

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

**ALTERAÇÕES DE LONGO PRAZO NA
ESTRUTURA E DINÂMICA POPULACIONAL
DA PESCADINHA *Macrodon atricauda*
(Günther, 1880) NO SUL DO BRASIL.**

LUIS GUSTAVO CARDOSO

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

Orientador: Prof. Manuel Haimovici

RIO GRANDE

Janeiro de 2014

AGRADECIMENTOS

Ao prof. Dr. Manuel Haimovici pelas lições e ensinamentos que transpassam a biologia pesqueira, pelo apoio e amizade ao longo dos últimos 7 anos e pela confiança depositada para analisar dados coletados com tanto esmero e esforço.

Aos membros da banca de acompanhamento Professores Dr. Lauro A. St. P. Madureira, Dr. Luiz Felipe C. Dumont e Dr. Paul G. Kinas pelas revisões, reuniões e conselhos sempre oportunos e aos membros da banca final composta ainda pelos Profs. Dr. Antônio O. A. da Silva e Dr. Marcelo C. Vasconcellos pelas revisões, comentários e sugestões sobre esta tese.

Ao meu filho Theo por, mesmo sem perceber, motivar a constante luta do dia a dia e proporcionar felicidades imensuráveis ao vê-lo crescer feliz e saudável.

À minha querida esposa Lara pelo amor, amizade, apoio incondicional e por me mostrar sempre uma visão otimista para tratar com os pequenos e grandes problemas.

À minha querida família, meu pai José, minha mãe Anita e ao meu irmão Mauro e sua esposa Dani pelo amor e carinho e pelo apoio incondicional nessa jornada de estudos.

Aos meus queridos Alexandre, Fátima e Lia, pelo apoio, carinho e amizade sempre incondicionais.

Aos meus amigos e colegas de laboratório, em especial ao Márcio pela amizade, parceria e ajuda com as amostragens, que não foram poucas, e processamento do material, além dos cafés e bate papos para descontrair.

Aos amigos antigos e recentes pelos bons momentos passados juntos.

A todos os colegas e amigos do PPGOB da FURG pelo apoio nos momentos de necessidade.

A todos os mestres e pescadores que forneceram pescadinhas sempre acreditando se tratar de um bom destino para seu pescado.

À FURG por toda a estrutura, ao CNPq pelo apoio financeiro.

RESUMO.....	5
ABSTRACT.....	6
1. INTRODUÇÃO.....	7
2. MATERIAL E MÉTODOS.....	14
2.1. Análise da maturação sexual.....	14
2.2. Comprimento de primeira captura (S_{50}).....	17
2.3. Estimativas de mortalidade total.....	17
2.4. Temperatura de Superfície do Mar.....	20
2.5. Intensidade alimentar.....	20
2.6. Capturas por unidade de esforço (CPUE).....	22
2.7. Composição e diversidade de idades.....	23
2.8. Modelagem da biomassa reprodutiva e total.....	24
2.9. Leituras de idade e diferenças nos otólitos de <i>M. ancylodon</i> e <i>M. atricauda</i>	25
3. SÍNTESE DOS RESULTADOS.....	28
3.1. Alterações de longo prazo na maturação sexual.....	28
3.1.1. Análise da maturação sexual.....	28
3.1.2. Comprimento de primeira captura (S_{50}).....	33
3.1.3. Temperatura da Superfície do Mar.....	34
3.2. Intensidade alimentar.....	35
3.3. Alterações de longo prazo na abundância, estrutura de idades, mortalidade e biomassa.....	37
3.3.1. Captura por unidade de esforço.....	37
3.3.2. Composição e diversidade de idades.....	38
3.3.3. Estimativas de Mortalidade Total e Taxas de Exploração.....	39
3.3.4. Modelagem da biomassa.....	42

