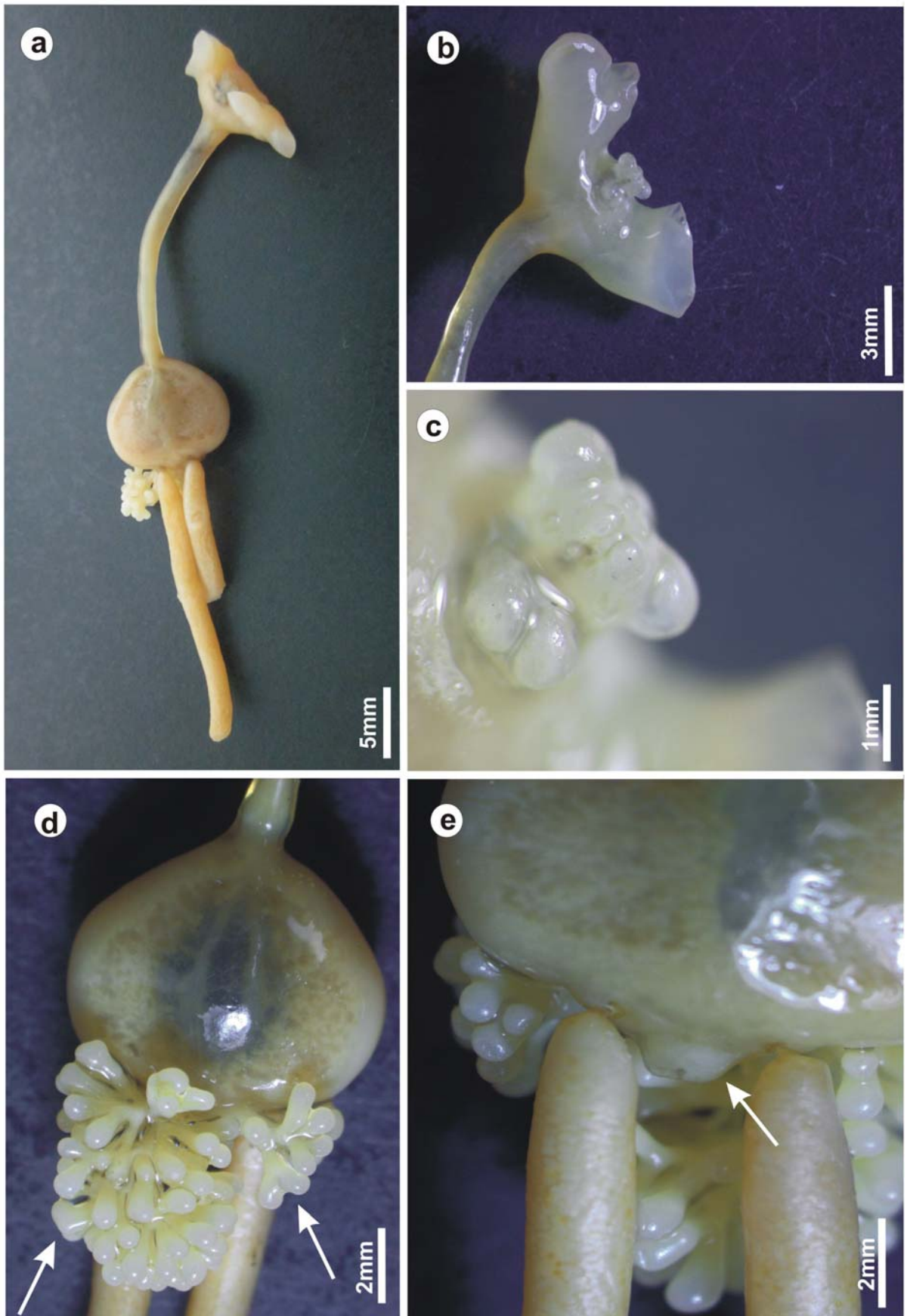


Figure 3. *Sphyrion lumpi* from *Coelorinchus marinii*. Female. **a)** Whole adult, ventral view. **b)** Cephalothoracic holdfast, ventral view. **c)** Reduced appendages, latero-ventral view. **d)** Genital-abdominal complex and posterior processes (arrows), dorsal view. **e)** Perianal prominence (arrow), ventral view.

