

Josafá José do Carmo Reis Júnior

Aplicação da Análise de Fourier Elíptica no  
estudo da forma do corpo dos peixes  
marinhos demersais do Nordeste do Brasil

Recife

Fevereiro de 2019



UNIVERSIDADE FEDERAL RURAL DE PERNAMBUCO  
PRÓ-REITORIA DE PESQUISA E PÓS-GRADUAÇÃO  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOMETRIA E ESTATÍSTICA APLICADA

Aplicação da Análise de Fourier Elíptica no estudo da forma do corpo dos peixes marinhos demersais do Nordeste do Brasil.

Dissertação julgada adequada para obtenção do título de Mestre em Biometria e Estatística Aplicada, defendida e aprovada por unanimidade em 27/02/2019 pela comissão examinadora

**Área de concentração: Biometria e Estatística Aplicada**

Orientador: Dr. Paulo José Duarte Neto

Coorientador: Dr. Thierry Frédou

Recife

Fevereiro de 2019

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação (CIP)  
Sistema Integrado de Bibliotecas da UFRPE  
Biblioteca Central, Recife-PE, Brasil

R377a Reis-Júnior, Josafá José do Carmo  
Aplicação da Análise de Fourier Elíptica no estudo da forma do  
corpo dos peixes marinhos demersais do Nordeste do Brasil / Josafá  
José do Carmo Reis-Júnior. – 2019.  
58 f. : il.

Orientador: Paulo José Duarte Neto.

Coorientador: Thierry Frédou.

Dissertação (Mestrado) – Universidade Federal Rural de  
Pernambuco, Programa de Pós-Graduação em Biometria e  
Estatística Aplicada, Recife, BR-PE, 2019.

Inclui referências e apêndice(s).

1. Morfologia (Animais) 2. Peixes marinhos - Brasil, Nordeste  
3. Fourier, Análise de I. Duarte Neto, Paulo José, orient. II. Frédou,  
Thierry, coorient. III. Título

CDD 574.018

UNIVERSIDADE FEDERAL RURAL DE PERNAMBUCO  
PRÓ-REITORIA DE PESQUISA E PÓS-GRADUAÇÃO  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOMETRIA E ESTATÍSTICA APLICADA

Aplicação da Análise de Fourier Elíptica no estudo da forma do corpo dos peixes marinhos demersais do Nordeste do Brasil.

Josafá José do Carmo Reis Júnior

Dissertação julgada adequada para obtenção do título de Mestre em Biometria e Estatística Aplicada, defendida e aprovada por unanimidade em 27/02/2019 pela comissão examinadora

Orientador:

---

**Dr. Paulo José Duarte Neto**  
**Orientador**

Banca Examinadora:

---

**Dr. Thierry Frédou**  
**Coorientador**  
**Universidade Federal Rural de Pernambuco**

---

**Dr. Francisco Marcante Santana da Silva**  
**Universidade Federal Rural de Pernambuco**  
**Unidade Acadêmica de Serra Talhada (UAST)**

*Dedico essa dissertação as duas grandes heroínas de minha vida, minha mãe Rosemêre e minha avó Joana (In Memoriam).*

# Agradecimentos

À Deus por todas as conquistas, bênçãos, livramentos, sabedoria e por se fazer presente na minha vida. Obrigado senhor por sua gloriosa presença.

Ao meu orientador Dr. Paulo José Duarte Neto, pela oportunidade e parceria de trabalho e experiências vividas nesses 2 anos.

Ao meu coorientador Dr. Thierry Frédou pela parceria e disponibilidade no auxílio da pesquisa. Agradeço também à professora Flávia Lucena Frédou e ao professor Thierry Frédou pelo uso do laboratório Bioimpact durante o processamento dos peixes analisados nesse trabalho.

Ao Prof. Dr. Francisco Marcante Santana da Silva por todos os comentários feitos sobre esse trabalho, que contribuíram para um produto de melhor qualidade. Aos professores Moacyr Cunha e Flávia Lucena Frédou por terem aceitado serem os suplentes da banca examinadora.

Ao CNPq (Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico) pela bolsa de mestrado concedida, tornando possível a minha estadia em Pernambuco durante o mestrado.

A todos que me ajudaram em alguma etapa dessa pesquisa. Todos do Bioimpact durante o processamento (foram muitas pessoas!!!). José Edson e Anthony pela disponibilidade e auxílio durante a biometria dos peixes. A professora Rosangela Lessa por ter emprestado o equipamento para aquisição das imagens. Todos os membros das campanhas ABRAÇOS 1 e 2 durante o processo de amostragem dos dados utilizados nesse estudo, a bordo do navio de pesquisa R/V Antea.

Ao Dr. Arnaud Bertrand pela oportunidade de fazer parte e de trabalhar com o projeto ABRAÇOS (Acoustics along the BRAZilian COaSt) e o laboratório interdisciplinar LMI TAPIOCA.

A todos que fazem parte do PPGBEA (docentes, discentes, secretario, servidores). Aos meus professores do ensino primário e médio das escolas baianas (Maria Imaculada, São José e Colégio Star), por me ensinarem a ler, escrever e calcular, e por me ajudarem a dar os primeiros passos nessa jornada. A vocês, meu eterno agradecimento.

Aos professores de graduação em Engenharia de Pesca pela Universidade Federal de Sergipe, por todo conhecimento aprendido durante minha formação. Um agradecimento especial à professora e amiga Dr<sup>a</sup> Kátia Freire por toda força, inspiração e confiança em minha pessoa, e por me motivar a sempre dá o melhor de mim.

Às pessoas da minha família que sempre me apoiaram e por todo combustível motivacional durante toda a minha vida. Um agradecimento especial ao meu tio e

padrinho Albertino e ao meu primo Sandro pela força, principalmente nesses 2 últimos anos, serei eternamente grato.

Aos amigos e colegas que Recife me presenteou. Erika, Rayane, Elielma, Glauce, Patrícia, Albaro, Eucymara, Neidinha, Kerolly e todas as pessoas incríveis do PPGBEA. Catarina, Tati e Aninha pela parceria, amizade, conversas e saídas na noite Pernambucana. A Kledson pela paciência, conversas, conselhos e bom convívio nesses 2 anos.

A Sheyla Cunha e Monica Barreto, que mesmo longe mantivemos o contato, por todos os conselhos e motivação em minha jornada. A Latifa Pelage pela grande ajuda na confecção do mapa da área de estudo.

A Jonas Vasconcelos-Filho pela enorme ajuda durante a geração dos resultados dessa pesquisa. Também por ser um grande amigo e sempre disposto a ajudar. Meu eterno agradecimento.

A Bia e Jânio por serem meus fieis conselheiros, minhas almas gêmeas e meus melhores amigos. Obrigado por poder viver ao lado de vocês. Obrigado por toda força, hoje e sempre.

A minha avó Joana (*In Memoriam*) por ter me criado, educado e acreditado em mim. Obrigado por ter me concedido a honra de viver ao seu lado, com seus costumes e toda cultura que me ensinou. Para sempre te amarei vó.

A minha mãe Rosemêre, meu bem mais precioso. Mãe, palavras não caberiam para descrever o quanto sou grato, feliz e sortudo em ter a senhora em minha vida. Obrigado por todo o sacrifício (e não foram poucos), dedicação, e fé que a senhora têm em meus sonhos. Obrigado por lutar ao meu lado, e muitas das vezes lutou por mim, quando enfrentei um dos maiores inimigos que já encontrei: o preconceito. A senhora é a pessoa mais forte e guerreira que conheço. Obrigado por me ajudar a ter dentro de mim o maior sentimento que existe: o amor. Sem a senhora jamais chegaria onde cheguei. Essa conquista é tão sua, quanto minha.

*“ Em tempos de guerra, nunca pare de lutar. Não baixe a guarda, nunca pare de lutar. ”*

*Ludmila Ferber (2005)*

*“ É perigoso Frodo sair porta afora. Você pisa na estrada, e se não controlar seus pés, não há como saber até onde você pode ser levado. ”*

*Bilbo Bolseiro (O Senhor dos Aneis: A Sociedade do Anel - 2001)*

# Resumo

Morfologia refere-se ao estudo da forma dos organismos vivos, e forma são as propriedades geométricas que não variam com mudanças de posição, rotação e tamanho dos indivíduos. A morfologia funcional é o ramo da ciência que estuda as relações existentes entre os caracteres morfológicos e os fatores externos como ambiente, fatores físicos e biológicos. O contorno é uma representação da forma em duas dimensões, e um dos métodos que pode-se analisar o mesmo é através da Análise de Fourier Elíptica (AFE), que representa uma função paramétrica no sentido de que as direções  $x$  e  $y$  são configuradas separadamente como funções acumulativas de uma terceira variável  $t$  ao longo do contorno. O objetivo desse estudo foi de avaliar a morfologia funcional dos peixes marinhos demersais da plataforma continental do Nordeste do Brasil, aplicando a AFE, e identificar quais aspectos morfológicos possibilitam a conectividade entre os tipos de ambientes de fundo na área de estudo. Os peixes foram coletados utilizando uma rede de arrasto de fundo entre as latitudes 4-9°S. Durante a coleta também foram observados os tipos de habitats de fundo para cada estação de amostragem. Para cada indivíduo foi obtido o contorno do corpo (retirando as nadadeiras e cauda) em coordenadas  $x$  e  $y$ . Os dados foram analisados em software R. Foi aplicada a AFE, análise de componentes principais e análise de agrupamento para compreender a funcionalidade dos peixes através da forma. Os resultados concluíram que a AFE mostrou ser eficiente no estudo morfológico da forma de peixes. Foram determinados 10 grupos baseados na forma do corpo. A funcionalidade ligada a esta forma inferiu, principalmente, a respeito de desempenho de natação, com formas mais alongadas associadas a maiores velocidades de natação, enquanto formas altas com corpo profundos a uma capacidade de realizar manobras. O tipo de habitat de fundo esteve diretamente relacionado com a forma do indivíduo, das quais formas que vivem em ambiente aberto (fundo de areia) necessitam de corpos mais alongados e aerodinâmicos devido a fatores físicos do meio, como velocidade da correnteza. Já, o ambiente estruturado (SWCR – areia com corais e rochas) favorece formas extremas, como por exemplo, um corpo extremamente alongado (peixes-trombetas) ou um corpo profundo e alto (por exemplo família Chaetodontidae). Formas médio-alongadas foram as mais presentes entre os peixes demersais analisados, as mesmas relacionaram-se com uma maior diversidade de espécies e conectividade entre os tipos de habitats que compõe a plataforma continental marinha do nordeste do Brasil.

**Palavras-chave:** Análise da forma, contorno do corpo, morfologia funcional, conectividade.

# Abstract

Morphology refers to the study of the form of living organisms, and shape are the geometric properties that do not vary with changes in position, rotation, and size of individuals. Functional morphology is the branch of science that studies the relationships between morphological characters and environmental, physical and biological factors. The contour is a representation of the shape in two dimensions, and one of the methods that can be used to describe the shape of this structure is the Elliptic Fourier Analysis (EFA). In EFA, the contour is represented by independent parametric functions of the coordinates  $x$  and  $y$ , configured as cumulative functions of a third variable  $t$  along the boundary. Based on this method, the aim of this study was to evaluate the functional morphology of the demersal marine fishes of the continental shelf of Northeast Brazil, and to identify which morphological aspects of the fish body allow the connectivity between the types of bottom environments in the study area. Fish were collected using a bottom trawl between latitudes 4-9°S. During the collection the type of bottom were also observed for each sampling station. For each individual the body contour was obtained (removing the fins and tail) in  $x$  and  $y$  coordinates. The data were analyzed in software R. We applied the EFA, principal component analysis and cluster analysis to understand the functionality of the fish through the shape. The results concluded that the EFA showed to be efficient in the morphological study of the fish shape, and 10 groups were determined based on body shape. The functional aspects of the body shape are regarded to swimming performance, that is, more elongated shapes are associated with higher swimming speeds, and high bodied shapes are associated with maneuverability. The type of habitat bottoms were directly related to the shape of the individual. Fishes living in the open (sand bottom) need a more elongated and aerodynamic bodies due to physical factors of the environment, such as velocity of the stream. The structured environment (SWCR - sand with corals and rocks) favors extreme shapes, for example, extremely elongated body (trumpet-fish) or deep and high body (e.g. Chaetodontidae family). Medium-elongated shapes were the most representative among the demersal fishes analyzed; they were related to a greater diversity of species and connectivity between the types habitats that compose the continental shelf of northeastern Brazil.

**Key words:** Shape analysis, body contour, functional morphology, connectivity.

## Lista de figuras

- Fig. 1.** Área de estudo ao longo da plataforma continental do Nordeste do Brasil indicando as estações de amostragem (pontos pretos). ..... 28
- Fig. 2.** Esquemática da obtenção do contorno do corpo (pontos vermelhos) para *Calamus calamus* no tpsDig, indicando o ponto inicial do contorno no início do lábio superior da boca de cada indivíduo (barra preta = 1 cm). ..... 29
- Fig. 3.** Reconstrução das variações dos contornos do corpo para os 12 componentes principais (CPs) e suas respectivas variâncias, dos peixes marinhos demersais capturados na plataforma continental do Nordeste do Brasil. DP: desvio padrão. .... 35
- Fig. 4.** Média da forma do corpo para os 10 grupos dos peixes marinhos demersais capturados na plataforma continental do Nordeste do Brasil. Linhas pontilhadas indicam 2\*desvio padrão. .... 36
- Fig. 5.** Média dos CPs para os 10 grupos, plotadas para CP1 vs. CP2 (A), CP1 vs. CP3 (B), CP1 vs. CP4 (C) e CP1 vs. CP5 (D). ..... 38
- Fig. 6.** Grupos relacionados com o tipo de habitat do fundo (Alga, Areia ou SWCR – Areia com corais e rochas). \*Diferença significativa (teste qui-quadrado,  $p < 0.05$ ). ... 39

## Lista de tabelas

<b>Tabela 1.</b> Lista de espécies de peixes demersais analisadas no estudo, capturadas na plataforma continental do Nordeste do Brasil. ....	32
<b>Tabela 2.</b> Níveis corretamente classificados pela Análise de Discriminante Linear na Validação cruzada leave-one-out.....	37
<b>Tabela 3.</b> Teste do Qui-quadrado ( $\chi^2$ ) das diferenças dos grupos em relação aos tipo do habitat de fundo (Alga, Areia e SWCR – Areia com corais e rochas). ....	40

## Apêndice A

<b>Apêndice A1.</b> Gráfico indicando o número de componentes principais significativos em função da variância explicada (%). ....	56
<b>Apêndice A2.</b> Estimação do número de grupos pela média da largura da silhueta (10 grupos, média da largura da silhueta = 0.72). ....	56
<b>Apêndice A3.</b> Agrupamento e quantidade das espécies nos 10 grupos formados para os peixes marinhos demersais da plataforma continental do Nordeste do Brasil. ....	57
<b>Apêndice A4.</b> Médias dos CPs para as 51 espécies de peixes analisados, plotados para CP1 vs. CP2 (A), CP1 vs. CP3 (B), CP1 vs. CP4 (C), CP1 vs. CP5 (D) e seus respectivos grupos. Os códigos e os nomes das espécies podem ser conferidos na Tabela 1. ....	58

# Sumário

<b>CAPÍTULO 1</b> .....	13
<b>1. INTRODUÇÃO</b> .....	13
<b>2. MORFOLOGIA FUNCIONAL</b> .....	14
<b>3. MORFOMETRIA GEOMÉTRICA</b> .....	15
<b>3.1 Método dos Contornos Fechados</b> .....	16
<b>3.2 Análise de Fourier Elíptica</b> .....	17
<b>4. FORMA, AMBIENTE E CONECTIVIDADE NO ESTUDO DE PEIXES</b> ....	20
<b>5. OBJETIVOS</b> .....	24
<b>5.1 Objetivo Geral</b> .....	24
<b>5.2 Objetivos Específicos</b> .....	24
<b>CAPÍTULO 2</b> .....	26
<b>Morfologia funcional do corpo dos peixes marinhos demersais da plataforma continental do Nordeste do Brasil</b> .....	26
<b>1. Introdução</b> .....	26
<b>2. Materiais e Métodos</b> .....	28
<b>2.1 Área de estudo e Amostragem</b> .....	28
<b>2.2 Aquisição das imagens e obtenção dos contornos dos peixes</b> .....	29
<b>2.3 Análise dos dados</b> .....	30
<b>3. Resultados</b> .....	32
<b>4. Discussão</b> .....	40
<b>5. Conclusões</b> .....	45
<b>REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS</b> .....	46
<b>Apêndice A</b> .....	56

## CAPÍTULO 1

### 1. INTRODUÇÃO

A região Nordeste do Brasil é composta por 9 estados, que juntos formam uma área de 1.558.196 km<sup>2</sup>, onde, todos possuem contato direto com o Oceano Atlântico, gerando assim uma linha de costa (linha costeira) de aproximadamente 3.400 km. Situada entre o Equador e o Trópico de Capricórnio, as condições climáticas, geológicas e ambientais favoreceram o surgimento de uma ampla diversidade de ambientes, como praias, dunas, estuários, ilhas, barreiras de corais, entre outros, que possibilitam um ampla diversidade de organismos marinhos como peixes, crustáceos, moluscos, entre outros (Pinheiro et al., 2008).