3.3.4.1 Modelo de biomassa reprodutiva das fêmeas.....	42
3.3.4.2 Modelo de biomassa total de machos e fêmeas	44
3.4. Leituras de idades e diferenças nos otólitos.....	44
4. DISCUSSÃO E CONCLUSÕES.....	47
4.1. Alterações de longo prazo na maturação sexual	47
4.2. Intensidade alimentar	49
4.3. Alterações de longo prazo na estrutura etária, mortalidade, abundância, biomassa e o risco do colapso da pescaria.....	49
4.4. Leitura de idades e diferenças nos otólitos	51
LITERATURA CITADA	52
APÊNDICES	63
I. Long term changes in the sexual maturity and in the reproductive biomass of the southern king weakfish <i>Macrodon atricauda</i> (Günther, 1880) in southern Brazil.....	63
II. Long term changes in the age structure, mortality and abundance of the king weakfish <i>Macrodon atricauda</i> (Günther, 1880) in southern Brazil: Is it resilient enough to avoid collapse?	98
III. Differences in the otoliths support the distinction of the genus <i>Macrodon</i> into two species in the south-western Atlantic Ocean.....	123

RESUMO

A intensa exploração pesqueira tem causado alterações na dinâmica e na estrutura de populações de peixes marinhos no mundo todo, o que muitas vezes leva ao colapso das pescarias. A pescadinha, *Macrodon atricauda*, é um peixe cienídeo demersal costeiro que tem sido explorado no sul do Brasil desde a década de 1950, principalmente por arrasteiros industriais de parelha, o que resultou na diminuição da abundância, no aumento do crescimento e, como demonstrado nesta tese, na diminuição no comprimento (Ct_{50}) e na idade (I_{50}) de primeira maturação, no aumento da mortalidade e na alteração da estrutura e diversidade de idades. O declínio na abundância diminuiu a competição e aumentou a intensidade alimentar, o que, por sua vez, impulsionou alterações dependentes da densidade como a diminuição na I_{50} e aumento no crescimento. Já a diminuição no Ct_{50} foi resultado da pressão de seleção causada pela pesca, que, possivelmente, aumentou a frequência de indivíduos com genótipos para reprodução a menores comprimentos. Estimou-se que os aumentos na mortalidade combinados com as alterações na maturação sexual, no crescimento e na estrutura de idades resultaram num declínio da biomassa total de machos e fêmeas para 35 e 27% da biomassa virginal e que a biomassa reprodutiva de fêmeas declinou para 28% da biomassa virginal, o que pode ter afetado severamente o potencial reprodutivo da população. Nos últimos 30 anos, o estoque resistiu a altas taxas de exploração (E entre 0,5 e 0,7 ao ano) provavelmente devido às suas características de história de vida que favorecem a resiliência como alta fecundidade, a maturação precoce, rápido crescimento individual e vida curta. No entanto, o nível atual de alta mortalidade, baixa diversidade

de idades, história de vida tensionada, baixa biomassa e altas taxas de exploração, aumenta o risco de colapso da pescaria. Uma abordagem precautória sugere a necessidade de redução do esforço pesqueiro.

Palavras-chave: Alterações de longo prazo; maturação; mortalidade; estrutura etária; *Macrodon atricauda*; sul do Brasil.

ABSTRACT

Worldwide intense fishing has caused changes in the marine fish population dynamics and structure, which often leads to the collapse of fisheries. The pescadinha, *Macrodon atricauda*, is a coastal demersal sciaenid fish that has been exploited in southern Brazil by industrial pair trawlers since the 1950s, which resulted in decreasing abundance, the increased growth and, as demonstrated in this thesis, the decrease in the length (L_{50}) and age (A_{50}) at first maturity, increased mortality and alteration on the age structure and age diversity. The decreasing abundance reduced competition and increased feed intensity, which in turn, boosted density-dependent changes such as the decrease in A_{50} and increase in growth. The decrease in the L_{50} is a result of harvest selective pressure, which, possibly, has increased the frequencies of genotypes of smaller size breeders. The increasing mortalities combined with the changes in maturation, in growth and in the age structure resulted in the decrease of the total biomass of males and females to 35 and 27% of the virginal biomass, respectively. Female's reproductive biomass was estimated in 28% of the virginal biomass, which may have severely affected the population's reproductive potential. In the last 30 years the stock withstood high yearly exploitation rates ($E = 0.5 - 0.7$) probably due to its life-history traits that favor

resilience as high fecundity, early maturation, rapid individual growth and short lifespan. However, the present level of high mortality, low age diversity, tensioned life history, low biomass and high exploitation rates the stock is increasing the risk of collapse of the fishery. A precautionary approach suggests the need of a reduction of the fishing effort.