References

- Boxshall, G. A. & Montú, M. A. 1997. Copepods parasitic on Brazilian coastal fishes: a handbook. **Nauplius**, 5(1): 1-225.
- Boxshall, G. A. 1998. Host specificity in copepod parasites of deep-sea fishes. **Journal of Marine Systems**, 15: 215-223.
- Boxshall, G. A. & Halsey, S. H. 2004. **An Introduction to Copepod Diversity**. The Ray Society, London, 966 p.
- Dojiri, M. & Deets, G. B. 1988. *Norkus cladocephalus*, new genus, new species, (Siphonostomatoida: Sphyrriidae), a copepod parasitic on an elasmobranch from Southern California waters, with a phylogenetic analysis of the Sphyrriidae. **Journal of Crustacean Biology**, 8(4): 679-687.
- Cohen, D. M., Inada, T., Iwamoto, T. & Scialabba, N. 1990. **Gadiform Fishes of the World (Order Gadiformes). An Annotated and Illustrated Catalogue of Cods, Hakes, Grenadiers and other Gadiform Fishes Known to Date**. FAO, Rome, 442 p.
- Ho, J. S. 1992. Does *Sphyrion* (Krøyer) (Copepoda: Sphyrriidae) occur in the sea of Japan? With discussion on the origin and dispersal of *Sphyrion* Cuvier, 1830. **Reports of the Sado Marine Biological Laboratory**, 22: 37-48.
- Kabata, Z. 1979. **Parasitic Copepoda of British fishes**. The Ray Society, London, 468 p.
- Walter, T. C. & Boxshall, G. A. 2011 (Eds.). **World Copepoda database** - Available through: World Register of Marine Species, accessible at <http://www.marinespecies.org>. Accessed 05/15/2012.
- Wilson, C. B. 1919. North American parasitic copepods belonging to the new family Sphyrriidae. **Proceedings of the United States Natural Museum**, 55: 549-604.

Anexo 6. Método de Projeção do Perfil dos Cruzeiros no Software Ocean Data View

Para investigar as variáveis ambientais coletadas nos cruzeiros (temperatura, salinidade) e também dados biológicos das espécies (abundâncias, índice gonadossomático, proporção de fêmeas, proporção de juvenis, etc.). Entretanto, nota-se que na área do Revizee Score-Sul, em diversos locais as isóbatas são muito próximas, principalmente entre as profundidades de 300 a 600m (**Figura 1**), e os lances acabam por ficar sobrepostos. Com o método usual de projeção, os pontos ficam muito unidos e parcialmente, dificultando muito a observação dos dados e não permitindo um bom ajuste dos algoritmos de interpolação (*gridding*, *krigging*).