Dados do FishBase indicam quem o número de espécies de peixes marinhos presente no grande ecossistema da Plataforma Leste do Brasil (*East Shelf Brazil*), no qual a região nordeste está inserida, é de aproximadamente 891 espécies distribuídas em 193 famílias de peixes (Froese and Pauly, 2017). Muitas dessas espécies possuem valor comercial, sendo fonte de renda e geração de emprego para diversas comunidades (Haimovici et al., 2014). No ano de 2011, a produção nacional de peixes marinhos oriundos da pesca extrativa foi de aproximadamente 482 mil toneladas. Esse mesmo ano, o valor em dólares de produtos derivados da indústria pesqueira, como extratos e sucos, conservas de atum, pargo, peixes, e outros, foi de U\$\$ 176.124.531. Dessa forma, percebe-se a importância e contribuição do setor pesqueiro na economia do Brasil (MPA, 2011).

Contudo esses recursos correm grande perigo, devido às atividades humanas nos ecossistemas marinhos, que incluem devastação dos manguezais, construção imobiliária nas zonas costeiras, indústrias petroquímicas, poluição por poluentes domésticos e industriais, e a indústria pesqueira (King, 2007). Os impactos causados pela pesca tem sido alvo de discussões em diversos estudos. Freire and Pauly (2010) concluíram que os estoques da região Nordeste do Brasil vem passando por um fenômeno chamado “*Fishing Down*”, onde a pesca excessiva dos grandes peixes de alto nível trófico tem modificado a cadeia alimentar, fazendo com que a pesca seja direcionada cada vez mais para baixo na teia alimentar. Segundo dados do Sea Around Us (2016), através de uma série histórica de dados de pescarias para região Nordeste, indicaram que 60% dos estoques de peixes estavam explorados no ano de 2014. Lessa et al. (2004), em estudo com diversas espécies

de peixes comerciais da região Nordeste, concluíram que diversos estoques de peixes dessa região encontram-se em estado preocupante, sugerindo, dessa forma, planos de manejo visando uma maior sustentabilidade para esses recursos. Diante disso, são necessários estudos que objetivem acompanhar e compreender a dinâmica e ecologia dessas comunidades, afim de produzir um maior número de informações a respeito desses estoques, e conseqüentemente, propor planos cada vez mais eficientes de manejo e gestão pesqueira.

## **2. MORFOLOGIA FUNCIONAL**

A morfologia funcional entra nesse contexto como uma poderosa ferramenta para compreender essas comunidades, e pode ser definida como o ramo da ciência que estuda as relações existentes entre os caracteres morfológicos e os fatores externos como ambiente, fatores físicos e biológicos (Mota et al., 1995; Breda et al., 2005; Kirchheim and Goulart, 2010). O fundamento da morfologia funcional é que alguns aspectos da variação morfológica do indivíduo levam a diferenças funcionais e de desempenho, que resultam em como esses indivíduos vão usar os recursos disponíveis a sua volta (Mota et al., 1995).

Estudos em morfologia funcional têm gerado bastante conhecimento a respeito de diversos grupos e espécies de peixes: estudo da diferença na forma de peixes neotropicais que ocupam diferentes habitats (Langerhans et al., 2003); morfologia de locomoção de peixes neotropicais (Breda et al., 2005); ecomorfologia para compreender aspectos da predação e antipredação em Siluriformes (Kirchheim and Goulart, 2010); relação entre a dieta e a variação morfológica de peixes (Faye et al., 2012); uso de padrões morfológicos para compreender como a forma do corpo e a dieta estão relacionadas, bem como atuam no fenótipo e utilização de recursos para Characiformes (Silva-Camacho et al., 2014); utilização de padrões morfológicos para compreender a utilização dos recursos em habitats para peixes estuarinos (Pessanha et al., 2015); compreensão da variação da estrutura morfológica e funcional de assembleias de peixes com o aumento da profundidade (Farré et al., 2016a); e à compreensão do uso de recursos entre espécies de peixes através da morfologia, e como ocorre a sobreposição dos nichos funcionais dessas espécies (Kumar et al., 2017).

Portanto, fica evidente a importância e grande contribuição que a morfologia funcional tem no estudo e compreensão das comunidades de peixes.

### 3. MORFOMETRIA GEOMÉTRICA

Como quantificar e estudar a forma dos peixes? Que método pode-se utilizar para explicar a morfologia de um indivíduo? A morfometria geométrica pode ser a resposta para essas duas perguntas.

A morfometria geométrica é o estudo estatístico da variação da forma do objeto (nesse caso peixes) e sua covariação com outras variáveis. Na morfometria tradicional são obtidas medidas lineares do objeto que pretende-se analisar. Contudo, estudos apontam que essa técnica é limitada devido a vários fatores: correlação entre medidas lineares e o tamanho dos indivíduos; as medições lineares não preservam a geometria da forma que está sendo estudada, e conseqüentemente não é possível gerar figuras que mostram graficamente a variação na forma entre os indivíduos; e, incompatibilidade das medidas tomadas devido a redundância dos dados, i.e. fortes correlações e pouca independência entre as variáveis. Este último se dá, principalmente, devido à falta de homologia entre as medidas, isto é, elas podem ser parecidas porém foram obtidas de diferentes partes do corpo (Zelditch et al., 2004; Aguirre and Prado, 2018).

Portanto a morfometria geométrica é um conjunto de métodos para aquisição, processamento e análise de variáveis da forma, que conserva a forma propriamente pura do indivíduo, que referem-se as propriedades geométricas que não variam com mudanças de posição, rotação e tamanho dos indivíduos (Zelditch et al., 2004; Slice, 2005). Em vez de utilizar medidas lineares no espécime, como na morfometria tradicional, a morfometria geométrica utiliza-se de pontos com coordenadas em duas ou três dimensões. Esses pontos são chamados de pontos homólogos, pois identificam os mesmos pontos anatômicos em todos os indivíduos. A obtenção desses pontos normalmente é feita através de imagens digitalizadas ou escâneres, e existem alguns critérios para selecionar os pontos homólogos, como, a homologia propriamente dita (os mesmos pontos devem aparecer em todos os indivíduos nos mesmos locais), cobertura (os pontos devem cobrir a maior parte da forma do indivíduo), repetitividade (os pontos devem ser encontrados em todos os indivíduos com alto nível de confiança), consistência na posição relativa (devem ser os mesmos pontos na mesma posição dos indivíduos em todas as imagens analisadas), e, coplanaridade (os pontos devem estar em um mesmo plano, considerando que uma imagem se encontra toda num mesmo plano e o efeito da profundidade é descartado) (Zelditch et al., 2004; Aguirre and Prado, 2018).

Diversos trabalhos têm utilizado a morfometria geométrica com aplicação de pontos homólogos para estudar comunidades de peixes (e.g. Loy et al., 2000a; Guill et al., 2003; Parsons et al., 2003; Trapani, 2003; Valentin et al., 2008; Burns et al., 2009; Costa et al., 2010; Reiss and Bonnan, 2010; Fruciano et al., 2012). Collyer et al. (2015) concluíram que uma maior quantidade de pontos utilizadas em cada indivíduo melhorou os resultados e interpretação dos dados. Farré et al. (2016b) sugerem que a incorporação de pontos homólogos nas estruturas que possuem papel importante na biologia dos peixes, como órgãos sensoriais e nadadeiras modificadas, contribuem para uma maior diferenciação das espécies e interpretação dos resultados.

### 3.1 Método dos Contornos Fechados

O que fazer quando a quantidade de pontos homólogos não é suficiente para representar todos os indivíduos? Em algumas situações a diversidade de espécies pode ser tão elevada dentro do banco de dados que se torna impossível atribuir pontos homólogos para todos os indivíduos, devido à alta variação e diversidade de formas, e mesmo que fosse possível atribuir pontos homólogos, a quantidade dos mesmos seriam tão reduzida que a informação a respeito da forma não seria conservada. Uma solução para esse problema é o método dos contornos, que é interessante utilizar quando há poucos, ou nenhum, pontos homólogos, ou quando a estrutura do contorno em si é de interesse para o pesquisador (Rohlf, 1990).

Um contorno pode ser um segmento entre dois pontos homólogos, nesse caso um contorno aberto, ou um segmento que retorna ao seu ponto de origem, que é um contorno fechado. Um contorno fechado gera uma forma capturada a partir de coordenadas de uma sequência de pontos ao longo da estrutura analisada (Rohlf, 1990). Existem diversos métodos para se analisar contornos fechados, como Ajustando uma Curva Polinomial, Análise Quantitativa dos Componentes Principais, *Eingenshape Analysis*, Funções ou Curvas de Bezier, Análise de Fourier Elíptica, entre outros (Rohlf, 1990; Crampton, 1995; Loy et al., 2000b).

Diversos pesquisadores tem utilizado a forma gerada através do contorno para estudar fenômenos dentro do campo da morfometria geométrica: análise da forma das asas de espécies de mosquitos (Rohlf and Archie, 1984), análise das conchas de fósseis de bivalves (Crampton, 1995), avaliação de métodos qualitativos para investigar o genótipo e efeitos ambientais na forma de pétalas de flores (Yoshioka et al., 2004;

Dalayap et al., 2011), avaliação da deformação cranial em humanos (Baylac and Frieß, 2005), identificação de espécies de plantas através da forma das folhas (Camargo-Neto et al., 2006), avaliação da variação dos grãos de cereais (Mebatsion and Jayas, 2012), entre outros.

Para peixes, a análise do contorno é comumente aplicada para investigar estruturas ósseas presentes nos ouvidos internos, chamadas otólitos. Através da análise da forma do contorno dos otólitos, pode-se identificar espécies, diferenciar estoques pesqueiros, estudar a história trófica do indivíduo, entender a ecomorfologia e uso do habitat, estudar a ontogenia do indivíduo, entender a filogenia e biogeografia das espécies, entre outros objetivos (Gagliano and McCormick, 2004; Ponton, 2006; Tracey et al., 2006; Burke et al., 2008; Duarte-Neto et al., 2008; Lombarte et al., 2010; Bostanci et al., 2015; Tuset et al., 2016; Jawad et al., 2017; Santos et al., 2017).

Loy et al. (2000b), em especial, compararam o uso de pontos homólogos com a obtenção do contorno, ambos aplicados sobre o corpo de *Diplodus puntazzo* (Sparidae), para monitorar a variabilidade ontogênica do corpo dos peixes. Eles concluíram que à análise do contorno do corpo foi uma técnica tão eficiente quanto o uso de pontos homólogos para estudar a morfologia dessa espécie, além de que à Análise de Fourier Elíptica foi o melhor método para monitorar de maneira automatizada a forma de peixes.

### 3.2 Análise de Fourier Elíptica

O método de Análise de Fourier Elíptica para contornos fechados foi desenvolvido por Kuhl and Giardina (1982). Este método representa uma função paramétrica no sentido de que as direções  $x$  e  $y$  são configuradas separadamente como funções acumuladas de uma terceira variável  $t$  ao longo do contorno. Os descritores de Fourier resultantes dessas funções são invariantes a posição, rotação e tamanho do contorno, e também invariante ao ponto de partida no contorno, porém não perdendo informações sobre a forma (Kuhl and Giardina, 1982; Lestrel, 2008).

As funções paramétricas, propostas por Kuhl and Giardina (1982), são definidas em  $x(t)$  e  $y(t)$ , respectivamente, como:

$$x(t) = A_0 + \sum_{n=1}^N a_n \cos nt + \sum_{n=1}^N b_n \sin nt ,$$

e

$$y(t) = C_0 + \sum_{n=1}^N c_n \cos nt + \sum_{n=1}^N d_n \sin nt ,$$

onde  $a_n$ ,  $b_n$ ,  $c_n$  e  $d_n$  são os coeficientes da harmônica  $n$ . E  $N$  é o número máximo de harmônicas. Os coeficientes de Fourier para a projeção  $x$  são:

$$a_n = \frac{1}{n^2\pi} \sum_{p=1}^q \frac{\Delta x_p}{\Delta t_p} [\cos(nt_p) - \cos(nt_{p-1})] ,$$

e

$$b_n = \frac{1}{n^2\pi} \sum_{p=1}^q \frac{\Delta x_p}{\Delta t_p} [\sin(nt_p) - \sin(nt_{p-1})] ,$$

onde  $q$  é o total de pontos ao longo do polígono. Aqui  $t_p$  é a distância entre o ponto  $p$  e o ponto  $p + 1$  ao longo do polígono, e  $x_p$  e  $y_p$  são as projeções para os segmentos  $p$  a  $p + 1$ , respectivamente. Os coeficientes de Fourier para a projeção  $y$  são:

$$c_n = \frac{1}{n^2\pi} \sum_{p=1}^q \frac{\Delta y_p}{\Delta t_p} [\cos(nt_p) - \cos(nt_{p-1})] ,$$

e

$$d_n = \frac{1}{n^2\pi} \sum_{p=1}^q \frac{\Delta y_p}{\Delta t_p} [\sin(nt_p) - \sin(nt_{p-1})] ,$$

Os 4 coeficientes de fourier ( $a_n$ ,  $b_n$ ,  $c_n$  e  $d_n$ ) já podem ser calculados, porém ainda são necessários duas constantes  $A_0$  e  $C_0$ , que também precisam ser estimadas. As constantes  $B_0$  e  $D_0$  são iguais a zero. As constantes  $A_0$  e  $C_0$  são calculadas da seguinte forma:

$$A_0 = \frac{1}{2\pi} \sum_{p=1}^q \frac{\Delta x_p}{\Delta t_p} [t_p^2 - t_{p-1}^2] + \alpha_p [t_p - t_{p-1}] ,$$

e

$$C_0 = \frac{1}{2\pi} \sum_{p=1}^q \frac{\Delta y_p}{\Delta t_p} [t_p^2 - t_{p-1}^2] + \beta_p [t_p - t_{p-1}],$$

os termos  $\alpha_p$  e  $\beta_p$ , necessários nas equações acima, são calculados da seguinte forma:

$$\alpha_p = \sum_{j=1}^{p-1} \Delta x_n - \left[ \frac{\Delta x_p}{\Delta t_p} \sum_{j=1}^{p-1} \Delta t_j \right],$$

e

$$\beta_p = \sum_{j=1}^{p-1} \Delta y_n - \left[ \frac{\Delta y_p}{\Delta t_p} \sum_{j=1}^{p-1} \Delta t_j \right],$$

onde  $\alpha_1 = \beta_1 = 0$ .

A Análise de Fourier Elíptica (AFE) têm demonstrado ser um poderoso método para estudar a forma, principalmente devido a fatores como não requerer a mesma quantidade de pontos no contorno de todas as amostras, não precisar de um ponto homólogo determinado biologicamente ou matematicamente, poder ser aplicado a contornos muito complexos, e os coeficientes serem independentes da posição, rotação e tamanho do contorno, através das normalização utilizando os 3 primeiros coeficientes da primeira harmônica ( $a_1$ ,  $b_1$  e  $c_1$ ) (Crampton, 1995). Cada harmônica possuem 4 coeficientes ( $a_n$ ,  $b_n$ ,  $c_n$  e  $d_n$ ), onde, serão estes utilizados em análises posteriores se assim o pesquisador desejar, como, por exemplo, análise de componentes principais, análise de agrupamento e análise discriminante linear (Ferson et al., 1985; Crampton, 1995, Duarte-Neto et al., 2008; Lestrel, 2008).

Essa análise tem sido utilizada em botânica para avaliar a forma de plantas (Yoshioka et al., 2004; Camargo-Neto et al., 2006; Dalayap et al., 2011), conquiologia no estudo de conchas (Ferson et al., 1985; Tort, 2003), em entomologia analisando asas de insetos (Rohlf and Archie, 1984; Zahn and Wang, 2011; Wen et al., 2015), medicina e evolução humana (Baylac and Frieß, 2005; Schmittbuhl et al., 2007; Diaz et al., 2008; Jacobshagen, 2008), avaliação de recursos pesqueiros (Tracey et al., 2006; Duarte-Neto et al., 2008; Lombarte et al., 2010; Jawad et al., 2017; Santos et al., 2017), entre outros.

#### 4. FORMA, AMBIENTE E CONECTIVIDADE NO ESTUDO DE PEIXES

Desde a publicação clássica de D'arcy Thompson (1917) com o livro “*On Growth and Form*”, considerada por muitos pesquisadores como o marco inicial do estudo da forma de organismos biológicos numa perspectiva mais geométrica, às análises de forma foram melhoradas, aprimoradas e surgiram novos métodos de quantificar e estudar a forma. O conceito de forma refere-se a toda informação geométrica que resta quando são retirados os efeitos de tamanho, posição e rotação de um objeto (Fornel and Cordeiro-Estrela, 2012).

O estudo da forma para peixes tem demonstrado ser uma linha de pesquisa bastante promissora. O corpo alongado demonstrou ser um padrão encontrado em mais de 2/3 de espécies de peixes teleósteos recifais. Essa característica mostrou estar associada, principalmente, a um maior desempenho do nado (corpo alongado). Já o corpo mais alto ou profundo tem uma relação com uma maior manobrabilidade (Claverie and Wainwright, 2014). Diversos estudos têm relacionado a forma do corpo com a performance de nado nos peixes. Por exemplo, Webb (1984) determinou os 3 padrões de forma do corpo atribuídos a um tipo principal de nado em peixes: corpo alongado com a porção mediana mais alto que fornece um maior nado do tipo cruzeiro, como atuns e outros grandes migradores; um corpo mais alongado e magro que fornece ao peixe um maior poder de aceleração; e um corpo mais curto porém profundo e mais alto, que fornece uma maior capacidade de manobra ao indivíduo. A velocidade do fluxo de água é um fator externo que influencia na forma do corpo dos peixes, onde um corpo fusiforme está associado à altos fluxos de água, enquanto os corpos mais altos estão associados a baixos fluxos de água (Langerhans, 2008). Padrão semelhante foi encontrado para espécies das famílias Characidae e Cichlidae habitando diferentes ambientes, onde o corpo fusiforme foi associado ao ambiente de canal (região aberta e de maior fluxo de água), e o corpo mais alto em indivíduos que habitavam lagoas (regiões mais cobertas e de menor fluxo) (Langerhans et al., 2003).

