

**CAMARÕES PENEÍDEOS: ABORDAGEM ISOTÓPICA PARA  
AVALIAÇÃO DE ESTOQUES PESQUEIROS**

**KELTONY DE AQUINO FERREIRA**

**UNIVERSIDADE ESTADUAL DO NORTE FLUMINENSE DARCY  
RIBEIRO - UENF**

**CAMPOS DOS GOYTACAZES/RJ  
AGOSTO - 2022**

# **CAMARÕES PENEÍDEOS: ABORDAGEM ISOTÓPICA PARA AVALIAÇÃO DE ESTOQUES PESQUEIROS**

**KELTONY DE AQUINO FERREIRA**

Tese apresentada ao Centro de  
Biotecnologia e Biociências, da  
Universidade Estadual do Norte  
Fluminense Darcy Ribeiro, como parte das  
exigências para obtenção do título de  
Doutor em Ecologia e Recursos Naturais

**Orientadora: Prof<sup>a</sup>. Ana Paula Madeira Di Benedetto**

Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro

**Co-orientadora: Prof<sup>a</sup>. Adriane Cristina Araújo Braga**

Universidade Federal do Espírito Santo

Campos dos Goytacazes/RJ

AGOSTO - 2022

**FICHA CATALOGRÁFICA**

UENF - Bibliotecas

Elaborada com os dados fornecidos pelo autor.

F383	Ferreira, Keltony de Aquino.  CAMARÕES PENEÍDEOS : ABORDAGEM ISOTÓPICA PARA AVALIAÇÃO DE ESTOQUES PESQUEIROS / Keltony de Aquino Ferreira. - Campos dos Goytacazes, RJ, 2022.  78 f. : il. Inclui bibliografia.  Tese (Doutorado em Ecologia e Recursos Naturais) - Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro, Centro de Biociências e Biotecnologia, 2022. Orientadora: Ana Paula Madeira Di Beneditto.  1. Ecologia isotópica. 2. Ecologia trófica. 3. Origem geográfica. 4. Particionamento de nico. 5. Oceano Atlântico. I. Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro. II. Título.  CDD - 577
------	---

# CAMARÕES PENEÍDEOS: ABORDAGEM ISOTÓPICA PARA AVALIAÇÃO DE ESTOQUES PESQUEIROS

**KELTONY DE AQUINO FERREIRA**

Tese apresentada ao Centro de  
Biotecnologia e Biociências, da  
Universidade Estadual do Norte  
Fluminense Darcy Ribeiro, como parte das  
exigências para obtenção do título de  
Doutor em Ecologia e Recursos Naturais

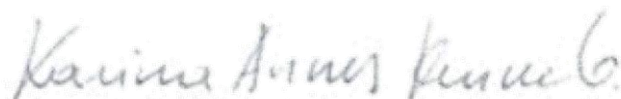
Aprovada em: 24 de agosto de 2022.

Comissão examinadora:



---

Dra. Camilah Antunes Zappes (Doutora em Ecologia e Recursos Naturais) –  
Universidade Federal do Espírito Santo – UFES.



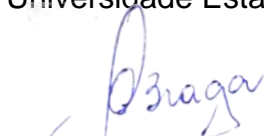
---

Dra. Karina Annes Keunecke (Doutora em Ecologia e Recursos Naturais) –  
Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro - UFRRJ.



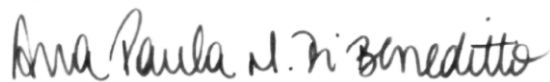
---

Dr. Marcelo Gomes de Almeida (Doutor em Biociências e Biotecnologia) –  
Universidade Estadual Norte Fluminense – UENF.



---

Dra. Adriane Cristina Araújo Braga (Doutora Ciências Biológicas (Zoologia) –  
UFES – Coorientadora.



---

Dra. Ana Paula Madeira Di Benedetto (Doutora em Biociências e Biotecnologia)  
– UENF – Orientadora.



Governo do Estado do Rio de Janeiro  
Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro  
Pró-Reitoria de Pesquisa e Pós-Graduação

## DECLARAÇÃO

Eu, Marina Satika Suzuki, coordenadora do Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais (PPG-ERN) da Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro (UENF), seguindo a Resolução CPPG nº2 de 2021, declaro validadas as assinaturas constantes da Folha de Assinaturas da Tese intitulada “**Camarões peneídeos: abordagem isotópica para avaliação de estoques pesqueiros**” de autoria de Keltony de Aquino Ferreira, defendida no dia 24 de agosto de 2022.

Campos dos Goytacazes, 30 de setembro de 2022

Marina Satika Suzuki  
Coordenadora PPG-ERN / UENF  
ID. Funcional 641333-1



Documento assinado eletronicamente por **Marina Satika Suzuki, Coordenadora**, em 30/09/2022, às 16:31, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento nos art. 21º e 22º do [Decreto nº 46.730, de 9 de agosto de 2019](#).



A autenticidade deste documento pode ser conferida no site [http://sei.fazenda.rj.gov.br/sei/controlador\\_externo.php?acao=documento\\_conferir&id\\_orgao\\_acesso\\_externo=6](http://sei.fazenda.rj.gov.br/sei/controlador_externo.php?acao=documento_conferir&id_orgao_acesso_externo=6), informando o código verificador **40478229** e o código CRC **E28CAF5**.

Referência: Processo nº SEI-260009/002124/2021

SEI nº 40478229

Avenida Alberto Lamego, 2000, - Bairro Pq. Califórnia, Campos dos Goytacazes/RJ, CEP 28013-602  
Telefone: - [www.uenf.br](http://www.uenf.br)

*Aos meus pais, Adilcimar Ferreira, Iranildy A. Ferreira, e irmã Kessuley A.*

*Ferreira*

## AGRADECIMENTOS

Primeiramente a Deus!

A orientadora, professora Dr<sup>a</sup>. Ana Paula Madeira Di Beneditto, pela confiança depositada durante o período de orientação. Por ter ampliado minhas visões na pesquisa científica e por todo apoio proporcionado. Sou grato pelos ensinamentos que direcionaram minha formação no Doutorado. A você muito obrigado.

A coorientadora, professora Dr<sup>a</sup>. Adriane Cristina Araújo Braga, pela orientação, parceria, ensinamento de novas formas de análise e interpretação e sua dedicação durante a formação.

Aos membros do comitê de acompanhamento, professores Dr. Carlos Eduardo Veiga de Carvalho e Marcos Sarmet Moreira de Barros Salomão, pela participação durante o processo de desenvolvimento da tese.

Ao Dr. Marcelo Gomes de Almeida, técnico do Laboratório de Ciências Ambientais/UENF, pela realização das análises isotópicas.

Aos pescadores dos portos de pesca estudados pelo auxílio na coleta dos camarões peneídeos analisados.

Ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais/UENF pela formação.

Ao Laboratório de Ciências Ambientais/UENF pela disponibilização do espaço físico e dos equipamentos utilizados para análise das amostras.

A Fundação Carlos Chagas Filho de Amparo à Pesquisa do Estado do Rio de Janeiro - FAPERJ e a Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - CAPES (Código de financiamento 001) pela concessão de bolsa de doutorado em etapas distintas do desenvolvimento da tese.

A todos os amigos e amigas que colaboraram para que este trabalho pudesse ser concluído, no laboratório ou nos momentos de distração.

Aos meus pais e irmã, que não mediram esforços para que eu chegasse até esta etapa da vida, pelo apoio e por tudo que sempre fizeram por mim, pela simplicidade, exemplo, amizade, e carinho, fundamentais na construção do meu caráter.

## SUMÁRIO

CAPÍTULO 1.....	X
CAPÍTULO 2.....	X
CAPÍTULO 3.....	X
LISTA DE TABELAS.....	XI
CAPÍTULO 1.....	XI
CAPÍTULO 2.....	XI
CAPÍTULO 3.....	XI
RESUMO.....	XII
ABSTRACT.....	XIII
1. INTRODUÇÃO.....	1
1.1 CONSIDERAÇÕES SOBRE A BIOLOGIA E A PESCA DE CAMARÕES PENEÍDEOS.....	1
1.2 ISÓTOPOS ESTÁVEIS COMO BIOMARCADORES.....	3
1.3 CONCEITUAÇÃO DE NICHOS E NICHOS ISOTÓPICOS.....	5
2. OBJETIVO E ORGANIZAÇÃO DA TESE DE DOUTORADO.....	6
CAPÍTULO 1: RELAÇÕES PESO-COMPIMENTO EM CAMARÕES PENEÍDEOS DE DIFERENTES ESTOQUES NO SUDESTE DO BRASIL.....	8
RESUMO.....	8
1. INTRODUÇÃO.....	8
2. MATERIAL E MÉTODOS.....	10
3. RESULTADOS.....	12
4. DISCUSSÃO.....	16
CAPÍTULO 2: ISÓTOPOS ESTÁVEIS PODEM SER APLICADOS COMO FERRAMENTA PARA DETERMINAR A ORIGEM DOS ESTOQUES DE CAMARÕES NO SUDESTE DO BRASIL? UMA ABORDAGEM PARA UTILIZAÇÃO NA GESTÃO PESQUEIRA.....	20
RESUMO.....	20
1. INTRODUÇÃO.....	20
2. MATERIAL E MÉTODOS.....	23
3. RESULTADOS.....	26
4. DISCUSSÃO.....	30
CAPÍTULO 3. COMPARAÇÃO INTERESPECÍFICA E INTRAESPECÍFICA DO NICHOS ISOTÓPICOS DE CAMARÕES ALVOS DA PESCA.....	35
RESUMO.....	35
1. INTRODUÇÃO.....	35



<b>2. MATERIAL E MÉTODOS.....</b>	<b>37</b>
<b>3. RESULTADOS.....</b>	<b>40</b>
<b>4. DISCUSSÃO .....</b>	<b>45</b>
<b>CONCLUSÃO .....</b>	<b>49</b>
<b>REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....</b>	<b>51</b>

## LISTA DE FIGURAS

### CAPÍTULO 1.

**Figura 1.** Localização das áreas de amostragem dos camarões peneídeos no sudeste do Brasil. C. Barra: Conceição da Barra; F. São Tomé: Farol de São Tomé.

**Figura 2.** Comparação dos coeficientes alométricos ( $b$ ) da relação comprimento-peso dos camarões peneídeos. F: Fêmea, M: Machos. Barras representam intervalos de confiança de 95%. Letras maiúsculas representam igualdade/diferença do mesmo sexo entre os estoques (portos de pesca), e letras minúsculas representam igualdade/diferença entre os sexos dentro do mesmo estoque.

### CAPÍTULO 2.

**Figura 1.** Média dos valores de  $\delta^{13}\text{C}$  e  $\delta^{15}\text{N}$  dos camarões peneídeos. As barras representam o desvio padrão. C. Barra: Conceição da Barra; F.S.T: Farol de São Thomé.

**Figura 2.** Agrupamento biplot ( $K$ -means) para os valores isotópicos de  $\delta^{13}\text{C}$  (Dimensão 1) e  $\delta^{15}\text{N}$  (Dimensão 2) dos camarões peneídeos. Elipses representam  $\text{CI} = 0.95$  para cada estoque. C. Barra: Conceição da Barra; F.S.T: Farol de São Thomé.

### CAPÍTULO 3.

**Figura 1.** Valores isotópicos de  $\delta^{13}\text{C}$  e  $\delta^{15}\text{N}$  das espécies de camarão nos portos de pesca multiespecíficos (A: Anchieta; B: Farol de São Tomé; C: Macaé). Os círculos em preto, vermelho e verde representam os indivíduos de *X. kroyeri*, *A. longinaris* e *P. schmitti*, respectivamente. As linhas representam as elipses de dados (intervalo de confiança de 40%) para os nichos isotópicos.

**Figura 2.** Valores isotópicos de  $\delta^{13}\text{C}$  e  $\delta^{15}\text{N}$  de diferentes estágios de maturidade (juvenil e adulto) e sexo (macho e fêmea) das espécies de camarão de seis portos de pesca (F.A: Fêmea adulta, F.J: Fêmea Juvenil, M.A: Macho Adulto, M.J: Macho juvenil; CBarra: Conceição da Barra; FST: Farol de São Tomé).

## LISTA DE TABELAS

### CAPÍTULO 1

**Tabela 1.** Comprimento do cefalotórax e peso total dos camarões peneídeos. F: fêmea, M: macho, F+M: sexos combinados, EP: erro padrão, Min: Mínimo, Max: Máximo.

**Tabela 2.** Relação comprimento-peso dos camarões peneídeos. F: fêmea, M: macho, F+M: sexos combinados, P: peso total (g), CC: comprimento do cefalotórax (mm). Valores de  $p$  indicam se o coeficiente alométrico ( $b$ ) é diferente de 3.

### CAPÍTULO 2

**Tabela 1.** Distância entre os portos de pesca de origem dos estoques de camarões peneídeos e número amostral de cada espécie.

**Tabela 2.** Valores médios ( $\pm$  desvio padrão), mínimos e máximos da composição isotópica dos camarões peneídeos.

**Tabela 3.** Propostas para o reconhecimento da origem geográfica de estoques de camarões pescados e comercializados visando o manejo da pesca local de pequena escala.

### CAPÍTULO 3.

**Tabela 1.** Valores de média e desvio padrão (DP) de  $\delta^{13}\text{C}$  e  $\delta^{15}\text{N}$  nas espécies de camarão de seis portos de pesca nos estados do Espírito Santo (ES) e Rio de Janeiro (RJ), sudeste do Brasil

## RESUMO

O objetivo do estudo é avaliar estoques pesqueiros de camarões peneídeos utilizando isótopos estáveis ( $\delta^{13}\text{C}$  e  $\delta^{15}\text{N}$ ). As espécies alvo são *Artemesia longinaris*, *Penaeus schmitti* e *Xiphopenaeus kroyeri*. As amostragens foram realizadas em 2017 e 2018, em seis portos de desembarque pesqueiro no sudeste do Brasil: três no estado do Espírito Santo (Conceição da Barra, Vitória e Anchieta) e três no estado do Rio de Janeiro (Atafona, Farol de São Tomé e Macaé). Trinta indivíduos de cada sexo (macho e fêmea) e maturidade (juvenil e adulto) foram selecionados nos portos de desembarque onde a espécie estava presente, totalizando 120 indivíduos de cada área de pesca. Os indivíduos foram medidos quanto ao comprimento da carapaça e pesados. O tecido muscular foi liofilizado, homogeneizado, e amostras de 0,4 mg (peso seco) foram utilizadas na análise isotópica de  $\delta^{13}\text{C}$  e  $\delta^{15}\text{N}$ . O primeiro capítulo do estudo caracterizou a malha amostral e comparou as relações peso-comprimento dos camarões. Os resultados indicaram que a simpatria não influencia no crescimento relativo dos camarões. O segundo capítulo aplicou os isótopos estáveis como biomarcadores para distinguir a origem geográfica dos estoques pesqueiros. Os resultados apontaram que esses biomarcadores foram eficientes em determinar a origem dos camarões, e isso pode ser utilizado pelas comunidades locais para a promoção do pescado regional. O terceiro capítulo comparou as dimensões do nicho isotópico entre espécies simpátricas de camarão. Os resultados demonstraram que os nichos são segregados, suportando o pressuposto da teoria de nicho de que espécies que compartilham o habitat e possuem demanda alimentar semelhante tendem a ter baixa sobreposição de nicho. Variações entre gêneros e estágios de maturidade sexual foram observadas nas três espécies de camarões, sugerindo que há estratégia intraespecífica para minimizar a sobreposição alimentar. O estudo contribui com informações ao manejo pesqueiro local e apresenta novas informações sobre a coexistência de espécies de camarões no sudeste do Brasil.

**Palavras-Chave:** Ecologia isotópica; ecologia trófica, origem geográfica; particionamento de nicho; Oceano Atlântico.

## **ABSTRACT**

The aim of the study is to evaluate stocks of penaeid shrimp using stable isotopes ( $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$ ). The target species are *Artemesia longinaris*, *Penaeus schmitti* and *Xiphopenaeus kroyeri*. The samplings were done in 2017 and 2018, in six fishing ports in southeast Brazil: three in the state of Espírito Santo (Conceição da Barra, Vitória and Anchieta) and three in the state of Rio de Janeiro (Atafona, Farol de São Tomé and Macae). Thirty individuals of each genus (male and female) and maturity (juvenile and adult) were selected at the fishing ports where the species was present, totaling 120 individuals from each stock. Each individual was measured for carapace length and weight. Muscle tissue was lyophilized, homogenized, and samples of 0.4 mg (dry weight) were used in the isotopic analysis of  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$ . The first chapter of the study characterized the samplings and compared the weight-length relationships of the shrimps. The results indicated that the sympatry does not influence the shrimps' relative growth. The second chapter applied stable isotopes as biomarkers to distinguish the geographic origin of the stocks. The results indicated that these biomarkers were efficient in determining the shrimps' origin, and can be used by local communities to promote regional fish. The third chapter compared the dimensions of the isotopic niche among sympatric shrimp species. The results showed that niches are segregated, supporting the niche theory assumption that species that share habitat and have similar food demand tend to have low niche overlap. Variations between genders and maturity stages were recorded in the three shrimp species, suggesting that there is an intraspecific strategy to minimize food overlap. The study contributes with information to local fisheries management and presents new information on the coexistence of shrimp species in southeastern Brazil.

**Keywords:** Isotopic ecology; trophic ecology; geographical origin; niche partitioning; Atlantic Ocean.

## 1. INTRODUÇÃO

### 1.1 CONSIDERAÇÕES SOBRE A BIOLOGIA E A PESCA DE CAMARÕES PENEÍDEOS

A ordem Decapoda constitui um dos táxons mais representativos do subfilo Crustacea (Filo Arthropoda), com cerca de 15.000 espécies (Wolfe *et al.*, 2019). Os decápodes são caracterizados por possuírem cinco pares de apêndices locomotores (pereiópodos), três pares de maxilípedes e carapaça desenvolvida que recobre a câmara branquial (Brusca & Brusca, 2007). Dentre os seus representantes, os camarões, caranguejos, lagostas, lagostins e siris são os mais populares devido à importância comercial e alta diversidade adaptativa.

Os decápodes ocupam uma variedade de habitats, tais como águas continentais, costeiras e oceânicas profundas, desde os trópicos até os polos, e são dominantes no ambiente bentônico, com papel fundamental na estruturação dos ecossistemas aquáticos (Corrêa & Martinelli, 2009). Dentre os decápodes, as famílias Penaeidae, Caridae e Sergestidae representam a maior parte dos camarões capturados pelas pescarias praticadas em águas tropicais e subtropicais ao redor do mundo (D’Incao *et al.*, 2002; Gillet, 2008). A distribuição e o estabelecimento desses camarões dependem de fatores ambientais que forneçam condições mínimas à sua sobrevivência, tais como tipo de sedimento, salinidade, profundidade, temperatura da água e disponibilidade de alimento (Ellingsen, 2001; Castilho *et al.*, 2007).

Espécies de camarão da família Penaeidae podem coexistir ao longo das áreas de distribuição (Boos *et al.*, 2016). Os camarões sete-barbas, *Xiphopenaeus kroyeri* (Heller, 1862), e barba-ruça, *Artemesia longinaris* (Spence Bate, 1888), por exemplo, podem se associar a diferentes tipos de sedimento, tais como areia fina, silte e argila, e estão distribuídos até 30 m de profundidade (Boos *et al.*, 2016). Por outro lado, o camarão branco, *Penaeus schmitti* (Burkenroad, 1936), tem preferência por sedimento arenoso e está associado a profundidades que variam entre 5 e 100 m.

De acordo com Dall *et al.* (1990), o ciclo de vida dos camarões peneídeos pode ser agrupado em tipo 1, quando todos os estágios do ciclo de vida são estuarinos, mas as espécies podem migrar para águas costeiras abrigadas para desovar; tipo 2, em que o estágio pós-larva migra do ambiente

marinho para o interior de estuários, e à medida que o indivíduo se torna adulto migra para águas marinhas mais profundas para desova; e tipo 3, em que todos os estágios do ciclo de vida são marinhos. Os camarões *X. kroyeri* e *A. longinaris* realizam todo ciclo de vida no ambiente marinho (tipo 3), por outro lado, *P. schmitti* se desloca entre os ambientes marinho e estuarino durante a ontogenia (tipo 2), como ocorre com a maioria das espécies de camarões peneídeos (Boos *et al.*, 2016).

Os camarões peneídeos são consumidores onívoros oportunistas, e itens como microalgas e macroalgas, detritos orgânicos, crustáceos planctônicos e bentônicos e outros invertebrados fazem parte da sua alimentação natural (e.g., Boschi *et al.*, 1969; Nunes *et al.*, 1997; Branco *et al.*, 2001; Spanjersberg *et al.*, 2006; Abreu *et al.*, 2007; Willems *et al.*, 2016). Esses animais são consumidores secundários e desempenham papel ecológico importante no ambiente aquático, viabilizando a energia dos recursos basais aos níveis tróficos superiores das cadeias alimentares (Castro *et al.*, 2005; Di Benedetto *et al.*, 2012). Estudos sobre a dieta de *X. kroyeri* (Cortés & Ciales, 1990; Branco & Moritz-Júnior, 2001; Willems *et al.*, 2016) e *A. longinaris* (Boschi, 1969; Spanjerberg *et al.*, 2006) demonstraram que machos e fêmeas dentro do mesmo estágio de maturidade apresentam preferência alimentar semelhante, mas há variações entre juvenis (presas menores) e adultos (presas maiores).

A família Penaeidae se destaca como alvos da pesca extrativa marinha (Slavin, 1982; Pérez-Farfante & Kensley, 1997; Ling *et al.*, 2001; FAO, 2009). A exploração pesqueira direcionada aos camarões é atividade praticada em pequena e larga escala na costa brasileira, e é relevante para a sócio economia das comunidades (Fernandes *et al.*, 2018). Os últimos dados oficiais sobre a pesca extrativa marinha em águas brasileiras, consolidados em 2011, indicaram que 40 mil toneladas de camarões foram capturadas, correspondendo a 65% da captura total de crustáceos naquele ano. As espécies de camarão mais capturadas no Brasil foram *X. kroyeri* e *Penaeus brasiliensis* (Latreille, 1817) (camarão rosa) (Boletim Estatístico de Pesca, 2011). Na região sudeste do Brasil também há registros de desembarque pesqueiro de outra espécie de camarão rosa *P. paulensis* (Perez-Farfante, 1967)), além de *P. schmitti* e *A. longinaris* (disponível em

<http://www.fiperj.rj.gov.br/index.php/main/relatorioanual> e  
<http://www.propesq.pesca.sp.gov.br/relatorio/30>).

O estoque pesqueiro é formado por indivíduos da mesma espécie que vivem em determinado local (campo de pesca) e são capturados por artefato de pesca específico (Carvalho & Hauser, 1995). Em geral, tanto camarões juvenis quanto adultos são explorados pela pesca, selecionados através do tamanho da malha da rede (Boos *et al.*, 2016). As pescarias de camarão são consideradas monoespecíficas quando uma espécie é alvo principal das capturas, ou multiespecíficas quando mais de uma espécie é capturada para fins comerciais no mesmo campo de pesca (Fernandes *et al.*, 2011).

Para a implementação de estratégias de gestão pesqueira visando a exploração sustentável dos recursos é necessário conhecimento sobre a estrutura e a dinâmica das populações alvo e sobre sua movimentação e distribuição no ambiente. O gerenciamento espacial da pesca depende do reconhecimento da distribuição da espécie alvo nos campos de pesca, uma vez que pode haver um único estoque distribuído ao longo de diferentes áreas, ou vários estoques independentes (Correia *et al.*, 2011).