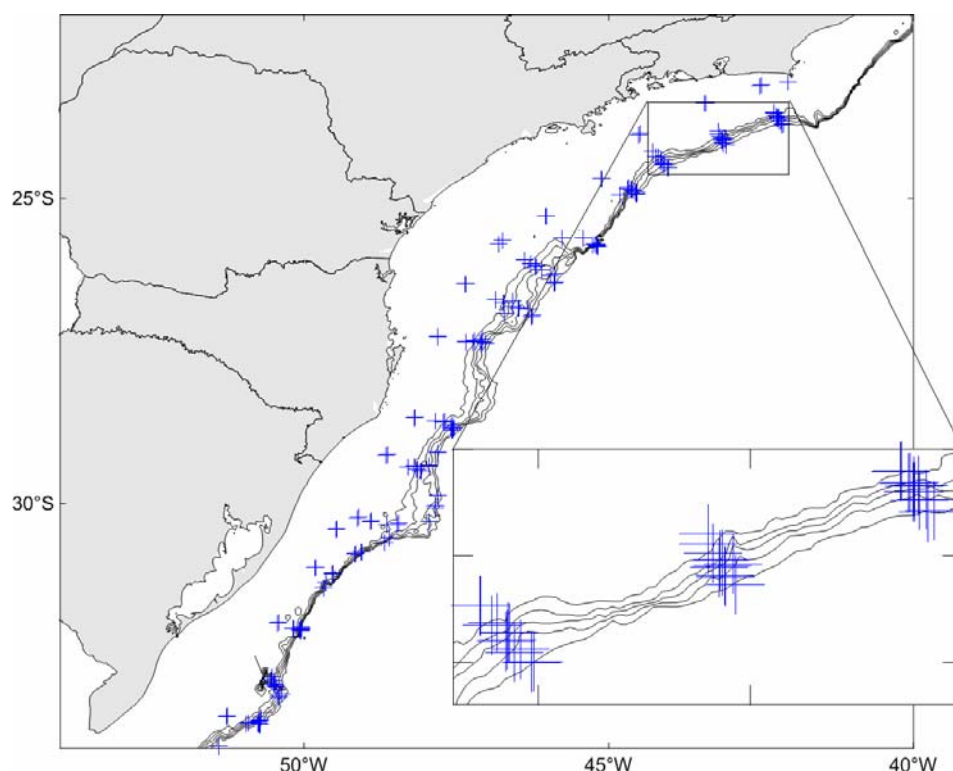


Figura 1. Área do Revizee Score Sul, com as isóbatas de 100, 200, 300, 400, 500 e 600m, que são muito próximas entre si.

Optou-se então por criar uma projeção diferente, onde se utilizou a profundidade efetiva do lance no eixo **y** e a distância da linha mediana de uma secção pré-definida no eixo **x**. Os mapas foram criados mapas de superfície no *software*

Ocean Data View V4.04 (Schlitzer, 2012) com algoritmo de interpolação DIVA (Troupin et al., 2008). O método é descrito nas Figuras 2, 3 e 4.

O método mantém uma boa relação de distâncias entre os lances no eixo perpendicular aos perfis, enquanto deixa as distâncias no eixo batimétrico equivalentes à profundidade de cada lance. A projeção se mostrou bem interessante para ter uma visão do desenho amostral realizado, especialmente em áreas que apresentam isóbatas muito próximas. Utilizando métodos de interpolação é possível ter uma visão da distribuição das temperaturas, densidades dos organismos e outras variáveis coletadas nos cruzeiros. Dependendo da inclinação da linha de costa, e dos perfis amostrados, pode-se utilizar a latitude ou longitude ao invés da distância da secção, com pouca distorção, como no caso da área do Score-Sul (Figura 5).

A projeção funciona muito bem quando os perfis apresentam profundidades crescentes em direção oposta à linha de costa. Quando isso não ocorre, os lances ficam fora da seqüência do perfil, ordenados por seqüência batimétrica, o que pode ser facilmente resolvido utilizando um número sequencial para os lances de cada perfil, e plotando no eixo Y. Como alternativa, pode-se também usar as distâncias dos lances em direção à linha de costa, ou de uma determinada isóbata.

