

UNIVERSIDADE DE LISBOA
FACULDADE DE CIÊNCIAS
DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA ANIMAL



**Relação entre o clima local e regional e o crescimento do
imperador, *Beryx decadactylus*, nos Açores**

Filipe de Deus Ferreira Gonçalves

Mestrado em Ecologia Marinha

Dissertação orientada por:
Doutora Susanne Tanner
Professor Carlos A. Assis

Agradecimentos

Esta dissertação não seria possível sem o apoio e a ajuda de diversas pessoas e entidades, que aqui agradeço:

Aos meus orientadores Susanne Tanner e Carlos Assis, pela disponibilidade e MUITA paciência tiveram durante este longo trabalho, a vossa orientação foi crucial para a realização desta dissertação. Deixo também um agradecimento à Ana Rita Vieira pela ajuda e pelas horas passadas na interpretação dos 326 otólitos que foram fotografados.

Ao Grupo de Trabalho do IDL, com seus constituintes os mestres Catarina, Rita, Sara, Pedro Coelho e Pedro Fonseca, pelas horas infindáveis de escrita e pelos copos pós-trabalho que proporcionaram das melhores peripécias e histórias que irei levar para a minha vida.

Aos meus amigos João Antão, Ana Filipa Antão, Raquel Marques, Astra, Diogo Costa, Emerson, Inês Raposo, Tiago Pereira (que também contribuiu com o melhoramento de imagens utilizadas na dissertação) e Inês Lopes, o meu obrigado pelo apoio incondicional nesta etapa que aqui completo.

Ao Grupo Recreativo de Telk, composto pelos meus amigos André Conde (meu amigo desde os meus 2 anos de vida), Hugo Rocka, Mário Cagica, Francisco Miranda, Tiago Cruz, Leandro Myslo, Luís Miguel e Tiago Fonseca, pela vossa amizade, boa educação e ajuda nesta longa caminhada que aqui finda.

Ao meu amigo Joaquim, pelas horas de galhofa que passamos e pela sua amizade nos momentos certos.

Agradeço também aos meus amigos Rodolfo Dias e Inês Franco; Tiago Costa, Diogo Loureiro, Rafa, Lukas e Eva pelas horas de CS e ajuda com a tradução de algumas palavras; ao Eduardo; Ao David Chuva; ao Paulo Rolo; à Vanessa; ao Tiago Madureira e Inês; à Beatriz; à minha família, avós, tios e o meu irmão Ricardo, e a todos os que não mencione e injustamente o seu nome não conste nestes agradecimentos.

E por último, mas os mais importantes, agradeço o apoio dos meus pais, Anabela e João sem eles nada disto era possível, amo-vos, tudo isto foi por vocês. Obrigado por tudo.

Resumo

A constante mudança do planeta devido ao aumento dos gases de efeito estufa tem moldado o clima da Terra, existindo uma alteração, principalmente na temperatura, que tem aumentado drasticamente. Nos últimos 100 anos, a temperatura subiu aproximadamente 1°C e prevê-se que aumente mais 0,5°C até 2040. Um dos grandes afetados por este aumento é o meio marinho, um local de grande importância, quer ao nível socioeconómico, quer ao nível ecológico. A temperatura pode afetar a vida marinha de diferentes maneiras, destacando-se o crescimento dos peixes, que pode ser deduzido a partir de estruturas calcificadas, como os otólitos, devido à acumulação sazonal diferenciada. Esta característica dos otólitos torna-os uma ótima base de estudo para criar biocronologias que podem ser usadas em modelos de efeitos mistos. Desta forma é possível estimar as respostas dos organismos às alterações ambientais. *Beryx decadactylus* é um forte candidato para desenvolver uma biocronologia devido à sua longevidade e à existência de um considerável arquivo de otólitos, adquiridos durante os cruzeiros anuais de monitorização da abundância de peixes demersais e de águas profundas no arquipélago dos Açores.

Esta dissertação tem como objetivo principal a identificação dos fatores ambientais responsáveis pela variabilidade no crescimento dos peixes, com base no crescimento dos otólitos de *B. decadactylus* durante as últimas décadas. Para isso, mediram-se as larguras dos incrementos do otólito de *B. decadactylus*, sendo usadas para desenvolver uma biocronologia e descrever a variação do crescimento ao longo de 38 anos. O crescimento estava relacionado com fatores intrínsecos (idade, idade à captura e sexo) e extrínsecos [índice da *North Atlantic Oscillation* (NAO) e da *East Atlantic pattern* (EAP), temperatura de fundo e das descargas de *B. decadactylus* nos Açores].

Os resultados demonstraram que a idade e a idade à captura são os fatores intrínsecos que mais influenciam o crescimento do peixe. Quanto aos fatores extrínsecos temperatura de fundo de Verão e o índice NAO mostraram afetar a variação de crescimento em *B. decadactylus*. Foram ainda explorados os possíveis mecanismos de como estes fatores influenciam o crescimento de *B. decadactylus*, principalmente de modo indireto, como mudanças na teia alimentar ou níveis reduzidos de oxigênio. Esta informação é essencial para perceber como as alterações climáticas podem influenciar esta espécie com grande importância comercial na região dos Açores.

Palavras-chave: Alterações climáticas; *Beryx decadactylus*; Biocronologia; Modelos de efeitos mistos; Otólito

Abstract

The constant changes on the planet due to the accumulation of greenhouse gases have shaped the planet's climate, the main change being the dramatic increase of the temperature. Over the past 100 years, the temperature has risen by approximately 1°C and is expected to escalate by another 0.5°C by 2040. One of the most affected systems by this phenomenon is the marine environment, which has a tremendous socioeconomic and ecological importance. Temperature can affect marine life in different ways, including fish growth, that can be deduced using calcified structures, such as otoliths, due to differential seasonal accumulation. This characteristic makes otoliths an excellent base for the creation of biochronologies, which, in turn, can be used in mixed effects models. This way, it is possible to estimate the organisms' responses to environmental changes. *Beryx decadactylus* is a strong candidate for developing a biochronology due to its longevity and to the existence of an extensive collection of otoliths that were acquired during annual monitoring surveys of demersal and deep-water fish abundance in the Azores archipelago.

This dissertation has the general objective of identifying the environmental factors responsible for growth variation of *B. decadactylus*. With this aim, otolith increment widths of *B. decadactylus* were measured and then used to develop a biochronology describing growth variation over 38 years. The existence of a relation between growth and intrinsic (age, age at capture, sex) and extrinsic factors [*North Atlantic Oscillation* index (NAO), *East Atlantic pattern* (EAP), temperature-at-depth and *B. decadactylus* landings in the Azores] was investigated.

The results showed that age and age at capture were the intrinsic factors that most influenced fish growth. Regarding extrinsic factors, summer temperature-at-depth and NAO were shown to affect *B. decadactylus* growth variation. Possible mechanisms of how these factors can influence the growth of *B. decadactylus* were explored and the conclusions were that indirect processes, such as changes in the food web or lowered oxygen levels, were likely involved. Such information is essential to understand how climate change can influence this species with great commercial importance in the Azores region.

Keywords: Climate change; *Beryx decadactylus*; Biochronologies; Mixed-effect model; Otolith

Índice

| | |
|--|------|
| Índice de Figuras | xi |
| Índice de Tabelas | xiii |
| 1. Introdução..... | 1 |
| 2. Material e Métodos..... | 7 |
| 2.1 Seleção de Otólitos | 7 |
| 2.2 Preparação dos Otólitos | 7 |
| 2.3 Leitura e Medição de Otólitos..... | 9 |
| 2.4 Preditores de Crescimento | 12 |
| 2.5 Análise de Dados | 12 |
| 3. Resultados..... | 14 |
| 4. Discussão | 21 |
| 5. Referências Bibliográficas..... | 25 |

Índice de Figuras

| | |
|--|----|
| Figura 2.1 – Arquipélago dos Açores | 7 |
| Figura 2.2 – Moldes de montagem de otólitos (já com otólitos a secar)..... | 9 |
| Figura 2.3 – Equipamento de montagem de otólitos com conjunto de câmara, televisão e plataforma móvel para alinhamento de otólitos | 9 |
| Figura 2.4 – Otólito de <i>Beryx decadactylus</i> cortado e respetivos anéis | 11 |
| Figura 2.5 – Relação entre o crescimento do otólito e o crescimento somático..... | 11 |
| Figura 3.1 – Cobertura temporal das amostras e tamanho de incrementos dos otólitos de <i>Beryx decadactylus</i> | 14 |
| Figura 3.2 – Crescimento de otólitos de <i>Beryx decadactylus</i> | 16 |
| Figura 3.3 – Crescimento previsto em cada ano do otólito de <i>Beryx decadactylus</i> | 17 |
| Figura 3.4 – Médias sazonais da temperatura em profundidade (400-800 m) entre 1980 e 2016 | 18 |
| Figura 3.5 – Médias sazonais do índice NAO entre 1980 e 2016 | 18 |
| Figura 3.6 – Médias sazonais de <i>East Atlantic Pattern</i> entre 1980 e 2016 | 19 |
| Figura 3.7 – Média anual das descargas de <i>Beryx decadactylus</i> entre 1980 e 2016. | 19 |
| Figura 3.8 – Efeito do índice NAO e da temperatura em profundidade (400-800 m) no crescimento do otólito de <i>Beryx decadactylus</i> | 20 |

Índice de Tabelas

| | |
|--|----|
| Tabela 3.1 – Resumo dos parâmetros utilizados para a análise do crescimento de <i>Beryx decadactylus</i> | 15 |
| Tabela 3.2 – Resultados da otimização dos efeitos aleatórios de 8 modelos | 16 |
| Tabela 3.3 – Resultados da otimização dos efeitos fixos | 16 |
| Tabela 3.4 – Componentes de variância do modelo misto otimizado | 20 |

1. Introdução

O planeta em que vivemos está a mudar e as causas destas mudanças devem-se ao grande aumento de gases com efeito de estufa na atmosfera da Terra (sendo CO₂ o mais destacado) (Kweku et al., 2018). As atividades humanas, através do uso de combustíveis fósseis, como petróleo, carvão e gás natural, são responsáveis por este grande aumento de CO₂ na atmosfera, que passou de 280 partes por milhão, para 400 partes por milhão ao longo dos últimos 150 anos (Bala, 2013). Este aumento da concentração de CO₂ na atmosfera faz com que a energia solar tenha uma maior dificuldade em dissipar-se e, como consequência dessa retenção, a temperatura média do planeta tem vindo a aumentar (IPCC, 2014; Allen et al., 2018). Nos últimos 100 anos, aumentou aproximadamente 1°C, com a previsão de aumentar cada vez mais (mais 0,5°C até 2040) (Allen et al., 2018). Este aumento de temperatura tem causado um aumento da frequência de eventos climáticos extremos, alterações nos padrões de precipitação, diminuição de glaciares e locais de *permafrost*, e maior intensidade de tempestades, com impactos profundos em todos os ecossistemas do planeta (IPCC, 2014). Estas alterações climáticas têm consequências em todos os níveis biológicos, dos ecossistemas até as células (Scheffers et al., 2016). No organismo, as alterações afetam a genética, a fisiologia e a morfologia do indivíduo (Scheffers et al., 2016). Estas alterações podem ainda afetar as dinâmicas e fenologias de populações (Scheffers et al., 2016). Ao nível das espécies, as suas distribuições geográficas podem ser afetadas e alteradas e, para as comunidades, prevê-se modificações nas relações interespecíficas e na produtividade (Root et al., 2003; Bellard et al., 2012; Scheffers et al., 2016; Hoegh-Guldberg & Poloczanska, 2017). O meio marinho não é exceção, e também para este ambiente estão previstas alterações a todos os níveis (IPCC, 2014).

Responsável por grande parte do valor de bens e serviços que o planeta nos oferece (Costanza et al., 1997) o meio marinho congrega uma grande parte da biodiversidade do planeta e tem um papel importante ao nível da regulação do clima (Costanza et al., 1997; Gattuso et al., 2018). Assim, o meio marinho é um dos sistemas mais importantes do nosso planeta do ponto de vista ecológico e socioeconómico (Harley et al., 2006). Com o aumento global da temperatura nos últimos anos, grande parte desse gradiente de energia está a ser absorvido pelos oceanos. (Hoegh-Guldberg, 2010; Allen et al., 2018). As alterações climáticas podem assim afetar de diferentes maneiras este meio sensível, ou seja, ao nível estrutural, químico e ecológico (Doney et al., 2012). Essas consequências podem ser diversas, passando, por exemplo, pela estratificação vertical da coluna de água, pelo aumento do nível médio do mar, pelo aumento dos *blooms* de algas tóxicas, pela anoxia do fundo marinho e pela acidificação dos oceanos (Solomon et al., 2009; Doney et al., 2012; Hoegh-Guldberg et al., 2014; Gattuso et al., 2018). Este aumento de energia térmica promove, assim, adaptações. Das adaptações que se verificam, destacam-se, as alterações na demografia, na abundância, na calcificação, na fenologia e na distribuição das espécies (Poloczanska et al., 2016). Os impactos dessas alterações podem surgir a diferentes

níveis, que podem ir da diminuição de fertilidade, descalcificação de corais, menor abundância de indivíduos, diminuição na produtividade, alteração na relação predador-presa ou na própria competição e alterações na distribuição das espécies, ou com raios de ocupação, que podem aumentar ou diminuir dependendo da espécie (Hughes, 2000; Perry et al., 2005; Harley, 2006; Figueira & Booth, 2010; Wernberg et al., 2011; Chust et al., 2014; Poloczanska et al., 2016; Scheffers et al., 2016; Laws, 2017). Os *habitats* mais atingidos são *habitats* mais frágeis, como zonas de corais, águas quentes e zonas polares, onde o rápido aumento da temperatura pode facilmente modificar os sistemas (Scheffers et al., 2016). Estes meios contêm espécies, cujo grau de resiliência é baixo (Scheffers et al., 2016). Como consequência, os locais mais sensíveis deixam de ser os mais favoráveis para os indivíduos que neles habitam e, dependendo da sua resiliência, acabam por ser afetados no seu *fitness* e na sua sobrevivência.