A forma também foi associada ao nível trófico dos peixes. Astudillo-Clavijo et al. (2015) encontraram um padrão de forma associado ao nível trófico em Ciclídeos, onde as espécies de corpo mais alongado e pedúnculos mais altos foram justamente às ativas, predadoras e/ou reofílicas, já as espécies de corpo discoide e profundo foram as espécies de hábito alimentar bentônico e/ou epibentônico. López-Fernández et al. (2012)

encontraram padrão semelhante para Ciclídeos na América do Sul, corpo alongado associado a espécies piscívoras, e corpo mais alto e profundo à espécies bentônicas, epibentônicas ou detritívoras. Pessanha et al. (2015) encontraram uma correlação positiva entre a forma do corpo mais alta e pedúnculos mais longos e largos, com os níveis tróficos onívoro, detritívoro e zooplânctívoro, para espécies de peixes estuarinos. A morfologia do peixe também pode limitar a sua flexibilidade alimentar, como é o caso de peixes estritamente predadores piscívoros, que ficam restritos a uma dieta rígida e definida, devido a sua morfologia altamente especializada, o que impede dele explorar recursos alternativos (Collar et al., 2009; López-Fernández et al., 2012).

O ambiente pode determinar ou alterar a forma do corpo em peixes. A predação é um fator ambiental ecológico que determina a forma de peixes. Em especial, populações de *Poecilia reticulata* que vivem sobre regime de alta predação possuíam corpo mais alongado e maior altura do pedúnculo caudal, quando comparadas as populações de menor intensidade de predação, que possuíam um corpo mais alto e um maior tamanho da cabeça (Burns et al., 2009). Peixes da família Gasterosteidae apresentaram diferenças na forma do corpo entre populações que viviam em conjunto com peixes predadores (forma mais alongada e de menor altura corporal) quando comparadas em populações que habitavam regiões com ausência de peixes predadores (corpo mais alto e profundo) (Walker, 1997).

A dieta influenciou na forma do corpo em espécies do gênero *Geophugus* (Cichlidae), onde, indivíduos alimentados com uma dieta composta por nauplius de camarões possuíam um corpo mais alongado e de menor altura corporal, já os indivíduos alimentados com larvas de Chironomidae (inseto) possuíam forma corporal mais profunda (Wimberger, 1992). Costa and Cataudella (2006) compararam o nível trófico com a forma de peixes da família Sparidae, concluindo que os herbívoros possuíam um corpo mais discoide e profundo, com pedúnculo caudal curto e alto, já os carnívoros possuíam um corpo alongado com pedúnculo caudal mais longo e estreito. Resultado semelhante foi encontrado por Antonucci et al. (2009). De fato, o comportamento de forrageio em peixes determina a forma corporal. Peixes que possuem um hábito mais predador tendem a serem mais fusiformes (alongados) (Webb, 1984; Ehlinger and Wilson, 1998).

Os efeitos genéticos também influenciam a forma de peixes. Diferentes linhagens genéticas no cultivo de *Dicentrarchus labrax* apresentaram diferenças significativas na

forma do corpo, com alta correlação da origem geográfica e linhagem genética cultivada com a forma do indivíduo (Costa et al., 2010). Fatores genéticos também contribuíram para diferenças morfológicas em *Gadus morhua* (Marcil et al., 2006) e *Lepomis gibbosus* (Robinson and Wilson, 1996).

Antonucci et al. (2009) concluíram que os peixes da família Sparidae associados a recifes de corais apresentaram forma discoidal e corpo profundo, quando comparados com os indivíduos de habitat demersal ou bento-pelágico, os quais apresentaram forma mais alongadas e estreitas.

De fato a forma do corpo dos peixes revela muito sobre seu nicho ecológico, comportamento, desenvolvimento e hábitos que o organismo possuem dentro do ecossistema. Porém, seria possível estabelecer um padrão de conectividade ambiental através da observação da forma?

Conectividade é conceituada como as interações dinâmicas entre populações separadas espacialmente através da troca de indivíduos de uma população para outra, onde quanto maior essa troca, maior o nível de conectividade entre essas populações (Crooks and Sanjayan, 2006). Dois principais componentes de conectividade são normalmente identificados, o componente estrutural ou físico, que determina o arranjo espacial de diferentes tipos de habitats ou elementos da paisagem, e o componente funcional ou comportamental dos indivíduos, que relaciona os processos ecológicos das espécies e a estrutura física da paisagem (Crooks and Sanjayan, 2006).

A compreensão da conectividade nos ambientes marinhos é importante para entender o uso dos ecossistemas e o ciclo de vida de diversas espécies, principalmente devido a elevada degradação dos ambientes marinhos, acentuada nas últimas décadas. A conectividade em ambientes marinhos tem sido avaliada através de diversas perspectivas em estudos com peixes: estudos genéticos (Craig et al., 2007; Hogan et al., 2010), dispersão larval (Cowen and Sponaugle, 2009; Jones et al., 2009), microquímica de otólitos (Gillanders, 2005; Standish et al., 2008), configuração do habitat (Dorenbosh et al., 2007), uso funcional do habitat (Berkstrom et al., 2013), análise de isótopos estáveis (Herkza, 2005; McMahon et al., 2012), entre outros.

Mas seria possível avaliar algum nível de conectividade em ambientes marinhos através da morfologia funcional dos indivíduos que compõe esse sistema? A forma de um indivíduo pode ajudar a compreender a conectividade entre os ambientes?

Dessa forma, essa dissertação teve como objetivo principal avaliar a morfologia funcional dos peixes marinhos demersais que habitam a plataforma continental do Nordeste do Brasil, e através do estudo da forma, identificar padrões de conectividade entre os tipos de ambientes de fundo nessa área de estudo.

## **5. OBJETIVOS**

### **5.1 Objetivo Geral**

O presente trabalho tem por objetivo geral analisar a morfologia funcional do corpo das espécies de peixes marinhos demersais da plataforma continental do Nordeste do Brasil, e estabelecer uma relação entre forma do corpo e conectividade entre os tipos de ambientes de fundo nessa região.

### **5.2 Objetivos Específicos**

- Determinar o padrão de forma do corpo dos peixes demersais do Nordeste do Brasil;
- Analisar funcionalmente o padrão de forma dos peixes demersais do Nordeste do Brasil;
- Estabelecer uma relação entre forma do corpo e conectividade entre os diferentes tipos de ambientes de fundo.

Essa dissertação de mestrado foi preparada em formato de artigo científico a ser submetido a revista *Estuarine, Coastal and Shelf Science* (Online ISSN: 1096-0015). A dissertação foi preparada de acordo com as normas para os autores disponível em [journals.elsevier.com/estuarine-coastal-and-shelf-science](http://journals.elsevier.com/estuarine-coastal-and-shelf-science)

## CAPÍTULO 2

### **Morfologia funcional do corpo dos peixes marinhos demersais da plataforma continental do Nordeste do Brasil**

#### **1. Introdução**

Morfologia refere-se ao estudo da forma dos organismos vivos, e forma são as propriedades geométricas que não variam com mudanças de posição, rotação e tamanho dos indivíduos (Zelditch et al., 2004). A morfometria geométrica é um conjunto de métodos para aquisição, processamento e análise de variáveis da forma que retém todas informações geométricas contidas nos dados (Slice, 2005).

A morfologia funcional é o ramo da ciência que estuda as relações existentes entre os caracteres morfológicos e os fatores externos como ambiente, fatores físicos e biológicos (Mota et al., 1995; Breda et al., 2005; Kirchheim and Goulart, 2010). O fundamento da morfologia funcional é que alguns aspectos da variação morfológica do indivíduo levam a diferenças funcionais e de desempenho, que resultam em como esses indivíduos vão usar os recursos disponíveis a sua volta (Mota et al., 1995). Diversos estudos em morfologia funcional têm gerado conhecimento no campo da ictiologia (Langerhans et al., 2003; Kirchheim and Goulart, 2010; Silva-Camacho et al., 2014; Kumar et al., 2017).

Basicamente, dois métodos principais, dentro da morfometria geométrica, têm sido utilizados para estudar a forma de organismos vivos: pontos homólogos e contornos. O primeiro são coordenadas de pontos fixados ao longo da estrutura do organismo que identificam os mesmos pontos anatômicos e idênticos em todos os indivíduos (Zelditch et al., 2004; Aguirre and Prado, 2018). O segundo método é normalmente utilizado quando há poucos ou nenhum ponto homólogo ao longo da estrutura analisada do organismo, ou quando a estrutura do contorno em si é de interesse para a pesquisa (Rohlf, 1990).

Diversos estudos têm utilizado a forma gerada através do contorno para compreender fenômenos biológicos: em botânica (Yoshioka et al., 2004; Camargo-Neto et al., 2006; Dalayap et al., 2011), em conquiologia (Ferson et al., 1985; Tort, 2003), em entomologia (Rohlf and Archie, 1984; Zahn and Wang, 2011; Wen et al., 2015), na medicina e evolução humana (Baylac and Frieß, 2005; Schmittbuhl et al., 2007; Diaz et al., 2008; Jacobshagen, 2008), entre outros.

Em ictiologia, a análise da forma do contorno tem sido muito empregada no estudo de otólitos (Gagliano and McCormick, 2004; Duarte-Neto et al., 2008; Lombarte et al., 2010; Bostanci et al., 2015; Tuset et al., 2016), entretanto, Loy et al. (2000) comparou o uso de pontos homólogos e o uso do contorno, ambos aplicados sobre o corpo de *Diplodus puntazzo* (Sparidae), para monitorar a variabilidade ontogênica do corpo desses peixes, concluindo que a análise do contorno do corpo foi uma técnica tão eficiente quanto o uso de pontos homólogos para estudar a morfologia dessa espécie.

Estudos têm demonstrado que a forma dos peixes estão relacionadas com a funcionalidade do indivíduo dentro do ecossistema. A morfologia pode indicar a performance de nado (Webb, 1984; Claverie and Wainwright, 2014), habitat que o indivíduo ocupa (Langerhans et al., 2003; Langerhans, 2008; Foster et al., 2015) e nível trófico (Collar et al., 2009; López-Fernández et al., 2012; Astudillo-Clavijo et al., 2015; Pessanha et al., 2015).

Diversos outros estudos têm indicado que o ambiente e fatores externos também podem determinar ou alterar a forma desses animais, como o nível de predação no ambiente (Walker, 1997; Burns et al., 2009), a dieta (Wimberger, 1992) e a estrutura do ambiente (Antonucci et al., 2009; Wund et al., 2012) que parecem serem fatores que influenciam na morfologia dos peixes. Os efeitos genéticos também influenciam a forma de peixes, essas mudanças foram observadas em *Dicentrarchus labrax* (Costa et al., 2010), *Gadus morhua* (Marcil et al., 2006) e *Lepomis gibbosus* (Robinson and Wilson, 1996).

Portanto, como a forma dos peixes delimita a funcionalidade do indivíduo, diferentes variações de forma e função podem restringir ou possibilitar a conectividade dos tipos de ambientes por esses organismos. Conectividade é conceituada como as interações dinâmicas entre populações separadas espacialmente através da troca de indivíduos de uma população para outra, onde quanto maior essa troca, maior o nível de conectividade entre essas populações (Crooks and Sanjayan, 2006).

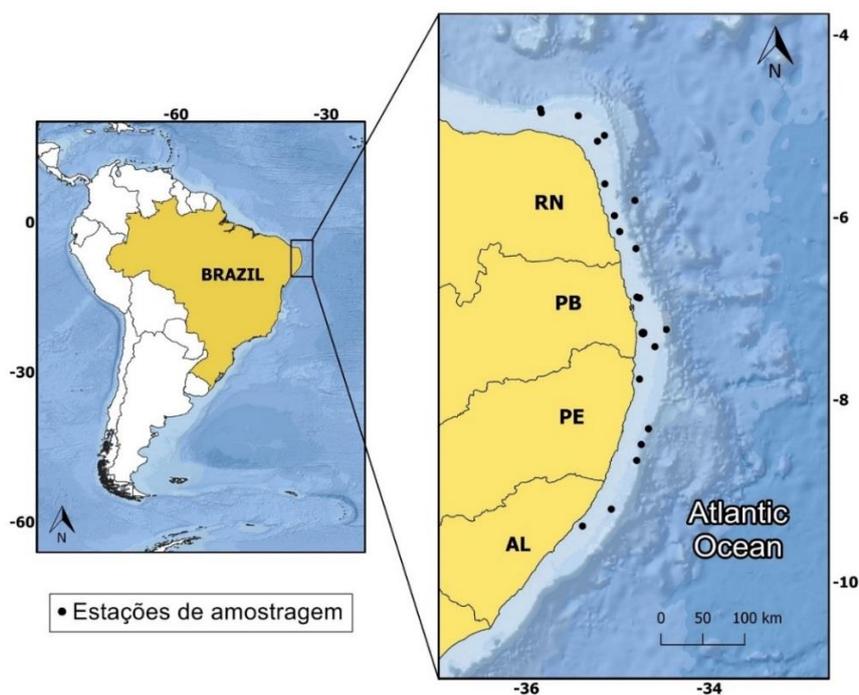
A conectividade em ambientes marinhos tem sido avaliada através de diversas perspectivas em estudos com peixes: estudos genéticos (Craig et al., 2007; Hogan et al., 2010), dispersão larval (Cowen and Sponaugle, 2009; Jones et al., 2009), microquímica de otólitos (Gillanders, 2005; Standish et al., 2008), configuração do habitat (Dorenbosh et al., 2007), uso funcional do habitat (Berkstrom et al., 2013), e análise de isótopos estáveis (Herkza, 2005; McMahon et al., 2012), porém ainda não foi avaliada sob um

aspecto da morfologia funcional. Portanto o objetivo desse estudo foi de avaliar a morfologia funcional dos peixes marinhos demersais da plataforma continental do Nordeste do Brasil, e identificar quais aspectos morfológicos possibilitam a conectividade entre os tipos de ambientes de fundo na área de estudo.

## 2. Materiais e Métodos

### 2.1 Área de estudo e Amostragem

O estudo foi realizado ao longo da plataforma continental da região Nordeste do Brasil, entre os estados de Alagoas e Rio Grande do Norte ( $4^{\circ}$  –  $9^{\circ}$ S) (Fig. 1). Entre Abril – Maio de 2017 o navio de pesquisa francês R/V ANTEA coletou dados biológicos (i.e. peixes demersais) e ambientais em 21 estações de amostragem dentro da área de estudo, esse estudo faz parte da segunda campanha (ABRAÇOS 2) pertencente ao projeto ABRAÇOS - Acoustics along the BRAzilian COaSt (Bertrand, 2017).



**Fig. 1.** Área de estudo ao longo da plataforma continental do Nordeste do Brasil indicando as estações de amostragem (pontos pretos).

Os peixes foram coletados utilizando uma rede de arrasto de fundo (malha do corpo: 40 mm, malha do saco: 25 mm e dimensões da boca horizontal x vertical: 28 x 10 m), entre as profundidades de 10 a 60 m, e por aproximadamente 5 minutos de arrasto em cada estação de amostragem. Para mais informações sobre o processo de amostragem ver

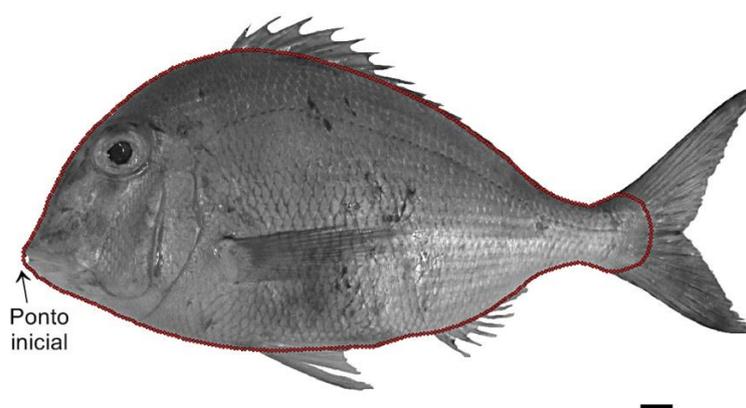
Bertrand (2017) e Eduardo et al. (2018). Os indivíduos foram etiquetados e armazenados em gelo para posterior análise.

No presente estudo foram observados para cada estação de amostragem o tipo de habitat de fundo, utilizando a mesma classificação determinada em Eduardo et al. (2018), dividida em: alga, areia ou SWCR (areia com corais e rochas).

## 2.2 Aquisição das imagens e obtenção dos contornos dos peixes

Em laboratório, após cada indivíduo ter sido identificado até o nível de espécie, os mesmos foram fotografados. As imagens foram obtidas para cada peixe separadamente utilizando uma câmera digital (modelo: CANON SX520, 16 Megapixels). Cada indivíduo foi fotografado na direção horizontal, com a cabeça posicionada para esquerda e região dorsal para cima. Foi seguida metodologia descrita em Muir et al. (2012) e Mojekwu and Anumudu (2015), onde posição do equipamento (lente da câmera posicionada a 90° em relação a superfície do peixe), orientação do peixe, iluminação e configuração do equipamento evitam erros e imprecisões em análises morfométricas.

Para obtenção do contorno do corpo dos peixes foi utilizado os programas da família TPS (tpsUtil64 e tpsDig232) (Rolf, 2018). No tpsDig, um contorno do tipo fechado (onde o ponto inicial é igual ao ponto final) de cada indivíduo foi extraído em coordenadas (x, y) ao longo de todo o corpo do peixe, excluindo as nadadeiras e cauda (Loy et al., 2000). Em todos os indivíduos o ponto de partida da obtenção do contorno foi o lábio superior da boca (Fig. 2).