Key-words: Long term changes, maturation, mortality, age structure, *Macrodon atricauda*, Southern Brazil.

1. INTRODUÇÃO

A sobrepesca tem causado colapsos na abundância de diversas populações de peixes marinhos explorados comercialmente em todo o planeta (Hutchings, 2000; Worm *et al.* 2009). Ao impor um componente adicional de mortalidade, a pesca trunca a estrutura etária da população pela remoção das classes de idades mais velhas, o que por sua vez, aumenta a abundância relativa das idades mais jovens (Berkeley *et al.* 2004;. Hsieh *et al.* 2010). Tais efeitos podem desestabilizar as populações e aumentar o risco de colapso de sua pesca comercial, uma vez que estruturas etárias mais homogêneas e com grande proporção de indivíduos adultos são fundamentais para suportar a variabilidade ambiental (Marteinsdottir & Thorarinsson, 1998). De fato, a importância da manutenção de estruturas populacionais saudáveis tem, gradualmente, ganho atenção na ciência pesqueira (Berkeley *et al.*, 2004; Francis *et al.*, 2007), mas ainda não foi explicitamente incluída na política de gestão para a maioria das pescarias mundiais.

Outra resultante da intensa exploração pesqueira que tem sido reportada para diversos estoques pesqueiros são as alterações de longo prazo na dinâmica da maturação sexual (Trippel, 1995; Law, 2000; Saborido-Rey & Kjesbu, 2005; Marshall & McAdam, 2007). A maioria dos estudos relata que os peixes estão se reproduzindo a menores idades e tamanhos (Jørgensen, 1990; Rijnsdorp, 1993a, b; Jørgensen *et al.*, 2007; Sharpe & Hendry, 2009). A identificação das forças que impulsionam essas alterações é muito complexa (Marshall & McAdam, 2007), a causa mais citada é a pressão pesqueira (Trippel, 1995; Law, 2000) que agiria influenciando na dinâmica da maturação de duas maneiras: (1) Pela redução da densidade populacional, o que, por sua vez, aumenta a disponibilidade de alimentos relaxando os efeitos dependente da densidade responsáveis pela redução do crescimento e atraso de maturação (Barot *et al.* 2004); (2) Pela pressão exercida pela pesca sobre os peixes que maturam a idades mais avançadas e maiores tamanho, aumentando a longo prazo, a proporção de indivíduos que se reproduzem a menores idades e tamanhos (Dieckmann & Heino, 2007).

Além da pressão pesqueira, variações na temperatura da água também podem resultar em alterações no comprimento e idade de primeira maturação. Morgan & Colbourne (1999) demonstraram a influência da temperatura sobre os processos de maturação de populações selvagens de peixes e, em condições experimentais, Tobin & Wright (2011) relataram que um aumento de 4° C na temperatura da água pode diminuir o comprimento de primeira maturação de uma espécie de peixe marinho de clima temperado *Melanogrammus aeglefinus*, em cerca de 4 cm. Existem evidências de aumento da temperatura da água na região (Schroeder & Castello, 2010; Hirata *et al.* 2010). Schroeder & Castello (2010) atribuíram um aumento nas anomalias de

temperatura do ar e na descarga dos rios da bacia da Lagoa dos Patos ao aquecimento global. Além disso, (Hirata *et al.* 2010) relataram uma tendência de aumento significativo do nível da água da lagoa Mirim, o que foi atribuído a uma maior frequência de eventos de El Niño durante a segunda metade do século passado.

A pescadinha amarela *Macrodon atricauda* (Günther, 1880) (nomes locais incluem pescadinha, pescada-foguete, pescadinha-real) é um peixe cienídeo que habita as águas costeiras rasas em áreas de fundos moles perto de estuários entre o Estado do Espírito Santo (Brasil) até o norte da Argentina (Santos *et al.*, 2006, Carvalho-Filho *et al.*, 2010). Até recentemente, devido à sua semelhança morfológica, pensava-se que no oceano Atlântico Sudoeste o gênero *Macrodon* era composto por uma única espécie *M. ancylodon* (Casatti & Menezes *et al.*, 2003). No entanto, Santos *et al.* (2006) e Carvalho-Filho *et al.* (2010) encontraram evidências genéticas e morfológicas, respectivamente, que sugerem duas espécies: *M. ancylodon* (Bloch & Schneider, 1801), ocorrendo desde a Venezuela até o Estado da Bahia (Brasil) e *M. atricauda* (Günther, 1880), ocorrendo desde o Estado do Espírito Santo (Brasil) até o norte da Argentina.