Sinais como diferenças no crescimento ou alterações na fertilidade podem fornecer informações acerca dos efeitos de alterações no meio ambiente (e.g. temperatura) (Tonn, 1990; Perry et al., 2005). O crescimento destaca-se mais por ser uma característica bastante utilizada noutras disciplinas, tornando-se assim um ótimo parâmetro biológico para avaliar os efeitos numa dada espécie. Os peixes são animais ectotérmicos, ou seja, a sua temperatura corporal é definida pela temperatura do meio. Sendo assim, a temperatura tem uma grande influência em todas as funções internas dos peixes, incluindo o crescimento. O crescimento dos peixes é normalmente representado por uma curva logística, com um crescimento inicial rápido até à primeira maturação (Lester et al., 2004); após a primeira maturação grande parte da energia é investida na reprodução, abrandando o crescimento que, contudo, é indeterminado nos peixes (Hopkins, 1992; Lester et al., 2004). O crescimento é influenciado por diversos fatores, tanto intrínsecos (e.g. idade, sexo), como extrínsecos (e.g. temperatura, disponibilidade alimentar) (Atkinson, 1994; Jobling, 1996; Bœuf & Payan, 2001). Dependendo da espécie, cada um dos fatores mencionados terá um peso diferente no crescimento. Num ambiente favorável o crescimento é máximo, pois haverá uma influência positiva no crescimento dos indivíduos (Brett, 1979; Schlosser, 1991). O aumento da temperatura, em conjunto com outros efeitos por ela causados, como o aumento do consumo do oxigénio e a diminuição do oxigénio dissolvido, podem fazer com que os efeitos nos indivíduos sejam mais rápidos, e mais acentuados (Pörtner & Knust, 2007).

Outras pressões, como a pesca, têm moldado também as comunidades de diferentes espécies, principalmente as espécies alvo e as que são capturadas colateralmente (*bycatch*) (Heino & Godø, 2002). A pesca é um tipo de atividade que exerce uma grande pressão sobre as populações de seres vivos marinhos (Heino & Godø, 2002), que apresenta uma seletividade por tamanho, ao eliminar os indivíduos de maior porte, que são economicamente mais rentáveis (Heino & Godø, 2002). Ao longo dos anos tem-se vindo a verificar um pescado de menores dimensões, com maturação cada vez mais precoce em diferentes comunidades, como resposta a essa pressão exercida sobre os indivíduos maiores (Baudron et al., 2014; Waples & Audzijonyte,

2016). De forma similar à temperatura, as pressões de pesca podem levar à diminuição da esperança média de vida dos indivíduos, à diminuição do tamanho individual de variadas espécies e à modificação da sua distribuição (Perry et al., 2005; Cheung et al., 2012; Waples & Audzijonyte, 2016).

Assim, o crescimento individual é um fator importante para perceber a influência, quer da pesca, quer das alterações climáticas (Blanchard et al., 2005). A taxa de crescimento, permite uma melhor perceção das variações do crescimento ao longo do tempo. Essa informação pode ser obtida de diversas formas, tais como, captura, marcação e recaptura, e através da observação de estruturas calcificadas dos peixes como, escamas, ossos e otólitos (Morrongiello et al., 2012). Devido à grande utilização destes últimos, principalmente em estudos de avaliação de *stocks* e gestão de pesca, são presença obrigatória em museus e centros de estudo, onde os dados de idade e comprimento formam a base dos modelos utilizados para a avaliação dos *stocks*.

Os otólitos são estruturas carbonatadas, aproximadamente três vezes mais densas que o corpo do peixe, participam no mecanismo auditivo como órgãos detetores de som, auxiliam ainda no equilíbrio e na sensação de direção do peixe (Pannella, 1971; Assis, 2000; Wright et al., 2002). Inseridos nos compartimentos labirínticos, são banhados por endolinfa, onde estabelecem conexão com as *maculae* através da membrana otolítica (Assis, 2000). Nos peixes ósseos, os otólitos atingem uma dimensão considerável, tornando-os um objeto de fácil manuseamento. Os peixes possuem três pares diferentes de otólitos, *asteriscus*, *lapillus* e *sagitta*, cada um deles associado a uma câmara, *lagena*, *utriculus* e *sacculus*, respetivamente (Assis, 2000; Wright et al., 2002). Os *sagittae*, na maioria das espécies, são os maiores entre os três pares, o que os torna também os mais utilizados para variados estudos (Pannella, 1971). Os otólitos apresentam um padrão anelado concêntrico, resultante de uma calcificação diferencial ao longo do crescimento (Pannella, 1971; Campana, 1985).

A acumulação dos anéis é, normalmente, diária (Pannella, 1971; Campana & Neilson, 1985), formando-se anéis idênticos aos anéis de crescimento observados nas árvores, com uma dimensão reduzida e de difícil visualização. As características desses anéis diários, permite observar ainda outro padrão, um conjunto de bandas sazonais, hialinas e opacas (Pannella, 1971). As bandas hialinas são normalmente de menor dimensão, comparativamente às bandas opacas. Estas bandas sazonais devem-se, em climas temperados, à alternância do verão e do inverno (Pannella, 1971; Schramm, 1989). No verão existe uma maior produtividade, alimento e temperatura, logo, a acumulação de material mineral na periferia do otólito prevê-se mais densa e em maior quantidade (Pannella, 1971; Schramm, 1989). O contrário acontece no inverno, quando não existe tanta produtividade nem alimento e a temperatura é mais reduzida, sendo a acumulação menos acentuada (Schramm, 1989).

Os otólitos são utilizados para a obtenção de diversas informações. Grande parte deve-se ao facto de serem metabolicamente inertes, ou seja, muito dificilmente são alterados ou

reabsorvidos pelo metabolismo, e crescem continuamente (Campana & Neilson, 1985; Assis, 2000). Entre as informações que se pode retirar destacam-se as informações físico-químicas, genéticas, demográficas e biométricas (Campana 1985, 1999; Assis, 2000; Campana 2005; Volpedo & Cirelli, 2006). As informações podem ser obtidas através da forma, da sua análise química, genética e do número e largura das bandas.

A morfologia dos otólitos pode ser avaliada, pois os otólitos, são estruturas que diferem entre espécies e *stocks* (Campana & Casselman, 1993). Os otólitos tornam-se assim uma parte que permite a identificação de indivíduos, de onde se pode retirar conclusões de diferentes áreas como a taxonomia, e a distinção de *stocks* (Assis; 2000; Campana, 2005; Morrongiello, 2012).

A análise da composição química pode ajudar também na identificação de diferentes *stocks* (Campana, 1999; Volpedo & Cirelli, 2006; Tanner et al., 2012; Tanner et al., 2016). Além disso, é utilizada para identificar áreas de viveiro (Elsdon & Gillanders, 2006; Tanner et al., 2012; Reis-Santos et al., 2012), avaliar a conectividade entre populações (Vasconcelos et al., 2008; Tanner et al., 2012, 2013) e para reconstruir histórias ambientais de espécies de peixes migradores (Reis-Santos et al., 2018). Pode ser avaliado ainda o material orgânico que se encontra presente no otólito, podendo ser utilizado para análises genéticas (Nielsen & Hansen, 2008; Cuveliers et al., 2009).

As bandas sazonais são, talvez, as características dos otólitos mais estudadas (Campana 2005). É através delas que os otólitos podem revelar a idade dos indivíduos. O conjunto de uma banda hialina e uma opaca significa que o individuo tem um ano de idade (Pannella 1971; Campana & Neilson, 1985). A idade não é a única informação que se pode retirar das bandas sazonais, a sua largura pode indicar também o crescimento das bandas, que se assume proporcional ao crescimento somático do individual (Campana, 1990). A observação dos incrementos permite ainda retirar informações acerca da primeira maturação, períodos de *stress*, falta de alimento, pressões ambientais e até mesmo ciclos lunares em incrementos diários (Campana, 1984; Campana & Neilson, 1985; Assis, 2000). Por estas razões os otólitos podem ser considerados como uma memória individual de crescimento e variação ambiental a partir da qual a mais variada informação pode ser obtida.

A avaliação de *stocks* baseia-se em dados de idade e comprimento e por esta razão otólitos são recolhidos todos os anos por muitos institutos pesqueiros, universidades e museus. Estes otólitos são arquivados e para além de contribuírem para a avaliação dos *stocks* podem ser utilizados para desenvolver séries temporais de variação de crescimento (biocronologia) baseadas na largura dos incrementos dos otólitos, de forma análoga à dendrocronologia (Black et al., 2005). As biocronologias oferecem a oportunidade de analisar e atribuir variabilidade de crescimento de fontes espaciais, temporais e individuais em escala e cobertura sem precedentes (Morrongiello & Thresher, 2015). O crescimento é um dos parâmetros biológicos que combina os efeitos de componentes intrínsecas (por exemplo, sexo, idade) e extrínsecas (interações ambientais e

bióticas). A sensibilidade do crescimento a uma variedade de fatores como, os efeitos diretos da temperatura na fisiologia do indivíduo, das alterações da disponibilidade dos recursos e nas teias alimentares, desempenhando ainda um papel fundamental na determinação da adaptação do indivíduo (maturação, reprodução, sobrevivência) e da população (recrutamento, tempo de geração, biomassa) torna-o ideal para medir a resposta dos organismos às mudanças ambientais.

As partes duras de peixes (otólitos e escamas) têm sido usadas numa série de estudos, que identificaram potenciais fatores ambientais de crescimento em muitas espécies de ecossistemas marinhos e de água doce (por exemplo, Boehlert et al., 1989; Guyette & Rabeni, 1995; Black et al., 2005; Morrongiello et al., 2011; Ong et al., 2015). Diferentes metodologias foram aplicadas em estudos de crescimento de peixes com base em incrementos de otólitos, dependendo do estudo em questão. Muitos estudos adotaram uma abordagem dendrocronológica, que consiste numa leitura dos incrementos de crescimento nas estruturas carbonatadas para produzir uma cronologia correlacionada com as variáveis ambientais (Black et al., 2005, 2008, 2013; Ong et al., 2016). Uma das vantagens desta abordagem é o baixo número de amostras necessárias para desenvolver séries de crescimento longas e precisas, no entanto, é aplicável apenas a espécies de vida longa, excluindo muitas das espécies de peixes. Mais recentemente, modelos de efeito misto (por exemplo, Morrongiello & Thresher, 2015; Izzo et al., 2016; Smolinski & Mirny, 2017) e modelos bayesianos hierárquicos (Helser et al., 2012), foram aplicados a medições de incremento de otólitos, pois são capazes de lidar com a complexidade destes dados hierárquicos e permitem a análise simultânea de fatores intrínsecos e extrínsecos da variação do crescimento (Morrongiello et al., 2012). Essas abordagens mais recentes podem fornecer perspectivas únicas, a longo prazo, das variações ecológicas do passado, incluindo, a identificação de mudanças de regime em diferentes décadas (van der Sleen et al., 2016; Dzaugis et al., 2017; Smolinski & Mirny, 2017); permitem-nos ainda fazer previsões das respostas dos organismos para futuras mudanças ambientais, como crescimento de otólitos e alterações no crescimento individual até o final do século (Rountrey et al., 2014).

As biocronologias permitem também uma validação de idades dentro da espécie e entre espécies, principalmente em espécies longevas (Black et al., 2005). Através do método desenvolvido por Black et al. (2005), que permite uma validação de idades sem a necessidade de recorrer a outros métodos, como a radio-datação. A utilização de espécies comercialmente importantes também pode ajudar à recolha de dados (Morrongiello et al., 2012), muito pelo facto de haver, normalmente, facilidade na obtenção de otólitos. Uma destas espécies comercialmente importantes em Portugal, mais concretamente na região autónoma dos Açores, é *Beryx decadactylus* (Cuvier, 1829), ou imperador, que é uma espécie de peixe comercializada e bastante importante na economia local.

O imperador é uma espécie de peixe da família Berycidae e uma das três espécies do género *Beryx*. É uma espécie bento-pelágica encontrada em fundos rochosos, entre os 200 m e os

900 m de profundidade, normalmente entre os 400 m e os 800 m (Menezes et al., 2006). Tendo uma distribuição global, encontra-se em zonas tropicais, subtropicais e temperadas, sendo abundante nos Oceanos Atlântico, Índico do Sul e Pacífico Ocidental, e no Mar Mediterrâneo (Maul, 1990). Esta espécie é encontrada com frequência na ZEE portuguesa, em particular na zona dos Açores, onde é alvo de pesca de palangre e linhas de mão (Krug et al., 2010). No ano de 2018 foram capturadas nos Açores 157 toneladas, cerca de 88% do total nacional (INE, 2019), o que a torna o imperador uma espécie bastante importante no arquipélago. O imperador é uma espécie principalmente piscívora, consumindo também alguns cefalópodes e crustáceos (Dürr & González, 2002). Embora não se conheça muito bem o modo como se alimenta, admite-se que pode haver uma possível migração vertical para a alimentação (Dürr & González, 2002). Quanto à reprodução, os imperadores são indivíduos gonocóricos, com posturas múltiplas. A idade de maturação sexual é bastante variável entre as zonas geográficas, normalmente entre os 2 e 6 anos (Mundy, 1990). Os ovos e as larvas são epipelágicos, mas os juvenis são pelágicos (Mundy, 1990; Isidro, 1996) Segundo Friess et al. (2010), o imperador pode viver até aos 49 anos, tendo sido validada a sua idade por datação de carbono radioativo, o que indica um crescimento lento e permite uma mais ampla gama de idades na construção de uma biocronologia para a espécie.

Beryx decadactylus foi a espécie escolhida para o estudo, pois é uma espécie comercial com bastante impacto no arquipélago dos Açores e com uma abundante coleção de otólitos para a realização da biocronologia.

Sendo assim, o presente trabalho tem como objetivo identificar os fatores ambientais responsáveis pela variabilidade no crescimento dos otólitos de *B. decadactylus* durante as últimas décadas. Este objetivo pode ser operacionalizado através de três objetivos específicos: (1) Desenvolver uma biocronologia baseada em medições da largura dos incrementos anuais de *B. decadactylus*; (2) compilar séries temporais de parâmetros ambientais, como a temperatura de fundo, índice *North Atlantic Oscillation* (NAO) e o *East Atlantic Pattern* durante uma janela temporal coincidente com a da biocronologia desenvolvida, (3) estabelecer relações entre a variação interanual no crescimento de otólitos e a variação dos parâmetros ambientais através de modelos de efeitos mistos.

2. Material e Métodos

2.1 Seleção de Otólitos

Para a construção da biocronologia de *B. decadactylus*, foram utilizados 326 otólitos de indivíduos com comprimento à furca (CF) entre 20 cm e 50 cm. Os otólitos foram obtidos durante os cruzeiros anuais realizados nas ilhas centrais do arquipélago dos Açores, entre 1995 e 2017 e estavam arquivados no OKEANOS/Departamento de Oceanografia e Pescas – Universidade dos Açores.



Figura 2.1 – Arquipélago dos Açores, a caixa indica a região de amostragem dos indivíduos *Beryx decadactylus* e de obtenção de estimativas de temperatura em profundidade.