**Fig. 2.** Esquemática da obtenção do contorno do corpo (pontos vermelhos) para *Calamus calamus* no tpsDig, indicando o ponto inicial do contorno no início do lábio superior da boca de cada indivíduo (barra preta = 1 cm).

### 2.3 Análise dos dados

Posteriormente, a matriz de coordenadas  $x$  e  $y$  dos contornos dos peixes foi analisada em R 3.4.2 (R Development Core Team, 2018). Foi utilizado o pacote “Momocs” versão 1.2.9 (Bonhomme et al., 2014), onde foi aplicada à Análise de Fourier Elíptica (AFE).

A AFE foi desenvolvida por Kuhl & Giardina (1982). Este método representa uma função paramétrica no sentido de que as direções  $x$  e  $y$  são configuradas separadamente como funções acumulativas de uma terceira variável  $t$  ao longo do contorno. Os descritores de Fourier resultantes dessas funções são invariantes a posição, rotação e tamanho, e também em relação ao ponto de partida, contudo não perdem informações sobre a forma do contorno (Kuhl & Giadina, 1982; Lestrel, 2008).

As funções paramétricas, propostas por Kuhl & Giardina (1982), são definidas em  $x(t)$  e  $y(t)$ , respectivamente, (Equações (1) e (2)) como:

$$x(t) = A_0 + \sum_{n=1}^N a_n \cos nt + \sum_{n=1}^N b_n \sin nt, \quad (1)$$

e

$$y(t) = C_0 + \sum_{n=1}^N c_n \cos nt + \sum_{n=1}^N d_n \sin nt, \quad (2)$$

em que  $a_n$ ,  $b_n$ ,  $c_n$  e  $d_n$  são os coeficientes da harmônica  $n$ , e  $N$  é o número máximo de harmônicas. Os coeficientes de Fourier para a projeção  $x$  (Equações (3) e (4)) são:

$$a_n = \frac{1}{n^2\pi} \sum_{p=1}^q \frac{\Delta x_p}{\Delta t_p} [\cos(nt_p) - \cos(nt_{p-1})], \quad (3)$$

e

$$b_n = \frac{1}{n^2\pi} \sum_{p=1}^q \frac{\Delta x_p}{\Delta t_p} [\sin(nt_p) - \sin(nt_{p-1})], \quad (4)$$

em que  $q$  é o total de pontos ao longo do polígono. Aqui  $t_p$  é a distância entre o ponto  $p$  e o ponto  $p + 1$  ao longo do polígono, e  $x_p$  e  $y_p$  são as projeções para dos segmento  $p$  a  $p + 1$ , respectivamente. Os coeficientes de Fourier para a projeção  $y$  (Equações (5) e (6)) são:

$$c_n = \frac{1}{n^2\pi} \sum_{p=1}^q \frac{\Delta y_p}{\Delta t_p} [\cos(nt_p) - \cos(nt_{p-1})], \quad (5)$$

e

$$d_n = \frac{1}{n^2\pi} \sum_{p=1}^q \frac{\Delta y_p}{\Delta t_p} [\sin(nt_p) - \sin(nt_{p-1})], \quad (6)$$

A AFE tem demonstrado ser um poderoso método para estudar forma, principalmente devido a fatores como não requerer a mesma quantidade de pontos no contorno de todas as amostras, não precisar de um ponto homólogo determinado biologicamente ou matematicamente, poder ser aplicado a contornos muito complexos, e seus coeficientes serem independentes da posição, rotação e tamanho do contorno, através da normalização utilizando os 3 primeiros coeficientes da primeira harmônica ( $a_1$ ,  $b_1$  e  $c_1$ ) (Crampton, 1995). Cada harmônica possuem 4 coeficientes ( $a_n$ ,  $b_n$ ,  $c_n$  e  $d_n$ ), os quais foram utilizados em análises posteriores (Ferson et al., 1985; Crampton, 1995, Lestrel, 2008).

Como harmônicas geralmente não explicam variações em uma ordem decrescente como os componentes principais (Duarte-Neto et al., 2008) e dada a grande variabilidade de formas observadas na amostra, optou-se por utilizar 45 harmônicas dentro da AFE. O objetivo foi reter toda informação possível da forma do corpo dos peixes, gerando assim 180 coeficientes de Fourier. Para reduzir esta elevada dimensionalidade nos dados, mas mantendo o efeito de todas as harmônicas sobre a forma do corpo, foi aplicada a Análise de Componentes Principais (ACP) na matriz de coeficientes de Fourier. O número de Componentes Principais (CP) significativos foi determinado a partir do método “broken stick” (ver Apêndice A1) e utilizando o pacote “segmented” versão 0.5-3.0 (Muggeo, 2008) do software R.

Com o objetivo de dividir os peixes em grupos com base na similaridade da forma dos indivíduos, foi aplicado o método de agrupamento na matriz de componentes principais. A medida de distância de similaridade usada foi a euclidiana. O número de grupos foi determinado pelo “método da silhueta”, através da largura média da silhueta, que indica o quanto um objeto é semelhante ao seu grupo e diferente dos grupos vizinhos. Os valores podem variar de -1 a +1, onde valores altos indicam que os objetos são compatíveis ao seu próprio grupo. Após definido o número de grupos pelo método da silhueta, o agrupamento foi feito através do “método de k-means”, que tem como objetivo maximizar a variação entre os grupos e minimizar a variação dentro dos mesmos (Mingoti, 2007).

A Análise de Discriminante Linear foi aplicada na matriz de componentes principais, após o agrupamento, para verificar se as observações relacionaram-se com os grupos para

os quais eles foram alocados, para isso o “método de validação cruzada leave-one-out” foi aplicado para avaliar a acurácia do agrupamento para o nível de grupo (Mingoti, 2007). Essa análise também foi aplicada aos níveis de ordem, família e espécie para verificar se existe uma relação entre a forma do corpo e a taxonomia dos peixes.

Cada indivíduo, alocado em um grupo determinado pelo método de k-médias, foram associados com os 12 CPs e o tipo de habitat de fundo. Os scores médios de cada espécie e as médias de cada CP por espécie foram plotadas 2 a 2, para os componentes que explicaram mais do que 5% da variação da forma, bem como as médias das espécies em cada grupo formado, ambos os procedimentos para verificar a funcionalidade que cada espécie possui baseada nas informações da forma do corpo.

Para verificar possíveis relações entre a forma do corpo dos indivíduos a variável ‘tipo de habitat de fundo’, foi utilizado o teste de qui-quadrado ( $\chi^2$ ). Todas as análises estatísticas foram realizadas com nível de significância de 5%.

### 3. Resultados

Foram analisados 1318 espécimes de peixes distribuídos em 8 ordens, 26 famílias e 51 espécies. Para cada indivíduo foi atribuído um código que representa o nome das espécies (três primeiras letras do gênero + três primeiras letras da espécie) (Tabela 1).

A variação da forma do contorno dos peixes foi descrita pelos 12 primeiros CPs, que juntos acumularam 64.20% da variação total da forma (Fig 3). O primeiro CP (11.67% do total da variância) foi relacionado com a elipsidade dos indivíduos, onde valores positivos indicaram peixes com corpo mais discoidais (corpo com maior altura) e valores negativos relacionados com uma maior elipsidade (corpo mais alongado).

**Tabela 1.** Lista de espécies de peixes demersais analisadas no estudo, capturadas na plataforma continental do Nordeste do Brasil.

Ordem	Família	Espécie	Código
Aulopiformes	Synodontidae	<i>Synodus foetens</i> (Linnaeus, 1766)	SYN FOE
		<i>Trachinocephalus myops</i> (Forster, 1801)	TRA MYO
Beryciformes	Holocentridae	<i>Holocentrus adscensionis</i> (Osbeck, 1765)	HOL ADS
Perciformes	Acanthuridae	<i>Acanthurus bahianus</i> Poey, 1860	ACA BAH
		<i>Acanthurus chirurgus</i> (Bloch, 1787)	ACA CHI
		<i>Acanthurus coeruleus</i> Bloch & Schneider, 1801	ACA COE
	Carangidae	<i>Selene vomer</i> (Linnaeus, 1758)	SEL VOM
	Chaetodontidae	<i>Chaetodon ocellatus</i> Bloch, 1787	CHA OCE
<i>Chaetodon striatus</i> Linnaeus, 1758		CHA STR	

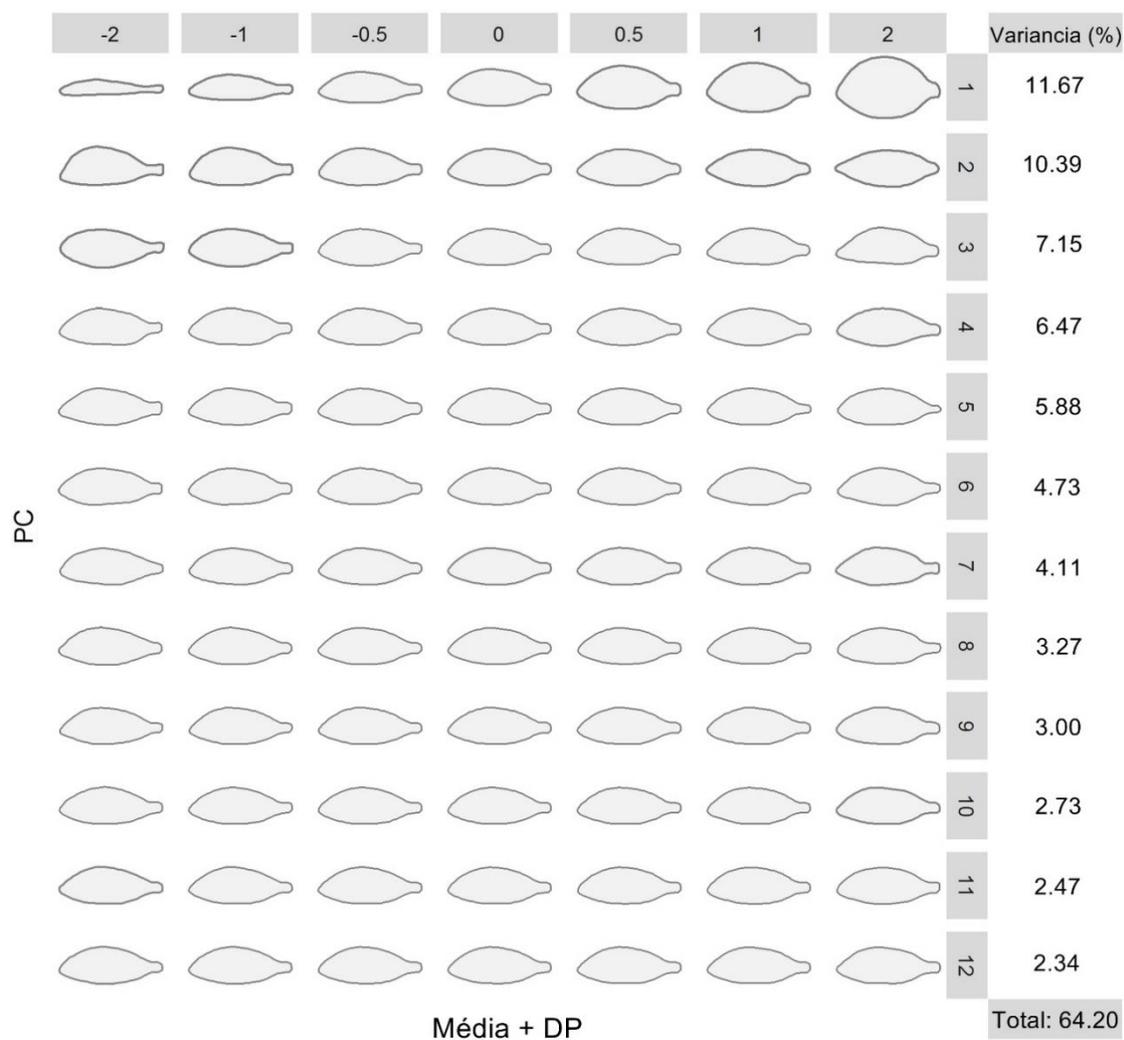
Gerreidae		<i>Eucinostomus argenteus</i> Baird & Girard, 1855	EUC ARG	
		<i>Eucinostomus gula</i> (Quoy & Gaimard, 1824)	EUC GUL	
Haemulidae		<i>Eucinostomus lefroyi</i> (Goode, 1874)	EUC LEF	
		<i>Haemulon aurolineatum</i> Cuvier, 1830	HAE AUR	
		<i>Haemulon melanurum</i> (Linnaeus, 1758)	HAE MEL	
		<i>Haemulon plumierii</i> (Lacepède, 1801)	HAE PLU	
		<i>Haemulon squamipinna</i> Rocha & Rosa, 1999	HAE SQU	
Lutjanidae		<i>Haemulon steindachneri</i> (Jordan & Gilbert, 1882)	HAE STE	
		<i>Orthopristis ruber</i> (Cuvier, 1830)	ORT RUB	
		<i>Lutjanus synagris</i> (Linnaeus, 1758)	LUT SYN	
Mullidae		<i>Ocyurus chrysurus</i> (Bloch, 1791)	OCY CHR	
		<i>Mulloidichthys martinicus</i> (Cuvier, 1829)	MUL MAR	
Pomacanthidae		<i>Pseudupeneus maculatus</i> (Bloch, 1793)	PSE MAC	
		<i>Holacanthus ciliaris</i> (Linnaeus, 1758)	HOL CIL	
Priacanthidae		<i>Pomacanthus paru</i> (Bloch, 1787)	POM PAR	
		<i>Heteropriacanthus cruentatus</i> (Lacepède, 1801)	HET CRU	
Scaridae		<i>Sparisoma axillare</i> (Steindachner, 1878)	SPA AXI	
Serranidae		<i>Cephalopholis fulva</i> (Linnaeus, 1758)	CEP FUL	
		<i>Diplectrum formosum</i> (Linnaeus, 1766)	DIP FOR	
Sparidae		<i>Calamus calamus</i> (Valenciennes, 1830)	CAL CAL	
		<i>Calamus penna</i> (Valenciennes, 1830)	CAL PEN	
		<i>Calamus pennatula</i> Guichenot, 1868	CAL PENNAT	
Pleuronectiformes	Bothidae	<i>Bothus ocellatus</i> (Agassiz, 1831)	BOT OCE	
	Paralichthyidae	<i>Syacium micrurum</i> Ranzani, 1842	SYA MIC	
		<i>Syacium papillosum</i> (Linnaeus, 1758)	SYA PAP	
Scorpaeniformes	Dactylopteridae	<i>Dactylopterus volitans</i> (Linnaeus, 1758)	DAC VOL	
	Scorpaenidae	<i>Scorpaena plumieri</i> Bloch, 1789	SCO PLU	
	Triglidae	<i>Prionotus punctatus</i> (Bloch, 1793)	PRI PUN	
Siluriformes	Ariidae	<i>Bagre marinus</i> (Mitchill, 1815)	BAG MAR	
Syngnathiformes	Aulostomidae	<i>Aulostomus maculatus</i> Valenciennes, 1841	AUL MAC	
	Fistulariidae	<i>Fistularia petimba</i> Lacepède, 1803	FIS PET	
		<i>Fistularia tabacaria</i> Linnaeus, 1758	FIS TAB	
Tetraodontiformes	Diodontidae	<i>Chilomycterus spinosus</i> (Linnaeus, 1758)	CHI SPI	
		<i>Diodon holocanthus</i> Linnaeus, 1758	DIO HOL	
	Monacanthidae	<i>Cantherhines macrocerus</i> (Hollard, 1853)	CAN MAC	
		<i>Cantherhines pullus</i> (Ranzani, 1842)	CAN PUL	
		<i>Stephanolepis hispidus</i> (Linnaeus, 1766)	STE HIS	
	Ostraciidae	<i>Acanthostracion polygonius</i> Poey, 1876	ACA POL	
		<i>Acanthostracion quadricornis</i> (Linnaeus, 1758)	ACA QUA	
	Tetraodontidae		<i>Lactophrys trigonus</i> (Linnaeus, 1758)	LAC TRI
			<i>Sphoeroides dorsalis</i> Longley, 1934	SPH DOR
			<i>Sphoeroides spengleri</i> (Bloch, 1785)	SPH SPE

O segundo CP (10.39%) foi relacionado com forma da cabeça e porção mais alta do corpo. Os valores positivos descreveram indivíduos com a cabeça mais pontiagudas (boca) na região dorso-ventral média do corpo, e a porção mais alta relacionada a parte ântero-posterior média do corpo, enquanto que valores negativos descreveram indivíduos com a

parte mais pontuda da cabeça (boca) direcionadas para baixo, e a parte mais alta do corpo deslocada em direção a cabeça, além disso a região ventral foi mais plana (Fig. 3).

