Cássia Gôngora Goçalo

Análise do comportamento natatório de larvas de peixes marinhos
com técnicas de imageamento de alta frequência

Tese apresentada ao Instituto Oceanográfico
da Universidade de São Paulo, como parte
dos requisitos para a obtenção do título de
Doutor em Ciências, área de Oceanografia
Biológica.

Orientador:

Prof. Dr. Rubens Mendes Lopes

São Paulo

2015

Universidade de São Paulo
Instituto Oceanográfico

Análise do comportamento natatório de larvas de peixes marinhos
com técnicas de imageamento de alta frequência

Versão Corrigida

Cássia Gôngora Goçalo

Tese apresentada ao Instituto Oceanográfico da Universidade de São Paulo,
como parte dos requisitos para a obtenção do título de Doutor em Ciências,
área de Oceanografia Biológica.

Julgada em ____/____/____

Prof(a). Dr(a).

Conceito

Prof(a). Dr(a).

Conceito

Prof(a). Dr(a).

Conceito

Prof(a). Dr(a).

Conceito

Prof(a). Dr(a).

Conceito

Dedico este trabalho ao meu marido Newton pelo nosso imenso

amor ao mar...

AGRADECIMENTOS

Agradeço primeiramente a Deus pelas oportunidades que me ocorreram ao longo dos anos da Pós-graduação.

Agradeço à Universidade de São Paulo e ao Instituto Oceanográfico pela infraestrutura e apoio aos alunos de pós-graduação e à Agência CAPES pelo financiamento para a realização do Doutorado.

Sou muito grata ao Professor Rubens pela oportunidade de fazer parte da equipe LAPS e me proporcionar um crescimento profissional e emocional. Agradeço pelas ideias sobre o projeto, contatos com grandes pesquisadores e orientações na realização dos experimentos e na elaboração da tese.

Agradeço a todos os Professores do IOUSP e outras instituições que acompanharam meu projeto, colaborando de maneira direta e indiretamente para o melhoramento do mesmo, especialmente J. Rudi Strickler da University of Wisconsin-Milwaukee.

Às equipes da Secretaria de Pós-graduação, em especial à Ana Paula, pela atenção e dedicação quando necessárias e da Biblioteca do IO pelo serviço imensamente prestativo.

Agradeço aos funcionários e equipes técnicas da Base de Ubatuba do IO e do CEBIMar pelo apoio e carinho.

Sou grata a Claudia Kerber por todo suporte e atenção na realização dos experimentos.

Aos amigos eternos do LAPS que no presente já se desligaram do laboratório porém sempre em contato me proporcionando momentos inesquecíveis: Lila, Dri, Dani, Zédu, Nana, Bia, Iza, Cat, Déa, Túlita, Kenji, Filippo e Damian.

Aos grandes amigos que ganhei ao longo destes anos no IO e fizeram parte da minha vida profissional e pessoal, de correções e sugestões a muitas risadas e cervejas: Bur, Cacá, Isa Flaquer, Jana, Cau, Paula, Betina, Mau, Arthur, Maysa, Lourdes, Brow, Lu, Maiá... e muitos e muitos outros

Agradeço à Marta Stephan pela ajuda profissional e espiritual em vários momentos da minha vida.

Ao meu marido Newton que cada passo da minha vida eu dedico, pois esse eterno e infinito amor me fortalece todos os dias permitindo que eu alcance os meus objetivos de vida. Agradeço pela paciência, compreensão e apoio sempre e em todo lugar.

À minha família que sempre me apoia, incentiva e se orgulha. Pelo interesse no trabalho e pelas orações. Amo vocês: Magali, Odair, Stéfano e Vó Branca.

ÍNDICE

RESUMO	1
ABSTRACT	2
1. INTRODUÇÃO.....	3
1.1 O comportamento e os sistemas sensoriais nos peixes	6
1.2 Comportamento alimentar	8
1.3 Métodos de estudo do comportamento	9
1.4 Informações sobre as espécies estudadas.....	16
2. OBJETIVOS	19
2.1 Objetivo geral	19
2.2 Objetivos específicos	19
3. MATERIAL E MÉTODOS.....	20
3.1 Descrições das técnicas imageamento e configurações do sistema óptico	20
3.2 Obtenção das larvas de peixes marinhos	23
3.3 Transporte e manutenção das larvas de peixes em laboratório.....	24
3.4 Cultivos de presas e suprimento alimentar	25
3.5 Obtenção dos náuplios de copépodes planctônicos	27
3.6 Aclimação das larvas de peixes e desenho experimental.....	28
3.7 Análises dos resultados	30
4. RESULTADOS	33
4.1 Comportamento natatório de <i>R. canadum</i> e <i>E. marginatus</i>	33
4.2 Movimentos do complexo caudal durante a natação e manutenção da posição ...	45
4.3 O número de Reynolds e o comportamento natatório	54
4.4 Movimentos das nadadeiras peitorais e espinhos dorsais	59
4.5 Contrações da musculatura do corpo	62
4.6 Períodos de repouso	68
4.7 Comportamento alimentar das larvas de peixes	74
5. DISCUSSÃO	78
5.1 Comportamento natatório das larvas de peixes	80
5.2 Movimentos do complexo caudal e função das estruturas morfológicas: nadadeiras peitorais e espinhos.....	82
5.3 O número de Reynolds e o comportamento natatório	85
5.4 Manutenção da posição.....	86

5.5 Contrações da musculatura do corpo	87
5.6 Repouso, arrasto e afundamento	88
5.7 Comportamento alimentar das larvas de peixes	89
5.8 Considerações finais	92
6. CONCLUSÕES	95
7. REFERÊNCIAS	96
APÊNDICE 1.....	120

ÍNDICE DE FIGURAS

- Figura 1.** Representação esquemática do sistema óptico horizontal. O laser é a fonte emissora de luz, que é focalizada por uma lente objetiva passando pelo filtro espacial disposto logo a seguir, o *pinhole*. A lente colimadora torna o feixe paralelo e atravessa o objeto no aquário e a lente posterior focaliza o feixe, produzindo a imagem no plano focal. Na técnica de microscopia de filtros pareados, uma transformada de Fourier em 2D ocorre no filtro de frequências, no caso o ponto preto.....21
- Figura 2.** Sistema óptico configurado horizontalmente para a realização dos experimentos com larvas de peixes, disposto sobre a mesa óptica com controle de vibração, contendo a câmera de vídeo *Photron*, e o sistema de lentes e filtros pareados, sendo as imagens visualizadas no monitor de um computador.....21
- Figura 3.** Representação esquemática do sistema óptico utilizado na técnica holográfica. O laser é a fonte emissora de luz, que é focalizada pela objetiva passando pelo filtro espacial disposto logo a seguir, o *pinhole*. A lente colimadora torna o feixe paralelo, que é desviado por um espelho devidamente posicionado, atravessa o objeto na placa de Petri e a imagem holográfica é capturada pela câmera de vídeo.....22
- Figura 4.** Sistema óptico configurado verticalmente para a realização dos experimentos holográficos disposto sobre a mesa com controle de vibração, contendo o sistema de lentes associadas à câmera de vídeo *Photon Focus*.....23
- Figura 5.** Tanques para a manutenção de peixes adultos e larvas de peixes na empresa REDEMAR ALEVINOS, situado em Ilha Bela, Estado de São Paulo.....24
- Figura 6.** Cultivo de microalgas mantidas em câmera de germinação com temperatura controlada, utilizadas como alimento para o rotíferos *Brachionus* sp.....26
- Figura 7.** Cultivo de *Brachionus* sp. utilizado como suprimento alimentar para as larvas de peixes, durante a realização dos experimentos.....26
- Figura 8.** Arrasto horizontal subsuperficial com rede de plâncton realizado para a coleta de organismos zooplancônicos na Enseada do Flamengo em Ubatuba- SP.....28
- Figura 9.** Triagem de fêmeas de copépodes sob estereomicroscópio e incubação dos organismos em placas de cultura de células.....28
- Figura 10.** Dados médios de velocidade de natação rotineira e explosiva de larvas de *R. canadum* com 3, 4 e 5 dias após a eclosão do embrião (eixo horizontal), onde *n* é o número de eventos observados em cada experimento. As barras verticais referem-se aos desvios padrão dos valores estimados. Notar a diferença de escala entre os dois gráficos.....38
- Figura 11.** Dados médios de velocidade de natação rotineira e explosiva de larvas de *E. marginatus* com 3, 4, 5, 6, 7, 8 e 10 dae (eixo horizontal), onde *n* é o número de eventos observados em cada experimento. A linha tracejada representa a realização dos experimentos apenas com rotíferos a partir do sexto dia após a eclosão. As barras verticais referem-se aos desvios padrão dos valores estimados. Notar a diferença de escala.....39

Figura 12. Dados médios de velocidade de natação recuada de larvas de *E. marginatus* com 3, 4, 5, 6, 7, 8 e 10 dae (eixo horizontal), onde n é o número de eventos observados em cada experimento. A linha tracejada representa a realização dos experimentos apenas com rotíferos a partir do sexto dia após a eclosão. As barras verticais referem-se aos desvios padrão dos valores estimados.....40

Figura 13. Deslocamento de larvas de *R. canadum* com 3 e 4 e 5 dae (eixo vertical) durante o comportamento natatório rotineiro e explosivo, onde n é o número de eventos observados em cada experimento. As barras verticais referem-se aos desvios padrão dos valores estimados.....42

Figura 14. Deslocamento de larvas de *E. marginatus* com 3, 4, 5, 6, 7, 8 e 10 dae (eixo vertical) durante o comportamento natatório rotineiro e explosivo, onde n é o número de eventos observados em cada experimento. As barras verticais referem-se aos desvios padrão dos valores estimados.....44

Figura 15. Movimentos do complexo caudal durante a natação rotineira em larvas de *R. canadum* (comprimento do corpo 4,5 mm). Observa-se o dobramento da nadadeira caudal e do pedúnculo caudal para cada lado do corpo na sequência de quadros em destaque. Técnica de imageamento: microscopia de sistema de filtros pareados.....45

Figura 16. Movimentos do complexo caudal para a manutenção da posição na coluna de água em larvas de *R. canadum* (comprimento do corpo 4,5 mm) próximo a superfície na interface ar-água registrada durante as filmagens. Observa-se o dobramento da nadadeira caudal e pedúnculo caudal para cada lado do corpo. Técnica de imageamento: microscopia de sistema de filtros pareados.....46

Figura 17. Movimentos do complexo caudal representados como frequência de batimentos da nadadeira caudal de larvas de *R. canadum* com 3, 4 e 5 dias após a eclosão do embrião durante o comportamento natatório rotineiro e explosivo, onde n é o número de eventos observados em cada experimento. As barras verticais referem-se aos desvios padrão dos valores estimados.....48

Figura 18. Movimentos do complexo caudal representados como frequência de batimentos da nadadeira caudal de larvas de *E. marginatus* com 3, 4, 5, 6, 7, 8 e 10 dias após a eclosão do embrião durante o comportamento natatório rotineiro e explosivo, onde n é o número de eventos observados em cada experimento. As barras verticais referem-se aos desvios padrão dos valores estimados. Notar diferença de escala.....50

Figura 19. Movimentos do complexo caudal representados como frequência de batimentos da nadadeira caudal de larvas de *R. canadum* e *E. marginatus* com 3, 4, 5, 6, 7, 8 e 10 dae durante o comportamento de manutenção da posição na coluna de água, onde n é o número de eventos observados em cada experimento. As barras verticais referem-se aos desvios padrão dos valores estimados.....53

Figura 20. Valores médios do número de Reynolds (Re) durante o comportamento natatório rotineiro e explosivo de larvas de *R. canadum* e *E. marginatus* no início do seu ciclo de vida. As barras verticais referem-se ao desvio padrão dos valores médios estimados. Notar diferença nas escalas entre os gráficos.....58

Figura 21. Sequência temporal dos movimentos das nadadeiras peitorais de larvas de *R. canadum* com 5 dias após a eclosão do embrião obtida através da técnica de microscopia de sistema de filtros pareados. Nota-se o movimento rotacional e de adução e abdução de uma das nadadeiras permitindo a manutenção da curvatura do corpo, conforme esquemas desenhados nas imagens.....59

Figura 22. Sequência temporal dos movimentos natatórios das larvas de *E. marginatus* com 6 dias após a eclosão do embrião obtida através da técnica de reconstrução holográfica. Nota-se as alterações das nadadeiras peitorais quadro a quadro, conforme esquemas desenhados nas imagens, alternando os movimentos e proporcionando o deslocamento.....60

Figura 23. Sequência temporal dos movimentos das nadadeiras peitorais de larvas de *E. marginatus* com 5 dias após a eclosão do embrião, obtida através da técnica de sistema de filtros pareados. Nota-se o movimento rotacional de uma das nadadeiras para a manutenção da posição na coluna de água.....61

Figura 24. Sequência temporal de movimentos natatórios de larvas de *E. marginatus* com 10 dias após a eclosão (comprimento padrão 4,25 mm) É possível observar a expansão ($t = 0$ s) e contração ($t = 0,6$ s) dos espinhos dorsal e pélvicos durante o deslocamento.....61

Figura 25. Duração média (s) das contrações da musculatura do corpo em forma de C em larvas de *R. canadum* com 3, 4 e 5 dias após a eclosão, onde n é o número de eventos observados no experimento. As barras verticais referem-se aos desvios padrão dos valores médios estimados.....63

Figura 26. Sequência temporal de contrações da musculatura do corpo em formato de S e C em larvas de *R. canadum* com idade de 5 dias após a eclosão do embrião (comprimento do corpo 4,5 mm) no tratamento com rotíferos. Técnica de imageamento: microscopia de campo claro.....63

Figura 27. Período de duração média das contrações da musculatura do corpo em forma de C e S de larvas de *E. marginatus* com 3, 4, 5, 6, 7, 8 e 10 dae, onde n é o número de eventos observados no experimento. As barras verticais referem-se aos desvios padrão dos valores estimados. Notar diferença de escala.....66

Figura 28. Dobramento do pedúnculo caudal ($t = 0,032$ s) de *E. marginatus* com 5 dias após a eclosão do embrião (2,0 mm de comprimento do corpo) seguido da curvatura do corpo em forma de C ($t = 0,046$ s). Movimento no sentido da seta, sendo t o tempo sequencial dos movimentos em segundos. Técnica de imageamento: microscopia de sistema de filtros pareados.....67

Figura 29. Curvatura do corpo em forma de S ($t = 0$ a 0,005 s) de larvas de *E. marginatus* com 5 dae (2,0 mm de comprimento do corpo) e subsequente a flexão do corpo em forma de C. Movimento no sentido da seta, sendo t o tempo sequencial dos movimentos em segundos. Técnica de imageamento: microscopia de sistema de filtros pareados.....67

- Figura 30.** Duração dos períodos de repouso registrados em larvas de *R. canadum* e *E. marginatus*, onde n é o número de eventos observados no experimento. As barras verticais referem-se aos desvios padrão dos valores estimados.....69
- Figura 31.** Velocidade de arrasto de larvas de *R. canadum*, onde Re é o número de Reynolds calculado (média). As barras verticais referem-se aos desvios padrão dos valores de velocidade de arrasto estimados.....71
- Figura 32.** Velocidade de afundamento de larvas de *R. canadum* e *E. marginatus*, onde n é o número de eventos observados no experimento e Re é o número de Reynolds calculado (média). As barras verticais referem-se aos desvios padrão dos valores estimados.....73
- Figura 33.** Quadros nos quais foram registrados a visualização e abertura da cavidade bucal de larvas de *R. canadum* com 3 dae na presença de náuplios de copépodes e em larvas com 5 dias na presença de rotíferos.....76
- Figura 34.** Dissecção do sistema digestório de larvas de peixes de *R. canadum* para a verificação do conteúdo estomacal. Em destaque dois indivíduos de *Brachionus* sp. encontrados.....76
- Figura 35.** Quadros nos quais foram registradas larvas de *E. marginatus* visualizando as presas e com abertura da cavidade bucal, com 3 dias após a eclosão na presença de náuplios de copépodes e com 6 dias na presença de rotíferos.....77
- Figura 36.** Dissecção do sistema digestório de larvas de peixes de *E. marginatus* para a verificação do conteúdo estomacal. Massa cinzenta e densa no interior do sistema digestório.....77

ÍNDICE DE TABELAS

Tabela 1. Medidas de comprimento do corpo das larvas de <i>R. canadum</i> com 3, 4 e 5 dias após a eclosão (dae) e dados estimados de velocidade de natação rotineira e explosiva, representados pelo número de vezes o comprimento do corpo das larvas de peixes por segundo ($CP\ s^{-1}$).....	34
Tabela 2. Medidas de comprimento do corpo das larvas de <i>E. marginatus</i> com 3, 4, 5, 6, 7, 8 e 10 dias após a eclosão (dae) e dados estimados de velocidade de natação rotineira e explosiva sendo representada pelo número de vezes o comprimento do corpo das larvas de peixes por segundo ($CP\ s^{-1}$).....	36
Tabela 3. Número de Reynolds calculado para cada dia de desenvolvimento diário (3, 4 e 5 dias após a eclosão - dae) e tratamentos aos quais as larvas de <i>R. canadum</i> foram expostas durante o comportamento natatório rotineiro.....	55
Tabela 4. Número de Reynolds calculado para cada dia de desenvolvimento diário (3, 4 e 5 dias após a eclosão - dae) e tratamentos aos quais as larvas de <i>R. canadum</i> foram expostas durante o comportamento natatório explosivo. Nas colunas e linhas onde não há valores de <i>Re</i> , refere-se a não ocorrência do comportamento explosivo na determinada idade e tratamento.....	55
Tabela 5. Número de Reynolds calculado para cada dia de desenvolvimento diário (3 a 10 dias após a eclosão - dae) e tratamentos aos quais as larvas de <i>E. marginatus</i> foram expostas durante o comportamento natatório rotineiro. Nas colunas e linhas que não há valores de <i>Re</i> , refere-se a não ocorrência do comportamento rotineiro e a não realização dos experimentos nos determinados tratamentos.....	56
Tabela 6. Número de Reynolds calculado para cada dia de desenvolvimento diário 3 a 10 dias após a eclosão - dae) e tratamentos aos quais as larvas de <i>E. marginatus</i> foram expostas durante o comportamento natatório explosivo. Nas colunas e linhas que não há valores de <i>Re</i> , refere-se a não ocorrência do comportamento explosivo e a não realização dos experimentos nos determinados tratamentos.....	57
Tabela 7. Ângulo mínimo de curvatura do corpo em forma de C registrado em larvas de <i>R. canadum</i> com 3, 4 e 5 dias após a eclosão (dae) durante os experimentos na ausência de presas, presença de náuplios de copépodes e rotíferos <i>Brachionus</i> sp. Nas colunas e linhas onde não há valores, refere-se a não ocorrência das contrações em C nas determinadas idades e tratamentos.....	64
Tabela 8. Ângulo mínimo de curvatura do corpo em forma de C registrado em larvas de <i>E. marginatus</i> com 3, 4, 5, 6, 7, 8 e 10 dias após a eclosão (dae) durante os experimentos na ausência de presas, presença de náuplios de copépodes e rotíferos <i>Brachionus</i> sp. Nas colunas e linhas onde não há valores, refere-se a não ocorrência das contrações em C nas determinadas idades e tratamentos.....	65
Tabela 9. Registros de abertura do aparelho bucal de larvas de <i>R. canadum</i> com 3, 4 e 5 dias após a eclosão (dae) nos diferentes tratamentos com presas e na ausência de presa, sendo t o tempo de duração da abertura.....	75

Tabela 10. Registros de abertura do aparelho bucal de larvas de <i>E. marginatus</i> com 6, 7 e 10 dias após a eclosão (dae) no tratamento com rotíferos, sendo t o tempo de duração da abertura.....	75
--	----

RESUMO

O comportamento natatório de larvas de peixes na fase da primeira alimentação de *Rachycentron canadum* e *Epinephelus marginatus* foi descrito usando imagens de câmeras de alta frequência (60 a 2000 quadros por segundo) pelas técnicas de imageamento: microscopia de campo claro, sistema de filtros pareados e holografia. Oito métricas comportamentais foram registradas na presença de náuplios de copépodes; rotíferos *Brachionus* sp. e; sem alimento: natação rotineira (1 a 2,9 vezes o comprimento do corpo por segundo, CP s⁻¹); natação explosiva (3 a 40 CP s⁻¹); recuo; distâncias percorridas; batimentos do complexo caudal na natação e manutenção da posição (40 b s⁻¹); contrações rápidas do corpo em formato de C (de 0,16 a 0,40 s) e S (0,009 a 0,17 s); repouso; e comportamento alimentar (visualização das presas e tentativa de captura). As larvas alteraram a velocidade de natação na presença de presas e aumentaram em função da idade. Os maiores valores alcançados do número de Reynolds foram na presença de presas, para natação rotineira foi < 20 e explosiva > 200. As contrações da musculatura e mudanças na velocidade de natação indicam relação com aspectos ecológicos dos organismos, como busca por alimento e interações intra e interespecíficas.

Palavras-chave: comportamento natatório, primeira alimentação, *Rachycentron canadum*, *Epinephelus marginatus*, larvas de peixes, imageamento.

ABSTRACT

The swimming behavior of first feeding fish larvae *Rachycentron canadum* and *Epinephelus marginatus* was described using images acquired with high-speed cameras (60 to 2000 frames per second) by the imaging techniques: bright field microscopy, matched filters system and holography. Eight behavioral metrics were recorded in the presence of copepod nauplii; rotifer *Brachionus* sp.; and unfed: routine swimming (1 to 2.9 body lengths per second, BL s⁻¹); burst swimming (3 to 40 BL s⁻¹); backward swimming; distance traveled; caudal beat frequency of swimming and maintaining of the position (about 40 b s⁻¹); fast C-turns (0.16 to 0.40 s) and S-turns (0.009 to 0.17 s); rest; and feeding behavior (observation of prey and attempts to capture). The larvae altered their swimming velocity in the presence of prey and increased according to age. The highest values of the Reynolds number were reached in the presence of prey, to routine swimming was < 20, and to burst swimming > 200. Muscles contractions and changes in the swimming showed a relation to ecological aspects of organisms, like food searching and intra and interspecific interactions.

Keywords: swimming behavior, first feeding, *Rachycentron canadum*, *Epinephelus marginatus*, fish larvae, imaging techniques.

1. INTRODUÇÃO

Nos estágios iniciais do ciclo de vida os peixes possuem padrões comportamentais de natação e alimentação que influenciam sua sobrevivência e desenvolvimento. O comportamento dos teleósteos é decorrente de uma complexa fisiologia dos sistemas sensoriais e de um sistema neural especializado que inicia o seu desenvolvimento no período embrionário (Eaton e DiDomenico, 1986; Noakes e Godin, 1988; Pough et al., 1999).

A percepção dos estímulos externos ocorre desde a fase no interior de uma cápsula (ovo), pois células dos órgãos olfativo e gustativo já estão presentes (Youson, 1988). Sinais químicos e físicos detectados pelo embrião ativam a produção de enzimas relacionadas à eclosão (corionase) que degradam a camada interna do córion e permitem os movimentos que proporcionam o evento de eclosão (Fuiman, 2002).

Após a eclosão, a pequena larva possui uma reserva energética no interior de uma vesícula vitelínica, localizada na região ventral do corpo. Essa reserva contém aminoácidos, lipídios, glicogênio e enzimas (Jaroszewska e Dabrowski, 2011), que são absorvidos gradativamente enquanto os olhos e a boca se tornam funcionais, sendo encontrada principalmente em espécies com desenvolvimento altricial (Balon, 1986). Durante esta fase, a larva possui uma membrana em torno do corpo e os raios da nadadeira caudal são os primeiros a se desenvolverem, permitindo movimentos sutis na coluna de água. O comportamento natatório das larvas recém-eclodidas é descrito como movimentos ondulatórios do corpo, com botes contínuos e longos períodos de descanso; isto ocorre principalmente em larvas com menor tamanho, que descansam imediatamente ao cessar os movimentos de batimento da nadadeira caudal (Hunter, 1972; Weihs, 1980).

O padrão de natação das larvas de peixes está relacionado ao tamanho do corpo, à velocidade de natação, ao número de Reynolds, à hidrodinâmica e à viscosidade do ambiente em que vivem, pois estes atuam sobre os movimentos dos indivíduos e permitem a sua manutenção na coluna de água (Hunter, 1984; Fuiman, 2002). O número de Reynolds é um índice que reflete o efeito das condições hidrodinâmicas em relação ao tamanho dos organismos e pode indicar se são forças inerciais ou viscosas que atuam de forma preponderante sobre os movimentos dos organismos no ambiente (Happel e Brenner, 1965).

Diferentes espécies podem apresentar padrões similares de desempenho natatório, como por exemplo, contrações na musculatura do corpo ao detectar uma presa (Cobcroft e Pankhurst, 2003; Frederich et al., 2008), que são incorporadas aos movimentos de deslocamento de acordo com o crescimento (Hunter, 1984). As alterações no comportamento alimentar podem estar relacionadas com a percepção do alimento, volume de água explorado, taxa de encontro, tipo, tamanho e comportamento da presa, bem como, requisitos alimentares (Blaxter, 1986).

O comportamento alimentar está diretamente associado ao desenvolvimento do sistema nervoso (Webb e Weihs, 1986), musculatura, ossificação, especializações das células sensoriais, como os fotorreceptores nos olhos, neuromastos no canal da linha lateral, receptores táteis situados na superfície do corpo, o sistema da orelha interna, otólitos e bula e o desenvolvimento dos órgãos do sistema digestório (Blaxter, 1986; Bradford, 1986; Eaton e DiDomenico, 1986; Govoni et al., 1986; Noakes e Godin, 1988; Cobcroft e Pankhurst, 2003; Frederich et al., 2008).

Experimentos realizados com adultos e larvas pertencentes às famílias Cyprinidae, Sparidae, Mugilidae e Clupeidae (Blaxter e Batty, 1985; Domenici e Batty, 1994; McElligott e O'Malley, 2005; Turesson e Domenici, 2007; Benítez- Santana et al. 2012) revelaram que a flexão dos músculos no corpo dos peixes é mediada por neurônios localizados no bulbo (células de Mauthner), acompanhados por dois dendritos muito desenvolvidos, os quais realizam sinapses com o nervo auditivo, de onde partem axônios que se estendem ao longo da medula neural e realizam sinapses com os neurônios motores (Eaton et al., 1977; Pough et al., 1999; Korn e Faber, 2005).

A flexão ou dobramento do corpo é um movimento altamente especializado que está associado a uma reação do indivíduo a um determinado estímulo, podendo este ser luminoso, químico, sonoro ou mecânico (Pough et al., 1999). Curvaturas no corpo podem estar associadas ao preparo do indivíduo para a natação e à proteção da parte mais vulnerável do animal, a cabeça (Eaton et al., 1977). Estes movimentos de contração integram-se aos movimentos de natação conforme o crescimento das larvas, permitindo a captura de presas maiores e mais rápidas (Hunter, 1984). O movimento inicial da reação é descrito geralmente com uma curvatura unilateral do corpo em formato de C e a cabeça deslocada para um dos lados, em seguida, observa-se uma rápida flexão do corpo, resultando em um alinhamento da cauda (Eaton et al., 1977; Gazzola et al. 2012). As contrações do corpo em forma de C foram observadas em larvas de arenque *Clupea*

harengus e do linguado *Pleuronectes platessa* (Batty e Blaxter, 1992). Também contrações em forma de S foram registradas em peixes com corpo alongado, como enguias (Eaton e DiDomenico, 1986) e larvas de Clupeiformes (Breder e Krumholz, 1943; Rosenthal e Hempel, 1970) e em forma de J do pedúnculo caudal em peixes-zebra (McElligott e O'Malley, 2005).

As larvas de peixes, das vitelínicas às mais desenvolvidas, possuem características do comportamento natatório que determinam dois tipos básicos de natação: a rotineira, com movimentos contínuos do corpo e das nadadeiras peitorais e caudal (Blaxter, 1986) e a explosiva (em inglês, *burst swimming*). A natação explosiva apresenta um padrão de grande magnitude e curta duração, ocorrendo aumento na velocidade de natação de um fator de 2 a 3 vezes ou mais o comprimento padrão do corpo ($CP\ s^{-1}$), podendo ser mais elevada até mesmo que a velocidade registrada para adultos, variando entre as espécies e dependendo da temperatura (Batty e Blaxter, 1992; Fuiman, 2002; Verhagen, 2004).

A alimentação das larvas de peixes com desenvolvimento altricial é composta por três fases: a nutrição endógena, que se refere à absorção da reserva vitelínica; a fase de transição entre a alimentação endógena e a exógena, que condiz com a fase da primeira alimentação (em inglês, *first feeding*), e por fim, a alimentação totalmente exógena, quando o sistema digestório, o visual e os demais órgãos sensoriais das larvas estão completamente desenvolvidos e permitem que as larvas interajam com o ambiente (Hunter, 1984; Fuiman, 2002; Yúfera, 2011).

A fase da primeira alimentação, ou de transição alimentar, na maioria das espécies, ocorre entre o 3º e 5º dia após a eclosão dependendo da espécie e da temperatura (Fuiman, 2002; Houde, 2008; Faulk et al., 2007; Cunha et al., 2009). Durante a fase de transição as larvas são mais vulneráveis. Os órgãos envolvidos no início da alimentação precisam estar formados e a disponibilidade e tamanho de presas devem ser ideais para garantir a sobrevivência (Fuiman, 2002; Yúfera e Darías, 2007). A maioria dos indivíduos morre devido à inanição causada pela ausência de alimento essencial neste período, denominado “crítico” por Hjort (1914). Esta fase de transição da alimentação endógena para exógena é complexa no ambiente natural e na piscicultura, pois problemas na manutenção dos organismos em cativeiro estão, principalmente, relacionados com a larvicultura, devido à alta taxa de mortalidade das larvas no período da primeira alimentação (Cunha et al., 2009).

Algumas espécies de peixes podem apresentar uma alimentação mista (Balon, 1986), na qual as larvas se alimentam de presas do ambiente antes mesmo do vitelo ser absorvido completamente (Hunter, 1984; Jaroszewska e Dabrowski, 2011), sendo este um caráter evolutivo específico.

1.1 O comportamento e os sistemas sensoriais nos peixes

O processo alimentar das larvas de peixes é complexo. Para que a primeira alimentação ocorra com sucesso é necessária a habilidade dos olhos e órgãos sensoriais para a localização das presas; a formação e o desenvolvimento do pedúnculo e da nadadeira caudal para possibilitar o deslocamento; o processo de abertura da boca concluído para permitir a captura; o desenvolvimento completo do sistema digestório (pâncreas, fígado, estômago, vesícula biliar) e a ativação das enzimas pancreáticas, que possibilitarão o processo de ingestão e digestão das partículas (Yúfera e Darías, 2007).

A ossificação da cabeça e o desenvolvimento dos músculos, ligamentos da mandíbula e os órgãos epibrânquiais também estão diretamente associados às alterações do comportamento alimentar e às trocas gasosas (Bradford, 1986; Frederich et al., 2008), e podem influenciar a captura e ingestão de presas.