2.2 Preparação dos Otólitos

A preparação e o corte dos otólitos, foram efetuados no Laboratório de Crescimento do Instituto Português do Mar e da Atmosfera (IPMA); enquanto a montagem em preparação definitiva ocorreu no Laboratório de Biologia Pesqueira da Faculdade de Ciências da Universidade de Lisboa (FCUL).

Os otólitos de *B. decadactylus* são demasiado opacos, sendo extremamente difícil a sua leitura sem preparação prévia, nomeadamente a realização de cortes que permitam uma leitura mais precisa. Para tal, foi utilizado um método de corte de otólitos pelo núcleo, baseado na técnica

descrita por Bedford (1983). Os otólitos foram marcados a lápis, com uma linha longitudinal sobre o plano frontal, passando pelo núcleo, que permitiu alinhar os otólitos na placa de montagem. Devido à grande dimensão dos otólitos dos indivíduos maiores, houve necessidade de quebrar as respectivas regiões anterior e posterior.

A montagem dos otólitos foi feita com recurso a um molde de montagem (Figura 2.2), que permitiu fazer 2 blocos com 24 a 30 otólitos cada (6 filas com 4 ou 5 otólitos, dependendo do tamanho dos mesmos). Foi colocada uma camada de cera (SPC honey plus wax®, Quarryville, EUA) para facilitar a remoção dos blocos de otólitos após a conclusão do processo. A seguir foi colocada uma primeira camada de uma mistura de resina epóxi (Gurit SP106, Wattwil, Suíça) e endurecedor (Gurit SP106 slow hardener, Wattwil, Suíça) (proporção 5 g / 1 g usada em todas as camadas), sendo deixada a secar por completo durante cerca de 24 horas. A segunda camada da mistura de resina de epóxi e endurecedor foi colocada e deixada a secar até se tornar mais viscosa, permitindo a colocação, alinhamento pelo núcleo (a partir da marcação a lápis efetuada anteriormente) e fixação dos otólitos. Os otólitos foram colocados e alinhados usando um equipamento com conjunto de câmara, televisão e plataforma móvel (Figura 2.3), que utiliza a linha traçada para alinhar os otólitos. Por fim, foi colocada uma terceira camada da mistura de resina de epóxi e endurecedor e foi deixada a secar por completo durante 48 horas. Depois de retirar os blocos de otólitos dos moldes, os otólitos foram cortados pelo núcleo utilizando uma máquina de corte Labocut® 250 (Extec, Enfield, EUA) com uma lâmina com gume de diamante a 3700 RPM (rotações por minuto). Foram cortadas 3 secções, com cerca de 500 µm de espessura, de cada fila de otólitos: uma da zona imediatamente antes da marcação, outra da zona da marcação e uma última da zona imediatamente depois da marcação do núcleo, de forma a garantir que o núcleo de cada um dos otólitos estava presente em qualquer dos cortes. Após o corte, as secções cortadas foram recolhidas do interior da máquina, limpas com água, para a remoção do fluido utilizado para o arrefecimento da lâmina, devidamente identificadas e guardadas.

Todas as secções cortadas foram fixadas em lâminas de vidro, utilizando cola (Merck microscopy neomout, Kenilworth, EUA). Cada lâmina corresponde a uma fila de corte (3 secções). Após 3 dias de secagem as preparações definitivas dos cortes de otólitos estavam prontas para observação à lupa.

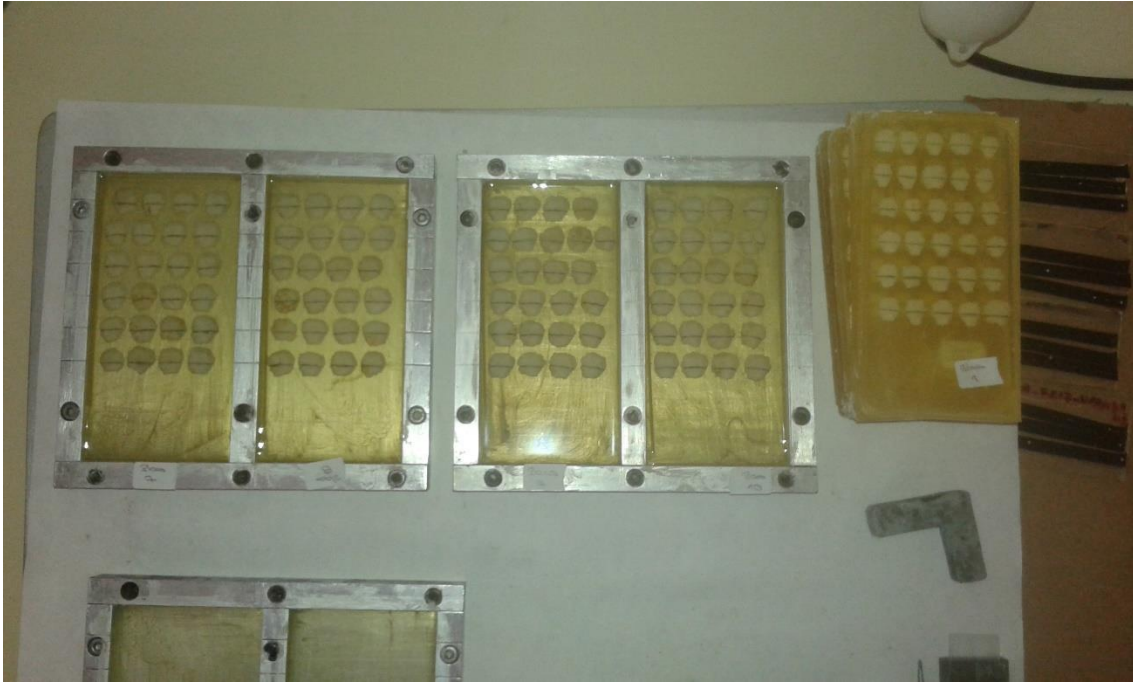


Figura 2.2 - Moldes de montagem de otólitos (já com otólitos a secar).

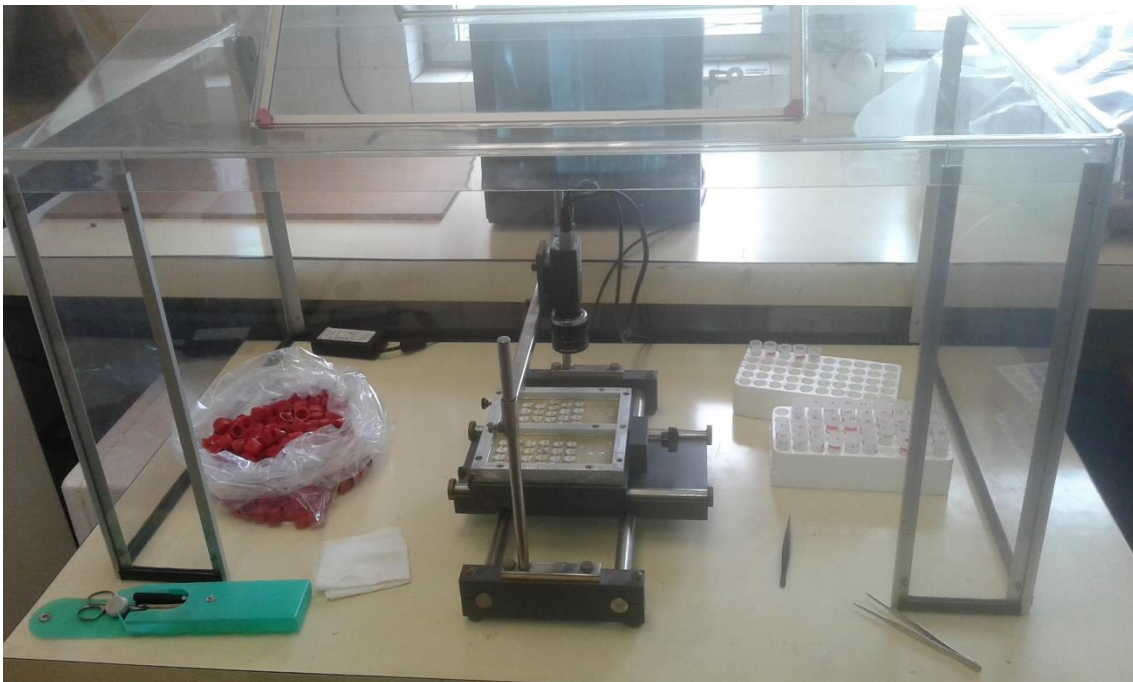


Figura 2.3 - Equipamento de montagem de otólitos com conjunto de câmara, televisão e plataforma móvel para alinhamento de otólitos.

2.3 Leitura e Medição de Otólitos

Os otólitos foram observados e fotografados utilizando um conjunto constituído por lupa binocular (Nikon SMZ 745T, Tóquio, Japão) e câmara (Leica DFC 290, Wetzlar, Alemanha) acoplados a um computador.

No início de cada dia de observação e a cada mudança de ampliação foi tirada uma fotografia a uma escala, utilizando papel milimétrico, que foi utilizado posteriormente como referência para calibração da imagem. Para melhorar a visualização dos anéis de crescimento, os otólitos foram pincelados com óleo de amêndoas doces e iluminados com luz transmitida. O *software open source* Irfanview foi utilizado para a captura das imagens e para ajustar o contraste, no sentido de melhorar a fotografia inicial. Depois de adquiridas as imagens, a preparação foi cuidadosamente limpa para prevenir a degradação da cola. Todas as fotografias foram calibradas utilizando o *software* Image J.

De seguida, as imagens foram editadas, utilizando também o Image J. Esta edição passou principalmente pelo aumento do contraste para melhor observação dos diferentes anéis de crescimento (hialinos e opacos) (Figura 2.4) permitindo assim uma melhor e mais facilitada leitura dos otólitos.

Posteriormente, as fotografias calibradas e editadas foram utilizadas para a contagem dos anéis hialinos. Para a identificação de anéis foi imprescindível utilizar o mesmo critério em todas, principalmente na identificação do 1º anel. Para a marcação das idades foi utilizado novamente o *software* ImageJ, complementado com um *plug-in* ObjectJ. Este *plug-in* permitiu a marcação de pontos na imagem. Foram marcados pontos no núcleo (parte central do otólito) e no que se considerou ser o anel que perfaz cada ano, ou seja, o fim de cada anel hialino e o início do anel opaco consecutivo (Figura 2.4).

Após a marcação de todos os anéis hialinos, estes foram contados e a idade foi anotada na base de dados existente. Também foi registado o tipo de bordo do otólito (hialino ou opaco). Esta informação, em conjunto com a altura do ano na qual o peixe foi capturado, é importante para determinar se o último ano é contabilizado na atribuição de idade a um indivíduo. Para um peixe capturado no segundo semestre do ano que apresenta um bordo hialino o último anel não é considerado na atribuição da idade (por este último anel não ser considerado completo). Para a atribuição de idade a data de eclosão para todos os indivíduos foi assumida como sendo o dia 1 de janeiro. Após a marcação, introduziu-se no *software* o ano de captura (último ponto), o *software* calculou o ano de formação de cada incremento, correspondente a cada ponto marcado, e calculou ainda a distância entre pontos, que se refere a um ano de crescimento do peixe.

Para a análise de dados dos incrementos dos otólitos foi necessário um agrupamento de todos os incrementos com idades entre 2 e 20 anos. Devido à incerteza sobre o primeiro anel representar efetivamente 1 ano de idade, os primeiros anéis não foram contabilizados. O mesmo se aplicou aos incrementos de idades superiores a 20 anos em consequência do reduzido número de indivíduos que excediam tal idade. O uso de incrementos de otólitos como *proxy* do crescimento de peixes baseia-se no princípio de existência de uma relação proporcional entre o crescimento do otólito e o crescimento somático. Essa presunção foi testada e num subconjunto de indivíduos ($r^2 = 0,791$, $n = 278$) (Figura 2.5).

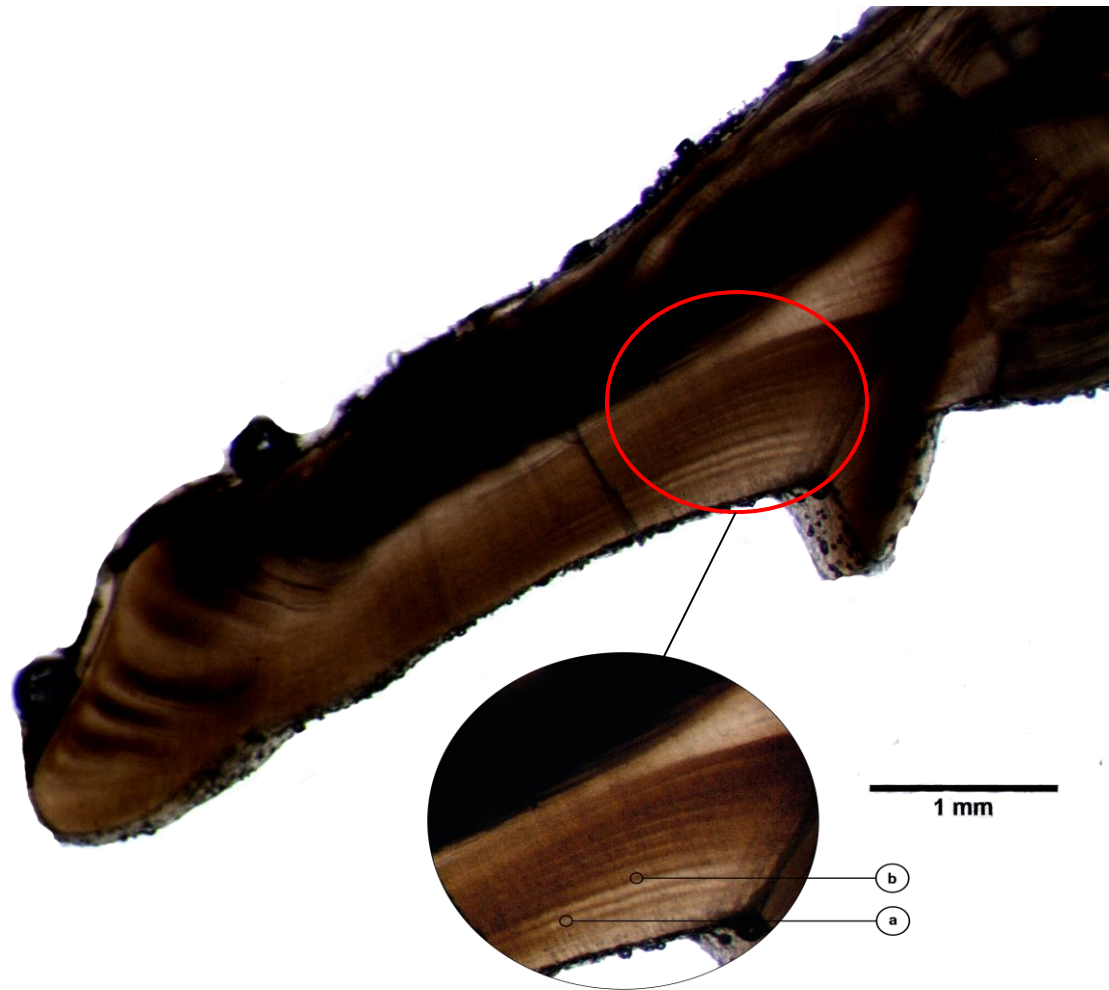


Figura 2.4 – Otólito de *Beryx decadactylus* cortado e respectivos anéis a) hialino b) opaco.