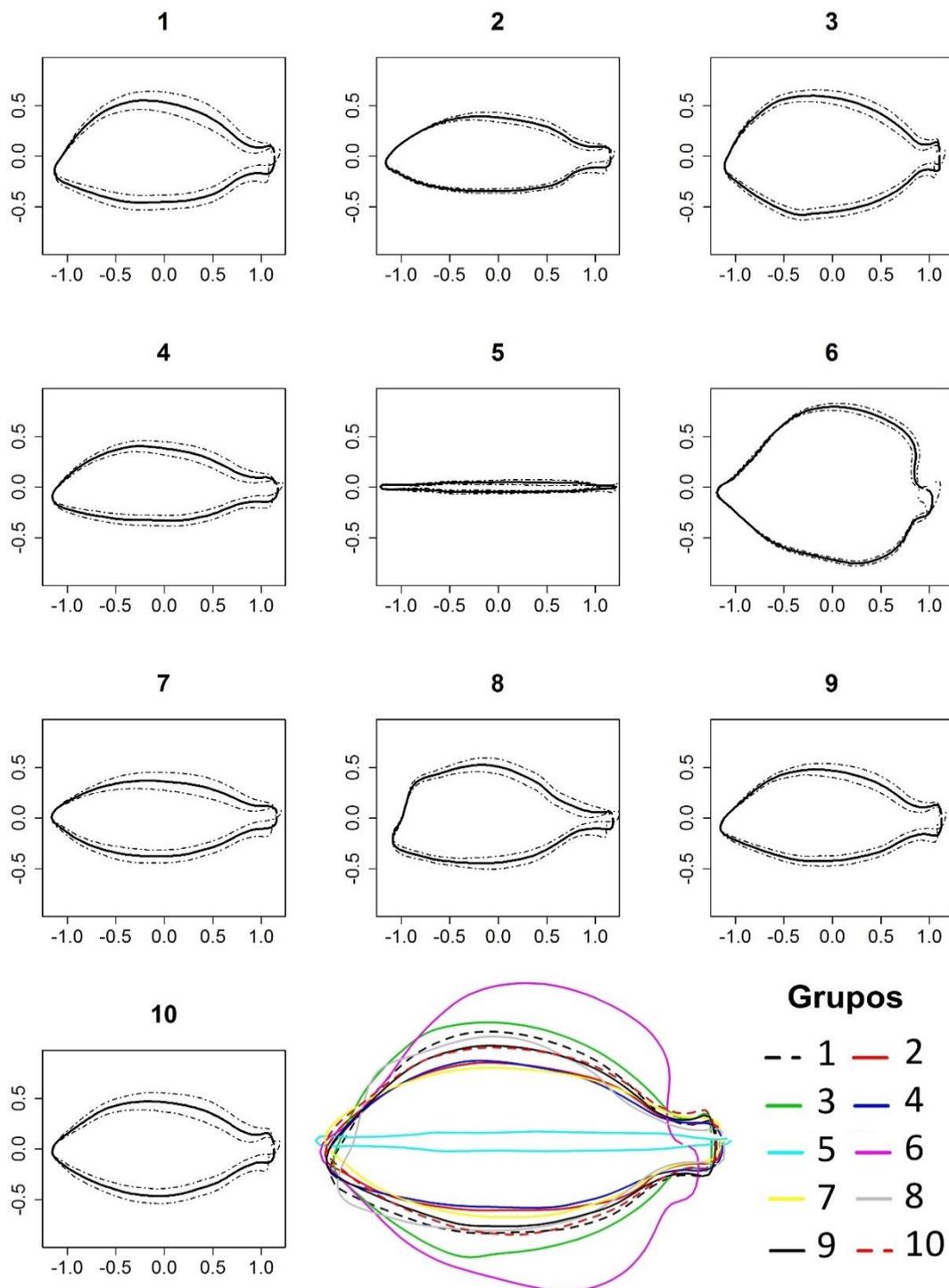
O terceiro CP (7.15%) descreveu a convexidade da cabeça e do corpo. Os valores positivos explicaram a formas de peixes com cabeça mais pontuda e região ventral um pouco mais plana, e valores negativos a um corpo de forma mais convexa (redondo), com cabeça, região dorsal e região ventral arredondadas (Fig. 3).

Já o quarto CP (6.47%) apresentou relação com a região anal próxima ao pedúnculo caudal. Extremos positivos possuíram um maior ângulo entre o pedúnculo e a região da nadadeira anal, entretanto os extremos negativos formaram um menor ângulo entre o pedúnculo e região da nadadeira anal justamente porque essa região foi mais proeminente e convexa (Fig. 3). O quinto CP (5.88%) relacionou-se com a altura do pedúnculo caudal, onde extremos positivos caracterizaram um pedúnculo de menor altura, e extremos negativos pedúnculos mais altos (Fig. 3). Os demais CPs explicaram menos do 5% cada um separadamente.



**Fig. 3.** Reconstrução das variações dos contornos do corpo para os 12 componentes principais (CPs) e suas respectivas variâncias, dos peixes marinhos demersais capturados na plataforma continental do Nordeste do Brasil. DP: desvio padrão.

O método da silhueta definiu 10 grupos baseados na similaridade da forma (Média da largura da silhueta = 0.72, ver Apêndice A2). Na Figura 4, é possível verificar a média e as variações das formas do corpo dos peixes alocados nos 10 grupos definidos pelo método de k-means. Os grupos que apresentaram uma maior diversidade de espécies (i.e. mais de 30% do total das espécies) foram os grupos 1, 4, 7 e 10 (ver Apêndice A3).



**Fig. 4.** Média da forma do corpo para os 10 grupos dos peixes marinhos demersais capturados na plataforma continental do Nordeste do Brasil. Linhas pontilhadas indicam  $2 \times$  desvio padrão.

O método de validação cruzada leave-one-out da análise de discriminante linear (LDA) demonstrou uma boa acurácia do agrupamento (grupo = 95.1%). Os níveis de ordem, família e espécie foram classificados corretamente em 84.5, 76.3 e 69.4%

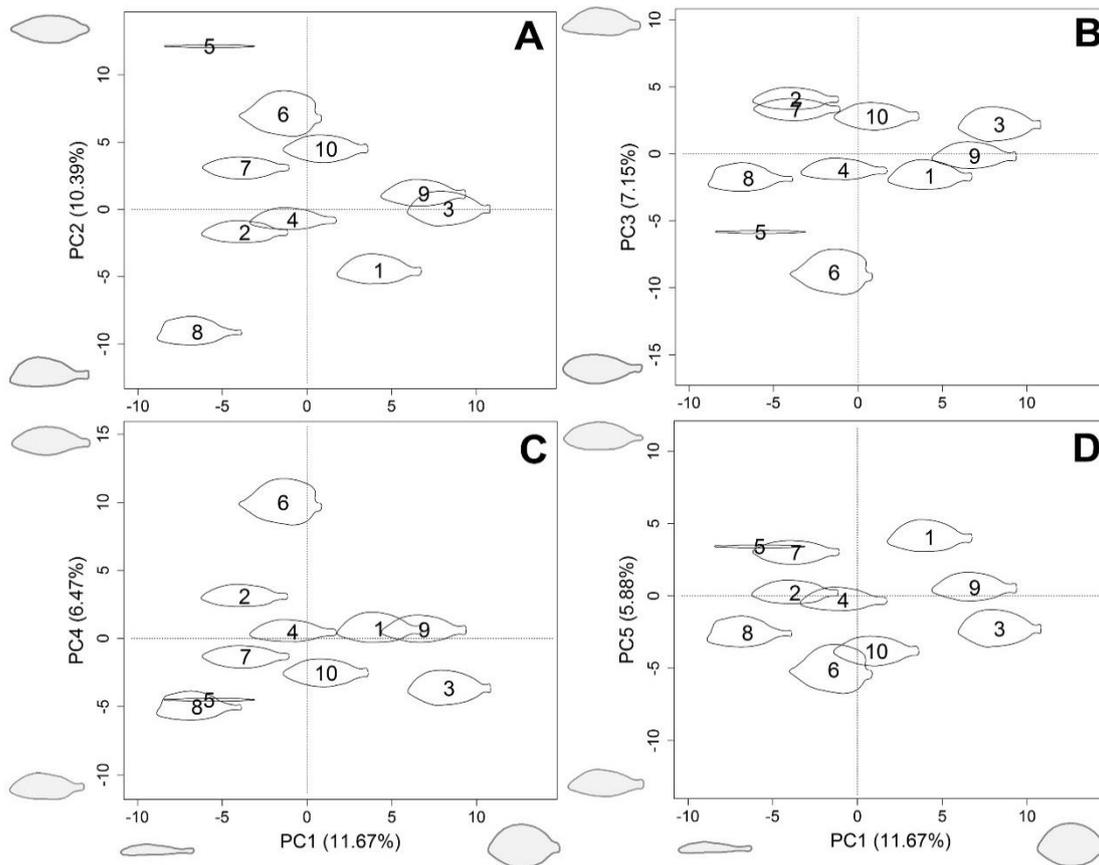
respectivamente, indicando uma forte relação entre a forma do corpo dos peixes e sua classificação taxonômica (Tabela 2).

**Tabela 2.** Níveis corretamente classificados pela Análise de Discriminante Linear na Validação cruzada leave-one-out.

Nível	Validação cruzada leave-one-out	
	Observações corretamente classificadas/Observações totais	% Observações corretamente classificadas
Grupo	1253/1318	95.1
Ordem	1180/1318	89.5
Família	1005/1318	76.3
Espécie	916/1318	69.4

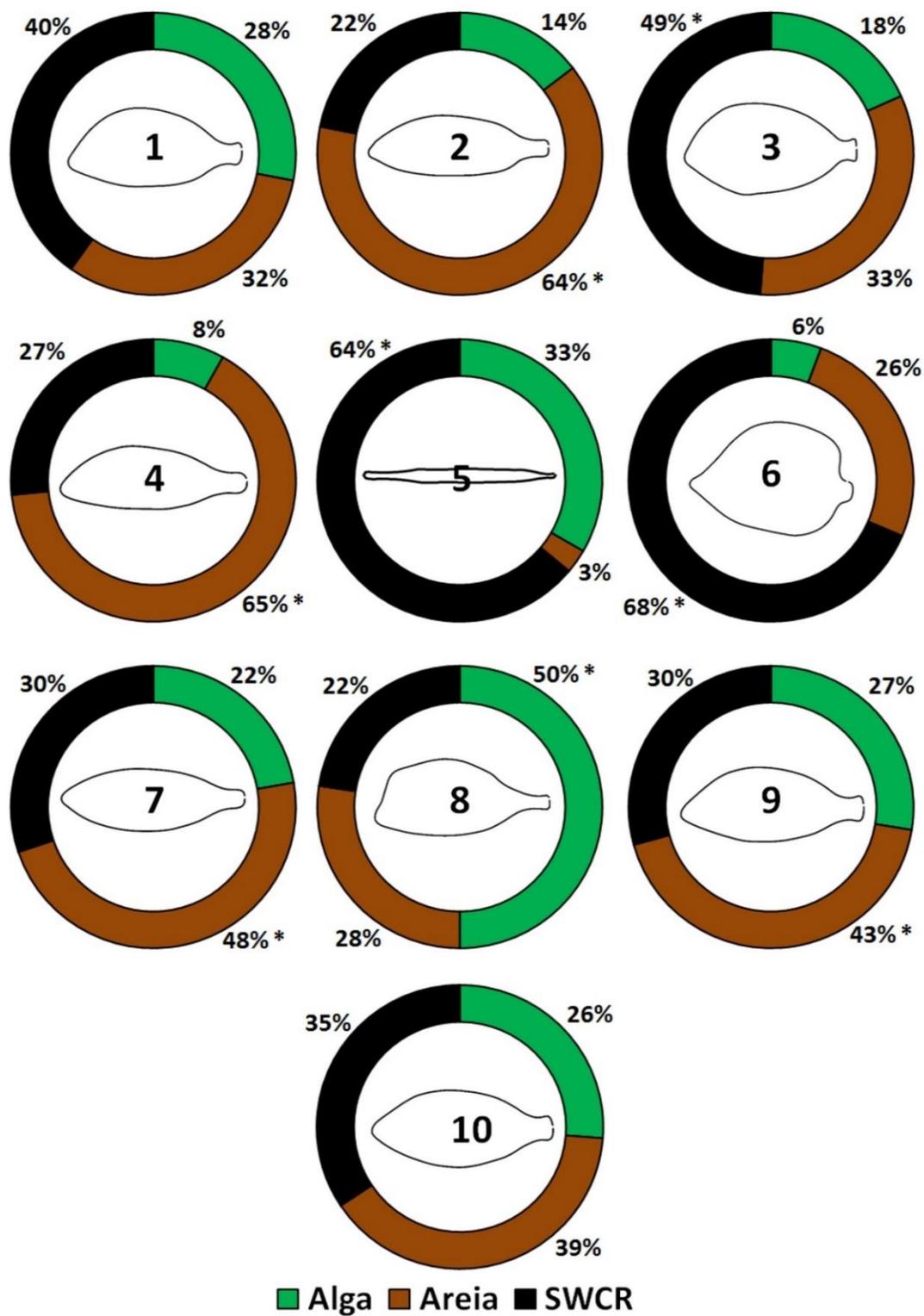
Os gráficos de dispersão entre CP1 vs. CP2, CP1 vs. CP3, CP1 vs. CP4 e CP1 vs. CP5 mostraram as médias dos CPs para os 10 grupos formados, indicando a variação das formas dos grupos em relação à variação explicada por cada CP (Fig. 5). O grupo 1 apresentou a forma mais alongada (maior média para CP1) e cabeça mais pontiaguda (maior média para CP2) (Fig. 5A). O grupo 6 teve a menor média para CP3 (forma do corpo mais redonda) (Fig. 5B), porém com a cabeça pontiaguda (valores positivos para CP2, Fig. 5A) e os maiores ângulos entre o pedúnculo caudal e a região da nadadeira anal (maior média para CP4, Fig. 5C).

O grupo 8 apresentou uma forma altamente relacionada com o extremo negativo do CP2 (região ventral plana, Fig. 5A), e diferente do grupo 3, foi o que apresentou a menor média para o CP4, que corresponde a menores ângulos entre o pedúnculo e a região da nadadeira anal (Fig. 5C). O grupo 4 foi o que apresentou os menores valores médios para os 5 primeiros CPs, fazendo com que sua posição sempre fique em torno da origem, caracterizando uma forma média entre todos os CPs. O Apêndice A4 mostrou os gráficos de dispersão entre CP1 vs. CP2, CP1 vs. CP3, CP1 vs. CP4 e CP1 vs. CP5 para médias dos CPs das 51 espécies analisadas e seus respectivos grupos.



**Fig. 5.** Média dos CPs para os 10 grupos, plotadas para CP1 vs. CP2 (A), CP1 vs. CP3 (B), CP1 vs. CP4 (C) e CP1 vs. CP5 (D).

A proporção dos tipos de fundo em relação aos grupos foi significativa (teste qui-quadrado,  $p < 0.05$ ), com exceção dos grupos 1 e 10, onde não houve associação significativa com um dado tipo de fundo (Fig. 6, Tabela 3). As formas observadas, respectivamente, nos grupos 2, 4, 7 e 9 foram mais presentes em fundo do tipo areia, os grupos 3, 5 e 6 foram mais relacionados com o fundo do tipo SWCR (areia com corais e rochas), enquanto o grupo 8 foi o único que a presença foi maior em fundo do tipo alga.



**Fig. 6.** Grupos relacionados com o tipo de habitat do fundo (Alga, Areia ou SWCR – Areia com corais e rochas). \*Diferença significativa (teste qui-quadrado,  $p < 0.05$ ).

**Tabela 3.** Teste do Qui-quadrado ( $\chi^2$ ) das diferenças dos grupos em relação aos tipo do habitat de fundo (Alga, Areia e SWCR – Areia com corais e rochas).

<b>Grupo</b>	<b>Alga (%)</b>	<b>Areia (%)</b>	<b>SWCR (%)</b>	<b>p-valor</b>	<b><math>\chi^2</math></b>
1	28	32	40	0.1550	3.73 <sup>ns</sup>
2	15	<b>64</b>	22	2.32 x 10 <sup>-19</sup>	85.82 *
3	18	33	<b>49</b>	0.0002	17.16 *
4	8	<b>65</b>	27	9.11 x 10 <sup>-87</sup>	396.23 *
5	33	3	<b>64</b>	2.70 x 10 <sup>-7</sup>	30.25 *
6	6	26	<b>69</b>	8.83 x 10 <sup>-8</sup>	32.49 *
7	22	<b>48</b>	30	6.97 x 10 <sup>-5</sup>	19.14 *
8	<b>50</b>	27	23	0.0025	11.95 *
9	28	<b>43</b>	29	0.0229	7.55 *
10	26	39	34	0.1416	3.91 <sup>ns</sup>

ns: não significativo ( $p > 0.05$ ), \* diferença significativa ( $p < 0.05$ )

#### 4. Discussão

O padrão de forma alongado predominou nos resultados encontrados na análise de componentes principais, ou seja, a maioria das espécies apresentou um maior comprimento do que altura do corpo (Fig. 5). O mesmo foi observado para os grupos formados, que apresentaram um padrão de forma do corpo alongado, exceto o grupo 6 (Fig. 4), sendo essa característica mais explicada pelo CP1 (Fig. 3). Claverie and Wainwright (2014) concluíram que o padrão de forma do corpo alongado foi o mais predominante em peixes recifais. Ward and Brainerd (2007) indicam que o padrão alongado em Actinopterygii é uma mudança evolutiva que está relacionada com a quantidade e tamanho de vértebras da coluna vertebral dos peixes. De fato a forma do corpo dos peixes demonstrou uma forte relação taxonômica com as espécies estudadas (Tabela 2).

Funcionalmente, o corpo alongado tem sido discutido em diversos estudos, o mesmo é atribuído a uma melhor performance de nado relacionada com a capacidade de percorrer maiores distâncias e a um nado do tipo cruzeiro (Webb, 1982, 1984), a maiores velocidades atingidas pelo peixe (Grubich et al., 2008), e ao favorecimento de um maior comportamento predador-voraz, onde essa forma é frequentemente encontrada para espécies predadoras, reofílicas e piscívoras (Ehlinger and Wilson, 1998; López-Fernández et al., 2012; Astudillo-Clavijo et al., 2015). O grupo 5 foi o que apresentou a forma mais alongada, sendo unicamente composto pelos peixes-trombeta (ordem

Syngnathiformes, Tabela 1), que são peixes recifais piscívoros que modificam suas táticas de caça, e considerados altamente predadores (Auster, 2008).