A estrutura de populações da pescadinha *Macrodon atricauda* foi estudada por Yamaguti (1979) que, por meio de caracteres morfométricos e merísticos, identificou cinco grupos populacionais entre o Rio de Janeiro e Rio Grande do Sul. Recentemente, foram identificadas geneticamente cinco populações (Rodrigues *et al.* 2013) entre o Rio da Prata (Lat 36°) e Espírito Santo. Ambos os estudos concordam na existência de uma unidade populacional ao sul do cabo de Santa Marta Grande (Lat 28°) (Figura 1). Esta população, que abrange a área costeira ao largo do estado do Rio Grande do Sul, é um

dos principais alvos da pesca de arrasto de parelhas desde o final da década de 1950 (Yamaguti & Moraes, 1965; Yesaki & Bager, 1975; Valentini *et al.*, 1991, Haimovici, 1998).

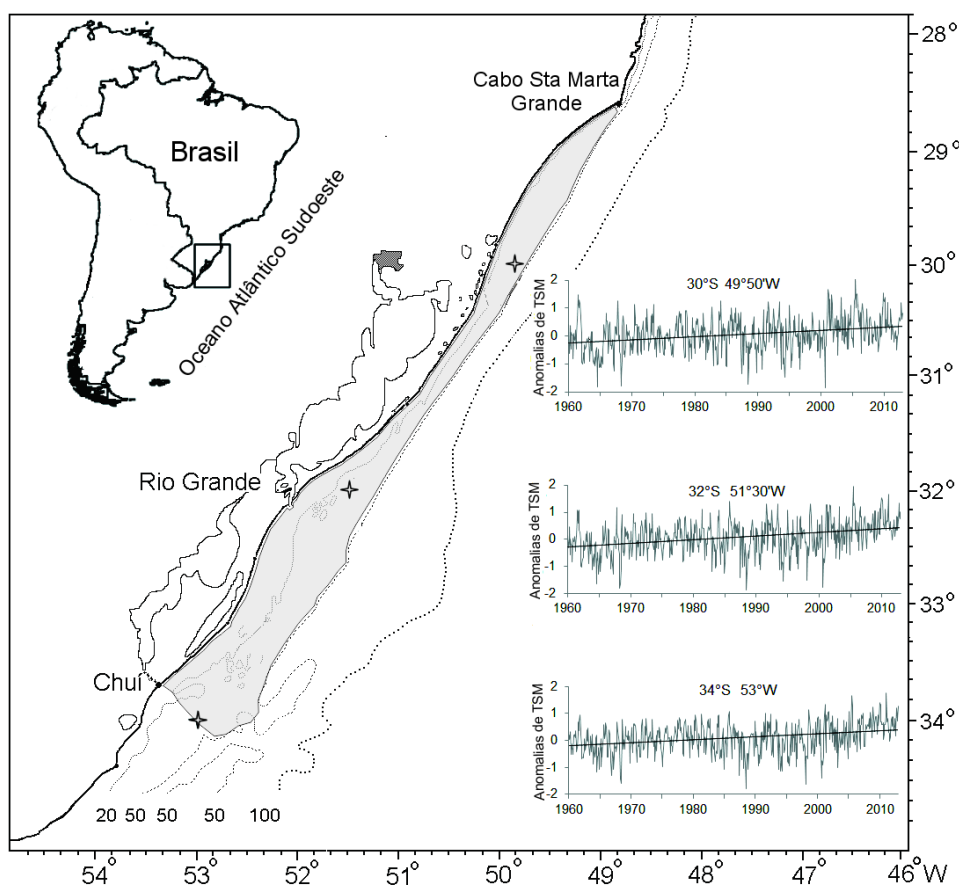


Figura 1. Área de pesca de *Macrodon atricauda* nas águas costeiras do sul do Brasil (cinza claro) e as médias de anomalias de TSM mensais ($^{\circ}$ C) a partir de janeiro 1960 a dezembro de 2012, em três pontos ao longo da plataforma interna (estrelas). Fonte: SFSC-NOAA, 2013. As linhas pretas são os modelos lineares ajustadas aos dados de anomalias de TSM contra o tempo.