## 1.2 ISÓTOPOS ESTÁVEIS COMO BIOMARCADORES

Os isótopos são átomos de um elemento químico que apresentam o mesmo número de prótons e diferem na quantidade de nêutrons. Os isótopos são denominados estáveis quando não se deterioram em outros elementos, pois suas combinações de prótons e nêutrons não se alteram ao longo do tempo. Os isótopos de carbono ( $\delta^{13}\text{C}$ ) e nitrogênio ( $\delta^{15}\text{N}$ ) estão entre os mais abundantes na natureza, e por isso são muito utilizados como biomarcadores em estudos ecológicos (Fry, 2008; Martinelli *et al.*, 2009).

Esses biomarcadores são empregados com sucesso em estudos de populações animais, incluindo camarões peneídeos, permitindo avaliar padrões de movimentação, uso do habitat e ecologia trófica (e.g., Anderson & Parker, 1987; Fry *et al.*, 1999; 2003; Deehr *et al.*, 2014; Willems *et al.*, 2016). Métodos como marcação-recaptura e radiotelemetria são comuns no rastreamento de animais; entretanto, esses métodos não são aplicáveis a muitas espécies



devido ao tamanho dos organismos e aos custos relacionados (Fry, 1981; Hobson, 1999). A análise da composição isotópica dos tecidos corporais é eficiente para o entendimento dos padrões de movimentação de populações animais (Fry, 2008). O primeiro estudo a associar mudanças na composição isotópica dos organismos com movimentos migratórios foi realizado com o camarão *Penaeus aztecus* (Ives, 1891) nos Estados Unidos (Fry, 1981). A partir daí, as análises isotópicas se estabeleceram como método eficaz para identificação de estoques de animais de pequeno porte, como invertebrados marinhos. Adicionalmente, devido à expansão do comércio de produtos da pesca, os isótopos estáveis são úteis para verificar a autenticidade e o reconhecimento de produtos silvestres e cultivados (Gamboa *et al.*, 2014; Li *et al.*, 2018; Ferreira *et al.*, 2020).

As variações isotópicas entre os organismos refletem a ingestão e a assimilação dos recursos alimentares, uma vez que os isótopos derivam do alimento consumido em um habitat específico. Portanto, mudanças no habitat e na dieta podem ser registradas a partir da composição isotópica dos tecidos corporais dos consumidores (Fry *et al.*, 2003). Em geral,  $\delta^{13}\text{C}$  reflete a origem da fonte alimentar consumida pelo organismo (e.g., costeira vs. oceânica, pelágica vs. bentônica, aquática vs. terrestre), e permite inferências sobre a base da cadeia alimentar na qual ele está inserido. Já  $\delta^{15}\text{N}$  é mais utilizado para definir a posição trófica do organismo e suas relações alimentares, e pode variar conforme a presa consumida (qualidade e quantidade), estado nutricional e metabolismo de excreção. Variações na composição isotópica de nitrogênio também são indicadoras da influência antrópica em habitats aquáticos, uma vez que a descarga de compostos nitrogenados a partir de esgoto doméstico e fertilizantes, por exemplo, torna o ambiente e a base da cadeia alimentar mais enriquecidos desse elemento (DeNiro & Epstein, 1978; Peterson & Fry, 1987; Sébastien & Stanislas, 2017).

Uma vez que os valores de  $\delta^{13}\text{C}$  e  $\delta^{15}\text{N}$  podem diferir entre os recursos alimentares consumidos pelos camarões, é possível utilizar esses biomarcadores para reconhecer a origem de diferentes estoques e interações dentro da mesma espécie, ou com outras espécies (Forsberg *et al.*, 1993; Fry *et al.*, 2003; Dalerum & Angerbjorn, 2005).

### 1.3 CONCEITUAÇÃO DE NICHOS E NICHOS ISOTÓPICOS

Espécies que compartilham o habitat e possuem demandas alimentares semelhantes podem explorar os recursos disponíveis de modo distinto e coexistir (Ricklefs, 2015). Interações e coexistência entre espécies são investigadas por meio dos conceitos de nicho propostos inicialmente por Grinnell (1924), Elton (1933) e Hutchinson (1957) (e. g., Newsome *et al.*, 2007; Colwell & Rangel, 2009; Vannette *et al.*, 2014; Soberón & Arrayo-Peña, 2017). Grinnell (1924) definiu nicho como espaço ocupado pela espécie, no qual condições e recursos existentes se combinam com suas características fisiológicas e comportamentais. O conceito de nicho de Elton (1933) foi baseado no espaço físico ocupado pela espécie, e seu papel na comunidade depende de condições ambientais e das relações com outros organismos. Hutchinson (1957) definiu o nicho como um hipervolume n-dimensional no qual cada dimensão está relacionada a fatores bióticos e abióticos. Esse autor também distinguiu o nicho em fundamental e realizado. O nicho fundamental descreve as condições abióticas (e.g., temperatura, salinidade, profundidade) em que uma espécie é capaz de persistir; enquanto o nicho realizado descreve as condições em que uma espécie persiste, coexistindo com outras (relações interespecíficas).

A competição por recursos pode ocorrer entre indivíduos da mesma espécie (juvenis vs. adultos; machos vs. fêmeas) ou espécies diferentes com semelhanças na forma de forrageio, dieta e ocupação de espaços (Ricklefs, 2015). Dessa forma, cada espécie pode contribuir para a regulação da população de outra espécie, dependendo da forma como explora os recursos compartilhados (Ricklefs, 2015). A coexistência é possibilitada por diversos fatores, tais como formas de ocupação distintas do espaço disponível, variações nos períodos de forrageamento (diurno vs. noturno) (Correia, 1998) e particionamento trófico (Leyequién *et al.*, 2007).

O particionamento de recursos reduz a competição intra- e interpopulacional e facilita a coexistência, mas ainda é pouco estudado em crustáceos (Gore *et al.*, 1978, Ferreira *et al.*, 2021b, Ferreira *et al.*, 2022). Os camarões peneídeos compartilham várias características em comum, tais como morfologia, fisiologia e tamanho corporal, hábito bentônico, posição trófica

(consumidor secundário) e fontes alimentares preferenciais (onivoria) (Costa *et al.*, 2003; Castilho *et al.*, 2007; Boos *et al.*, 2016). Dessa forma, estudos sobre as dimensões do nicho relacionados a espécies que coexistem em determinada região (campo de pesca) são modelos interessantes para o entendimento do particionamento trófico em pequena escala.

O conceito de nicho ecológico como um hipervolume n-dimensional proposto Hutchinson (1957) pode ser investigado pelos isótopos estáveis  $\delta^{13}\text{C}$  e  $\delta^{15}\text{N}$ , pois esses biomarcadores podem representar o espaço de nicho multidimensional. O termo nicho isotópico foi instituído a partir das informações do hipervolume de Hutchinson (1957) fornecidas pelo espaço bidimensional  $\delta^{13}\text{C} \times \delta^{15}\text{N}$ . O nicho isotópico não responde todas as questões teóricas sobre a ecologia trófica dos organismos; entretanto, ele é eficiente para avaliar a utilização dos recursos alimentares e do habitat, ajudando a quantificar as dimensões do nicho do organismo (Layman *et al.*, 2007; Newsome *et al.*, 2007; 2012).

Layman *et al.* (2007) propuseram métricas quantitativas baseadas em estudos de ecomorfologia para descrever o espaço trófico em uma estrutura bidimensional ( $\delta^{13}\text{C} \times \delta^{15}\text{N}$ , ou nicho isotópico). Essas métricas fornecem variáveis de resposta quantitativas que refletem características específicas da estrutura trófica. Métricas bayesianas incorporadas à análise fornecem robustez ao método, e assim as comparações entre grupos permitem dimensionar as relações tróficas entre os organismos (Jackson *et al.*, 2011).

## 2. OBJETIVO E ORGANIZAÇÃO DA TESE DE DOUTORADO

O objetivo desta tese é avaliar estoques pesqueiros de camarões peneídeos utilizando isótopos estáveis ( $\delta^{13}\text{C}$  e  $\delta^{15}\text{N}$ ). Nesse contexto, são avaliadas as relações intra- e interespecíficas em estoques provenientes de seis áreas de pesca no sudeste do Brasil. As espécies alvo são *X. kroyeri*, *A. longinaris* e *P. schmitti*. A abordagem isotópica é aplicada para identificar a procedência dos estoques a partir dos valores de  $\delta^{13}\text{C}$  e  $\delta^{15}\text{N}$ , e comparar as dimensões do nicho isotópico das espécies. Os resultados gerados avaliarão a aplicabilidade dos isótopos estáveis como biomarcadores dos estoques, o que

será útil ao manejo pesqueiro local; permitirão compreender como as espécies assimilam os recursos alimentares disponíveis no habitat; e avaliarão as estratégias de coexistência quando estoques de diferentes espécies se sobrepõem no habitat.

A tese está organizada em três capítulos. O primeiro capítulo caracteriza a malha amostral analisada, ajustando e comparando as relações peso-comprimento das espécies alvo do estudo. Os resultados desse capítulo foram publicados no artigo intitulado “Relações peso-comprimento em camarões peneídeos de diferentes estoques no sudeste do Brasil”, de autoria de Keltony de Aquino Ferreira e Ana Paula Madeira Di Benedetto, no periódico *Revista Ibero-Americana de Ciências Ambientais* (v.12, n.2, p. 167-176, 2021, <https://doi.org/10.6008/CBPC2179-6858.2021.002.0017>).

O segundo capítulo aborda a utilização de isótopos estáveis ( $\delta^{13}\text{C}$  e  $\delta^{15}\text{N}$ ) como biomarcadores de estoques de camarões peneídeos que se distribuem em campos de pesca próximos. Os resultados foram publicados no artigo intitulado “Can stable isotopes be applied to determine shrimp stocks origin in SE Brazil? An approach for utilization in fishery management”, de autoria de Keltony de Aquino Ferreira, Adriane Cristina Araújo Braga e Ana Paula Madeira Di Benedetto, no periódico *Ocean and Coastal Management* (v. 205, p. 105500, 2021, <https://doi.org/10.1016/j.ocecoaman.2020.105500>).

O terceiro capítulo compara a dimensão do nicho isotópico de três espécies de camarões peneídeos que são alvos da pesca no sudeste do Brasil para compreender sua relação trófica. Os resultados desse capítulo foram publicados no artigo intitulado “Interspecific and intraspecific comparison of the isotopic niche of shrimps targets of fishing in southeastern Brazil”, de autoria de Keltony de Aquino Ferreira, Adriane Cristina Araújo Braga e Ana Paula Madeira Di Benedetto, no periódico *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* (p.1–7, 2022, <https://doi.org/10.1017/S0025315422000558>)

## CAPÍTULO 1: RELAÇÕES PESO-COMPIMENTO EM CAMARÕES PENEÍDEOS DE DIFERENTES ESTOQUES NO SUDESTE DO BRASIL

### RESUMO

Este estudo ajusta e compara as relações peso-comprimento de três espécies de camarões peneídeos (*Xiphopenaeus kroyeri*, *Artemesia longinaris* e *Penaeus schmitti*) capturadas em pescarias praticadas em seis portos de pesca do sudeste do Brasil, entre 18°35'S e 22°50'S, para verificar se a simpatria entre estoques de diferentes espécies influencia o crescimento relativo. A amostragem foi realizada durante o desembarque pesqueiro em junho e julho de 2017, a partir do volume total capturado na pescaria, representando uma parcela do estoque explorado. O comprimento da carapaça e peso foram aferidos em cada indivíduo coletado. As regressões peso-comprimento ( $P = a \cdot CC^b$ ) foram ajustadas para machos e fêmeas separadamente, e entre os gêneros combinados. Os coeficientes alométricos (b) indicam forte alometria negativa quanto ao crescimento relativo dos camarões para todas as espécies, gêneros e estoques estudados. O peso total dos camarões aumenta a taxa relativamente menor em comparação ao comprimento do cefalotórax. Os coeficientes alométricos não diferiram entre os estoques da mesma espécie ao longo dos portos de pesca, e nem entre fêmeas e machos considerando o mesmo estoque, independentemente da presença de outra espécie no campo de pesca. Para *X. kroyeri*, que se distribui nos seis portos de pesca, o crescimento relativo de fêmeas, machos e gêneros combinados foi semelhante tanto onde a pesca é monoespecífica quanto na presença de outras espécies de camarões. Esse estudo apresenta o primeiro ajuste da relação peso-comprimento em estoques naturais de *P. schmitti* da costa dos estados do Espírito Santo (Anchieta) e Rio de Janeiro (Macaé). Recomenda-se o acompanhamento regular dos estoques para avaliar o desenvolvimento dos camarões no longo prazo e monitorar sua dinâmica de crescimento.

**Palavras-chave:** Relações morfométricas; Crescimento relativo; Alometria; Oceano Atlântico.

### 1. INTRODUÇÃO

Os camarões peneídeos são os alvos mais importantes das pescarias comerciais de crustáceos em águas tropicais (FAO, 2018). Na costa sudeste do Brasil, o camarão sete barbas, *Xiphopenaeus kroyeri* (Heller, 1862), é a espécie de crustáceo mais capturada em águas marinhas, e o terceiro recurso mais explorado pela pesca extrativa, atrás apenas da sardinha e da corvina (Ávila-da-Silva *et al.*, 2005). Essa espécie pode ser o principal alvo da pesca de camarões (pesca monoespecífica; Fernandes *et al.*, 2011), ou pode compartilhar os campos de pesca costeiros com outras espécies alvo, tais

como camarão barba-ruça, *Artemesia longinaris* Spence Bate, 1888, camarão branco, *Penaeus schmitti* (Burkenroad, 1936), e camarões rosa, *Penaeus* spp, (disponível em: <http://www.fiperj.rj.gov.br/index.php/main/relatorioanual>).

Os camarões peneídeos, como todos os crustáceos, possuem exoesqueleto quitinoso e rígido, e seu crescimento se caracteriza por processo descontínuo e assintótico, ocorrendo periodicamente após o indivíduo realizar a ecdise. Esses camarões têm taxas de crescimento elevadas e ciclo de vida curto, com longevidade que varia de menos de 2,0 a 3,0 anos (Leite & Petrere, 2006; Fernandes *et al.*, 2011; Davanso *et al.*, 2017). O dimorfismo sexual no tamanho corporal é mais evidente nos camarões adultos. As fêmeas são em geral mais pesadas que os machos, e possuem maior tamanho de cefalotórax e abdômen correspondendo ao desenvolvimento do ovário e a produção de oócitos (Hartnoll, 1982). No entanto, ambos os sexos são alvos de pescarias comerciais, selecionados pelo tamanho da malha da rede de arrasto de fundo (Fernandes *et al.*, 2011).

As relações morfométricas que envolvem peso e comprimento corporal determinam o crescimento relativo das espécies, permitindo não apenas estimar o peso médio em um determinado comprimento, mas também comparar a história de vida entre regiões e avaliar a dinâmica populacional (King, 2007; Ferreira *et al.*, 2008; Severino-Rodrigues *et al.*, 2016). Pressões antrópicas, tais como as pescarias, podem influenciar nas taxas de crescimento e no tamanho de maturidade das espécies alvos (King, 2007; Fonteles Filho, 2011). No caso dos camarões peneídeos, a pressão exercida pelas pescarias pode acarretar o alcance precoce da maturidade sexual, com menor idade e tamanho corporal (Fernandes *et al.*, 2011). As condições ambientais ao longo das áreas de distribuição, tais como temperatura da água e disponibilidade de alimento, e/ou pressões interespecíficas, como a competição por recursos, refletem nas variações morfométricas dos camarões peneídeos (Perez-Castañeda & Defeo 2002; Bissaro *et al.*, 2013).

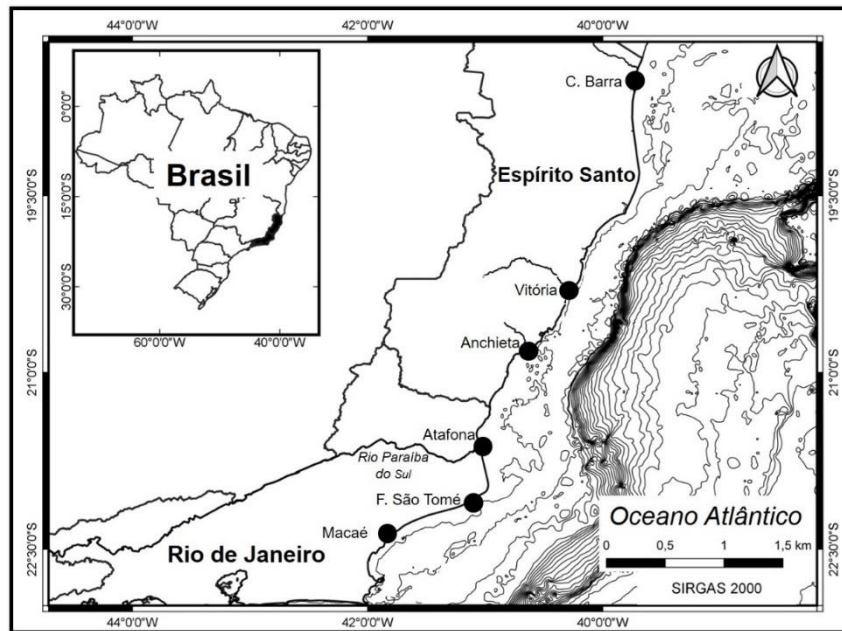
O objetivo deste capítulo é ajustar e comparar as relações peso-comprimento de três espécies de camarões peneídeos (*X. kroyeri*, *A. longinaris* e *P. schmitti*) que são capturadas comercialmente em pescarias artesanais praticadas em seis portos de pesca localizados nos estados do Espírito Santo e Rio de Janeiro, sudeste do Brasil, entre 18°35'S e 22°50'S. A relação peso-

comprimento permite avaliar o crescimento relativo da população (ou estoque), e a principal questão do estudo é: A simpatria entre áreas de pesca de diferentes espécies de camarões influencia no seu crescimento relativo?

## 2. MATERIAL E MÉTODOS

Os camarões foram amostrados em 2017 e 2018, a partir de desembarques realizados em três portos de pesca do estado do Espírito Santo (Conceição da Barra, Vitória e Anchieta) e três portos do estado do Rio de Janeiro (Atafona, Farol de São Tomé e Macaé), sudeste do Brasil (Figura 1). Os campos de pesca das embarcações que atuam a partir desses portos se localizam em áreas próximas a eles, até 20-30 m de profundidade.

Em cada porto de pesca foram obtidos 120 indivíduos de cada espécie como representantes dos estoques locais (60 machos e 60 fêmeas) (Tabela 1). Nos portos de Conceição da Barra, Vitória e Atafona, a pescaria comercial de camarão é monoespecífica, e *X. kroyeri* é a espécie predominante nos desembarques. Por outro lado, em Anchieta, Farol de São Tomé e Macaé, mais de uma espécie está presente, e a pescaria de camarão é multiespecífica (Tabela 1). Considerando que *X. kroyeri* está presente em todos os portos de pesca, essa espécie norteou as comparações do crescimento relativo na ausência e na presença de outras espécies de camarão.



**Figura 1.** Localização das áreas de amostragem dos camarões peneídeos no sudeste do Brasil. C. Barra: Conceição da Barra; F. São Tomé: Farol de São Tomé.

Após a amostragem, machos e fêmeas foram distintos entre si pela presença de estruturas morfológicas externas que representam os caracteres sexuais secundários de camarões peneídeos: tético para fêmeas e petasma (órgão copulador) para machos (Hartnoll, 1982). Todos os indivíduos foram medidos em projeção retilínea quanto ao comprimento da carapaça (ou cefalotórax) com paquímetro manual (0,1 mm). A medida corresponde da margem do orbital posterior ao final da margem posterior do cefalotórax (0,1 mm). O peso de cada indivíduo de cada espécie foi aferido em balança digital (0,1 g).

Todos os dados foram analisados no programa R (R Core Team, 2020). As equações de regressão peso-comprimento ( $P = a \cdot CC^b$ ) foram ajustadas para machos e fêmeas separadamente, e entre os gêneros combinados, com P correspondendo ao peso total (g) e CC ao comprimento da carapaça (mm). Os parâmetros da equação foram estimados pelo método dos mínimos quadrados:  $a$  é o coeficiente linear e  $b$  é o coeficiente angular ou alométrico.

O coeficiente alométrico ( $b$ ) define o tipo de crescimento relativo e indica o modo como uma população (ou estoque) investe no seu desenvolvimento, demonstrando se há maior investimento em aumento de peso ou comprimento.



O valor de referência de  $b$  é 3, devido à relação cúbica entre essas medidas corporais. Se  $b = 3$ , o crescimento é isométrico e as partes do corpo comparadas aumentam na mesma proporção. Se  $b < 3$ , o crescimento é alométrico negativo, ou seja, o peso aumenta a uma taxa relativamente menor que o comprimento. Quando  $b > 3$ , o crescimento é alométrico positivo e o peso aumenta a uma taxa relativamente maior quando comparado ao comprimento (Fonteles Filho, 2011). O tipo de crescimento relativo dos camarões foi avaliado pelo teste  $t$  de Student em cada gênero (fêmea e macho) e espécie (gêneros combinados) para determinar a natureza isométrica da relação peso-comprimento ( $b = 3$ ), com nível de significância de 0,05.

Análise de covariância (ANCOVA) foi utilizada para avaliar as diferenças no valor do coeficiente alométrico considerando: i) estoques diferentes da mesma espécie (gêneros separados), e ii) gêneros dentro do mesmo estoque. A transformação logarítmica foi aplicada aos dados, atendendo aos pressupostos da ANCOVA. Peso total (log) foi considerado como a variável dependente, comprimento da carapaça (log) como covariável, e gênero e porto de pesca como fatores principais. Os coeficientes de determinação  $r^2$  ( $>0.90$ ) indicaram a qualidade do ajuste da ANCOVA.

### 3. RESULTADOS

Os camarões com as maiores dimensões de peso total e comprimento do cefalotótax pertencem as espécies *P. schmitti*, *X. kroyeri* e *A. longinaria*, respectivamente (Tabela 1). As médias do comprimento do cefalotótax nos estoques analisados (gêneros combinados) variaram entre 21,0 e 21,3 mm para *P. schmitti*; 16,5 e 22,1 mm para *X. kroyeri*; e 14,3 e 15,9 para *A. longinaria*. Em relação ao peso total, as variações foram 6,5 a 9,7 g (*P. schmitti*); 3,0 a 7,5 g (*X. kroyeri*); e 2,0 a 2,7 g (*A. longinaria*). Em todas as espécies e estoques, os machos apresentaram dimensões menores em comparação as fêmeas (Tabela 1).

**Tabela 1.** Comprimento do cefalotórax e peso dos camarões peneídeos. F: fêmea, M: macho, F+M: gêneros combinados, EP: erro padrão, Min: Mínimo, Max: Máximo.