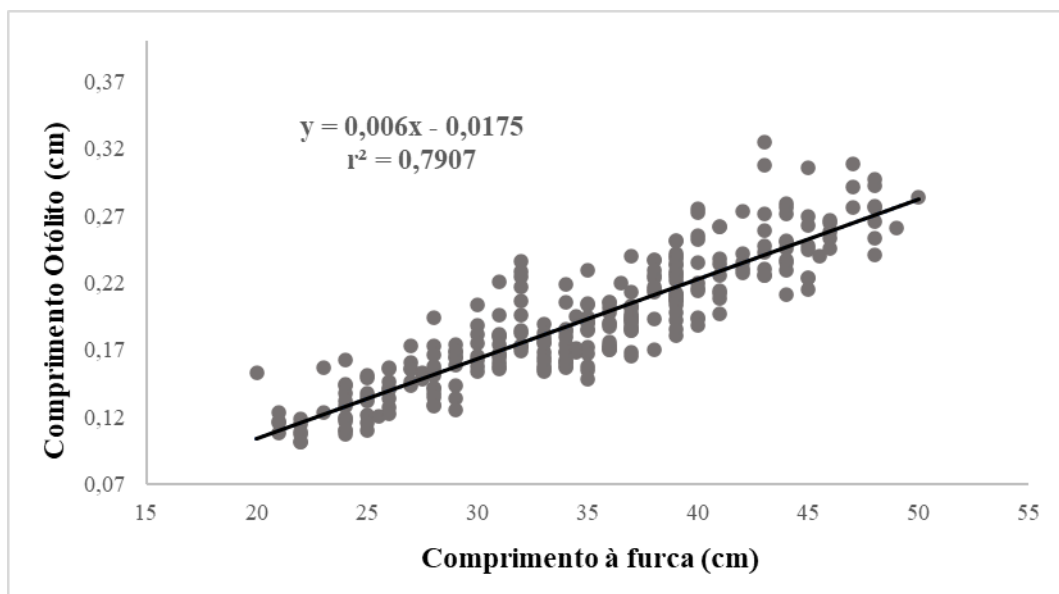


Figura 2.5 – Relação entre o crescimento do otólito e o crescimento somático do peixe.

2.4 Preditores de Crescimento

O crescimento dos otólitos de *B. decadactylus* foi relacionado com uma série de preditores intrínsecos e extrínsecos. Entre os intrínsecos incluiu-se a idade, a idade à captura (IAC), um identificador único para cada peixe (IDPeixe), e sexo. A idade refere-se à idade do indivíduo quando o incremento foi formado. A idade à captura, permite inferências sobre a seletividade da captura (Morrongiello et al. 2012). O IDPeixe permite a identificação única de cada peixe, tornado um peixe diferente do outro, explicando a diversidade individual do peixe, e o diferente crescimento individual. O sexo permite explicar, caso exista, o dimorfismo sexual na espécie.

Os preditores extrínsecos incluídos foram o índice do *North Atlantic Oscillation* (índice NAO) devido à influência que este tem no percurso e na intensidade das tempestades no nordeste atlântico (Andrade et al., 2008), a *East Atlantic Pattern* (EAP) que é tão importante quanto o índice NAO para a determinação da temperatura do ar e da superfície da região, da precipitação e do vento (Iglesias et al., 2014), a temperatura dos 400 aos 800 metros de profundidade que corresponde à profundidade mediana ponderada desta espécie nos Açores (Menezes et al., 2006) e as descargas anuais de *B. decadactylus* nas ilhas centrais dos Açores, essa informação foi recolhida nas estatísticas de pesca do Instituto Nacional de Estatística entre 1980 e 2016. As estimativas de temperatura em profundidade foram obtidas da reanálise *Simple Ocean Data Assimilation* (SODA3), versão 3.4.2 (Carton et al., 2018). Estas estimativas tem uma resolução mensal abrangendo os anos de 1980 até 2016 e a resolução espacial é de $0,5^\circ * 0,5^\circ$ na horizontal, e contém 50 níveis verticais. Os dados de temperatura a profundidade foram obtidos para a mesma área onde os peixes utilizados neste estudo foram capturados (Fig. 2.1) Estes dados foram recolhidos tendo em conta o máximo possível de anos envolvidos no estudo (1980-2016). Utilizando os dados recolhidos, foram calculadas médias sazonais (Primavera: 1 março a 31 maio; Verão: 1 junho a 31 agosto, Outono: 1 setembro a 30 novembro; Inverno: 1 dezembro do ano anterior a 28 fevereiro do ano corrente).

2.5 Análise de Dados

Os dados foram analisados com base em modelos de efeitos mistos seguindo a abordagem descrita por Morrongiello & Thresher (2015). A variável resposta (largura de incremento como *proxy* de crescimento somático) e a idade foram logaritmizadas para ir ao encontro dos pressupostos de normalidade e homocedasticidade. Todas as variáveis foram centradas para facilitar a convergência do modelo e a interpretação do termo de interação. A determinação do modelo de base ideal que descreve melhor o crescimento de otólitos de *B. decadactylus* envolveu dois passos. No primeiro passo, os parâmetros aleatórios foram otimizados mantendo a estrutura

de parâmetros fixos mais complexa. No segundo passo a estrutura de parâmetros fixos foi otimizada.

Entre os parâmetros aleatórios encontravam-se a idade, a coorte e o IDPeixe. Para a escolha da melhor estrutura de parâmetros aleatórios foram testadas ordenadas na origem aleatórias dos três parâmetros e ainda declives aleatórios de idade para cada um deles. Após a escolha da estrutura do modelo aleatório otimizado foi selecionada a estrutura fixa. Os efeitos intrínsecos fixos englobaram, a idade, a idade à captura e o sexo do indivíduo. Foi utilizado o índice *Akaike Information Criterion* para amostras pequenas (AICc; Brunham & Anderson, 2016) para identificar o melhor modelo base. Os parâmetros aleatórios do modelo foram estimados usando a máxima verossimilhança restrita (REML). Para a otimização da estrutura fixa, os modelos foram ajustados utilizando a máxima verossimilhança, o modelo foi posteriormente reformulado, utilizando a REML para obter estimativas não enviesadas (Zuur et al., 2009).

A variância no crescimento do otólito explicada pelos efeitos fixos foi calculada através do r^2 marginal. Por sua vez a variância no crescimento explicada pelos efeitos fixos e aleatórios foi calculada pelo valor de r^2 condicional (Nakagawa et al., 2017). Foi extraído o melhor preditor linear não-enviesado do parâmetro aleatório ano que representa a variação do crescimento médio de cada ano relativo à média de longo prazo, o que permitiu visualizar variações temporais no crescimento.

Após otimização do modelo base que considerou os efeitos intrínsecos, foram adicionados os fatores extrínsecos. Os dados utilizados foram as médias sazonais do índice NAO, da EAP e da temperatura em profundidade, e as descargas anuais de *B. decadactylus* nas lotas dos Açores. Dado que as estimativas de temperatura em profundidade só estavam disponíveis a partir de 1980 os incrementos de 1978 e 1979 foram excluídos da análise de fatores extrínsecos. Para determinar os preditores que influenciam o crescimento, o modelo base foi comparado com modelos que continham os parâmetros ambientais de forma linear e curvilíneo usando o AICc.

A análise de dados foi efetuada utilizando o *software* R (R Development Core Team 2019), usando os seguintes pacotes: *lme4* (Bates et al., 2015), que forneceu funções para ajustar e analisar modelos mistos; *AICcmodavg* (Mazerolle, 2019), que incluiu as funções para criar tabelas de seleção de modelos com base no critério de informações de Akaike (AIC); *effects* (Fox, 2003), que permitiu a exibição de vários modelos estáticos com preditores lineares; e o *ggplot2* (Wickham, 2016), que foi utilizado para a obtenção dos gráficos.

3. Resultados

A cobertura temporal deste estudo foi entre 1978 e 2016 (Figura 3.1a). Esta escala temporal permite uma abrangência cronológica de 38 anos. O crescimento do incremento também se verifica como previsto, seguindo um maior tamanho inicialmente, desacelerando ao longo dos anos (Figura 3.1b). Verifica-se uma média de idades dos incrementos formados de 5,88 anos, e uma média de idade à captura de 9,72 anos (Tabela 3.1).

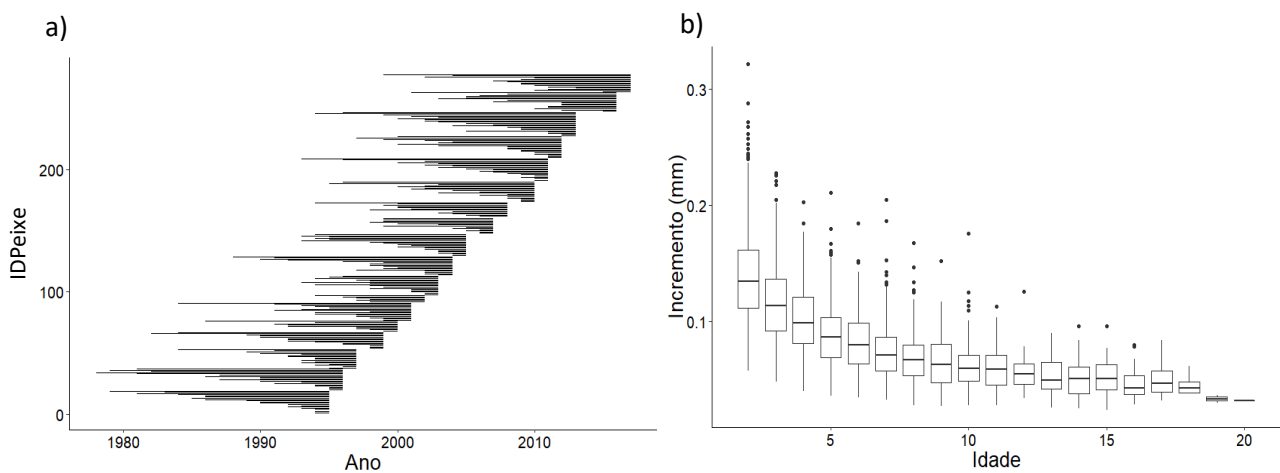


Figura 3.1 - Cobertura temporal das amostras e tamanho de incrementos dos otólitos de *Beryx decadactylus*, a) cobertura temporal deste estudo, cada linha representa um indivíduo, n=278 e b) espessura dos incrementos de *Beryx decadactylus*. No quadrado: linha central, mediana; linha superior do quadrado representa o 3º quartil e a inferior o 1º quartil, as linhas fora do quadrado indicam no seu topo o máximo e o mínimo e, por sua vez, os pontos são os *outliers* da amostra.

Tabela 3.1 – Resumo dos parâmetros utilizados para a análise do crescimento de *Beryx decadactylus* com a descrição dos mesmos, os valores mínimos, máximos e médios.

| Parâmetros | Descrição | Min. – Max. | Média |
|--------------------------|---|--------------|-------|
| Efeito Fixo | | | |
| Idade | Idade (em anos) aquando da formação do incremento | 2–20 | 5,88 |
| IAC | Idade (em anos) no momento da captura | 2–20 | 9,72 |
| Sexo | Sexo do individuo (macho ou fêmea) | - | - |
| Temperatura ^a | Temperatura em profundidade (média sazonal) (°C) | 10,20–11,90 | 11,15 |
| EAP ^b | East Atlantic pattern (média sazonal) | -1,64 – 2,00 | 0,08 |
| NAO ^b | North Atlantic Oscillation (média sazonal) | -2,12 – 2,09 | 0,02 |
| Descargas ^c | Descargas anuais do pescado da espécie nos Açores (t) | 0–252 | 118 |
| Efeito aleatório | | | |
| Ano | Ano em que o incremento foi formado | - | - |
| Coorte | Grupo de peixes nascidos no mesmo ano | - | - |
| IDPeixe | Número de identificação único para cada peixe | - | - |
| Idade | Declives aleatórios para Ano, Coorte e IDPeixe | - | - |

^a Fonte de dados: SODA Reanalysis (<http://www.soda.umd.edu/>)

^b Fonte de dados: NOAA Climate Prediction Center (<http://www.cpc.ncep.noaa.gov/>).

^c Fonte de dados: DGRM (<https://www.dgrm.mm.gov.pt/esta>)

A estrutura dos parâmetros aleatórios otimizada para descrever o crescimento de *B. decadactylus* incluiu uma ordenada na origem aleatória entre IDPeixe e ano, com um declive aleatório de idade para IDPeixe (Tabela 3.2). Os valores do r^2 marginal, que é a variância explicada pelos efeitos fixos, são similares entre todos os modelos, variando entre 0,496 e 0,511. O r^2 condicional, que é variância explicada pelos efeitos fixos e aleatórios, por sua vez, varia entre 0,708 e 0,770 (Tabela 3.2). Para a parte dos parâmetros fixos verificou-se que a idade e a idade à captura foram integrados no modelo. (Tabela 3.3). O sexo dos indivíduos não foi incluído como efeito fixo, visto que o crescimento não difere significativamente entre sexos (Figura 3.2a). Na idade à captura verifica-se um declive negativo pouco acentuado demonstrando que indivíduos capturados com maior idade apresentam crescimento mais baixo (Figura 3.2b).