A pescadinha é uma das principais espécies alvo da frota de arrasto de parelha sediada nos estados de Santa Catarina e Rio Grande do Sul (Haimovici *et al.*, 1989). A frota esta composta de embarcações de madeira ou metal medindo entre 20 e 25 metros e com motores de 240 a 380 HP de potência que atua entre o Cabo de Santa Marta Grande e Chuí (Haimovici *et al.*, 1989) (Figura 1). A frota vem utilizando rede de arrasto com malha do saco de 70 mm entre nós opostos (Haimovici & Maceira, 1981).

Os antecedentes históricos de séries de capturas de pescadinha por unidade de esforço (CPUE) da frota sediada no Porto de Santos, que atuava ao sul de Santa Marta no sul do Brasil mostram uma tendência de queda entre 1959 e 1963 (Yamaguti & Moraes, 1965). Posteriormente, a CPUE derivada de informações de desembarques da frota de arrasto de parelhas em Rio Grande também apresentou uma tendência decrescente entre 1976 to1992 (Haimovici, 1998). Junto com a diminuição na CPUE, houve um declínio nas idades máximas nas capturas. O exemplares mais idosos registrados na década de 1960 eram de 9 anos (Yamaguti & Santos, 1966), na década de 1980 os mais velhos foram de 7 anos (Haimovici, 1988) e nas décadas de 1990 e 2000 os peixes mais velhos amostrados foram de 5 anos (Cardoso & Haimovici, 2011). Outra alteração observada ao longo das últimas quatro décadas foi um aumento nas taxas de crescimento, possivelmente induzido pela diminuição na densidade (Cardoso & Haimovici, 2011).

A diminuição da CPUE, a perda de indivíduos mais velhos e as alterações no crescimento foram indicadores de que a pesca estaria influenciando na dinâmica e na estrutura populacional da pescadinha e evidenciaram a necessidade de uma avaliação do estado de exploração do estoque, motivando as hipóteses desta tese. A disponibilidade

de dados sobre maturação sexual, crescimento, estrutura de comprimentos e idades da população permite a avaliação de diversos indicadores que poderiam evidenciar o estado de exploração do estoque. Esse tipo de dado está disponível devido a um programa de amostragem de longo prazo, em vigor desde 1976 (Haimovici, 1987). Assim, considerando a disponibilidade de dados e intensa exploração pesqueira que a população de *Macrodon atricauda* vem sofrendo desde a década de 1960 surgiram as seguintes **hipóteses**:

1. A idade e o comprimento de primeira maturação sexual da pescadinha diminuíram como consequência de um conjunto de fatores como a diminuição da densidade, a pressão de seleção provocada pela pesca e o aumento na temperatura da água do mar na região.
2. A diminuição da densidade de pescadinha e de espécies competidoras aumentou a intensidade alimentar.
3. A estrutura de idades foi alterada e os coeficientes de mortalidade total aumentaram como reflexo do aumento na mortalidade por pesca, o que levou a uma diminuição da biomassa que aumenta o risco de colapso da pescaria.

Para testar a hipótese (1) sobre a maturação sexual, os parâmetros reprodutivos, idade (I_{50}) e comprimento (Ct_{50}) de primeira maturação foram estimados para quatro períodos entre 1976 e 2011, no sul do Brasil. As tendências dos parâmetros foram analisadas considerando mudanças como a diminuição da densidade, a seletividade da rede

utilizada pela frota de arrasto de parelha e as tendências nas anomalias de temperaturas da superfície do mar na área de estudo (Figura 1).

Para testar a hipótese (2) de mudanças na intensidade alimentar foram analisadas as frequências de estômagos vazios, meio cheios e cheios ao longo de quatro décadas entre 1970 e 2010.