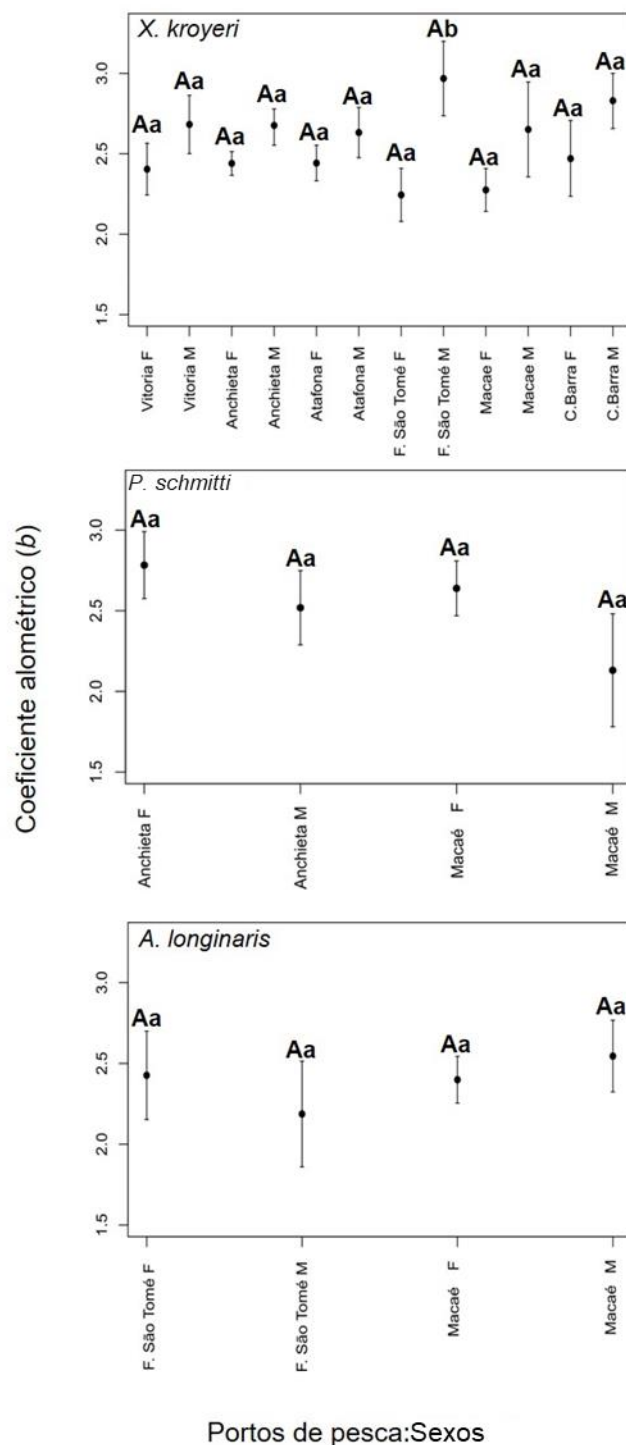
Espécies	Porto de pesca	Nº	Gênero	Comprimento da carapaça (mm)		Peso total (g)		
				Média ± EP	Min-Max	Média ± EP	Min-Max	
<i>X. kroyeri</i>	C. Barra	60	F	17,0 ± 0,4	11-23	3,0 ± 0,1	0,6-7,1	
	18°35'S; 39°44'W	60	M	16,0 ± 0,3	11-21	3,0 ± 0,1	1,1-5,9	
		120	F+M	16,5 ± 0,2	11-23	3,0 ± 0,1	0,6-7,1	
	Vitória	60	F	19,0 ± 0,6	12-30	5,2 ± 0,4	1,3-14,6	
		20°31'S; 40°30'W	60	M	18,0 ± 0,4	13-23	4,4 ± 0,2	1,6-8,2
			120	F+M	18,3 ± 0,4	12-30	5,5 ± 0,2	1,3-14,6
	Anchieta	60	F	17,0 ± 0,6	10-30	4,3 ± 0,3	1,0-14,7	
		20°48'S; 40°38'W	60	M	16,0 ± 0,4	10-23	3,3 ± 0,2	1,0-8,8
			120	F+M	19,6 ± 0,4	10-30	3,8 ± 0,2	1,0-14,7
Atafona	60	F	22,0 ± 0,5	15-31	6,9 ± 0,3	2,3-14,6		
	21°37'S; 41°00'W	60	M	19,0 ± 0,3	14-25	5,0 ± 0,2	2,1-9,2	
		120	F+M	20,6 ± 0,3	14-31	6,0 ± 0,2	2,1-14,6	
F. São Tomé	60	F	24,0 ± 0,3	20-30	8,9 ± 0,3	5,3-14,1		
	22°02'S; 41°02'W	60	M	20,0 ± 0,5	15-25	5,9 ± 0,3	2,4-11,1	
		120	F+M	22,1 ± 0,3	15-30	7,5 ± 0,2	2,4-14,1	
Macaé	60	F	23,0 ± 0,6	16-33	8,3 ± 0,5	3,1-18,0		
	22°22'S; 41°47'W	60	M	21,0 ± 0,3	16-25	6,7 ± 0,2	2,9-10,9	
		120	F+M	22,1 ± 0,4	16-33	7,5 ± 0,3	2,4-18,0	
<i>P. schmitti</i>	Anchieta	60	F	21,0 ± 0,5	13-33	9,4 ± 0,6	1,6-21,5	
	20°48'S; 40°38'W	60	M	22,0 ± 0,4	15-30	10,0 ± 0,5	2,7-21,5	
		120	F+M	21,3 ± 0,4	13-33	9,7 ± 0,4	1,6-22,5	
	Macaé	60	F	23,0 ± 0,7	13-33	8,1 ± 0,6	1,5-19,1	
		22°22'S; 41°47'W	60	M	19,0 ± 0,2	16-22	4,8 ± 0,1	3,0-7,0
120	F+M		21,0 ± 0,4	13-33	6,5 ± 0,3	1,5-19,1		
<i>A. longinaris</i>	F. São Tomé	60	F	15,0 ± 0,2	11-19	2,2 ± 0,1	1,1-4,1	
	22°02'S; 41°02'W	60	M	13,0 ± 0,2	11-17	1,7 ± 0,1	1,1-3,3	
		120	F+M	14,3 ± 0,2	11-19	2,0 ± 0,1	1,1-4,1	
	Macaé	60	F	17,0 ± 0,4	10-24	3,2 ± 0,2	0,8-6,1	
		22°22'S; 41°47'W	60	M	14,0 ± 0,2	10-18	2,1 ± 0,1	0,7-3,5
120	F+M		15,9 ± 0,3	10-23	2,7 ± 0,1	0,7-6,1		

Os valores do coeficiente alométrico determinados nas equações indicam alometria negativa ( $b < 3$ ) em relação ao crescimento relativo dos camarões para todas as espécies, gêneros e estoques estudados (Tabela 2). Os resultados da ANCOVA indicam que os coeficientes alométricos não diferiram entre os estoques da mesma espécie ao longo dos portos de pesca, e

nem entre fêmeas e machos considerando o mesmo estoque ( $p > 0.05$ ), com exceção de *X. kroyeri* no Farol de São Tomé (Tabela 2). Nesse porto de pesca, os machos mantêm o crescimento alométrico negativo, mas o valor de  $b$  (2,96) foi significativamente maior em comparação às fêmeas (2,24) ( $p < 0,05$ ) (Tabela 2, Figura 2).

**Tabela 2.** Relação comprimento-peso dos camarões peneídeos. F: fêmea, M: macho, F+M: gêneros combinados, P: peso (g), CC: comprimento do cefalotórax (mm). Valores de  $p$  indicam se coeficiente alométrico ( $b$ ) é diferente de 3.

Espécie	Porto de pesca	Gênero	Equação	$r^2$	$b$	Alometria	$p$
<i>X. kroyeri</i>	C. Barra	F	$P = 0,0027, CC^{2.47}$	0,89	2,47	negativa	<0,0001
		M	$P = 0,001, CC^{2.83}$	0,94	2,83	negativa	<0,0001
		F+M	$P = 0,0018, CC^{2.62}$	0,91	2,62	negativa	<0,0001
	Vitória	F	$P = 0,0039, CC^{2.40}$	0,93	2,40	negativa	<0,0001
		M	$P = 0,0019, CC^{2.68}$	0,93	2,68	negativa	<0,0001
		F+M	$P = 0,0036, CC^{2.45}$	0,93	2,45	negativa	<0,0001
	Anchieta	F	$P = 0,0035, CC^{2.44}$	0,98	2,44	negativa	<0,0001
		M	$P = 0,0019, CC^{2.67}$	0,97	2,67	negativa	<0,0001
		F+M	$P = 0,0031, CC^{2.49}$	0,97	2,49	negativa	<0,0001
	Atafona	F	$P = 0,0034, CC^{2.44}$	0,97	2,44	negativa	<0,0001
		M	$P = 0,0021, CC^{2.63}$	0,95	2,63	negativa	<0,0001
		F+M	$P = 0,0037, CC^{2.42}$	0,95	2,42	negativa	<0,0001
F. São Tomé	F	$P = 0,0069, CC^{2.24}$	0,92	2,24	negativa	<0,0001	
	M	$P = 0,0008, CC^{2.96}$	0,92	2,96	negativa	0,0001	
	F+M	$P = 0,0024, CC^{2.59}$	0,93	2,59	negativa	<0,0001	
Macaé	F	$P = 0,0061, CC^{2.27}$	0,95	2,27	negativa	<0,0001	
	M	$P = 0,002, CC^{2.65}$	0,84	2,65	negativa	<0,0001	
	F+M	$P = 0,0054, CC^{2.32}$	0,91	2,32	negativa	<0,0001	
<i>P. schmitti</i>	Anchieta	F	$P = 0,0018, CC^{2.78}$	0,92	2,78	negativa	<0,0001
		M	$P = 0,0041, CC^{2.51}$	0,89	2,51	negativa	<0,0001
		F+M	$P = 0,0025, CC^{2.68}$	0,91	2,68	negativa	<0,0001
	Macaé	F	$P = 0,0019, CC^{2.63}$	0,94	2,63	negativa	<0,0001
M		$P = 0,009, CC^{2.13}$	0,71	2,13	negativa	<0,0001	
F+M	$P = 0,003, CC^{2.49}$	0,92	2,49	negativa	<0,0001		
<i>A. longinaris</i>	F. São Tomé	F	$P = 0,003, CC^{2.42}$	0,84	2,42	negativa	<0,0001
		M	$P = 0,0058, CC^{2.18}$	0,75	2,18	negativa	<0,0001
		F+M	$P = 0,0045, CC^{2.27}$	0,83	2,27	negativa	<0,0001
	Macaé	F	$P = 0,0032, CC^{2.39}$	0,95	2,39	negativa	<0,0001
		M	$P = 0,0022, CC^{2.54}$	0,90	2,54	negativa	<0,0001
F+M	$P = 0,0031, CC^{2.42}$	0,94	2,42	negativa	<0,0001		



**Figura 2.** Comparação dos coeficientes alométricos ( $b$ ) da relação comprimento-peso dos camarões penéideos. F: Fêmea, M: Machos. Barras representam intervalos de confiança de 95%. Letras maiúsculas representam igualdade/diferença do mesmo gênero entre os estoques (portos de pesca), e letras minúsculas representam igualdade/diferença entre os gêneros dentro do mesmo estoque.

#### 4. DISCUSSÃO

A simpatria entre os camarões peneídeos não influenciou no seu crescimento relativo nos portos de pesca estudados. Os coeficientes alométricos são similares entre os estoques da mesma espécie, tanto para fêmeas quanto para machos, independentemente da presença de outra espécie no campo de pesca. Para *X. kroyeri*, que se distribui nos seis portos de pesca estudados, o crescimento relativo de fêmeas, machos e sexos combinados foi semelhante tanto onde a pesca é monoespecífica (Conceição da Barra, Vitória e Atafona) quanto na presença de outras espécies de camarões (Anchieta, Farol de São Tomé e Macaé).

Na relação peso-comprimento, o coeficiente alométrico geralmente não varia ao longo do ano, e pode ser considerado como valor médio do crescimento relativo anual das espécies (Santos *et al.*, 2002; Andreu-Soler *et al.*, 2006). Os coeficientes de determinação ( $r^2$ ) dos ajustes entre as medidas de peso total e comprimento do cefalotórax foram, em geral, acima de 0,90, corroborando a consistência dos resultados (Tabela 2).

Esse estudo apresenta o primeiro ajuste da relação peso-comprimento em estoques naturais de *P. schmitti* da costa dos estados do Espírito Santo (Anchieta) e Rio de Janeiro (Macaé). O gênero *Penaeus* apresenta elevado valor comercial, e *P. schmitti* é a única espécie do gênero com distribuição natural associada à costa brasileira, considerada promissora para a carcinocultura no país (Fugimura *et al.*, 2015). No entanto, suas populações naturais são impactadas pela pressão de pescarias costeiras e pela introdução do camarão branco do Pacífico *P. vannamei* a partir de cultivos comerciais intensivos, principalmente no nordeste do Brasil (Maggioni *et al.*, 2003; Rego *et al.*, 2018).

Todas as espécies de camarões demonstraram forte alometria negativa quanto ao crescimento, com peso corporal aumentando a uma taxa menor em comparação ao comprimento do cefalotórax. O mesmo padrão é registrado quando fêmeas e machos são analisados separadamente. Em espécies de crustáceos, a alometria negativa na relação peso-comprimento pode estar relacionada a baixa disponibilidade de presas, o que é característico em águas oligotróficas (Thessalou-Legaki *et al.*, 2005; Sousa *et al.*, 2019). Carvalho *et al.*, (2019) analisaram as relações morfométricas em indivíduos de *Penaeus*

*brasiliensis* e *P. paulensis* provenientes de duas áreas próximas no estado do Rio de Janeiro, e registraram variações espaciais significativas nos coeficientes alométricos, relacionando-as com variações na quantidade de alimento disponível. As características do habitat relacionadas a disponibilidade de alimento poderiam justificar, ao menos em parte, a alometria negativa registrada nos estoques analisados.

A costa brasileira pode ser subdividida em região tropical (5°N até 23°S) e subtropical (23°S até 35°S), e dentro desse intervalo é reconhecida uma zona de transição marinha entre 18°S-23°S, na qual as amostragens desse estudo foram realizadas (18°35'S e 22°50'S). A maior parte do intervalo latitudinal (5°) relacionado a zona de transição marinha é banhada pelas águas oligotróficas e quentes da Corrente do Brasil, mas no limite sul desse intervalo há ressurgência sazonal da Água Central do Atlântico Sul - ACAS (Valentin & Monteiro-Ribas, 1993). A emergência da ACAS, que é uma massa d'água fria (<20°C) e rica em nutrientes, se dá predominantemente nos meses de verão, aumentando a produtividade primária costeira na região do Cabo Frio (~23°S), com influência em regiões próximas (Coelho-Souza *et al.*, 2012). Isso inclui os campos de pesca das embarcações que atuam nos portos de Macaé e Farol de São Tomé, e justifica a presença de *A. longinaria* em quantidades suficientes para fazer parte de desembarques comerciais, uma vez que a espécie é característica de águas mais frias (Boos *et al.*, 2016; Sancinetti *et al.*, 2015; Davanzo *et al.*, 2017). Uma relação positiva da abundância de indivíduos em temperaturas mais baixas é observada para essa espécie (Fransozo *et al.*, 2004; Castilho *et al.*, 2007; Sancinetti *et al.*, 2015). Portanto, a influência da ACAS é responsável pelo estabelecimento de *A. longinaria* na região de estudo.

Apesar das relações peso-comprimento apresentarem comportamento semelhante entre as espécies (*X. kroyeri*, *A. longinaria* e *P. schmitti*), gêneros (fêmeas e machos) e estoques analisados (Conceição da Barra, Vitória, Anchieta, Atafona, Farol de São Tomé e Macaé), notam-se diferenças no tamanho corporal dos camarões (Tabela 1). Diferenças específicas são esperadas, pois as dimensões corporais e as taxas de crescimento podem diferir dentro do mesmo táxon (família Penaeidae) (Hartnoll, 1982). O desenvolvimento morfológico diferenciado entre fêmeas e machos de

camarões peneídeos é resultado do investimento diferenciado na reprodução, com fêmeas geralmente maiores e mais pesadas (King, 2007), conforme observado em todas as espécies/estoques analisados. Além disso, a maior longevidade das fêmeas em comparação aos machos estende o período de crescimento, o que também justifica as maiores dimensões corporais, pois o crescimento da maioria dos crustáceos é continuado ao longo da vida (Vogt, 2012; Davanso *et al.*, 2017).

As variações no tamanho corporal entre os diferentes estoques de camarão serão discutidas apenas para *X. kroyeri*, cujas amostragens incluíram todos os portos de pesca e, portanto, uma distribuição maior em relação as outras espécies. De acordo com o paradigma latitudinal estabelecido pela regra de Bergmann para animais homeotérmicos (Bergmann, 1847), e depois estendida para animais heterotérmicos, incluindo crustáceos (Timofeev, 2001), o tamanho corporal em animais é maior em regiões mais frias (maiores latitudes) em comparação a regiões mais quentes (menores latitudes). Portanto, espera-se que quando a mesma espécie se distribui entre diferentes gradientes latitudinais haja variação no seu tamanho corporal devido às variações de temperatura/latitude. Os dados de comprimento do cefalotórax e peso total de *X. kroyeri* apresentados na Tabela 1 indicam que, em princípio, a espécie se enquadra na regra de Bergmann. Davanso *et al.* (2017) analisaram dados de tamanho e crescimento de *X. kroyeri* em Macaé (22°22'S) e Ubatuba (23°26'S), no litoral norte do estado de São Paulo, e desconstruíram esse paradigma, pois os maiores tamanho e longevidade foram registrados na menor latitude (Macaé). Os autores ressaltaram que variações ambientais locais, nesse caso a ressurgência da ACAS que possibilita maior disponibilidade de alimento em Macaé quando comparado à Ubatuba, podem ter mais influência sobre o crescimento e o tamanho dos camarões em comparação a latitude.

Variações ambientais que ocorrem temporalmente, tais como flutuação na temperatura da água e na produtividade primária, podem afetar a base das cadeias tróficas marinhas e a disponibilidade de recursos locais (Lewandowska *et al.*, 2012), com reflexos imediatos no crescimento dos camarões que são consumidores secundários (Di Benedetto *et al.*, 2012). O tamanho corporal de *X. kroyeri* apresentou variações em intervalos temporais distintos, ao longo de

um intervalo espacial (latitudinal) sobreposto. Em 2009, Bissaro *et al.* (2013) coletaram indivíduos em quatro portos de pesca localizados entre 17°43'S e 22°02'S, registrando redução no tamanho corporal com o aumento da latitude. Cerca de oito anos depois, este estudo coletou indivíduos em seis portos de pesca entre 18°35'S e 22°50'S, e verificou um aumento no tamanho corporal com o aumento da latitude (regra de Bergmann). As condições ambientais nos locais de coleta, tais como temperatura da água, salinidade e concentração de clorofila a (indicativo da produtividade primária) não foram medidas em 2009, e nem em 2017-2018 para possíveis relações com a disponibilidade de recursos alimentares; no entanto, inferências explicativas para essas diferenças baseadas no ciclo de vida, na fisiologia e no comportamento da espécie podem ser feitas.

*Xiphopenaeus kroyeri* tem longevidade média de 2,0 anos, pelo menos dois picos reprodutivos principais anuais e taxa de crescimento elevada (Fernandes *et al.*, 2011; Davanzo *et al.*, 2017). A espécie tolera águas com temperaturas que variam entre 15°C e 30°C e salinidade entre 9 e 36, e apresenta elevada plasticidade alimentar (Boss *et al.*, 2016; Willems *et al.*, 2016). A partir dessas características, presume-se que *X. kroyeri* é capaz de se adaptar rapidamente as variações em seu habitat, inclusive com alterações em seu crescimento relativo.

Apesar da simpatria não ter influência sobre o crescimento relativo de *X. kroyeri*, *A. longinaris* e *P. schmitti* ao longo dos portos de pesca estudados, dados prévios sobre *X. kroyeri*, por exemplo, demonstraram que mudanças no tamanho/desenvolvimento corporal podem ocorrer ao longo do tempo na mesma escala espacial. Dessa forma, recomenda-se o acompanhamento regular dos estoques para avaliar o desenvolvimento dos camarões no longo prazo como forma de monitorar a sua dinâmica de crescimento, principalmente pelo fato desses organismos serem importantes para o equilíbrio das cadeias tróficas locais e para a economia das comunidades litorâneas do sudeste do Brasil.



## CAPÍTULO 2: ISÓTOPOS ESTÁVEIS PODEM SER APLICADOS COMO FERRAMENTA PARA DETERMINAR A ORIGEM DOS ESTOQUES DE CAMARÕES NO SUDESTE DO BRASIL? UMA ABORDAGEM PARA UTILIZAÇÃO NA GESTÃO PESQUEIRA

### RESUMO

Isótopos estáveis de carbono ( $^{13}\text{C}$ ) e nitrogênio ( $^{15}\text{N}$ ) são marcadores químicos usados para traçar a origem geográfica de espécies visadas pela pesca comercial, auxiliando nas estratégias de manejo pesqueiro. Considerando a extensão de litoral brasileiro, abordagens para discriminação de estoques de camarão podem auxiliar a pesca local. Este estudo caracteriza a composição isotópica em estoques naturais dos camarões peneídeos *Xiphopenaeus kroyeri*, *Artemesia longinaris* e *Penaeus schmitti*, alvos da pesca costeira de pequena escala no SE do Brasil. Os camarões foram obtidos em seis pescarias portos localizados no litoral do Rio de Janeiro e do Espírito Santo (de 18°S a 23°S). Ações diferenciadas  $\delta^{13}\text{C}$ - $\delta^{15}\text{N}$  dos portos de pesca e  $\delta^{13}\text{C}$  tiveram maior variabilidade quando comparados com  $\delta^{15}\text{N}$ , explicando a maioria das diferenças entre os estoques de todas as espécies. Este estudo apresenta um planejamento participativo para o manejo pesqueiro local com partes interessadas (pescadores, gestores públicos e pesquisadores) trabalhando em conjunto. O planejamento visa minimizar possíveis conflitos entre comunidades pesqueiras próximas por meio da identificação de limites pesqueiros, manutenção dos territórios pesqueiros e promoção da produção pesqueira de uma determinada comunidade, valorizando a economia local. As ações propostas podem estabelecer uma identidade para a pesca local e melhorar a pesca artesanal governança no Sudeste do Brasil.

**Palavras-chave:** Pescaria artesanal; Penaeoidea; composição isotópica; estoques de pesca; Oceano Atlântico.

### 1. INTRODUÇÃO

A produção pesqueira global apresentou crescimento superior a 10% entre 2001 e 2016, passando de 154 para 171 milhões de toneladas (pescarias e aquicultura) (FAO, 2018). Os produtos gerados pela produção pesqueira representam quase 20% da proteína animal consumida pela população mundial, e o setor pesqueiro é considerado crucial para o alcance dos objetivos da Organização das Nações Unidas para a Alimentação e a Agricultura - FAO em relação a erradicação da fome e da má nutrição (Tacon & Metian, 2013; FAO, 2018). Dentre os organismos capturados pelas pescarias marinhas,

os crustáceos representam 8% da produção global, com destaque para os camarões da família Penaeidae que são amplamente explorados em águas tropicais (FAO, 2018). Indivíduos juvenis e adultos (ambos os gêneros) das espécies de camarões podem ser alvos da pesca, dependendo do tamanho da malha da rede utilizada e de sua distribuição nos campos de pesca (Boos *et al.*, 2016).

Os últimos dados pesqueiros oficiais do Brasil foram consolidados em 2011, e indicaram que 40 mil toneladas de camarões foram capturadas pela pesca marinha, correspondendo a 65% da captura total de crustáceos naquele ano (Boletim Estatístico de Pesca, 2011). Na costa sudeste do Brasil (18°S-25°S), o camarão sete-barbas, *Xiphopenaeus kroyeri* (Heller, 1862), é a espécie de crustáceo mais capturada, e o terceiro recurso mais explorado pela pesca marinha costeira, atrás apenas da sardinha e da corvina (disponível em: <http://www.fiperj.rj.gov.br/index.php/main/relatorioanual> e <https://www.pesca.sp.gov.br/estatistica-pesqueira>). Na região, essa espécie pode ser alvo predominante da pesca de camarões, caracterizando a captura monoespecífica, ou pode compartilhar os desembarques comerciais com outros alvos, tais como os camarões barba-ruça (*Artemesia longinaris* Spence Bate, 1888), branco (*Penaeus schmitti* (Burkenroad, 1936)) e rosa (*Penaeus* spp), indicando captura multiespecífica.