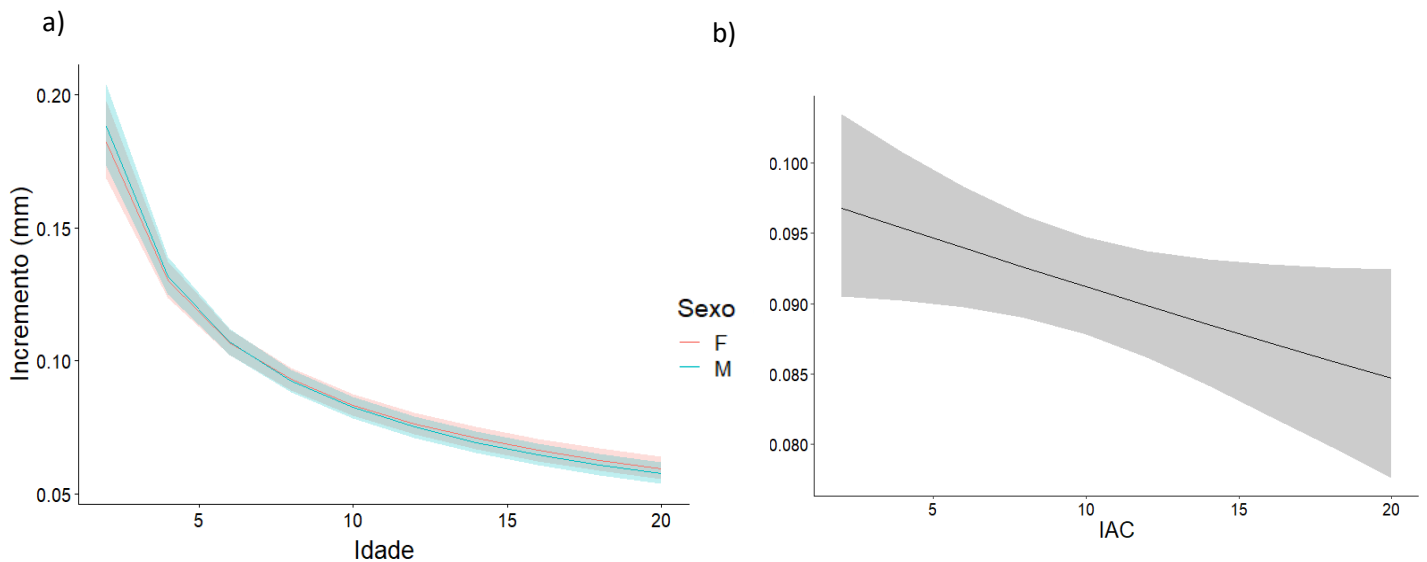


Figura 3.2 - Crescimento de otólitos de *Beryx decadactylus* a) em função de idade para machos (azul) e fêmeas (rosa), sombreado é o erro padrão correspondente a cada uma das curvas e b) em função da idade à captura, independentemente do sexo, sombreado cinzento corresponde ao erro padrão.

Tabela 3.2 – Resultados da optimização dos efeitos aleatórios de 8 modelos. Para a optimização dos efeitos aleatórios a parte fixa dos modelos está em conformidade com o modelo inicial que inclui: Idade+Idade à captura+Sexo. O melhor modelo baseado no menor $\Delta AICc$ está a negrito. df = graus de liberdade, wAICc = Akaike weights.

| Estrutura do Modelo | | AICc | $\Delta AICc$ | df | wAICc | r^2_M | r^2_C |
|------------------------|----------------------------|--------------|---------------|-----------|--------------|--------------|--------------|
| Ordenada na origem | Declive | | | | | | |
| ID Peixe, Ano | - | 345,7 | 79,1 | 8 | <0,001 | 0,511 | 0,708 |
| ID Peixe , Ano | Idade ID Peixe | 266,6 | 0,0 | 10 | 0,636 | 0,496 | 0,770 |
| ID Peixe , Ano | Idade Ano | 345,2 | 78,6 | 10 | <0,001 | 0,506 | 0,709 |
| ID Peixe , Ano | Idade ID Peixe, Idade Ano | 270,4 | 3,8 | 12 | 0,098 | 0,496 | 0,770 |
| ID Peixe , Ano, Cohort | - | 347,8 | 81,1 | 9 | <0,001 | 0,511 | 0,708 |
| ID Peixe , Ano, Cohort | Idade ID Peixe | 268,7 | 2,0 | 11 | 0,231 | 0,496 | 0,770 |
| ID Peixe , Ano, Cohort | Idade Ano | 347,3 | 80,6 | 11 | <0,001 | 0,506 | 0,709 |
| ID Peixe , Ano, Cohort | Idade Ano, Age ID Peixe | 272,4 | 5,8 | 13 | 0,035 | 0,496 | 0,770 |

Tabela 3.3 - Resultados da optimização dos efeitos fixos. O melhor modelo baseado no menor $\Delta AICc$ está a negrito, logL=log Lik (logaritmo da verosimilhança), df=graus de liberdade, wAICc= Akaike weights.

| Modelo | df | $\Delta AICc$ | logL | wAICc |
|------------------|----------|---------------|-----------------|--------------|
| Idade | 7 | 1,46 | -109,297 | 0,212 |
| Idade+IAC | 8 | 0,00 | -107,555 | 0,441 |
| Idade+Sexo | 8 | 3,48 | -109,296 | 0,077 |
| Idade+Sexo+IAC | 9 | 2,02 | -107,554 | 0,160 |
| Idade*Sexo | 9 | 5,09 | -109,087 | 0,035 |
| Idade*Sexo+IAC | 10 | 3,56 | -107,312 | 0,074 |

Verifica-se uma acentuada variação interanual durante o período correspondente ao estudo, observando-se vários picos de crescimento, quer acima, quer abaixo da média, ao longo dos anos. (Figura 3.3). Destacando-se negativamente os anos de 1989, 1994, 2005, 2007, 2011 e 2015, correspondendo a um crescimento abaixo da média, podendo ajudar numa correspondência com os efeitos ambientais, que se apresentem dispares.

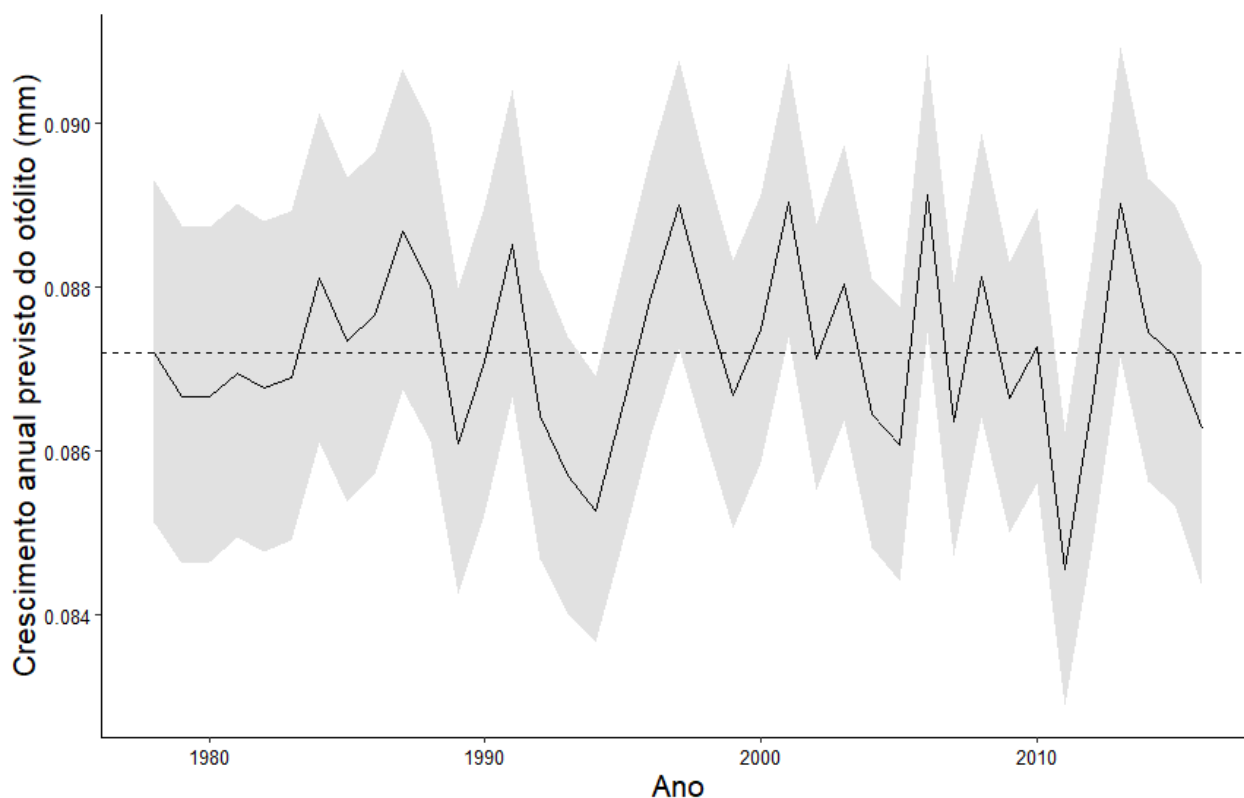


Figura 3.3 – Variação interanual do crescimento do otólito de *Beryx decadactylus*. Linha tracejada: média, sombreado cinzento é o erro padrão.

Observa-se uma tendência de aumento na temperatura em profundidade ao longo dos anos. O valor médio sazonal da temperatura em profundidade é de 11,15°C, com um máximo de 11,90°C (Figura 3.4). O mesmo padrão observa-se nos índices NAO e no EAP, que têm uma tendência para discrepâncias de valores negativos e positivos cada vez maiores (Figuras 3.5 e 3.6). As descargas anuais mostram algumas quebras em alguns anos e aumentos de alguma dimensão, variando de valores entre as 0 e as 252 toneladas e com uma média um pouco abaixo das 118 toneladas (Figura 3.7).

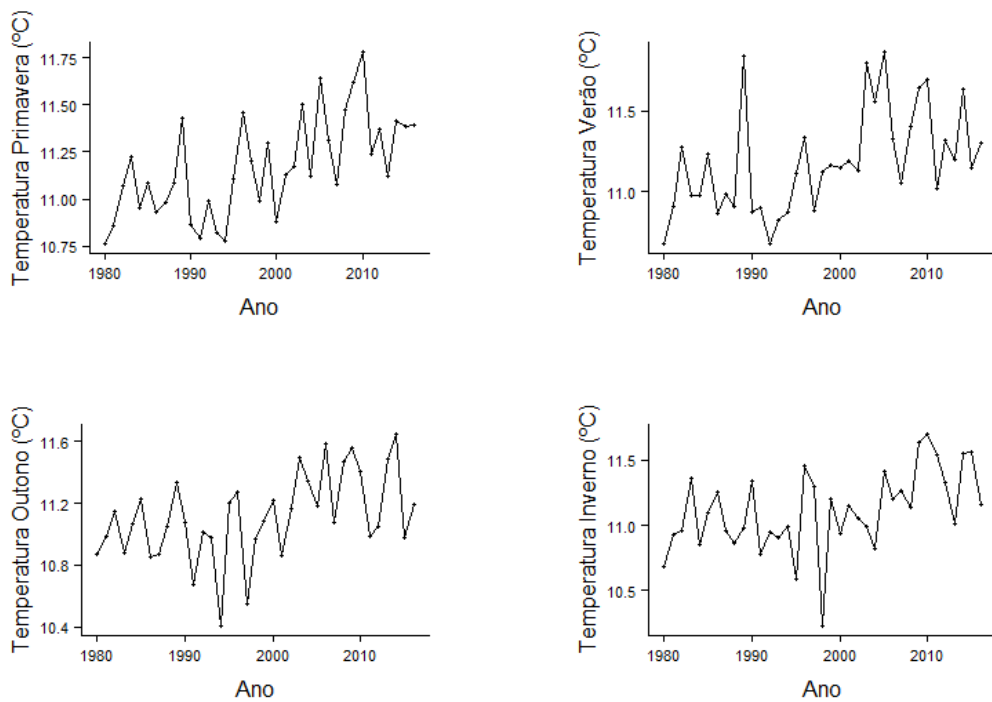


Figura 3.4 – Médias sazonais da temperatura em profundidade (400-800 m) entre 1980 e 2016.

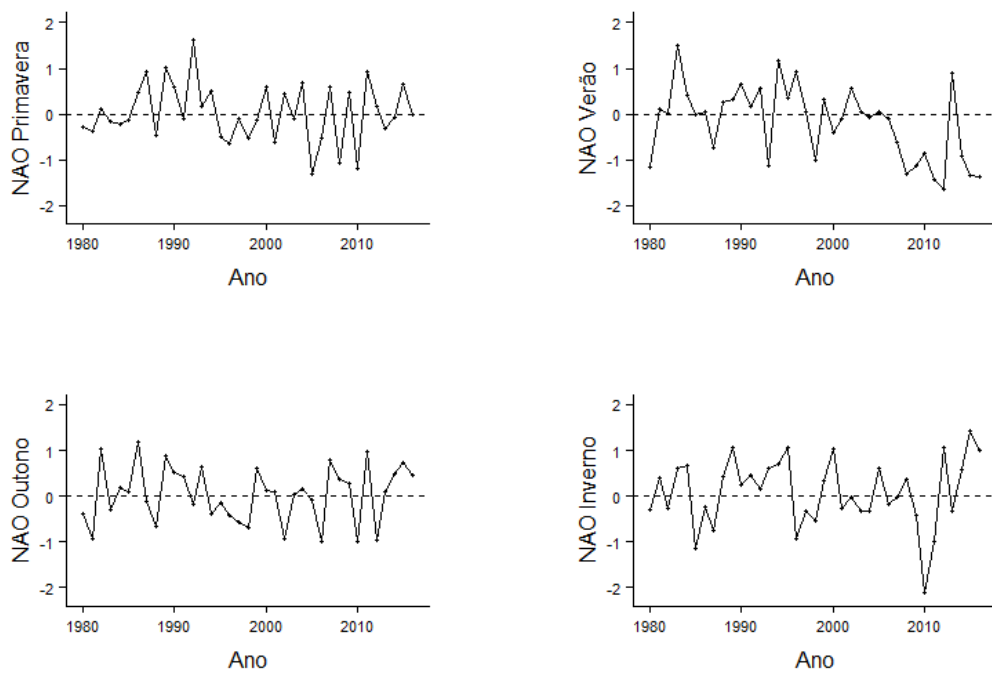


Figura 3.5 – Médias sazonais do índice NAO entre 1980 e 2016.