O desenvolvimento do sistema digestório, além de influenciar o comportamento alimentar, também reflete em alterações no comportamento natatório. Como por exemplo, o padrão alimentar da espécie *Siganus lineatus*: na fase larval é carnívoro, durante a ontogenia os indivíduos se tornam onívoros e quando atingem a fase adulta alteram o comportamento para um padrão alimentar herbívoro (Bryan e Madraisau, 1977). Essa alteração possivelmente está associada à mudança do ambiente pelágico para o bentônico (Youson, 1988).

O desenvolvimento dos olhos é essencial pois são consideradas predadoras visuais, sendo a maioria dependente da luminosidade (Blaxter, 1968b; 1969). Em larvas recém-eclodidas com desenvolvimento altricial, os olhos não são funcionais e não possuem pigmentação. Os pigmentos surgem com o desenvolvimento, após horas ou dias, dependendo da espécie (Yúfera, 2011). Os olhos dos peixes são compostos pelo globo ocular, o cristalino, a retina e as células fotorreceptoras capazes de detectar diferentes níveis de intensidade luminosa. No início do desenvolvimento a retina possui cones simples predominantes como células fotorreceptoras e no final da metamorfose os bastonetes estão presentes e funcionais (Blaxter 1968a e 1968b; Noakes e Godin, 1988;

Margulies, 1997). A informação da imagem capturada é transmitida para o cérebro através do nervo óptico. Esta conexão está completamente formada no momento da primeira alimentação na maioria dos peixes marinhos (Yúfera, 2011).

A visão é um dos órgãos sensoriais mais importantes para uma larva de peixe, com o desenvolvimento da retina e o aumento das lentes, as larvas podem detectar uma partícula e distinguir o formato, tamanho e cor. Entretanto, a habilidade de detecção, que modifica de acordo com a espécie e o estágio de desenvolvimento, também depende da amplitude dos estímulos, que varia com o ângulo, intensidade e absorção da luz no ambiente, além da distância entre o predador e a presa (Strickler et al., 2005; Yúfera, 2011). Cada mudança no desenvolvimento da estrutura do olho pode alterar a função visual e resultar em mudanças observadas no comportamento durante a ontogenia do peixe e, conseqüentemente, em sua biologia (Noakes e Godin, 1988).

J. H. S. Blaxter, na década de 1960, um dos pesquisadores pioneiros a investigar o comportamento das larvas de peixes e a relação com o sentido da visão, observou alterações no comportamento de larvas de arenque *Clupea harengus* e do linguado *Pleuronectes platessa* quando expostas a diferentes intensidades luminosas, registrando um aumento do esforço de captura de presas conforme ocorria o aumento da intensidade luminosa. O autor concluiu que a luminosidade tem efeito determinante sobre o comportamento alimentar, natatório e na orientação das larvas de peixes, mas caso os organismos estejam em ambientes com pouca ou nenhuma luz, os demais órgãos sensoriais operam na detecção de presas, mais evidente em larvas em fase de desenvolvimento avançado (Blaxter, 1968a e 1968b).

Os demais órgãos sensoriais como o sentido olfativo e gustativo (botões gustativos situados na superfície do corpo) são responsáveis pela detecção de estímulos químicos provindos do ambiente marinho, como a percepção da composição química de organismos e o reconhecimento do habitat (Blaxter, 1986; Dixon et al., 2008; Yúfera, 2011). A transmissão da informação química ocorre ao longo das fibras nervosas olfatórias, axônios das células receptoras, que convergem para dentro do bulbo olfativo onde fazem sinapses com os neurônios de segunda ordem do bulbo (células mitrais) (Noakes e Godin, 1988).

As células formadoras da linha lateral (neuromastos) e as demais células receptoras localizadas na superfície do corpo têm a função de detectar sinais mecânicos no ambiente. Esse sistema é o responsável pelo comportamento de formação de cardume

de diversas espécies de peixes e também detecção de presas (Bleckmann, 1993). Adultos de uma espécie de bacalhau (*Pollachius virens*) podem formar cardumes mesmo sendo cegos, o canal de entrada sensorial é dado pelos órgãos da linha lateral (Pitcher et al., 1976).

As funções do sistema auditivo também influenciam o padrão comportamental dos peixes. Espécies recifais alteram seu comportamento quando expostas a diferentes níveis de intensidade sonora e ficam próximas aos locais que apresentam sons de ambientes de recifes de coral (Simpson et al., 2010). O sistema auditivo (otólito, orelha interna ou labirinto, bula e vesícula gasosa) é responsável pela detecção de sons subaquáticos e dão a percepção de equilíbrio aos organismos. A vesícula gasosa estende-se até a cavidade cranial e está ligada à orelha interna (através da bula auditiva), que é parcialmente preenchida com gás e serve como conversor de deslocamento de pressão (Blaxter e Batty, 1985).

O estudo do comportamento das larvas de peixes, de modo geral, é complexo, envolvendo diferentes áreas de pesquisa. Desde o início dos estudos sobre o ictioplâncton marinho, há desafios para o entendimento da interação entre os peixes, as presas, os predadores e os diferentes habitats do ambiente marinho

1.2 Comportamento alimentar

Diferentes tipos de comportamento alimentar foram registrados em larvas de peixes. O padrão mais encontrado é o forrageio, que consiste na busca por alimento, o qual varia entre as espécies. Munk (1995) observou em *Gadus morhua* um comportamento de busca saltatória, com movimentos frequentes das larvas e curtas pausas para a procura pelo alimento; já larvas de anchova (*Anchoa mitchilli*) pausam enquanto forrageiam e possuem natação explosiva (Chesney 2008), e larvas de arenque (*Clupea harengus*) exibem uma natação contínua enquanto buscam suas presas (Munk e Kiørboe, 1985).

Reações diante do alimento também foram registradas por pesquisadores como o aumento da velocidade de natação das larvas de peixes palhaço (*Amphiprion perideraion*) ao encontrarem uma concentração alta de alimento (Coughlin et al., 1992); aumento de atividade, mas redução da velocidade na presença de presas em larvas de bacalhau (*Gadus morhua*) e do linguado *Scophthalmus maximus* (Skiftesvik, 1992).

Estratégias de ataque observadas geralmente são descritas como um bote em direção ao alvo (Borla et al., 2002; Chesney, 2008; Jackson, 2011; Mahjoub et al., 2011a e 2011b), mas podem variar de acordo com a espécie, por exemplo, uma larva de arenque ataca uma única vez determinada presa (Hunter, 1984), enquanto que uma larva de cavalinha pode atacar duas ou mais vezes a mesma presa (Webb, 1978), ou diversas vezes, como as larvas de bacalhau *Gadus morhua* (Munk, 1995).

Alterações na seletividade de presas ocorrem de acordo com a idade e tamanho das larvas (Jackson, 2011), tamanho da presa e coloração, e movimentos de locomoção e escape das presas, como exemplo, os copépodes (Buskey et al., 1993; 2002; 2011; Mahjoub et al., 2011a; Gemmel e Buskey, 2011; Gemmel et al., 2012).

A alimentação pode influenciar até mesmo o comportamento social e a formação de cardumes como observado em larvas de *Scomber japonicus* (Nakayama et al., 2003; Nakayama e Fuiman, 2010).

1.3 Métodos de estudo do comportamento

Muitos trabalhos sobre a descrição dos padrões comportamentais foram desenvolvidos com larvas de peixes-zebra. Espécie modelo na neurociência, os estudos apresentam avanços em alto nível no entendimento sobre as funções morfológicas, neurológicas e comportamentais de *Danio rerio* (Fetcho e Liu, 1998; Blaser e Gerlai, 2006). No entanto, há uma grande lacuna nas descobertas sobre o comportamento de larvas de peixes marinhos, considerando que há cerca de 16 mil espécies marinhas no mundo (Nelson, 2006), sendo por volta de 1300 espécies no Brasil (Menezes, 2011).

Os trabalhos conduzidos para a avaliação do comportamento alimentar, em sua maioria, são direcionados à análise do conteúdo gastrointestinal das larvas de peixes marinhos, relacionando-a com a abundância e distribuição dos organismos no ambiente. Os itens alimentares de indivíduos coletados na natureza são organismos que compõem a comunidade planctônica, principalmente, os copépodes em diferentes estágios do seu ciclo de vida (Govoni et al., 1983; Sánchez-Velasco 1998; Fox et al., 1999; Kurtz e Matsuura, 2001). Alguns organismos que não apresentam motilidade, por exemplo, ovos, também são encontrados no sistema digestório das larvas de peixes (May, 1970; Hillgruber et al., 1995).

Em grande parte dos estudos sobre alimentação, as larvas de peixes são coletadas no ambiente, preservadas em soluções fixadoras e o conteúdo gastrointestinal é avaliado.

Os resultados gerados são estimativas de frequência de ocorrência das presas, da proporção do volume do sistema digestório ocupado pelas presas, da seletividade e de índices de importância relativa e taxa de ingestão (Hillgruber et al., 1995; Fox et al., 1999; Lagardere et al., 1999, Freire e Castello, 2000; Zacharia e Abdurahiman, 2004; Yasue et al., 2010). Esse método pode ser aplicado para diferentes espécies em diferentes estágios ontogenéticos, relacionando com as estações do ano e os períodos do dia (Williams et al., 2001).

A vantagem de estudos com conteúdo gastrointestinal é a verificação do alimento ingerido pela larva em um determinado período de tempo e em um ambiente específico. Porém, a proporção e o conteúdo podem ser subestimados, devido à atividade enzimática sobre os organismos durante o processo de digestão, o que dificulta a identificação, e ao fato de as larvas poderem esvaziar o conteúdo intestinal no momento da coleta ou preservação em solução fixadora (Hillgruber et al., 1995; Gonzáles-Quiroz e Anádon, 2001).

Outro fator que compromete a interpretação das informações é a seletividade da larva em relação à presa, que pode variar de acordo com a abundância (Gonzáles-Quiroz e Anádon 2001), tamanho (Munk, 1992), e comportamento de escape das presas disponíveis (Buskey et al., 1993; Gemmel et al., 2012).

Estudos comparativos do conteúdo gastrointestinal das larvas de peixes e a abundância e distribuição dos organismos planctônicos, baseado na teoria *match/mismatch* de Cushing (1990) (produção planctônica coincide com a desova dos peixes), tornam-se viáveis quando os organismos são coletados através de redes de plâncton no mesmo local (Vinas e Ramirez, 1996; Kurtz e Matsuura, 2001; Cass-Calay, 2003; Østergaard et al., 2005). Há uma relação direta entre a alta abundância de determinados organismos no ambiente e o aumento de sua frequência de ocorrência no sistema digestório das larvas. Lasker (1975) realizou um experimento pioneiro com larvas de anchova em fase de primeira alimentação e notou uma seletividade de captura variando de acordo com a composição fitoplanctônica no ambiente.

A relação da distribuição do ictioplâncton com a distribuição do zooplâncton também tem sido verificada, indicando interação entre predador e presa no ambiente (Kingsford, 1993; Dickey-Collas et al., 1996; Cuttitta et al., 2003). Estes estudos contribuem para a compreensão do papel ecológico das larvas de peixes na cadeia trófica marinha, mas a relação entre as larvas e as presas é muito complexa e não linear, como

citado por Carassou e Ponton (2009), sendo que a distribuição dos organismos depende das condições ambientais e pode variar entre as espécies de peixes e do zooplâncton (Lopes et al., 2006).

A técnica de análise do conteúdo gastrointestinal também é aplicada em ensaios experimentais no setor da aquicultura. A investigação dos padrões alimentares, com medição de taxas de captura e ingestão, seletividade, crescimento, sobrevivência e mortalidade, assim como testes em diferentes parâmetros físicos, como temperatura, salinidade e concentração de oxigênio, resulta em informações importantes para as espécies cultivadas (Opstad, 2003; Faulk e Holt, 2006; Meireles et al., 2009; Cortes e Tzusuki, 2011).

May (1970) publicou um levantamento de pesquisas realizadas com alimentação de larvas de peixes desde o século 19, apresentando uma lista de itens alimentares utilizados em experimentos com larvas eclodidas em laboratório e uma discussão sobre os principais itens. Dentre os itens que foram investigados no período revisado, continham organismos do plâncton selvagem, de protistas (dinoflagelados, diatomáceas, ciliados) a metazoários (rotíferos, moluscos, poliquetas, crustáceos, equinodermos e larvas de peixes), e uma categoria classificada como miscelânea (alimentos moídos e triturados derivados de peixes, caranguejos e camarões, ovos de aves domésticas e sangue humano).

Dentre os estudos abordados por May (1970), larvas de peixes se alimentam preferencialmente de plâncton selvagem. Recentemente, cultivos de copépodes planctônicos e bentônicos (calanoides, cyclopoides e harpacticoides) têm sido aplicados (O'Bryen e Lee, 2005). São excelentes reservas de ácidos graxos altamente insaturados – (HUFAs), docosaexaenoico (DHA) e eicosapentaenoico (EPA), contendo uma qualidade nutricional elevada quando comparada ao valor nutricional de rotíferos e *Artemia* (Marcus, 2005; Fleeger, 2005). Sua manutenção é uma questão complexa para os cultivos de larvas de peixes, assim como a própria manutenção dos ovos e larvas (Lasker, 1987). Para a obtenção dos organismos do zooplâncton que serão cultivados, a coleta deve ocorrer, preferencialmente, no local em que a espécie de peixe alvo habita, para aumentar a probabilidade de oferecer itens alimentares com valores nutricionais ideais. No entanto, a alimentação provida da natureza apresenta algumas desvantagens como: variabilidade sazonal e diária; dificuldade de controle da quantidade de espécies e de organismos;

difículdade de remoção de predadores potenciais de larvas de peixes, como quetognatos e salpas (May, 1970).

Os organismos mais utilizados como alimento para larvas em piscicultura marinha consistem em rotíferos *Brachionus*, larvas de moluscos, *Artemia* spp. em diferentes estágios de desenvolvimento (Kuronuma e Fukusho, 1984; Brown et al., 1997; Treece e Davis, 2000; Puvanendran et al., 2004; Conceição et al., 2010) e zooplâncton congelado (Grabner et al., 1981). Microcápsulas foram desenvolvidas em laboratório para a alimentação de larvas, mas sua composição nutricional varia de acordo com a espécie de peixe (Bueno et al., 2011).

Canino e Bailey (1995) estimaram o tempo de permanência do alimento no intestino de larvas. Os autores verificaram que o tempo de permanência foi maior em larvas não alimentadas do que em larvas alimentadas e pode variar ao longo dos períodos diurno e noturno.

Métodos para avaliar as condições nutricionais de larvas de peixes consistem na análise bioquímica dos organismos, razão RNA:DNA e proteínas (Theilacker et al., 1996; Dias et al., 2004; Islam et al., 2006) e análise do formato e composição dos otólitos das larvas, sendo possível definir o momento em que ocorreu a primeira alimentação (Aguilera et al., 2009; Islam et al., 2009). Gagliano e McCormick (2004) encontraram diferenças no formato dos otólitos em juvenis de duas espécies de peixes de coral (Pomacentridae), de acordo com os tratamentos aos quais expuseram os peixes (sem alimento, com pulsos de alimento e alimento à vontade).

Análises histológicas do sistema digestório realizadas em diferentes espécies de larvas de peixes, coletadas na natureza ou providas de cultivos, mostraram que há uma relação direta entre o desenvolvimento das células e a atividade enzimática com alterações no padrão comportamental alimentar (Theilacker et al., 1996; Roo et al. 1999; Gisbert et al. 2004; Mai et al., 2005; Rodríguez et al., 2005).

Experimentos avaliando os efeitos de estratificação e turbulência, do aquecimento global e acidificação também apontam influência no comportamento das larvas de peixes. Em 1975, Lasker associou o aumento da sobrevivência de larvas de peixes com condições oceanográficas estáveis, ao considerar que uma coluna de água estratificada garantiria a retenção de presas e as larvas seriam capazes de detectar áreas propícias à alimentação.

Rothschild e Osborn (1988) relacionaram as altas taxas de sobrevivência às turbulências de pequena escala geradas pelo vento, que favoreceriam o aumento das taxas de encontro entre as larvas e suas presas, influenciando o comportamento alimentar com aumento de captura, ingestão, assimilação, crescimento, mortalidade e sobrevivência, comportamentos também observados por Mackenzie e Kiørboe (1995) e Oshima et al. (2009) em experimentos laboratoriais.

O cenário atual de aquecimento global e a acidificação nos oceanos impulsionaram pesquisadores a avaliar a influência desses fenômenos no comportamento das larvas de peixes. Experimentos com aumento da temperatura revelaram uma redução na taxa de alimentação de larvas de peixes de recifes de coral (Nowicki et al., 2012) e na sobrevivência (Petereit et al., 2008). Níveis elevados de CO₂ resultaram na redução da capacidade de biossíntese de proteínas em larvas recém-eclodidas e redução do crescimento, podendo interferir no sucesso da alimentação, bem como na vulnerabilidade à predação (Franke e Clemmensen, 2011).

Trabalhos com condicionamento em câmaras de natação para avaliar o comportamento das larvas em diferentes velocidades de fluxos e comparações entre larvas alimentadas e não alimentadas, revelaram que o tempo de natação e a distância percorrida são significativamente maiores em larvas alimentadas de *Amphiprion melanopus*, principalmente em estágio ontogenético mais avançado (Fisher e Bellwood, 2000; 2001).

O desenvolvimento de modelos numéricos possibilita estimativas de dados de dispersão, natação, taxas de encontro entre predador e presa, disponibilidade de alimento, crescimento, mortalidade e sobrevivência (Visser e Mackenzie, 1998; Fiksen et al., 2007; Shimidt e Hinrichsen, 2008; Fiksen e Jørgensen, 2011; Willis, 2011).

Com o avanço tecnológico, muitos métodos utilizados em adultos, poderão ser aplicados em indivíduos juvenis ou em fase larval, como a utilização de *tags* (dispositivos utilizados para identificação e rastreamento) e a miniaturização de sensores e baterias (Rutz e Hays, 2009). Delcourt et al. (2011), implantaram *tags* em larvas de *Anguilla anguilla* (enguia) para o estudo do comportamento natatório, e obtiveram informações sobre distâncias percorridas, velocidade e aceleração dos indivíduos.

Outros métodos utilizados para estudo do comportamento são medidas automáticas da posição e orientação das larvas de peixes, através de análise de imagens

como os sistemas desenvolvidos por Noldus et al. (2001) e Creton (2009), para o estudo de larvas de peixes-zebra. Esses métodos poderiam ser aplicados às espécies marinhas.

Diversos métodos podem ser utilizados para avaliar o comportamento das larvas de peixes com o objetivo de aprimorar o entendimento sobre a interação dos animais com o ambiente. Entretanto, observações visuais nem sempre resultam em estimativas acuradas de velocidade de natação e frequência de batimento de nadadeiras, já que estas são consideradas muito rápidas em relação à capacidade de captura de imagens do olho humano (Arnold e Nuttall-Smith, 1974). Por exemplo, estudos sobre o comportamento de larvas de peixes *in situ*, através de mergulhadores autônomos, foram conduzidos por Leis e Carson-Ewart (1997 e 1998). Os autores revelaram a dificuldade em estudar o comportamento dos organismos no ambiente, pois o comportamento natatório e alimentar foi observado, mas os movimentos e curvaturas do corpo em forma de C ou S não foram evidentes, assim como não foi possível identificar as partículas alimentares ingeridas pelas larvas devido ao tamanho microscópico.

O desenvolvimento de novos sistemas de vídeo tem permitido ampliar os estudos direcionados à observação dos organismos vivos. A grande vantagem de se utilizar câmeras de filmagem é a possibilidade de armazenamento e reanálise das imagens capturadas em diferentes taxas de aquisição de quadros. Experimentos *in situ* com câmeras de vídeo, como o Video-Solo (Chabanet et al., 2012), os sistemas automáticos de *landers* com câmeras de alta resolução (Hannah e Blume, 2012) e estações de vídeo subaquáticas com iscas para atrair os organismos, têm sido realizados para o monitoramento dos peixes adultos no ambiente, gerando informações inéditas sobre seu comportamento (Bros et al., 2011; Lowry et al., 2011).

Sistemas ópticos microscópicos para o estudo do ictioplâncton *in situ* têm sido desenvolvidos, como o sistema de vídeo subaquático desenvolvido por Froese et al. (1990), com câmeras de vídeos associadas a redes de plâncton e o Video Plankton Recorder (Davis et al., 1992) e mais recentemente o ISIIS, *In situ* Ichthyoplankton Imaging System (Cowen e Guigand, 2008).

Estudos sobre o comportamento das larvas de peixes têm sido feitos em laboratório utilizando-se imagens capturadas por câmeras de vídeos acopladas às lentes oculares de estereomicroscópio (Hunt von Herbing e Keating, 2003), posicionadas abaixo de placas de Petri (Yin e Blaxter, 1987), próximas às paredes dos tanques e aquários

(Masuda, 2006; Chesney, 2008; Jackson, 2011) e associadas a sistemas de respirometria (Ruzicka e Gallager, 2006).

As câmeras de vídeo, de modo geral, são operadas em frequência tradicional (30 quadros por segundo). Trabalhos pioneiros que utilizaram câmeras em alta frequência (400 quadros por segundo) alcançaram resultados precisos dos movimentos das larvas, descrevendo o padrão de natação e identificando estratégias de captura de presas (Hunter, 1972; Batty e Blaxter, 1992).

Sistemas ópticos horizontais, constituídos de lentes associadas a câmeras de vídeo, foram desenvolvidos para o aprimoramento do estudo do comportamento das larvas de peixes e demais organismos planctônicos em laboratório. Arnold e Nuttall-Smith (1974) desenvolveram um sistema constituído de duas lentes, uma câmera de vídeo e um feixe luminoso produzido por uma lâmpada halogênica de 12 V, resultando em imagens de sombra (em inglês, *shadowgraph*), para investigar o comportamento alimentar das larvas de peixes de *Pleuronectes platessa* capturando náuplios de *Artemia salina*. Chesney (2008) estudou, com o mesmo método, o comportamento de forrageio de larvas de *Anchoa mitchilli* e descreveu o comportamento natatório dessa espécie.

Coughlin e Strickler (1990), empregando a cinematografia em alta velocidade e a técnica de Schlieren (Toepler, 1866), puderam observar detalhadamente o comportamento de *Chromis viridis*, detectando o mecanismo de sucção como padrão alimentar para essa espécie. Coughlin et al. (1992) estudaram o comportamento de larvas de *Amphiprion perideraion* utilizando um sistema de filmagem denominado *CritterSpy*, composto por dois eixos diferentes (duas câmeras de vídeo, gerando visão frontal e lateral do aquário simultaneamente), possibilitando uma análise em três dimensões.

Sistemas ópticos considerados simples e de custo reduzido, como os trabalhos apresentados por Pitcher e Lawrence, (1984), Pereira e Oliveira (1994) e Litvak e Hansell (1995), também podem ser empregados em estudos do comportamento para obter resultados sobre a velocidade de natação.

Gemmel e Buskey (2011) verificou que os movimentos de deslocamento de *Hippocampus zosterae* (cavalo-marinho) podem interferir no sucesso da captura de presas, no caso, copépodes da espécie *Acartia tonsa*. O autor encontrou dois comportamentos diferentes: (1) aproximação vagarosa em direção ao copépode, com escape efetivo da presa; e (2) direcionamento apenas da cabeça do animal para frente,

com sucesso na captura da presa. O estudo foi realizado através da aquisição de imagens em holografia digital cinemática *in-line* e reconstrução holográfica, permitindo a visualização detalhada dos movimentos da cabeça do animal.

O sistema óptico desenvolvido por Strickler (1998), Strickler e Hwang (1999) e Strickler et al. (2004), obtendo imagens holográficas e de microscopia por sistema de filtros espaciais pareados, permite a visualização de organismos planctônicos transparentes, o que inclui o ictioplâncton. Associado ao sistema óptico, câmeras de vídeo que operam em alta frequência (acima de 30 quadros por segundo), e com a adequação das ferramentas ópticas devidamente configuradas, o método pode ser aplicado ao estudo do comportamento natatório e alimentar das larvas de peixes.

O método descrito acima foi utilizado no presente trabalho para estudar o comportamento natatório e alimentar de duas espécies de peixes marinhos em sua fase inicial do ciclo de vida, provindas de cultivos: *Rachycentron canadum* (Linnaeus, 1766), conhecido no Brasil como bijupirá e *Epinephelus marginatus* (Lowe, 1834), a garoupa verdadeira.

1.4 Informações sobre as espécies estudadas

Rachycentron canadum é a única espécie pertencente à família Rachycentridae (Ordem Perciformes). Distribui-se mundialmente (exceto no leste do oceano Pacífico) em águas tropicais e subtropicais (Nelson, 2006) e habita ambientes pelágicos, em regiões costeiras e oceânicas, ocorrendo em profundidades entre 50 e 200 m. Pode ocorrer sobre recifes de coral e ocasionalmente em ambientes estuarinos (Fahay, 2007).

Esta espécie apresenta um alto valor comercial e recreacional, podendo atingir comprimento superior a dois metros (Holt et al., 2007). É uma das espécies potencialmente utilizadas em aquicultura em diversas regiões no mundo, inclusive no Brasil (Menezes et al., 2003).

Os peixes capturados na natureza possuem, em média, 2 a 5 anos de idade. Essa idade dos indivíduos adultos é referente ao período reprodutivo da espécie. Segundo Franks e Brown-Peterson (2002) e Fry e Griffiths (2010), o estoque pode atingir um nível de exploração, devido ao alto interesse econômico, seja ele para recreação ou pesca e captura para manutenção em cativeiro.

Diversos trabalhos foram desenvolvidos para aprimorar a manutenção da espécie em cativeiro. *Rachycentron canadum* tem alto potencial para cultivos devido à tolerância a uma ampla faixa de salinidade (Faulk e Holt, 2006), taxa rápida de crescimento,

resistência a doenças (Holt et al., 2007) e adaptação em tanques rede (Sanches et al., 2008; Benetti et al., 2010) e em sistemas fechados de recirculação (Hitzfelder et al., 2006).

Diferentes tipos de presas têm sido oferecidos para as larvas com o objetivo de aprimorar as condições de cultivo, sendo rotíferos e *Artemia* sp. as presas mais utilizadas como suprimento alimentar (Watanabe et al., 1996; Durray et al., 1997). Os náuplios de copépodes também são presas potenciais, pois aumentam a taxa de sobrevivência das larvas devido às suas propriedades nutricionais, fornecem ácidos graxos (HUFAs, DHA e EPA) (Doi et al., 1997; Toledo et al., 2005; Marcus, 2005; Fleeger, 2005). Entretanto, resultados sobre a alimentação de larvas de *R. canadum* com náuplios ainda são insuficientes.

Epinephelus marginatus pertence ao grupo das garoupas, peixes da família Serranidae que possuem, de modo geral, alto valor comercial (Pierre et al., 2008), habitam costões rochosos e recifes de coral, vivem em cardumes ou solitários e variam em tamanho, podendo atingir 3 m de comprimento (Watson, 1996). A espécie ocorre no Oceano Atlântico e Mediterrâneo e é comumente encontrada no sul, sudeste e nordeste da costa do Brasil (Figueiredo e Menezes, 1980; Menezes et al., 2003).

Sendo alvo da pesca predatória, as garoupas foram incorporadas à lista das espécies ameaçadas de extinção (Ruangpanit et al., 1993; IUCN, 2008). Para contrapor a redução de 80 % do estoque deste grupo de peixes, investimentos estão sendo feitos nos cultivos de diferentes espécies, principalmente na Ásia (Pierre et al., 2008). Esse grupo de peixes é potencialmente forte para aquicultura devido a sua resistência às condições populosas de cativeiro e rápido crescimento em temperaturas entre 23 e 25 °C (Pierre et al., 2008). De modo geral, aquicultores e pesquisadores possuem o objetivo de obter uma alta produção para atingir o mercado e reduzir a pesca (Cunha et al., 2009).

Estudos sobre o comportamento natatório e alimentar dos serranídeos em fase inicial do ciclo de vida são escassos. No Brasil, pesquisadores iniciaram o processo de reprodução de *E. marginatus* em cativeiro (Kerber et al., 2012) e experimentos para o melhoramento da manutenção das larvas em cativeiro têm sido realizados.

No setor de aquicultura de diferentes espécies de peixes há um desafio em comum, a larvicultura (Cunha et al., 2009). O cultivo e a manutenção dos estágios iniciais do ciclo de vida dos peixes possuem questões que ainda requerem muitos estudos sobre o comportamento alimentar (Russo et al., 2009a). Durante o estágio larval, principalmente no momento da abertura da boca, que envolve a primeira alimentação dos indivíduos, a

taxa de mortalidade é extremamente alta (Glamuzina et al., 1998a e 1998b; Fuiman, 2002).

Trabalhos publicados com *R. canadum* e *E. marginatus* analisaram tópicos como o aprimoramento das condições nutricionais das larvas (Glamuzina et al., 1998a e 1998b; Turner e Rooker, 2005; Niu et al., 2008; Schwarz et al., 2008; Sun e Chen, 2009; Cunha et al., 2009; Russo et al., 2009a e b; Tang et al., 2010; Xiao et al., 2010), bem como a sua manutenção em cativeiro (Benetti et al., 2008). Condini et al. (2010) e Félix e Hackradt (2008) publicaram registros sobre indivíduos adultos de *R. canadum* observados na natureza. O comportamento de larvas dessas espécies ainda não foi estudado.

Com base nos estudos realizados e relatados nesta seção da tese, formulou-se a hipótese de que a presença de presas pode causar alterações nos padrões comportamentais natatórios das larvas de peixes na fase da primeira alimentação, e que os peixes já no início do seu ciclo de vida são adaptados e possuem controle dos movimentos. Para a verificação destes fatos o comportamento de larvas de *Rachycentron canadum* e *Epinephelus marginatus*, que apresentam aspectos ecológicos diferenciados, foi estudado em função da presença ou ausência de presas no início da ontogênese.

2. OBJETIVOS

2.1 Objetivo geral

Analisar o comportamento natatório das espécies de peixes marinhos *Rachycentron canadum* e *Epinephelus marginatus* nos estágios iniciais do ciclo de vida, com ênfase na fase da primeira alimentação, na presença e ausência de presas.

2.2 Objetivos específicos

- Analisar as variações no comportamento natatório das larvas de peixes em função do desenvolvimento larval até o 5º dia após a eclosão em *R. canadum* e até o 10º em *E. marginatus*;
- Comparar os padrões comportamentais entre a ausência e a presença de diferentes presas: náuplios de copépodes e rotíferos *Brachionus* sp, considerando os tipos de natação, a distância percorrida, a frequência de batimentos da nadadeira caudal, duração das contrações da musculatura do corpo e os períodos de repouso;
- Descrever as estratégias comportamentais de deslocamento através da análise de variações nas distâncias percorridas pelas larvas; contrações da musculatura do corpo e movimentos das nadadeiras e espinhos;
- Verificar a relação entre os tipos de natação e os valores estimados do número de Reynolds;
- Descrever o comportamento alimentar na presença das presas oferecidas, a partir das observações de busca por alimento, natação em direção às presas, tentativa de captura e sucesso na alimentação.