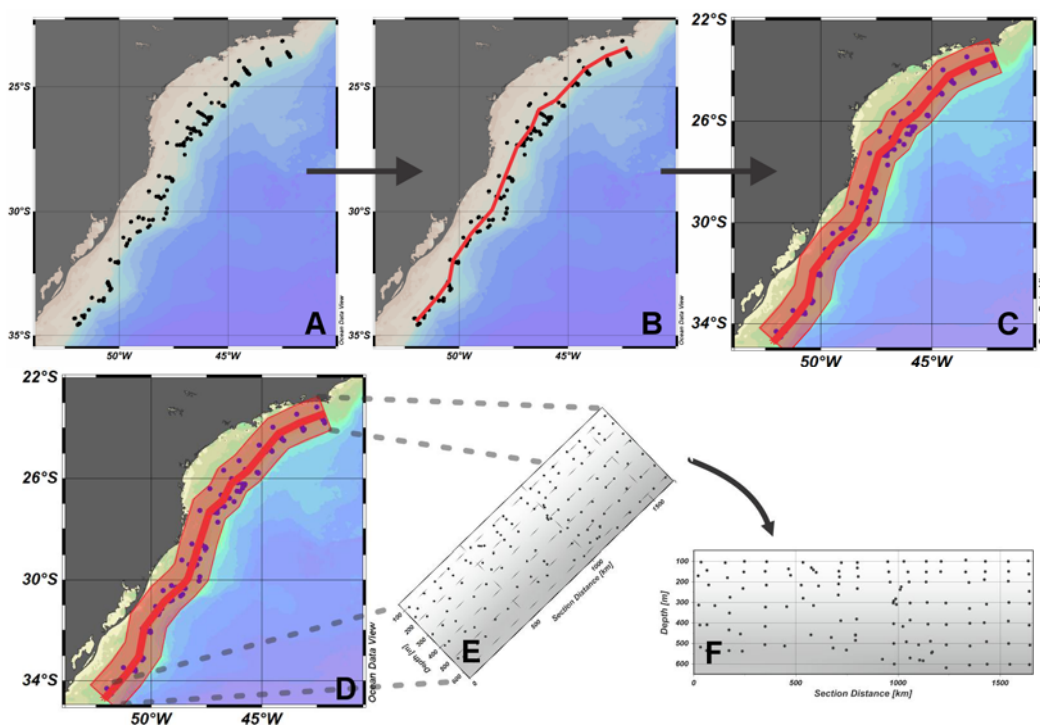


Figura 2. Demonstração do método de projeção utilizado, feito com o software Ocean Data View (Schlitzer, 2012). A) área de estudo com os lances dos cruzeiros. Notam-se os perfis aproximadamente perpendiculares à linha de costa. B) é traçado (definido) o eixo da secção, passando pelo centro dos perfis perpendiculares à linha de costa. C) é definida a largura da secção, de modo a abranger todos os lances; D) representação de como seria o rebatimento da secção para a projeção final. A profundidade do lance é utilizada como eixo vertical e a distância da secção (ou latitude) como eixo horizontal.