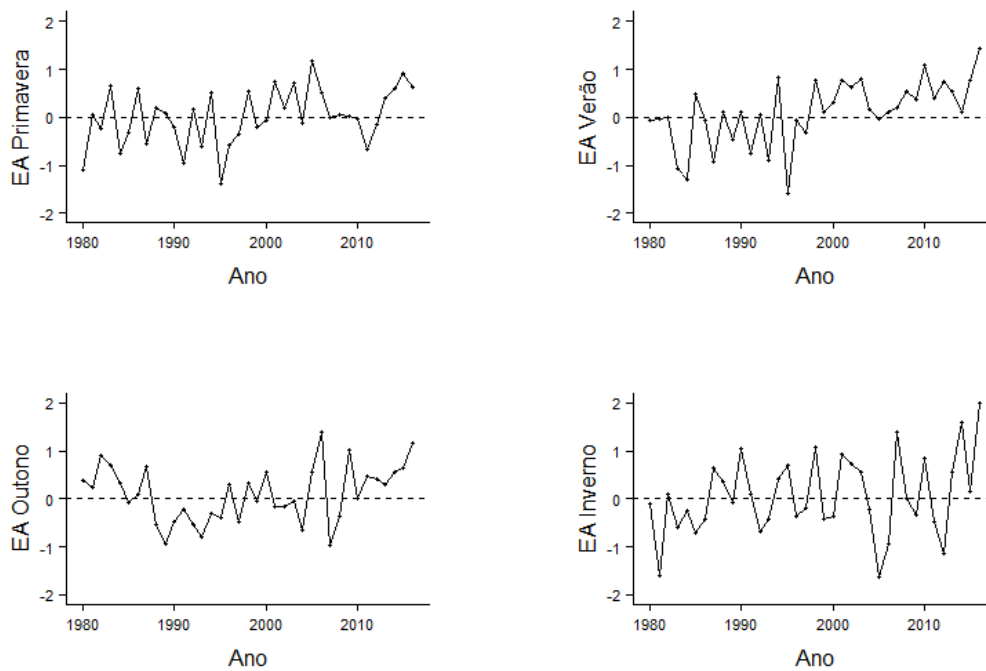


Figura 3.6 – Médias sazonais de *East Atlantic pattern* entre 1980 e 2016.

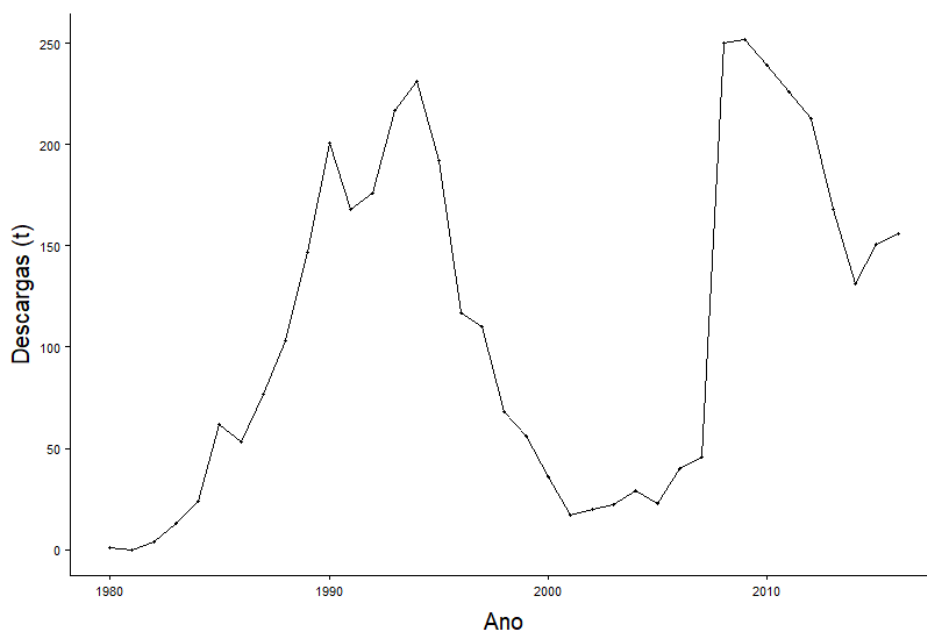


Figura 3.7 – Média anual das descargas de *Beryx decadactylus* entre 1980 e 2016.

Os fatores extrínsecos incluídos no modelo final foram o índice NAO de forma linear e curvilíneo (quadrática), e a temperatura em profundidade de forma curvilínea (quadrática) (Tabela 3.4). Estas funções demonstraram que, quer o índice NAO, quer a temperatura em profundidade têm um efeito positivo no crescimento do otólito até à média registada desses fatores, passando a ter um efeito negativo no crescimento acima da média dos valores dos dois fatores (Figura 3.8).

Tabela 3.4 – Melhores componentes de variância do modelo aleatório e fixo

| Efeitos aleatórios | Variância | Desvio Padrão | Correlação |
|--------------------------------|------------|---------------|------------|
| ID Peixe | 0,040 | 0,201 | - |
| Ano | 0,035 | 0,187 | - |
| Idade ID Peixe | 0,000 | 0,017 | 0,26 |
| Residual | 0,0462 | 0,215 | - |
| Efeitos fixos | Estimativa | Desvio Padrão | t-value |
| Interceção | -2,402 | 0,020 | -119,418 |
| Idade | -0,495 | 0,019 | -25,514 |
| IAC | -0,007 | 0,004 | -1,951 |
| NAO verão | 0,015 | 0,010 | 1,514 |
| NAO verão ² | -0,038 | 0,013 | -3,034 |
| Temperatura verão ² | -0,151 | 0,064 | -2,351 |

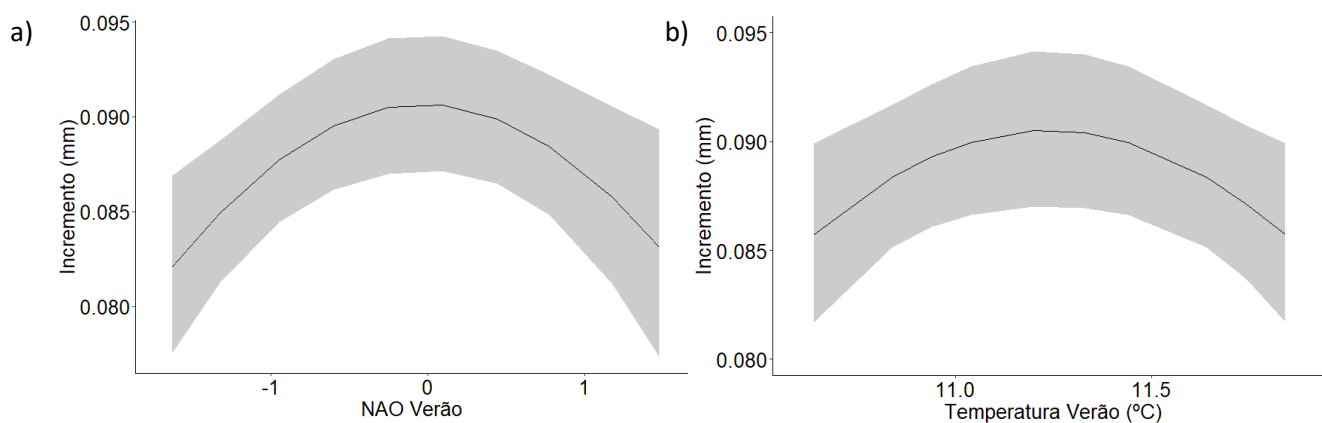


Figura 3.8 –Efeito de a) índice NAO e b) temperatura em profundidade (400-800 m) no crescimento do otólito de *Beryx decadactylus*

4. Discussão

No presente estudo foi possível desenvolver uma biocronologia de taxas de crescimento anuais de *B. decadactylus*, uma espécie de profundidade que tem uma grande importância económica na região dos Açores. Esta série temporal baseada em larguras de incrementos de otólitos abrangeu 38 anos (1978-2016) permitindo assim a observação contínua da variação de crescimento de *B. decadactylus* ao longo de quase 4 décadas. A abordagem utilizando modelos mistos permitiu a partição apropriada das diferentes fontes de variação de crescimento e a avaliação das respostas ecológicas desta espécie. Os resultados obtidos mostraram que a variação do crescimento de *B. decadactylus* foi fortemente influenciada por fatores intrínsecos, dos quais se destacam a idade e a idade à captura, e por fatores extrínsecos ambientais, neste caso a temperatura em profundidade e o índice NAO.

A idade e a idade à captura foram os preditores intrínsecos que mais afetaram o crescimento. Como esperado, a idade que um indivíduo tinha quando o incremento foi formado teve uma influência significativa na taxa de crescimento, revelando uma relação negativa, onde ao longo do tempo, os indivíduos têm um crescimento cada vez menor (Izzo et al., 2019). A idade à captura demonstra, também, uma relação negativa com o crescimento evidenciando uma seletividade baseada na taxa de crescimento. Isto quer dizer que, peixes com um crescimento mais acelerado não ficam tão velhos como os indivíduos com um crescimento mais lento. Existem várias explicações possíveis para este efeito como, a possibilidade de que indivíduos com um crescimento mais rápido estejam sujeitos a uma captura mais prematura, sugerindo uma possível seletividade das artes de pesca utilizadas, em que os peixes de crescimento mais acelerado atingem um tamanho considerável para a pesca num menor espaço de tempo (Morrongiello & Thresher, 2015; Izzo et al., 2019). Outra explicação prende-se com a maior necessidade de energia que os peixes de crescimento mais rápido têm para colmatar os requisitos nutricionais, o que os torna mais vulneráveis a ser capturados devido à sua atividade mais intensa e exposição à pesca (Werner & Ahnolt, 1993; Biro & Post, 2008). O sexo também foi incluído inicialmente, mas foi demonstrado que não havia diferenças significativas no crescimento entre os dois sexos, não sendo incluído no modelo final. Isto está em linha com os resultados de Isidro (1996) que também não encontrou diferenças no crescimento entre os machos e as fêmeas desta espécie.

As variações interanuais de crescimento do imperador demonstraram uma grande variabilidade, destacando-se os anos 1994 e 2011, com um crescimento menor que a média. A diminuição do crescimento pode ter a influência da grande pressão de pesca nesses anos, que se verificou com um maior número de descargas. Este maior volume de pesca pode ter impactado negativamente o crescimento da espécie nesses anos. Podendo ainda nestes anos haver mais indivíduos, gerando uma maior competição pelos recursos que existem disponíveis no meio, como o alimento, refletindo-se num maior volume de descargas de imperador nas lotas dos Açores. As

descargas, servido de *proxy* para a biomassa desta espécie, acabaram por não ser um dos preditores mais influentes para o crescimento do imperador. Por sua vez os modelos utilizados demonstraram que os preditores extrínsecos que mais influenciam o crescimento do imperador são o índice NAO de verão e a temperatura em profundidade também de verão.

A NAO é o modo principal de variabilidade da pressão ao nível do mar no Norte do Oceano Atlântico. O padrão espacial da NAO consiste num dipolo com orientação aproximada Norte/Sul com um dos centros localizado sobre a Islândia e o outro na zona dos Açores (Hurrell et al., 2003). A NAO tem uma grande influência no clima da Europa e na parte leste da América do Norte (Hurrell, 1995; Andrade et al., 2008; Knight et al., 2009; Iglesias et al., 2014), e também na região dos Açores (Andrade et al., 2008). Na fase positiva da NAO, que ocorre com um anticiclone forte nos Açores, as temperaturas na Europa tendem estar acima do normal. Com um anticiclone fraco nos Açores (fase negativa da NAO) há uma tendência para temperaturas mais frias e ainda clima mais instável em termos de precipitação. Particularmente nos Açores, a fase negativa da NAO cria uma maior pressão atmosférica influenciando a ocorrência de mais eventos climatéricos extremos, como tempestades, maior precipitação e conseqüentemente alteração da temperatura local e menor índice fotovoltaico (Andrade et al., 2008; Iglesias et al., 2014). Estas conseqüências podem contribuir para o distúrbio do meio marinho, principalmente nas cadeias alimentares existentes (Danovaro et al., 2017). Durante períodos de NAO positiva ocorre uma diminuição da frequência de tempestades e precipitação, tendo como conseqüência uma subida da temperatura à superfície (Hurrell et al., 2003). O aumento da temperatura no verão pode ter impactos no ciclo de produtividade da superfície do mar numa região temperada. Este ciclo é caracterizado pelo desenvolvimento de fitoplâncton na primavera, seguindo-se uma estratificação térmica, esta última, pode levar à exaustão de nutrientes e posterior morte do fitoplâncton durante o verão e o outono (Brown et al., 2010; Amorim et al., 2017; Vidal et al., 2017).

Ao longo dos anos tem existido uma discrepância cada vez maior entre valores negativos e positivos do índice NAO de verão, que são recorrentes desde o século XVIII (Folland et al., 2009), e o aumento de temperatura verificado ser cada vez maior. Os valores obtidos nos resultados demonstram que valores de NAO mais próximos de 0 são os mais propícios para o crescimento do imperador, algo que tem tendência a não ocorrer com frequência ao longo dos anos. Os valores próximos de 0 indicam um ponto intermédio da pressão atmosférica que se faz sentir no local de estudo resultando em menor frequência de tempestades e temperaturas médias estáveis (Andrade et al., 2008) que podem ser mais benéficas para o imperador, refletindo-se num maior crescimento.

Os resultados demonstram que uma temperatura em profundidade perto dos 11,25°C propicia um maior crescimento. A temperatura do fundo do oceano é bastante constante, tal como praticamente todas as interações existentes nele, físicas e químicas (Levin & Le Bris, 2015). Embora as espécies que aí habitam estejam adaptadas para sobreviver nesse ambiente, e muitas

delas tenham de ter plasticidade suficiente para rápidas e curtas mudanças de ambiente. O mesmo não se verifica a longo prazo, muito por causa da estabilidade existente nas interações entre espécies e o ambiente, uma alteração de poucas décimas de grau podem significar um decréscimo do crescimento individual (Atkinson, 1994; Levin & Le Bris, 2015). Isto pode, em parte, estar relacionado com o facto de a influência da temperatura não ser direta, mas sim indireta, ou seja, afeta a espécie no seu modo de vida, como na alimentação, com a alterações na cadeia trófica, com a introdução de novos predadores e/ou competidores, ou nas interações inter-espécies (Pörtner & Peck, 2010; Nguyen et al., 2015).