3. MATERIAL E MÉTODOS

3.1 Descrições das técnicas de imageamento e configurações do sistema óptico

As técnicas de imageamento utilizadas para a visualização do comportamento das larvas de peixes e suas presas foram a microscopia de campo claro, a microscopia de sistema de filtros pareados e a holografia digital. A microscopia de campo claro permite a focalização e ampliação da imagem dos organismos. A microscopia de sistema de filtros pareados consiste na geração de imagens dos organismos através de uma transformada de Fourier no plano óptico (Strickler, 1998; Strickler e Hwang, 1999). A holografia digital (configuração *in-line*) gera imagens em hologramas. Um holograma consiste em uma soma de interferência de ondas entre a luz refletida dos objetos iluminados por um raio incidente e um raio de referência, contendo informações das frentes de ondas que podem ser reconstruídas utilizando técnicas ópticas e computacionais (Katz e Sheng, 2010).

Os experimentos foram realizados com câmeras de vídeo que operam em alta frequência ou velocidade (acima de 60 quadros por segundo), associadas a um sistema óptico horizontal. As câmeras utilizadas foram uma *Photron Fastcam SA2 86K C3* com especificações de resolução máxima de 2048 x 2048 pixels, e o tamanho do pixel de 10 μm , e uma *Photon Focus MVI-D1312-160-CL12* sendo o tamanho do pixel de 8 μm e resolução máxima 1312 x 1082 pixels.

O sistema óptico horizontal configurado para as técnicas cinematográficas constituiu em um feixe luminoso (laser de 657,5 nm) devidamente alinhado, que atravessa uma objetiva (com aumento de 20 vezes) e um filtro espacial (um *pinhole* de 10 μm), removendo as flutuações do feixe de laser causadas por partículas no ar e espalhamento por defeitos ópticos. Após o ajuste do filtro, o raio de maior intensidade do feixe atinge uma lente colimadora [com distância focal (f) de 150, 170 ou 400 mm] que torna os raios paralelos, iluminando o objeto de interesse, como no caso de um organismo dentro do aquário de vidro com dimensões de 6,0 x 5,5 x 1,5 cm (altura x largura x profundidade) e capacidade volumétrica de aproximadamente 50 mL, possibilitando o comportamento como livre-natante das larvas. A imagem do organismo é gerada no plano focal, após atravessar a lente focalizadora (f de 150 ou 170 mm) localizada posteriormente ao aquário e a imagem é visualizada pela câmera de vídeo (Figura 1).

O sistema óptico esteve disposto sobre uma mesa óptica *Smart Table Newport* com controle de vibração e suspensão pneumática. Todos os equipamentos ópticos foram parafusados sobre a mesa para eliminar oscilações (Figura 2).

Figura 1. Representação esquemática do sistema óptico horizontal. O laser é a fonte emissora de luz, que é focalizada por uma lente objetiva passando pelo filtro espacial disposto logo a seguir, o pinhole. A lente colimadora torna o feixe paralelo e atravessa o objeto no aquário e a lente posterior focaliza o feixe, produzindo a imagem no plano focal. Na técnica de microscopia de filtros pareados, uma transformada de Fourier em 2D ocorre no filtro de frequências, no caso o ponto preto.

Figura 2. Sistema óptico configurado horizontalmente para a realização dos experimentos com larvas de peixes, disposto sobre a mesa óptica com controle de vibração, contendo a câmera de vídeo *Photron*, e o sistema de lentes e filtros pareados, sendo as imagens visualizadas no monitor de um computador.

A configuração do posicionamento da câmera de vídeo e do aquário em relação à lente focalizadora foi definida a partir do cálculo de aumento, seguindo as fórmulas de óptica geométrica (Hecht, 2002):

$P/f = 1 - 1/A$ para obter o posicionamento do aquário;

$P'/f = -A + 1$ para obter o posicionamento da câmera de vídeo.

Sendo: P e P' = posicionamento; f = distância focal da lente; A = aumento

Sendo $A = y'/y$. Onde, y' é o tamanho da imagem e o y o tamanho do objeto. O tamanho da imagem é considerado a partir das dimensões do sensor de imagem digital da câmera de vídeo e o tamanho do objeto, no caso, os organismos. O aumento utilizado variou entre 1 a 3,5 vezes.

Para a obtenção das imagens holográficas, o sistema óptico foi disposto horizontal e verticalmente. Constituído por uma associação de uma lente objetiva de 20 vezes, um filtro espacial de 10 μm , uma lente colimadora de 400 mm no eixo horizontal e um suporte para placa de Petri (50 x 12 mm) na qual foi inserida a larva de peixe com o objetivo de obter imagens com uma visão superior dos movimentos corporais e das nadadeiras durante a natação. A câmera de vídeo foi posicionada acima da placa no eixo vertical. O feixe luminoso foi desviado para o eixo vertical através de um espelho (Figuras 3 e 4).

A reconstrução holográfica das imagens foi realizada com o auxílio de uma rotina no programa MATLAB, de acordo com Ghiglieno et al. (2013).

Figura 3. Representação esquemática do sistema óptico utilizado na técnica holográfica. O laser é a fonte emissora de luz, que é focalizada pela objetiva passando pelo filtro espacial disposto logo a seguir, o *pinhole*. A lente colimadora torna o feixe paralelo, que é desviado por um espelho devidamente posicionado, atravessa o objeto na placa de Petri e a imagem holográfica é capturada pela câmera de vídeo.

Figura 4. Sistema óptico configurado verticalmente para a realização dos experimentos holográficos disposto sobre a mesa com controle de vibração, contendo o sistema de lentes associadas à câmera de vídeo *Photon Focus*.

3.2 Obtenção das larvas de peixes marinhos

As larvas foram obtidas de desovas naturais de reprodutores de *Rachycentron canadum* e de *Epinephelus marginatus* mantidos em cativeiro pela Empresa REDEMAR ALEVINOS, situada no município de Ilhabela no Estado de São Paulo (Figura 5).

Os experimentos foram realizados de acordo com a sobrevivência dos indivíduos em laboratório, fazia-se uma avaliação observacional das larvas e caso ocorresse a mortalidade da maioria dos organismos, um novo lote era adquirido. Os experimentos com *R. canadum* foram realizados com larvas de 3 a 5 dias após a eclosão do embrião (dae) e *E. marginatus* com larvas de 3 a 8 e 10 dae.

Figura 5. Tanques para a manutenção de peixes adultos e larvas de peixes na empresa REDEMAR ALEVINOS, situado em Ilha Bela, Estado de São Paulo.

3.3 Transporte e manutenção das larvas de peixes em laboratório

Os indivíduos de *R. canadum* e *E. marginatus* foram transportados para o Laboratório Integrado de Processos Oceanográficos do Instituto Oceanográfico da USP na Base Norte do IO-USP (Clarimundo de Jesus em Ubatuba – SP) em 2012, ou para o Centro de Biologia Marinha da USP (CEBIMar em São Sebastião – SP.), de 2012 a 2014, em sacos plásticos acondicionados em uma caixa térmica, com tempo médio de transporte de 40 minutos através de veículo automotor.

As larvas foram mantidas em temperatura constante de 25°C e salinidade 35, nos sacos plásticos ou em béqueres de vidro com capacidade de 1 L, com a água provinda dos cultivos para reduzir a manipulação e a mortalidade dos indivíduos (Rollin e Kessel, 1998).

A água do mar utilizada nos experimentos foi coletada com auxílio de recipientes plásticos na Enseada do Flamengo, em Ubatuba (Latitude 23°31'25,6''; Longitude 45°4'54,6'') e no canal de São Sebastião (Latitude 23° 49'46,1''; Longitude 45°25'13'') e filtrada por meio de filtros de fibra de vidro GF/F de 47 mm de porosidade e posteriormente autoclavada a 100 °C e 1 atm de pressão (Lourenço, 2006).

3.4 Cultivos de presas e suprimento alimentar

3.4.1 Microalgas marinhas

As microalgas foram utilizadas como alimento para os rotíferos *Brachionus* sp. As cepas escolhidas e cultivadas foram de *Isochrysis galbana* Parke, 1949, *Nannochloropsis* sp. e *Tetraselmis gracilis* (Kylin) Butcher, 1959. Todas foram obtidas do Banco de Cultivo de Microrganismos Marinhos Aidar e Kutner (BMA&K, IO-USP, São Paulo).

As estimativas da densidade celular foram obtidas por meio da contagem de alíquotas preservadas em solução de formaldeído (4%), em hemocítômetro (tipo Nageotte), sob microscópio no aumento de 40 vezes.

A água do mar utilizada para a manutenção dos cultivos de microalgas, após a filtração, foi esterilizada em autoclave durante uma hora a uma temperatura de 100 ° C e pressão de 1 atmosfera. O material utilizado para a manutenção das culturas foi lavado com soluções de ácido clorídrico (HCL) a 10% ou detergente neutro a 2% e autoclavado nas mesmas condições da água do mar (Lourenço, 2006).

As microalgas foram cultivadas em laboratório em meio de cultura Guillard – f/2 (Guillard, 1975) com 35 de salinidade e mantidas em câmara de germinação com temperatura controlada a 22 ± 1 °C, fotoperíodo de 12/12 horas (Figura 6), renovadas a cada 20 dias através de uma nova inoculação (repicagem por ressuspensão em meio de cultura previamente preparado).

3.4.2 Rotíferos (*Brachionus* sp.)

Rotíferos do gênero *Brachionus* têm sido aplicados em diferentes cultivos de organismos marinhos, devido a sua facilidade de manipulação, alta taxa de sobrevivência e valor nutricional (Lubzens e Zmora, 2003). Os indivíduos apresentaram tamanhos aproximados de 150 µm de largura e 200 µm de comprimento, tamanho considerado ideal para captura de presas pelas espécies de peixes marinhos estudadas (Russo et al., 2009a). As dimensões dos indivíduos foram medidas com o auxílio de uma micrométrica acoplada ao um esteromicroscópio binocular.

Os organismos foram mantidos em Erlenmeyers de vidro com capacidade volumétrica de 1 L (Figura 7), com aeração constante a uma temperatura de 25 °C e 35

de salinidade com fotoperíodo natural. Os rotíferos foram mantidos em condição de altas densidades de alimento, baseado no sistema de algas verdes (Skiftesvik et al., 2003; Rocha et al., 2008), alimentados diariamente com alíquotas de aproximadamente 50 mL contendo culturas de *I. galbana*, *Nannochloropsis* sp. e *T. gracilis* em condições exponenciais ($1,2 \times 10^8$, $1,5 \times 10^7$ e $1,0 \times 10^{10}$ cels L⁻¹, respectivamente).

Figura 6. Cultivo de microalgas mantidas em câmara de germinação com temperatura controlada, utilizadas como alimento para o rotífero *Brachionus* sp.

Figura 7. Cultivo de *Brachionus* sp. utilizado como alimento para as larvas de peixes, durante a realização dos experimentos.

3.5 Obtenção dos náuplios de copépodes planctônicos

Copépodes adultos e na fase naupliar foram coletados nos dias que antecederam cada experimento de filmagem, com o auxílio de uma rede de plâncton com malha de 200 μm e 160 μm , respectivamente. Os arrastos foram horizontais subsuperficiais, com duração de três minutos a velocidade de 1,5 nós, aproximadamente, na Enseada do Flamengo (Ubatuba, SP) e no Canal de São Sebastião (São Sebastião, SP). Após a coleta, os organismos planctônicos foram transferidos cuidadosamente para um recipiente plástico com capacidade de 20 L e diluídos com água do mar do local (Figura 8).

Em laboratório, alíquotas das amostras foram analisadas sob estereomicroscópio e os copépodes adultos em maior abundância foram identificados de acordo com Boltovskoy (1999). Dentre os copépodes observados foram selecionadas fêmeas de *Acartia tonsa* Dana, 1849, *Onychocorycaeus giesbrechti* F. Dahl, 1894, *Temora stylifera* Dana, 1849 e *Temora turbinata* (Dana, 1849).

Foi dada preferência às fêmeas portando sacos ovíferos (espécies retentoras), ou que apresentavam segmento genital dilatado ou faixas paralelas escuras e longitudinais na região dorsal do tórax, denotando ovários com ovócitos em amadurecimento (espécies dispersoras).

As fêmeas foram transferidas individualmente por meio de sucção em pipetas de vidro para placas de cultura de células com cavidades de capacidade de 13 mL contendo água do mar filtrada. As incubações foram monitoradas após 2 horas e ao observar a liberação de ovos, as fêmeas foram retiradas para evitar a ocorrência de canibalismo dos ovos (Hopcroft e Roff, 1996; Ara, 2001; Vanderlugt, 2007) (Figura 11).

Os indivíduos foram mantidos em temperatura controlada a 25°C em fotoperíodo natural. Após 24 horas de incubação ocorreu a eclosão dos náuplios, como esperado para esta faixa de temperatura (Hopcroft e Roff, 1996; Ara, 2001). Para a realização dos experimentos foram selecionados náuplios no primeiro e segundo estágio de desenvolvimento (Björnberg et al., 1994), para conservar as condições nutricionais das fêmeas provenientes do ambiente.

Náuplios de copépodes coletados nas amostras de plâncton foram separados dos demais organismos planctônicos e por meio de sucção com pipetas de vidro foram transferidos para placas de cultura de células com cavidades de capacidade de 13 mL contendo água do mar filtrada. Foram mantidos em temperatura controlada a 25°C em

fotoperíodo natural. Os náuplios foram classificados como “selvagens” e não foram identificados.

Figura 8. Arrasto horizontal subsuperficial com rede de plâncton realizado para a coleta de organismos zooplancônicos na Enseada do Flamengo em Ubatuba- SP.

Figura 9. Triagem de fêmeas de copépodes sob estereomicroscópio e incubação dos organismos em placas de cultura de células.

3.6 Aclimação das larvas de peixes e desenho experimental

No laboratório de óptica as janelas foram vedadas para que não houvesse interferência da luz natural, sendo iluminado apenas com a iluminação fluorescente (iluminação artificial de baixa intensidade). Todas as larvas foram mantidas em recipientes (béqueres ou sacos) escuros para reduzir o estresse em relação aos possíveis distúrbios externos.

Distúrbios sonoros, físicos e mecânicos foram reduzidos ao máximo em laboratório para ressaltar apenas a influência dos estímulos experimentais no comportamento das larvas de peixes, no caso a presença de presas.

Cerca de uma hora antecedente aos experimentos, as larvas foram inseridas no aquário de filmagem para aclimação às condições a que seriam expostas. As sessões de filmagem ocorreram em todos os períodos do dia (entre 6:00 e 22:00 h). Os organismos selecionados como presas foram separados dos cultivos, isolados através de pipetas e inseridos em água do mar filtrada em béqueres com capacidade de 10 mL.

O período de gravação de cada experimento realizado variou de acordo com o comportamento observado no momento da sessão. Os vídeos foram segmentados para gerar as sequências de interesse, que tiveram variação de 0,08 a 139,73 s.

O comportamento de 617 larvas de *R. canadum* e 151 de *E. marginatus* foi descrito e analisado nos diferentes tratamentos. Em cada sessão de filmagem, ou seja, em cada dia de desenvolvimento e em cada tratamento, cinco larvas de peixes foram inseridas no aquário de 50 mL, sendo 10 mL de água do mar filtrada e o restante do volume a água do cultivo provindo dos tanques da empresa REDEMAR ALEVINOS. Foram testados dois tratamentos com presas: 1) náuplios de copépodes; 2) rotíferos *Brachionus* sp.; e 3) o controle que consistiu em água do mar filtrada, sendo considerado como ausência de presas.

Para larvas de *R. canadum* foram fornecidos náuplios de *Temora stylifera* e *Onichocorycaeus giesbrechti*; para *E. marginatus*, náuplios de *Temora turbinata* e *Acartia tonsa*, de acordo com os organismos coletados na natureza.

Os experimentos foram iniciados com as larvas na ausência de presa e após a finalização de cada sessão de filmagem, as larvas foram resfriadas em congelador durante 2 minutos, em seguida preservadas em solução de formaldeído neutralizado e diluído a 4% de água do mar, e por fim armazenadas em frascos de vidro, e assim iniciava-se uma nova sessão com novas larvas expostas às presas.

A concentração de presas foi estimada a partir de estudos realizados por Hunter (1984), Doi et al., (1997), Russo et al. (2009a e b) e Cunha et al. (2009). Os autores observaram um alto índice de sobrevivência das larvas de *E. coioides* e *E. marginatus* com uma densidade mínima de presas de 100 a 200 indivíduos por litro. O aquário utilizado para os experimentos tem capacidade de 50 mL, logo a concentração estimada consistiu em 10 presas por tratamento.

Nos tratamentos com presas foram adicionados 10 náuplios ao aquário contendo cinco larvas de peixes e 10 rotíferos as outras cinco larvas, consistindo em tratamentos isolados. Os experimentos com *E. marginatus* foram divididos em duas etapas: I) Larvas com 3 a 5 dae, etapa descrita acima e II) Larvas com 6, 7, 8 e 10 dae. Nesta última etapa o estudo comportamental das larvas de *E. marginatus* foi realizado exclusivamente com rotíferos *Brachionus* sp., pois os mesmos já haviam sido inseridos nos cultivos por estarem incorporados à alimentação diária e manutenção da larvicultura.

Para os experimentos de filmagem a água do mar foi filtrada duas vezes para garantir a redução do número de partículas e melhorar a qualidade das imagens obtidas.

Os dados morfométricos (comprimento do corpo) foram obtidos em larvas preservadas na solução de formaldeído. O comprimento foi medido da ponta do focinho até a porção final da notocorda com o auxílio de uma escala micrométrica acoplada à ocular de um estereomicroscópio.

O conteúdo gastrointestinal das larvas foi analisado por meio de dissecções com o auxílio de estiletos de dissecção e pinças. Foi realizado um corte na região ventral e todo o conteúdo foi retirado.

3.7 Análises dos resultados

Foi analisado um total de 235.623 quadros (número de imagens capturados pelas câmeras de vídeo), correspondente a 425 registros (número de eventos observados) de comportamentos em larvas de *Rachycentron canadum* (bijupirá) e 442 em larvas de *Epinephelus marginatus* (garoupa verdadeira).

Após a obtenção dos vídeos, as informações do total de quadros registrados, taxa de quadros por segundo e período de gravação dos vídeos foram armazenadas. Para a descrição e análise do comportamento das larvas de peixes foram utilizados os programas computacionais *Photron FastCam Viewer PFV 324* e *Image J*. Os vídeos foram gravados em diferentes taxas de quadros por segundo (30 a 2000 qps), porém a análise de cada vídeo foi realizada em uma taxa de 1 qps, garantindo a análise de todos os movimentos das larvas.

A partir das imagens obtidas, os padrões comportamentais foram descritos de acordo com os movimentos observados *ad libitum* e animal-focal (Altmann, 1974), que consistem na observação dos animais escolhidos aleatoriamente e obtenção de todas as

ações e interações do indivíduo ou grupo de indivíduos que ocorre durante um período amostrado, notando-se repetição do comportamento.

Dentre os registros observados por *ad libitum* e animal-focal foram descritas 8 categorias comportamentais, segundo Hunter (1972); Weihs, (1980); Eaton e DiDomenico (1986); Batty e Blaxter (1992) e Fuiman e Batty (1997): (i) comportamento natatório rotineiro; (ii) comportamento natatório explosivo; (iii) natação recuada; (iv) deslocamento durante o comportamento natatório; (v) movimentos do complexo caudal durante a natação e manutenção da posição na coluna de água; (vi) contrações da musculatura do corpo em forma de S e C; (vii) períodos de repouso; (viii) comportamento alimentar.

A velocidade de natação foi calculada através da razão entre a distância percorrida (mm) e o tempo decorrido da ação (s) entre quadros subsequentes (Videler, 1993), descrita em milímetros por segundo (mm s^{-1}) e, pelo número de vezes o comprimento do corpo por segundo (CP s^{-1}). Os valores de velocidade de natação com referência no comprimento do corpo das larvas de peixes foi o determinante para classificar o comportamento natatório em rotineiro ou explosivo. O valor limiar foi o três, valores até 2,9 foram definidos como natação rotineira e valores a partir de 3,0 como explosiva, baseado nas observações do presente trabalho e nas descrições e estudos de custo energético dos diferentes tipos de natação Hunter (1972); Videler e Weihs (1982) e Batty e Blaxter (1992).

Os movimentos do complexo caudal foram descritos através da frequência de batimento da nadadeira caudal, sendo feita a contagem, por meio de um contador manual, do número de dobramentos para cada lado do pedúnculo caudal e nadadeira caudal por um determinado intervalo de tempo, resultando em batimentos por segundo (b s^{-1}). Os movimentos foram avaliados de acordo com o deslocamento (diferentes tipos de natação) e com a manutenção da posição na coluna de água.

Os períodos de repouso, definidos como interrupção completa dos movimentos (Hunter, 1972), foram observados e registrados. Deslocamentos por arrasto e afundamento associados com o repouso foram descritos e os valores de velocidade foram calculados.

Medidas das distâncias percorridas e ângulos de curvatura do corpo foram obtidos através do programa computacional *Photron FastCam Viewer PFV 324*, sendo os pontos de referência a ponta do focinho e a metade do corpo da larva durante a curvatura.

Parâmetros expressos através do número de Reynolds (Re) revelam as forças preponderantes sobre os movimentos dos organismos no meio aquoso, podendo ser viscosas ou inerciais, dependendo dos valores obtidos (Happel e Brenner, 1965). O número de Reynolds foi calculado para cada evento de deslocamento observado nos diferentes comportamentos das larvas de peixes, através da relação:

$$Re = U * L / \nu$$

Onde, Re é o valor de Reynolds; U a velocidade de natação do indivíduo; L o comprimento da larva (do focinho até a porção final da notocorda, pois estavam em estágio de pré-flexão e flexão); e ν = viscosidade cinemática ($0,97 \text{ mm}^2 \text{ s}^{-1}$ para água do mar a 25°C e salinidade 35 (ITTC, 2011)).

Os dados foram analisados a partir das médias obtidas de velocidade de natação, distância percorrida, movimentos do complexo caudal, períodos de contração da musculatura e de repouso. Para a verificação de distribuição dos dados foi realizado o teste de normalidade de Shapiro-Wilk e os dados não apresentaram distribuição normal. Os valores obtidos foram comparados entre os tratamentos através de uma análise estatística não paramétrica de Kruskal-Wallis ($p < 0,05$) e teste de Dunn *a posteriori*, para testar: i) a influência da presença de presas no comportamento das larvas de peixes e ii) as diferenças em função do desenvolvimento larval.

A partir de estudos já realizados e dos dados obtidos no presente trabalho foi elaborada uma proposta de Etograma para o estudo do comportamento de larvas de peixes (Apêndice 1).

4. RESULTADOS

4.1 Comportamento natatório de *R. canadum* e *E. marginatus*

4.1.1 Natação rotineira e explosiva

O comprimento do corpo das larvas de *R. canadum* variou entre 4,10 e 4,70 milímetros e, com 3, 4 e 5 dias após a eclosão do embrião (dae), apresentou os dois comportamentos natatórios durante os experimentos: rotineiro e explosivo. Os valores estimados para natação rotineira corresponderam 1 a 2,9 vezes o comprimento do corpo por segundo, enquanto que os valores estimados para a velocidade explosiva foram de 3 a 40 vezes o comprimento do corpo por segundo (CP s^{-1}) (Tabela 1).

Os valores médios de velocidade de natação de larvas de *R. canadum* em milímetros por segundo (mm s^{-1}) e seus respectivos desvios padrão estão representados na Figura 10. O comportamento natatório variou de acordo com a idade e tratamento experimental: ausência de presas; náuplios de copépodes e rotíferos *Brachionus* sp.

A velocidade de natação rotineira de larvas de *R. canadum* no início do seu ciclo de vida esteve em torno de 4,0 a 6,0 mm s^{-1} e durante a natação explosiva a velocidade consistiu em 20 a 80 mm s^{-1} , na ausência ou presença de presas. De modo geral, as larvas apresentaram um aumento da velocidade de natação rotineira e uma redução no comportamento explosivo de acordo com o aumento do desenvolvimento larval (idade).

A velocidade de natação rotineira de *R. canadum* com 3, 4 e 5 dae foi em média $3,3 \pm 1,8$; $4,6 \pm 1,7$ e $6,7 \pm 3,1$ mm s^{-1} , respectivamente, na ausência de presas. No tratamento no qual foram inseridos náuplios de copépodes os valores médios estimados foram $4,3 \pm 2,7$; $2,3 \pm 0,52$ e $5,4 \pm 2,9$ mm s^{-1} para larvas com 3, 4 e 5 dae, respectivamente. Em função do desenvolvimento diário, as larvas com 5 dae apresentaram valores significativamente mais elevados que as demais (Kruskal-Wallis, $p < 0,05$) na ausência de presas e na presença de náuplios (Figura 10).

Nos experimentos com rotíferos a velocidade de natação rotineira apresentou valores médios similares nas diferentes idades (Kruskal-Wallis, $p > 0,05$), sendo estimados em $4,6 \pm 3,0$; $3,6 \pm 2,1$ e $4,1 \pm 1,7$ mm s^{-1} em larvas com 3, 4 e 5 dae, respectivamente (Figura 10).

As larvas de *R. canadum* com 3 e 5 dae não apresentaram diferenças significativas entre os valores de velocidade rotineira na ausência ou presença de presas (Kruskal-Wallis, $p > 0,05$), porém nas larvas com 4 dae a velocidade de natação rotineira foi significativamente inferior no tratamento com os náuplios (Kruskal – Wallis, $p < 0,05$).

Tabela 1. Medidas de comprimento do corpo das larvas de *R. canadum* com 3, 4 e 5 dias após a eclosão (dae) e dados estimados de velocidade de natação rotineira e explosiva representados pelo número de vezes o comprimento do corpo das larvas de peixes por segundo ($CP\ s^{-1}$). Sendo n é o número total de eventos registrados, considerando todos os tratamentos.

dae		comprimento da larva (mm)	n	V = $CP\ s^{-1}$ rotineira	n	V = $CP\ s^{-1}$ explosiva
3	média	4,17	40	0,9	6	14,4
	desvio padrão	0,05		0,6		10,9
	máximo	4,20		2,3		34,1
	mínimo	4,10		0,2		4,0
4	média	4,35	56	0,9	2	8,4
	desvio padrão	0,09		0,5		3,7
	máximo	4,50		2,5		11,0
	mínimo	4,30		0,2		5,8
5	média	4,53	41	1,1	5	19,5
	desvio padrão	0,09		0,6		17,3
	máximo	4,70		2,3		40,4
	mínimo	4,40		0,3		3,4

O comportamento explosivo ocorreu em todos os tratamentos e dias de desenvolvimento, porém este foi menos frequente que a natação rotineira (Figura 10). Na ausência de presas foi observado um único evento ($n = 1$) em larvas com 3 dae, com velocidade de $57,7\ mm\ s^{-1}$ e dois eventos em larvas com 5 dae, com valores de velocidade $40,5$ e $13,5\ mm\ s^{-1}$. O maior valor médio foi registrado em larvas com 3 dae no tratamento com náuplios, com velocidades de $88,2 \pm 77,9\ mm\ s^{-1}$. No tratamento com rotíferos a natação explosiva foi registrada em larvas com 3 e 4 dae, com valores de $10,4 \pm 7,7$ e $8,4 \pm 3,7\ mm\ s^{-1}$.

O valor máximo de velocidade explosiva atingido por larvas de *R. canadum* foi $182,0\ mm\ s^{-1}$, correspondente a $40\ CPs^{-1}$, registrado em indivíduos com 5 dae no tratamento com náuplios de copépodes. De modo geral, o teste Kruskal – Wallis, aplicado quando possível, indicou que não houve diferença significativa entre os tratamentos ($p > 0,05$).

Em larvas de *E. marginatus* o comprimento do corpo variou entre 1,88 e 4,20 milímetros. A espécie com 3, 4, 5, 6, 7, 8 e 10 dae apresentou os dois comportamentos natatórios durante os experimentos: rotineiro e explosivo. Os valores estimados para natação rotineira corresponderam 1 a 2,9 vezes o comprimento do corpo por segundo, enquanto que os valores estimados para a velocidade explosiva foram 3 a 25 vezes o comprimento do corpo por segundo (CP s^{-1}) (Tabela 2).

Os valores médios de velocidade de natação em milímetros por segundo (mm s^{-1}) de *E. marginatus* e seus respectivos desvios-padrão estão representados na Figura 11. A velocidade de natação variou de acordo com a idade e tratamento ao qual as larvas foram expostas: ausência de presas; náuplios de copépodes e rotíferos *Brachionus* sp. De modo geral os valores de velocidade rotineira e explosiva aumentaram em função do desenvolvimento das larvas.

Os experimentos com larvas de *E. marginatus* de 6 a 10 dae foram realizados apenas com a presença de rotíferos *Brachionus* sp. Uma vez que estes organismos já haviam sido inseridos e incorporados à alimentação diária das larvas nos cultivos, foram mantidos a fim de evitar o aumento da mortalidade devido à manipulação das mesmas.

A velocidade de natação rotineira de larvas de *E. marginatus* no início do seu ciclo de vida esteve entre 2,0 e 6,0 mm s^{-1} e durante a natação explosiva a velocidade esteve entre 10 e 30 mm s^{-1} , na ausência ou presença de presas (Figura 11).

Tabela 2. Medidas de comprimento do corpo das larvas de *E. marginatus* com 3, 4, 5, 6, 7, 8 e 10 dias após a eclosão (dae) e dados estimados de velocidade de natação rotineira e explosiva sendo representada pelo número de vezes o comprimento do corpo das larvas de peixes por segundo (CP s^{-1}). Sendo n é o número de eventos registrados, considerando todos os tratamentos.

da e	comprimento da larva (mm)	n	V = CP s^{-1} rotineira	n	V = CP s^{-1} explosiva
3	média	26	1,0	1	9,2
	desvio padrão		0,7		-
	máximo		2,6		9,2
	mínimo		0,1		9,2
4	média	16	1,0	5	5,3
	desvio padrão		0,8		3,3
	máximo		2,6		10,1
	mínimo		0,2		4,1
5	média	1	0,8	2	6,4
	desvio padrão		-		4,3
	máximo		0,8		9,4
	mínimo		0,8		3,3
6	média	35	1,3	8	8,7
	desvio padrão		0,8		5,1
	máximo		2,9		17,5
	mínimo		0,1		3,8
7	média	5	1,5	1	4,4
	desvio padrão		0,8		-
	máximo		2,5		4,4
	mínimo		0,5		4,4
8	média	3	1,3	4	9,1
	desvio padrão		0,6		10,7
	máximo		2,0		25,0
	mínimo		0,8		3,0
10	média	3	1,6		
	desvio padrão		1,2		
	máximo		2,8		
	mínimo		0,5		

Na ausência de presas a natação rotineira apresentou valores de velocidade $2,6 \pm 1,4 \text{ mm s}^{-1}$ em larvas com 3 dae e $1,7 \text{ mm s}^{-1}$ em um único evento ($n = 1$) em uma larva com 5 dae. No tratamento com náuplios a velocidade média rotineira foi $1,4 \pm 1,2 \text{ mm s}^{-1}$ em larvas com 3 dae e $1,6 \pm 1,4 \text{ mm s}^{-1}$ em larvas com 5 dias, sem diferença significativa entre os valores (Kruskal-Wallis, $p = 0,57$) (Figura 11).

No tratamento com rotíferos, as larvas de *E. marginatus* apresentaram um aumento na velocidade de natação rotineira de acordo como desenvolvimento diário, com valores significativamente mais elevados em larvas com 6, 7, 8 e 10 dae (Kruskal-Wallis, $p < 0,05$) em relação aos estágios iniciais (Figura 11).