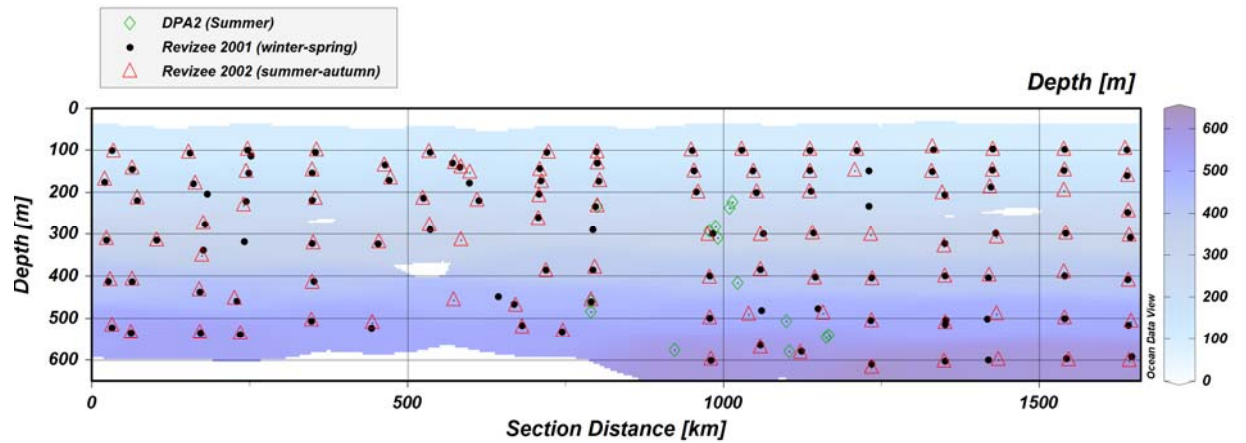


Figura 3. Projeção final com os lances dos cruzeiros do REVIZEE 2001, 2002 e DPA2, tendo a profundidade como eixo vertical (Y) e a distância da seção como eixo horizontal (X). Os lances são projetados verticalmente de acordo com suas profundidades, independentemente da distância da linha de costa. Desta forma, as isóbatas ficam horizontalmente “alinhadas”. A projeção permite uma boa visualização do desenho amostral realizado. Nesse exemplo, a profundidade dos lances é utilizada no eixo Z, mas qualquer variável ambiental (e.g. temperatura de fundo, salinidade, nitrato,) ou biológica (e.g. clorofila, CPUE, biomassa, diversidade, índice gonadossomático) pode ser projetada.