As espécies de profundidade estão intimamente dependentes da produção primária existente mais à superfície, principalmente em mar aberto, onde o *upwelling* é inexistente. A migração vertical torna-se assim bastante frequente em diversas espécies, podendo essas espécies ser predadoras, presas, ou ambas (Nguyen et al., 2015; Danovaro et al., 2017), tal como a migração de algumas espécies de presas para águas mais fundas e a deposição de matéria orgânica, que acaba por se depositar no fundo marinho, viva ou morta (Nguyen et al., 2015). As informações sobre a alimentação do imperador são poucas, mas suficientes para que se obtenha uma pequena noção geral de como o aumento de temperatura pode afetar negativamente a cadeia trófica da qual o imperador depende. O modo de alimentação do imperador também é um pouco difuso devido à falta de informação. Contudo, devido as semelhanças com *Beryx splendens* e pelo estudo de conteúdos estomacais efetuado por Dürr & González (2002) pode-se assumir que a alimentação do primeiro consiste principalmente em outros peixes, podendo também consumir crustáceos e cefalópodes (Dürr & González, 2002; FAO, 2016). É possível também perceber que o imperador efetua, na sua maioria, migrações verticais e pode também alimentar-se oportunisticamente de matéria morta no fundo (Dürr & González, 2002; Nguyen et al., 2015; Porteiro & Sutton, 2007). Sendo uma espécie principalmente piscívora, o imperador depende diretamente do estado do *stock* de outras espécies de peixe e, extrapolando a informação sobre modo de alimentação de *B. splendens*, pode alimentar-se também de micronekton da camada de dispersão profunda (Porteiro & Sutton, 2007). O micronekton da camada de dispersão profunda por sua vez depende, na sua maioria, diretamente da produtividade primária, pois é composto por consumidores de produtores primários (Brown et al., 2010; Irigoien et al., 2014). O aumento da temperatura tem revelado uma influência negativa na produção primária (Brown et al., 2010), que consequentemente afeta os consumidores que dela dependem, diminuindo o crescimento do imperador e, por sua vez a sua sobrevivência nestes *habitats*.

A possível intrusão de novos competidores na cadeia trófica em que se insere o imperador, através do aumento de temperatura de fundo, pode ser outro fator importante que influencia o crescimento do imperador. Este aumento, pode tornar certos *habitats* mais propícios do ponto de vista térmico e levar à colonização destas águas, outrora frias demais para algumas espécies, e aumentar a competição entre diferentes espécies, inclusive o imperador (Danovaro et

al., 2017). A competição pelos recursos existentes pode levar à escassez de alimento, que pode afetar negativamente o crescimento do imperador.

O aumento da temperatura em profundidade, a alteração do pH dos oceanos e consequentemente, a alteração dos valores do oxigénio difundido no fundo marinho (Hoegh-Guldberg et al., 2014; Gobler & Baumann, 2016) podem também ser fatores que influenciam o crescimento do imperador. Esta alteração da condição do oxigénio dissolvido, pode contribuir para a alteração do ritmo de crescimento individual, desacelerando-o (Bœuf & Payan, 2001). Locais onde a pesca é um dos meios de subsistência das comunidades, como arquipélagos e zonas costeiras, podem sofrer consequências socioeconómicas com estas alterações, como a diminuição dos *stocks* pesqueiros, alteração das cadeias alimentares dos peixes com a introdução de novos predadores ou a migração dos *stocks* para locais onde tenham uma temperatura ótima mais frequente (Danovaro et al., 2017).

A importância de *B. decadactylus* na região dos Açores é muito grande uma vez que esta região é responsável pela maior parte da captura deste pescado ao nível nacional. Sendo assim, as alterações que afetem o seu crescimento, ou mesmo a sua sobrevivência, poderão ter repercussões graves na economia local. Sendo uma espécie de profundidade, está inserida num meio estabilizado, mas de grandes extremos (Danovaro et al., 2017). Um dos pontos que pode ajudar a complementar este estudo é o conhecimento mais aprofundado sobre a biologia e ecologia da espécie. Embora seja uma espécie comercialmente importante, uma boa parte das informações referem-se a *Beryx splendens*, uma espécie muito próxima. Num futuro estudo a inclusão de outras variáveis ambientais (e.g. concentração de oxigénio e a produção primária) em conjunto com mais informação sobre a biologia e ecologia da espécie, poderá resultar em respostas mais concretas no conhecimento dos impactos das alterações climáticas no crescimento do imperador.

Ainda assim, foi possível chegar a conclusão de que esta espécie de profundidade, está bastante vulnerável às alterações climáticas verificadas um pouco por todo o planeta. Com as mudanças ambientais do planeta pode-se constatar a alteração de meios estáveis, extinção de espécies milenares e de grande importância económica de diversas partes do globo. Este estudo cumpriu os pressupostos a que se comprometeu, deixando bem clara a importância de estudos com otólitos e biocronologias no âmbito das alterações climáticas.

5. Referências Bibliográficas

- Aboim, M. A., (2005). Population genetics and evolutionary history of some deep-sea demersal fishes from the Azores-North Atlantic. Tese de Doutorado, University of Southampton, U.K.
- Allen, M. R., Dube, O. P., Solecki, W., Aragón-Durand, F., Cramer, Humphreys, W., S., Kainuma M., Kala, J., Mahowald N., Mulugetta, Y., Perez, R., Wairiu, M., Zickfeld, K., (2018), Framing and Context. In: Masson-Delmotte, V., Zhai, P., Pörtner, H. O., Roberts, D., Skea J., Shukla, P. R., Pirani, A., Moufouma-Okia W., Péan C., Pidcock R., Connors S., Matthews, J. B. R., Chen, Y., Zhou, X., Gomis, M. I., Lonnoy, E., Maycock, T., Tignor, M., Waterfield, T. (eds.), Global warming of 1.5°C. An IPCC Special Report on the impacts of global warming of 1.5°C above pre-industrial levels and related global greenhouse gas emission pathways, in the context of strengthening the global response to the threat of climate change, sustainable development, and efforts to eradicate poverty, World Meteorological Organization, Geneva, Switzerland.
- Alley, R. B., Marotzke, J., Nordhaus, W. D., Overpeck, J. T., Peteet, D. M., Pielke, Jr. R. A., Pierrehumbert, R. T, Rhines, P. B., Stocker, T. F., Talley, L. D., Wallace, J. M., (2003). Abrupt Climate Change. *Science*, 299, 2005-2010.
- Andrade, C., Trigo, R. M., Freitas, M. C., Gallego, M. C., Borges, P., Ramos, A. M., (2008). Comparing historic records of storm frequency and the North Atlantic Oscillation (NAO) chronology for the Azores region. *The Holocene*, 18 (5), 745-754.
- Amorim, P., Perán, A. D., Pham, C. K., Juliano, M., Cardigos, F., Tempera, F. Morato, T., (2017). Overview of the Ocean Climatology and Its Variability in the Azores Region of the North Atlantic Including Environmental Characteristics at the Seabed. *Frontiers in Marine Science*, 4 (56).
- Atkinson, D., (1994). Temperature and organism size: a biological law for ectotherms? *Advances in Ecological Research*. 25, 1-58.
- Assis, C. A., (2000). Estudo morfológico dos otólitos *sagitta*, *asteriscus* e *lapillus* de teleósteos (Actinopterygii, Teleostei) de Portugal Continental – sua aplicação em estudos de filogenia, sistemática e ecologia. Tese de Doutorado, Universidade de Lisboa, Portugal.
- Bala, G., (2013). Digesting 400 ppm for global mean CO₂ concentration. *Current Science*, 104 (11). 1471-1472.
- Barrow, J., Ford, J., Day, R., Morrongiello, J., (2017). Environmental drivers of growth and predicted effects of climate change on a commercially important fish, *Platycephalus laevigatus*. *Marine Ecology Progress Series*, 598, 201-212.
- Baudron, A. R., Needle, C. L., Rijnsdorp, A. D., and Marshall, C. T., (2014). Warming temperatures and smaller body sizes: synchronous changes in growth of North Sea fishes. *Global Change Biology*, 20 (4), 1023-1031.
- Bedford, B. C., (1983). A method for preparing sections of large numbers of otoliths embedded in black polyester resin. *ICES Journal of Marine Science*, 41 (1), 4-12.

- Bellard, C., Bertelsmeier, C., Leadley, P., Thuiller, W., Courchamp, F., (2012). Impacts of climate change on the future of biodiversity. *Ecology Letters*, 15, 365-377.
- Biro, P. A., Post, J. R., (2008). Rapid depletion of genotypes with fast growth and bold personality traits from harvested fish populations. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 105 (8), 2919-2922.
- Black, B. A., Boehlert, G. W., Mary, M., Yoklavich, M. M., (2005). Using tree-ring crossdating techniques to validate annual growth increments in long-lived fishes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 62 (10), 2277-2284.
- Black, B. A., Gillespie, D. C., MacLellan, S. E., Hand, C. M., (2008). Establishing highly accurate production-age data using the tree-ring technique of crossdating: a case study for Pacific geoduck (*Panopea abrupta*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 65 (12), 2572-2578.
- Black, B. A., von Biela, V. R., Zimmerman, C. E., (2013). Lake trout otolith chronologies as multidecadal indicators of high-latitude freshwater ecosystems. *Polar Biology*, 36, 147-153.
- Blanchard, J. L., Dulvy, N. K., Jennings, S., Ellis, J. R., Pinnegar, J. K., Tidd, A., and Kell, L. T., (2005). Do climate and fishing influence size-based indicators of Celtic Sea fish community structure? *ICES Journal of Marine Science*, 62 (3), 405-411.
- Boehlert, G. W., Yoklavich, M. M., Chelton, D. B., (1989). Time Series of Growth in the Genus *Sebastes* from the Northeast Pacific Ocean. *Fishery Bulletin*, 87 (4).
- Bœuf, G., Payan, P., (2001). How should salinity influence fish growth? *Comparative Biochemistry and Physiology Part C*, 130 (4), 411-423.
- Brett, J. R., (1979). Environmental Factors and Growth. *Bioenergetics and Growth*, 599-675.
- Brown, C. J., Fulton, E. A., Hobday, A. J., Matear, R. J., Possingham, H. P., Bulman, C., Christensen, V., Forrest, R. E., Gehrke, P. C., Gribble, N. A., Griffiths, S. P., Lozano-Montes, H., Martin, J. M., Metcalf, S., Okey, T. A., Watson, R., Richardson, A. J., (2010). Effects of climate-driven primary production change on marine food webs: implications for fisheries and conservation. *Global Change Biology*, 16 (4), 1194-1212.
- Campana, S. E., (1983). Calcium deposition and otolith check formation during periods of stress in coho salmon, *Oncorhynchus kisutch*. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology*, 75 (2), 215-220.
- Campana, S. E., Nielson, J. D., (1985) Microstructure of fish otoliths. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 42, 1014-1032.
- Campana, S. E., (1990). How Reliable are Growth Back-Calculations Based on Otoliths? *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 47 (11), 2219-2227.
- Campana, S. E., Casselman, J. M. (1993). Stock Discrimination Using Otolith Shape Analysis. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 50 (5), 1062-1083.
- Campana, S. E., (1999). Chemistry and composition of fish otoliths: pathways, mechanisms and applications. *Marine Ecology Progress Series*, 188, 263-297.

- Campana S. E., Thorrold S.R., (2001) Otoliths, increments, and elements: keys to a comprehensive understanding of fish populations? *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science*, 58, 30-38.
- Campana, S. E., (2005). Otolith science entering the 21st century. *Marine and Freshwater Research*, 56 (5), 485-495.
- Carton, J. A., Chepurin, G.A., Chen, L., (2018). SODA3: A New Ocean Climate Reanalysis. *Journal of Climate*, 31, 6967-6983.
- Cheung, W. W. L., Sarmiento, J. L., Dunne, J., Frölicher, T. L., Lam, V. W. Y., Deng Palomares, M. L., Watson, R., Pauly, D., (2012). Shrinking of fishes exacerbates impacts of global ocean changes on marine ecosystems. *Nature Climate Change*, 3 (3), 254-258.
- Chust, G., Allen, J. I., Bopp, L., & Schrum, C., (2014). Biomass changes and trophic amplification of plankton in a warmer ocean. *Global Change Biology* 20 (7), 2124-2139.
- Costanza, R., d'Arge, R., de Groot, R., Farber, S., Grasso, M., Hannon, B., Limburg, K., Naeem, S., O'Neill, R. V., Paruelo, J., Raskin., R. G., Sutton, P., van den Belt, M., (1997). The value of the world's ecosystem services and natural capital. *Nature*, 387, 253-260.
- Cuveliers, E.L., Bolle, L. J., Volckaert, F. A. M, Maes., G. E., (2009). Influence of DNA isolation from historical otoliths on nuclear-mitochondrial marker amplification and age determination in an overexploited fish, the common sole (*Solea solea* L.). *Molecular Ecology Resources*, 9 (3), 725-32.
- Danovaro, R., Corinaldesi, C., Dell'Anno, A., Snelgrove, P. V. R., (2017). The deep-sea under global change. *Current Biology*, 27 (11), 461-465.
- Dürr, J., González J. A., (2002). Feeding habits of *Beryx splendens* and *Beryx decadactylus* (Berycidae) off the Canary Islands. *Fisheries Research*, 54, 363-374.
- Doney, S. C., Ruckelshaus, M., Duffy, J. E., Barry, J. P., Chan, F., English, C. A., Galindo, H. M., Grebmeier, J. M., Hollowed, A. B., Knowlton, N., Polovina, J., Rabalais, N.N., Sydeman, W. J., Talley, L. D., (2012). Climate Change Impacts on Marine Ecosystems. *Review of Marine Science*, 4, 11-37.
- Dzaugis, M. P., Allman, R. J., Black, B. A., (2017) Importance of the spring transition in the northern Gulf of Mexico as inferred from marine fish biochronologies. *Marine Ecology Progress Series*, 565, 149-162.
- Elsdon, T. S., Gillanders, B. M., (2006). Temporal variability in strontium, calcium, barium, and manganese in estuaries: Implications for reconstructing environmental histories of fish from chemicals in calcified structures. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 66, 147-156.
- FAO, (2016). Global review of alfoncino (*Beryx* spp.), their fisheries, biology and management, by Ross Shotton., FAO Fisheries and Aquaculture Circular, No. 1084, Rome, Italy.
- Figueira, W. F., Booth, D. J., (2010). Increasing ocean temperatures allow tropical fishes to survive overwinter in temperate waters, *Global Change Biology*, 16, 506-516
- Folland, C. K., Knight, J., Linderholm, H. W., Fereday, D., Ineson, S., Hurrell, J. W. (2009). The Summer North Atlantic Oscillation: Past, Present, and Future. *Journal of Climate*, 22 (5), 1082–1103.