Os menores valores médios de velocidade de natação rotineira na presença de rotíferos foram $1,2 \pm 0,6 \text{ mm s}^{-1}$ e $2,8 \pm 1,7 \text{ mm s}^{-1}$ em larvas com 3 e 4 dae, respectivamente. A velocidade média foi de $3,5 \pm 2,1$; $4,4 \pm 2,3$; $3,9 \pm 1,9$ e $6,3 \pm 4,6 \text{ mm s}^{-1}$ em larvas com 6, 7, 8 e 10 dae, respectivamente. A natação rotineira não foi observada em larvas com 5 dias.

Larvas com 3 dias após a eclosão apresentaram maiores valores de velocidade de natação rotineira na ausência de presas, com diferença significativa entre os tratamentos (Kruskal-Wallis, $p < 0,05$). Em larvas com 4 dias, não houve sem diferença significativa na velocidade de natação em relação à presença de presas (Kruskal-Wallis, $p > 0,05$).

As larvas de *E. marginatus* apresentaram natação explosiva tanto na ausência de presas quanto na presença de rotíferos. No tratamento com náuplios o comportamento explosivo não foi observado. Na ausência de presas foram registrados eventos únicos em larvas com 3, 4 e 5 dae sendo os valores $18,6$, $8,2$ e $6,75 \text{ mm s}^{-1}$, respectivamente (Figura 11).

Na presença de rotíferos não houve diferença significativa entre os valores dos diferentes dias de desenvolvimentos (Kruskal-Wallis, $p > 0,05$). Os maiores valores foram estimados em larvas com 6 e 8 dae, sendo estes $24,0 \pm 14,0$ e $27,8 \pm 32,7 \text{ mm s}^{-1}$, respectivamente. Com 4 dae as larvas apresentaram uma velocidade média de $12,3 \pm 7,9 \text{ mm s}^{-1}$. Somente um evento de natação explosiva foi registrado em larvas com 5 dias e 7 dias, sendo os valores $17,9$ e $13,3 \text{ mm s}^{-1}$, respectivamente.

O valor máximo de velocidade explosiva atingido por larvas de *E. marginatus* foi $76,67 \text{ mm s}^{-1}$ correspondente a 25 CP s^{-1} , registrado em indivíduos com 8 dae no tratamento com rotíferos *Brachionus* sp.

Figura 10. Dados médios de velocidade de natação rotineira e explosiva de larvas de *R. canadum* com 3, 4 e 5 dias após a eclosão do embrião (eixo horizontal), onde *n* é o número de eventos observados em cada experimento. As barras verticais referem-se aos desvios padrão dos valores estimados. Notar a diferença de escala entre os dois gráficos.

Figura 11. Dados médios de velocidade de natação rotineira e explosiva de larvas de *E. marginatus* com 3, 4, 5, 6, 7, 8 e 10 dae (eixo horizontal), onde n é o número de eventos observados em cada experimento. A linha tracejada representa a realização dos experimentos apenas com rotíferos a partir do sexto dia após a eclosão. As barras verticais referem-se aos desvios padrão dos valores estimados. Notar a diferença de escala.

4.1.2 Natação recuada

A natação recuada ou movimentos de recuo foram observados em larvas de *E. marginatus*, mas não em larvas de *R. canadum*. O comportamento natatório recuado foi considerado neste trabalho como um movimento no sentido contrário à direção de progresso, tendo sido observado em larvas de *E. marginatus* independentemente do estágio de desenvolvimento diário e com maior número de registros na presença de presas.

Composto por valores médios de velocidade de natação entre 0,65 e 2,9 mm s⁻¹ (Figura 12) ocorreu com menor frequência em relação aos demais comportamentos natatórios e foi efetivamente realizado com os movimentos das nadadeiras peitorais. O teste de Kruskal-Wallis não apontou diferenças entre os valores de velocidade em função da idade e presença ou ausência de presas ($p > 0,05$).

Figura 12. Dados médios de velocidade de natação recuada de larvas de *E. marginatus* com 3, 4, 5, 6, 7, 8 e 10 dae (eixo horizontal), onde n é o número de eventos observados em cada experimento. A linha tracejada representa a realização dos experimentos apenas com rotíferos a partir do sexto dia após a eclosão. As barras verticais referem-se aos desvios padrão dos valores estimados.

4.1.3 Deslocamento durante o comportamento natatório

O deslocamento está representado nesta seção pela distância percorrida durante a natação por cada larva em diferentes estágios de desenvolvimento e tratamentos aos quais foram expostas. As distâncias mínimas e máximas foram 0,39 e 13,29 mm,

respectivamente, percorridas por larvas de *R. canadum* com 3, 4 e 5 dae. Durante a velocidade de natação rotineira a distância percorrida pelas larvas foi em torno de 5 mm enquanto que na explosiva foi entre de 5 e 10 milímetros.

Na ausência de presas foi observado um aumento do deslocamento de acordo com o desenvolvimento diário no comportamento rotineiro, com diferença significativa entre os valores de 3 e 5 dae (Kruskal-Wallis, $p < 0,05$). As distâncias médias percorridas foram $2,7 \pm 1,9$; $5,1 \pm 4,0$ e $7,7 \pm 3,8$ mm em larvas com 3, 4 e 5 dae, respectivamente (Figura 13).

No tratamento com náuplios de copépodes e rotíferos *Brachionus* sp. houve uma redução da distância percorrida em função do desenvolvimento diário, apenas com diferença significativa no tratamento com os rotíferos em larvas de 4 e 5 dae (Kruskal-Wallis, $p < 0,05$). (Figura 13).

Na presença de náuplios a distância média percorrida foi $4,6 \pm 2,8$; $3,3 \pm 1,38$ e $3,6 \pm 2,3$ mm em larvas com 3, 4 e 5 dae, respectivamente. No tratamento com rotíferos os valores médios de distância percorrida foram $4,2 \pm 3,6$, $4,1 \pm 2,9$ e $2,5 \pm 1,7$ mm em larvas com 3, 4 e 5 dae, respectivamente (Figura 13).

Entre os tratamentos, as larvas com 3 dae percorreram maiores distâncias na presença de presas, sendo significativa no tratamento com náuplios (Kruskal-Wallis, $p < 0,05$). Larvas com 4 e 5 dae percorreram maiores distâncias na ausência de presas, mas com diferença significativa apenas em larvas com 5 dias (Kruskal-Wallis, $p < 0,05$) (Figura 13).

No comportamento explosivo de *R. canadum* houve uma redução nas distâncias percorridas registradas na ausência de presas em função do desenvolvimento, de 7,9 mm em um único evento em larvas com 3 dias e $5,9 \pm 5,4$ mm em larvas com 5 dae. No tratamento com náuplios de copépodes e rotíferos *Brachionus* sp. percorreram maiores distâncias, porém sem diferença significativa entre os valores (Kruskal-Wallis, $p > 0,05$).

Larvas com 3 dae percorreram em média $3,6 \pm 1,8$ mm na presença de náuplios e larvas com 5 dias percorreram $6,3 \pm 4,9$ mm em média. No tratamento com rotíferos a distância média percorrida por larvas de 3 dae foi $6,7 \pm 0,8$ mm e em larvas de 4 dias foi de $8,8 \pm 5,5$ milímetros (Figura 13).

Não houve diferença significativa entre a natação rotineira e explosiva nas distâncias percorridas por larvas *R. canadum* (Kruskal-Wallis, $p > 0,05$).

Figura 13. Deslocamento de larvas de *R. canadum* com 3 e 4 e 5 dae (eixo vertical) durante o comportamento natatório rotineiro e explosivo, onde n é o número de eventos observados em cada experimento. As barras verticais referem-se aos desvios padrão dos valores estimados.

A distância mínima e máxima percorrida por larvas de *E. marginatus* com 3, 4, 5, 6, 7, 8 e 10 dae foi 0,14 e 12,13 milímetros, respectivamente. Durante a natação rotineira a distância percorrida pelas larvas foi aproximadamente entre 2 e 4 mm enquanto que na explosiva entre de 4 e 8 milímetros.

Na ausência de presas foi observada uma redução do deslocamento de acordo com o desenvolvimento diário no comportamento rotineiro. As distâncias médias percorridas foram $1,5 \pm 0,8$ mm em larvas com 3 dae e 0,3 mm em uma larva com 5 dae em um único evento (Figura 14). No tratamento com náuplios de copépodes os valores médios de distâncias percorridas foram $1,4 \pm 1,4$ mm em larvas com 3 dias e $1,5 \pm 1,3$ mm em larvas com 4 dias após a eclosão.

Na presença de rotíferos *Brachionus* sp. os valores médios de distância percorrida foram variáveis. Em larvas com 3 dae o deslocamento foi de $1,7 \pm 1,0$ mm; com 4 dae a média de distância percorrida foi $3,7 \pm 2,2$ mm, com 6, 7 e 8 dias as distâncias foram $2,8 \pm 2,7$ mm; $3,8 \pm 3,7$ mm e $4,5 \pm 3,3$ mm, respectivamente. Em larvas com 10 dae a distância média percorrida durante o comportamento natatório foi de $2,3 \pm 0,7$ milímetros. O teste Kruskal-Wallis indicou que não houve diferença significativa entre os valores em função do desenvolvimento diário ($p > 0,05$) (Figura 14).

Em larvas com 3 dae, os valores das distâncias médias percorridas na ausência ou presença de presa foram próximos, sem diferença significativa (Kruskal-Wallis, $p > 0,05$). Larvas com 4 dias percorreram maiores distâncias no tratamento com rotíferos do que na presença dos náuplios de copépodes, com diferença significativa entre os valores (Kruskal-Wallis, $p < 0,05$) (Figura 14).

No comportamento explosivo houve um aumento do deslocamento na ausência de presas de 3,1 mm em larvas com 3 dias e 4,4 mm em larvas com 4 dae em um único evento em ambos os dias de desenvolvimento. Não foi observada a natação explosiva no tratamento com náuplios de copépodes.

Na presença de rotíferos as larvas percorreram distâncias médias variáveis de acordo com o desenvolvimento diário. Um aumento significativo (Kruskal-Wallis, $p < 0,05$) foi observado entre o quarto e o sexto dia após a eclosão, sendo os valores $2,4 \pm 1,3$ mm (4 dias) $3,8 \pm 1,4$ mm (5 dias) e $7,5 \pm 3,9$ mm (6 dae). Os valores médios de

deslocamento em larvas com 7 e 8 dias foram 5,4 mm em um único evento e $6,6 \pm 4,4$ mm, respectivamente (Figura 14).

As larvas de *E. marginatus* na presença de rotíferos percorreram maiores distâncias durante a natação explosiva. Comparando os valores entre os comportamentos (rotineiro e explosivo), apenas em larvas com 6 dias houve diferença significativa entre os comportamentos (Kruskal-Wallis $p < 0,05$).

Figura 14. Deslocamento de larvas de *E. marginatus* com 3, 4, 5, 6, 7, 8 e 10 dias (eixo vertical) durante o comportamento natatório rotineiro e explosivo, onde n é o número de eventos observados em cada experimento. As barras verticais referem-se aos desvios padrão dos valores estimados.

4.2 Movimentos do complexo caudal durante a natação e manutenção da posição

Os movimentos do complexo caudal apresentaram variações durante os deslocamentos rotineiros e explosivos, e são apresentados como frequência de batimentos da nadadeira caudal. O complexo caudal é formado pela nadadeira caudal e pedúnculo caudal e a frequência foi calculada por batimentos da porção final da caudal para cada lado durante a natação (Fuiman e Batty. 1997).

As larvas de *R. canadum* com 3, 4 e 5 dae movimentaram a nadadeira caudal e o pedúnculo caudal, de um lado para o outro, durante o deslocamento rotineiro e explosivo e para a manutenção da posição da coluna de água (Figuras 15 e 16).

Figura 15. Movimentos do complexo caudal durante a natação rotineira em larvas de *R. canadum* (comprimento do corpo 4,5 mm). Observa-se o dobramento da nadadeira caudal e do pedúnculo caudal para cada lado do corpo na sequência de quadros em destaque. Técnica de imageamento: microscopia de sistema de filtros pareados.

Figura 16. Movimentos do complexo caudal para a manutenção da posição na coluna de água em larvas de *R. canadum* (comprimento do corpo 4,5 mm) próximo a superfície na interface ar-água registrada durante as filmagens. Observa-se o dobramento da nadadeira caudal e pedúnculo caudal para cada lado do corpo. Técnica de imageamento: microscopia de sistema de filtros pareados.

A frequência de batimentos da nadadeira caudal de larvas de *R. canadum*, tanto no comportamento rotineiro quanto no explosivo, esteve em torno de 40 a 50 batimentos por segundo (b s^{-1}), com variações e diferenças significativas entre os valores e de acordo com o desenvolvimento diário.

Durante a natação rotineira na ausência de presas, as larvas de *R. canadum* apresentaram uma frequência média de batimentos da nadadeira caudal de 47 ± 12 batimentos por segundo (b s^{-1}) em larvas com 3 dias, $41 \pm 1 \text{ b s}^{-1}$ em larvas com 4 dias e 50 b s^{-1} em larvas com 5 dae, esta última em um único evento. Os valores entre o terceiro e quarto dia foram diferentes (Kruskal-Wallis, $p < 0,05$). No tratamento com náuplios de copépodes a frequência foi de $51 \pm 7 \text{ b s}^{-1}$ em larvas com 3 dae, $28 \pm 1 \text{ b s}^{-1}$ em larvas com 4 dias e $40 \pm 10 \text{ b s}^{-1}$ em larvas com 5 dias de desenvolvimento, sendo os valores diferentes (Kruskal-Wallis, $p < 0,05$) (Figura 17).

Na presença de rotíferos *Brachionus* sp. a frequência média dos movimentos do complexo caudal foi de $45 \pm 14 \text{ b s}^{-1}$ em larvas com 3 dias, $33 \pm 12 \text{ b s}^{-1}$ em larvas com 4 dias e $45 \pm 12 \text{ b s}^{-1}$ em larvas com 5 dae. A frequência de batimentos em larvas com 4 dias foi significativamente inferior (Kruskal-Wallis, $p < 0,05$) (Figura 17).

Entre os tratamentos, apenas em larvas com 4 dias os valores foram diferentes (Kruskal-Wallis, $p < 0,05$), onde a frequência de batimentos da caudal foi maior na

ausência de presas do que no tratamento com náuplios. Nas demais idades não houve diferença significativa entre os tratamentos (Kruskal-Wallis, $p > 0,05$).

No comportamento explosivo de *R. canadum* os movimentos do complexo caudal foram registrados em eventos únicos e pontuais nos tratamentos com náuplios e rotíferos. A frequência de batimentos da nadadeira caudal em larvas expostas a náuplios foi de 33 b s^{-1} , em larvas com 5 dae. Na presença de rotíferos os valores registrados foram 50, 20 e 55 b s^{-1} para larvas com 3, 4 e 5 dae, respectivamente (Figura 17).

As larvas de *E. marginatus* com 3, 4, 5, 6, 7, 8 e 10 dae, assim como observado em *R. canadum*, movimentaram a nadadeira caudal e o pedúnculo caudal, de um lado para o outro, durante o deslocamento rotineiro e explosivo e para a manutenção da posição da coluna de água. A frequência de batimentos da nadadeira caudal de larvas de *E. marginatus* no comportamento rotineiro esteve entre 20 e 60 b s^{-1} , enquanto que na natação explosiva foi de 50 a 100 b s^{-1} , com variações e diferenças de acordo com o desenvolvimento diário (Figura 18).

Durante a natação rotineira as larvas apresentaram uma frequência média de batimentos da nadadeira caudal na ausência de presas de $38 \pm 16 \text{ b s}^{-1}$ em larvas com 3 dias e 40 b s^{-1} em larvas com 5 dias, estas em um único registro. No tratamento com náuplios de copépodes a frequência foi de $20 \pm 5 \text{ b s}^{-1}$ em larvas com 3 dae, $29 \pm 10 \text{ b s}^{-1}$ em larvas com 4 dias de desenvolvimento, com diferença significativa entre os valores (Kruskal-Wallis, $p < 0,05$) (Figura 18).

Na presença de *Brachionus* sp. a frequência média dos movimentos do complexo caudal foi de 22 ± 5 e $30 \pm 12 \text{ b s}^{-1}$ em larvas com 3 e 4 dae, respectivamente. Em larvas com 6 e 7 dae os valores foram 49 ± 16 e $72 \pm 16 \text{ b s}^{-1}$, respectivamente e, 54 ± 3 e $40 \pm 13 \text{ b s}^{-1}$ em larvas com 8 e 10 dias, respectivamente, com aumento significativo em função do desenvolvimento diário, sendo os maiores valores registrados em larvas com 7 dias (Kruskal-Wallis, $p < 0,05$) (Figura 18).

Figura 17. Movimentos do complexo caudal representados como frequência de batimentos da nadadeira caudal de larvas de *R. canadum* com 3, 4 e 5 dias após a eclosão do embrião durante o comportamento natatório rotineiro e explosivo, onde *n* é o número de eventos observados em cada experimento. As barras verticais referem-se aos desvios padrão dos valores estimados.

Entre tratamentos houve diferença significativa (Kruskal-Wallis, $p < 0,05$) apenas em larvas com 3 dae, onde a frequência de batimentos da nadadeira caudal foi maior na ausência de presas do que na presença de náuplios.

Durante o comportamento explosivo a frequência de batimentos da nadadeira caudal na ausência de presas foi 222 b s^{-1} em larvas com 3 dae (evento único) e em larvas com 4 dae foi de 74 b s^{-1} em um evento único. Na presença de rotíferos os valores médios de frequência de batimento de caudal foram de 113 ± 65 ; 91 ± 25 e $58 \pm 21 \text{ b s}^{-1}$ em larvas com 4, 5 e 6 dae, respectivamente. Em um único evento em larvas com 7 dae a frequência foi 64 b s^{-1} e com 8 dae a média foi de $80 \pm 31 \text{ b s}^{-1}$ (Figura 18).

De modo geral, a frequência de batimentos da nadadeira caudal não apresentou diferença significativa em função do desenvolvimento diário das larvas de garoupa (Kruskal-Wallis, $p > 0,05$).

O teste Kruskal-Wallis indicou diferença significativa na frequência de batimentos da nadadeira caudal entre os comportamentos rotineiro e explosivos apenas em larvas com 8 dae ($p < 0,05$).

Figura 18. Movimentos do complexo caudal representados como frequência de batimentos da nadadeira caudal de larvas de *E. marginatus* com 3, 4, 5, 6, 7, 8 e 10 dias após a eclosão do embrião durante o comportamento natatório rotineiro e explosivo, onde n é o número de eventos observados em cada experimento. As barras verticais referem-se aos desvios padrão dos valores estimados. Notar diferença de escala.

A manutenção da posição na coluna de água foi observada nas espécies *R. canadum* e *E. marginatus*. Foram observadas próximas à superfície, no meio da coluna de água e próximas ao fundo, na posição vertical com a cabeça direcionada ao fundo, ou na horizontal.

A frequência de batimentos da nadadeira caudal para a manutenção da posição na coluna de água foi de 30 a 50 b s⁻¹ em larvas de *R. canadum* e de 20 a 60 b s⁻¹ em larvas de *E. marginatus* nos diferentes tratamentos e estágios de desenvolvimento diário.

As larvas de *R. canadum* apresentaram uma frequência média de 46 ± 6 b s⁻¹ com 3 dae, 42 ± 6 b s⁻¹ com 4 dae e 32 b s⁻¹ em um evento em larvas com 5 dae. Nos tratamentos com náuplios a frequência média foi de 47 ± 14 b s⁻¹ em larvas com 3 dae e um evento com 33 b s⁻¹ em larvas com 5 dias após a eclosão, sem diferença significativa entre os valores em função do desenvolvimento (Kruskal-Wallis, $p > 0,05$) (Figura 19).

Na presença de rotíferos *Brachionus* sp. os valores médios de movimentos da nadadeira caudal foram 41 ± 29 b s⁻¹ em larvas com 3 dae, 29 ± 17 b s⁻¹ e 47 ± 23 b s⁻¹. Os resultados não apresentaram diferenças significativas em função do desenvolvimento larval (Kruskal-Wallis, $p > 0,05$) (Figura 19).

A frequência de batimentos de caudal de *R. canadum* foi maior na ausência de presas do que no tratamento com rotíferos em larvas de 3 e 4 dae, com diferença apenas entre os tratamentos em larvas com 4 dae (Kruskal-Wallis, $p < 0,05$) (Figura 19).

Em larvas de *E. marginatus* a frequência de batimentos de nadadeira caudal durante a manutenção da posição na coluna de água foi estimada com valores mais elevados na presença de náuplios e rotíferos, porém sem diferenças significativas de acordo com o teste Kruskal-Wallis ($p > 0,05$).

No geral, foram registrados os maiores valores de frequência de batimentos de nadadeira caudal nos estágios mais avançados de desenvolvimento porém sem diferenças significativas entre as idades de acordo com o teste Kruskal-Wallis ($p > 0,05$).

Na ausência de presas, as larvas tiveram uma frequência média de batimentos da nadadeira caudal de 38 ± 12 b s⁻¹ observada apenas em larvas com 3 dae e no tratamento com náuplios de copépodes a frequência de um único evento observado em larvas com 3

dae foi de 22 b s^{-1} , já com idade de 4 dias a frequência média foi de $39 \pm 15 \text{ b s}^{-1}$ (Figura 19).

No tratamento com rotíferos os valores médios de frequência de batimentos de caudal foram $17 \pm 16 \text{ b s}^{-1}$; $17 \pm 12 \text{ b s}^{-1}$; $25 \pm 7 \text{ b s}^{-1}$ em larvas com 3, 4 e 5 dae, respectivamente. No início da alimentação exógena (a partir do sexto dia após a eclosão), os valores médios estimados foram mais elevados: 49 ± 4 ; 49 ± 7 ; $46 \pm 19 \text{ b s}^{-1}$ em larvas com 6, 7 e 8 dae e em um evento único de uma larva com 10 dae, a frequência foi de 56 b s^{-1} (Figura 19).

Figura 19. Movimentos do complexo caudal representados como frequência de batimentos da nadadeira caudal de larvas de *R. canadum* e *E. marginatus* com 3, 4, 5, 6, 7, 8 e 10 dae durante o comportamento de manutenção da posição na coluna de água, onde n é o número de eventos observados em cada experimento. As barras verticais referem-se aos desvios padrão dos valores estimados.

4.3 O número de Reynolds e o comportamento natatório

O número de Reynolds (Re) permite avaliar quais forças são preponderantes sobre o deslocamento das larvas no ambiente, considerando a viscosidade cinemática da água, o tamanho dos organismos e a velocidade de natação alcançada. No presente estudo, consideramos a viscosidade cinemática para água do mar com salinidade igual a 35 e temperatura de 25 °C, sendo o valor estimado em $0,97 \text{ mm}^2 \text{ s}^{-1}$.

Em larvas de *R. canadum* e *E. marginatus* foi calculado o Re para cada dia de desenvolvimento diário e durante os diferentes comportamentos natatórios. A figura 20 representa os valores médios estimados para cada espécie em função do desenvolvimento diário. Durante a natação rotineira o Re variou em média de 3 a 49 em larvas de *R. canadum*, enquanto que em larvas de *E. marginatus* ficou entre 1 e 45 (Tabelas 3 e 5). Durante a natação explosiva o Re ficou entre 59 e 844 em larvas de *R. canadum*, e 14 e 242 em larvas de *E. marginatus* (Tabelas 4 e 6).

O Re aumentou em função do desenvolvimento diário em larvas de *R. canadum* e *E. marginatus*, com diferença significativa entre os valores da natação rotineira (Kruskal-Wallis, $p < 0,05$). Na natação explosiva a diferença significativa foi apenas entre larvas de *E. marginatus* com 4 e 6 dae (Kruskal-Wallis, $p < 0,05$) (Figura 20).

Os valores de Re alcançados durante a natação explosiva foram significativamente mais elevados do que na natação rotineira, em todos os dias de desenvolvimento (Kruskal-Wallis, $p < 0,05$), para as duas espécies.

Considerando a Primeira Lei de Newton, a classificação para determinar quais forças dominam sobre os organismos depende do valor atingido. Sendo Re inferior a 20, as forças viscosas predominam sobre o deslocamento dos organismos no ambiente aquático e acima de 200 as forças inerciais. Entre esses valores ficou determinada a zona intermediária (Webb e Weihs, 1986) observada em ambas espécies, principalmente durante a natação explosiva (Figura 20).

Tabela 3. Número de Reynolds calculado para cada dia de desenvolvimento diário (3, 4 e 5 dias após a eclosão - dae) e tratamentos aos quais as larvas de *R. canadum* foram expostas durante o comportamento natatório rotineiro.

dae	Reynolds	Tratamentos		
		ausência de presas	náuplios	rotíferos
3	média	14	18	20
	desvio-padrão	8	12	13
	máximo	34	40	40
	mínimo	5	3	4
4	média	20	10	16
	desvio-padrão	7	2	10
	máximo	32	14	48
	mínimo	15	8	5
5	média	31	25	19
	desvio-padrão	14	13	8
	máximo	45	49	31
	mínimo	11	7	6

Tabela 4. Número de Reynolds calculado para cada dia de desenvolvimento diário (3, 4 e 5 dias após a eclosão - dae) e tratamentos aos quais as larvas de *R. canadum* foram expostas durante o comportamento natatório explosivo. Nas colunas e linhas onde não há valores de *Re*, refere-se a não ocorrência do comportamento explosivo na determinada idade e tratamento.

dae	Reynolds	Tratamentos		
		ausência de presas	náuplios	rotíferos
3	média	237	380	182
	desvio-padrão	-	340	132
	máximo	237	620	328
	mínimo	237	140	69
4	média			160
	desvio-padrão			71
	máximo			110
	mínimo			110
5	média	124	406	
	desvio-padrão	83	361	
	máximo	183	844	
	mínimo	65	71	

Tabela 5. Número de Reynolds calculado para cada dia de desenvolvimento diário (3 a 10 dias após a eclosão - dae) e tratamentos aos quais as larvas de *E. marginatus* foram expostas durante o comportamento natatório rotineiro. Nas colunas e linhas que não há valores de *Re*, refere-se a não ocorrência do comportamento rotineiro e a não realização dos experimentos nos determinados tratamentos.

dae	Reynolds	Tratamentos		
		ausência de presas	náuplios	rotíferos
3	média	5	3	2
	desvio-padrão	3	3	1
	máximo	11	9	4
	mínimo	2	1	1
4	média		3	6
	desvio-padrão		3	4
	máximo		11	11
	mínimo		1	2
5	média	4		
	desvio-padrão	-		
	máximo	4		
	mínimo	4		
6	média			10
	desvio-padrão			6
	máximo			23
	mínimo			1
7	média			14
	desvio-padrão			7
	máximo			22
	mínimo			4
8	média			12
	desvio-padrão			6
	máximo			19
	mínimo			8
10	média			25
	desvio-padrão			18
	máximo			45
	mínimo			8

Tabela 6. Número de Reynolds calculado para cada dia de desenvolvimento diário 3 a 10 dias após a eclosão - dae) e tratamentos aos quais as larvas de *E. marginatus* foram expostas durante o comportamento natatório explosivo. Nas colunas e linhas que não há valores de *Re*, refere-se a não ocorrência do comportamento explosivo e a não realização dos experimentos nos determinados tratamentos.

dae	Reynolds	Tratamentos	
		ausência de presas	náuplios rotíferos
3	média	39	
	desvio-padrão	-	
	máximo	39	
	mínimo	39	
4	média	17	21
	desvio-padrão	0	12
	máximo	17	43
	mínimo	17	14
5	média	14	35
	desvio-padrão	-	-
	máximo	14	35
	mínimo	14	35
6	média		68
	desvio-padrão		40
	máximo		138
	mínimo		30
7	média		42
	desvio-padrão		-
	máximo		42
	mínimo		42
8	média		88
	desvio-padrão		103
	máximo		242
	mínimo		29

Figura 20. Valores médios do número de Reynolds (Re) durante o comportamento natatório rotineiro e explosivo de larvas de *R. canadum* e *E. marginatus* no início do seu ciclo de vida. As barras verticais referem-se ao desvio padrão dos valores médios estimados. Notar diferença nas escalas entre os gráficos.

4.4 Movimentos das nadadeiras peitorais e espinhos dorsais

Os movimentos das nadadeiras peitorais são essenciais para o deslocamento de larvas de peixes e foram evidentes nas larvas de *R. canadum* e *E. marginatus*. Cada movimento compõem o comportamento natatório, sendo este durante a natação, manutenção da posição e contração da musculatura do corpo.

A movimentação das nadadeiras peitorais das espécies estudadas ocorreu num sistema de revezamento: enquanto uma das nadadeiras mantém-se contraída e rente ao corpo a outra apresenta um movimento rotacional, observada através das técnicas de microscopia de sistema de filtros pareados e holografia digital *in-line*, a partir de imagens reconstruídas.

Na figura 21 podemos observar o movimento das peitorais de *R. canadum* com 5 dae durante uma curvatura do corpo, uma das nadadeiras está posicionadas próxima ao corpo enquanto que a outra está em movimento e permite a manutenção da posição. Nota-se os curtos intervalos de duração do movimento de umas das peitorais entre 0,002 e 0,006 segundos

Na figura 22 é possível observar o movimento de cada nadadeira peitoral para cada lado do corpo de *E. marginatus* com 6 dae durante a natação rotineira, num sistema de revezamento de posições com intervalo entre cada posicionamento de 0,16 s.

Em larvas de *E. marginatus* foi observado o movimento das peitorais a para manutenção da posição na coluna de água. Na figura 23 nota-se a abdução e adução de cada nadadeira pareada, com intervalos entre o posicionamento de 0,02 s.

Figura 21. Sequência temporal dos movimentos das nadadeiras peitorais de larvas de *R. canadum* com 5 dias após a eclosão do embrião obtida através da técnica de microscopia de sistema de filtros pareados. Nota-se o movimento rotacional e de adução e abdução de uma das nadadeiras permitindo a manutenção da curvatura do corpo, conforme esquemas desenhados nas imagens.

Figura 22. Sequência temporal dos movimentos natatórios das larvas de *E. marginatus* com 6 dias após a eclosão do embrião obtida através da técnica de reconstrução holográfica. Nota-se as alterações das nadadeiras peitorais quadro a quadro, conforme esquemas desenhados nas imagens, alternando os movimentos e proporcionando o deslocamento.

Figura 23. Sequência temporal dos movimentos das nadadeiras peitorais de larvas de *E. marginatus* com 5 dias após a eclosão do embrião, obtida através da técnica de sistema de filtros pareados. Nota-se o movimento rotacional de uma das nadadeiras para a manutenção da posição na coluna de água.

Larvas de *E. marginatus* com 8 e 10 dae estão em fase da flexão da notocorda, o que corresponde ao início da formação de raios e espinhos das nadadeiras. A espécie estudada apresenta espinhos dorsais e pélvicos desenvolvidos neste estágio ontogenético.

Nas primeiras imagens analisadas foi possível observar a associação dos espinhos com o deslocamento das larvas. Durante os movimentos natatórios ocorreu alteração da posição dos espinhos: expandidos durante o repouso e contraídos próximos ao corpo durante a natação ($t = 0$ e $t = 0,6$ s, respectivamente) (Figura 24).