Há um interesse crescente na determinação da autenticidade e da origem geográfica de produtos pescados visando o controle de qualidade e a segurança alimentar dos consumidores, além do próprio interesse desses consumidores em conhecer a origem daquilo que consomem (Larson, 2013; Vinci *et al.*, 2013; Ortea & Gallardo, 2015). Segundo esses autores, o reconhecimento da procedência do pescado pode indicar a fidelidade a um dado campo de pesca e, indiretamente, a qualidade do pescado associada a qualidade ambiental da região de procedência. Nesse caso, isótopos estáveis de carbono e nitrogênio são marcadores químicos utilizados para demonstrar a origem geográfica de espécies exploradas pela pesca comercial e são úteis, por exemplo, no reconhecimento de produtos originados de habitats naturais ou de aquicultura (e.g., Gamboa *et al.*, 2014; Kim *et al.*, 2015; Li *et al.*, 2018).

Os valores isotópicos de carbono e nitrogênio determinados em tecidos animais derivam da combinação das fontes alimentares consumidas e dos

processos de fracionamento isotópico nos tecidos corporais, refletindo o que foi assimilado após os processos de digestão e excreção (Fry, 2008). As composições isotópicas em diferentes tecidos representam a ingestão de alimento em diferentes escalas temporais: os valores isotópicos em tecidos com metabolismo mais rápido, tais como sangue e hemolinfa, refletem o que foi assimilado recentemente (horas ou dias), enquanto em tecidos com metabolismo mais baixo, como músculo, representa a assimilação alimentar nos últimos meses, por exemplo (Hobson *et al.*, 1996). A análise da composição isotópica permite prever a origem das fontes alimentares para os consumidores (e.g., costeira vs. oceânica, bentônica vs. pelágica, terrestre vs. aquática) e a sua posição trófica (Fry, 2008). Os valores dos isótopos de carbono e nitrogênio podem diferir tanto espacialmente quanto entre os recursos alimentares consumidos pelos camarões (e por outros animais), e é possível utilizá-los como marcadores para reconhecer a origem dos animais (Fry *et al.*, 2003; Dalerum & Angerbjorn, 2005).

Em geral, as pescarias que capturam camarões peneídeos no sudeste brasileiro são classificadas como artesanais e de pequena escala (Netto & Di Benedetto, 2007; Martins *et al.*, 2009; Begot & Vianna, 2014). Pela legislação brasileira, a pesca artesanal é àquela praticada diretamente por pescador profissional, de forma autônoma ou em regime de economia familiar, com meios de produção próprios ou mediante contrato de parceria, geralmente utilizando embarcações de pequeno porte, com arqueação bruta menor que 20 (Lei 11.959 de 29.06.2009, disponível em: [http://www.planalto.gov.br/ccivil\\_03/\\_Ato2007-2010/2009/Lei/L11959.htm](http://www.planalto.gov.br/ccivil_03/_Ato2007-2010/2009/Lei/L11959.htm)). A legislação determina que qualquer pescador brasileiro, desde que devidamente regularizado para o exercício da profissão, tem o direito de atuar em águas jurisdicionais brasileiras marinhas e continentais. No entanto, há conflitos entre as comunidades pesqueiras devido a sobreposição dos territórios de pesca, que são definidos pelas tradições locais e não necessariamente pela legislação, conforme registrado no Brasil e em outras partes do mundo (e.g., Bavinck, 2005; Teh *et al.*, 2012; Castello *et al.*, 2013). Segundo Begossi (2006), territórios de pesca fazem parte da cultura da pesca artesanal de pequena escala no Brasil, definidos como uma área defendida, que impõe regras para os usuários ou local em que a pesca ocorre com alguma exclusividade,

excluindo pessoas de fora. A autora ressalta que a delimitação de territórios de pesca é importante para a manutenção da pesca artesanal no país e para sua estabilidade temporal.

Esse estudo caracteriza a composição isotópica de carbono e nitrogênio de estoques naturais de *X. kroyeri*, *A. longinaris* e *P. schmitti*, camarões peneídeos alvos da pesca comercial praticada no sudeste do Brasil, para avaliar o potencial de utilização desses isótopos estáveis como marcadores dos estoques. Estudos prévios com esses marcadores em algumas espécies de camarões peneídeos já demonstraram que há fidelidade de sítio nesses organismos (Fry *et al.*, 1999; 2003). Portanto, é coerente considerar que os estoques analisados têm uma composição isotópica que representa as características (fontes alimentares) dos campos de pesca de procedência, atendendo ao conceito de origem geográfica. Pretende-se verificar se a ferramenta isotópica é suficientemente sensível para distinguir os estoques estudados. Baseado nos resultados, são apresentadas propostas que contribuirão com o manejo pesqueiro local.

## **2. MATERIAL E MÉTODOS**

Os camarões analisados são provenientes de seis portos de pesca localizados no sudeste do Brasil, entre 18°S e 23°S, na costa dos estados do Espírito Santo e Rio de Janeiro. A escolha dos portos de pesca amostrados nesse intervalo latitudinal foi definida pela representatividade nos desembarques regionais e/ou distância entre eles, que em geral não excedeu 100 km (com exceção de Conceição da Barra-Vitória) (Tabela 1). A espécie *X. kroyeri* foi amostrada nos seis portos, e *A. longinaris* e *P. schmitti* em dois portos (Tabela 1). A escolha das espécies amostradas não foi aleatória, mas representou a sua presença nos desembarques, verificada *in situ*.

Nessas regiões, a captura comercial dos camarões é praticada com redes de arrasto de fundo com portas, em águas costeiras localizadas no entorno dos portos de pesca, entre 1-3 milhas de distância da costa e 5-30 m de profundidade. Dada a proximidade entre os portos de pesca (em terra) e os campos de pesca nos quais os camarões são capturados, convencionou-se tratar como 'portos de pesca' o local de origem dos estoques estudados.

Considerando que camarões juvenis e adultos de ambos os gêneros são capturados nas pescarias locais (e.g., Fernandes *et al.* 2011; 2014; Eutrópio *et al.* 2013) e, portanto, fazem parte do estoque comercial, não houve separação quanto ao estado de maturidade ou gênero para as comparações relacionadas a composição isotópica.

Em junho de 2017 e entre junho e agosto de 2018, as amostragens foram realizadas durante os desembarques, a partir do volume total capturado. Para as análises isotópicas foram amostrados 716 indivíduos de *X. kroyeri*, 240 de *A. longinaris* e 240 de *P. schmitti*, com 118 a 120 indivíduos representando cada estoque analisado (Tabela 1).

**Tabela 1.** Distância entre os portos de pesca de origem dos estoques de camarões peneídeos e número amostral de cada espécie.

<b>Portos de pesca</b>	<b>Distância (km)</b>
Conceição da Barra - Vitória	190
Vitória - Anchieta	70
Anchieta - Atafona	95
Atafona - Farol de São Thomé	50
Farol de São Thomé - Macaé	80
<b>Amostragem</b>	<b>Espécie (N)</b>
Conceição da Barra	<i>Xiphopenaeus kroyeri</i> (118)
Vitória	<i>Xiphopenaeus kroyeri</i> (120)
Anchieta	<i>Xiphopenaeus kroyeri</i> (118) <i>Penaeus schmitti</i> (120)
Atafona	<i>Xiphopenaeus kroyeri</i> (120)
Farol de São Thomé	<i>Xiphopenaeus kroyeri</i> (120) <i>Artemesia longinaris</i> (120)
Macaé	<i>Xiphopenaeus kroyeri</i> (120) <i>Artemesia longinaris</i> (120) <i>Penaeus schmitti</i> (120)

Os camarões foram mantidos refrigerados durante o transporte até o laboratório. Em laboratório, o músculo abdominal de cada camarão foi removido, armazenado em frasco estéril seco, congelado (-20°C), liofilizado e homogeneizado em grau e pistilo. Amostras de 0,4 mg de tecido muscular (peso seco) de cada indivíduo foram utilizadas para analisar a composição de

$\delta^{13}\text{C}$  e  $\delta^{15}\text{N}$ . Como a longevidade dos camarões peneídeos varia de menos de 2 a 3 anos (e.g., Leite & Petreire, 2006; Fernandes *et al.*, 2011; Davanso *et al.*, 2017) e o músculo representa a assimilação de alimento nos últimos meses (Hobson *et al.* 1996), é possível ter a representação da área de uso/alimentação dos organismos no médio-longo prazo. O exoesqueleto e os órgãos internos, tais como brânquias, gônadas, hepatopâncreas e intestino foram removidos antes da liofilização para evitar que tecidos com diferentes taxas metabólicas fossem analisados em conjunto, comprometendo a interpretação dos resultados isotópicos.

A composição isotópica de cada camarão foi determinada em espectrômetro de massa Flash 2000 Delta V Advantage (Thermo Scientific, Germany) acoplado ao analisador elementar no Laboratório de Ciências Ambientais da Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro. Os valores de referência usados nas análises de carbono foram Pee Dee Belemnite (PDB), e para nitrogênio o  $\text{N}_2$  atmosférico. As amostras foram analisadas juntamente com brancos analíticos e padrões analíticos de uréia (IVA Analysentechnik-330802174;  $\text{CH}_4\text{N}_2\text{O}$  Mw= 60, C= 20%, N= 46%) com composições isotópicas certificadas ( $\delta^{13}\text{C} = -39,89\text{‰}$  e  $\delta^{15}\text{N} = -0,73\text{‰}$ ). O controle analítico foi realizado a cada 10 amostras, usando padrão isotópico certificado (Elemental Microanalysis Protein Standard OEA):  $\delta^{13}\text{C} = -26,98\text{‰}$  e  $\delta^{15}\text{N} = +5,94\text{‰}$ . A reprodutibilidade analítica foi baseada em triplicatas a cada 10 amostras:  $\pm 0,3\text{‰}$  para  $\delta^{15}\text{N}$  e  $\pm 0,2\text{‰}$  para  $\delta^{13}\text{C}$ . Para o cálculo do valor isotópico foi aplicada a fórmula:  $X \text{ amostra}\text{‰} = [(R \text{ amostra}/R \text{ referência}) - 1] \times 1000$ ; na qual  $X = \delta^{13}\text{C}$  ou  $\delta^{15}\text{N}$ ;  $R = \delta^{13}\text{C}:\delta^{12}\text{C}$  ou  $\delta^{15}\text{N}:\delta^{14}\text{N}$ . Os resultados foram expressos em partes por mil (‰).

Todos os dados foram analisados no programa R (R Core Team, 2020). A análise multivariada permutacional de variância (PERMANOVA *pair-wise*) avaliou como o conjunto dos valores isotópicos ( $\delta^{13}\text{C}$ - $\delta^{15}\text{N}$ ) varia entre os diferentes estoques de cada espécie ( $\alpha = 0.05$ ). A PERMANOVA foi organizada para permitir a análise de dados não paramétricos usando a medida de similaridade Euclidiana com 999 permutações por teste (Anderson, 2001; 2014).

O método de agrupamento não hierárquico k-médias (*k-means*) avaliou a contribuição de cada isótopo estável na determinação da origem geográfica

dos estoques, considerando cada espécie de camarão separadamente. Esse método classifica os objetos analisados dentro de múltiplos grupos, de forma que a variação intra-cluster seja minimizada pela soma dos quadrados das distâncias Euclidianas entre eles e seus centroides. O método é robusto quando há muitos objetos para agrupar, com pequenas variações entre eles, tais como a composição isotópica do mesmo tecido corporal (músculo) da mesma espécie de camarão. Os gráficos bidimensionais que representam os agrupamentos foram elaborados a partir da matriz de distância Euclidiana. Os pacotes do programa R utilizados nessa análise foram Tidyverse (Wickham *et al.*, 2019), Cluster (Maechler *et al.*, 2019) e Factorextra (Kassambra e Mundt, 2020).

### 3. RESULTADOS

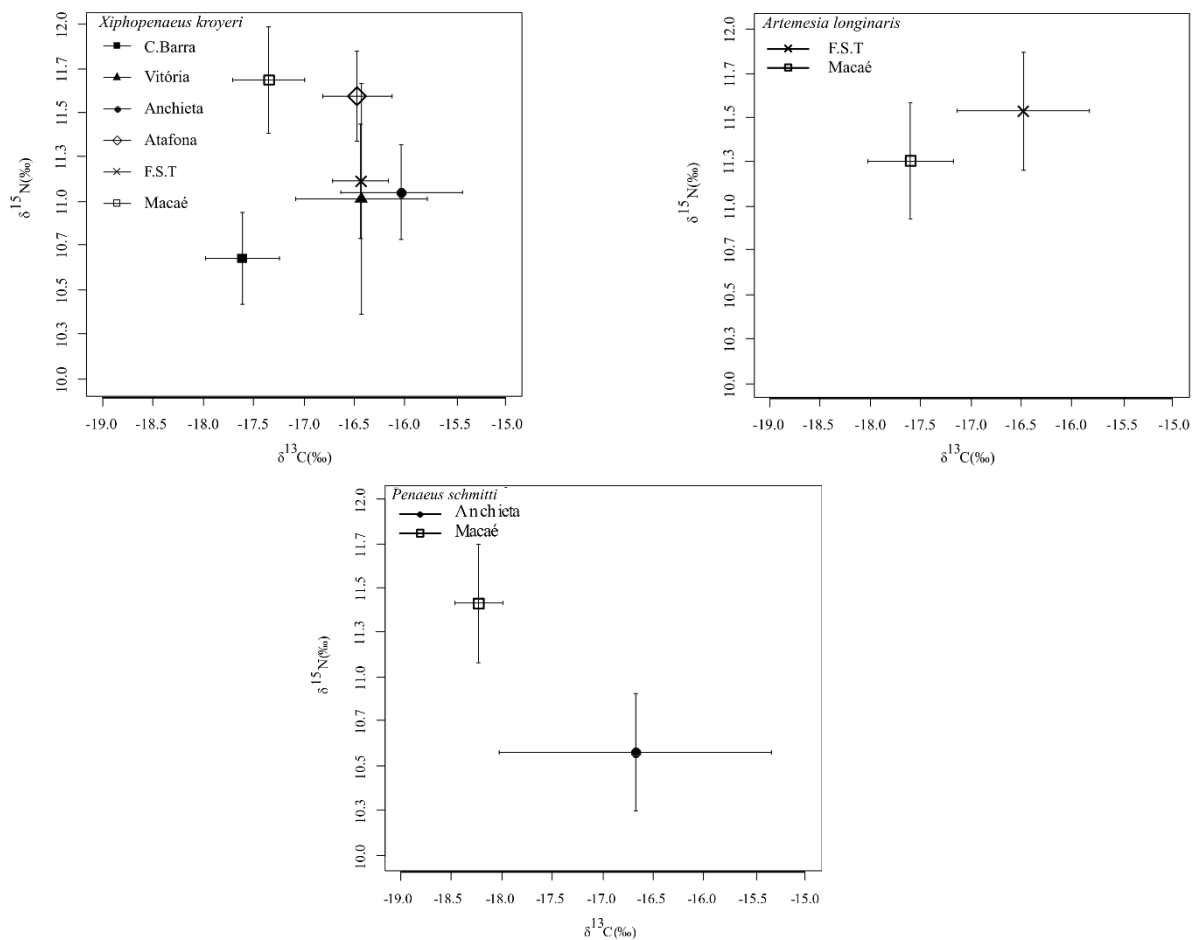
A distância entre os portos de pesca analisados variou de 50 km (*X. kroyeri* proveniente de Atafona vs. Farol de São Thomé) a 485 km (*X. kroyeri* proveniente de Conceição da Barra vs. Macaé), com média de  $113 \pm 63$  km entre eles (Tabela 1). Em três portos (Conceição da Barra, Vitória e Atafona), apenas *X. kroyeri* é desembarcado comercialmente, enquanto nos outros três portos a espécie divide o desembarque com *A. longinaris* (Farol de São Thomé e Macaé) e/ou *P. schmitti* (Anchieta e Macaé). Os valores médios de  $\delta^{13}\text{C}$  e  $\delta^{15}\text{N}$  das três espécies de camarões indicam valores mais e menos enriquecidos de  $\delta^{13}\text{C}$  nos estoques de *X. kroyeri* de Anchieta e *P. schmitti* de Macaé, respectivamente; e valores mais e menos enriquecidos de  $\delta^{15}\text{N}$  nos estoques de *X. kroyeri* de Macaé e Conceição da Barra, respectivamente (Tabela 2, Figura 1).

**Tabela 2.** Valores médios ( $\pm$  desvio padrão), mínimos e máximos da composição isotópica dos camarões peneídeos.

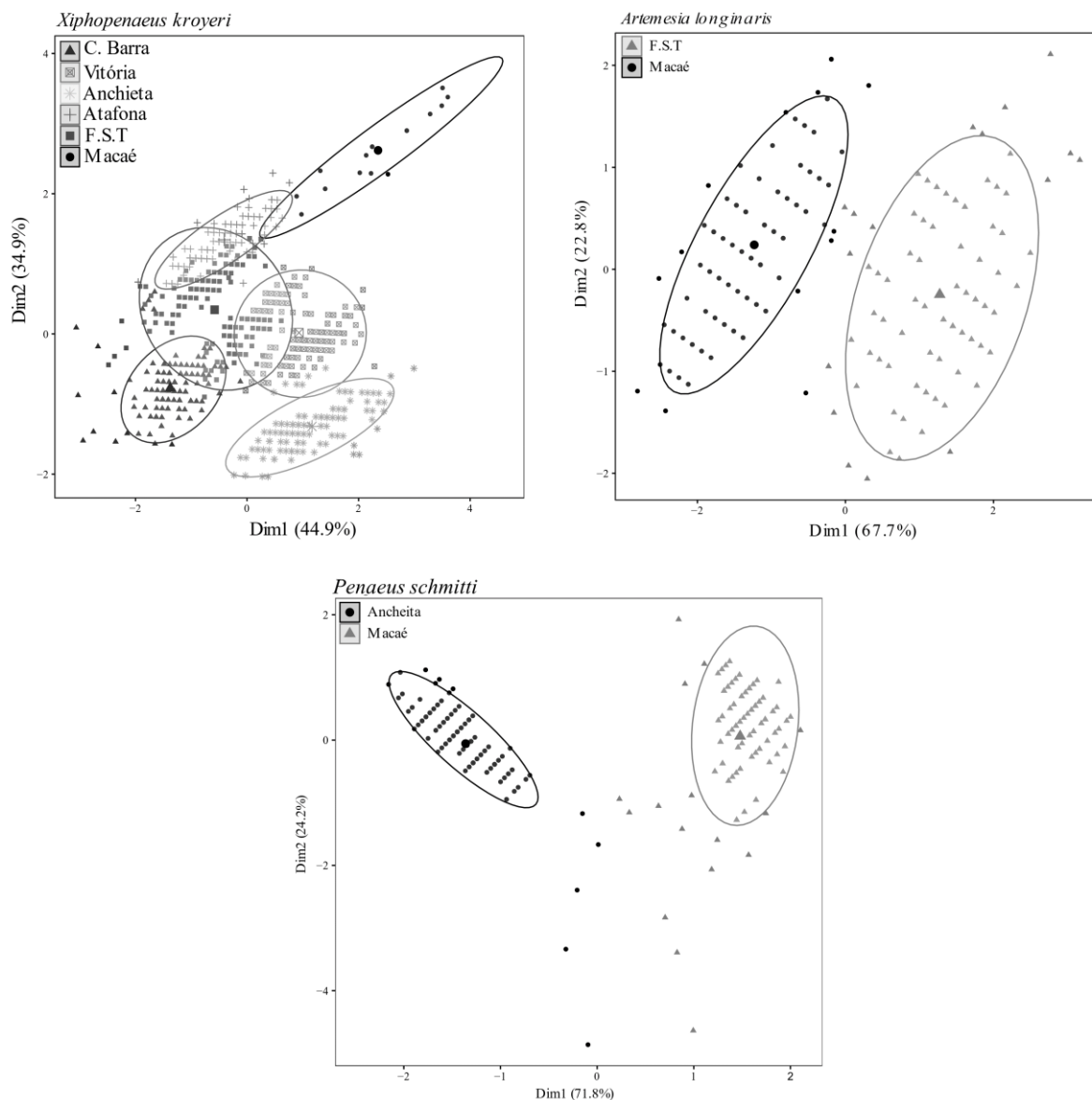
Espécie	$\delta^{13}\text{C}$			$\delta^{15}\text{N}$		
	Mean $\pm$ SD	Min	Max	Mean $\pm$ SD	Min	Max
<i>Xiphopenaeus kroyeri</i>						
Portos de pesca						
Conceição da Barra	-17.6 $\pm$ 0.4	-19.2	-16.8	10.7 $\pm$ 0.3	10.0	11.2
Vitória	-16.4 $\pm$ 0.7	-18.1	-14.5	11.0 $\pm$ 0.7	9.8	13.1
Anchieta	-16.0 $\pm$ 0.6	-19.8	-14.9	11.1 $\pm$ 0.3	10.4	11.7
Atafona	-16.5 $\pm$ 0.3	-17.2	-15.7	11.6 $\pm$ 0.3	11.0	12.3
Farol de São Tomé	-16.4 $\pm$ 0.3	-18.0	-15.8	11.1 $\pm$ 0.3	10.3	11.8
Macaé	-17.4 $\pm$ 0.4	-18.2	-16.6	11.7 $\pm$ 0.3	10.9	12.5
<i>Artemesia longinaris</i>						
Farol de São Thomé	-17.4 $\pm$ 0.4	-18.5	-16.7	11.6 $\pm$ 0.2	11.0	12.3
Macaé	-18.1 $\pm$ 0.3	-18.7	-17.4	11.4 $\pm$ 0.2	10.9	12.0
<i>Penaeus schmitti</i>						
Anchieta	-16.7 $\pm$ 1.3	-22.6	-15.2	10.9 $\pm$ 0.2	9.8	11.6
Macaé	-18.2 $\pm$ 0.2	-18.6	-17.5	11.6 $\pm$ 0.2	11.0	12.3

Os resultados da PERMANOVA que comparou o conjunto dos valores isotópicos considerando os diferentes estoques de cada espécie indicam que para *X. kroyeri* a composição isotópica dos indivíduos distinguiu a maioria dos seis estoques analisados ( $p$  (perm) = 0,001), com exceção de Vitória e Farol de São Thomé, que foram semelhantes entre si ( $p$  (perm) = 0,28). Para as espécies *A. longinaris* e *P. schmitti*, os dois estoques analisados foram distintos entre si a partir dos valores isotópicos ( $p$  (perm) = 0,001). Essas diferenças são demonstradas na figura 1, assim como a semelhança entre estoques de *X. kroyeri* de Vitória e Farol de São Thomé. A análise de agrupamento mostrou a mesma tendência para as três espécies de camarões: valores de  $\delta^{13}\text{C}$  apresentaram maior variabilidade em relação aos valores de  $\delta^{15}\text{N}$ , explicando a maior parte das diferenças entre os estoques (Figura 2).





**Figura 1.** Média dos valores de  $\delta^{13}\text{C}$  e  $\delta^{15}\text{N}$  dos camarões peneídeos. As barras representam o desvio padrão. C. Barra: Conceição da Barra; F.S.T: Farol de São Thomé.



**Figura 2.** Agrupamento biplot (*K-means*) para os valores isotópicos de  $\delta^{13}\text{C}$  (Dimensão 1) e  $\delta^{15}\text{N}$  (Dimensão 2) dos camarões peneídeos. Elipses representam CI = 0.95 para cada estoque. C. Barra: Conceição da Barra; F.S.T: Farol de São Thomé.