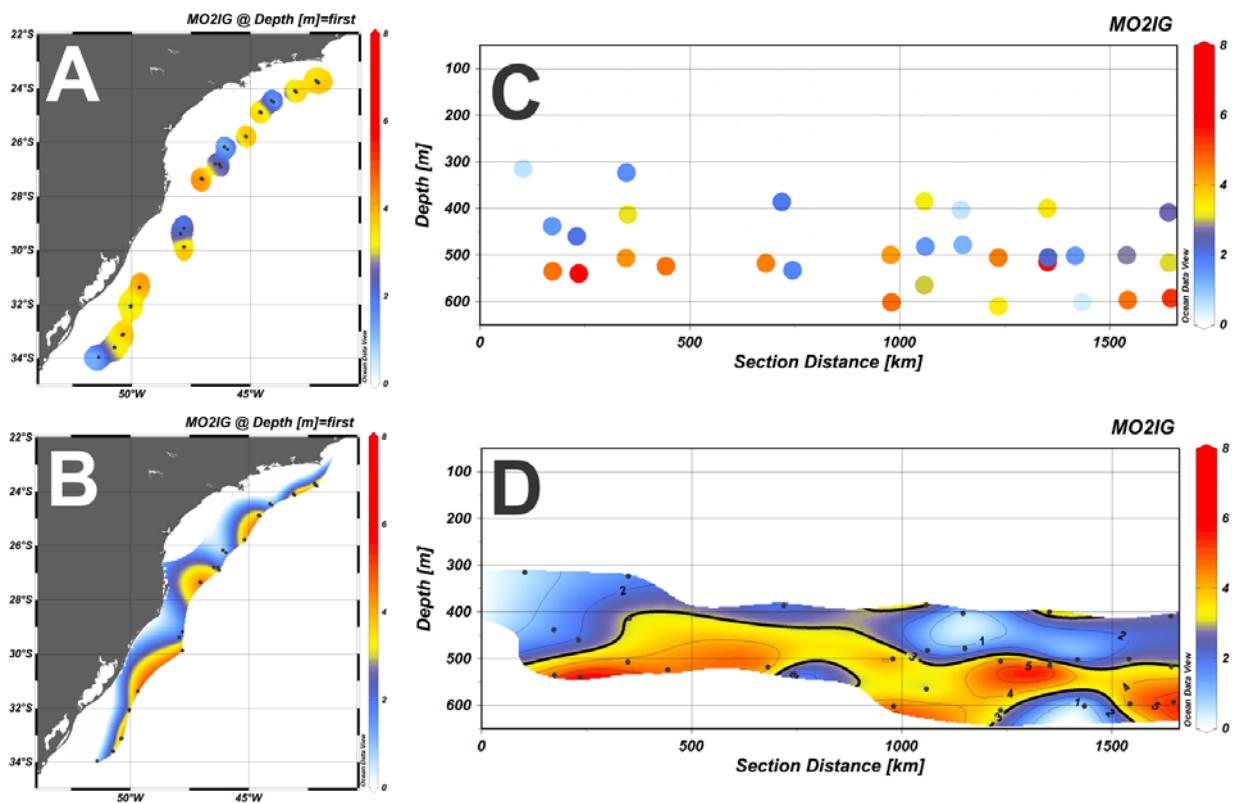


Figura 4. Comparação entre a projeção usual e a “seção ajustada pela profundidade”. A) Na projeção usual (mapa), a distância entre os lances é muito pequena devido à proximidade das isolinhas e a grande extensão da linha de costa amostrada. Os lances ficam sobrepostos no mapa, não permitindo a visualização de valores plotados em forma de pontos. B) A interpolação dos dados por métodos usuais (e.g. VG ou DIVA) não pode ser aplicada com pontos muito próximos e valores distintos. C) Projeção ajustada pela profundidade, mostrando os valores plotados como pontos. D) Projeção ajustada pela profundidade, com os valores interpolados pelo método DIVA.