Figura 24. Sequência temporal de movimentos natatórios de larvas de *E. marginatus* com 10 dias após a eclosão (comprimento padrão 4,25 mm). É possível observar a expansão ($t = 0$ s) e contração ($t = 0,6$ s) dos espinhos dorsal e pélvicos durante o deslocamento.

4.5 Contrações da musculatura do corpo

Contrações da musculatura do corpo foram observadas em ambas as espécies e ocorreram curvaturas em formatos das letras C e S com intervalos relativamente curtos de tempo, sendo as contrações em C mais frequentes.

As contrações em C ocorreram em larvas de *R. canadum* com 3, 4 e 5 dias após a eclosão na ausência e presença de presas (com duração média de $0,40 \pm 0,61$ s), e em formato de S, no tratamento com rotíferos em larvas com 5 dias (duração média de $0,009 \pm 0,002$) (Figura 25).

Na ausência de presas a duração da contração da musculatura em forma de C foi maior do que no tratamento com rotíferos em larvas com 3 dae (Kruskal-Wallis, $p < 0,05$). O período médio de duração da contração foi de $0,32 \pm 0,11$ segundos em larvas com 3 dae, e eventos isolados em larvas com 4 e 5 dae com duração de 0,92 e 0,18 s, respectivamente. Em relação aos ângulos mínimos de curvatura, os valores aumentaram em função do desenvolvimento diário (Figura 25, Tabela 7).

No tratamento com náuplios, as contrações em C foram observadas somente em larvas com 3 dae, com duração média de $0,27 \pm 0,25$ segundos e ângulo mínimo de contração de 21° (Figura 25, Tabela 7).

Na presença de rotíferos, o período de contração da musculatura variou com o desenvolvimento diário. Em larvas com 3 dias após a eclosão a duração da contração foi de $0,04 \pm 0,03$, em larvas com 4 dias foi $0,98 \pm 1,11$ e em larvas com 5 dae foi $0,13 \pm 0,12$ segundos com diferença significativa entre os valores (Kruskal-Wallis, $p < 0,05$) (Figura 25).

Em relação aos ângulos de curvatura em C, ou seja a posição mais contraída, os valores mínimos foram registrados em larvas com 4 e 5 dae (Tabela 7). No tratamento com rotíferos também foram registradas contrações em S em larvas com 4 dae e antecedendo a contração em C, com duração média de $0,009 \pm 0,002$ segundos ($n = 4$ eventos).

As contrações em forma de C em larvas de *R. canadum* precederam em 42 % dos registros o reposicionamento das larvas na coluna de água, com alteração da direção da cabeça, ocorrendo no máximo três contrações consecutivas. A sequência de quadros da figura 26 exhibe o movimento inicial de dobramento do pedúnculo caudal ($t = 0$ s), sendo

a cabeça posicionada no lado oposto à nadadeira caudal; em seguida ocorre a flexão do corpo em forma da letra S ($t = 0,004$ a $0,012$ s) e por fim, a contração da musculatura do corpo em C ($t = 0,020$ s).

Figura 25. Duração média (s) das contrações da musculatura do corpo em forma de C em larvas de *R. canadum* com 3, 4 e 5 dias após a eclosão, onde n é o número de eventos observados no experimento. As barras verticais referem-se aos desvios padrão dos valores médios estimados.

Figura 26. Sequência temporal de contrações da musculatura do corpo em formato de S e C em larvas de *R. canadum* com idade de 5 dias após a eclosão do embrião (comprimento do corpo 4,5 mm) no tratamento com rotíferos. Técnica de imageamento: microscopia de campo claro.

Tabela 7. Ângulo mínimo de curvatura do corpo em forma de C registrado em larvas de *R. canadum* com 3, 4 e 5 dias após a eclosão (dae) durante os experimentos na ausência de presas, presença de náuplios de copépodes e rotíferos *Brachionus* sp. Nas colunas e linhas onde não há valores, refere-se a não ocorrência das contrações em C nas determinadas idades e tratamentos.

Ângulo mínimo de curvatura em C			
Experimento / dae	3	4	5
Ausência de presas	14	27	94
Náuplios de copépodes	21		
Rotíferos <i>Brachionus</i> sp.	89	24	24

Contrações da musculatura do corpo em formato de C e S foram também observadas em larvas de *E. marginatus*. As contrações em C ocorreram em larvas com 3 a 10 dae, na ausência e presença de presas, com duração média de $0,16 \pm 0,19$ s. Contrações em formato de S foram observadas em larvas com 3, 4, 6 e 7 dae em todos os tratamentos, com duração média de $0,17 \pm 0,53$ s. Os períodos médios de duração das contrações estimados em cada tratamento e de acordo com o desenvolvimento diário estão representados na Figura 27.

Em larvas com 3 dae a duração das contrações foi menor na ausência do que na presença de presas, sendo o maior período no tratamento com náuplios (Kruskal-Wallis, $p < 0,05$). Em larvas com 4 dae o período de contração da musculatura foi maior na presença de rotíferos do que no tratamento com náuplios (Kruskal-Wallis, $p < 0,05$).

A duração das contrações do corpo das larvas diminuiu em função do desenvolvimento diário na ausência e presença de presas, sendo registrado em média $0,12 \pm 0,07$ s em larvas com 3 dae e $0,02$ s em larvas com 5 dae na ausência de presas, em um único evento (Figura 27).

No tratamento com náuplios os valores médios do período de contração da musculatura foram $0,60 \pm 0,27$ s em larvas com 3 dae e $0,06 \pm 0,06$ s em larvas com 4 dae, apresentando diferença significativa (Kruskal-Wallis, $p < 0,05$).

Na presença dos rotíferos, larvas com 3 e 4 dias apresentaram maior duração da contração, $0,34 \pm 0,23$ e $0,35 \pm 0,21$ s, respectivamente, com diferença significativa em relação aos dias 6 e 8 de desenvolvimento (Kruskal-Wallis, $p < 0,05$). Em larvas com 6 dae, a curvatura durou $0,08 \pm 0,05$ s, em larvas com 7 dae a duração foi de $0,13 \pm 0,08$ s, no oitavo dia após a eclosão o período foi de $0,05 \pm 0,03$ s e com 10 dae, em um único evento $0,08$ segundos (Figura 27).

O ângulo mínimo de curvatura das larvas de *E. marginatus* variou conforme o desenvolvimento diário e os tratamentos. Na ausência de presas, um ângulo de 13° de

curvatura mínima foi registrado em larvas com 3 dae e 92° em larvas com 5 dae (Tabela 8).

As contrações em forma de C das larvas de *E. marginatus* durante o comportamento natatório precederam em 14 % dos registros o reposicionamento das larvas na coluna de água, com alteração da direção da cabeça. Diferentemente do comportamento de *R. canadum*, as larvas de *E. marginatus* apresentaram até nove contrações consecutivas.

Na Figura 28 há uma sequência de quadros que mostra o início da flexão do corpo a partir do dobramento do pedúnculo caudal, seguido do posicionamento das nadadeiras peitorais próximas ao corpo ($t = 0$ s a $t = 0,035$ s). Aos 0,037 segundos do início do movimento, inicia-se a curvatura do corpo, sendo que a cabeça da larva está direcionada para o lado oposto do pedúnculo caudal, e a curvatura acentua-se em $t = 0,041$ s. Em seguida, nota-se a curvatura do corpo em forma de C, estando a cabeça posicionada no mesmo sentido do pedúnculo caudal, com $\Delta t = 0,002$ s. O final do movimento ocorreu em $t = 0,046$ s, com o formato do corpo em C.

Em outra sequência de quadros (Figura 29), com larvas de *E. marginatus* de 5 dae observa-se que ao realizar a resposta inicial em C, o corpo da larva primeiramente é flexionado em forma de S ($t = 0$ ao 0,005 s). Em seguida ocorreu uma alteração da posição da cabeça ($t = 0,008$ s) que permitiu a mudança de direção da larva no tempo da curvatura em forma de C, em $t = 0,009$ e 0,013 s. O intervalo de tempo em que ocorreu a contração foi de $\Delta t = 0,005$ s.

Tabela 8. Ângulo mínimo de curvatura do corpo em forma de C registrado em larvas de *E. marginatus* com 3, 4, 5, 6, 7, 8 e 10 dias após a eclosão (dae) durante os experimentos na ausência de presas, presença de náuplios de copépodes e rotíferos *Brachionus* sp. Nas colunas e linhas onde não há valores, refere-se a não ocorrência das contrações em C nas determinadas idades e tratamentos.

Experimento / dae	Ângulo mínimo de curvatura em C						
	3	4	5	6	7	8	10
Ausência de presas	13		92				
Náuplios de copépodes	27	6					
Rotíferos <i>Brachionus</i> sp.	15	34		18	16	7	59

Figura 27. Período de duração média das contrações da musculatura do corpo em forma de C e S de larvas de *E. marginatus* com 3, 4, 5, 6, 7, 8 e 10 dae, onde n é o número de eventos observados no experimento. As barras verticais referem-se aos desvios padrão dos valores estimados. Notar diferença de escala.

Figura 28. Dobramento do pedúnculo caudal ($t = 0,032$ s) de *E. marginatus* com 5 dias após a eclosão do embrião (2,0 mm de comprimento do corpo) seguido da curvatura do corpo em forma de C ($t = 0,046$ s). Movimento no sentido da seta, sendo t o tempo sequencial dos movimentos em segundos. Técnica de imageamento: microscopia de sistema de filtros pareados.

Figura 29. Curvatura do corpo em forma de S ($t = 0$ a $0,005$ s) de larvas de *E. marginatus* com 5 dae (2,0 mm de comprimento do corpo) e subsequente a flexão do corpo em forma de C. Movimento no sentido da seta, sendo t o tempo sequencial dos movimentos em segundos. Técnica de imageamento: microscopia de sistema de filtros pareados.

4.6 Períodos de repouso

O repouso foi caracterizado pela cessão total dos movimentos das nadadeiras e foi composto por três tipos: repouso absoluto, afundamento e arrasto seguidos do deslocamento. O repouso é um dos componentes dos padrões comportamentais em larvas de peixes e foi observado em larvas tanto de *R. canadum* e *E. marginatus*.

Na ausência de presas, as larvas de *R. canadum* apresentaram um aumento no período de duração do repouso em função do desenvolvimento diário, com diferença significativa entre os períodos, sendo maior em larvas com 5 dae (Kruskal-Wallis, $p < 0,05$) (Figura 30).

O oposto foi observado na presença de náuplios, ou seja, uma significativa redução (Kruskal-Wallis, $p < 0,05$) da duração do repouso de acordo com a idade. Na presença dos rotíferos, o período de repouso, em média, foi maior em larvas com 4 dae (Figura 30).

As larvas de *R. canadum* com 3 dias após a eclosão permaneceram por mais tempo em repouso no tratamento com náuplios. Em larvas com 4 dae os maiores valores de período de repouso foram na presença de rotíferos. Em larvas com 5 dae após a eclosão a duração do repouso foi maior na ausência de presas do que na presença de náuplios e rotíferos (Kruskal-Wallis, $p < 0,05$) (Figura 03).

As larvas de *E. marginatus* de modo geral apresentaram redução dos períodos de repouso com o desenvolvimento diário, tanto na ausência como na presença de presas. Em larvas com 3 dias após a eclosão, o período de repouso com maior média de duração foi registrado no tratamento com náuplios, com diferença significativa em relação à ausência de presas (Kruskal-Wallis, $p < 0,05$), assim como em larvas com 4 dae, porém não significativo em relação aos rotíferos (Kruskal-Wallis, $p > 0,05$) (Figura 30).

Nos demais dias de desenvolvimento, no tratamento com rotíferos a duração do repouso das larvas de *E. marginatus* diminuiu significativamente, do terceiro ao décimo dia após a eclosão (Kruskal-Wallis, $p < 0,05$), exceto em larvas com 8 dae, que apresentaram um aumento significativo na duração do repouso em relação aos dias 5 e 6 (Kruskal-Wallis, $p < 0,05$) (Figura 30).

Figura 30. Duração dos períodos de repouso registrados em larvas de *R. canadum* e *E. marginatus*, onde n é o número de eventos observados no experimento. As barras verticais referem-se aos desvios padrão dos valores estimados.

4.6.1 Repouso e arrasto

As larvas de *R. canadum* e *E. marginatus* mostraram um deslocamento horizontal após cessarem completamente os movimentos das nadadeiras peitorais e os movimentos do complexo caudal durante a natação. Denominamos esse comportamento de arrasto.

Em *R. canadum* a velocidade de arrasto variou entre 0,2 e 6,4 mm s⁻¹, sendo os maiores valores registrados em larvas com 3 dae no tratamento com náuplios e rotíferos. Dentre os registros dos movimentos de arrasto o número de Reynolds variou entre 6 e 20 (Figura 31).

Em larvas de *E. marginatus* os maiores valores de velocidade de arrasto foram registrados em larvas com 6 dae no tratamento com rotíferos, sendo a média $1,2 \pm 0,6$ mm s⁻¹. Os demais dados registrados foram observados em eventos únicos em larvas com 3 e 4 dias, sendo os valores de 0,6 e 1,0 mm s⁻¹, respectivamente. O número de Reynolds calculado foi entre 1 e 3 durante o arrasto (Figura 31).

Figura 31. Velocidade de arrasto de larvas de *R. canadum*, onde *Re* é o número de Reynolds calculado (média). As barras verticais referem-se aos desvios padrão dos valores de velocidade de arrasto estimados.

4.6.2 Repouso e afundamento

As larvas de *R. canadum* e *E. marginatus* mostraram um deslocamento vertical em direção ao fundo do aquário, após cessarem completamente os movimentos das

nadadeiras peitorais e os movimentos do complexo caudal seguido da natação. Este comportamento foi caracterizado como afundamento.

Os valores de velocidade de afundamento variaram entre 0,4 e 4,4 mm s⁻¹ para larvas de *R. canadum* e 0,2 e 4,0 mm s⁻¹ para larvas de *E. marginatus*. A Figura 32 representa os valores médios de velocidade de afundamento registrados em larvas de ambas as espécies.

Na ausência de presas, as larvas de *R. canadum* tiveram um aumento nos valores da velocidade de afundamento em função do desenvolvimento diário, porém uma redução da velocidade de afundamento na presença de presas, tanto no tratamento com náuplios como no tratamento com rotíferos, com diferença significativa entre o terceiro e o quinto dia após a eclosão (Kruskal-Wallis, $p < 0,05$).

Em larvas de bijupirá com 3 dae os valores de velocidade foram próximos entre os tratamentos. Em larvas com 4 e 5 dias os valores registrados foram menores nos tratamentos com presas.

Em larvas de *E. marginatus* foi registrado um aumento da velocidade de afundamento em função do desenvolvimento diário na presença de presas (náuplios de copépodes e rotíferos *Brachionus* sp.), com diferença significativa entre os valores médios (Kruskal-Wallis, $p < 0,05$).

Entre os tratamentos, o número de Reynolds variou entre 3 e 10 durante o movimento de afundamento para larvas de *R. canadum*, enquanto que para *E. marginatus* o *Re* foi relativamente baixo, igual ou inferior a 1. Em larvas de garoupa com 6, 8 e 10 dias o *Re* foi calculado em 2, 4 e 13, respectivamente (Figura 32).

Figura 32. Velocidade de afundamento de larvas de *R. canadum* e *E. marginatus*, onde n é o número de eventos observados no experimento e Re é o número de Reynolds calculado (média). As barras verticais referem-se aos desvios padrão dos valores estimados.

4.7 Comportamento alimentar das larvas de peixes

Durante os experimentos realizados com larvas de *R. canadum* e *E. marginatus* foi observado o deslocamento em direção às presas e abertura e fechamento da cavidade bucal. Nos experimentos com larvas de *R. canadum* foram registradas imagens nas quais a larva de peixe se posicionou próxima à presa (Figura 33).

A abertura da cavidade bucal foi observada e registrada nos dias 3, 4 e 5 de desenvolvimento de *R. canadum* ocorrendo simultaneamente com a natação e contração. A abertura da boca ocorre com um movimento da cabeça direcionado para cima, com ângulo de abertura entre 47 a 93° (Tabela 9).

Em larvas com 3 dae foram registrados dois eventos de abertura da boca, sendo um no experimento na ausência de presa e outro na presença de rotíferos. Em larvas com 4 dias foi observado com maior frequência, 11 eventos de abertura de boca no tratamento com rotíferos, e menos frequente nos experimentos com larvas de 5 dae (n = 3) (Tabela 9).

Em larvas de *E. marginatus* a abertura da cavidade bucal foi registrada em 3 eventos ambos no tratamento com rotíferos. Em larvas com 6 dae o ângulo de abertura da boca foi de 48°, em larvas com 7 dae foi registrado 71° e em larvas com 10 dae foi cerca de 38° (Tabela 10).

Imagens de larvas de *E. marginatus* foram registradas visualizando as presas, com contrações em forma de C e deslocamento em direção aos náuplios e natação rotineira em direção aos rotíferos (Figura 35).

A captura de presas não foi observada nas imagens obtidas nos experimentos, mas foi verificada através da análise do conteúdo gastrointestinal. Em larvas de *R. canadum* foi observada uma massa estomacal de cor avermelhada e rotíferos *Brachionus* sp. no interior do sistema digestório das larvas, em uma quantidade que variou entre 1 e 2 indivíduos por larva (Figura 35). Dentre os indivíduos analisados de *E. marginatus*, cerca de 10% apresentaram conteúdo gastrointestinal, sendo este compacto de cor acinzentada (Figura 36).

Tabela 9. Registros de abertura do aparelho bucal de larvas de *R. canadum* com 3, 4 e 5 dias após a eclosão (dae) nos diferentes tratamentos com presas e na ausência de presa, sendo t o tempo de duração da abertura.

dae	Experimento	tipo de comportamento associado	t (s)	ângulo de abertura
3	ausência de presas	abertura de boca/ natação rotineira	0,47	65°
3	rotíferos	abertura de boca / tentativa de captura	0,93	53°
4	rotíferos	abertura da boca/batimento de caudal	0,34	71°
4	rotíferos	abertura da boca	0,12	68°
4	rotíferos	abertura da boca	0,17	88°
4	rotíferos	abertura da boca	0,14	73°
4	rotíferos	abertura de boca/natação rotineira	0,40	47°
4	rotíferos	abertura de boca/natação rotineira	0,46	56°
4	rotíferos	abertura de boca /contração da musculatura	0,16	61°
4	rotíferos	abertura de boca /natação rotineira	0,50	51°
4	rotíferos	abertura de boca/tentativa de captura	0,47	67°
4	rotíferos	abertura de boca	0,59	56°
5	náuplios	abertura da boca	0,48	51°
5	rotíferos	abertura da boca/ tentativa de captura	0,38	93°
5	rotíferos	abertura de boca/tentativa de captura	0,42	64°

Tabela 10. Registros de abertura do aparelho bucal de larvas de *E. marginatus* com 6, 7 e 10 dias após a eclosão (dae) no tratamento com rotíferos, sendo t é o tempo de duração da abertura.

dae	Experimento	tipo de comportamento associado	t (s)	ângulo de abertura
6	rotíferos	abertura da boca	0,13	49°
7	rotíferos	abertura da boca / manutenção da posição	0,21	71°
10	rotíferos	abertura da boca/ recuo	0,07	38°

Figura 33. Quadros nos quais foram registrados a visualização e abertura da cavidade bucal de larvas de *R. canadum* com 3 dae na presença de náuplios de copépodes e em larvas com 5 dias na presença de rotíferos.

Figura 34. Dissecção do sistema digestório de larvas de peixes de *R. canadum* para a verificação do conteúdo estomacal. Em destaque dois indivíduos de *Brachionus* sp. encontrados.

Figura 35. Quadros nos quais foram registradas larvas de *E. marginatus* visualizando as presas e com abertura da cavidade bucal, com 3 dias após a eclosão na presença de náuplios de copépodes e com 6 dias na presença de rotíferos.

Figura 36. Dissecção do sistema digestório de larvas de peixes de *E. marginatus* para a verificação do conteúdo estomacal. Massa cinzenta e densa no interior do sistema digestório.

5. DISCUSSÃO

Os resultados obtidos no presente trabalho mostraram que larvas de peixes de *Rachycentron canadum* e *Epinephelus marginatus* alteram os padrões comportamentais em função do desenvolvimento larval e quando estão na presença de presas. As atividades locomotoras em um ambiente hidrodinâmico são importantes para a sobrevivência dos peixes no início do ciclo de vida, pois estão relacionadas principalmente com a alimentação e a fuga de predadores (Hunter, 1984).

A utilização de câmeras de vídeo que operaram em alta frequência possibilitou o estudo descritivo e detalhado sobre o comportamento natatório de alta velocidade das larvas de peixes marinhos, incluindo os movimentos do corpo e das nadadeiras. As configurações ópticas e técnicas utilizadas permitiram a observação dos organismos de tamanhos variáveis (μm a mm), com imagens laterais e frontais dos movimentos.

A técnica de microscopia de campo claro e a microscopia de sistema de filtros pareados produziram imagens sobre os movimentos do corpo, nadadeiras e espinhos das larvas, possibilitando a análise do comportamento. A técnica de microscopia de objetos de fase envolve a combinação de filtros espaciais, permitindo o registro mesmo de objetos transparentes e não inteiramente focalizados (Strickler e Hwang, 1999). Com a complementação da holografia digital *in-line* foi possível a visualização minuciosa da movimentação das nadadeiras peitorais de *E. marginatus*, sendo eficiente no estudo do comportamento natatório de organismos de pequeno tamanho, bem como em diversas aplicações em oceanografia biológica, como exemplos dos estudos realizados por Malkiel et al. (2003) com copépodes calanóides e Gemmel e Buskey (2011) com *Hippocampus zosterae* e copépodes *Acartia tonsa*. A reconstrução holográfica permite que uma imagem obtida originalmente em duas dimensões tenha sua profundidade de foco reconstruída digitalmente (Ghiglieno et al., 2013).

O fator decisivo para estudar o comportamento de espécies cultivadas foi possuir o controle absoluto da desova, eclosão, ontogênese (dias após a eclosão), alimentação, manutenção (temperatura, salinidade e concentração de oxigênio), uma vez que, os indivíduos decorreram dos mesmos reprodutores e possibilitaram a obtenção de pseudoréplicas dos tratamentos (Hurlbert, 1984). Esses fatores não seriam adequadamente controlados caso larvas de peixes coletadas na natureza tivessem sido

utilizadas, devido às oscilações ambientais. Além disso, a identificação de larvas coletadas na natureza nem sempre é possível em nível específico.

As larvas selecionadas para o estudo do comportamento natatório encontravam-se no período crítico (Hjort, 1914), que consiste na fase de transição da alimentação endógena (absorção do vitelo) para exógena (busca de alimento), também denominada a fase da primeira alimentação. Estudos prévios mostraram que *R. canadum* e *E. marginatus* iniciam a fase de transição a partir do terceiro dia de desenvolvimento após a eclosão do embrião (Faulk et al., 2007; Russo et al., 2009a). Nesta fase, a taxa de mortalidade dos indivíduos é extremamente alta, podendo atingir 90 % (Fuiman, 2002; Houde, 2008), tanto na natureza como em cultivos. A vulnerabilidade das larvas nesta fase do desenvolvimento dificultou a execução dos experimentos. O transporte e a manipulação dos organismos causaram muitas perdas de larvas desde sua obtenção na empresa de larvicultura até seu uso efetivo nos experimentos em laboratório, mesmo com a precaução de minimizar os fatores estressores, conforme recomendações de Rollin e Kessel (1998), entre outros.

Durante o período de manutenção das larvas em laboratório a taxa de mortalidade foi extremamente alta, estimada em 70% em média, o que acarretou em lacunas nos experimentos. Por exemplo, não foi possível realizar observações com larvas de *E. marginatus* a partir do nono dia após a eclosão porque nenhum indivíduo sobreviveu até essa idade.

A mortalidade dos náuplios de copépodes também foi um fator que ocasionou alterações no número de registros obtidos. Não foi possível a realização dos experimentos com larvas de *E. marginatus* com 5 dias após a eclosão na presença de náuplios, devido à mortalidade dos mesmos.

No início da fase de transição, as larvas de *R. canadum* apresentaram um comprimento médio de 4,17 mm, correspondendo ao terceiro dia após a eclosão. No quarto e quinto dia os tamanhos médios foram 4,35 e 4,53 mm, respectivamente, valores semelhantes aos resultados de Faulk e Holt (2003) e Faulk et al. (2007), que descreveram o desenvolvimento de larvas de *R. canadum* eclodidas em laboratório em condições similares de temperatura às do presente trabalho (25,9 °C).

As larvas de *E. marginatus* tiveram um comprimento médio de 2,02 mm durante a fase de transição da alimentação (3 a 5 dae), sendo os valores inferiores aos registrados

por Russo et al. (2009b) em larvas com 3 dae, em condições ambientais similares (2,7 mm, em 34 de salinidade e 25 °C). O aumento do comprimento do corpo foi mais evidente nos experimentos com larvas do sexto ao décimo dia de desenvolvimento, com valores médios entre 2,77 e 3,90 mm.

O comprimento do corpo das larvas pode apresentar variações relacionadas aos fatores endógenos (características genéticas e contribuição maternal) e exógenos, que incluem condições ambientais (temperatura, oxigênio, salinidade), alimentação e interação com os demais organismos (Jones, 2002).

5.1 Comportamento natatório das larvas de peixes

Os padrões comportamentais das larvas de peixes estudadas foram divididos em oito categorias: comportamento natatório rotineiro; comportamento natatório explosivo; natação recuada; distâncias percorridas; movimentos do complexo caudal; contrações da musculatura do corpo; períodos de repouso e comportamento alimentar.

Durante o deslocamento rotineiro, as larvas de peixes movimentam as nadadeiras pareadas (peitorais) e o complexo caudal com eventuais pausas durante o deslocamento. Segundo Blaxter (1986), a velocidade de natação, considerada rotineira ou *cruising*, está em torno de uma vez o comprimento do corpo por segundo (1 CP s^{-1}), e geralmente é observada quando as larvas se movem livremente nos tanques. Hunter (1972) denominou esse tipo de natação como intermitente, com velocidade constante e períodos de pausas, podendo estar relacionado à exploração do ambiente e busca por alimento. Neste trabalho, as pausas durante o deslocamento foram observadas em larvas de *E. marginatus*.

A velocidade de natação rotineira das espécies estudadas foi definida entre 1 e 3 CP s^{-1} , com valores entre 4,0 e 6,0 mm s^{-1} para ambas as espécies, similar aos resultados encontrados em *Engraulis mordax* (Hunter, 1972), *Gadus morhua* (Browman et al., 2003), *Trachurus japonicus* (Masuda, 2006), *Anchoa mitchilli* (Chesney, 2008), entre outras (Leis, 2006), na mesma fase de desenvolvimento.

O comportamento representado pela velocidade de natação rotineira mostrou diferenças de acordo com o desenvolvimento diário das larvas e nos diferentes tratamentos aos quais foram expostas. Em larvas de *R. canadum* e *E. marginatus*, de modo geral, foi observado um aumento significativo da velocidade de natação rotineira em função do desenvolvimento larval. Esse resultado era esperado, devido à formação e desenvolvimento dos órgãos sensoriais e estruturas de locomoção como os raios das

nadadeiras, a musculatura e consequentemente o crescimento (Blaxter, 1986; Govoni et al., 1986; Cobcroft e Pankhurst, 2003; Frederich et al., 2008)

As alterações dos padrões comportamentais de *R. canadum* e *E. marginatus* consistiram no aumento e/ou redução da velocidade de natação rotineira na presença de presas. As larvas estudadas estavam na fase de transição da alimentação endógena para exógena e, ao detectarem a presença das presas, possivelmente através dos sinais químicos e físicos (Lehtiniemi, 2005), reconhecidos pelos órgãos sensoriais em desenvolvimento, alteraram o comportamento.

Os maiores valores de velocidade de natação rotineira e distâncias percorridas foram registradas na ausência de presas, em larvas de *R. canadum* com 4 e 5 dae e de *E. marginatus* com 3 dae. Os resultados indicam que as larvas, mesmo na ausência de presas, apresentaram o comportamento de busca por alimento e exploração do ambiente (Nunn et al., 2011), o que refletiu no aumento do deslocamento.

Na presença de presas as larvas de bijupirá (4 e 5 dae) e garoupa (3 dae) apresentaram uma redução nos valores de velocidade rotineira. Mahjoub et al. (2011b) encontraram este padrão comportamental em larvas com 21 dae de *Epinephelus malabaricus*. A redução da velocidade de natação na presença de presas pode estar envolvida com as estratégias de captura, por exemplo com a diminuição dos distúrbios no ambiente quando visualiza uma presa, bem como a redução dos custos energéticos quando a disponibilidade de presas não é limitante.

Os padrões registrados em larvas de *R. canadum* e *E. marginatus* também foram observados em outras espécies de peixes marinhos. Em larvas de peixes palhaço (*Amphiprion perideraion*) ocorre um aumento da velocidade de natação ao encontrarem uma concentração alta de alimento (Coughlin et al., 1992). Em larvas de bacalhau (*Gadus morhua*) e do linguado *Scophthalmus maximus* (Skiftesvik, 1992), há um aumento de atividade, mas redução da velocidade, na presença de presas.

Especificamente no tratamento com os rotíferos, os valores médios estimados de natação rotineira em larvas de *R. canadum* foram semelhantes em todas as idades (3 a 5 dae), ou seja, mantiveram o padrão comportamental natatório diante deste tipo presa, possivelmente, capturaram as presas enquanto nadavam (Leis, 2006). Para larvas de *E. marginatus* a presença dos rotíferos alterou significativamente o comportamento natatório rotineiro elevando a velocidade de natação em função do desenvolvimento

diário como observado por Fisher e Bellwood (2000; 2001) em larvas de peixes de recifes de coral. As larvas do presente trabalho apresentaram diferenças de comportamentos entre os tratamentos o que indica a capacidade e flexibilidade dos organismos em ajustar seu comportamento em relação às características das presas (Munk, 1995).

Os valores máximos de velocidade explosiva foram em torno de 40 vezes o comprimento do corpo das larvas por segundo (CP s^{-1}). Hunter (1972) registrou a natação explosiva em cerca de 15 CP s^{-1} em larvas de anchova *Engraulis mordax*, já em larvas de *Scomber japonicus* a velocidade variou entre 5 e 20 CPs^{-1} (Masuda et al., 2002).

Hunter (1972) registrou a natação explosiva em larvas de *Engraulis mordax* mesmo na ausência de qualquer estímulo, o mesmo observado nas larvas de *R. canadum* e *E. marginatus*, pois o comportamento explosivo foi observado no tratamento controle, no caso, na ausência de presas. Estímulos como a presença de outras larvas de peixes podem ter influenciado o comportamento das espécies, pois o comportamento natatório explosivo está frequentemente associado ao escape das larvas de predadores e à tentativa de captura de presas (Miller et al., 1988). Em *E. marginatus* a natação explosiva aumentou em função do desenvolvimento das larvas, o que indica que este comportamento está associado aos padrões de natação da espécie e pode auxiliar na captura de presas.