Para testar a hipótese (3) sobre as alterações na estrutura de idades e mortalidades e avaliar os riscos de colapso da pesca, foi analisada a evolução de diversos indicadores populacionais como captura por unidade de esforço (CPUE), a mortalidade total, taxa de exploração e composição etária e diversidade de idades da porção reprodutiva da população. Além disso, a evolução da biomassa reprodutiva de fêmeas e a biomassa total foram modeladas com um cenário de recrutamento constante e foram discutidos os limites da resiliência da população à exploração pesqueira e o risco de colapso da pescaria.

No início do andamento desta tese surgiu a possibilidade de obter uma amostra de pescadinhas *Macrodon ancylodon* capturadas no norte do Brasil, no estado do Pará para comparar o crescimento de espécies estreitamente relacionadas, mas vivendo em dois ambientes muito diferentes. Foram selecionadas amostras de números e composições de tamanhos semelhantes e os otólitos foram medidos e examinados quanto à possibilidade de visualização de anéis de crescimento. Observou-se que os otólitos de *M. ancylodon* eram muito diferentes dos de *M. atricauda*. A forma dos otólitos tem sido utilizada para discriminar espécies de peixes marinhos (Härkönen, 1986; Campana & Casselman, 1993; Malcom *et al.*, 1995) motivando a realização de um trabalho comparativo entre as

duas espécies do gênero *Macrodon*. Os otólitos foram comparados em relação à sua morfologia e quanto a sua morfometria por meio de análises de covariância e função discriminante. Desta comparação resultou uma publicação (Cardoso *et al.*, 2012).

2. MATERIAL E MÉTODOS

Para a maioria das análises estatísticas desta tese foi utilizada a abordagem bayesiana devido a sua característica de utilização da probabilidade para quantificação das incertezas (Gelman *et al.*, 2003). Visto que a maioria dos parâmetros foram estimados para comparação com valores anteriores e posteriores no tempo, ou entre diferentes categorias, a quantificação probabilística das incertezas dos parâmetros estimados simplificou essas comparações tornando desnecessário a aplicação de testes posteriores comuns à estatística frequentista. Com a distribuição posterior das probabilidades dos parâmetros estimados a comparação para análise da significância estatística pôde ser realizada de maneira visual, simplificando as análises. Todas as análises estatísticas desta tese foram desenvolvidas no software livre R (R Core Team, 2013).

2.1. Análise da variação da maturação sexual

Para a análise nas alterações na maturação sexual foram utilizados dados de peso total (P, g), peso das gônadas (PG, g), comprimento total (Ct, mm), idade e estágio de maturação sexual de machos e fêmeas disponíveis a partir de desembarques da frota comercial de arrasto de parelhas e de arrasto de cruzeiros de pesquisa entre o Chuí e o Cabo de Santa Marta Grande (Figura 1), em quatro períodos distintos desde 1976 (Tabela 1) (Haimovici, 1987; 1998, Haimovici *et al.*, 1996, Cardoso e Haimovici,

2011). Para ambos os sexos, a maturação foi determinada por meio de uma escala de sete pontos com base nas características macroscópicas e microscópicas das gônadas, anteriormente utilizada para outra espécie da família Sciaenidae: I: Virginal imaturo; II: Virginal em desenvolvimento; III: Em desenvolvimento; IV: Desenvolvimento Avançado; V: Desovando; VI: Parcialmente desovado; VII: Em recuperação (Haimovici e Cousin, 1989).

Tabela 1. Número de fêmeas e machos de *Macrodon atricauda* selecionados para os parâmetros de maturidade e seletividade em quatro períodos entre 1976 e 2011 a partir de capturas ao longo sul do Brasil. (Ct_{50}) Comprimento de primeira maturação; (I_{50}) Idade da primeira maturação.

Índices estimados		1976-1980		1983-1988		1997-1998		2008-2011	
		n Fêmeas	n Machos	n Fêmeas	n Machos	n Fêmeas	n Machos	n Fêmeas	n Machos
Ct_{50}	Total	638	536	608	428	461	277	690	1345
	Maturos	353	355	427	347	250	187	316	1082
I_{50}	Total	1976-1979		1984-1986		1997-1998		2006-2009	
	Maturos	121		36		131		116	
		86		31		112		185	

O índice gonadosomático (IGS) foi calculado pela fórmula (Wootton, 1998):

$$IGS = 100 \cdot \frac{PG}{Pt}$$

onde PG é o peso das gônadas e Pt é o peso total.