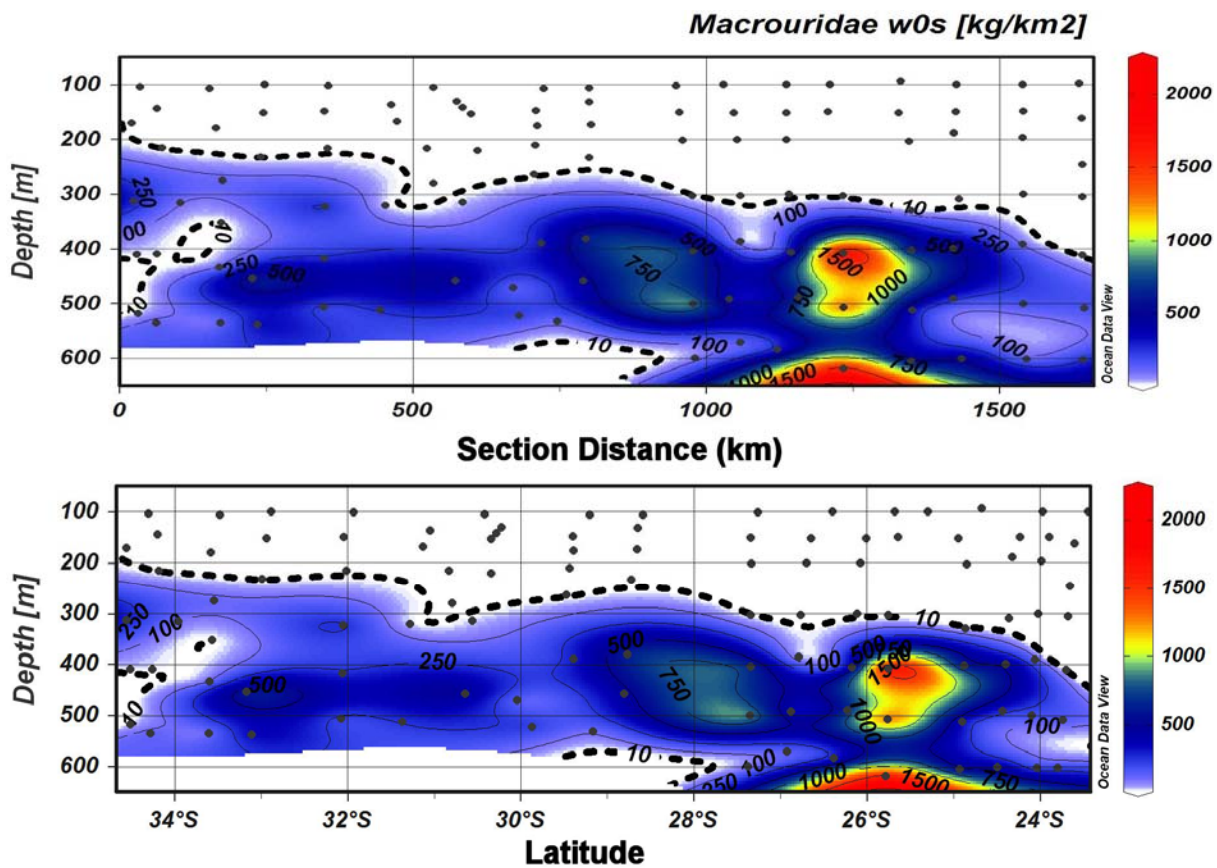


Figura 5. Comparação entre diferentes eixos horizontais: exemplos da utilização da distância da secção ou da latitude dos lances resultam em projeções praticamente idênticas.

Referências:

- Schlitzer, R., 2012. Ocean Data View. (<http://odv.awi.de>).
- Troupin, C., Ouberdous, M., Machín, F., Rixen, M., Sirjacobs, D., Beckers, J.-M., 2008. Three-dimensional analysis of oceanographic data with the software DIVA, in: EGU General Assembly 2008. European Geosciences Union, Vienna.

Anexo 7. Correção do peso do conteúdo estomacal

Dos peixes da região Sul: foi registrado o peso total do peixe (PT), peso do estômago com a membrana (PE). O estômago foi aberto, seu conteúdo retirado, e então registrado o peso da membrana (PM). O peso do conteúdo estomacal (PC) foi calculado como a diferença entre PE-PM.

Entretanto, como da região Sudeste só se dispunha dos pesos do estômago com conteúdo, foi utilizada uma correção, a partir dos dados do Sul, para estimar o peso dos conteúdos para *C.marinii* e *M.occidentalis*, separadamente.

Os peixes foram classificados em classes de peso de 20g, e para cada uma foram calculadas as médias de PM/PT (A razão entre as médias de PM/PT). O resultado é a proporção do peso da membrana no peso do peixe. Para *C.marinii* o peso da membrana foi aproximadamente constante ao longo do crescimento, 0,8% do peso do peixe, sendo esse valor descontado do PE para estimar o peso do conteúdo. Para *M.occidentalis*, a proporção da membrana aumentou um pouco com o peso do peixe e optou-se por utilizar a regressão linear para estimar o peso do conteúdo (Figura 1).

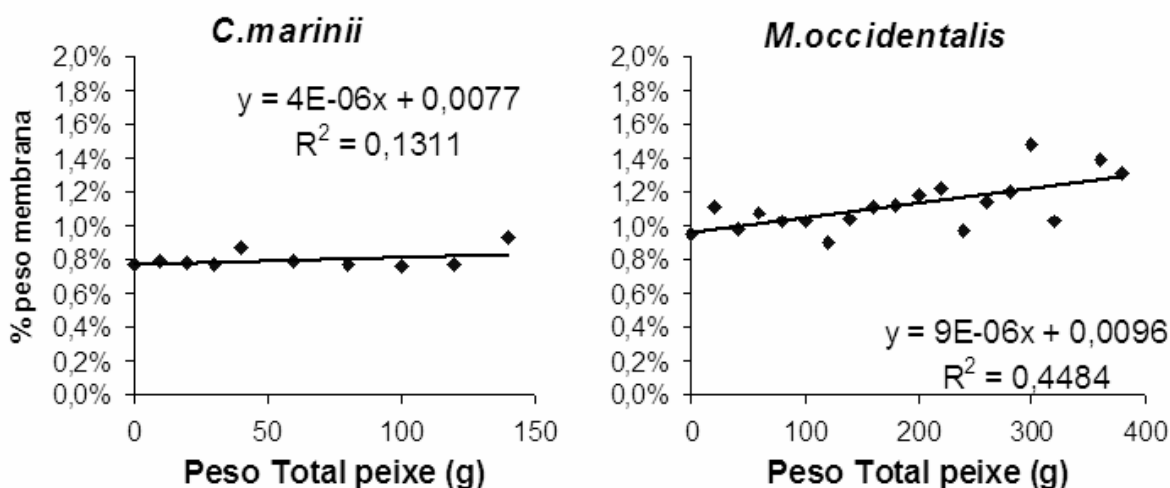


Figura 1. Percentual do peso do conteúdo estomacal no peso total do estômago com membrana por classe de peso total (mm) para *C.marinii* e *M.occidentalis*.