- Fox, J., (2003). Effect Displays in R for Generalised Linear Models. *Journal of Statistical Software*, 8(15), 1-27. URL: <http://www.jstatsoft.org/v08/i15/>.
- Friess, C., Sedberry, G. R., (2010). Age, growth, and spawning season of red bream (*Beryx decadactylus*) off the southeastern United States. *Fishery Bulletin*, 109, 20-33.
- Gattuso J., Magnan A. K., Bopp L., Cheung W. W., Duarte C., Hinkel J., Mcleod E., Micheli F., Oschlies A., Williamson P., Billé R., Chalastani V., Gates R. D., Irisson J., Middelburg, J. J., Poertner, H. O., Rau G., (2018). Ocean solutions to address climate change and its effects on marine ecosystems. *Frontiers in Marine Science*, 5, 337.
- Gobler, C. J., Baumann, H., (2016). Hypoxia and acidification in ocean ecosystems: coupled dynamics and effects on marine life. *Biology Letters*, 12 (5).
- Guyette, R. P., Rabeni, C. F., (1995). Climate response among growth increments of fish and trees. *Oecologia*, 104 (3), 272-279.
- Harley C. D. G., Hughes A. R., Hultgren K., Miner B., Sorte C. J., Thornber C., Rodriguez L., Tomanek L., Williams S. L., (2006). The impacts of climate change in coastal marine systems. *Ecology Letters*, 9, 228-241.
- Helser, T. E., Lai, H., Black, B. A., (2012). Bayesian hierarchical modeling of Pacific geoduck growth increment data and climate indices. *Ecological Modelling*, 247, 210-220.
- Heino, M., Godø, O. R., (2002). Fisheries-induced selection pressures in the context of sustainable fisheries. *Bulletin of Marine Science*, 70 (2), 639-656.
- Hoegh-Guldberg, O., Bruno, J. F., (2010). The Impact of Climate Change on the World's Marine Ecosystems. *Science*, 328, 1523-1528
- Hoegh-Guldberg, O., Cai, R., Poloczanska, E. S., Brewer, P.G., Sundby, S., Hilmi, K., Fabry, V. J., Jung, S., (2014). The Ocean. In: *Climate Change 2014: Impacts, Adaptation, and Vulnerability. Part B: Regional Aspects. Contribution of Working Group II to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel*, Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA, 1655-1731.
- Hoegh-Guldberg, O., Poloczanska, E. S., (2017) Editorial: The Effect of Climate Change across Ocean Regions. *Frontiers in Marine Science*, 4 (361).
- Hopkins, K. D. (1992). Reporting Fish Growth: A Review of the Basics. *Journal of the World Aquaculture Society*, 23 (3), 173-179.
- Hughes, L., (2000). Biological consequences of global warming: is the signal already apparent? *Trends in Ecology & Evolution*, 15 (2), 56-61.
- Hurrell, J. W., (1995). Decadal Trends in the North Atlantic Oscillation: Regional Temperatures and Precipitation. *Science*, 269 (5224), 676-679.
- Hurrell, J. W., Kushnir, Y., Ottersen, G., Visbeck, M., (2003). The North Atlantic Oscillation: Climatic Significance and Environmental Impact. *American Geophysical Union*, 134.
- Instituto Nacional de Estatística, I.P., (2019). *Estatísticas de Pesca 2018*, Lisboa, Portugal.
- Iglesias, I., Lorenzo, M. N., Taboada, J. J., (2014). Seasonal predictability of the East Atlantic pattern from sea surface temperatures. *PLoS One*, 9.

- IPCC, (2014) Climate change 2014: synthesis report Contribution of Working Groups I, II and III to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change, IPCC, Geneva.
- Irigoiien, X., Klevjer, T.A., Rostad, A., Martinez, U., Boyra, G., Acuna, J.L., Bode, A., Echevarria, F., Gonzalez-Gordillo, J.I., Hernandez-Leon, S., Agusti, S., Aksnes, D. L., Duarte, C. M., Kaartvedt, S., (2014). Large mesopelagic fishes biomass and trophic efficiency in the open ocean. *Nature Communications*, 5, 3271.
- Isidro, E., (1996). Biology and population dynamics of selected demersal fish species of the Azores Archipelago. Tese de Doutoramento, University of Liverpool, U.K.
- Jobling, M. (1996). Temperature and growth: modulation of growth rate via temperature change. In Wood, McDonald, C. M., Global D. G., warming: Implications for Freshwater and Marine Fish (eds), Cambridge University Press, Cambridge, 225–253
- Krug, H., Carvalho, D., González J.A., (2010). Age and growth of the alfonsino *Beryx decadactylus* (Cuvier, 1829) from the Azores, Madeira and Canary Islands, based on historical data. *Arquipelago, Life and Marine Sciences*, 28, 25-31.
- Kweku, D., Bismark, O., Maxwell, A., Desmond, K., Danso, K., Oti-Mensah, E., Quachie, A., Adormaa, B., (2018). Greenhouse Effect: Greenhouse Gases and Their Impact on Global Warming. *Journal of Scientific Research and Reports*, 17 (6), 1-9.
- Laws, A. N., (2017). Climate change effects on predator-prey interactions. *Current Opinion in Insect Science*, 23, 28-34.
- Lester, N. P., Shuter, B. J., Abrams, P. A., (2004). Interpreting the von Bertalanffy model of somatic growth in fishes: the cost of reproduction. *Proceedings of the Royal Society B, Biological Sciences*, 271 (1548), 1625-1631.
- Levin, L. A., Le Bris, N., (2015). The deep ocean under climate change. *Science*, 350 (6262), 766-768.
- Maul, G. E., (1990). Berycidae. p. 626. In Quero, J. C., Hureau, J. C., Karrer, C., Post, A., Saldanha L., (eds.) Checklist of the fishes of the eastern tropical Atlantic (CLOFETA). JNICT, Lisbon; SEI, Paris and UNESCO, Paris, 2.
- Mazerolle, M. J., (2020). AICcmodavg: Model selection and multimodel inference based on (Q)AIC(c). R package version 2.3-1, <https://cran.r-project.org/package=AICcmodavg>
- Menezes, G. M., Sigler, M. F., Silva, H. M., Pinho, M. R., (2006). Structure and zonation of demersal fish assemblages off the Azores Archipelago (mid-Atlantic). *Marine Ecology Progress Series*, 324, 241-260.
- Morrongiello, J. R., Crook, D. A., King, A. J., Ramsey, D. S. L., Brown, P., (2011). Impacts of drought and predicted effects of climate change on fish growth in temperate Australian lakes. *Global Change Biology* 17 (2), 745-755.
- Morrongiello, J. R., Thresher, R. E., Smith, D. C., (2012) Aquatic biochronologies and climate change. *Nature Climate Change*, 2, 849-857.
- Morrongiello, J. R., Walsh, C. T., Gray, C. A., Stocks, J. R., Crook, D. A., (2014). Environmental change drives long-term recruitment and growth variation in an estuarine fish. *Global Change Biology*, 20 (6), 1844-1860

- Morrongiello, J. R., Thresher, R. E., (2015). A statistical framework to explore ontogenetic growth variation among individuals and populations: a marine fish example. *Ecological Monographs*, 85 (1), 93-115.
- Nakagawa, S., Johnson, P. C. D., Schielzeth, H., (2017). The coefficient of determination R^2 and intra-class correlation coefficient from generalized linear mixed-effects models revisited and expanded. *Journal of the Royal Society Interface*, 14 (20170213).
- Nielsen, E. E. Hansen, M. M., (2008). Waking the dead: the value of population genetic analyses of historical samples. *Fish and Fisheries*, 9 (4), 450-461.
- Ong, J. J., Rountrey, A. N., Meeuwig, J. J., Newman, S. J., Zinke, J., Meekan, M. G., (2015). Contrasting environmental drivers of adult and juvenile growth in a marine fish: implications for the effects of climate change. *Scientific Reports*, 5 (10859).
- Ong, J. J. L., Rountrey, A. N., Zinke, J., Meeuwig, J. J., Grierson, P. F., O'Donnell, A. J., Newman, S. J., Lough, J.M., Trougan, M., Meekan, M. G., (2016). Evidence for climate-driven synchrony of marine and terrestrial ecosystems in northwest Australia. *Global Change Biology*, 22 (8), 2776–2786.
- Pannella, P., (1971). Fish Otoliths: Daily Growth Layers and Periodical Patterns. *Science*, 173 (4002), 1124-1127.
- Perry, A. L., Low, P. J., Ellis, J. R., Reynolds, J. D., (2005) Climate Change and Distribution Shifts in Marine Fishes. *Science*, 308 (5730), 1912-1915.
- Porteiro, F. M., Sutton, T., (2007). Midwater Fish Assemblages and Seamounts. 6, 101-116 in Pitcher, T. J., Morato, T., Hart, P. J. B., Clark, M. R., Haggan, N., Santos, R.S., (eds), *Seamounts: Ecology, Conservation and Management*. Fish and Aquatic Resources Series, Blackwell, Oxford, UK.
- Pörtner, H. O., Knust, R. (2007). Climate change affects marine fishes through the oxygen limitation of thermal tolerance. *Science*, 315 (5808), 95-97.
- Poloczanska, E. S., Burrows, M. T., Brown, C. J., García Molinos, J., Halpern, B. S., Hoegh-Guldberg, O., Sydeman, W. J., (2016). Responses of Marine Organisms to Climate Change across Oceans. *Frontiers in Marine Science*, 3 (62).
- Reis-Santos, P., Gillanders, B. M., Tanner, S. E., Vasconcelos, R. P., Elsdon, T. S., Cabral, H. N., (2012). Temporal variability in estuarine fish otolith elemental fingerprints: Implications for connectivity assessments. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 112, 216-224.
- Reis-Santos, P., Vasconcelos, R. P., Tanner, S. E., Fonseca, V. F., Cabral, H. N., Gillanders, B. M., (2018). Extrinsic and intrinsic factors shape the ability of using otolith chemistry to characterize estuarine environmental histories. *Marine Environmental Research*, 140, 332-341.
- Root, T. L., Price, J. T., Hall, K. R., Schneider, S. H. (2003). Fingerprints of global warming on wild animals and plants, *Nature*, 421, 57-60.
- Rountrey, A. N., Coulson, P. G., Meeuwig, J. J., Meekan, M., (2014). Water temperature and fish growth: otoliths predict growth patterns of a marine fish in a changing climate. *Global Change Biology*, 20 (8), 2450-2458.

- Schlosser, I. J., (1991). Stream Fish Ecology: A Landscape Perspective. *BioScience*, 41 (10), 704-712.
- Schramm, H. L., (1989). Formation of *Annuli* in Otoliths of Bluegills. *Transactions of the American Fisheries Society*, 118, 546-555.
- Scheffers, B. R., De Meester, L., Bridge, T. C. L., Hoffmann, A. A., Pandolfi, J. M., Corlett, R. T., Butchart S. H., Pearce-Kelly, P., Kovacs, K. M., Dudgeon, D., Pacifici, M., Rondinini, C., Foden, W. B., Martin, T. G., Mora, C., Bickford, D., Watson., J. E. M., (2016). The broad footprint of climate change from genes to biomes to people. *Science*, 354 (6313).
- Smoliński, S., Mirny, Z., (2017). Otolith biochronology as an indicator of marine fish responses to hydro climatic conditions and ecosystem regime shifts. *Ecology Indicators*. 79, 286-294.
- Solomon, S., Plattner G., Knutti, R., Friedlingstein, P., (2008). Irreversible climate change due to carbon dioxide emissions. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 106 (6). 1704-1709.
- Tanner, S. E., Vasconcelos, R. P., Cabral, H. N., Thorrold, S. R., (2012). Testing an otolith geochemistry approach to determine population structure and movements of European hake in the northeast Atlantic Ocean and Mediterranean Sea. *Fisheries Research*, 125-126, 198-205.
- Tanner, S. E., Reis-Santos P., Vasconcelos, R. P., França, S., Thorrold S. R., Cabral, H. N., (2012). Otolith geochemistry discriminates among estuarine nursery areas of *Solea solea* and *S. senegalensis* over time. *Marine Ecology Progress Series*, 452, 193-203.
- Tanner, S. E., Reis-Santos, P., Vasconcelos, R. P., Thorrold, S. R., Cabral, H. N., (2013). Population connectivity of *Solea solea* and *Solea senegalensis* over time. *Journal of Sea Research*, 76, 82-88.
- Tanner, S. E., Reis-Santos P., Cabral, H. N., (2016). Otolith chemistry in stock delineation: A brief overview, current challenges and future prospects. *Fisheries Research*, 173, 206-213.
- Tanner, S. E., Vieira, A. R., Vasconcelos, R. P., Dores, S., Azevedo, M., Cabral, H. N., Morrongiello, J. R., (2019). Regional climate, primary productivity and fish biomass drive growth variation and population resilience in a small pelagic fish. *Ecological Indicators*, 103, 530-541.
- Tonn, W. M., (1990). Climate Change and Fish Communities: A Conceptual Framework. *Transactions of the American Fisheries Society*, 119 (2), 337-352.
- Van der Sleen, P., Dzaugis, M. P., Gentry, C., Hall, W. P., Hamilton, V., Helser, T. E., Matta, M. E., Underwood, C. A., Zuercher, R., Black, B. A., (2016). Long-term Bering Sea environmental variability revealed by a centennial-length biochronology of Pacific Ocean perch *Sebastes alutus*. *Climate Research*, 71 (1), 33-45.
- Vasconcelos, R. P., Reis-Santos, P., Tanner, S., Maia, A., Latkoczy, C., Günther, D., Costa, M.J., Cabral, H., (2008). Evidence of estuarine nursery origin of five coastal fish species along the Portuguese coast through otolith elemental fingerprints. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 79, 317-327.

- Vidal, T., Calado, A. J., Moita, M. T. Cunha, M. R., (2017). Phytoplankton dynamics in relation to seasonal variability and upwelling and relaxation patterns at the mouth of Ria de Aveiro (West Iberian Margin) over a four-year period. *PLoS One*, 12.
- Volpedo, A. V., Cirelli, A. F., (2006). Otolith chemical composition as a useful tool for sciaenids stock discrimination in Southwestern Atlantic, *Scientia Marina*, 70 (2), 325-334.
- Waples, R. S., Audzijonyte, A., (2016). Fishery-induced evolution provides insights into adaptive responses of marine species to climate change. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 14 (4), 217-224.
- Wernberg, T., Russell, B. D., Thomsen, M. S., Gurgel, C. F., Bradshaw, C. J. A., Poloczanska, E. S., Connel, S. D., (2011). Seaweed Communities in Retreat from Ocean Warming. *Current Biology*, 21, 1828-1832.
- Werner, E. E., Ahnolt, B. R., (1993). Ecological consequences of the trade-off between growth and mortality rates mediated by foraging activity. *The American Naturalist*, 142, 242-272.
- Wickham, H., (2016). *ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis*. Springer-Verlag New York. ISBN 978-3-319-24277-4, <https://ggplot2.tidyverse.org>.
- Wright, P. J., Panfili, J., Morales-Nin, B., Geffen, A. J., (2002). Types of Calcified Structures, pp. 31-87. In Panfili, J., Pontual H., Troadec H., Wright P. J., (eds.) *Manual of Fish Sclerochronology*, Brest, France: Ifremer-IRD coedition.
- Zuur, A. F., Ieno, E. N., Walker, N. J., Saveliev, A. A., Smith, G. M., (2009). *Mixed Effects Models and Extensions in Ecology with R*. Springer, New York, USA.