Fatores ecológicos como o nível de predação no ambiente também podem influenciar na forma dos peixes. Espécies de peixes que vivem sob regime de alta predação tendem a possuir uma forma do corpo mais alongada, muito provavelmente essa mudança está relacionada com a capacidade de fuga, outras características como mudanças na profundidade do corpo e posição da boca também podem ser observadas (Walker, 1997; Walker and Bell, 2000; Burns et al., 2009).

A forma do corpo mais discoide (i.e. mais profundo), diferente do corpo alongado, está relacionada a uma maior capacidade de execução de manobras laterais (guinadas) (Webb, 1984). Funcionalmente, essa forma tem sido relacionada a peixes que possuem um nado mais lento (Webb, 1982, 1984) e à hábitos alimentares do tipo herbívoro, bentônico, epibentônico ou detritívoro (Costa and Cataudella, 2006; López-Fernández et al., 2012). Diante disso, o grupo 6, representado pela família Chaetodontidae, é o que apresenta a maior manobrabilidade comparado com os demais grupos (Fig. 4). Porém, outras características secundárias como morfologia das nadadeiras (Fulton et al., 2005) e musculatura do corpo (Altringham and Ellerby, 1999) controlam funções como nado e velocidade nos peixes.

Dessa forma, a morfologia do peixe também pode limitar a sua flexibilidade alimentar. Como é o caso de peixes estritamente predadores piscívoros, que ficam restritos a uma dieta rígida e definida, devido a sua morfologia altamente especializada, e que impede dele explorar recursos alternativos (Collar et al., 2009; López-Fernández et al., 2012). Portanto, grupos intermediários que apresentaram uma forma média para os CPs (i.e. na origem, Fig. 5) possuem uma maior plasticidade funcional justamente por não terem formas tão extremas (por exemplo, o grupo 4) e nichos ecológicos tão definidos.

O CP2 relacionou-se com a posição da boca dos indivíduos (Fig. 3) e a região mais alta do corpo. Os grupos 5 e 6 foram os que apresentaram os maiores valores positivos para esse componente (Fig. 5A). Esses grupos tiveram a região da cabeça pontiaguda localizados na porção média do corpo dorso-ventralmente, bem como a maior altura localizada na porção média do corpo, por exemplo as famílias Aulostomidae e Fistulariidae (peixes-trombeta representantes do grupo 5) e família Chaetodontidae (peixes-borboleta representantes do grupo 6).

A forma posterior do corpo mais pontiaguda em peixes (i.e. cabeça), exerce funções importante na performance de nado desses indivíduos, pois aumenta a aerodinâmica do peixe dentro d'água. Uma consequência disso é uma maior velocidade (Liao, 2002). Essa característica foi mais evidente para o grupo 5 (peixes-trombeta), devido ao seu corpo alongado e a forma da cabeça pontiaguda. A outra característica explicada pelo CP2 foi a maior altura localizada na porção média do corpo, muito mais perceptível na forma do grupo 6 (Chaetodontidae). O corpo discoide desses peixes oferecem a esses indivíduos uma maior manobrabilidade (Astudillo-Clavijo et al., 2015), muito provavelmente devido ao habitat de recifes de corais que a família Chaetodontidae preferencialmente habitam (Pratchett and Berumen, 2008). Contudo, ambos os grupos (5 e 6) apresentaram formas da cabeça extremamente pontudas. Essa característica representa o comportamento alimentar desses peixes, onde a captura da presa é realizada por uma mandíbula protrátil, alongada e potente, o que aumenta a velocidade e eficiência do ataque (Motta, 1988; Auster, 2008).

O extremo negativo do CP2 foi altamente relacionado com o grupo 8, que são os peixes-cofre (família Ostracidae). A forma robusta com a região ventral plana, maior altura deslocada para região posterior do corpo (cabeça), e a boca posicionada para região ventral do corpo (boca subterminal), sugerem que a forma desse grupo está muito relacionada a um hábito de vida bentônico, vivendo em contato com o substrato (Pouilly et al., 2003). Uma boca subterminal é indicativo que a espécie tem o hábito de se alimentar no fundo (Ward-Campbell et al., 2005; Pessanha et al., 2015). Os peixes-cofre possuem uma carapaça óssea externa rígida que torna seu corpo inflexível, somado a isso, um corpo achatado na região ventral fazem com que esses peixes possuam baixas velocidades e performance de nado (Hove et al., 2001). Contudo, hipóteses sugerem que esses animais utilizam de movimentos específicos das nadadeiras criando pequenos vórtices que impulsionam o corpo, otimizando assim a manobrabilidade (Van Wassenbergh et al., 2015).

A família Chaetodontidae, pertencente ao grupo 6, foi a que mais diferenciou-se quando analisados os CPs 3 e 4 (Fig. 5B e Fig. 5C). De fato, os peixes-borboleta possuem a forma redonda, com regiões ventral e dorsal convexas (extremo negativo do CP3, Fig. 3) e maiores ângulos entre o pedúnculo e a região da nadadeira anal (extremo positivo do CP4, Fig. 3). As nadadeiras não foram analisadas nesse estudo, porém pesquisas sobre hidrodinâmica dos peixes, têm descrito que a nadadeira anal possui a função de estabilizar

o corpo dentro da coluna d'água, que em conjunto com a nadadeira dorsal reduzem a ação de forças externas como a turbulência da água (Lauder and Drucker, 2004; Standen and Lauder, 2005).

O CP5 explicou a variação da altura do pedúnculo caudal (Fig. 3). O pedúnculo caudal é importante na propulsão e estabilização do corpo dos peixes, onde pedúnculos profundos estão mais relacionados a manobrabilidade por oferecerem uma maior área para realização de movimentos laterais (grupo 6, Chaetodontidae), e pedúnculos rasos a um nado contínuo, como o de grandes peixes migratórios (por exemplo atuns) (Webb, 1982). Pedúnculos caudais estreitos também têm sido relacionados com espécies que possuem um ataque rápido de captura da presa (Pessanha et al., 2015). De fato, o grupo 5 apresentou valores positivos para o CP5, representados pelos peixes-trombeta, que são peixes que possuem um ataque rápido na captura de suas presas (Auster, 2008).

A forma do corpo dos peixes e a sua expressão fenotípica está sujeita a muitas pressões seletivas diferentes. Por exemplo, sabe-se que a forma do corpo tem uma relação com a performance de nado (Webb, 1984), contudo outros fatores externos, como o nicho alimentar (López-Fernández et al., 2012; Astudillo-Clavijo et al., 2015), taxa de predação (Walker, 1997; Burns et al., 2009), e velocidade do fluxo da água (Langerhans et al., 2003), também influenciam na forma do corpo dos peixes. Portanto, a interação de muitas características diferentes com muitos fatores externos diferentes podem criar restrições fenotípicas, onde apenas as mudanças que exercem maiores efeitos na forma do corpo serão selecionadas (Reid and Peichel, 2010).

A variação da forma dos peixes com relação ao tipo de habitat de fundo mostrou que a maioria dos grupos estiveram relacionados com o fundo do tipo areia (grupos 2, 4, 7, e 9) e do tipo SWCR (grupos 3, 5 e 6) (Fig. 6, Tabela 3). Nos grupos relacionados com o fundo do tipo areia foi encontrado um padrão de corpo alongado. O ambiente mais exposto (como um habitat de fundo composto em sua maior parte de areia) possui um maior fluxo de água devido a uma alta velocidade da correnteza (Johansen, 2014). Portanto, os peixes adaptados nesse tipo de ambiente terão que desempenhar uma maior velocidade durante o nado para romper as barreiras físicas impostas pelo meio (Liao, 2002). Uma consequência direta disso é que esses indivíduos vão possuir formas do corpo mais aerodinâmicas e alongadas (Langerhans et al., 2003; Langerhans, 2008; Foster et al., 2015).

Os grupos relacionados com o ambiente estruturado e abrigado (SWCR – fundo de areia com corais e rochas) apresentaram as formas mais extremas: formas mais alongadas (grupo 5) e formas mais altas (grupos 3 e 6). Um ambiente estruturado, como o de recifes de corais, possui uma menor velocidade de correnteza (Johansen, 2014), consequentemente, os indivíduos adaptados a esse tipo de ambiente necessitam de uma maior execução de manobras (Webb, 1984; Claverie and Wainwright, 2014), como as famílias de peixes recifais Chaetodontidae (grupo 6) (Motta, 1988; Pratchett and Berumen, 2008) e Acanthuridae (grupo 3) (Dias et al., 2001).

Apesar do grupo 5 ter a forma mais comprimida dorso-ventralmente, o mesmo esteve relacionado com o fundo do tipo SWCR (Fig. 6). Essa relação pode estar associada ao fato desse ambiente estruturado apresentar um emaranhado de tocas, galerias e pequenas passagens, que possibilitam os peixes-trombeta (grupo 5) a ocupar esse ambiente por terem a forma do corpo alongada. Um padrão semelhante é observado em moreias e enguias (ordem Anguilliformes) (Mehta et al., 2010). O gênero *Luciogobius* desenvolveram adaptações evolutivas para habitar ambientes extremamente estruturados, alongando o corpo e aumentando a segmentação da coluna vertebral (Yamada et al., 2009). Portanto, ambientes estruturados, como os recifes de corais, favorecem formas completamente discoides, adaptadas a uma maior manobrabilidade, e à formas extremamente alongadas, favorecendo não só a capacidade desses indivíduos transitar nesse tipo de habitat, como também servindo de abrigo.

O número de espécies que fazem parte dos grupos 1, 4, 7 e 10 foi superior a 30% do total de espécies analisadas (51 espécies) no presente estudo (ver Apêndice A3), demonstrando que essas formas médio-alongadas (nem muito comprimidas e/ou nem muito profundas, valores médios dos CPS) apresentaram uma maior diversidade de espécies. Os grupos 1 e 10 não tiveram associação significativa com nenhum tipo de habitat de fundo (Fig. 6, Tabela 3), caracterizando um padrão de forma adaptado a transitar em todos os tipos de ambientes (alga, areia e SWCR). Portanto, fica evidente o quanto as formas representadas pelos grupos 1 e 10 podem estar relacionadas com uma maior conectividade dos tipos de ambientes de fundo, pois além de representarem uma maior diversidade de peixes (mais de 30% das espécies analisadas apresentaram esses padrões de forma corporal) as mesmas podem ser encontradas em diversos tipos de habitats, facilitando a conexão entre os diversos ecossistemas de fundo marinhos da plataforma continental.

Eduardo et al. (2018) classificou as espécies mais abundantes e frequentes na área de estudo da plataforma continental do nordeste do Brasil, e muitas dessas espécies (*Haemulon aurolineatum*, *Haemulon plumierii*, *Holocentrus adscensionis*, *Lutjanus synagris* e *Pseudupeneus maculatus*) possuem forma do corpo representadas pelos grupos 1 e 10 (ver Apêndice A3), confirmando que esse padrão de forma (médio-alongadas) confere as espécies uma maior dispersão e conseqüentemente uma conexão entre esses ambientes. Dessa forma a compreensão funcional da forma dos peixes é importante para o entendimento da conectividade nos ambientes, o uso dos ecossistemas e o ciclo de vida de diversas espécies, principalmente devido a elevada degradação dos ambientes marinhos acentuada nas últimas décadas (Crooks and Sanjayan, 2006).

## **5. Conclusões**

A Análise de Fourier Elíptica mostrou ser eficiente no estudo morfológico da forma de peixes. A funcionalidade ligada a forma do corpo inferiu a respeito de desempenho de natação, onde formas mais alongadas estão relacionadas com maiores velocidades de natação, enquanto formas altas com corpo profundos a uma capacidade de realizar manobras. Essas características estiveram diretamente relacionadas com o tipo de habitat de fundo: formas que vivem em ambiente aberto (fundo de areia) necessitam de corpos mais alongados e aerodinâmicos devido a fatores físicos do meio, como velocidade da correnteza. Entretanto, o ambiente estruturado (SWCR) favorece formas extremas, um corpo extremamente alongado (peixes-trombetas) ou um corpo profundo e alto (por exemplo família Chaetodontidae). Formas médio-alongadas foram as mais presentes entre os peixes demersais analisados, as mesmas relacionaram-se com uma maior diversidade de espécies e conectividade entre os tipos habitats de fundo que compõe a plataforma continental marinha do nordeste do Brasil.

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Aguirre, W., Prado, P.J., 2018. Guía práctica de morfometría geométrica: Aplicaciones em la Ictiología. Pontificia Universidad Católica del Ecuador Sede Esmeraldas (PUCESE), Ecuador, 104 pp.
- Altringham, J.D., and Ellerby, D.J., 1999. Fish swimming: patterns in muscle function. *The Journal of Experimental Biology* 202, 3397-3403.
- Antonucci, F., Costa, C., Aguzzi, J., Cataudella, S., 2009. Ecomorphology of morpho-functional relationships in the family of Sparidae: A quantitative statistic approach. *Journal of Morphology* 270, 843-855. <https://doi.org/10.1002/jmor.10725>
- Astudillo-Clavijo, V., Arbour, J.H., López-Fernández, H., 2015. Selection towards different adaptive optima drove the early diversification of locomotor phenotypes in the radiation of Neotropical geophagine cichlids. *BMC Evolutionary Biology* 15, 1-13. <https://doi.org/10.1186/s12862-015-0348-7>
- Auster, P.J., 2008. Predation tactics of trumpetfish in midwater. *Neotropical Ichthyology* 6, 289-292.
- Baylac, M., and Frieß, M., 2005. Fourier Descriptors, Procrustes Superimposition, and Data Dimensionality: An example of cranial shape analysis in modern human populations. In: Slice, D.E. (Ed.), *Modern morphometrics in physical anthropology*. Kluwer Academic - Plenum Publishers, New York, pp. 145-165.
- Berkstrom, C., Lindborg, R., Thyresson, M., Gullstrom, M., 2013. Assessing connectivity in a tropical embayment: Fish migrations and seascape ecology. *Biological Conservation* 166, 43-53. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2013.06.013>
- Bertrand, A., 2017. ABRACOS 2 cruise, RV Antea. <https://doi.org/10.17600/17004100>
- Bonhomme, V., Sandrine, P., Gaucherel, C., Claude, J., 2014. Momocs: Outline Analysis Using R. *Journal of Statistical Software* 56. <https://doi.org/10.18637/jss.v056.i13>
- Bostanci, D., Polat, N., Kurucu, G., Yedier, S., Kontas, S., Darçin, M., 2015. Using otolith shape and morphometry to identify four *Alburnus* species (*A. chalcoides*, *A. escherichii*, *A. mossulensis* and *A. tarichi*) in Turkish inland waters. *Journal of Applied Ichthyology*, 1-10. <https://doi.org/10.1111/jai.12860>
- Breda, L., Oliveira, E.F., Goulart, E., 2005. Ecomorfologia de locomoção de peixes com enfoque para espécies neotropicais. *Maringá* 27, 371-381.
- Burke, N., Brophy, D., King, P.A., 2008. Shape analysis of otolith annuli in Atlantic herring (*Clupea harengus*); a new method for tracking fish populations. *Fisheries Research* 91, 133-143. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2007.11.013>
- Burns, J.G., Di Nardo, P., Rodd, F.H., 2009. The role of predation in variation in body shape in guppies *Poecilia reticulata*: a comparison of field and common garden

- phenotypes. *Journal of Fish Biology* 75, 1144-1157. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2009.02314.x>
- Camargo-Neto, J., Meyer, G.E., Jones, D.D., Samal, A.K., 2006. Plant species identification using Elliptic Fourier leaf shape analysis. *Computers and Electronics in Agriculture* 50, 121-134. <https://doi.org/10.1016/j.compag.2005.09.004>
- Carpenter, K.E, 2002a. The living marine resources of the Western Central Atlantic - Volume 2: Bony fishes part 1 (Acipenseridae to Grammatidae). FAO, Rome, 773 pp.
- Carpenter, K.E, 2002b. The living marine resources of the Western Central Atlantic - Volume 3: Bony fishes part 2 (Opistognathidae to Molidae), sea turtles and marine mammals. FAO, Rome, 752 pp.
- Claverie, T., and Wainwright, P.C., 2014. A morphospace for reef fishes: Elongation is the dominant axis of body shape evolution. *Plos One* 9, e112732. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0112732>
- Collar, D.C., O'Meara, B.C., Wainwright, P.C., Near, T.J., 2009. Piscivory limits diversification of feeding morphology in centrarchid fishes. *Evolution* 63, 1557-1573. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2009.00626.x>
- Collyer, M.L., Sekora, D.J., Adams, D.C., 2015. A method for analysis of phenotypic change for phenotypes described by high-dimensional data. *Heredity* 115, 357-365. <https://doi.org/10.1038/hdy.2014.75>
- Costa, C., and Cataudella, S., 2006. Relationship between shape and trophic ecology of selected species of Sparids of the Caprolace coastal lagoon (Central Tyrrhenian sea). *Environmental Biology of Fishes* 78, 115-123. <https://doi.org/10.1007/s10641-006-9081-9>
- Costa, C., Vandeputte, M., Antonucci, F., Boglione, C., Menesatti, P., Cenadelli, S., Parati, K., Chavanne, H., Chatain, B., 2010. Genetic and environmental influences on shape variation in the European sea bass (*Dicentrarchus labrax*). *Biological Journal of the Linnean Society* 101, 427-436.
- Cowen, R., and Sponaugle, S., 2009. Larval dispersal and marine population connectivity. *Annual Review of Marine Science* 1, 443-466. <https://doi.org/10.1146/annurev.marine.010908.163757>
- Craig, M.T., Eble, J.A., Bowen, B.W., Robertson, D.R., 2007. High genetic connectivity across the Indian and Pacific Oceans in the reef fish *Myripristis berndti* (Holocentridae). *Marine Ecology Progress Series* 334, 245-254.
- Crampton, J.S., 1995. Elliptic fourier shape analysis of fossil bivalves: some practical considerations. *Lethaia* 28, 179-186.
- Crooks, K.R., and Sanjayan, M., 2006. Connectivity conservation: maintaining connections for nature. In: Crooks, K.R., and Sanjayan, M. (Eds.), *Connectivity*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 1-19.