#### 4. DISCUSSÃO

Os isótopos estáveis de carbono e nitrogênio têm potencial para serem utilizados como marcadores dos estoques de *X. kroyeri*, *A. longinaris* e *P. schmitti* alvos de pescarias costeiras praticadas a partir de portos de pesca no SE do Brasil, entre 18°35'S (Conceição da Barra, ES) e 22°25'S (Macaé, RJ). A ferramenta isotópica se mostrou suficientemente sensível para distinguir a maior parte dos estoques estudados, definindo a procedência do pescado. A semelhança na composição isotópica verificada entre os estoques de *X. kroyeri* provenientes dos portos de pesca de Vitória e Farol de São Thomé não inviabilizaria a aplicação da ferramenta com essa finalidade, considerando tanto a distância geográfica entre esses estoques (>200 km) quanto a localização dos principais centros de distribuição e comercialização de pescado que atendem a produção pesqueira de cada um deles.

A pesca de camarões praticada na área de estudo é artesanal e de pequena escala, realizada somente em águas costeiras e a partir de embarcações com pouca autonomia de pesca (1-15 dias, no máximo), e capacidade limitada de combustível e armazenagem do pescado a bordo (arqueação bruta <20) (e.g., Netto & Di Benedetto, 2007, Martins *et al.*, 2009; Begot & Vianna, 2014; Oliveira *et al.*, 2016). Diante disso, a probabilidade de uma embarcação da pesca de pequena escala navegar mais de 200 km entre Vitória e Farol de São Thomé (e vice-versa) para a captura de camarões é remota, mesmo porque a principal espécie alvo, *X. kroyeri*, está presente em campos de pesca intermediários, mais acessíveis.

As espécies de camarão capturadas nos portos de pesca da região estudada são comercializadas e consumidas no mercado interno. A comercialização pode ser realizada com venda direta ao consumidor em mercados locais, ou a produção pesqueira é escoada para outros centros de distribuição e comercialização de pescado localizados em cidades próximas, com a participação de proprietários de frigoríficos de pesca e/ou agentes intermediários (Fernandes *et al.*, 2017; Musiello-Fernandes *et al.*, 2018). Na região, os camarões são geralmente comercializados *in natura* e refrigerados (Fernandes *et al.*, 2017), e o tempo de transporte entre os locais de produção e comercialização é importante por se tratar de um alimento perecível (Nazmul

Alam, 2016). Dessa forma, os camarões capturados em Vitória e Farol de São Thomé provavelmente atendem a mercados consumidores distintos.

O isótopo estável de carbono apresentou as maiores variações entre os estoques das espécies de camarão. Isso indica que a variação nas fontes primárias utilizadas e/ou nas áreas de alimentação preferenciais dos camarões, avaliadas geralmente por  $\delta^{13}\text{C}$  (Fry, 2008), é suficientemente grande para distingui-los isotopicamente. Esse estudo não analisou as fontes alimentares disponíveis para os camarões em cada local de captura, e nem seus hábitos alimentares a partir da análise do conteúdo do trato digestivo. Em geral, camarões são onívoros com elevada plasticidade alimentar, e as variações na composição da dieta e na quantidade de alimento ingerido podem ocorrer mesmo em escala espacial reduzida (Carnevali *et al.*, 2012; Gutiérrez *et al.*, 2016; Willems *et al.*, 2016). O objetivo deste estudo não é discutir as possíveis semelhanças ou diferenças inter- e/ou intraespecíficas nas fontes alimentares consumidas que explicariam a composição isotópica dos camarões, mas compreender as consequências dessa composição isotópica para o reconhecimento da origem do pescado.

De acordo com Carvalho & Hauser (1995), estoques pesqueiros representam um grupo de indivíduos da mesma espécie alvo que habitam uma região em particular e estão disponíveis para a pesca, sendo acessíveis e selecionados pelo artefato de pesca utilizado. Esse conceito é importante tanto para o gerenciamento espacial da pesca quanto para a definição de limites dos territórios de pesca utilizados pelas comunidades costeiras. Nesse sentido, a ferramenta isotópica aplicada neste estudo foi mais sensível para distinguir os estoques de camarões em comparação a abordagens prévias, com a mesma finalidade, mas que utilizaram análises genéticas ou se basearam na forma e no tamanho corporal dos camarões.

Gusmão *et al.* (2013) realizaram revisão das informações disponíveis sobre a estrutura genética de *X. kroyeri* no Brasil. Na região considerada pelo presente estudo, os autores verificaram diferenças genéticas entre populações que se distribuem em 20°03'S, ao norte do porto de pesca de Vitória, e nos portos de Atafona e Arraial do Cabo (22°58'S), que foram semelhantes entre si. Bissaro *et al.* (2013) analisaram a forma e o tamanho do cefalotórax de indivíduos de *X. kroyeri*, agrupando estoques provenientes dos portos de pesca

de Vitória e Atafona, e separando-os do estoque capturado no porto do Farol de São Thomé. Carvalho-Batista *et al.* (2014) demonstraram que *A. longinaris* apresenta fluxo gênico contínuo entre as áreas de ocorrência, com homogeneidade genética entre as populações, e que as variações fenotípicas registradas são consequência de diferentes condições ambientais, tais como temperatura da água e salinidade. Para esta espécie, variações biométricas permitiram a separação de dois estoques, um que reúne indivíduos que ocorrem no norte do estado do Rio de Janeiro (21°S-22°S), e outro com indivíduos provenientes do sul do Brasil e da Argentina (33°S-36°S) (Dumont e D' Incao, 2010). Gusmão *et al.* (2005) amostraram indivíduos de *P. schmitti* em vários pontos da costa brasileira, e não identificaram nenhuma diferenciação genética significativa que separasse os estoques da espécie.

Os conflitos de território envolvendo a pesca artesanal ou de pequena escala são diversos, tais como conflitos com a pesca industrial (Bavink, 2005; Trimble & Berkes, 2015), órgãos governamentais (Trimble & Berkes, 2015), turismo e mergulho (Oracion *et al.*, 2005), e empreendimento portuário que estabelece zonas de exclusão pesqueira (Oliveira *et al.*, 2016; Zappes *et al.*, 2016). A territorialidade é um comportamento estabelecido entre os pescadores, principalmente artesanais, que ajuda a manter a disponibilidade de recursos para a pesca local de pequena escala, que normalmente é praticada em campos de pesca restritos (Begossi, 2006). A autora ressalta que o estabelecimento de territórios de pesca, geralmente próximos aos locais de residência e desembarque, e o controle informal do espaço marinho pelos pescadores artesanais evitam conflitos de uso de recursos na costa brasileira, pois minimizam a sobreposição na pesca. Na pesca artesanal, a divisão aparente do espaço marinho pode ser resultado de vários fatores, tais como restrições impostas pela própria frota pesqueira, que possui pouca autonomia de pesca; ocorrência de conflitos anteriores; ou comportamento preventivo para garantir às comunidades a extração dos recursos marinhos no longo prazo (Begossi, 2006; Teh *et al.*, 2012).

Baseado nos resultados desse estudo são apresentadas propostas de ação que contribuirão com o manejo pesqueiro local (Tabela 3). As propostas requerem ação conjunta envolvendo pesquisadores, principalmente especialistas em crustáceos, ecologia pesqueira e isotópica, gestores

responsáveis pelas políticas públicas voltadas à pesca costeira, e a comunidade pesqueira, diretamente impactada e beneficiada por quaisquer ações que envolvam sua produção e territórios de pesca. Cabe reiterar que o espaço marinho em águas jurisdicionais brasileiras é território livre para todos os pescadores brasileiros devidamente regulamentados (Lei 11.959 de 29.06.2009), e que as propostas apresentadas na tabela 3 não visam medidas punitivas e nem o incentivo de futuros conflitos entre as comunidades, mas tão somente a melhoria do manejo da pesca artesanal de pequena escala voltada à captura de camarões.

**Tabela 3.** Propostas para o reconhecimento da origem geográfica de estoques de camarões visando o manejo da pesca local de pequena escala.

Ação	Quem agirá?	Como agir?	Objetivos	Resultados esperados
Coletar anualmente amostras dos camarões em cada porto de pesca para determinação isotópica	Pesquisadores Gestores públicos Pescadores	Abordar embarcações no local de desembarque com anotação sobre o campo de pesca Seguir protocolo estabelecido para análises isotópicas	Determinar a composição isotópica dos camarões	Estabelecer a identidade isotópica de cada estoque
Coletar anualmente amostras dos camarões em mercados locais e regionais para determinação isotópica	Pesquisadores Gestores públicos	Abordar comerciantes com anotação da procedência dos camarões comercializados, sempre que possível Seguir o protocolo estabelecido para análises isotópicas	Determinar a composição isotópica dos camarões	Reconhecer a origem geográfica dos camarões comercializados
Divulgar nas comunidades pesqueiras os resultados da identidade dos estoques de camarões desembarcados na região e comercializados em mercados locais e regionais	Gestores públicos	Apresentar por meio de palestras, cartazes e folhetos os resultados nas Colônias de Pescadores, cooperativas de pesca e representações comunitárias	Informar sobre a procedência do pescado desembarcado e os principais centros de comercialização dos produtos gerados na comunidade	Incentivar a manutenção dos respectivos territórios de pesca
Elaborar um 'selo de procedência' para os camarões pescados na região	Gestores públicos Pescadores	Divulgar a iniciativa nas mídias tradicional e social	Valorizar a produção pesqueira local	Criar um nicho de mercado local/regional para os camarões com 'selo de procedência'

Os resultados demonstraram que a composição isotópica do músculo dos camarões analisados permitiu a identificação da origem geográfica dos estoques capturados pela pesca artesanal praticada em portos de pesca do sudeste do Brasil, distribuídos ao longo de >500 km da linha de costa. Portanto, recomenda-se a utilização desses biomarcadores em estoques naturais de outras regiões da costa brasileira como forma de confirmar a aplicabilidade do método em uma extensão territorial mais abrangente, estabelecendo um protocolo a ser adotado no controle de origem desse tipo de pescado.

As propostas para o reconhecimento da origem geográfica de estoques de camarões pescados e comercializados contribuirão para minimizar eventuais conflitos entre as comunidades pesqueiras, especialmente quando seus territórios de pesca são próximos, tal como registrado entre Vitória e Anchieta, no estado do Espírito Santo (70 km), e Atafona e Farol de São Thomé, no estado do Rio de Janeiro (50 km).

Além disso, a execução dessas propostas pode estabelecer uma identidade para a pesca artesanal local. O reconhecimento da origem do pescado pode ser uma estratégia de promoção da produção pesqueira de uma determinada comunidade ou região, valorizando a economia local e incentivando os pescadores a manterem seus respectivos territórios de pesca.

## CAPÍTULO 3. COMPARAÇÃO INTERESPECÍFICA E INTRAESPECÍFICA DO NICHOS ISOTÓPICO DE CAMARÕES ALVOS DA PESCA

### RESUMO

O estudo compara o nicho isotópico ( $\delta^{13}\text{C}$ – $\delta^{15}\text{N}$ ) de três espécies de camarões peneídeos (*Xiphopenaeus kroyeri*, *Artemesia longinaris* e *Penaeus schmitti*) que são alvos de pesca no sudeste do Brasil. As duas hipóteses levantadas são baseadas na teoria do nicho, na qual a coexistência entre organismos que possuem demandas alimentares semelhantes é possível devido à partição trófica: (i) espécies de camarões que compartilham o habitat possuem nichos isotópicos segregados; e (ii) estágios de maturidade e sexos variam com o habitat trófico ( $\delta^{13}\text{C}$ ) e/ou posição trófica ( $\delta^{15}\text{N}$ ). Em pesqueiros multiespecíficos, os nichos isotópicos das espécies de camarão foram segregados ou tiveram baixa sobreposição, indicando partição trófica. A comparação intraespecífica de  $\delta^{13}\text{C}$  e  $\delta^{15}\text{N}$  mostrou uma tendência semelhante em todas as espécies. Para  $\delta^{13}\text{C}$ , os valores foram mais enriquecidos em indivíduos adultos do que em juvenis, mas semelhantes entre machos e fêmeas. Para  $\delta^{15}\text{N}$ , os indivíduos adultos também apresentaram valores mais enriquecidos, sendo os machos mais enriquecidos que as fêmeas. Os resultados confirmam as hipóteses levantadas, e os pressupostos da teoria de nicho se aplicam a esses camarões peneídeos.

**Palavras-chave:** Oceano Atlântico; Penaeidae; isótopos estáveis; particionamento trófico.

### 1. INTRODUÇÃO

A diferenciação de nicho é o processo pelo qual as espécies e os indivíduos desenvolvem diferentes formas de utilização dos recursos disponíveis (MacArthur, 1972). No caso de recursos alimentares, a competição influencia na diversidade trófica interespecífica e intraespecífica, e a sobreposição de nicho tende a ser menor devido ao particionamento trófico, permitindo a coexistência de organismos que possuem demandas alimentares similares (MacArthur & Levins, 1967; Pianka, 1981). O particionamento trófico entre consumidores morfologicamente semelhantes também pode variar segundo as preferências alimentares individuais e a disponibilidade, diversidade e estabilidade das presas (Araújo *et al.*, 2011; Duarte *et al.*, 2017).

A análise de isótopos estáveis de carbono ( $\delta^{13}\text{C}$ ) e nitrogênio ( $\delta^{15}\text{N}$ ) no tecido corporal de um consumidor complementa o entendimento da sua



ecologia trófica a partir de outras abordagens, tais como análise do conteúdo do trato digestivo, observação direta da alimentação no ambiente natural, e análise morfológica e funcional do trato digestivo (Newsome *et al.*, 2007; 2012; Gonzalez-Ortegón *et al.*, 2021). Os valores de  $\delta^{13}\text{C}$  geralmente indicam a origem dos recursos alimentares (fontes oceânicas ou costeiras; fontes pelágicas ou bentônicas), e são utilizados no reconhecimento do habitat trófico dos consumidores; enquanto os valores de  $\delta^{15}\text{N}$  são medidas de posição trófica, especialmente úteis quando a ecologia trófica não é avaliada a partir dos métodos supracitados (Cherel *et al.*, 2005; Fry, 2008; Ferreira *et al.*, 2020).

Layman *et al.* (2007) introduziram métricas ecomorfológicas para resumir informações quantitativas de dados isotópicos com objetivo de descrever a estrutura trófica de uma população ou comunidade. Posteriormente, Jackson *et al.* (2011) desenvolveram a abordagem bayesiana para comparação dessas métricas, permitindo inferências robustas sobre o nicho isotópico dos consumidores. Os isótopos estáveis fornecem informações quantitativas sobre o nicho isotópico do consumidor, que está associado à sua alimentação e nicho trófico. Dessa forma, a abordagem de nicho isotópico é robusta para inferir sobre como o consumidor utiliza os recursos alimentares disponíveis no habitat (Layman *et al.*, 2007; Newsome *et al.*, 2007; Abrantes *et al.*, 2014).

Os camarões da família Penaeidae desempenham papel importante nas comunidades bentônicas, pois são consumidores secundários onívoros que se alimentam principalmente de detritos orgânicos e outros invertebrados, disponibilizando energia para os níveis tróficos superiores das cadeias alimentares bentônicas e pelágicas (Abarca-Arenas *et al.*, 2007; Di Benedetto *et al.*, 2012). Além disso, esses crustáceos apresentam importância socioeconômica global como recursos pesqueiros, e são fonte de renda e alimento para populações humanas (Gillet, 2008; FAO, 2020).

Em geral, poucos estudos abordaram as relações tróficas em camarões utilizando análises isotópicas e métricas de nicho isotópico (e.g., Willems *et al.*, 2016; Ji *et al.*, 2019; Ferreira *et al.*, 2020). Ainda há escassez de informação sobre como as espécies e os indivíduos interagem entre si e, nesse contexto, os valores de  $\delta^{13}\text{C}$  e  $\delta^{15}\text{N}$  dos tecidos corporais podem ser utilizados na

interpretação das relações tróficas interespecíficas e intraespecíficas, pois representam a dieta e a assimilação alimentar ao longo do tempo.

Este estudo compara a dimensão do nicho isotópico de três espécies de camarões peneídeos que são alvos da pesca no sudeste do Brasil para compreender sua relação trófica. As hipóteses levantadas são: (I) espécies que compartilham o habitat (campo de pesca) têm nichos isotópicos segregados; e (II) camarões de diferentes estágios de maturidade (juvenil e adulto) e sexos (macho e fêmea) variam com relação ao habitat trófico ( $\delta^{13}\text{C}$ ) e/ou a posição trófica ( $\delta^{15}\text{N}$ ) como forma de minimizar a sobreposição alimentar intraespecífica.

## 2. MATERIAL E MÉTODOS

Os camarões analisados são provenientes de seis portos de pesca do sudeste do Brasil, localizados na costa dos estados do Espírito Santo e Rio de Janeiro. A escolha dos portos de pesca foi definida pela sua representatividade nos desembarques regionais. *Xiphopenaeus kroyeri* (Heller, 1862), conhecido como camarão sete barbas, foi amostrado nos seis portos de pesca. O camarão barba ruça, *Artemesia longinaris* (Spence Bate, 1888), e o camarão branco, *Penaeus schmitti* (Burkenroad, 1936), foram amostrados em dois portos de pesca. A escolha das espécies amostradas em cada porto de pesca foi baseada na sua presença nos desembarques, verificada *in situ*. Indivíduos juvenis e adultos de ambos os gêneros são capturados nas pescarias locais (Fernandes *et al.* 2011; 2014; Eutrópio *et al.* 2013), e foram amostrados nesse estudo.

A pesca dos camarões foi realizada com redes de arrasto de fundo com portas em águas costeiras no entorno dos portos de pesca, entre 1-3 milhas náuticas de distância da linha de costa e 5-30 m de profundidade (Ferreira *et al.*, 2021). As amostragens foram realizadas em junho de 2017, e entre junho e agosto de 2018, imediatamente após o desembarque. Nos portos de Conceição da Barra, Vitória e Atafona, a pesca de camarão é voltada prioritariamente para *X. kroyeri*. Em Anchieta, Farol de São Tomé e Macaé, a pesca é multiespecífica, com mais de 1 (uma) espécie alvo presente nos desembarques.

Para as análises de  $\delta^{13}\text{C}$  e  $\delta^{15}\text{N}$  foram amostrados 120 indivíduos de cada espécie como representantes dos estoques locais (30 machos adultos, 30 machos juvenis, 30 fêmeas adultas e 30 fêmeas juvenis). Para *X. kroyeri* foi determinada a composição isotópica em 118 indivíduos dos portos de Conceição da Barra e Anchieta. Após a amostragem, cada camarão foi identificado ao nível de espécie e categorizado quanto ao estágio de maturidade sexual e sexo, considerando a morfologia dos caracteres sexuais primários e secundários. Nos machos foi observada a presença do gonóporo masculino no quinto par de pereiópodo e do órgão copulador (petasma), que é fusionado somente em indivíduos adultos (Costa *et al.*, 2003). As fêmeas foram reconhecidas pela localização dos gonóporos femininos no terceiro par de pereiópodo, e pela presença do télico, placa na região ventral do cefalotórax (Costa *et al.*, 2003). A variação cromática das gônadas na região dorsal (cefalotórax até abdômen) é o método visual utilizado para determinar o estágio de maturação dos ovários em camarões peneídeos (Brown & Patlan, 1974, Dumont & D’Incao, 2004; Peixoto *et al.*, 2018). As fêmeas adultas em desenvolvimento ou desenvolvidas apresentam ovários volumosos e de coloração verde-oliva; e às desovadas exibem ovários com aspecto flácido e de coloração branca e translúcida.

Em laboratório, o músculo abdominal de cada camarão foi removido, armazenado em frasco estéril seco, congelado ( $-20^{\circ}\text{C}$ ), liofilizado e homogeneizado em pó fino em grau e pistilo. O exoesqueleto e os órgãos internos, tais como brânquias, gônadas, hepatopâncreas e intestino foram removidos antes da armazenagem para evitar que tecidos com diferentes taxas metabólicas fossem analisados em conjunto, comprometendo a interpretação isotópica.

Amostras de 0,4 mg de tecido muscular (peso seco) de cada indivíduo foram analisadas para determinação da composição isotópica ( $\delta^{13}\text{C}$  e  $\delta^{15}\text{N}$ ). Como a longevidade dos camarões peneídeos varia de dois a três anos (Leite & Petreire, 2006; Fernandes *et al.*, 2011; Davanso *et al.*, 2017) e o músculo representa a assimilação alimentar nos últimos meses (Hobson *et al.* 1996), foi possível representar essa assimilação no médio-longo prazo.

A composição isotópica foi determinada em espectrômetro de massa Delta V Advantage (Thermo Scientific, Germany) acoplado ao analisador

elementar no Laboratório de Ciências Ambientais da Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro. Os valores de referência nas análises isotópicas de carbono e nitrogênio foram Pee Dee Belemnite (PDB) e N<sub>2</sub> atmosférico, respectivamente. As amostras foram analisadas juntamente com brancos analíticos e padrões analíticos de uréia (IVA Analysentechnik-330802174; CH<sub>4</sub>N<sub>2</sub>O Mw= 60, C= 20%, N= 46%) com composições isotópicas certificadas ( $\delta^{13}\text{C} = -39,89\text{‰}$  e  $\delta^{15}\text{N} = -0,73\text{‰}$ ). O controle analítico foi realizado a cada 10 amostras, usando padrão isotópico certificado (Elemental Microanalysis Protein Standard OEA):  $\delta^{13}\text{C} = -26,98\text{‰}$  e  $\delta^{15}\text{N} = +5,94\text{‰}$ . A reprodutibilidade analítica foi baseada em triplicatas a cada 10 amostras:  $\pm 0,3\text{‰}$  para  $\delta^{15}\text{N}$  e  $\pm 0,2\text{‰}$  para  $\delta^{13}\text{C}$ . Para o cálculo do valor isotópico foi aplicada a fórmula:  $X \text{ amostra}\text{‰} = [(R \text{ amostra}/R \text{ referência}) - 1] \times 1000$ ; na qual  $X = \delta^{13}\text{C}$  ou  $\delta^{15}\text{N}$ ;  $R = \delta^{13}\text{C}:\delta^{12}\text{C}$  ou  $\delta^{15}\text{N}:\delta^{14}\text{N}$ . Os resultados foram expressos em partes por mil (‰).

Todas as análises de dados foram realizadas no programa R (R Core Team, 2021), assumindo erro *a priori* de 5% ( $\alpha = 0,05$ ). Os pressupostos de normalidade e homocedasticidade foram testados pelos testes de Shapiro-Wilk e Levene, respectivamente.