Os valores médios de IGS foram estimados com uma abordagem Bayesiana para cada um dos sete estágios de maturação macroscópico. A fase macroscópica seguinte a maior

diferença positiva entre os valores de IGS foi considerada o estágio no qual os peixes se tornaram sexualmente maduros.

A sazonalidade da maturação foi analisada para diferentes amplitudes de comprimento: 210-300 e 300-450 mm para fêmeas e 180-270 e 270-420 mm para os machos. A seleção das diferentes amplitudes teve como objetivo separar peixes com menos de dois anos, assumindo-se que estes teriam menor experiência por terem enfrentado somente uma temporada reprodutiva e peixes com mais de dois anos, assumindo-se que seriam reprodutores experientes, visto que há diferença na duração da temporada de desova entre peixes experientes e não experientes (Marteinsdottir e Begg, 2002). O comprimento que separaria os peixes de diferentes idades foi obtido em Cardoso & Haimovici (2011).

Para evitar erros de identificação entre indivíduos maduros e imaturos na estimativa das ogivas de maturação por comprimento, foram selecionados apenas os dados de espécimes coletados durante o pico do período reprodutivo. Este período foi estimado com base nos resultados da sazonalidade da maturação.

As ogivas de maturação por idade foram estimadas com dados de dezembro a março, pois foram os únicos meses do período reprodutivo, com dados disponíveis para os quatro períodos. As ogivas por idade foram estimadas apenas para as fêmeas, devido à falta de dados suficientes sobre os machos.

As ogivas de maturação por comprimento e idades foram estimadas com uma abordagem bayesiana, ajustando um modelo logístico generalizado, definido por uma função de ligação *logit* (Kinas & Andrade, 2010). Para seguir no tempo e comparar as

estimativas de I_{50} e Ct_{50} , a distribuição posterior foi obtida via o procedimento estocástico Monte Carlo Cadeias de Markov (MCMC) (Apêndice I).

2.2. Comprimento de primeira captura (S_{50})

O comprimento de primeira captura (S_{50}) foi calculado utilizando-se dados de dois cruzeiros de pesquisa destinados a estudar a seletividade das redes de arrasto para peixes demersais com um saco de malha 69 mm entre nós opostos coberto com um sobre saco de malha menor (Vooren, 1983). Este tamanho de malha do saco da rede é o mesmo que vem sendo utilizado pela frota de arrasto de parelhas no sul do Brasil. Em cada cruzeiro, foram calculados o número total de indivíduos capturados no saco da rede e na rede de cobertura ($n \sim 4000$) e o número total de indivíduos selecionados no saco da rede ($n = 1809$) para cada classe de comprimento. A mesma abordagem utilizada para a estimativa do Ct_{50} e da I_{50} foi utilizada para a estimativa do S_{50} .

2.3. Estimativas de mortalidade total

Duas fontes de dados foram utilizadas para estimar os coeficientes instantâneos de mortalidade total (Z) por ano. Para as décadas de 1950 e 1960, as mortalidades foram calculadas a partir de capturas por esforço relativas em diferentes idades desembarcadas por arrasteiros de parelha em Santos, mostrados na Figura 2, em Yamaguti (1968): cpue das idades 6 a 8, nascidos em 1953 a 1955 e desembarcados em 1961 representando a década de 1950 e cpue das idades 3 a 6, nascidos entre 1958 e 1961 e desembarcados em 1963 e 1964, representando a década de 1960. Para as décadas seguintes, Z foi estimado utilizando-se dados de capturas por idade calculadas a partir de chaves de

comprimento-idade publicadas por Cardoso & Haimovici (2011) e composições de comprimento nas capturas de arrasteiros de parelha de Rio Grande (Tabela 2).

Tabela 2. Capturas por esforço relativas por idade obtidas do trabalho de Yamaguti (1968)* e capturas por idade relativas calculadas a partir de chaves de comprimento-idade por Cardoso & Haimovici (2011) e composições de comprimento de *Macrodon atricauda* nas capturas de arrasteiros de parelha de Rio Grande.