5.2 Movimentos do complexo caudal e função das estruturas morfológicas: nadadeiras peitorais e espinhos

Pequenas larvas são capazes de apresentar altas frequências de batidas da nadadeira caudal em curtos intervalos de tempo (Blaxter, 1986). Os batimentos da caudal podem gerar grandes forças de impulso, favorecendo a natação rotineira e de alta velocidade (Webb e Weihs, 1986) e podem apresentar uma relação linear positiva, ou seja, a frequência de batimentos da caudal pode aumentar em função da velocidade, independentemente do tamanho da larva (Hunter 1972; Blaxter, 1986).

Em larvas de *R. canadum* e *E. marginatus* na fase de transição da alimentação (3 a 5 dae) foi registrado um padrão constante de batimentos de caudal durante a natação ($40 \text{ a } 50 \text{ b s}^{-1}$). Em *E. marginatus* com 6 a 10 dae foi observado um aumento da frequência de batimentos do complexo caudal, atingindo 70 b s^{-1} .

Os valores estimados de frequência de batimentos de caudal foram mais elevados em larvas de *R. canadum* e *E. marginatus* do que os valores registrados por Hunter (1972)

em *Engraulis mordax* e por Batty e Blaxter (1992) em larvas de *Pleuronectes platessa* e *Clupea harengus*, a diferença pode estar relacionada ao método de análise, como a câmera de vídeo utilizada e a taxa de quadros, assim como a realização do experimento em tanques e placas de Petri.

A frequência de batimentos de caudal pode variar entre as espécies e estar relacionada com as estratégias ecológicas específicas. *Rachycentron canadum* são nadadores ativos com alta mobilidade (Schaffer e Nakamura, 1989), sendo necessários os movimentos frequentes e constantes do complexo caudal, enquanto que *E. marginatus* são mais passivos e possuem uma mobilidade considerada média em função da natação, alimentação e reprodução (Begossi e Silvano, 2008).

Os movimentos ondulatórios do corpo e da nadadeira caudal estão relacionados aos mecanismos de propulsão, que empurram a água para trás auxiliando no deslocamento (Videler, 1993; Müller et al., 2000). Cada movimento de ondulação ocasiona a passagem de ondas de grande amplitude ao longo do corpo, que aumentam a eficiência de propulsão, principalmente relacionada à natação explosiva (Verhagen, 2004). Este é considerado um movimento altamente econômico em relação aos custos energéticos da locomoção (Weihs, 1974).

A nadadeira caudal das duas espécies estudadas possui formato arredondado e é envolta pela membrana embrionária (em inglês, *fin fold*) durante o período larval. O formato arredondado permite a manobrabilidade (Videler, 1993), observada durante o deslocamento e a alteração da direção após a manutenção da posição na coluna de água. A membrana embrionária permite o aumento da força lateral propulsiva, através das ondulações do corpo durante a natação (van den Boogaart et al., 2012). A membrana embrionária auxilia o deslocamento e o impulso, aumenta a área da superfície do corpo e exerce um papel fundamental no processo de trocas gasosas, uma vez que o sistema de respiratório das larvas nesta fase ainda não está formado completamente (Webb e Weihs, 1986; van den Boogaart et al., 2012).

A nadadeira caudal é diferenciada em fases posteriores do desenvolvimento e da ossificação, sendo que adultos de *R. canadum* apresentam um formato de meia-lua (Schaffer e Nakamura, 1989), característicos de peixes que nadam continuamente, enquanto que *E. marginatus* possui uma nadadeira caudal definida como truncada (Heemstra e Randall, 1993), que auxilia na redução do arrasto.

A maioria dos peixes adultos controla o deslocamento de cima para baixo e de um lado para o outro através dos movimentos das nadadeiras peitorais. Mantendo-as próximas ao corpo podem aumentar a velocidade de natação, pois reduzem o arrasto, e se estiverem expandidas funcionam como freios, pelo aumento do arrasto (Tu e Terzopoulos, 1994). Em adultos de Carangidae e Scombridae, as nadadeiras peitorais são usadas inteiramente como freios durante natação rápida, para paradas súbitas e curvas acentuadas (Harris, 1938).

Drucker e Lauder (1999), com o auxílio da técnica DPIV (*digital particle image velocimetry*), verificaram que o movimento das nadadeiras peitorais de *Lepomis macrochirus* produz vórtices no fluido que auxiliam no deslocamento dessa espécie. Nas larvas de *R. canadum* e *E. marginatus* foi observado um movimento rotacional das nadadeiras peitorais, em sistema de revezamento, ou seja, enquanto uma nadadeira estava expandida e afastada do corpo, a outra estava próxima ao corpo. Os movimentos das nadadeiras peitorais podem ser classificados como abdução, adução e refração (Sfakiotakis et al., 1999).

Os movimentos das nadadeiras peitorais auxiliam no forrageio, incluindo o movimento para trás, além de funcionarem como remos (Tu e Terzopoulos, 1994). Essa habilidade proporciona a captura de alimento e evita a colisão (Videler, 1993). Os dados de natação recuada de *E. marginatus* foram registrados principalmente na presença de presas, indicando que essa movimentação, além de auxiliar no deslocamento e em curvaturas, como foi observado em *R. canadum*, também pode auxiliar na busca por presa e na tentativa de captura.

A morfologia do sistema locomotor das larvas de peixes permite o deslocamento e auxilia no comportamento natatório e alimentar (Webb e Weihs, 1986). O desenvolvimento dos raios e espinhos pode auxiliar o comportamento de manutenção da posição devido ao aumento da área de superfície, reduzindo o afundamento, bem como na defesa contra predadores (Russo et al., 2009b; Leis e Yerman, 2012). Em *E. marginatus* foi observado o movimento do espinho dorsal durante o deslocamento. O movimento de expansão e contração do espinho dorsal, observado em larvas com 10 dias, pode auxiliar na redução do atrito durante o deslocamento no meio viscoso, como relatado por Russo et al. (2009b), enquanto que, quando expandidos ajudam na redução da taxa de afundamento pelo aumento da superfície do corpo, e contra predadores.

Em larvas de *E. marginatus* foi observado um recuo durante o deslocamento, conduzidos basicamente por movimentos das nadadeiras peitorais a velocidade da natação recuada variou entre 0,25 e 9,6 mm s⁻¹. Esse movimento de natação recuada consiste em uma estratégia de busca por presas e ocupação de habitats como cavernas e orifícios, sendo característicos de peixes especialistas em manobras (Videler, 1993; La Mesa et al., 2002).

A presença de outros organismos pode ter impactos na capacidade natatória das larvas de peixes e consequências na sobrevivência (Masuda et al., 2002). Mudanças na atividade das larvas de peixes foram caracterizadas através do aumento da velocidade de natação e das distâncias percorridas, como resposta de captura ou possivelmente fuga, ao perceberem alteração no ambiente em seu entorno (Williams et al., 1996).

5.3 O número de Reynolds e o comportamento natatório

A influência do ambiente hidrodinâmico no entorno das larvas pode ser caracterizada pelo número de Reynolds, que depende da viscosidade e densidade da água, e do tamanho e velocidade dos organismos. Enquanto ocorre o aumento do número de *Re* em função do desenvolvimento diário, o custo energético da natação diminui (Yúfera e Darias, 2007). Quando *Re* é menor que 20, as forças viscosas têm maior influência nos movimentos dos organismos, enquanto que com *Re* maior que 200 as forças inerciais são dominantes. Há a zona intermediária $20 < Re < 200$, onde ambas forças são importantes. Esses valores podem responder às mudanças graduais do formato e comprimento do corpo, enquanto que os altos números atingidos na zona intermediária estão relacionados ao início do processo de alimentação (Webb e Weihs, 1986).

As larvas de *R. canadum* e *E. marginatus* apresentaram valores de *Re* menores que 20, referentes aos movimentos de natação rotineira, enquanto que durante os movimentos de natação explosiva, o *Re* esteve acima de 200. Diferentes espécies apresentam valores variáveis de *Re* durante a natação. Coughlin et al. (1992) calculou *Re* = 38 para larvas de *Amphiprion perideraion* a 24°C e Fuiman e Batty (1997) calcularam o *Re* = 121 para pequenas larvas de *Clupea harengus* em temperaturas de 10 e 14°C. Para avaliar o número de Reynolds, devem ser considerados os efeitos físicos da viscosidade com os efeitos fisiológicos da temperatura sobre o desempenho natatório das larvas. Fuiman e Batty (1997) consideram que as forças viscosas podem estender até *Re* 300 para larvas de arenques com 9,6 mm de comprimento do corpo. A partir dos resultados do

presente trabalho os valores de *Re* indicam que forças viscosas são predominantes nos movimentos das larvas de *R. canadum* e *E. marginatus* durante a natação rotineira enquanto exploram o ambiente e buscam por alimento. Na presença de presas *Re* chegou a alcançar 844, e foi significativamente mais elevado durante a natação explosiva, o que indica que forças inerciais atuam nos movimentos natatórios das larvas das espécies estudadas.

Nos experimentos, as larvas de *R. canadum* e *E. marginatus* estavam no seu período de transição entre a completa absorção da reserva energética e a alimentação exógena (Holt et al., 2007; Cunha et al., 2009; Tang et al., 2010). Nesta fase, ocorre o início dos movimentos corporais referentes à busca de presas, o que refletiu no aumento do número de Reynolds e alterações da velocidade de natação.

5.4 Manutenção da posição

Os movimentos de conservação da posição da coluna de água para as duas espécies apresentaram um padrão: primeiro foram observados batimentos da nadadeira caudal, seguidos de um período de descanso. Essa sequência foi registrada cerca de 70 vezes nos experimentos, dentre todos os registros de comportamentos observados de *R. canadum* e *E. marginatus*, indicando a existência do controle motor das larvas em cada comportamento, com maior complexidade se comparados aos registros de Glamuzina et al. (1998b) em larvas de *E. marginatus*. Segundo os autores, larvas recém-eclodidas flutuam na coluna de água com poucos movimentos e esporádicos impulsos da cauda.

As larvas foram observadas nas seguintes posições: próximas à superfície, no meio da coluna de água e próximas ao fundo na posição vertical com a cabeça direcionada ao fundo ou na horizontal. A posição das larvas próximas à superfície da água e com a cabeça direcionada para o fundo ou superfície do aquário (*E. marginatus* 3 dae) pode estar relacionada com o equilíbrio hidrostático, uma vez que ao preencher a vesícula gasosa com ar, as larvas têm controle do equilíbrio e da posição na coluna de água (Blaxter, 1986). Já para a espécie *R. canadum*, o posicionamento próximo à superfície pode estar relacionado à busca por oxigênio, uma vez que esses peixes não possuem vesícula gasosa e necessitam constantemente suprir a demanda energética devido ao alto consumo de oxigênio durante a natação (Yu e Ueng, 2005).

5.5 Contrações da musculatura do corpo

Curvaturas do corpo foram observadas em larvas de *R. canadum* e *E. marginatus*. Esse movimento é frequentemente considerado como um dos mecanismos de resposta ao ataque de predadores, sendo uma resposta inicial com um curto período latente em que os peixes aceleram rapidamente e mudam sua posição na hora do escape (Gazzola et al., 2012). A curvatura lateral do corpo da larva geralmente corresponde ao formato da letra C, mas também são observados em formato de S, possivelmente desenvolvida nos processos evolutivos por pressões seletivas sobre os peixes (Eaton e DiDomenico, 1986).

As larvas de *R. canadum* e *E. marginatus* apresentaram os dois tipos de curvatura do corpo, em formato de C e S, indicando que ambos os movimentos constituem o padrão de natação das espécies. A curvatura em S tem sido observada em organismos com o corpo alongado, como as enguias (Eaton et al., 1977), larvas de Engraulidae e Clupeidae (Hunter, 1972; 1984) e em *Gadus morhua* (Munk, 1995). Em *R. canadum* e *E. marginatus* a contração em S apresentou menor duração (0,009 a 0,17 s) do que em anchovas (0,82 e 1,1 s em *Engraulis mordax*) (Hunter, 1972).

Nos experimentos realizados com *R. canadum* e *E. marginatus* a flexão do corpo das larvas ocorreu nos tratamentos com ausência e presença de alimento, indicando que além de constituir o padrão natatório do comportamento de escape (Borla et al., 2002; Chesney, 2008; Jackson, 2011; Mahjoub et al., 2011a), este movimento pode auxiliar nas estratégias de ataque de presas.

As contrações em C não constituem simples reflexos aos estímulos, mas sim um padrão comportamental altamente coordenado relacionado à presença das células de Mauthner e o seu envolvimento com outros axônios (Eaton et al., 1977; Eaton e DiDomenico, 1986), que otimizam a eficiência de escape contra predadores (Gazzola et al., 2012) e auxiliam na tentativa de escape quando as larvas são capturadas, por exemplo por hidromedusas (Goçalo et al., 2014), podendo até mesmo contribuir com o aumento da sobrevivência das larvas (Benítez-Santana et al., 2012).

Russo et al. (2009a) registraram as contrações em S de *E. marginatus* durante a captura de presas. No presente trabalho a curvatura em S precedeu a contração em formato de C em todos os movimentos observados, com maior ocorrência no tratamento com presas, o que ressalta a relação das contrações da musculatura com a alimentação e não somente com o escape.

A maioria dos trabalhos que verificam as contrações da musculatura do corpo de larvas de peixes utilizaram sondas ou pipetas como estímulos para provocar a contração (Yin e Blaxter, 1987; Batty e Blaxter, 1992). Nos experimentos realizados no presente trabalho, os estímulos foram visuais e químicos (presença das presas), além dos mecânicos como distúrbios na água causados pelo deslocamento dos organismos planctônicos, podendo ser todos estes estímulos causadores das respostas de curvatura em C (Eaton e DiDomenico, 1986).

Após a curvatura ocorre uma mudança de direção, ocasionando o reposicionamento e o deslocamento, podendo auxiliar no movimento de propulsão durante o deslocamento. Para nadadores ativos e predadores vorazes como *R. canadum* e para predadores com alta manobrabilidade como *E. marginatus*, a constante mudança de direção do deslocamento pode aprimorar a busca por presas.

Em larvas de *Gadus morhua*, por exemplo, foram observadas curvaturas leves do corpo com ângulos de aproximadamente 30° durante os movimentos natatórios. Quando estão em posição de ataque após a visualização de uma presa, as larvas dobram o pedúnculo caudal e ajustam sua posição (Munk, 1995). Nas larvas de *R. canadum* e *E. marginatus* as curvaturas mínimas registradas foram 14 e 6°, respectivamente, associadas a mudança de direção.

Foram registrados menores valores de velocidade de natação, contrações mais rápidas da musculatura em C e natação recuada em *E. marginatus* do que em larvas de *R. canadum*. Os resultados indicam a diferenciação das espécies e a relação com os nichos ecológicos. As garoupas vivem, em sua maioria, em costões rochosos. Portanto, a capacidade de mudança de direção e a manobrabilidade são propriedades mais importantes para as garoupas do que a habilidade de gerar grandes forças propulsivas, como no caso dos bijupirás, que habitam o oceano aberto (Videler, 1993).

5.6 Repouso, arrasto e afundamento

O repouso compõe o comportamento de larvas de peixes principalmente no início do ciclo de vida (Hunter, 1972). O repouso foi observado em larvas de *R. canadum* e *E. marginatus* e com o desenvolvimento diário ocorre uma redução da duração deste comportamento.

Em larvas de anchova, *Engraulis mordax*, o período de repouso cessa quase por completo a partir do quarto dia após a eclosão (Hunter, 1972), o mesmo observado em *E.*

marginatus. Os maiores períodos registrados foram na presença de presas em larvas com 3 e 4 dae de *R. canadum* e *E. marginatus*.

Alguns exemplares das larvas de *E. marginatus* foram observados com a cabeça virada para baixo, principalmente com 3 e 4 dias de desenvolvimento, comportamento comumente observado em larvas recém eclodidas (Hunter, 1972; Pankhurst et al., 1991).

Em seguida ao comportamento natatório e após cessarem os movimentos das nadadeiras caudal e peitorais foi observado um deslocamento em larvas de *R. canadum* e *E. marginatus* com velocidade de 0,2 a 6,4 mm s⁻¹ com *Re* menor que 20, correspondendo ao arrasto, horizontalmente e o afundamento, verticalmente. Hunter (1972) observou um suave deslize em larvas de *Engraulis mordax* após a natação e sem batimentos de caudal, mas o comportamento das larvas já foi descrito com o descanso imediato ao cessar os movimentos de batimento da nadadeira caudal (Weihs, 1980). Após o deslocamento a força de arrasto atua sobre os organismos, principalmente durante os movimentos de baixa velocidade, pois são custosos em termos energéticos (Fuiman e Batty, 1997).

5.7 Comportamento alimentar das larvas de peixes

A presença de náuplios de copépodes e rotíferos *Brachionus* sp. alterou o comportamento natatório das larvas de *R. canadum* e *E. marginatus*, porém a captura das presas não foi visualizada nos experimentos.

As alterações nos padrões comportamentais das larvas estão relacionadas à percepção da presença de organismos no ambiente ao redor associada ao sistema visual e à percepção química através dos neuromastos e papilas gustativas e demais sistemas sensoriais, já funcionais nas larvas de peixes (Blaxter, 1986; Noakes e Godin, 1988; Bleckmann, 1993; Strickler et al., 2005; Yúfera, 2011).

Rachycentron canadum capturam presas a partir do terceiro dia após a eclosão, ingerindo rotíferos entre 3 e 7 dae e a partir deste estágio de desenvolvimento se alimentam, geralmente, de náuplios de *Artemia* em sistemas de cultivos (Faulk e Holt, 2003; Hitzfelder et al., 2006). Cunha et al. (2009) e Duray et al. (1997) relatam que as larvas de garoupa podem capturar presas no segundo dia após a eclosão, pois a boca já é funcional. Estudos realizados sobre a alimentação de larvas de garoupa revelam que há uma forte relação entre a largura da boca com o tamanho do alimento (Russo et al., 2009a e 2009b).

Nos experimentos realizados foram considerados esses fatores, e as presas selecionadas apresentaram um tamanho entre 80 e 100 μm , (náuplios de copépodes) e de 150 a 200 μm (rotíferos *Brachionus* sp.). Estudos com larvas de *Epinephelus striatus*, com largura da boca de 240 μm , sugerem a utilização de presas com 60 μm de tamanho (Watanabe et al. 1996), enquanto que para larvas de *Epinephelus suillus*, rotíferos menores que 90 μm são mais ideais (Durray et al., 1997).

A densidade de presas tem grande efeito na alimentação de larvas de peixes; em áreas costeiras, por exemplo, pode exceder 200 indivíduos L^{-1} (Hunter, 1984). Para larvas de *R. canadum* com 3 dae a concentração ideal de alimento, segundo Faulk e Holt (2003) e Hitzfelder et al. (2006) está entre 3 e 5 rotíferos/mL. Para larvas de *E. coiodes* e *E. marginatus* foi estimada uma densidade mínima de presas de 100 a 200 indivíduos por litro.

As estimativas apresentadas pelos trabalhos citados corroboram com a densidade de presas inseridas nos experimentos, resultando em 10 indivíduos por tratamento, concentração adequada devido a capacidade volumétrica do aquário de 50 mL.

Pelo fato de não ter sido visualizada a captura das presas pelas larvas de peixes, foi realizada a análise do conteúdo gastrointestinal. Em larvas de *R. canadum* foram encontrados *Brachionus* sp., com uma densidade de 1 a 2 rotíferos por larva, enquanto que em *E. marginatus* o conteúdo analisado consistiu em uma massa de coloração cinzenta em todas as fases de desenvolvimento.

Diversos fatores podem influenciar o sucesso da alimentação, como temperatura, intensidade luminosa, saciedade, requerimento energético, eficiência de digestão, tamanho, tipo, densidade e distribuição de presas, habilidade de escape da presa, distância entre predador e presa e taxas de encontro (Blaxter, 1968a e 1968b, 1986; Buskey et al., 1993; 2002; 2011; Mackenzie e Kørboe, 1995; Strickler et al., 2005; Yúfera, 2011; Gemmel et al., 2012). Larvas de *R. canadum* se alimentam de náuplios de copépodes e rotíferos nos primeiros dias após a eclosão e de estágios mais desenvolvidos de copépodes a partir do sexto dia após a eclosão (Holt et al., 2007). No estudo realizado por Russo (2006), as larvas de *E. marginatus* iniciaram a captura por rotíferos a partir do quinto dia após a eclosão.

A baixa incidência de captura pode estar relacionada com a capacidade da visualização das larvas de peixes na fase da primeira alimentação, bem como a iluminação

(comprimento de onda) aplicada ao sistema óptico. O laser vermelho de comprimento de onda de 657,5 nm, pode estar fora do espectro de luz absorvida pelo sistema visual das larvas, mesmo estando o espaço do laboratório iluminado. Larvas de *Clupea harengus* mostraram maior capacidade visual e sensibilidade à luz no espectro de 550 nm (entre o amarelo e o verde), durante a alimentação (Blaxter 1968). Em adultos de *R. canadum*, a sensibilidade espectral foi registrada com o comprimento de onda de 501 nm (Horodysky et al., 2010). O intervalo espectral pode mudar conforme o desenvolvimento dos cones presentes no sistema visual e está relacionado ao habitat das espécies.

Larvas de *Epinephelus fuscoguttatus* com 36 e 42 dias após a eclosão apresentaram as maiores taxas de ingestão de *Artemia* nas maiores intensidades luminosas testadas por Mukai et al. (2012), sobre os tanques de larvicultura, porém os autores registraram a alimentação no escuro e em condições mínimas de iluminação. Portanto, possivelmente os demais órgãos sensoriais auxiliam na detecção de presas, o que é mais evidente em larvas em fase de desenvolvimento avançado, segundo Blaxter (1968b). Outro fator que pode ter influenciado a captura das presas é o campo de visão e a distância reativa, que varia entre as espécies de presas e predador (Hunter 1972; Strickler et al., 2005; Nunn et al., 2011).

Altas densidades de larvas no aquário podem afetar o comportamento alimentar. O ideal estimado é de 1 a 20 larvas L⁻¹ (Hitzfelder et al., 2006; Holt et al., 2007). Ou seja, na escala em que foram realizados os experimentos, a densidade máxima ideal seria de uma larva no aquário de 50 mL, mas no caso foram inseridas 5 larvas para garantir a visualização, pois com a configuração óptica utilizada não era possível observar todo o aquário simultaneamente, devido ao aumento necessário para detectar as presas e os detalhes comportamentais das larvas de peixes.

O comportamento das presas também é um fator que pode alterar o comportamento das larvas de peixes e deve ser considerado nos estudos de interações presa-predador (Buskey et al., 1993). *Brachionus* sp. apresenta motilidade passiva com velocidade de natação entre 0,25 e 0,3 mm s⁻¹ (Larsen et al., 2008), e os náuplios de copépodes apresentam padrões comportamentais de saltos e podem atingir valores elevados de deslocamento e velocidade associados a estratégias de fugas de predadores, entre 0,39 mm s⁻¹ e 5,8 mm s⁻¹ (Paffenhöfer et al. 1996; Titelman, 2001). Essas características podem ter influenciado nas tentativas de captura e sucesso na alimentação das larvas de bijupirá e garoupa.

O comportamento alimentar das larvas de *R. canadum* e *E. marginatus* esteve relacionado com o comportamento natatório. Nos experimentos realizados foi observada a busca por alimento, representado pelo aumento de velocidade de natação e das distâncias percorridas na ausência de presas. Durante a natação rotineira foi observado o deslocamento em direção às presas e a abertura e fechamento da cavidade bucal, com posicionamento próximo à presa e movimento da cabeça direcionado para cima. Outro comportamento associado à tentativa de captura é a natação explosiva, que pode aumentar a eficiência do ataque às presas.

As curvaturas do corpo em formato de C e S também foram relacionadas com o comportamento alimentar. Após as contrações foi observada a mudança de direção, ou deslocamento em direção às presas com a cavidade bucal aberta, caracterizando a tentativa de captura. Larvas de arenque (*Clupea harengus*) exibem uma natação contínua enquanto buscam suas presas (Munk e Kiørboe, 1985), o mesmo observado em larvas de *R. canadum* neste estudo, enquanto que *E. marginatus* apresentou uma natação com pausas e o comportamento recuado.

A diferença exibida pelas espécies pode estar relacionada com as características ecológicas individuais, uma vez que *R. canadum* possui hábitos pelágicos quando adultos (Schaffer e Nakamura, 1989), e em *E. marginatus* ocorre uma transição ecológica e morfológica do ambiente pelágico para o bentônico (Cunha et al., 2009) com hábitos demersais (La Mesa et al., 2002; Rodrigues Filho et al., 2009).

5.8 Considerações finais

Com o desenvolvimento tecnológico e a possibilidade de estudar o comportamento dos organismos planctônicos em uma escala individual, resultados obtidos por vários autores como Coughlin e Strickler (1990); Coughlin et al. (1992); Masuda et al. (2002) e Ruzicka e Gallagher (2006), assim como no presente trabalho, indicam que as larvas de peixes possuem natação ativa, mesmo no início do desenvolvimento mas podem ser transportados passivamente pelo controle da flutuabilidade (Hammer, 1988).

Mesmo com o *Re* relativamente baixo e constituindo escalas de tamanho milimétricas, as larvas de peixes apresentaram locomoção; exibiram a capacidade de percorrerem distâncias de 3 a 5 vezes o seu tamanho; contrações da musculatura do corpo para mudança de direção e alcance de velocidades relativamente altas ($40 \times CP \text{ s}^{-1}$) no

início da fase de transição (3 dae) diferentemente como descrito por Hassler e Rainville (1975) que segundo os autores, *R. canadum* apresenta uma locomoção limitada apenas a partir do quinto dia após a eclosão, em condições de temperatura de 26,5 °C

O comportamento das larvas peixes já foi considerado irrelevante, e por serem animais planctônicos possuem pouco controle sobre suas trajetórias; são pobres nadadores e simplesmente derivam passivamente com as correntes marinhas (Hipótese da simplificação, em inglês *simplifying assumption*) (Roberts, 1997). Atualmente, considera-se que larvas de peixes não são partículas passivas (Leis, 2006; Houde, 2008).

Leis (2006) publicou uma comparação entre os valores de velocidade de natação medidas em laboratório e obtidas *in situ* e verificou que em laboratório, a velocidade pode ser subestimada, ou seja, na natureza as larvas de peixes atingem velocidades maiores. Deve-se considerar a escala utilizada em cada trabalho. No presente trabalho foi possível analisar o comportamento natatório das larvas de peixes de *R. canadum* e *E. marginatus* através de técnicas de imageamento de alta frequência em uma pequena escala de tamanho, sendo que nos experimentos não havia fluxo permitindo que a larva estivesse livre-natante apresentando o comportamento descrito nas condições experimentais às quais foram expostas.

A escolha das presas foi baseada nos estudos de aquicultura realizados com larvas de peixes marinhos, como tentativa de avaliar as diferenças entre as espécies de presas, no caso, *Brachionus* sp. e náuplios de copépodes de espécies comumente encontradas no litoral do Estado de São Paulo, onde há o incentivo para o cultivo de bijupirá e garoupa, no atual momento.

Estudos com técnicas de imageamento permitem analisar características dos organismos marinhos, antes não conhecidas. O comportamento de larvas *R. canadum* e *E. marginatus* nunca havia sido estudado anteriormente, principalmente com vídeos obtidos em alta frequência revelando as alterações diante de presas. Estudos com bijupirá e garoupas são importantes, pois são organismos que atingem um grande intervalo de distribuição, principalmente o bijupirá, são importantes economicamente globalmente e pelo fato de terem alto potencial para o cultivo. A subfamília Epinephelinae (garoupas), apresenta uma determinada sequência genômica que a diferencia dos demais serranídeos e Perciformes (Zhuang *et al.*, 2013), isso indica uma diferenciação evolutiva e ressalta a

importância das pesquisas nesse grupo de peixes, quanto à identificação, genética da conservação, especiação e demais estudos de biologia evolucionista.

Pesquisas no aprimoramento da larvicultura são necessários, principalmente relacionados à alimentação, assim como estudos sobre o comportamento de espécies de peixes marinhas, suas presas e predadores para o avanço no conhecimento e entendimento dos aspectos ecológicos dos organismos.

6. CONCLUSÕES

- Larvas de peixes de *R. canadum* e *E. marginatus*, na fase de transição da alimentação, apresentaram controle absoluto dos seus movimentos e interação com o meio. Foram capazes de dominar os movimentos de deslocamento, velocidade, posição na coluna de água, manobras para busca por alimento e tentativa de captura.
- Há diferenças comportamentais em função do desenvolvimento diário das larvas de *R. canadum* e *E. marginatus* como aumento da velocidade de natação rotineira, da frequência de batimentos do complexo caudal;
- A presença de presas apresentou influência no comportamento das larvas de peixes. O comportamento natatório das espécies estudadas foi complexo envolvendo as contrações musculares, batimentos do complexo caudal, movimentação especializada das nadadeiras peitorais e movimentação dos espinhos dorsais que proporcionam os movimentos ondulatórios do corpo durante o deslocamento e alterações nos períodos de repouso.
- A frequência de batimentos da nadadeira caudal esteve constante durante a natação rotineira e durante a manutenção da posição na coluna de água em larvas de *R. canadum*, na ausência ou presença de presas;
- O número de Reynolds calculado para as espécies *R. canadum* e *E. marginatus* indicou que forças viscosas foram predominantes durante a natação rotineira enquanto exploram o ambiente e buscam por alimento. O *Re* foi mais elevado durante a natação explosiva, apontando que forças inerciais também atuaram nos movimentos natatórios das larvas das espécies estudadas.
- A busca por alimento e as tentativas de captura de rotíferos e náuplios foram observados nas larvas de bijupirá e garoupa, e indicaram uma relação com os padrões comportamentais natatórios, principalmente as alterações na velocidade de natação e contrações da musculatura em C e S, ressaltando que este último não pode ser apenas definido como estratégia de escape de larvas de peixes marinhos.

7. REFERÊNCIAS

- AGUILERA, B. CATALAN, I. A.; PALOMERA, I.; PILAR OLIVAR, M. Otolith growth of European sea bass (*Dicentrarchus labrax* L.) larvae fed with constant or varying food levels. **Sci. Mar.**, v. 73, n. 1, p. 173 – 182, 2009.
- ALTMANN, J. Observational study of behavior: Sampling Methods. **Behaviour**, v. 49, p. 227-267, 1974.
- ARA, K. Daily egg production rate of the planktonic calanoid copepod *Acartia lilljeborgi* Giesbrecht in the Cananéia Lagoon estuarine system, São Paulo, Brazil. **Hydrobiology**, v. 445, p. 205-215, 2001.
- ARNOLD, G.P., NUTTALL-SMITH, P.B.N. Shadow cinematography of fish larvae. **Mar. Biol.** v. 28, 51–53, 1974.
- BALON, E. K. Types of feeding in the ontogeny of fish and the life-history model. Environmental Biology of Fishes 16:11-24, 1986. In YÚFERA, M. Feeding behavior in larval fish. p. 285-305 In: JOAN HOLT, G. (ed). **Larval Fish Nutrition**. Wiley-Blackwell. p. 285-305, 2011.
- BATTY, R. S.; BLAXTER, J. H. S. The effect of temperature on the burst swimming performance of fish larvae. **J. Exp. Biol.** v. 170, p. 187-201, 1992.
- BEGOSSI, A.; SILVANO, R. A. M. Ecology and ethnoecology of dusky grouper [garoupa, *Epinephelus marginatus* (Lowe, 1834)] along the coast of Brazil. **J. Ethnobiol. Ethnomed.**, v. 4, n. 20, p. 1-14. 2008.
- BENETTI, D.; SARDENBERG, B.; WELCH, A.; HOENIG, R.; REFIK ORHUN; ZINK, I. Intensive larval husbandry and fingerling production of cobia *Rachycentron canadum*. **Aquaculture**, v. 281, p. 22-27, 2008.
- BENETTI, D.; O'HANLON, B.; RIVERA, J. A.; WELCH, A. W.; MAXEY, C.; REFIK ORHUN, M.. Growth rates of cobia (*Rachycentron canadum*) cultured in open ocean submerged cages in the Caribbean. **Aquaculture** v. 302, p. 195–201, 2010.
- BENÍTEZ-SANTANA, T.; JUAREZ-CARRILLO, E.; BETANCOR, M. B.; TORRECILLAS, S.; CABALLERO, M. J.; IZQUIERDO, M. S. Increased Mauthner cell activity and escaping behavior in seabream fed long-chain PUFA. **Br. J. Nutr.**, v. 107, p. 295-301, 2012.