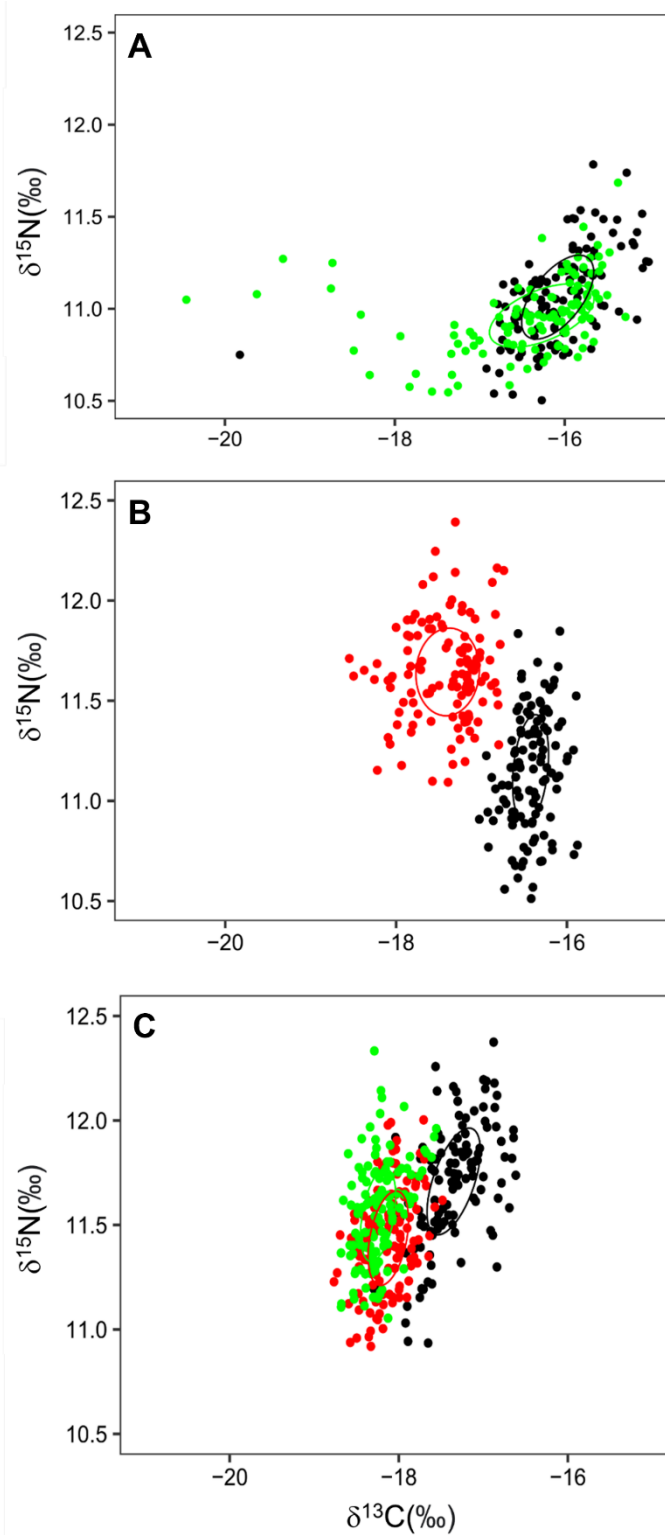
Para verificar a primeira hipótese levantada no estudo, que espécies de camarão que compartilham o habitat têm nichos segregados, os portos de pesca considerados foram àqueles com pescaria multiespecífica: Anchieta (*X. kroyeri* e *P. schmitti*), Farol de São Tomé (*X. kroyeri* e *A. longinaris*), e Macaé (*X. kroyeri*, *A. longinaris* e *P. schmitti*). A amplitude de nicho isotópico se baseia na posição dos indivíduos no espaço  $\delta^{13}\text{C}$ - $\delta^{15}\text{N}$  (Layman *et al.*, 2007; Jackson *et al.*, 2011), calculada a partir da função de elipses bayesianas de isótopo estável no programa R (Stable Isotope Bayesian in R - SIBER) (Jackson *et al.*, 2011; Parnell *et al.*, 2013; R Core Team, 2021). A área da elipse padrão, que representa a amplitude de nicho isotópico, é baseada no centroide do grupo e dimensionada com chance de incluir 40% de um dado subsequentemente amostrado. A área de cada elipse padrão foi comparada probabilisticamente com as distribuições bayesianas posteriores, calculando a proporção de elipses para o grupo 1 que é maior em relação ao grupo 2 (Jackson *et al.*, 2011). A porcentagem de sobreposição da área das elipses padrão é a medida de sobreposição de nicho isotópico entre as espécies. Para analisar como os

valores de  $\delta^{13}\text{C}$  e  $\delta^{15}\text{N}$  variaram entre as espécies de camarão presentes nos portos de pesca multiespecíficos utilizou-se ANOVA unifatorial e teste Tukey *a posteriori*.

Para verificar a segunda hipótese, que camarões de diferentes estágios de maturidade e gênero variam com relação ao habitat trófico e/ou a posição trófica como forma de minimizar a sobreposição alimentar intraespecífica, utilizou-se ANOVA bifatorial. Esse teste isola os efeitos de cada fator (maturidade e gênero) em separado, e mede o efeito da interação entre eles.

### 3. RESULTADOS

A sobreposição de nicho isotópico entre as espécies de camarão foi ausente ou baixa (Figura 1). A sobreposição em Anchieta (*X. kroyeri* vs. *P. schmitti*) foi 34%; em Farol de São Tomé (*X. kroyeri* vs. *A. longinarius*) foi ausente; e em Macaé foi 9% entre *A. longinarius* e *P. schmitti*, e ausente nas comparações que envolveram *X. kroyeri*. A segregação de nicho foi sustentada principalmente por *X. kroyeri*, que apresentou valores mais enriquecidos de  $\delta^{13}\text{C}$  em comparação as demais espécies (Figura 1, Tabela 1).



**Figura 1.** Valores isotópicos de  $\delta^{13}\text{C}$  e  $\delta^{15}\text{N}$  das espécies de camarão nos portos de pesca multiespecíficos (A: Anchieta; B: Farol de São Tomé; C: Macaé). Os círculos em preto, vermelho e verde representam os indivíduos de *X. kroyeri*, *A. longinaris* e *P. schmitti*, respectivamente. As linhas representam as elipses de dados (intervalo de confiança de 40%) para os nichos isotópicos.

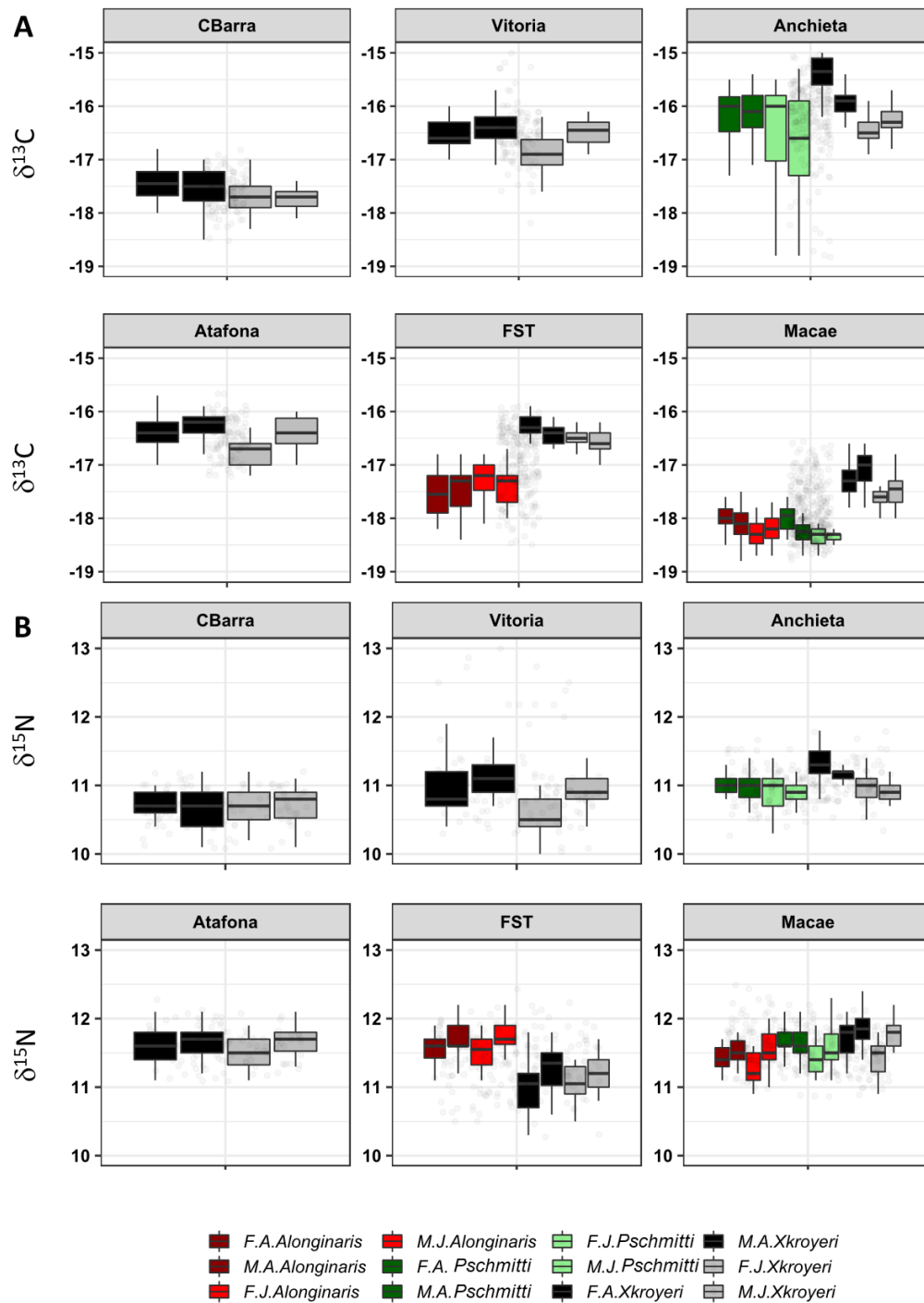
**Tabela 1.** Valores de média e desvio padrão (DP) de  $\delta^{13}\text{C}$  e  $\delta^{15}\text{N}$  nas espécies de camarão de seis portos de pesca nos estados do Espírito Santo (ES) e Rio de Janeiro (RJ), sudeste do Brasil.

Portos de pesca Espécies	$\delta^{13}\text{C}$ (‰) Média $\pm$ DP	$\delta^{15}\text{N}$ (‰) Média $\pm$ DP	ANOVA $\delta^{13}\text{C}$	Tukey <i>post hoc</i> $\delta^{13}\text{C}$	ANOVA $\delta^{15}\text{N}$	Tukey <i>post hoc</i> $\delta^{15}\text{N}$
Conceição da Barra (ES)						
<i>X. kroyeri</i>	-17.6 $\pm$ 0.4	10.7 $\pm$ 0.3	-		-	
Vitória (ES)						
<i>X. kroyeri</i>	-16.4 $\pm$ 0.7	11.0 $\pm$ 0.7				
Anchieta (ES)						
<i>X. kroyeri</i>	-16.0 $\pm$ 0.6	11.1 $\pm$ 0.3	F = 22.319	<i>X. kroyeri</i> > <i>P. schmitti</i>	F = 15.076	<i>X. kroyeri</i> > <i>P. schmitti</i>
<i>P. schmitti</i>	-16.7 $\pm$ 1.3	10.9 $\pm$ 0.2	P = 3.97e-06		P = 0.0001	
Atafona (RJ)						
<i>X. kroyeri</i>	-16.5 $\pm$ 0.3	11.6 $\pm$ 0.3	-		-	
Farol de São Tomé (RJ)						
<i>X. kroyeri</i>	-16.4 $\pm$ 0.3	11.1 $\pm$ 0.3	F = 485.35	<i>X. kroyeri</i> > <i>A. longinarius</i>	F = 198.01	<i>X. kroyeri</i> > <i>A. longinarius</i>
<i>A. longinarius</i>	-17.4 $\pm$ 0.4	11.6 $\pm$ 0.2	P = 2.2e-16		P = 2.2e-16	
Macaé (RJ)						
<i>X. kroyeri</i>	-17.4 $\pm$ 0.4	11.7 $\pm$ 0.3	F = 325.5	<i>X. kroyeri</i> > <i>A. longinarius</i> >	F = 29.93	<i>X. kroyeri</i> > <i>A. longinarius</i>
<i>A. longinarius</i>	-18.1 $\pm$ 0.3	11.4 $\pm$ 0.2	P = 2e-16	<i>P. schmitti</i>	P = 9.65e-13	< <i>P. schmitti</i>
<i>P. schmitti</i>	-18.2 $\pm$ 0.2	11.6 $\pm$ 0.2				

Os valores de  $\delta^{13}\text{C}$  diferiram significativamente entre camarões juvenis e adultos em todas as espécies, com valores mais enriquecidos nos indivíduos adultos (ANOVA bifatorial,  $F = 103.49$ ,  $gl = 1$ ,  $P = 2e-16$ ) (Figura 2A). A exceção foi *A. longinaris* no Farol de São Tomé, com indivíduos juvenis mais enriquecidos em  $\delta^{13}\text{C}$ . Por outro lado, nas espécies estudadas não foi constatada diferença significativa na comparação entre machos e fêmeas quanto aos valores de  $\delta^{13}\text{C}$  (ANOVA bifatorial,  $F = 1.491$ ,  $gl = 1$ ,  $P = 0.22$ ) (Figura 2A).

Em geral, os valores de  $\delta^{15}\text{N}$  variaram significativamente tanto entre estágios de maturidade (ANOVA bifatorial,  $F = 53.02$ ,  $gl = 1$ ,  $P = 6.09e-13$ ) quanto entre gêneros (ANOVA bifatorial,  $F = 51.62$ ,  $gl = 1$ ,  $P = 1.20e-12$ ) (Figura 2B). Os camarões adultos foram mais enriquecidos em comparação aos juvenis, e machos tiveram valores mais enriquecidos em comparação as fêmeas. As exceções a esse padrão foram *X. kroyeri* em Conceição da Barra e *A. longinaris* no Farol de São Tomé, em que não houve diferença significativa entre estágios de maturidade e gêneros para os valores de  $\delta^{15}\text{N}$ .





**Figura 2.** Valores isotópicos de  $\delta^{13}\text{C}$  e  $\delta^{15}\text{N}$  de diferentes estágios de maturidade (juvenil e adulto) e sexo (macho e fêmea) das espécies de camarão de seis portos de pesca (F.A: Fêmea adulta, F.J: Fêmea Juvenil, M.A: Macho Adulto, M.J: Macho juvenil; CBarra: Conceição da Barra; FST: Farol de São Tomé).

#### 4. DISCUSSÃO

A comparação do nicho isotópico das espécies de camarão alvo da pesca, que coexistem nos portos de Anchieta, Farol de São Tomé e Macaé, corroborou a primeira hipótese do estudo. Os resultados suportam o pressuposto da teoria de nicho, de que espécies que compartilham o habitat e possuem demanda alimentar semelhante tendem a ter nichos segregados, com baixa sobreposição (MacArthur & Levins 1967; Pianka 1981). O particionamento trófico entre os camarões analisados, inferido pelos isótopos estáveis, já foi registrado como estratégia para minimizar os possíveis efeitos da competição interespecífica em outros crustáceos decápodes (Cummings *et al.*, 2011) e outros táxons animais (Alfaro *et al.*, 2006; Hyodo, 2015; Figgner *et al.*, 2019).

O fato de a segregação de nicho isotópico entre as espécies ter sido sustentada principalmente pelos valores mais enriquecidos de  $\delta^{13}\text{C}$  em *X. kroyeri* se justifica pelo padrão de distribuição dessa espécie em comparação às demais. Castilho *et al.* (2007) analisaram a abundância de oito espécies de camarões no sudeste do Brasil em relação a variáveis ambientais, incluindo *X. kroyeri*, *A. longinaria* e *P. schmitti*. Os autores constataram que a ocorrência de *X. kroyeri* foi limitada em águas com temperaturas inferiores a 28°C e além de 15 m de profundidade, sugerindo que a espécie é mais abundante e dependente de águas mais quentes e rasas. Valores de  $\delta^{13}\text{C}$  são mais enriquecidos no ambiente bentônico de águas costeiras rasas (Fry, 2008), que é a área de distribuição preferencial de *X. kroyeri*. Os valores típicos para microalgas bentônicas relatados na literatura variam entre -12 e -20‰ (Bouillon *et al.*, 2011). O ambiente bentônico é consistentemente mais enriquecido em  $\delta^{13}\text{C}$  do que sua contraparte pelágica (~7‰) devido ao fracionamento isotópico (France, 1995). Essa diferença bento-pelágica pode ser refletida nos valores de  $\delta^{13}\text{C}$  do camarão, e assim as microalgas e o fitoplâncton podem ser uma das principais fontes primárias de recursos para essas espécies (Fry, 2008). A análise isotópica prova ser uma ferramenta poderosa para distinguir entre fontes de alimentos bentônicos e pelágicos para animais costeiros

A maior dispersão dos camarões ao longo do eixo  $\delta^{15}\text{N}$ , ilustrado na Figura 2, sugere que os indivíduos que formam os estoques pesqueiros

analisados têm elevada plasticidade alimentar. Os resultados isotópicos confirmam a plasticidade alimentar de camarões peneídeos já verificada pela análise de conteúdo do trato digestivo, refletindo seu hábito alimentar onívoro (Boschi *et al.*, 1969; Branco *et al.*, 2001; Albertoni *et al.*, 2003; Spanjersberg *et al.*, 2006; Willems *et al.*, 2016).

Para que as populações de camarões peneídeos sejam exploradas pela pesca comercial, a densidade de indivíduos nos campos de pesca deve ser elevada para manter a viabilidade da atividade econômica extrativa (King, 2007). Entretanto, a disponibilidade de alimento é apenas uma das características do habitat para manutenção das populações de camarão, pois há outros fatores ambientais, tais como tipo de sedimento, salinidade, profundidade e temperatura da água que são determinantes ou limitantes ao estabelecimento das espécies (Gulland & Rotschild, 1981).

*Xiphopenaeus kroyeri* foi a única espécie amostrada nos seis portos de pesca estudados, indicando que tanto a disponibilidade de recursos alimentares quanto os demais fatores ambientais são adequados a manutenção dos estoques pesqueiros. Já *A. longinaris*, por exemplo, tem preferência por áreas cujas temperaturas da água são mais frias (Costa *et al.*, 2005), e não há na literatura registro da pesca comercial da espécie acima de 22°S, ou seja, ao norte do porto de Farol de São Tomé. *Penaeus schmitti* habita preferencialmente sedimento arenoso (Boos *et al.*, 2016), com granulometria mais grossa em comparação a areia fina, silte e argila, característicos de áreas costeiras com forte influência fluvial. Isso justificaria, por exemplo, a ausência da espécie no campo de pesca relacionado ao porto de Atafona, que é influenciado pelo Rio Paraíba do Sul, maior aporte fluvial do sudeste do Brasil (Souza *et al.*, 2010).

A segunda hipótese desse estudo, que há variação no habitat trófico e/ou na posição trófica de camarões juvenis e adultos, e machos e fêmeas como forma de minimizar a sobreposição alimentar foi confirmada. Em geral, a mesma tendência foi constatada nas três espécies de camarão analisadas. Diferenças entre os dois estágios de maturidade foram observadas para os valores de  $\delta^{13}\text{C}$  e  $\delta^{15}\text{N}$ . Os valores mais enriquecidos de  $\delta^{13}\text{C}$  (menos negativos) em camarões adultos e menos enriquecidos (mais negativos) em juvenis podem indicar atividade alimentar preferencialmente associada ao

ambiente bentônico e a coluna d'água, respectivamente. Essas porções do habitat se distinguem entre si pelos valores de  $\delta^{13}\text{C}$  (Fry, 2008).

No caso de  $\delta^{15}\text{N}$ , os valores menos enriquecidos em camarões juvenis podem se relacionar ao tamanho (e posição trófica) das presas consumidas. Os hábitos alimentares das três espécies de camarão nunca foram analisados nos locais de amostragem desse estudo. Entretanto, abordagens prévias realizadas em outras regiões e baseadas na análise de conteúdo do trato digestivo demonstraram que para *X. kroyeri* (Cortés & Criales, 1990; Branco & Moritz-Júnior, 2001; Willems *et al.*, 2016) e *A. longinarius* (Boschi, 1969; Spanjerberg *et al.*, 2006) há diferença no tamanho das presas consumidas por juvenis (presas menores) e adultos (presas maiores). Conforme os crustáceos se desenvolvem e passam por mudanças morfológicas e fisiológicas, suas habilidades de captura de presas e necessidades nutricionais são alteradas (Dall *et al.*, 1990). Adicionalmente, há estudos com *A. longinarius* (Gimenez *et al.*, 2002) e *P. schmitti* (Lemos *et al.*, 2002) que demonstraram variações nas enzimas digestivas entre indivíduos juvenis e adultos. Isso representa variações no seu metabolismo alimentar, que provavelmente interfere na seleção dos recursos consumidos.

Os resultados demonstraram que o habitat trófico ( $\delta^{13}\text{C}$ ) foi compartilhado entre os gêneros, mas os valores de  $\delta^{15}\text{N}$  variaram (machos > fêmeas). Isso diverge parcialmente de estudos prévios baseados na análise do trato digestivo (e.g. Boschi, 1969; Cortés & Criales, 1990; Branco & Moritz-Júnior, 2001; Spanjerberg *et al.*, 2006; Willems *et al.*, 2016), que constataram o compartilhamento do habitat e dos recursos alimentares entre machos e fêmeas, dentro do mesmo estágio de maturidade. Nesse caso, assim como para indivíduos juvenis e adultos, o intervalo dos valores de  $\delta^{15}\text{N}$  não foi grande o suficiente para definir que os camarões estão em níveis tróficos distintos (enriquecimento trófico de 1,4‰ ou superior, segundo McCutchan *et al.*, 2003). A diferença de  $\delta^{15}\text{N}$  entre machos e fêmeas pode ser justificada pelo tamanho das presas consumidas, tal como se supõem para juvenis e adultos.

Além do tamanho das presas, outras possíveis explicações para a diferença intraespecífica nos valores de  $\delta^{15}\text{N}$  de machos e fêmeas devem ser consideradas. A eficiência de  $\delta^{15}\text{N}$  como marcador trófico é sensível ao estado

nutricional do consumidor e as diferenças quantitativas e qualitativas na ingestão e assimilação de alimento (Hobson *et al.* 1996; Jennings *et al.* 2002; Das *et al.*, 2003). Em tanques experimentais com *Penaeus vannamei* (Boone, 1931), Moss & Moss (2006) testaram os efeitos de gênero e tamanho corporal no tempo de aquisição de alimento. Bardera *et al.* (2020), em estudo com a mesma espécie, compararam o padrão de atividade alimentar entre machos e fêmeas. Os resultados de ambos os estudos indicaram que mesmo com tamanho corporal menor em relação às fêmeas, que é uma característica morfológica de todos os camarões peneídeos (Dall *et al.*, 1990), os machos apresentaram vantagem competitiva no tempo de aquisição de alimento, ingerindo maiores quantidades no mesmo intervalo de tempo. Essas diferenças no comportamento alimentar poderiam explicar as variações nos valores de  $\delta^{15}\text{N}$  entre os gêneros, conforme registrada na maior parte da malha amostral analisada no estudo.

O nicho isotópico dos camarões peneídeos alvo da pesca em sudeste do Brasil e sua composição isotópica ( $\delta^{13}\text{C}$  e  $\delta^{15}\text{N}$ ) apresentaram particionamento trófico interespecífico e intraespecífico, respectivamente. Portanto, os resultados estão de acordo com os pressupostos da teoria de nicho. Enquanto isso, o modelo de nicho isotópico ( $\delta^{13}\text{C} \times \delta^{15}\text{N}$ ) é uma geometria 2D simplificada que representa apenas uma parte do nicho real da espécie. Conforme discutido em Shipley & Matich (2020), para representar um espaço de nicho mais realista e multidimensional, como descrito por Hutchinson (1957), eixos de nicho adicionais precisarão ser considerados, incluindo habitat, tempo, proporção de tamanho e diferenças interindividuais.

A utilização de isótopos estáveis como medida indireta da ecologia trófica de consumidores, como os camarões peneídeos, foi apoiado pelos resultados deste estudo. A partição de tróficos recursos, juntamente com outros fatores ambientais, contribui para a manutenção desses estoques de camarão para exploração por pesca extrativista.

## CONCLUSÃO

Na costa sudeste do país, *A. longinaris*, *P. schmitti* e, principalmente, *X. kroyeri* são espécies que se destacam dentre os alvos da pesca. Além da importância socioeconômica, os camarões conectam os ambientes bentônico e pelágico, e são importantes elos na transferência de energia em cadeias alimentares costeiras. Portanto, o entendimento de como esses organismos utilizam o habitat e como eles se relacionam entre si no compartilhamento dos recursos disponíveis pode atender ao manejo pesqueiro e a conservação ambiental, dada sua importância socioeconômica e ecológica.

Os isótopos estáveis imprimem seu registro nos tecidos dos animais, refletindo o que foi assimilado via alimentação em determinado intervalo temporal. Essa propriedade permite a utilização dos isótopos como biomarcadores químicos e, conseqüentemente, como rastreadores dos organismos. Nesse sentido, o estudo foi pioneiro no Brasil em utilizar isótopos estáveis para identificar a procedência de diferentes áreas de pesca de camarões peneídeos, sugerindo a sua utilização para fins de rastreamento dos produtos pescados e comercializados.