Anexo 8. Tamanho Estimado de Maturação

Estimativas do tamanho no qual 50% das fêmeas estão maduras para *C.marinii* e *M.occidentalis*. Cálculo realizado a partir de modelos lineares generalizados (GLM), onde os intervalos de credibilidade são gerados por procedimento de permutação Monte Carlo, ambos realizados no *software* “r”, a partir do script adaptado de Luis Gustavo Cardoso (Lab. Recursos demersais, IO-FURG, comunicação pessoal). Os comprimentos totais (CT, TL) foram estimados pelo GLM e o comprimento pré-anal (CPA, PAL) foi calculado a partir desses resultados com as regressões de CT-PAL fornecidas no **Apêndice 2**. As densidades das probabilidades e intervalos de credibilidades são também fornecidas na **Figura 1** para *C.marinii* e *M.occidentalis*.

Tamanho de maturação	<i>C.marinii</i>		<i>M.occidentalis</i>	
	CT (mm)	CPA (mm)	CT (mm)	CPA (mm)
Int.cred 2,5%	207,8	56,7	334,2	51,6
Médio	213,7	58,5	343,7	53,6
Int.cred 97,5%	219,2	60,2	352,5	55,4

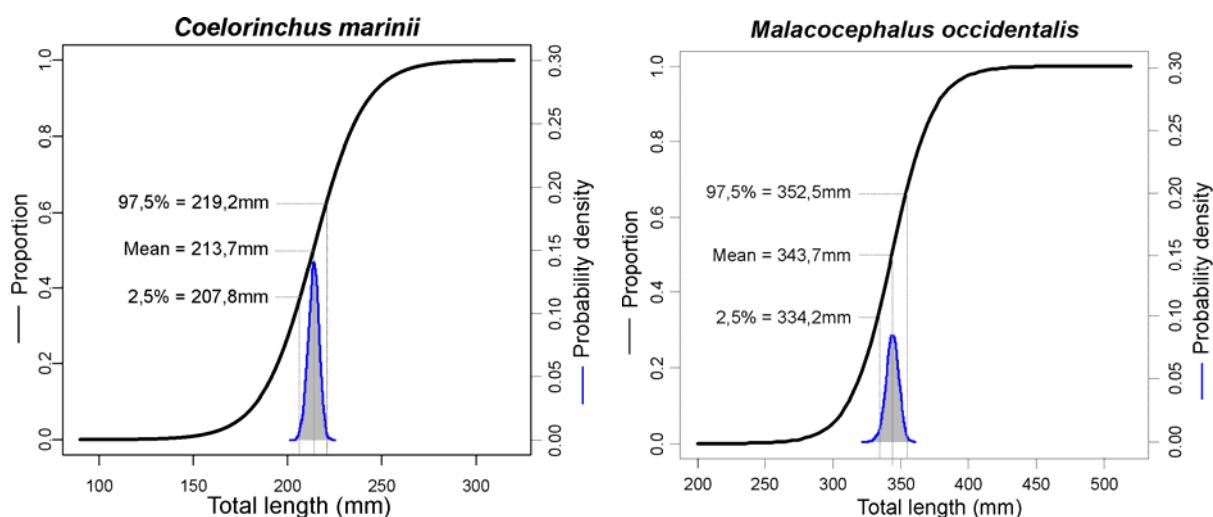


Figura 1. Estimativas do tamanho no qual 50% das fêmeas estão maduras para *C.marinii* e *M.occidentalis*, com valores médios, intervalos de credibilidade (95%), e as respectivas densidades de probabilidade das estimativas.