- BJÖRNBERG, T. K. S.; LOPES, R. M.; BJÖRNBERG, M. H. G. C. Chave para a identificação de náuplios de copépodos planctônicos marinhos do Atlântico Sul-Occidental. **Nauplius**, Rio Grande, v. 2, p. 1 – 16, 1994.
- BLASER, R.; GERLAI, R. Behavioral Phenotyping in Zebrafish: Comparison of three behavioral quantification methods. **Behav. Res. Methods**. v. 38, n. 3, p. 456 – 469, 2006.
- BLAXTER, J. H. S. Light intensity, vision, and feeding in young plaice. **J. Exp. Mar. Biol. Ecol.**, v. 2, p. 293-307, 1968a.
- BLAXTER, J. H. S. Visual thresholds and spectral sensitivity of herring larvae. **J. Exp. Biol.**, v. 48, p. 39-53, 1968b.
- BLAXTER, J. H. S. Development: eggs and larvae. In: Hoar, W. S.; Randall, D. J. (eds). *Fish Physiology*, Academic Press, New York, v. 3, p. 177-252. 1969. Cited In: Hunter, J. R. Feeding Ecology and Predation of Marine Fish Larvae, In: Lasker, R. (ed). **Marine Fish Larvae: Morphology, Ecology and Relation to Fisheries**. Washington Sea Grant Program. p. 34-77, 1984.
- BLAXTER, J. H. S. Development of Sense organs and Behaviour of Teleost Larvae with Special Reference to Feeding and Predator Avoidance. **Trans. Am. Fish. Soc.**, Special Section, v. 115, p. 98-114, 1986.
- BLAXTER, J. H. S.; BATTY, R. S. The development of startle responses in herring larvae. **J. Mar. Biol. Ass. U. K.**, v. 65, p. 737-750. 1985. In: BLAXTER, J. H. S. Development of Sense organs and Behaviour of Teleost Larvae with Special Reference to Feeding and Predator Avoidance. **Trans. Am. Fish. Soc.**, Special Section, v. 115, p. 98-114, 1986.
- BLECKMANN, H. Role of the lateral line in fish behavior. In: PITCHER, T. J. (ed). *Behaviour of Teleost Fishes*. Second Edition. Chapman & Hall. **Fish and Fisheries Series 7**, p 201 - 246. 1993.
- BOLTOVSKOY, D. (Ed.) **South Atlantic Zooplankton**. Backhuys Publishers, Leiden, The Netherlands. 2 v. 1999
- BORLA, M. A.; PALECEK, B; BUDICK, S.; O'MALLEY, D. M. Prey capture by larval zebrafish: evidence for fine axial motor control. **Brain Behav. Evol.**, v. 60, p. 207-229, 2002.

- BRADFORD, M. R. De gustibus non est disputandum: A spiral center for taste in the brain of the teleost fish *Heterotis niloticus*. **Science**, v. 232, p. 489 – 491, 1986.
- BREDER, C.M. Jr.; KRUMHOLZ L. A. On the locomotor and feeding behavior of certain postlarval Clupeoidea. *Zoologica*, v. 28, p. 61-67, 1943. In: Hunter, J. R. Feeding Ecology and Predation of Marine Fish Larvae. In Lasker, R. (ed). **Marine Fish Larvae: Morphology, Ecology and Relation to Fisheries**. Washington Sea Grant Program. p. 34-77, 1984.
- BROS, E. J.; SLOMAN, K.A.; SIMS, D. W.; DANYLCHUK, A. J. Validating the use of baited remote underwater video surveys for assessing the diversity, distribution and abundance of sharks in the Bahamas. **Endang. Species Res.**, v. 13, p.231-243, 2011.
- BROWMAN, H. I., ST-PIERRE, J. F., SKIFTESVIK, A. B.; RACCA, R. G. Behaviour of Atlantic cod (*Gadus morhua*) larvae: an attempt to link maternal condition with larval quality. **The Big Fish Bang. Institute of Marine Research**, Bergen, p. 71-95. 2003.
- BROWN, J. A.; WISEMAN, D.; KEAN, P. The use of behavioural observations in the larviculture of cold-water marine fish. **Aquaculture**, v. 155, p. 297-306, 1997.
- BRYAN, P. G.; MADRAISAU, B. B. Larval rearing and development of *Siganus lineatus* (Pisces: Siganidae) from hatching through metamorphosis. **Aquaculture**, v. 10, p. 243-252, 1977.
- BUENO, M. C.; ALVIM, I. D.; KOBERSTEIN, R. D. T. C.; PORTELLA, M. C.; GROSSO, C. Produção de gelatina de pele de tilápia e sua utilização para obtenção de micropartículas contendo óleo de salmão. **Braz. J. Food Technol.** (Impresso), v. 14, p. 65-73, 2011.
- BUSKEY, E. J.; COULTER, C.; STROM, S. Locomotory patterns of microzooplankton: Potential effects on food selectivity of larval fish. **Bull. Mar. Sci.**, v. 53, n. 1, p. 29-43, 1993.
- BUSKEY, E. J. LENZ, P. H.; HARTLINE, D. K. Escape behavior of copepods in response to hydrodynamics disturbances: high speed video analysis. **Mar. Ecol. Prog. Ser.**, v. 235, p. 135-146. 2002.

- BUSKEY, E. J.; LENZ, P. H.; HARTLINE, D. K. Sensory perception, neurobiology, and behavioral adaptations for predator avoidance in planktonic copepods. **Adaptive Behav.**, v. 20, n. 1, p. 57 – 66, 2011.
- CANINO, M. F.; BAILEY, K. M. Gut evacuation of walleye pollock larvae in response to feeding conditions. **J. Fish Biol.**, v. 46, p. 389 – 40, 1995.
- CARASSOU, L.; PONTON, D. Relative importance of water column vs zooplankton variables in the determination of late-stage larval fish assemblage structure in coastal waters of a coral reef lagoon. **Sci. Mar.**, v. 73S1, p. 73-84, 2009.
- CASS-CALAY, S. L. The feeding ecology of larval Pacific hake (*Merluccius productus*) in the California Current region: an updated approach using a combined OPCMOCNESS to estimate prey biovolume. **Fish. Oceanogr.**, v.12, n. 1, p. 34–48, 2003.
- CHABANET, p.; LOISEAU, N.; JOIN, J-L; PONTON, D. VideoSolo, an autonomous video system for high-frequency monitoring of aquatic biota, applied to coral reef fishes in the Glorioso Islands (SWIO). **J. Exp. Mar. Biol. Ecol.**, v. 430–431, p. 10–16, 2012.
- CHESNEY, E. J. Foraging behavior of bay anchovy larvae *Anchoa mitchilli*. **J. Exp. Mar. Biol. Ecol.**, v. 362, p. 117-124, 2008.
- COBCROFT, J. M.; PANKHURST, P. M. Sensory organ development cultured striped trumpeter larvae *Latris lineata*: implications for feeding behavior. **Mar. Freshw. Res.**, v. 54, p. 669-682, 2003.
- CONCEIÇÃO, L. E. C.; YÚFERA, M.; MAKRIDIS, P.; MORAIS, S.; DINIS, M. T. Live feeds for early stages of fish rearing. **Aquac. Res.**, v. 41, p. 613-640, 2010.
- CONDINI, M. V.; SEYBOTH, E.; VIEIRA, J. P.; GARCIA, A. M. Garoupa-Verdadeira *Myctoperca marginata* (PISCES, SERRANIDAE), nos molhes da Barra do Rio Grande. **Cadernos de Ecologia Aquática**, v. 5, n. 2, p. 23- 30, 2010.
- CORTES, G. de F.; TZUSUKI, M.Y. Effect of different live food on survival and growth of first feeding barber goby, *Elacatinus figaro* (Sazima, Moura & Rosa 1997) larvae. **Aquac. Res.**, p. 1 - 4, 2011.
- COUGHLIN, D. J.; STRICKLER, J. R. Zooplankton capture by a coral reef fish: an adaptive response to evasive prey. **Environ. Biol. Fish.**, v. 29, p. 35 – 42, 1990.

- COUGHLIN D. J.; STRICKLER, J. R.; SANDERSON, B. Swimming and search behavior in clownfish, *Amphiprion perideraion*, larvae. **Anim. Behav.**, v. 44, p. 427-440, 1992.
- COWEN, R. K. GUIGAND, C. M. In situ ichthyoplankton imaging system (ISIIS): system design and preliminary results. **Limnol. Oceanogr.: Methods**, v. 6, p. 126-132, 2008.
- CRETON, R. Automated analysis of behavior in zebrafish larvae. **Behav. Brain Res.**, v. 203, p. 127 – 136, 2009.
- CUNHA, M. E.; QUENTAL, H.; BARRADAS, A.; POUSÃO-FERREIRA, P.; CABRITA, E. ENROLA, S. Rearing larvae of dusky grouper, *Epinephelus marginatus* (Lowe, 1834), (Pisces: Serranidae) in a semi-extensive mesocosm. **Sci. Mar.**, v. 73S1, p. 201-212, 2009.
- CUSHING, D. H. Plankton production and year-class strength in fish populations: an update of the match/mismatch hypothesis. **Adv. Mar. Biol.**, v. 26, p. 250-293, 1990. Cited in: Houde, E. D. Emerging from Hjort's Shadow. *J. Northw. Atl. Fish. Sci.*, v. 41, p. 53-70, 2008.
- CUTTITTA, A.; CARINI, V.; PATTI, B.; BONANNO, A.; BASILONE, G.; MAZZOLA, S.; GARCÍA LAFUENTE, J.; GARCÍA, A.; BUSCAINO, G.; AGUZZI, L.; ROLLANDI, L.; MORIZZO, G.; CAVALCANTE, C. Anchovy egg and larval distribution in relation to biological and physical oceanography in the Strait of Sicily. **Hydrobiology**, v. 503, p. 117–120, 2003.
- DAVIS, C. S., S. M. GALLAGER, M. S. BERMAN, L. R. HAURY, AND J. R. STRICKLER. The Video Plankton Recorder (VPR): Design and initial results. **Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol.**, v. 36, p. 67-81. 1992.
- DELCOURT, J.; YLIEFF, M.; BOLLIET, V.; PONCIN, P.; BARDONNET, A. Video tracking in the extreme: A new possibility for tracking nocturnal underwater transparent animals with fluorescent elastomer tags. **Behav. Res.** v. 43, p. 590–600, 2011.
- DIAS, J. F.; CLEMMENSEN, C.; UEBERSCHÄR, B.; ROSSI-WONGTSCHOWSKI, C. L. del B.; KATSURAGAWA, M. Condition of the Brazilian Sardine, *Sardinella brasiliensis* (Steindachner, 1879) Larvae in the São

- Sebastião Inner And Middle Continental Shelf (São Paulo, Brazil). **Braz. J. Oceanogr.**, v. 52, n. 1, p. 81 -87, 2004.
- DICKEY-COLLAS, M.; GOWEN, R. J.; FOX, C. J. Distribution of Larval and Juvenile Fish in the Western Irish Sea: Relationship to Phytoplankton, Zooplankton Biomass and Recurrent Physical Features. **Mar. Freshw. Res.**, v. 47, p. 169-181, 1996.
- DIXSON, D.L., JONES, G.P., MUNDAY, P.L., PLANES, S., PRATCHETT, M.S., SRINIVASAN, M., SYMS, C. AND S.R. THORROLD. Coral reef fish smell leaves to find island homes. **Proc. R. Soc. Lond. B**, v. 275, p. 2831-2839, 2008.
- DOI, M.; TOLEDO, J. D.; GOLEZ, M. S. N.; SANTOS, M. de los; OHNO, A. Preliminary investigation of feeding performance of larvae of early red spotted grouper, *Epinephelus coioides*, reared with mixed zooplankton. **Hydrobiology**, v. 358, p. 259-263, 1997.
- DOMENICI, P.; BATTY, R. S. Escape manoueuvers of schooling *Clupea harengus*. **J. Fish Biol.**, v. 45, Issue supplement A, p. 97 -117, 1994.
- DRUCKER, E. G.; LAUDER, G. V. Locomotor forces on a swimming fish: three-dimensional vortex wake dynamics quantified using digital particle image velocimetry. **J. Exp. Biol.**, v. 202, n. 18, p. 2393-2412, 1999.
- DURAY, M. N.; ESTUDILLO, C. B.; ALPASAN, L. G. Larval rearing of the grouper *Epinephelus suillus* under laboratory conditions. **Aquaculture**, v. 150, p. 63-76, 1997.
- EATON, R. C.; BOMBARDIERI, R. A.; MEYER, D. L. The Mauthner-Initiated Startle Response in Teleost Fish. **J. Exp. Biol.** v. 66, p. 65-81, 1977.
- EATON, R. C; DIDOMENICO, R. Role of the Teleost Escape Response during Development. **Trans. Am. Fish. Soc.**, v. 115, p. 128-142, 1986.
- FAHAY, M. **The early stages of fishes in the Western North Atlantic Ocean.** p. 1170, 2007.
- FAULK, C. K.; HOLT, G. J.. Lipid nutrition and feeding of cobia *Rachycentron canadum* larvae. **Journal of the World Aquaculture Society**, v. 34, n. 3, p. 368-378, 2003.

- FAULK, C. K.; HOLT, G. J. Responses of cobia *Rachycentron canadum* larvae to abrupt or gradual changes in salinity. **Aquaculture**, v. 254, p. 275 – 283, 2006.
- FAULK, C.K.; BENNINGHOFF, A. D.; JOAN HOLT, G. Ontogeny of the gastrointestinal tract and selected digestive enzymes in cobia *Rachycentron canadum* (L.). **J. Fish. Biol.** v, 70, p. 567 – 583, 2007.
- FÉLIX, F. C.; HACKRADT, C. W. Interaction between *Rachycentron canadum* and *Epinephelus itajara*, on the Paraná Coast, Brasil. **Coral Reefs**, v. 27, p. 633, 2008.
- FETCHO, J. R.; LIU, K. S. Zebrafish as a model System for Studying Neuronal Circuits and Behavior. **Ann. N. Y. Acad. Sci.**, p. 333 – 345, 1998.
- FIGUEIREDO, J. L. MENEZES, N. A. **Manual de Peixes Marinhos do Brasil**. Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo. São Paulo. 1980. 90 p.
- FIKSEN, Ø.; JØRGENSEN, C.; KRISTIANSEN, T.; VIKEBØ, F.; HUSE, G. Linking behavioural ecology and oceanography: larval behaviour determines growth, mortality and dispersal. **Mar. Ecol. Prog. Ser.**, v. 347, p. 195–205, 2007.
- FIKSEN, Ø.; JØRGENSEN, C. Model of optimal behaviour in fish larvae predicts that food availability determines survival, but not growth. **Mar. Ecol. Prog. Ser.**, v. 432, p. 207–219, 2011.
- FISHER, R.; BELLWOOD, D. R.; JOB S. D. Development of swimming abilities in reef fish larvae. **Mar. Ecol. Prog. Ser.**, v. 202, p. 163–173, 2000.
- FISHER R.; BELLWOOD, D. R., Effects of feeding on the sustained swimming abilities of late-stage larval *Amphiprion melanopus*. **Coral Reefs**, v. 20, p. 151-154, 2001.
- FLEEGER, J. W. Chapter 2: The Potential to mass-culture Harpacticoid Copepods for use as food for Larval Fish, p. 11- 24 In: LEE, C-S; O'BRYEN; MARCUS, N. H. Copepods in **Aquaculture**. Blackwell Publishing, 2005, 269 p.
- FOX, C. J.; HARROP, R.; WIMPENNY, A. Feeding ecology of herring (*Clupea harengus*) larvae in the turbid Blackwater Estuary. **Mar. Biol.**, v. 134, p. 353- 365, 1999.
- FRANKE, A.; CLEMMESSEN, C. Effect of ocean acidification on early life stages of Atlantic herring (*Clupea harengus* L.). **Biogeosciences**, v. 8, p. 3697–3707, 2011.

- FRANKS, J. S. BROWN-PETERSON, N. J. A review of age, growth, and reproduction of cobia, *Rachycentron canadum*, from U.S. waters of the Gulf of Mexico and Atlantic Ocean. **Proc. Gulf Caribb. Fish. Inst.** v. 53, p. 553-569, 2002.
- FREDERICH, B.; ADRIAENS, D.; VANDEWALLE, P. Ontogenetic shape changes in Pomacentridae (Teleostei, Perciformes) and their relationships with feeding strategies: a geometric morphometric approach. **Biol. J. Linn. Soc.**, v. 95, p. 92–105, 2008.
- FREIRE, K. de M.; CASTELLO, J. P. Feeding habits of *Engraulis anchoita* larvae off Southern Brazil. **Bol. Inst. Pesca** (São Paulo), v. 26, n. 2, p. 189-201, 2000.
- FROESE, R.; BARTHEL, K.-G.; WELSCH, W.; ROLKE, M.; SCHUBERT, C.; HERMANN, B.; MEES, S.; SCHNACK, D.; LENZ, J. Development of an underwater video system for recording of ichthyoplankton and zooplankton. **ICES**, 1990, 5 p.
- FRY, G.C; GRIFFITHS, S. P. Population dynamics and stock status of cobia, *Rachycentron canadum*, caught in Australian recreational and commercial coastal fisheries. **Fish. Manage. Ecol.**, v. 17, p. 231-239, 2010.
- FUIMAN, L. A. Special considerations of fish eggs and larvae. In: Fuiman, L. A.; Werner, R. G. (eds). **Fishery Science: The unique contributions of early life stages**. Blackwell Science. p. 1- 32, 2002.
- FUIMAN, L. A.; BATTY, R. S. What a drag it is getting cold: Partitioning the physical and physiological effects of temperature on fish swimming. **J. Exp. Biol**, v. 200, p. 1745 – 1755, 1997.
- GAGLIANO, M.; McCORMICK, M. Feeding history influences otolith shape in tropical fish. **Mar. Ecol. Prog. Ser.** v. 278, p. 291–296, 2004.
- GAZZOLA, M.; VAN REES, W. M.; KOUMOUTSAKOS, P. C-start: optimal start of larval fish. **J. Fluid.Mech.**, v. 698, p. 5-18, 2012.
- GEMMEL, B. J.; BUSKEY, E. J. The transition from nauplii to copepodites: susceptibility of developing copepods to fish predators. **J. Plankton Res.**, v. 33, n. 11, p. 1773-1777, 2011.

- GEMMELL, B. J., JIANG, H., STRICKLER, J. R.; BUSKEY, E. J. Plankton reach new heights in effort to avoid predators. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, p. 1 -7. 2012.
- GHIGLIENO, F.; BALDASSO, L. F. GOÇALO, C. G.; AQUINO, N.; LOPES, R. M. **Ergonomic digital holography for oceanographic applications**. 3rd EOS Topical Meeting on Blue Photonics – Optics in the sea (Blue Photonics 3). Royal Netherlands Institute for Sea Research, Texel, March 2013.
- GISBERT, E.; PIEDRAHITA, R. H.; CONKLIN, D. F. Ontogenetic development of the digestive system in California halibut (*Paralichthys californicus*) with notes on feeding practices. **Aquaculture**, v. 232, p. 455-470, 2004.
- GLAMUZINA, B.; SKARAMUCA, B.; GLAVIĆ, N. KOŽUL, V. Preliminary studies on reproduction and early life stages in rearing trials with dusky grouper, *Epinephelus marginatus* (Lowe, 1834). **Aquac. Res.**, v. 29, p. 769-771, 1998a.
- GLAMUZINA, B.; SKARAMUCA, B.; GLAVIĆ, N. KOŽUL, V.; DULČIĆ, J., KRALJEVIĆ, M. Egg and early larval development of laboratory reared dusky grouper, *Epinephelus marginatus* (Lowe, 1834) (Pisces, Serranidae). **Sci. Mar.**, v. 62, n. 4, p. 373-378, 1998b.
- GOÇALO, C.G.; AQUINO, N. A. de; KERBER, C. E.; NAGATA, R. M.; LOPES, R. M. Swimming behavior of cobia larvae (*Rachycentron canadum*) facing prey and predator. **38th Annual Larval Fish Conference**, Québec, Canadá. 2014
- GONZÁLES-QUIROZ, R.; ANÁDON, R. Diet breadth variability in larval blue whiting as a response to plankton size structure. **J. Fish Biol.**, v. 59, p. 1111–1125, 2001.
- GOVONI, J. J.; HOSS, D. E.; CHESTER, A. J. Comparative feeding of three species of larval fishes in the Northern Gulf of Mexico: *Brevoortia patronus*, *Leiostomus xanthurus*, and *Micropogonias undulates*. **Mar. Ecol. Prog. Ser.**, v. 13, p 189-199, 1983.
- GOVONI, J. J.; BOEHLERT, G. W.; WATANABE, Y. The physiology of digestion in fish larvae. **Environ. Biol. Fish.**, v. 16, n. 1 - 3, p. 59-77, 1986.

- GRABNER, M.; WIESER, W.; LACKNER, R. The suitability of frozen and freeze-dried zooplankton as food for fish larvae: a biochemical test program. **Aquaculture**, v. 26, p. 85-94, 1981.
- GUILLARD, R. R. L. Culture of phytoplankton for feeding marine invertebrates. In: Smith, W. L.; Chanley, M. H. (eds.). Culture of marine invertebrates animals. Plenum Publishing, New York, p. 29-60, 1975. Cited in: Lourenço S. O. **Cultivo de microalgas marinhas; Princípios e aplicações**. São Carlos, Rima Editora, 2006. 201 p.
- HAMMER, C. Accumulation of fluorescent age pigments in embryos and larvae of pike, *Esox lucius* (Esocidae, Teleostei) at different incubation temperatures. **Environmental biology of fishes**, v. 22, n. 2, p. 91-99, 1988.
- HANNAH, R. W.; BLUME, M. T. O. Tests of an experimental unbaited video lander as a marine fish survey tool for high-relief deepwater rocky reefs. **J. Exp. Mar. Biol. Ecol.**, v. 430-431, p. 1 – 9, 2012.
- HAPPEL, J.; BRENNER, H. (eds). **Low Reynolds number hydrodynamics with special applications to particulate media**. Englewood Cliffs, N.J. Prentice-Hall, 1965, 553 p.
- HARRIS, J. E. The role of the fins in the equilibrium of the swimming fish II. The role of the pelvic fins. **J. Exp. Biol.**, v. 15, n. 1, p. 32-47, 1938.
- HASSLER, W. W.; RAINVILLE, R. P. **Techniques for hatching and rearing cobia, *Rachycentron canadum*, through larval and juvenile stages**. North Carolina State University, 1975. In: SCHAFFER, R. V.; NAKAMURA, E. L. Synopsis of biological data on the cobia *Rachycentron canadum* (Pisces: Rachycentridae). NOAA Technical Report NMFS (USA), 1989.
- HECHT, E. **Optics**. 4th Edition. Addison-Wesley, New York. 2002. 698 p.
- HEEMSTRA, P.C.; RANDALL, J.E. **FAO Species Catalogue**. Vol. 16 Groupers of the world (family Serranidae, subfamily Epinephelinae). An annotated and illustrated catalogue of the grouper, rock cod, hind, coral grouper and lyretail species known to date. Rome: FAO. FAO Fish. Synop. v.125, n. 16. 1993. 382 p.

- HILLGRUBER, N.; HALDORSON, L. J.; PAUL, A. J. Feeding selectivity of larval walleye Pollock *Theragra chalcogramma* in the oceanic domain of the Bering Sea. **Mar. Ecol. Prog. Ser.**, v. 120, p. 1-10, 1995.
- HITZFELDER, G. M.; JOAN HOLT, G.; FOX, J. M.; McKEE, D. A. The Effect of Rearing Density on Growth and Survival of Cobia, *Rachycentron canadum*, Larvae in a Closed Recirculating Aquaculture System. **J. World Aquac. Soc.**, v. 37, n. 2, p. 204-209, 2006.
- HJORT, J. Fluctuations in the great fisheries of northern Europe viewed in the light of biological research. Rapports et Procès-verbaux des reunions, conseil International pour l'Explorations de la Mer., v. 20, p. 1-228. 1914. Cited in: Cowan, J. H.; Shaw, R. F. Recruitment. In: Fuiman, L.A.; Werner, R. G. (eds). **Fishery Science: The unique contributions of early life stages**. Blackwell Science, p. 88-111, 2002.
- HOLT, G J.; FAULK, C. K.; SCHWARZ, M. H. A review of the larviculture of cobia *Rachycentron canadum*, a warm water marine fish. **Aquaculture**. v. 268, p. 181-187, 2007.
- HOPCROFT, R. R.; ROFF, J. C. Zooplankton growth rates: diel egg production in the copepods *Oithona*, *Euterpina* and *Corycaeus* from tropical waters. **J. Plankton Res.**, v. 18, n. 5, p. 789-803, 1996.
- HORODYSKY, A. Z., BRILL, R. W., WARRANT, E. J., MUSICK, J. A.; LATOUR, R. J. Comparative visual function in four piscivorous fishes inhabiting Chesapeake Bay. **J. Exp. Biol.**, v. 213, n. 10, p. 1751-1761. 2010.
- HOUDE, E. D. Emerging from Hjort's shadow. **J. Northwest Atl. Fish. Sci.**, v. 41, p. 53-70, 2008.
- HURLBERT, S. H. Pseudoreplication and the design of ecological field experiments. **Ecological monographs**, v. 54, n. 2, p. 187-211, 1984.
- HUNT VON HERBING, I.; KEATING, K. Temperature-induced changes in viscosity and its effects on swimming speed in larval haddock, p. 23 – 34. In: BROWMAN, H.; SKIFTESVIK, A. B. **The Big fish Bang. Proceedings of the 26th Annual Larval Fish Conference**, Bergen, 2003.
- HUNTER J. R. Swimming and feeding behavior of larval anchovy, *Engraulis mordax*. **U. S. Fish Bull.** v. 70, p. 821-838, 1972.

- HUNTER, J. R. Feeding Ecology and Predation of Marine Fish Larvae. In Lasker, R. (ed). **Marine Fish Larvae: Morphology, Ecology and Relation to Fisheries**. Washington Sea Grant Program. p. 34-77, 1984.
- ISLAM, MD. S.; HIBINO, M.; NAKAYAMA, K.; TANAKA, M. Condition of larval and early juvenile Japanese temperate bass *Lateolabrax japonicus* related to spatial distribution and feeding in the Chikugo estuarine nursery ground in the Ariake Bay, **Japan. J. Sea Res.**, v. 55, p. 141– 155, 2006.
- ISLAM, Md. S.; UENO, M.; YAMASHITA, Y. Otolith microstructure of Japanese sea bass larvae and juveniles: interpretation and utility for ageing. **J. Appl. Ichthyol.**, v. 25, p. 423–427, 2009.
- ITTC. **International Towing Tank Conference: Fresh Water and Seawater Properties**. p. 1 – 45. <itcc.sname.org>. 2011.
- IUCN, **International Union for Conservation of Nature Red List of Threatened Species**. <www.iucnredlist.org>. 2008
- JACKSON J. M. **Larval clownfish *Amphiprion ocellaris* predatory success and selectivity when preying on the Calanoid Copepod *Parvocalanus crassirostris***. Thesis of Master. University of Hawai'i. 2011, 55 p.
- JAROSZEWSKA, M.; DABROWSKI, K. Utilization of yolk: transition from endogenous to exogenous nutrition in fish. In: HOLT, G. J. (ed). **Larval Fish Nutrition**, Wiley-Blackwell. p. 183 - 218, 2011.
- JONES, C. M. Age and Growth. In: Fuiman, L. A.; Werner, R. G. (eds). **Fishery Science: The unique contributions of early life stages**. Blackwell Science. p. 33 – 63. 2002.
- KATZ, J.; SHENG, J. Applications of holography in fluid mechanics and particle dynamics. **Annu. Rev. Fluid Mech.**, v. 42, p. 531-555, 2010.
- KERBER, C. E.; SILVA, H. K. A.; SANTOS, P.; SANCHES, E. Reproduction and Larviculture of Dusky Grouper *Epinephelus marginatus* (Lowe 1834) in Brazil. **J. Agriculture Sci. Technol. B**, v. 2, p. 229-234. 2012.
- KINGSFORD, M. J. Biotic and Abiotic Structure in the Pelagic Environment - Importance to Small Fishes. **Bull. Mar. Sci.**, v. 53, n. 2, p. 393-415, 1993.

- KORN, H.; FABER, D. S. The Mauthner Cell Half a Century Later: Review a Neurobiology model for Decision—Making. **Neuron.**, v. 47, p. 13-28, 2005.
- KURONUMA, K.; FUKUSHO, K. **Rearing of marine fish larvae in Japan**. Ottawa IDRC, 1984, 109 p.
- KURTZ, F. W.; MATSUURA, Y. Food and feeding ecology of Brazilian sardine (*Sardinella brasiliensis*) larvae from the southeastern Brazilian Bight. **Rev. Bras. Oceanogr.**, v. 49, n. 1/2, p. 61-74, 2001.
- LA MESA, G.; LOUISY, P.; VACCHI, M. Assessment of microhabitat preferences in juvenile dusky grouper (*Epinephelus marginatus*) by visual sampling. **Mar. Biol.**, v. 140, n. 1, p. 175-185, 2002.
- LAGARDERE, F.; AMARA, R.; JOASSARD, L. Vertical distribution and feeding activity of metamorphosing sole, *Solea solea*, before immigration to the Bay of Vilaine nursery (northern Bay of Biscay, France). **Environ. Biol. Fish.**, v. 56, p. 213–228, 1999.
- LARSEN, P. S.; MADSEN, C. V.; RIISGÅRD, H. U. Effect of temperature and viscosity on swimming velocity of the copepod *Acartia tonsa*, brine shrimp *Artemia salina* and rotifer *Brachionus plicatilis*. **Aquat. Biol.**, v. 4, n. 1, p. 47-54, 2008.
- LASKER, R. Field criteria for survival of anchovy larvae: the relations between inshore chlorophyll, maximum layers and successful first-feeding. **Fish. Bull.**, v. 73, n. 3, p. 453-462, 1975.
- LASKER, R. Use of Fish Eggs and Larvae in Probing Some Major Problems in Fisheries and **Aquaculture**. Am. Fish. Soc. Symp., v. 2, p. 1 - 16, 1987.
- LEHTINIEMI, M. Swim or hide: predator cues cause species specific reactions in young fish larvae. **J. Fish Biol.**, v. 66, n. 5, p. 1285-1299, 2005.
- LEIS, J. M. Are larvae of demersal fishes plankton or nekton?. **Advances in marine biology**, v. 51, p. 57-141, 2006.
- LEIS, J. M; CARSON-EWART, B. M. In situ swimming speeds of the late pelagic larvae of some Indo-Pacific coral-reef fishes. **Mar. Ecol. Prog. Ser.**, v. 159, p. 165-174, 1997.