A amostragem considerou camarões provenientes de seis portos de pesca no sudeste do Brasil, mas seria interessante que essa iniciativa se ampliasse para outros portos de desembarque pesqueiro e incluísse outras espécies alvo. Isso validaria, por exemplo, a aplicação de isótopos estáveis como método de certificação de origem geográfica dos produtos capturados pela pesca extrativa no país. Os resultados também demonstraram que os isótopos estáveis podem introduzir uma nova dimensão na definição de estoques pesqueiros, além daquelas que já definem os estoques por semelhança morfométrica ou genética. Isso ampliaria as possibilidades para o direcionamento de planos de conservação e iniciativas de manejo pesqueiro.

Os camarões peneídeos possuem ciclo de vida complexo, com várias fases larvais e muitas vezes mudança de habitat, e isso também se reflete em mudanças tróficas ao longo do seu desenvolvimento. Infelizmente, ainda há poucas informações disponíveis na literatura sobre a dieta e a utilização dos recursos alimentares nos diferentes estágios do ciclo de vida desses organismos. Isso também se aplica as espécies alvo desse estudo.

A utilização de isótopos estáveis como biomarcadores de populações naturais possibilita avaliar o organismo em duas dimensões: habitat trófico e posição trófica. A comparação do perfil isotópico dos organismos que estão em simpatria e compartilham os recursos alimentares disponíveis permite inferências sobre como as relações tróficas se estabelecem no ambiente.

Os resultados do estudo demonstraram que os valores isotópicos do tecido muscular dos camarões podem ser aplicados como medida indireta do hábito trófico. As comparações interespecíficas (*A. longinaris*, *P. schmitti* e *X. kroyeri*) e intraespecíficas (macho, fêmea, juvenil e adulto) permitiram compreender como os indivíduos estão dispostos no espaço  $\delta^{13}\text{C}$ - $\delta^{15}\text{N}$ , que representa habitat e posição trófica. A sobreposição trófica entre as espécies analisadas foi baixa ou ausente. Para cada espécie e em cada campo de pesca, os indivíduos de diferentes gêneros e estágios de maturidade geralmente variaram em relação aos valores isotópicos, sugerindo estratégia alimentar diferenciada. Portanto, os resultados são convergentes com os pressupostos da teoria de nicho.

Finalmente, a indicação de que o crescimento relativo dos camarões estudados não é afetado pela simpatria, conforme resultados do capítulo 1, e de que a composição isotópica de carbono e nitrogênio foi suficientemente diferente para distinguir os portos de pesca e demonstrar o particionamento trófico, conforme resultados dos capítulos 2 e 3, respectivamente, levam a conclusão de que os estoques de *A. longinaris*, *P. schmitti* e *X. kroyeri* estão bem estabelecidos nos campos de pesca estudados, que provavelmente têm condições ambientais favoráveis a sua manutenção.

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Abarca-Arenas, L. G., Franco-López, J., Peterson, M. S., Brown-Peterson, N. J., Valero-Pacheco, E. (2007). Sociometric analysis of the role of penaeids in the continental shelf food web off Veracruz, Mexico based on by-catch. *Fisheries Research*, 87(1), 46-57. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2007.06.019>

Abrantes, K. G., Barnett, A., Bouillon, S. (2014). Stable isotope-based community metrics as a tool to identify patterns in food web structure in east African estuaries. *Functional ecology*, 28(1), 270-282. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12155>

Abreu, P. C., Ballester, E. L., Odebrecht, C., Wasielesky Jr, W., Cavalli, R. O., Granéli, W., Anesio, A. M. (2007). Importance of biofilm as food source for shrimp (*Farfantepenaeus paulensis*) evaluated by stable isotopes ( $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$ ). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 347(1-2), 88-96. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2007.03.012>

Albertoni, E. F., Palma-Silva, C., Esteves, F. D. A. (2003). Natural diet of three species of shrimp in a tropical coastal lagoon. *Brazilian archives of biology and technology*, 46, 395-403. <https://doi.org/10.1590/S1516-89132003000300011>

Alfaro, A. C., Thomas, F., Sergent, L., Duxbury, M. (2006). Identification of trophic interactions within an estuarine food web (northern New Zealand) using fatty acid biomarkers and stable isotopes. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 70(1-2), 271-286. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2006.06.017>

Anderson, M. J. (2001). A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral ecology* 26: 32-46. <https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.2001.01070.pp.x>

Anderson, M. J. (2014). Permutational multivariate analysis of variance (PERMANOVA). Wiley statsref: statistics reference online, pp. 1-15. Available at: <https://doi.org/10.1002/9781118445112.stat07841>

Anderson, R. K., Parker, P. L., Lawrence, A. (1987). A  $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$  Tracer Study of the Utilization of Presented Feed by a Commercially Important Shrimp *Penaeus vannamei* in a Pond Growout System 1. *Journal of the world aquaculture society*, 18(3), 148-155. <https://doi.org/10.1111/j.1749-7345.1987.tb00433.x>

Andreu-Soler, A., Oliva-Paterna, F.J. Torralva, M. (2006). A review of length-weight relationships of fish from the Segura River basin (SE Iberian Peninsula). *Journal of Applied Ichthyology*, 22(4): 295-296. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0426.2006.00719.x>

Araújo, M. S., Bolnick, D. I., Layman, C. A. (2011). The ecological causes of individual specialisation. *Ecology letters*, 14(9), 948-958. [doi: 10.1111/j.1461-0248.2011.01662.x](https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2011.01662.x)

Ávila-Da-Silva, A. O., Carneiro, M. H., Mendonça, J. T., Servo, G. J. M., Bastos, G.C.C., Okubo-Da-Silva, S. Batista, P.A. (2005). Produção pesqueira marinha



do estado de São Paulo no ano 2004. Série de Relatórios Técnicos do Instituto de Pesca 20: 1-40.

Bardera, G., Owen, M. A., Façanha, F. N., Sloman, K. A., Alexander, M. E. (2020). The influence of sex on feeding behaviour in Pacific white shrimp (*Litopenaeus vannamei*). *Applied Animal Behaviour Science*, 224, 104946. <https://doi.org/10.1016/j.applanim.2020.104946>

Bavinck, M. (2005). Understanding fisheries conflicts in the South - A legal pluralist perspective. *Society Natural Resources* 18: 805-820. <http://dx.doi.org/10.1080/08941920500205491>

Begossi, A. (2006). Temporal stability in fishing spots: conservation and co-management in Brazilian artisanal coastal fisheries. *Ecology and Society* 11: 5. [online] URL: <http://www.ecologyandsociety.org/vol11/iss1/art5/>

Begot, L.H., Vianna, M. (2014). A frota pesqueira costeira do estado do Rio de Janeiro. *Boletim do Instituto de Pesca* 40: 79-84. Available at: [https://www.pesca.sp.gov.br/40\\_1\\_79-94.pdf](https://www.pesca.sp.gov.br/40_1_79-94.pdf)

Bergmann, C. (1847). Über die verhältnisse der wärmeökonomie der thiere zu ihrer grösse. *Göttinger Studien* 3: 595-708.

Bissaro, F. G., Gomes, Jr. J. L., Di Benedetto, A. P. M. (2013). Morphometric variation in the shape of the cephalothorax of shrimp *Xiphopenaeus kroyeri* on the east coast of Brazil. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 93: 683-691. <https://doi.org/10.1017/s0025315412000409>

Boletim Estatístico da Pesca e Aquicultura. (2011). Equipe Técnica – PA. Available at: [http://www.icmbio.gov.br/cepsul/images/stories/biblioteca/download/estatistica/est\\_2011\\_bol\\_bra.pdf](http://www.icmbio.gov.br/cepsul/images/stories/biblioteca/download/estatistica/est_2011_bol_bra.pdf)

Bouillon S., Connolly R. M., and Gillikin D. P. (2011). Use of stable isotopes to understand food webs and ecosystem functioning in estuaries. *Treatise on Estuarine and Coastal Science*, 7, 143–173. doi:10.1016/b978-0-12-374711-2.00711-7

Boos, H., Costa, R.C., Santos, R.A.F., Dias-Neto, J., Severino-Rodrigues, E., Rodrigues, L. F., D’Incao, F., Ivo, C. T. C., Coelho, P. A. (2016). Avaliação dos camarões peneídeos (Decapoda: Penaeidae). In: Pinheiro, M., Boos, H. (eds.) Livro Vermelho dos Crustáceos do Brasil: Avaliação 2010-2014. Sociedade Brasileira de Carcinologia, Porto Alegre, pp. 300-317. Available at: <http://www.crustacea.org.br/wp-content/themes/crustacea-2014/img/lv/pdf/livro-vermelho-cap23-avaliacao-dos-camaroes-peneideos.pdf>

Boschi, E. E. (1969). Crecimiento, migración y ecología del camarón comercial *Artemesia longinaris* Bate.[Growth, migration and ecology of the commercial shrimp *Artemesia longinaris* Bate]. *FAO Fisheries Reports*, 3(57), 833-846.

Branco, J. O., Moritz Júnior, H. C. (2001). Alimentação natural do camarão sete-barbas, *Xiphopenaeus kroyeri* (Heller) (Crustacea, Decapoda), na Armação do Itapocoroy, Penha, Santa Catarina. *Revista Brasileira de Zoologia*, 18, 53-61. <https://doi.org/10.1590/S0101-81752001000100004>

Brown Jr, A., Patlan, D. (1974). Color changes in the ovaries of penaeid shrimp as a determinant of their maturity. *Marine Fisheries Review*, (7).

Brusca, R. C. G. J. Brusca, (2007). Invertebrados. 2ª edição. Editora Guanabara-Koogan, Rio de Janeiro. 968 pp.

Carnevali, R. P., Collins, P. A., Poi de Neiff, A. S. G. (2012). Trophic ecology of the freshwater prawn, *Pseudopalaemon bouvieri* (Decapoda: Palaemonidae) in Northeastern Argentina: with remarks on population structure. *Revista de Biología Tropical* 60: 305-316. Available at: [http://www.scielo.sa.cr/scielo.php?script=sci\\_arttextpid=S0034-77442012000100021lng=entlng=en](http://www.scielo.sa.cr/scielo.php?script=sci_arttextpid=S0034-77442012000100021lng=entlng=en).

Carvalho G. R., Hauser L. (1995). Molecular genetics and the stock concept in fisheries. In: Carvalho, G.R., Pitcher, T.J. (eds) *Molecular Genetics in Fisheries*. Springer, Dordrecht. pp. 55-79. [https://doi.org/10.1007/978-94-011-1218-5\\_3](https://doi.org/10.1007/978-94-011-1218-5_3)

Carvalho, C. D., Keunecke, K. A. Lavrado, H. P. (2019). Morphometric variation in pink shrimp populations at Rio de Janeiro coast (SE Brazil): are they really similar in closer areas? *Biological Sciences, Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 91(2): e20180252. <https://doi.org/10.1590/0001-3765201920180252>

Carvalho-Batista, A., Negri, M., Pileggi, L. G., Castilho, A. L., Costa, R. C., Mantelatto, F. L. (2014). Inferring population connectivity across the range of distribution of the stiletto shrimp *Artemesia longinaris* Spence Bate, 1888 (Decapoda, Penaeidae) from DNA barcoding: implications for fishery management. *ZooKeys*, (457), 271. <https://doi.org/10.3897/zookeys.457.6569>

Castello, L., McGrath, D. G., Arantes, C. C., Almeida, O. T. (2013). Accounting for heterogeneity in small-scale fisheries management: The Amazon case. *Marine Policy* 38: 557-565. <http://dx.doi.org/10.1016/j.marpol.2012.09.001>

Castilho, A. L., Pie, M. R., Fransozo, A., Pinheiro, A. P., Costa, R. C. (2007). The relationship between environmental variation and species abundance in shrimp community (Crustacea: Decapoda: Penaeoidea) in south-eastern Brazil. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 88(1), 119-123. <https://doi.org/10.1017/S0025315408000313>

Castro, R. H., Costa, R. C. D., Fransozo, A., Mantelatto, F. L. (2005). Population structure of the seabob shrimp *Xiphopenaeus kroyeri* (Heller, 1862) (Crustacea: Penaeoidea) in the littoral of São Paulo, Brazil. *Scientia Marina*, 105-112. <http://dx.doi.org/10.3989/scimar.2005.69n1105>

Cherel, Y., Hobson, K. A., Bailleul, F., Groscolas, R. (2005). Nutrition, physiology, and stable isotopes: new information from fasting and molting penguins. *Ecology*, 86(11), 2881-2888. <https://doi.org/10.1890/05-0562>

Coelho-Souza, S. A., López, M. S., Guimarães, J. R. D., Coutinho, R., Candella, R. N. (2012). Biophysical interactions in the Cabo Frio upwelling system, Southeastern Brazil. *Brazilian Journal of Oceanography*, 60, 353-365. <https://doi.org/10.1590/S1679-87592012000300008>

Colwell, R. K., Rangel, T. F. (2009). Hutchinson's duality: the once and future niche. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106(Supplement 2), 19651-19658. <https://doi.org/10.1073/pnas.0901650106>

Corrêa, A. B., Martinelli, J. M. (2009). Composição da população do camarão-rosa *Farfantepenaeus subtilis* (Pérez-Farfante, 1936) no estuário do Rio Curuçá, Pará, Brasil. *Revista Científica da UFPA*, 7(1), 1-18.

Correia, A. M. (1998). Seasonal and circadian foraging activity of *Procambarus clarkii* (Decapoda, Cambaridae) in Portugal. *Crustaceana*, 158-166.

Correia, A. T., Barros, F., Sial, A. N. (2011). Stock discrimination of European conger eel (*Conger conger* L.) using otolith stable isotope ratios. *Fisheries Research*, 108(1), 88-94. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2010.12.002>

Cortés, M. L., Críales, M. M. (1990). Analisis del contenido estomacal del camaron titi *Xiphopenaeus kroyeri* (Heller) (Crustacea: Natantia: Penaeidae). *Boletín de Investigaciones Marinas y Costeras*. <https://doi.org/10.25268/bimc.invemar.1990.19.0.427>

Costa, R. C. D., Fransozo, A., Melo, G. A. S., Freire, F. A. D. M. (2003). Chave ilustrada para identificação dos camarões Dendrobranchiata do litoral norte do estado de São Paulo, Brasil. *Biota Neotropica*, 3, 1-12. <https://doi.org/10.1590/S1676-06032003000100011>

Costa, R. C., Fransozo, A., Castilho, A. L., Freire, F. A. (2005). Annual, seasonal and spatial variation of abundance of the shrimp *Artemesia longinaris* (Decapoda: Penaeoidea) in south-eastern Brazil. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 85(1), 107-112. <https://doi.org/10.1017/S0025315405010908h>

Cummings, D. O., Lee, R. W., Simpson, S. J., Booth, D. J., Pile, A. J., Holmes, S. P. (2011). Resource partitioning amongst co-occurring decapods on wellheads from Australia's North–West shelf. An analysis of carbon and nitrogen stable isotopes. *Journal of experimental marine biology and ecology*, 409(1-2), 186-193. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2011.08.021>

Dalerum, F., Angerbjörn, A. (2005). Resolving temporal variation in vertebrate diets using naturally occurring stable isotopes. *Oecologia*, 144(4), 647-658. <https://doi.org/10.1007/s00442-005-0118-0>

Dall, W. H. B. J., Hill, B. J., Rothlisberg, P. C., Sharples, D. J. (1990). The biology of the Penaeidae. *The biology of the Penaeidae.*, 27. Vol.27 pp.489pp.

Das, K., Lepoint, G., Leroy, Y. Bouquegneau, J.M. (2003). Marine mammals from the southern North Sea: feeding ecology data from  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$  measurements. *Marine Ecology Progress Series*, 263, 287-298. [doi:10.3354/meps263287](https://doi.org/10.3354/meps263287)

Davanso, T. M., Hirose, G. L., Herrera, D. R., Fransozo, A., Costa, R. C. (2017). Does the upwelling phenomenon influence the population dynamics and management of the seabob shrimp *Xiphopenaeus kroyeri* (Heller, 1862) (Crustacea, Penaeidae)?. *Hydrobiologia*, 795(1), 295-311. <https://doi.org/10.1007/s10750-017-3152-0>

Deehr, R. A., Luczkovich, J. J., Hart, K. J., Clough, L. M., Johnson, B. J., Johnson, J. C. (2014). Using stable isotope analysis to validate effective trophic levels from Ecopath models of areas closed and open to shrimp trawling in Core Sound, NC, USA. *Ecological Modelling*, 282, 1-17. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2014.03.005>

DeNiro, M. J., Epstein, S. (1981). Influence of diet on the distribution of nitrogen isotopes in animals. *Geochimica et cosmochimica acta*, 45(3), 341-351. [https://doi.org/10.1016/0016-7037\(81\)90244-1](https://doi.org/10.1016/0016-7037(81)90244-1)

Di Benedetto, A. P. M., Bittar, V. T., Camargo, P. B., Rezende, C. E., Kehrig, H. A. (2012). Mercury and nitrogen isotope in a marine species from a tropical coastal food web. *Archives of Environmental Contamination and Toxicology*, 62(2), 264-271. <https://doi.org/10.1007/s00244-011-9701-z>

D'Incao, F., Valentini, H., Rodrigues, L. F. (2002). Avaliação da pesca de camarões nas regiões Sudeste e Sul do Brasil (1965-1999).

Duarte, R. C., Flores, A. A., Vinagre, C., Leal, M. C. (2017). Habitat-dependent niche partitioning between colour morphs of the algal-dwelling shrimp *Hippolyte obliquimanus*. *Marine Biology*, 164(11), 1-12. <https://doi.org/10.1007/s00227-017-3247-1>

Dumont, L. F. C., D'Incao, F. (2004). Estágios de desenvolvimento gonadal de fêmeas do camarão-barba-ruça (*Artemesia longinaris*-Decapoda: Penaeidae). Iheringia. *Série Zoologia*, 94, 389-393. <https://doi.org/10.1590/S0073-47212004000400006>

Dumont, L. F. C., D'Incao, F. (2010). Biometric relationships of the Argentinean prawn *Artemesia longinaris* (Decapoda: Penaeidae) in the south-western Atlantic. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 90: 1385-1393. <https://doi.org/10.1017/S0025315409990415>

Ellingsen, K. E. (2001). Biodiversity of a continental shelf soft-sediment macrobenthos community. *Marine Ecology progress series*, 218, 1-15. [doi:10.3354/meps218001](https://doi.org/10.3354/meps218001)

Eutróprio, F. J., Mariante, F. L. F., Junior, P. D. F., Krohling, W. (2013). Population parameters of the shrimp *Xiphopenaeus kroyeri* (Heller, 1862) (Crustacea, Penaeidae), caught by artisanal fisheries in Anchieta, Espírito Santo State. *Acta Scientiarum. Biological Sciences*, 35(2), 141-147. <https://doi.org/10.4025/actascibiols.v35i2.13408>

FAO. (2009). The State of World Fisheries and Aquaculture, 2008. FAO, Rome.

FAO - Food and Agriculture Organization. (2018). *The state of world fisheries and aquaculture 2018 - Meeting the sustainable development goals*. Rome. Licence: CC BY-NC-SA 3.0 IGO. Available at: <http://www.fao.org/3/i9540en/i9540en.pdf>

Fernandes, L. P., Jardim, L. P., Di Benedetto, A. P. M., Silva, A. C., Keunecke, K. A. (2011). Growth and recruitment of the Atlantic seabob shrimp, *Xiphopenaeus kroyeri* (Heller, 1862) (Decapoda, Penaeidae), on the coast of Rio de Janeiro, southeastern Brazil. *Crustaceana*, 84(12-13), 1465-1480. <https://doi.org/10.1163/156854011X605765>

Fernandes, L. P., Keunecke, K. A., Di Benedetto, A. P. M. (2014). Analysis of mortality and exploitation of a stock of shrimp *Xiphopenaeus kroyeri* in the Southwestern Atlantic Ocean. *International Journal of Fisheries and Aquatic Studies*, 2(1), 57-64. <https://www.fisheriesjournal.com/archives/2014/vol2issue1/PartA/19.pdf>

Fernandes, L. P., Keunecke, K. A., Di Benedetto, A. P. M. (2017). Seabob shrimp (*Xiphopenaeus kroyeri* Heller, 1862) fishery in northern Rio de Janeiro State, southeastern Brazil: Costs and revenues. *International Journal of Fisheries and Aquatic Studies* 5: 172-175. Available at: <http://www.fisheriesjournal.com/archives/2017/vol5issue5/PartC/5-5-5-709.pdf>

Fernandes, L. P., Keunecke, K. A., Di Benedetto, A. P. M. (2018). Produção e socioeconomia da pesca do camarão sete-barbas no norte do estado do Rio de Janeiro. *Boletim do Instituto de Pesca*, 40(4), 541-555. <https://www.pesca.sp.gov.br/boletim/index.php/bip/article/view/1060>.

Ferreira, K. A., Monteiro, L. R., Di Benedetto, A. P. M. (2020). The niche of shrimp stocks (*Xiphopenaeus kroyeri* Heller, 1862) from southeastern Brazil: a stable isotope approach. *Journal of Threatened Taxa*, 12(9), 16173-16176. <https://doi.org/10.11609/jott.5961.12.9.16173-16176>

Ferreira, K. A., Di Benedetto, A. P. M. (2021). Relações peso-comprimento em camarões peneídeos de diferentes estoques no Sudeste do Brasil. *Revista Ibero-Americana de Ciências Ambientais*, 12(2), 167-176. <https://doi.org/10.6008/CBPC2179-6858.2021.002.0017>

Ferreira, K. A., Braga, A. A., Di Benedetto, A. P. M. (2021). Can stable isotopes be applied to determine shrimp stocks origin in SE Brazil? An approach for utilization in fishery management. *Ocean Coastal Management*, 205, 105500. <https://doi.org/10.1016/j.ocecoaman.2020.105500>

Ferreira, K. A., Braga, A. A., Di Benedetto, A. P. M. (2022). Interspecific and intraspecific comparison of the isotopic niche of shrimps targets of fishing in south-eastern Brazil. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 1-7. <https://doi.org/10.1017/S0025315422000558>

Ferreira, S., Sousa, R., Delgado, J., Carvalho, D. Chada, T. (2008). Weight-length relationships for demersal fish species caught off the Madeira archipelago (eastern-central Atlantic). *Journal Applied Ichthyology.*, 24(1): 93-95. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0426.2007.01027.x>

Figgenger, C., Bernardo, J., Plotkin, P. T. (2019). Beyond trophic morphology: stable isotopes reveal ubiquitous versatility in marine turtle trophic ecology. *Biological Reviews*, 94(6), 1947-1973. <https://doi.org/10.1111/brv.12543>

Fonteles Filho, A. A. (2011). *Oceanografia, biologia e dinâmica populacional de recursos pesqueiros*. Fortaleza: Expressão Gráfica e Editora. 464 p.

Food and Aquaculture Organization of the United Nations - FAO (2020) The state of world fisheries and aquaculture 2020. Sustainability in Action. Rome: Author. Available at: <https://doi.org/10.4060/ca9229en>.

Forsberg, B. R., Araújo-Lima, C. A. R. M., Martinelli, L. A., Victória, R. L., Bonassi, J. A. (1993). Autotrophic carbon sources for fish of the central Amazon. *Ecology*, 74(3), 643-652. <https://doi.org/10.2307/1940793>

France R. L. (1995). Carbon-13 enrichment in benthic compared to planktonic algae: foodweb implications. *Marine Ecology Progress Series* 124, 307–312

Fransozo A., Costa R. C., Castilho A. L.; Mantelatto F. L. M. (2004). Ecological distribution of the shrimp 'barba-ruça' *Artemesia longinaris* (Decapoda: Penaeidae) in Fortaleza Bay, Ubatuba, Brazil. *Revista de Investigación y Desarrollo Pesquero* 16, 45–53.