- Dalayap, R.M., Torres, M.A.J., Demayo, C.G., 2011. Landmark and outline methods in describing petal, sepal and labellum shapes of the flower of mokara orchid varieties. *International Journal of Agriculture & Biology* 13, 652-658.
- Dias, T.L.P., Rosa, I.L., Feitoza, B.M., 2001. Food resource and habitat sharing by the three western south atlantic surgeonfishes (Teleostei: Acanthuridae: Acanthurus) off Paraíba Coast, North-eastern Brazil. *Journal of Ichthyology and Aquatic Biology* 5, 1-10.
- Diaz, G., Cappai, C., Setzu, M.D., Sirigu, S., Diana, A., 2008. Elliptical Fourier descriptors of cell and nuclear shapes. In: Lestrel, P.E. (Ed), *Fourier descriptors and their applications in biology*. Cambridge University Press, Cambridge (UK), pp. 307-321.
- Dorenbosch, M., Verberk, W.C.E.P., Nagelkerken, I., van der Velde, G., 2007. Influence of habitat configuration on connectivity between fish assemblages of Caribbean seagrass beds, mangroves and coral reefs. *Marine Ecology Progress Series* 334, 103-116.
- Duarte-Neto, P., Lessa, R., Stosic, B., Morize, E., 2008. The use of sagittal otoliths in discriminating stocks of common dolphinfish (*Coryphaena hippurus*) off northeastern Brazil using multishape descriptors. *ICES Journal of Marine Science* 65, 1144-1152.
- Eduardo, L.N., Frédou, T., Lira, A.S., Ferreira, B.P., Bertrand, A., Ménard, F., Frédou, F.L., 2018. Identifying key habitat and spatial patterns of fish biodiversity in the tropical Brazilian continental shelf. *Continental Shelf Research*. <https://doi.org/10.1016/j.csr.2018.07.002>
- Ehlinger, T.J., and Wilson, D.S., 1998. Complex foraging polymorphism in bluegill sunfish. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 85, 1878-1882.
- Farré, M., Tuset, V.M., Cartes, J.E., Massutí, E., Lombarte, A., 2016a. Depth-related trends in morphological and functional diversity of demersal fish assemblages in the western Mediterranean Sea. *Progress in Oceanography* 147, 22-37.
- Farré, M., Tuset, V.M., Maynou, F., Recasens, L., Lombarte, A., 2016b. Selection of landmarks and semilandmarks in fishes for geometric morphometric analyses: a comparative study based on analytical methods. *Scientia Marina* 80, 000-000. <https://doi.org/10.3989/scimar.04280.15A>
- Faye, D., Le Loc'h, F., Thiaw, O.T., Morais, L.T., 2012. Mechanisms of food partitioning and ecomorphological correlates in ten fish species from a tropical estuarine marine protected area (Bamboung, Senegal, West Africa). *African Journal of Agricultural Research* 7, 443-455.
- Ferson, S., Rohlf, F.J., Koehn, R.K., 1985. Measuring shape variation of two-dimensional outlines. *Systematic Zoology* 34, 59-68.

- Fornel, R., and Cordeiro-Estrela, P., 2012. Morfometria geométrica e a quantificação da forma dos organismos. In: Marinho, J.R., Hepp, L.U., Fornel, R. (Eds.), Temas em Biologia: Edição comemorativa aos 20 anos do Curso de Ciências Biológicas e aos 5 anos do PPG-Ecologia da URI Campus de Erechim. 1ed. Rio Grande do Sul, EDIFAPES, pp. 101-120.
- Foster, K., Bower, L., Piller, K., 2015. Getting in shape: habitat-based morphological divergence for two sympatric fishes. *Biological Journal of the Linnean Society* 114, 152-162.
- Freire, K.M.F., and Pauly, D., 2010. Fishing down Brazilian marine food webs, with emphasis on the east Brazil large marine ecosystem. *Fisheries Research* 105, 57-62.
- Froese, R., and Pauly, D., 2017. FishBase. World Wide Web electronic publication. [www.fishbase.org](http://www.fishbase.org), version (10/2017).
- Fruciano, C., Tigano, C., Ferrito, V., 2012. Body shape variation and colour change during growth in a protogynous fish. *Environmental Biology of Fishes* 94, 615-622.
- Fulton, C.J., Bellwood, D.R., Wainwright, P.C., 2005. Wave energy and swimming performance shape coral reef fish assemblages. *Proceedings of the Royal Society B* 272, 827-832. <https://doi.org/10.1098/rspb.2004.3029>
- Gagliano, M., and McCormick, M.I., 2004. Feeding history influences otolith shape in tropical fish. *Marine Ecology Progress Series* 278, 291-296.
- Gillanders, B.M., 2005. Using elemental chemistry of fish otoliths to determine connectivity between estuarine and coastal habitats. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 64, 47-57. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2005.02.005>
- Grubich, J.R., Rice, A.N., Westneat, M.W., 2008. Functional morphology of bite mechanics in the great barracuda (*Sphyraena barracuda*). *Zoology* 111, 16-29. <https://doi.org/10.1016/j.zool.2007.05.003>
- Guill, J.M., Hood, C.S., Heins, D.C., 2003. Body shape variation within and among three species of darters (Perciformes: Percidae). *Ecology of Freshwater Fish* 12, 134-140.
- Haimovici, M., Andriquetto-Filho, J.M., Sunyé, P.S., 2014. A pesca marinha e estuarina no Brasil: estudos de caso multidisciplinares. Universidade Federal do Rio Grande, Rio Grande, 191 pp.
- Herkza, S.Z., 2005. Assessing connectivity of estuarine fishes based on stable isotope ratio analysis. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 64, 58-69. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2005.02.006>
- Hogan, J.D., Thiessen, R.J., Heath, D.D., 2010. Variability in connectivity indicated by chaotic genetic patchiness within and among populations of a marine fish. *Marine Ecology Progress Series* 417, 263-275.

- Hove, J.R., O'Bryan, L.M., Gordon, M.S., Webb, P.W., Weihs, D., 2001. Boxfishes (Teleostei: Ostraciidae) as a model system for fishes swimming with many fins: kinematics. *The Journal of Experimental Biology* 204, 1459-1471.
- Jacobshagen, B., 2008. Craniofacial variability in the Hominodea. In: Lestrel, P.E. (Ed.), *Fourier descriptors and their applications in biology*. Cambridge University Press, Cambridge (UK), pp. 227-249.
- Jawad, L.A., Hoedemakers, K., Ibáñez, A.L., Ahmed, Y.A., Abu El-Regal, M.A., Mehanna, S.F., 2017. Morphology study of the otoliths of the parrotfish, *Chlorurus sordidus* (Forsskal, 1775) and *Hipposcarus harid* (Forsskal, 1775) from the Red Sea coast of Egypt (Family: Scaridae). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*. <https://doi.org/10.1017/S0025315416002034>
- Johansen, J.L., 2014. Quantifying water flow within aquatic ecosystems using load cell sensors: a profile of currents experienced by coral reef organisms around Lizard Island, Great Barrier Reef, Australia. *Plos One* 9, e83240. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0083240>
- Jones, G.P., Almany, G.R., Russ, G.R., Sale, P.F., Steneck, R.S., van Oppen, M.J.H., Willis, B.L., 2009. Larval retention and connectivity among populations of corals and reef fishes: history, advances and challenges. *Coral Reefs* 28, 307-325. <https://doi.org/10.1007/s00338-009-0469-9>
- King, M., 2007. *Fisheries biology, assessment and management*, 2<sup>a</sup> ed. Blackwell Publishing, Oxford, 382 pp.
- Kirchheim, P.D., and Goulart, E., 2010. Ecomorfologia de predação e antipredação em Siluriformes (Osteichthyes). *Oecologia Australis* 14, 550-568.
- Kuhl, F., and Giardina, C.R., 1982. Elliptic fourier features of a closed contour. *Computer Graphics and Image Processing* 18, 236-258.
- Kumar, K.V.A., Tuset, V.M., Manjebraayakath, H., Sumod, K.S., Sudhakar, M., Otero-Ferrer, J.L., Lombarte, A., 2017. Functional approach reveals low niche overlap among common deep-sea fishes from the south-eastern Arabian Sea. *Deep-Sea Research I* 119, 16-23.
- Langerhans, R.B., 2008. Predictability of phenotypic differentiation across flow regimes in fishes. *Integrative and Comparative Biology* 48, 750-768. <https://doi.org/10.1093/icb/icn092>
- Langerhans, R.B., Layman, C.A., Langerhans, A.K., Dewitt, T.J., 2003. Habitat-associated morphological divergence in two Neotropical fish species. *Biological Journal of the Linnean Society* 80, 689-698.
- Lauder, G.V., and Drucker, E.G., 2004. Morphology and experimental hydrodynamics of fish fin control surfaces. *IEEE Journal of Oceanic Engineering* 29, 556-571.

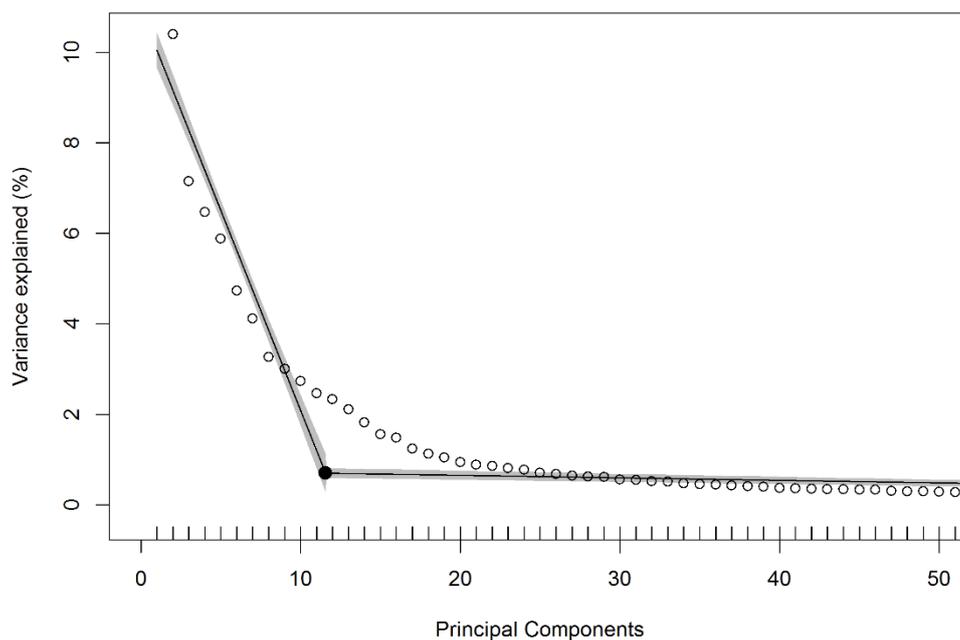
- Lessa, R.P., Nóbrega, M.F., Bezerra-Junior, J.L., 2004. Dinâmica de Populações e Avaliação de Estoques dos Recursos Pesqueiros da Região Nordeste – Volume II, 2<sup>a</sup> ed. Universidade Federal Rural de Pernambuco, Recife, 246 pp.
- Lestrel, P.E., 2008. Fourier descriptors and their applications in biology. Cambridge University Press, Cambridge (UK), 466 pp.
- Liao, J.C., 2002. Swimming in needlefish (Belonidae): anguilliform locomotion with fins. *The Journal of Experimental Biology* 205, 2875-2884.
- Lombarte, A., Palmer, M., Matallanas, J., Gómez-Zurita, J., Morales-Nin, B., 2010. Ecomorphological trends and phylogenetic inertia of otolith sagittae in Nototheniidae. *Environmental Biology of Fishes* 89, 607-618. <https://doi.org/10.1007/s10641-010-9673-2>
- López-Fernández, H., Winemiller, K.O., Montaña, C., Honeycutt, R.L., 2012. Diet-morphology correlations in the radiation of South American Geophagine Cichlids (Perciformes: Cichlidae: Cichlinae). *Plos One* 7, e33997. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0033997>
- Loy, A., Boglione, C., Gagliardi, F., Ferrucci, L., Cataudella, S., 2000a. Geometric morphometrics and internal anatomy in sea bass shape analysis (*Dicentrarchus labrax* L., Moronidae). *Aquaculture* 186, 33-44.
- Loy, A., Busilacchi, S., Costa, C., Ferlin, L., Cataudella, S., 2000b. Comparing geometric morphometrics and outline fitting methods to monitor fish shape variability of *Diplodus puntazzo* (Teleostea: Sparidae). *Aquacultural Engineering* 21, 271-283.
- Marcil, J., Swain, D.P., Hutchings, J.A., 2006. Countergradient variation in body shape between two populations of Atlantic cod (*Gadus morhua*). *Proceedings of the Royal Society B* 273, 217-223. <https://doi.org/10.1098/rspb.2005.3306>
- McMahon, K., Berumen, M.L., Thorrold, S.R., 2012. Linking habitat mosaics and connectivity in a coral reef seascape. *PNAS* 109, 15372-15376. <https://doi.org/10.1073/pnas.1206378109>
- Mebatsion, H.K., Paliwal, J., Jayas, D.S., 2012. Evaluation of variations in the shape of grain types using principal components analysis of the elliptic Fourier descriptors. *Computers and Electronics in Agriculture* 80, 63-70. <https://doi.org/10.1016/j.compag.2011.10.016>
- Mehta, R.S., Ward, A.B., Alfaro, M.E., Wainwright, P.C., 2010. Elongation of the body in eels. *Integrative and Comparative Biology* 50, 1091-1105. <https://doi.org/10.1093/icb/icq075>
- Mingoti, S.A., 2007. Análise de dados através de métodos de estatística multivariada: Uma abordagem aplicada. Editora UFMG, Minas Gerais (BH), 297 pp.
- Ministério da Pesca e Aquicultura (MPA), 2011. Boletim Estatístico da Pesca e Aquicultura – 2011. Ministério da Pesca e Aquicultura, Brasília, 60 pp.

- Mojekwu, T.O., and Anumudu, C.I., 2015. Advanced techniques for morphometric analysis in fish. *Journal of Aquaculture Research & Development* 6, 1-6. <https://doi.org/10.4172/2155-9546.1000354>
- Motta, J.P., Norton, S.F., Luczkovich, J.J., 1995. Perspectives on the ecomorphology of bony fishes. *Environmental Biology of Fishes* 44, 11-20.
- Motta, P.L., 1988. Functional morphology of the feeding apparatus of ten species of Pacific butterflyfishes (Perciformes, Chaetodontidae): an ecomorphological approach. *Environmental Biology of Fishes* 22, 39-67.
- Muggeo, V.M.R., 2008. segmented: an R Package to Fit Regression Models with Broken-Line Relationships. *R News* 8, 20-25.
- Muir, A.M., Vecsei, P., Krueger, C.C., 2012. A perspective on perspectives: Methods to reduce variation in shape analysis of digital images. *Transactions of the American Fisheries Society* 141, 1161-1170. <https://doi.org/10.1080/00028487.2012.685823>
- Parsons, K.J., Robinson, B.W., Hrbek, T., 2003. Getting into shape: An empirical comparison of traditional truss-based morphometric methods with a newer geometric method applied to New World cichlids. *Environmental Biology of Fishes* 67, 417-431.
- Pessanha, A.L.M., Araújo, F.G., Oliveira, R.E.M.C.C., Silva, A.F., Sales, N.S., 2015. Ecomorphology and resource use by dominant species of tropical estuarine juvenile fishes. *Neotropical Ichthyology*. <https://doi.org/0.1590/1982-0224-20140080>
- Pinheiro, L.S., Coriolano, L.N., Costa, M.F., Dias, J.A., 2008. O Nordeste brasileiro e a Gestão Costeira. *Revista de Gestão Costeira Integrada* 8, 5-10.
- Ponton, D., 2006. Is geometric morphometrics efficient for comparing otolith shape of different fish species?. *Journal of Morphology* 267, 750-757.
- Pouilly, M., Lino, F., Bretenoux, J.G., Rosales, C., 2003. Dietary-morphological relationships in a fish assemblage of the Bolivian Amazonian floodplain. *Journal of Fish Biology* 62, 1137-1158. <https://doi.org/10.1046/j.1095-8649.2003.00108.x>
- Pratchett, M.S., and Berumen, M.L., 2008. Interspecific variation in distributions and diets of coral reef butterflyfishes (Teleostei: Chaetodontidae). *Journal of Fish Biology* 73, 1730-1747. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2008.02062.x>
- R Development Core Team, 2018. R: a Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <http://www.Rproject.org/>.
- Reid, D.T., and Peichel, C.L., 2010. Perspectives on the genetic architecture of divergence in body shape in sticklebacks. *Integrative and Comparative Biology*. <https://doi.org/10.1093/icb/icq030>
- Reiss, K.L., and Bonnan, M.F., 2010. Ontogenetic scaling of caudal fin shape in *Squalus acanthias* (Chondrichthyes, Elasmobranchii): A geometric morphometric analysis