- LEIS, J. M.; CARSON-EWART, B. M. Complex behavior by coral fish larvae in open-water and near-reef pelagic environments. **Environ. Biol. Fish.**, v. 53, p. 259-266, 1998.
- LEIS, J. M.; YERMAN, M. N. Behavior of larval butterflyfishes (Teleostei: Chaetodontidae) at settlement on coral reefs. **Copeia**, v. 2012, n. 2, p. 211-221, 2012.
- LITVAK, M. K.; HANSELL, R. I. C. An inexpensive videoprojection/digitization system for behavioral research. **Behav. Res. Methods, Instruments, & Computers**, v. 27, n. 3, p. 326 – 330, 1995.
- LOPES, R. M.; KATSURAGAWA, M.; DIAS, J. F.; MONTÚ, M. A.; MUELBERT, J. H.; GORRI, C.; BRANDINI, F. P. Zooplankton and ichthyoplankton distribution on the southern Brazilian shelf: an overview. **Sci. Mar.**, v. 70, n. 2, p. 189-202. 2006.
- LOURENÇO S. O. **Cultivo de microalgas marinhas; Princípios e aplicações**. São Carlos, Rima Editora, 2006. 201 p.
- LOWRY, M.; FOLPP, H.; GREGSON, M.; McKENZIE. A comparison of methods for estimating fish assemblages associated with estuarine artificial reefs. **Braz. J. Oceanogr.**, v. 59 (special issue CARAH), p. 119-131, 2011.
- LUBZENS, E.; ZMORA, O. Chapter 2: Production and Nutritional Value of Rotifers, p. 17-52. In: STOTTRUP, J. G.; McEVOY, L. A. (eds). **Live Feeds in Marine Aquaculture**, Blackwell Publishing Company, 2003, 318 p.
- MACKENZIE, B. R.; KIORBOE, T. Encounter rates and swimming behavior of pause-travel and cruise larval fish predators in calm and turbulent laboratory environments. **Limnol. Oceanogr.**, v. 40, n. 7, p. 1278-1289, 1995.
- MAHJOUR, M-S.; SOUSSI, S.; MICHALEC, F-G.; SCHMITT, F. G.; HWANG, J-S. Swimming kinematics of *Eurytemora affinis* (Copepoda, Calanoida) reproductive stages and differential vulnerability to predation of larval *Dicentrarchus labrax* (Teleostei, Perciformes). **J. Plankton Res.**, v. 33, n. 7, p. 1095-1103, 2011a.
- MAHJOUR, M-S.; SOUSSI, S.; SCHMITT, F. G. NAN, F-H.; HWANG, J.S. Anisotropy and shift of sear behavior in Malabar grouper (*Epinephelus*

- malabaricus*) larvae in response to prey availability. **Hydrobiologia**, v. 666, p. 215 – 222, 2011b.
- MAI, K.; YU, H.; MA, H.; DUAN, Q.; GISBERT, E.; ZAMBONINO INFANTE, J. L.; CAHU, C. L. A histological study on the development of the digestive system of *Pseudosciaena crocea* larvae and juveniles. **J. Fish Biol.**, v. 67, p. 1094 – 1106. 2005.
- MALKIEL, E.; SHENG, J.; KATZ, J.; STICKLER, J. R. The three-dimensional flow field generated by a feeding calanoid copepod measured using a digital holography. **J. Exp. Biol.**, 206, p. 3647-3666. 2003
- MARCUS, N. H. Chapter 1: Calanoid Copepods, Resting Eggs, and **Aquaculture** In: LEE, C-S; O'BRYEN; MARCUS, N. H. Copepods in **Aquaculture**. Blackwell Publishing, 269 p. 2005.
- MARGULIES, D. Development of visual system and inferred performance capabilities of larval and early juvenile scombrids. **Mar. Freshw. Behav. Physiol.**, v. 30, n. 2, p. 75-98, 1997.
- MASUDA, R. Ontogeny of anti-predator behavior in hatchery-reared jack mackerel *Trachurus japonicus* larvae and juveniles: patchiness formation, swimming capability, and interaction with jellyfish. **Fish. Sci.**, v. 72, p. 1225-1235, 2006.
- MASUDA, R.; SHOJI, J.; AOYAMA, M.; TANAKA, M. Chub mackerel larvae fed fish larvae can swim faster than those fed rotifers and *Artemia* nauplii. **Fisheries Science**, v. 68, n. 2, p. 320-324. 2002.
- MAY, R.C. Feeding Larval Marine Fishes in the Laboratory: a Review. Calif. Mar. Res. Comm., **CalCOFI rept.**, v. 14, p. 76-83, 1970.
- McELLIGOTT, M. B.; O' MALLEY, D. M. Prey tracking by larval Zebrafish: axial kinematics and visual control. **Brain Behav Evol**, v. 66, p. 177-196, 2005.
- MENEZES, N. A. Checklist dos peixes marinhos do Estado de São Paulo, Brasil. **Biota Neotrop.** vol.11, supl.1 Campinas Jan./Dec. 2011.
- MENEZES, N. A.; BUCKUP, P. A.; FIGUEIREDO, J. L.; MOURA, R. L. De. **Catálogo das espécies de peixes marinhos do Brasil**. São Paulo: Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo, 2003. 159 p.

- MILLER, T. J.; CROWDER, L. B.; RICE, J. A.; MARSCHALL, E. A. Larval size and recruitment mechanisms in fishes: toward a conceptual framework. **Can. J. Fish. Aquati Sci.**, v. 45, n. 9, p. 1657-1670, 1988.
- MUKAI, Y.; LIM, L. S.; SAAD, S. Retinomotor response in larvae of brown-marbled grouper, *Epinephelus fuscoguttatus*. **J. Fish. and Aquati. Sci.**, v. 7, n. 3, p. 233-239, 2012.
- MULLER, U. K.; STAMHUIS, E. J.; VIDELER, J. J. Hydrodynamics of unsteady fish swimming and the effects of body size: comparing the flow fields of fish larvae and adults. **J. Exp. Biol.**, v. 203, n. 2, p. 193-206, 2000.
- MUNK, P. Foraging behavior and prey size spectra of larval herring *Clupea harengus*. **Mar. Ecol. Prog. Ser.**, v. 80, p. 149 -158. 1992.
- MUNK, P. Foraging behavior of larval cod (*Gadus morhua*) influenced by prey density and hunger. **Mar. Biol.**, v. 122, n. 2, p. 205 – 212, 1995.
- MUNK, P.; KIØRBOE, T. Feeding behaviour and swimming activity of larval herring (*Clupea harengus*) in relation to density of copepod nauplii. **Mar. Ecol. Prog. Ser.** v. 24, p. 15 – 21, 1985.
- NAKAYAMA, S.; MASUDA, R.; SHOJI, J.; TAKEUCHI, T.; TANAKA, M. Effect of prey items on the development of schooling behavior in chub mackerel *Scomber japonicus* in the laboratory. **Fish. Sci.**, v. 69, p. 670 – 676, 2003.
- NAKAYAMA, S.; FUIMAN, L. A. Body size and vigilance mediate asymmetric interference competition for food in fish larvae. **Behav. Ecol.**, v: 21, p. 708 – 713, 2010.
- NELSON, J.S **Fishes of the world**. John Wiley & Sons, Inc. p. 361. 2006.
- NIU, J.; LIU, Y.; TIAN, L. X.; MAI, K. S; YANG, H. J.; YE, C. X.; ZHU, Y. Effects of dietary phospholipid level in cobia (*Rachycentron canadum*) larvae: growth, survival, plasma lipids and enzymes of lipid metabolism. **Fish. Physiol. Biochem.**, v. 34, p. 9 – 17, 2008.
- NOAKES, D. L. G.; GODIN, J-G. J. Ontogeny of behavior and concurrent developmental changes in sensory systems in teleost fishes. In: HOAR; RANDALL. **Fish Physiology: Viviparity and Posthatching Juveniles**, p. 345-395, 1988.

- NOLDUS, L. P. J. J.; SPINK, A. J.; TEGELENBOSCH, R. A. J. EthoVision: A versatile video tracking system for automation of behavioral experiments. **Behav. Res. Methods, Instruments, & Computers**, v. 33, n. 3, p. 398 – 414, 2001.
- NOWICKI, J. P.; MILLER, G. M.; MUNDAY, P. L. Interactive effects of elevated temperature and CO₂ on foraging behavior of juvenile coral reef fish. **J. Exp. Mar. Biol. Ecol.**, v. 412, p. 46-51, 2012.
- NUNN, A. D.; TEWSON, L. H.; COWX, I. G. The foraging ecology of larval and juvenile fishes. **Rev. Fish Biol. Fish.**, v. 22, n. 2, p. 377-408, 2011.
- O'BRYEN, P. J.; LEE, C-S. Culture of Copepods and Applications to Marine Finfish Larval Rearing, Workshop Discussion, Summary, p. 245 – 253. In: LEE, C-S; O'BRYEN; MARCUS, N. H. Copepods in **Aquaculture**. Blackwell Publishing, 2005. 269 p.
- OPSTAD, I. Growth and survival of haddock (*Melanogrammus aeglefinus*) larvae at different salinities. p. 63-69. In: BROWMAN, H. I.; SKIFTESVIK, A. B. **The Big Fish Bang: Proceedings of the 26th Annual Larval Fish Conference**, Bergen, 2003.
- OSHIMA, M.; KATO, Y.; MASUDA, R.; KIMURA, S.; YAMASHITA, Y. Effect of turbulence on feeding intensity and survival of Japanese flounder *Paralichthys olivaceus* pelagic larvae. **J. Fish. Biol.**, v. 75, p. 1639-1647, 2009.
- ØSTERGAARD, P.; MUNK, P.; JANEKARN, V. Contrasting feeding patterns among species of fish larvae from the tropical Andaman Sea. **Mar. Biol.**, v. 146, p. 595 – 606, 2005.
- PAFFENHÖFER, G. A.; STRICKLER, J. R.; LEWIS, K. D.; RICHMAN, S. Motion behavior of nauplii and early copepodid stages of marine planktonic copepods. **J Plankton Res.**, v. 18, n. 9, p. 1699-1715. 1996.
- PANKHURST, P. M.; MONTGOMERY, J. C.; PANKHURST, N. W. Growth, development and behaviour of artificially reared larval *Pagrus auratus* (Bloch & Schneider, 1801) (Sparidae). **Mar. Freshw. Res.**, v. 42, n. 4, p. 391-398, 1991.
- PEREIRA, P.; OLIVEIRA, R. F. A simple method using a single video camera to determine the three-dimensional position of a fish. **Behav. Res. Methods, Instruments, & Computers**, v. 26, n. 4, p. 443-446, 1994.

- PETEREIT, C.; HASLOB, H.; KRAUS, G.; CLEMMESSEN, C. The influence of temperature on the development of Baltic Sea sprat (*Sprattus sprattus*) eggs and yolk sac larvae. **Mar. Biol.**, v. 154, p. 295-306, 2008.
- PIERRE, S.; GAILLARD, S.; PRÉ-VOT-DÁLVISE, N.; AUBERT, J.; ROSTAINING-CAPAILLON, O.; LEUNG-TACK, D.; GRILLASCA, J-P. Grouper **aquaculture**: Asian success and Mediterranean trials. **Aquatic Conserv: Mar. Freshw. Ecosyst.**, v. 18, p. 297–308, 2008.
- PITCHER, T. J.; PARTRIDGE, B. L.; WARDLE, C. S. A blind fish can school. **Science**, v. 194, p. 963-965, 1976.
- PITCHER, T. J.; LAWRENCE, J. E. T. METHODS & DESIGNS A simple stereo television system with application to the measurement of three-dimensional coordinates of fish in schools. **Behav. Res. Methods, Instruments, & Computers**, v. 16, n. 6, p. 495 – 501, 1984
- POUGH, E. H.; HEISER, J. B.; McFARLAND, W. N. **A Vida dos Vertebrados**. Segunda Edição. São Paulo: Atheneu Editora, 1999, 798 p.
- PUVANENDRAN, V.; SALIES, K.; LAUREL, B.; BROWN, J. A. Size-dependent foraging of larval Atlantic cod (*Gadus morhua*). **Can. J. Zool.**, v. 82, p. 1380–1389, 2004.
- ROBERTS, C. M. Connectivity and management of Caribbean coral reefs. **Science**, v. 278, n. 5342, p. 1454-1457, 1997.
- ROCHA, R. J.; RIBEIRO, L.; COSTA, R.; DINIS, M. T. Does the presence of microalgae influence fish larvae prey capture? **Aquac. Res.**, v. 39, p. 362-369, 2008.
- RODRIGUES FILHO, J. DE A.; SANCHES, E. G.; GARCIA, C. E. DE O.; PANNUTI, C V.; SEBASTIANI, E. F.; MOREIRA, R. G. Threatened fishes of the world: *Epinephelus marginatus* (Lowe, 1834) (Serranidae: Epinephelinae). **Environ. Biol. Fishes**, v. 85, n. 4, p. 301-302. 2009.
- RODRÍGUEZ, A.; GISBERT, E.; RODRÍGUEZ, G. CASTELLO-ORVAY, F. Histopathological observations in European glass eels (*Anguilla anguilla*) reared under different diets and salinities. **Aquaculture**, v. 244, p. 203-214, 2005.

- ROLLIN, B. E.; KESSEL, M. L. Guidelines for the treatment of animals in behavioural research and teaching. **Anim. Behav.**, v. 55 p. 251-257, 1998.
- ROO, F.J.; SOCORRO, J.; IZQUIERDO, M. S.; CABALLERO, M. J.; HERNÁNDEZ-CRUZ, C. M.; FERNÁNDEZ, A.; FERNÁNDEZ-PALACIOS, H. Development of red porgy *Pagrus pagrus* visual system in relation with changes in the digestive tract and larval feeding habits. **Aquaculture**, v. 179, p. 499 – 512, 1999.
- ROSENTHAL, H.; HEMPEL, G. Experimental studies in feeding and food requirements of herring larvae (*Clupea harengus* L.). In: Marine Food chains (ed) J.H.S. Steele, p. 344-364. Univ. Calif. Press, Berkeley. 1970 In: Hunter, J. R. Feeding Ecology and Predation of Marine Fish Larvae. In Lasker, R. (ed). **Marine Fish Larvae: Morphology, Ecology and Relation to Fisheries**. Washington Sea Grant Program. p. 34-77, 1984.
- ROTHSCHILD, B. J.; OSBORN, T.R. Small-scale turbulence and plankton contact rates. **J. Plankton Res.** v. 10, p. 465-474, 1988.
- RUANGPANIT, N.; BOONLIPTANON, P. KONGKUMNERD, J. Progress in the propagation and larval rearing of the grouper, *Epinephelus malabaricus*. **Grouper Culture: The Proceeding of Grouper Culture**, Thailand, p. 32 -44, 1993.
- RUSSO, T. **New insight into larval fish ecomorphology**. Doctoral dissertation. Università degli Studi di Roma “Tor Vergata”. Roma, Itália. 2006. 129 p.
- RUSSO, T.; BOGLIONE, C. de MARZI, P.; CATAUDELLA, S. Feeding preferences of the dusky grouper (*Epinephelus marginatus*, Lowe 1834) larvae reared in semi-intensive conditions: A contribution addressing the domestication of this species. **Aquaculture**, v. 289, p. 289 –296, 2009a.
- RUSSO, T.; PULCINI, D.; BRUNER, E.; CATAUDELLA, S. Shape and Size variation: growth and development of the dusky grouper (*Epinephelus marginatus*, Lowe, 1834). **J. Morphol.**, v. 270, p. 83-96, 2009b.
- RUTZ, C.; HAYS, G. C. New frontiers in Biologging Science. **Biol. Lett.**, v. 5, p. 289 – 292, 2009.

- RUZICKA, J. J.; GALLAGER, S. M. The importance of the cost of swimming to the foraging behavior and ecology of larval cod (*Gadus morhua*) on Georges Bank. **Deep-Sea Res. Part II**, v. 53, p. 2708 – 2734, 2006.
- SANCHES, E. G.; SECKENDORFF, R. W. V.; HENRIQUES, M. B. FAGUNDES, L. SEBASTIANI, E. F. Variabilidade Econômica do Cultivo do Bijupirá (*Rachycentron canadum*) em Sistemas *Offshore*. *Informações Econômicas*, v. 38, n. 12, p. 42 – 51, 2008.
- SÁNCHEZ-VELASCO, L. Diet composition and feeding habits of fish larvae of two co-occurring species (Pisces: Callionymidae and Bothidae) in the North-western Mediterranean. **ICES J. Mar. Sci.**, v. 55, p. 299–308, 1998.
- SCHAFFER, R. V.; NAKAMURA, E. L. Synopsis of biological data on the cobia *Rachycentron canadum* (Pisces: Rachycentridae). **NOAA Technical Report NMFS (USA)**, 1989.
- SCHWARZ, M. H.; CRAIG, S. R.; DELBOS, B. C.; McLEAN, E. Efficacy of concentrated algal paste during greenwater phase of cobia larviculture. **J Appl Aquac.**, v. 20, n. 4, p. 285-294, 2008.
- SFAKIOTAKIS, M.; LANE, D. M.; D., BRUCE C J. Review of fish swimming modes for aquatic locomotion. , **IEEE J. Ocean. Eng.**, v. 24, n. 2, p. 237-252, 1999.
- SCHIMIDT, J. O.; HINRICHSSEN, H - H. Impact of prey field variability on early cod larval survival: a sensitivity study of a Baltic cod Individual-based Model. **Oceanologia**, v. 50, n. 2, p. 205–220, 2008.
- SIMPSON, S. D.; MEEKAN, M. G.; LARSEN, N. J.; McCAULEY, R. D.; JEFFS, A. Behavioral plasticity in larval reef fish: orientation is influenced by recent acoustic experiences. **Behav. Ecol.**, v 21, n. 5, p. 1098-1105, 2010.
- SKIFTESVIK, A. B. Changes in behaviour at onset of exogenous feeding in marine fish larvae. **Can. J. Fish. Aquat. Sci.**, v 49, p. 1570-1572, 1992.
- SKIFTESVIK, A. B.; BROWMAN, H. I.; ST-PIERRE, J.F. Life in green water: the effect of microalgae on the behaviour of Atlantic cod (*Gadus morhua*). In: BROWMAN, H.; SKIFTESVIK, A. B. **The Big fish Bang. Proceedings of the 26th Annual Larval Fish Conference**, Bergen, p. 97 – 103, 2003.

- STRICKLER, J. R. Observing free-swimming copepods mating. **Phil. Trans. R. Soc. Lond. B.** v. 353, p. 671 – 680, 1998.
- STRICKLER, J. R.; HWANG, J.-S. Matched Spatial Filters in Long Working Distance Microscopy of Phase Objects. In: Cheng, P. C., Hwang, P. P., Wu, J. L., Wang, G.; Kim H. (eds.) **Focus on Multidimensional Microscopy. World Scientific Publishing Pte. Ltd.**, River Edge, NJ. p. 217-239, 1999.
- STRICKLER, J. R.; HWANG, J.-S.; MALKIEL, E.; KATZ, J.; ARNODIN, A. Observing Zooplankters in situ using Optical Signal Processors. 2004
- STRICKLER, J. R.; UDVADIA, A. J.; MARINO, J.; RADABAUGH, N; ZIAREK, J.; NIHONGI, A. Visibility as a factor in the copepod-planktivorous fish relationship. **Sci. Mar**, v. 69 (Suppl. 1), p. 111-124, 2005.
- SUN, L.; CHEN, H. Effects of ration and temperature on growth, fecal production, nitrogenous excretion and energy budget of juvenile cobia (*Rachycentron canadum*). **Aquaculture**, v. 292, p. 197-206, 2009.
- TANG, B. G.; CHEN, G.; WU, Z.H. Application of a microdiet in cobia *Rachycentron canadum* (Linnaeus, 1766) larvae rearing. **Aquac. Res.** v. 41, p. 315-320, 2010.
- THEILACKER, G. H.; BAILEY, K. M.; CANINO, M. F.; PORTER, S. M. Variations in larval walleye pollock feeding and condition: a synthesis. **Fish. Oceanogr.**, v. 5 (Suppl. I), p. 112-123, 1996.
- TITELMAN, J. Swimming and escape behavior of copepod nauplii: implications for predator-prey interactions among copepods. **Mar. Ecol. Prog. Ser.**, v. 213, p. 203-213, 2001.
- TOEPLER, A. Über die Methode der Schlierenbeobachtung als mikroskopisches Hilfsmittel, nebst Bemerkungen zur Theorie der schiefen Beleuchtung. Poggendorf's Ann. Phys. Chem. V. 127, 556-580. 1866. In: STRICKLER, J. R. Observing free-swimming copepods mating. **Phil. Trans. R. Soc. Lond. B.** v. 353, p. 671 – 680, 1998.
- TOLEDO, J. D.; GOLEZ, M. S.; OHNO, A. Studies on the use of copepods in the semi-intensive seed production of grouper *Epinephelus coioides*. Chapter 13 In: LEE, C-S; O'BRYEN; MARCUS, N. H. Copepods in **Aquaculture**. Blackwell Publishing, p. 169 – 182, 2005.

- TREECE, G. D.; DAVIS, D. A. **Culture of Small Zooplankters for the Feeding of Larval Fish**. SRAC Publication, n° 701, 2000. 8 p.
- TU, X.; TERZOPOULOS, D. Artificial fishes: Physics, locomotion, perception, behavior. In: **Proceedings of the 21st annual conference on Computer graphics and interactive techniques**. ACM, 1994. p. 43-50. 1994.
- TURESSON, H.; DOMENICI, P. Escape latency is size independent in grey mullet. **J. Fish Biol.**, v. 71, p. 253-259, 2007.
- TURNER, J. P.; ROOKER, J. R. Effect of dietary fatty acids on the body tissues of larval and juvenile cobia and their prey. **J. Exp. Mar. Biol. Ecol.** v. 322, p. 13-27, 2005.
- VAN DEN BOOGAART, J. G.M; MULLER, M.; OSSE, J.W.M. Structure and function of the median finfold in larval teleosts. **J. Exp. Biol.**, v. 215, n. 14, p. 2359-2368, 2012.
- VANDERLUGT, K. R. **Populations Dynamics of the Calanoid Copepod *Bestiolina similis* in small scale cultures**. Thesis of Master of Science, University of Hawaii Manoa, 2007, 80 p.
- VERHAGEN, J. H.G. Hydrodynamics of burst swimming fish larvae; a conceptual model approach. **J. Theor. Biol.**, v. 229, p. 235-248, 2004.
- VIDELER, J. J.; WEIHS, D. Energetic advantages of burst-and-coast swimming of fish at high speeds. **J. Exp. Biol.**, v. 97, n. 1, p. 169-178, 1982.
- VIDELER, J. J. Fish Swimming. Fish and Fisheries Series 10. Ed.: Chapman & Hall. 1993. 260 p.
- VINAS, M. D.; RAMIREZ, F. C. Gut analysis of first-feeding anchovy larvae from the Patagonian spawning areas in relation to food availability. **Arch. Fish. Mar. Res.**, v. 43, n. 3, p. 231-256, 1996.
- VISSER, A. W.; MacKENZIE, B. R. Turbulence-induced contact rates of plankton: the question of scale. **Mar. Ecol. Prog. Ser.**, v. 166, p. 307 - 310, 1998.
- WATANABE, O. W.; ELLIS, S.C.; ELLIS, E. P.; LOPEZ, V. G. Evaluation of First-Feeding Regimens for Larval Nassau Grouper *Epinephelus striiztus* and

- Preliminary Pilot-Scale Culture through Metamorphosis. **J. World Aquac. Soc.**, v. 27, n. 3 p. 323 – 331, 1996.
- WATSON, W. Serranidae: Sea basses. In: MOSER, H. G. The early stages of fishes in the California Current region. **CALCOFI Atlas**, v. 33 p. 876-877, 1996
- WEBB, P. W. Hydrodynamics: noscombrid fish. In: Hoar, W. S.; Randall, D. J (eds.). **Fish Physiol.**, Academic Press, New York, v. 7, p. 189-237. 1978
- WEEB, P. W.; WEIHS, D. Functional Locomotor Morphology of Early Life History Stages of Fishes. **Trans. Am. Fish. Soc.**, v. 115, p. 115 – 127, 1986.
- WEIHS, D. Energetic advantages of burst swimming of fish. **J. Theo. Biol.**, v. 48, n. 1, p. 215-229, 1974. In: VIDELER, J. J. Fish Swimming. Fish and Fisheries Series 10. Ed.: Chapman & Hall. 1993. 260 p.
- WEIHS, D. Energetic significance of changes in swimming modes during growth of larval anchovy, *Engraulis mordax*. **U. S. Fish. Bull.**, v. 77, p. 597 – 604, 1980.
- WILLIAMS, P. J.; BROWN, J. A.; GOTCEITAS, V.; PEPIN, P. Developmental changes in escape response performance of five species of marine larval fish. **Can. J. Fish. Aquati. Sci.** v. 53, n. 6, p. 1246-1253. 1996.
- WILLIAMS, A.; KOSLOW, J. A.; TERAUDS, A.; HASKARD, K. Feeding ecology of five fishes from the mid-slope micronekton community off southern Tasmania, Australia. **Mar. Biol.**, v. 139, p. 1177- 1192, 2001.
- WILLIS, J. Modelling swimming aquatic animals in hydrodynamic models. **Ecol. Model.**, v. 222, p. 3869–3887, 2011.
- XIAO, L.D.; MAI, K.S.; AI, Q.H.; XU, W.; WANG, X. J; ZANG, W. B.; LIUFU, Z. G. Dietary ascorbic acid requirement of cobia, *Rachycentron canadum* Linnaeus. **Aquac. Nutr.** v. 16, p 582-589, 2010.
- YASUE, N.; DOIUCHI, R.; YOSHIMOTO, YO.; TAKEUCHI, T. Diet of late larval Japanese anchovy *Engraulis japonicus* in the Kii Channel, **Japan. Fish Sci.**, v. 76, p. 63–73, 2010.
- YIN, M. C.; BLAXTER, J. H.S. Escape speeds of marine fish larvae during early development and starvation. **Mar. Biol.**, v. 96, p. 459 – 468, 1987.

- YOUSON, J. H. First Metamorphosis In: HOAR, W. S.; RANDALL, D. J. (eds). *Fish Physiology, Volume XI: The Physiology of Developing of Fish, Part B Viviparity and Posthatching Juveniles*, p. 135 – 184, 1988.
- YU, S-L; UENG, P-S. Effects of flow velocity on growth of juvenile cobia (*Rachycentron canadum*). **Isr. L. Aquac. Bamidgeh**, v. 57, n. 4, p. 241 – 249, 2005.
- YÚFERA, M. Feeding behavior in larval fish. p. 285-305 In: HOLT, G. J. (ed). **Larval Fish Nutrition**. Wiley-Blackwell. p. 285-305, 2011.
- YÚFERA, M.; DARIAS, M. J. The onset of exogenous feeding in marine fish larvae. **Aquaculture**, v. 268, p. 53-63, 2007.
- ZACAHRIA, P. U.; ABDURAHIMAN, K. P. Methods of stomach content analysis of fishes. Winter School on Ecosystem Based Management of Marine Fisheries p. 158 – 200. In: MOHAMED, K. S. **Towards Ecosystem Based Management of Marine Fisheries – Building Mass Balance Trophic and Simulation Models**, CMFRI, 2004.
- ZHUANG, X.; QU, M.; ZHANG, X.; DING, S.. A comprehensive description and evolutionary analysis of 22 grouper (Perciformes, Epinephelidae) Mitochondrial Genomes with Emphasis on Two Novel Genome Organizations. **PLos ONE**, v. 8, n. 8: e73561. 2013.

Apêndice 1. Proposta de Etograma para estudos do comportamento de larvas de peixes. Onde CP s⁻¹ é a unidade da velocidade de natação em relação ao número de vezes o comprimento das larvas, ou seja, comprimento do corpo por segundo.

Comportamento	Descrição	Bibliografia	Métricas
Natação	Deslocamento em uma determinada distância com movimentos do complexo caudal e nadadeiras peitorais.	Webb e Weihs, 1986; Videler, 1993; Leis e Carson-Ewart, 1997 e 1998.	Tipo de natação.
Natação rotineira	Deslocamento em velocidade constante entre 1 a 3 CPs ⁻¹ , percorre curtas e longas distâncias com duração variável do tempo.	Blaxter, 1986.	Distância percorrida; intervalo de tempo; velocidade.
Natação explosiva	Deslocamento em velocidade variável acima de 3 CPs ⁻¹ , de grande magnitude e curta duração.	Batty e Blaxter, 1992; Fuiman, 2002; Verhagen, 2004.	Distância percorrida; intervalo de tempo; velocidade.
Movimentos do complexo caudal	Batimento da nadadeira caudal e do pedúnculo caudal para cada lado do corpo de cada vez.	Videler, 1993.	Número de batimentos de caudal.
Manutenção da posição na coluna de água	Movimentos do complexo caudal e nadadeiras peitorais para a manutenção da posição sem haver deslocamento.	Blaxter, 1986.	Posição na coluna de água.
Movimentos das nadadeiras pareadas	Movimentos de abdução e adução ou batimentos das nadadeiras peitorais durante o deslocamento, sendo este para frente ou para trás.	Harris, 1938; Tu e Terzopoulos, 1994; Sfakiotakis et al., 1999.	Tipo de movimento; número de batimentos.
Contrações da musculatura do corpo	Curvatura unilateral do corpo em formato de C, a cabeça deslocada para um dos lados.	Eaton et al., 1977; Gazzola et al., 2012.	Tipo; duração; ângulo de curvatura.
Contrações da musculatura do corpo	Curvatura do corpo em formato de S	Hunter, 1972.	Tipo; duração.
Repouso	Movimentos completamente cessados das nadadeiras caudal e peitorais.	Hunter, 1972.	Intervalo de duração.
Arrasto	Deslocamento no sentido horizontal após a cessão dos movimentos das nadadeiras.	Hunter, 1972.	Distância percorrida; intervalo de tempo; velocidade.
Afundamento	Deslocamento no sentido vertical após a cessão dos movimentos das nadadeiras.	Weihs, 1980; Fuiman e Batty, 1997.	Distância percorrida; intervalo de tempo; velocidade.
Alimentar associado à natação	Forrageio; deslocamento em direção à presa; visualização da presa; abertura da boca; botes; contrações da musculatura; tentativa de captura e sucesso na captura.	Blaxter, 1986; Munk e Kjørboe, 1985; Munk, 1995; Coughlin et al., 1992; Borla et al., 2002; Chesney, 2008; Mahjoub et al., 2011a e 2011b.	Alteração do tipo e velocidade de natação; alteração da posição; períodos de pausas; ângulo de abertura da boca.