Fry, B. (1981). Natural stable carbon isotope tag traces Texas shrimp migrations. *Fishery Bulletin*, 79(2), 337-345.

Fry, B., Mumford, P. L., Robblee, M. B. (1999). Stable isotope studies of pink shrimp (*Farfantepenaeus duorarum* Burkenroad) migrations on the southwestern Florida shelf. *Bulletin of Marine Science*, 65(2), 419-430.

Fry, B., Baltz, D. M., Benfield, M. C., Fleeger, J. W., Gace, A., Haas, H. L., Quiñones-Rivera, Z. J. (2003). Stable isotope indicators of movement and residency for brown shrimp (*Farfantepenaeus aztecus*) in coastal Louisiana marshscapes. *Estuaries*, 26(1), 82-97. [http://www.jstor.org/stable/1353194?seq=1#page\\_scan\\_tab\\_contents](http://www.jstor.org/stable/1353194?seq=1#page_scan_tab_contents)

Fry, B., (2008). *Stable Isotope Ecology*. Springer-Verlag, New York, 308 pp.

Fugimura, M. M. S., Flor, H. R., Wasielesky Jr., W. Oshiro, L.M.Y. (2015). Criação do camarão *Penaeus schmitti* com diferentes salinidades e níveis de proteína na dieta em sistemas de bioflocos. *Boletim do Instituto Pesca*, 41(4): 865-876.

Gamboa-Delgado, J., Molina-Poveda, C., Godínez-Siordia, D. E., Villarreal-Cavazos, D., Ricque-Marie, D., Cruz-Suárez, L. E. (2014). Application of stable isotope analysis to differentiate shrimp extracted by industrial fishing or produced through aquaculture practices. *Canadian journal of fisheries and aquatic sciences*, 71(10), 1520-1528. <https://doi.org/10.1139/cjfas-2014-0005>

Gillett, R. (2008). Global study of shrimp fisheries (Vol. 475). Rome: *Food and Agriculture Organization of the United Nations*.

Jimenez, A. F., Garcia-Carreno, F. L., Del Toro, M. N., Fenucci, J. L. (2002). Digestive proteinases of *Artemesia longinaris* (Decapoda, Penaeidae) and relationship with molting. *Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Biochemistry and Molecular Biology*, 132(3), 593-598. [https://doi.org/10.1016/S1096-4959\(02\)00080-5](https://doi.org/10.1016/S1096-4959(02)00080-5)

González-Ortegón, E., Perez-Miguel, M., Navas, J. I., Drake, P., Cuesta, J. A. (2021). Isotopic niche provides an insight into the ecology of a symbiont during its geographic expansion. *Current Zoology*. [Doi: 0.1093/cz/zoab013](https://doi.org/10.1093/cz/zoab013)

Gore, R. H., Scotto, L. E., Becker, L. J. (1978). Community Composition, Stability, and Trophic Partitioning in Decapod Crustaceans Inhabiting Some Subtropical Sabellariid Worm Reefs Studies on Decapod Crustacea from the Indian River Region of Florida. IV. *Bulletin of Marine Science*, 28(2), 221-248.

Gulland, J. A. Rotschild, B. J. 1981. Penaeid shrimps: their biology and management. *Fishing news books: Farnham*, 299 p

Gusmão, J., Lazoski, C., Solé-Cava, A. M. (2005). Population genetic structure of Brazilian shrimp species (*Farfantepenaeus* sp., *F. brasiliensis*, *F. paulensis* and *Penaeus schmitti*: Decapoda: Penaeidae). *Genetics and Molecular Biology* 28: 165-171. <https://doi.org/10.1590/S1415-47572005000100029>

Gusmão, J., Piergiorgio, R. M., Tavares, C. (2013). The contribution of genetics in the study of the sea-bob shrimp populations from Brazilian coast. *Boletim do Instituto de Pesca* 39: 323-338. Available at: <https://www.pesca.sp.gov.br/boletim/index.php/bip/article/view/1000>

Gutiérrez, J. C. S., Ponce-Palafox, J. T., Pineda-Jaimes, N. B., Arenas-Fuentes, V., Arredondo-Figueroa, J. L., Cifuentes-Lemus J. L. (2016). The feeding ecology of penaeid shrimp in tropical lagoon-estuarine systems. *Gayana* 80: 16-28. <https://doi.org/10.4067/s0717-65382016000100003>

Hartnoll, R.G. (1982). Growth. In: D. Bliss (ed.), *The biology of Crustacea*, 2. New York: Academic Press. pp. 111-185

Hobson, K. A. (1999). Tracing origins and migration of wildlife using stable isotopes: a review. *Oecologia*, 120(3), 314-326. <https://doi.org/10.1007/s004420050865>

Hobson, K. A., Schell, D., Renouf, D., Noseworthy, E. (1996). Stable-carbon and nitrogen isotopic fractionation between diet and tissues of captive seals: implications for dietary reconstructions involving marine mammals. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science* 53: 528-533. <https://doi.org/10.1139/cjfas-53-3-528>

Hyodo, F. (2015). Use of stable carbon and nitrogen isotopes in insect trophic ecology. *Entomological Science*, 18(3), 295-312. <https://doi.org/10.1111/ens.12128>

Jackson, A. L., Inger, R., Parnell, A. C., Bearhop, S. (2011). Comparing isotopic niche widths among and within communities: Bayesian analysis of stable isotope data. *Journal of Animal Ecology*, 80, 595-602. doi: 10.1111/j.1365-2656.2011.01806.x

Jennings, S., Pinnegar, J.K., Nicholas, V.C. Warr, K.J. (2002). Linking size-based and trophic analyses of benthic community structure. *Marine Ecology Progress Series*, 226, 77-85. doi:10.3354/meps226077

Ji, W., Yokoyama, H., Reid, W. D., Fu, J., Zhou, J. (2019). Trophic ecology of *Penaeus chinensis* (Decapoda: Dendrobranchiata: Penaeidae) and potential competitive interactions with other species in the Haizhou Bay determined by carbon and nitrogen stable isotope analysis. *Regional Studies in Marine Science*, 32, 100842. <https://doi.org/10.1016/j.rsma.2019.100842>

Kassambara, A., Mundt, F. (2020). Factoextra: extract and visualize the results of multivariate data analyses. R package version 1.0.7. <https://cran.r-project.org/web/packages/factoextra/index.html>

Kim, H., Kumar, K. S., Shin, K. H. (2015). Applicability of stable C and N isotope analysis in inferring the geographical origin and authentication of commercial fish (mackerel, yellow croaker and pollock). *Food Chemistry* 172: 523-527. <https://doi.org/10.1016/j.foodchem.2014.09.058>

King M. G. (2007). Fisheries Biology, Assessment and Management. Oxford: Blackwell Science. 382 p.

Layman, C. A., Arrington, D. A., Montaña, C. G., Post, D. M. (2007). Can stable isotope ratios provide for community-wide measures of trophic structure?. *Ecology*, 88(1), 42-48. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2007\)88\[42:CSIRPF\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2007)88[42:CSIRPF]2.0.CO;2)

Leite Jr, N. O. Petrere JR, M. (2006). Growth and mortalities of the pink-shrimp *Farfantepenaeus brasiliensis* Latreille, 1970 and *F. paulensis* Pérez-Farfante



1967 in Southeast Brazil. *Brazilian Journal of Biology.*, 66(2): 523-536. <http://dx.doi.org/10.1590/S1519-69842006000300019>.

Lemos, D., Garcia-Carreno, F. L., Hernández, P., Del Toro, A. N. (2002). Ontogenetic variation in digestive proteinase activity, RNA and DNA content of larval and postlarval white shrimp *Penaeus schmitti*. *Aquaculture*, 214(1-4), 363-380. [https://doi.org/10.1016/S0044-8486\(02\)00253-3](https://doi.org/10.1016/S0044-8486(02)00253-3)

Lewandowska, A. M., Breithaupt, P., Hillebrand, H., Hoppe, H.-G., Jürgens, K. Sommer, U. (2012). Responses of primary productivity to increased temperature and phytoplankton diversity. *Journal of Sea Research*, 72, 87-93. <https://doi.org/10.1016/j.seares.2011.10.003>

Leyequién, E., de Boer, W. F., Cleef, A. (2007). Influence of body size on coexistence of bird species. *Ecological Research*, 22(5), 735-741. <https://doi.org/10.1007/s11284-006-0311-6>

Li, L., Ren, W., Dong, S., Feng, J. (2018). Investigation of geographic origin, salinity and feed on stable isotope profile of Pacific white shrimp (*Litopenaeus vannamei*). *Aquaculture Research*, 49(2), 1029-1036. <https://doi.org/10.1111/are.13551>

Ling, B. H., Leung, P., Shang, Y. C. (2001). Overview of the world shrimp industry. The farm performance study on which these research papers were based was funded by the Asian Development Bank under RETA 5534, and implemented by the Network of Aquaculture Centres in Asia-Pacific in 1994-1995. PingSun Leung and Khem R. Sharma, Editors University of Hawaii at Manoa, Honolulu, Hawaii, USA, 3.

MacArthur, R. H. (1972). Geographical ecology: patterns in the distribution of species. Harper Row.

MacArthur, R., Levins, R. (1967). The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. *The American Naturalist*, 101(921), 377-385.

Maechler, M., Rousseeuw, P., Struyf, A., Hubert, M., Hornik, K. (2019). Cluster: cluster analysis basics and extensions. R package version 2.1.0. <https://cran.r-project.org/web/packages/cluster/cluster.pdf>

Maggioni, R., Rogers, A.D. Maclean, N. (2003). Population structure of *Penaeus schmitti* (Decapoda: Penaeidae) from the Brazilian coast identified using six polymorphic microsatellite loci. *Molecular Ecology.*, 12(12): 3213-3217. [Doi: 10.1046/j.1365-294x.2003.01987.x](https://doi.org/10.1046/j.1365-294x.2003.01987.x)

Martinelli, L., Ometto, J. P. H. B., Ferraz, E. (2009). Uncovering environmental issues with stable isotopes. *Oficina de texto, São Paulo*.

Martins, A.S., dos Santos, L.B., Pizetta, G.T., Monjardim, C., Doxsey, J.R. (2009). Interdisciplinary assessment of the status quo of the marine fishery

systems in the state of Espírito Santo, Brazil, using Rapfish. *Journal of Applied Ichthyology* 25: 269-276. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0426.2009.01305.x>

McCutchan, J. H. Jr, Lewis, W. M., Kendall, C. and McGrath, C. C. (2003). Variation in trophic shift for stable isotope ratios of carbon, nitrogen, and sulfur. *Oikos*, 102, 378-390. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2003.12098.x>

Moss, D. R., Moss, S. M. (2006). Effects of gender and size on feed acquisition in the Pacific white shrimp *Litopenaeus vannamei*. *Journal of the World Aquaculture Society*, 37(2), 161-167. [Doi:10.1111/j.1749-7345.2006.00022.x](https://doi.org/10.1111/j.1749-7345.2006.00022.x)

MPA. (2013). Boletim estatístico da pesca e aquicultura 2011. *Bol. Estatístico da Pesca e Aquicultura*, 129, 60.

Musiello-Fernandes, J., Zappes, C.A., Hostim-Silva, M. (2018). Small-scale fisheries of the Atlantic seabob shrimp (*Xiphopenaeus kroyeri*): Continuity of commercialization and maintenance of the local culture through making public policies on the Brazilian coast. *Ocean Coastal Management* 155: 76-82. <https://doi.org/10.1016/j.ocecoaman.2018.01.033>

Nazmul Alam, S.M. (2016). Safety in the shrimp supply chain, In: Prakash, V., Martín-Belloso, O., Keener, L., Astley, S., Braun, S., McMahon, H., Lelieveld, H. (eds) *Regulating Safety of Traditional and Ethnic Foods*, Academic Press, New York. pp. 99-123. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-800605-4.00006-2>.

Netto, R.F., Di Benedetto, A.P.M. (2007). Diversidade de artefatos da pesca artesanal marinha do Espírito Santo. *Biotemas* 20: 107-119. <https://doi.org/10.5007/%25x>

Newsome, S. D., Martinez del Rio, C., Bearhop, S., Phillips, D. L. (2007). A niche for isotopic ecology. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 5(8), 429-436. <https://doi.org/10.1890/060150.1>

Newsome, S. D., Yeakel, J. D., Wheatley, P. V., Tinker, M. T. (2012). Tools for quantifying isotopic niche space and dietary variation at the individual and population level. *Journal of Mammalogy*, 93(2), 329-341. <https://doi.org/10.1644/11-MAMM-S-187.1>

Nunes, A. J. P., Gesteira, T. C. V., Goddard, S. (1997). Food ingestion and assimilation by the Southern brown shrimp *Penaeus subtilis* under semi-intensive culture in NE Brazil. *Aquaculture*, 149(1-2), 121-136. [https://doi.org/10.1016/S0044-8486\(96\)01433-0](https://doi.org/10.1016/S0044-8486(96)01433-0)

Oliveira, P. C., Di Benedetto, A. P. M., Bulhões, E. M. R., Zappes, C. A. (2016). Artisanal fishery versus port activity in southern Brazil. *Ocean Coastal Management* 129: 49-57. <https://doi.org/10.1016/j.ocecoaman.2016.05.005>

Oliveira, P. C., Di Benedetto, A. P. M., Quaresma, V. S., Bastos, A. C., Zappes, C. A. (2020). Traditional knowledge of fishers versus an environmental disaster

from mining waste in Central Brazil. *Marine Policy* 120: 104129. <https://doi.org/10.1016/j.marpol.2020.104129>

Oracion, E. G., Miller, M. L., Christie, P. (2005). Marine protected areas for whom? Fisheries, tourism, and solidarity in a Philippine community. *Ocean Coastal Management* 48: 393–410. <https://doi.org/10.1016/j.ocecoaman.2005.04.013>

Ortea, I., Gallardo, J. M. (2015). Investigation of production method, geographical origin and species authentication in commercially relevant shrimps using stable isotope ratio and/or multi-element analyses combined with chemometrics: an exploratory analysis. *Food Chemistry* 170: 145-153. <https://doi.org/10.1016/j.foodchem.2014.08.049>

Parnell, A. C., Phillips, D. L., Bearhop, S., Semmens, B. X., Ward, E. J., Moore, J. W., Jackson, A. L., Grey, J., Kelly, D. J., Inger, R. (2013). Bayesian stable isotope mixing models. *Environmetrics*, 24(6), 387-399. <https://doi.org/10.1002/env.2221>

Peixoto, S., Calazans, N., Silva, E. F., Nole, L., Soares, R., Frédou, F. L. (2018). Reproductive cycle and size at first sexual maturity of the white shrimp *Penaeus schmitti* (Burkenroad, 1936) in northeastern Brazil. *Latin american journal of aquatic research*, 46(1), 1-9. <http://dx.doi.org/10.3856/vol46-issue1-fulltext-1>

Perez-Farfante, I., Kensley, B. (1997). Penaeoid and sergestoid shrimps and prawns of the world. Keys and diagnoses for the families and genera. *Editions du Museum national d'Histoire naturelle*.

Pérez-Castañeda, R., Defeo, O. (2002). Morphometric relationships of penaeid shrimps in a coastal lagoon: Spatio-temporal variability and management implications. *Estuaries*, 25(2): 282-287. <https://doi.org/10.1007/BF02691315>

Peterson, B. J., Fry, B. (1987). Stable isotopes in ecosystem studies. *Annual review of ecology and systematics*, 18(1), 293-320.

Pianka, E. R. (1981). Competition and niche theory. In 'Theoretical Ecology'. (Ed. RM May.) pp. 167–196.

R Core Team. (2020). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/>.

R Development Core Team. (2021). R: A Language and Environment for Statistical Computing. Version 4.1.0 R Foundation for Statistical Computing. Computer Program.

Rego, M. A. S., Sabbag, O. J., Soares, R. B. Peixoto, S. (2018). Technical efficiency analysis of marine shrimp farming (*Litopenaeus vannamei*) in biofloc and conventional systems: A case study in northeastern Brazil. *Anais da*

*Academia Brasileira de Ciências.*, 90(4): 3705-3716.  
<https://doi.org/10.1590/0001-3765201820170953>

Ricklefs, R. E. A economia da natureza. Sexta Edição. Guanabara Koogan. 546p. 2015.

Sancinetti, G., Azevedo, A., Castilho, A., Fransozo, A. Costa, R. (2015). Population biology of the commercially exploited shrimp *Artemesia longinaris* (Decapoda: Penaeidae) in an upwelling region in the Western Atlantic: comparisons at different latitudes. *Brazilian Journal of Biology.*, 75(2): 305-313. <https://doi.org/10.1590/1519-6984.11813>

Santos, M. N., Gaspar, M. B., Vasconcelos, P. Monteiro, C. C. (2002). Weight-length relationships for 50 selected fish species of the of the Algarve coast (southern Portugal). *Fisheries Research.*, 59(1-2): 289-295. [https://doi.org/10.1016/S0165-7836\(01\)00401-5](https://doi.org/10.1016/S0165-7836(01)00401-5)

Sébastien, L., Stanislas, D. (2017). The stony road to understand isotopic enrichment and turnover rates: insight into the metabolic part. *Vie Et Milieu-life And Environment* Volume 66 Issue 3-4 Pages 305-314. <http://www.php.obs-banyuls.fr/Viemilieu/index.php/volume-66-2016/66-issue-3-4/663-4-article-8/download.html>

Severino-Rodrigues, E., Furquim, L.G., Graça-Lopes, R. Alves, P. M. F. (2016). Crescimento relativo e tamanho na maturidade sexual do lagostim *Metanephrops rubellus* (Moreira, 1903) desembarcado no litoral do estado de São Paulo, Brasil. *Boletim Instituto de Pesca*, 42(2): 431-442. <https://doi.org/10.20950/1678-2305.2016v42n2p431>

Shipley O. N., Matich P. (2020). Studying animal niches using bulk stable isotope ratios: an updated synthesis. *Oecologia* 193, 27–51

Slavin, J. W. (1982). Utilization of the shrimp by-catch. In *Fish by-catch-bonus from the sea: report of a Technical Consultation on Shrimp By-Catch Utilization held in Georgetown, Guyana, 27-30 Oct. 1981*. IDRC, Ottawa, ON, CA.

Soberón, J., Arroyo-Peña, B. (2017). Are fundamental niches larger than the realized? Testing a 50-year-old prediction by Hutchinson. *PLoS One*, 12(4), e0175138. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0175138>

Sousa, R., Gouveia, L., Pinto, A.R., Timóteo, V., Delgado, J. Henriques, P. (2019). Weight-length relationship of six shrimp species caught off the Madeira Archipelago, northeastern Atlantic. *Brazilian Journal of Biology*, 79: 133-138. <https://doi.org/10.1590/1519-6984.180731>

Souza, T. A., Godoy, J. M., Godoy, M. L. D., Moreira, I., Carvalho, Z. L., Salomão, M. S. M., Rezende, C. E. (2010). Use of multitracers for the study of water mixing in the Paraíba do Sul River estuary. *Journal of environmental radioactivity*, 101(7), 564-570. <https://doi.org/10.1016/j.jenvrad.2009.11.001>

Spanjersberg, G., Roux, A., Caille, G. (2006). Composición cualitativa de la dieta del camarón *Artemesia longinaris* Bate, 1888 (Decapoda, Penaeidae) de Bahía Engaño (Chubut), Argentina. Boletín. *Instituto Español de Oceanografía*, 22(1-4), 99-111.

Tacon, A. G., Metian, M. (2013). Fish matters: importance of aquatic foods in human nutrition and global food supply. *Reviews in fisheries Science*, 21(1), 22-38. <https://doi.org/10.1080/10641262.2012.753405>

Teh, L. C. L., Teh, L. S. L., Meitner, M. J. (2012). Preferred resource spaces and fisher flexibility: implications for spatial management of small-scale fisheries. *Human Ecology* 40: 213-226. <http://dx.doi.org/10.1007/s10745-012-9464-9>

Thessalou-Legaki, M., Petrakis, G. Chilari, A. (2005). Population structure and reproduction of the deep-water shrimp *Plesionika martia* (Decapoda: Pandalidae) from the eastern Ionian Sea. *Journal of Crustacean Biology*, 25(2): 233-241. <https://doi.org/10.1651/C-2513>

Timofeev, S. F. (2001). Bergmann's principle and deep-water gigantism in marine crustaceans. *Biology Bulletin of the Russian Academy of Sciences*, 28: 646–650. <https://doi.org/10.1023/A:1012336823275>

Trimble, M., Berkes, F. (2015). Towards adaptive co-management of small-scale fisheries in Uruguay and Brazil: lessons from using Ostrom's design principles. *Maritime Studies* 14. <https://doi.org/10.1186/s40152-015-0032-y>

Valentin, J. L., Monteiro-Ribas, W. M. (1993). Zooplankton community structure on the east-southeast Brazilian continental shelf (18–23°S latitude). *Continental Shelf Research*, 13(4): 407-424. [https://doi.org/10.1016/0278-4343\(93\)90058-6](https://doi.org/10.1016/0278-4343(93)90058-6)

Vannette, R. L., Fukami, T. (2014). Historical contingency in species interactions: towards niche-based predictions. *Ecology letters*, 17(1), 115-124. <https://doi-org.ez1.periodicos.capes.gov.br/10.1111/ele.12204>

Vinci, G., Preti, R., Tieri, A., Vieri, S. (2013). Authenticity and quality of animal origin food investigated by stable-isotope ratio analysis. *Journal of the Science of Food and Agriculture* 93: 439-448. <https://doi.org/10.1002/jsfa.5970>

Vogt, G. (2012). Ageing and longevity in the Decapoda (Crustacea): a review. *Zoologischer Anzeiger - A Journal of Comparative Zoology*, 251: 1-25. <https://doi.org/10.1016/j.jcz.2011.05.003>

Wickham, H., Averick, M., Bryan, J., Chang, W., McGowan, L. D., François, R., Grolemund, G., Hayes, A., Henry, L., Hester, J., Kuhn, M., Pedersen, T. L., Miller, E., Bache, S. M., Müller, K., Ooms, J., Robinsos, D., Seidel, D. P., Spinu, V., Takahashi, K., Vaughan, D., Wilke, C., Woo, K., Yutani, H. (2019). Welcome to the Tidyverse. *Journal of Open Source Software* 4: 1686. <https://doi.org/10.21105/joss.01686>

Willems, T., De Backer, A., Kerkhove, T., Dakriet, N. N., De Troch, M., Vincx, M., Hostens, K. (2016). Trophic ecology of Atlantic seabob shrimp *Xiphopenaeus kroyeri*: Intertidal benthic microalgae support the subtidal food web off Suriname. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 182, 146-157. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2016.09.015>

Wolfe, J. M., Breinholt, J. W., Crandall, K. A., Lemmon, A. R., Lemmon, E. M., Timm, L. E., Bracken-Grissom, H. D. (2019). A phylogenomic framework, evolutionary timeline and genomic resources for comparative studies of decapod crustaceans. *Proceedings of the Royal Society B*, 286(1901), 20190079. <https://doi-org.ez1.periodicos.capes.gov.br/10.1098/rspb.2019.0079>

Zappes, C. A., Oliveira, P. C., Di Benedetto, A. P. M., (2016). Percepção de pescadores do norte fluminense sobre a viabilidade da pesca artesanal com a implantação de megaempreendimento portuário. *Boletim do Instituto de Pesca* 42: 73-88. Available at [https://www.pesca.sp.gov.br/42\\_1\\_6%20BIP011artigo73-88.pdf](https://www.pesca.sp.gov.br/42_1_6%20BIP011artigo73-88.pdf).