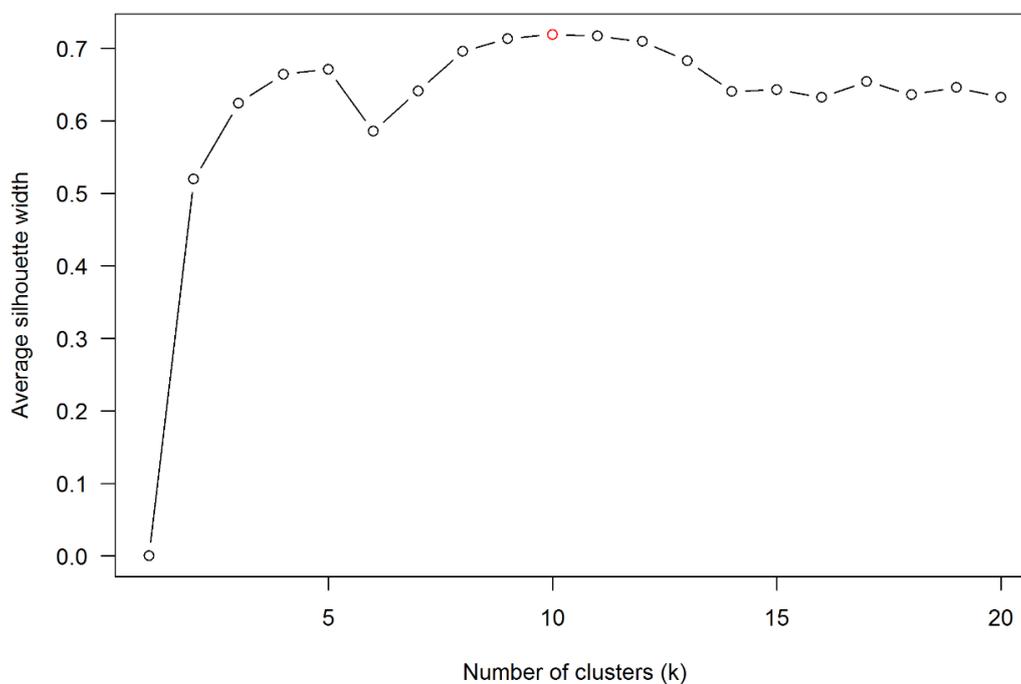
- with implications for caudal fin functional morphology. *The Anatomical Record* 293, 1184-1191.
- Robinson, B.W., and Wilson, D.S., 1996. Genetic variation and phenotypic plasticity in a trophically polymorphic population of pumpkinseed sunfish (*Lepomis gibbosus*). *Evolutionary Ecology* 10, 631-652.
- Rohlf, F.J., 1990. Fitting curves to outlines. In: Rohlf, F.J., and Bookstein, F.L. (Eds.), *Michigan Morphometrics Workshop*. The University of Michigan Museum of Zoology, Michigan, pp. 167-177.
- Rohlf, F.J., and Archie, J.W., 1984. A comparison of fourier methods for the description of wing shape in mosquitoes (Diptera: Culicidae). *Systematic Zoology* 3, 302-317.
- Rolf, F.J., 2018. tpsDig: Digitize coordinates of landmarks and capture outlines. Morphometrics at SUNY Stony Brook. <http://life.bio.sunysb.edu/morph/>
- Santos, R.S., Azevedo, M.C.C., Albuquerque, C.Q., Araújo, F.G., 2017. Different sagitta otolith morphotypes for the whitemouth croaker *Micropogonias furnieri* in the Southwestern Atlantic coast. *Fisheries Research* 195, 222-229. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2017.07.027>
- Schmittbuhl, M., Rieger, J., Le Minor, J.M., Schaaf, A., Guy, F., 2007. Variations of the mandibular shape in extant hominoids: Generic, specific, and subspecific quantification using elliptical fourier analysis in lateral view. *American Journal of Physical Anthropology* 132, 119-131. <https://doi.org/10.1002/ajpa.20476>
- Sea Around US: Fisheries, Ecosystems & Biodiversity (2016). Stock status in the waters of East Brazil Shelf. Available in: <<http://www.seaaroundus.org/data/#/lme/16/stock-status>>. Access in: 22/11/2018.
- Silva-Camacho, D.S., Santos, J.N.S., Gomes, R.S., Araújo, F.G., 2014. Ecomorphological relationships among four Characiformes fish species in a tropical reservoir in South-eastern Brazil. *Zoologia* 3, 28-34.
- Slice, D.E., 2005. *Modern morphometrics in physical anthropology*. Kluwer Academic - Plenum Publishers, New York, 383 pp.
- Standen, E.M., and Lauder, G.V., 2005. Dorsal and anal fin function in bluegill sunfish *Lepomis macrochirus*: three-dimensional kinematics during propulsion and maneuvering. *The Journal of Experimental Biology* 208, 2753-2763.
- Standish, J.D., Sheehy, M., Warner, R.R., 2008. Use of otolith natal elemental signatures as natural tags to evaluate connectivity among open-coast fish populations. *Marine Ecology Progress Series* 356, 259-268. <https://doi.org/10.3354/meps07244>
- Tort, A., 2003. Elliptical fourier functions as a morphological descriptor of the genus *Stenosarina* (Brachiopoda, Terebratulida, New Caledonia). *Mathematical Geology* 35, 873-885.

- Tracey, S.R., Lyle, J.M., Duhamel, G., 2006. Application of elliptical Fourier analysis of otolith form as a tool for stock identification. *Fisheries Research* 77, 138-147. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2005.10.013>
- Trapani, J., 2003. Geometric morphometric analysis of body-form variability in *Cichlasoma minckleyi*, the Cuatro Ciénegas cichlid. *Environmental Biology of Fishes* 68, 357-369.
- Tuset, V.M., Otero-Ferrer, J.L., Gómez-Zurita, J., Venerus, L.A., Stransky, C., Imondi, R., Orlov, A.M., Ye, Z., Santschi, L., Afanasiev, P.K., Zhuang, L., Farré, M., Love, M.S., Lombarte, A., 2016. Otolith shape lends support to the sensory drive hypothesis in rockfishes. *Journal of Evolutionary Biology*. <https://doi.org/10.1111/jeb.12932>
- Valentin, A.E., Penin, X., Chanut, J.P., Sévigny, J.M., Rohlf, F. J., 2008. Arching effect on fish body shape in geometric morphometric studies. *Journal of Fish Biology* 73, 623-638. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2008.01961.x>
- Van Wassenbergh, S., van Manen, K., Marcroft, T.A., Alfaro, M.E., Stamhuis, E.J., 2015. Boxfish swimming paradox resolved: forces by the flow of water around the body promote manoeuvrability. *Journal of the Royal Society Interface* 12: 20141146. <https://doi.org/10.1098/rsif.2014.1146>
- Walker, J.A., 1997. Ecological morphology of lacustrine threespine stickleback *Gasterosteus aculeatus* L. (Gasterosteidae) body shape. *Biological Journal of the Linnean Society* 61, 3-50.
- Walker, J.A., and Bell, M.A., 2000. Net evolutionary trajectories of body shape evolution within a microgeographic radiation of threespine sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus*). *Journal of Zoology, London* 252, 293-302.
- Ward, A.B, and Brainerd, E.L., 2007. Evolution of axial patterning in elongate fishes. *Biological Journal of the Linnean Society* 90, 97-116.
- Ward-Campbell, B.M.S., Beamish, F.W.H., Kongchaiya, C., 2005. Morphological characteristics in relation to diet in five coexisting Thai fish species. *Journal of Fish Biology* 67, 1266-1279. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2005.00821.x>
- Webb, P.W., 1982. Locomotor patterns in the evolution of Actinopterygian fishes. *American Zoologist* 22, 329-342
- Webb, P.W., 1984. Form and function in fish swimming. *Scientific American* 251, 72-83.
- Wen, H., Yang, H., Wang, X., 2015. A quantitative analysis of the wing outlines of owlflies (Insecta: Neuroptera: Ascalaphidae). *Animal Cells and Systems* 19, 149-155. <https://doi.org/10.1080/19768354.2015.1014522>
- Wimberger, P.H., 1992. Plasticity of fish body shape: The effects of diet, development, family and age in two species of *Geophagus* (Pisces: Cichlidae). *Biological Journal of the Linnean Society* 45, 197-218.

- Wund, M.A., Valena, S., Wood, S., Baker, J.A., 2012. Ancestral plasticity and allometry in Threespine Stickleback fish reveal phenotypes associated with derived, freshwater ecotypes. *Biological Journal of the Linnean Society* 105, 573-583. <https://doi.org/10.5061/dryad.hb824gd4>
- Yamada, T., Sugiyama, T., Tamaki, N., Kawakita, A., Kato, M., 2009. Adaptive radiation of gobies in the interstitial habitats of gravel beaches accompanied by body elongation and excessive vertebral segmentation. *BMC Evolutionary Biology* 9, 1-14. <https://doi.org/10.1186/1471-2148-9-145>
- Yoshioka, Y., Iwata, H., Ohsawa, R., Ninomiya, S., 2004. Analysis of petal shape variation of *Primula sieboldii* by elliptic fourier descriptors and principal component analysis. *Annals of Botany* 94, 657-664. <https://doi.org/10.1093/aob/mch190>
- Zelditch, M.L., Swiderski, D.L., Sheets, H.D., Fink, W.L., 2004. *Geometric Morphometrics for Biologists: A Primer*, 1 ed. Elsevier Academic Press, USA, 443 pp.
- Zhan, Qing-Bin, and Wang, Xin-Li, 2011. Elliptic fourier analysis of the wing outline shape of five species of Antlion (Neuroptera: Myrmeleontidae: Myrmeleontini). *Zoological Studies* 51, 399-405.

**Apêndice A**

**Apêndice A1.** Gráfico indicando o número de componentes principais significativos em função da variância explicada (%).

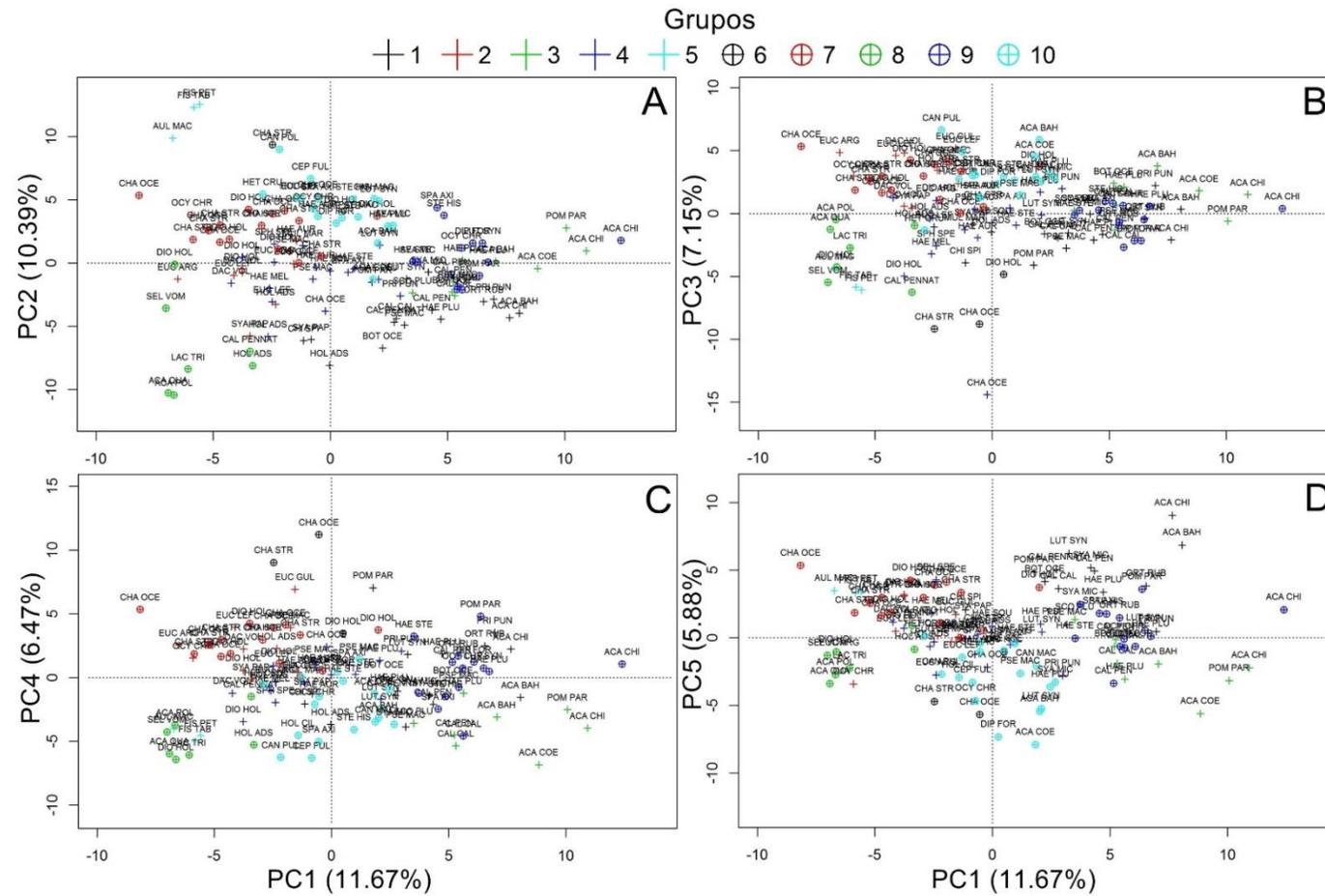


**Apêndice A2.** Estimação do número de grupos pela média da largura da silhueta (10 grupos, média da largura da silhueta = 0.72).

**Apêndice A3.** Agrupamento e quantidade das espécies nos 10 grupos formados para os peixes marinhos demersais da plataforma continental do Nordeste do Brasil.

	Grupos										
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	
Espécies	ACA BAH	<b>DAC VOL*</b>	<b>ACA BAH*</b>	CHA OCE	<b>AUL MAC*</b>	<b>CHA OCE*</b>	ACA COE	<b>ACA POL*</b>	<b>ACA CHI*</b>	ACA BAH	
	ACA CHI	DIO HOL	<b>ACA CHI*</b>	<b>DAC VOL*</b>	<b>FIS PET*</b>	<b>CHA STR*</b>	<b>BAG MAR*</b>	<b>ACA QUA*</b>	CAL CAL	ACA COE	
	<b>BOT OCE*</b>	<b>EUC ARC*</b>	<b>ACA COE*</b>	<b>DIO HOL*</b>	<b>FIS TAB*</b>	DIO HOL	<b>CHI SPI*</b>	<b>CAL PENNAT*</b>	CAL PEN	<b>CAN MAC*</b>	
	<b>CAL CAL*</b>	<b>EUC GUL*</b>	<b>BOT OCE*</b>	EUC ARG			DIO HOL	DIO HOL	<b>DIP FOR*</b>	<b>CAN PUL*</b>	
	<b>CAL PEN*</b>	<b>EUC LEF*</b>	CAL CAL	EUC LEF			<b>EUC ARG*</b>	HOL ADS	<b>HAE PLU*</b>	<b>CEP FUL*</b>	
	<b>CAL PENNAT*</b>	HAE AUR	<b>CAL PEN*</b>	<b>HAE AUR*</b>			<b>EUC LEF*</b>	<b>LAC TRI*</b>	HAE STE	<b>DIP FOR*</b>	
	<b>CHI SPI*</b>	<b>HOL ADS*</b>	HAE PLU	<b>HAE MEL*</b>			HAE AUR	<b>SEL VOM*</b>	<b>LUT SYN*</b>	EUC LEF	
	<b>HAE PLU*</b>	OCY CHR	<b>POM PAR*</b>	HAE PLU			HAE STE		<b>OCY CHR*</b>	HAE AUR	
	HOL ADS	PSE MAC	<b>SCO PLU*</b>	<b>HAE SQU*</b>			<b>HET CRU*</b>		<b>ORT RUB*</b>	HAE PLU	
	LUT SYN	<b>SYA PAP*</b>		<b>HAE STE*</b>			OCY CHR		<b>POM PAR*</b>	HAE STE	
	<b>ORT RUB*</b>			HOL ADS			PSE MAC		PSE MAC	HET CRU	
	<b>POM PAR*</b>			LUT SYN			SPA AXI		<b>SPA AXI*</b>	<b>HOL CIL*</b>	
	<b>PRIN PUN*</b>			<b>MUL MAR*</b>			<b>SPH DOR*</b>		<b>STE HIS*</b>	LUT SYN*	
	PSE MAC			<b>PRI PUN*</b>			<b>SPH SPE*</b>		<b>SYA MIC*</b>	<b>OCY CHR*</b>	
	<b>SYA MIC*</b>			<b>PSE MAC*</b>			<b>STE HIS*</b>			PSE MAC	
	<b>SYA PAP*</b>			SPA AXI			<b>SYN FOE*</b>			<b>SPA AXI*</b>	
				<b>SPH SPE*</b>			<b>TRA MYO*</b>			<b>STE HIS*</b>	
										<b>SYA MIC*</b>	
	Total de espécies	<b>16**</b>	10	9	<b>17**</b>	3	3	<b>17**</b>	7	14	<b>18**</b>

\* Ocorrência maior que 20% do total da espécie analisado, \*\* Número de espécies que fazem parte do grupo superior a 30% do total de espécies analisadas.



**Apêndice A4.** Médias dos CPs para as 51 espécies de peixes analisados, plotados para CP1 vs. CP2 (A), CP1 vs. CP3 (B), CP1 vs. CP4 (C), CP1 vs. CP5 (D) e seus respectivos grupos. Os códigos e os nomes das espécies podem ser conferidos na Tabela 1.