Ano	Idade						
	2	3	4	5	6	7	8
1955*				0.850	0.088	0.044	4.000
1963*		0.676	0.215	0.102	0.007		
1964*		0.490	0.455	0.047	0.008		
1976	0.738	0.188	0.037	0.030	0.007		
1977	0.721	0.195	0.051	0.031	0.002		
1978	0.644	0.244	0.065	0.043	0.004		
1979	0.717	0.198	0.051	0.029	0.005		
1980	0.725	0.197	0.046	0.030	0.003		
1983	0.606	0.280	0.080	0.025	0.009		
1984	0.557	0.310	0.093	0.029	0.010		
1985	0.596	0.288	0.087	0.022	0.008		
1986	0.542	0.323	0.095	0.030	0.010		
1987	0.537	0.318	0.098	0.035	0.012		
1989	0.625	0.269	0.076	0.023	0.007		
1990	0.520	0.329	0.107	0.033	0.011		
1991	0.623	0.259	0.080	0.027	0.010		
1992	0.681	0.237	0.061	0.015	0.005		
1993	0.795	0.172	0.026	0.005	0.002		
1994	0.746	0.219	0.025	0.007	0.004		
1997	0.692	0.267	0.034	0.007			
1998	0.733	0.238	0.024	0.005			
2006	0.727	0.223	0.047	0.004			
2007	0.816	0.154	0.026	0.004			
2009	0.829	0.147	0.021	0.003			
2010	0.775	0.195	0.028	0.003			
2011	0.748	0.216	0.033	0.003			

Os coeficientes instantâneos de mortalidade total foram calculados por meio de curvas de capturas (Ricker, 1975). Uma abordagem bayesiana foi utilizada para obter as médias das distribuições posteriores da inclinação das retas (Apêndice II).

Os valores de mortalidade natural em cada década (M) foram calculados considerando-se as alterações de longo prazo no crescimento (Cardoso e Haimovici, 2011) a partir da fórmula compilada por Pauly (1980) de 175 estoques de peixes:

$$\log M = -0,0066 - 0,279 \log(L_{\infty d}) + 0,6543 \log k_d + 0,4634 \log T_d$$

Onde, $L_{\infty d}$ foi o comprimento assintótico em cada década, o k_d foram a taxa de crescimento de cada década, ambos disponíveis a partir de Cardoso e Haimovici (2011) e T_d foram as temperaturas médias da superfície do mar de cada década obtidas em três diferentes locais dentro da área de pesca de *M. atricauda* ao longo da costa do sul do Brasil (Figura 1) a partir do Centro de Ciência da Pesca do Sudoeste da NOAA-EUA (NOAA-SFSC, 2013). Estas médias foram reconstruídas entre 1960 e 1997 pelo método de Smith e Reynolds (2004) e obtidas através de dados de satélite, de 1998 até o presente.

Foram calculadas as distribuições posteriores das taxas de exploração anuais ($E = ((Z - M) / Z)$) com base nas distribuições posteriores dos Zs, obtidos a partir de curvas de captura para dois cenários de mortalidades naturais. No primeiro, considerou-se uma mortalidade natural constante e utilizou-se a distribuição posterior do Z calculado para 1950 (M médio = 0,56). Para o segundo cenário, utilizou-se uma distribuição posterior normal com média igual ao M obtido por meio da fórmula de Pauly (1980) para cada

década e desvio padrão igual a 0,1. Para as décadas de 1950 e 1960 o M foi considerado igual ao obtido para a década de 1970.

2.4. Temperatura de Superfície do Mar

Médias mensais de anomalias de temperatura da superfície do mar (Anomalias de TSM, ° C) entre 1960 e 2012 foram obtidas para três diferentes locais, dentro da área de pesca de *M. atricauda* ao longo sul do Brasil (Figura 1) do Centro de Ciência da Pesca do Sudoeste da NOAA-EUA (NOAA-SFSC, 2013). Para avaliar se a tendência da anomalia de TSM ao longo dos anos foi significativa estatisticamente, um modelo linear foi ajustado às médias de anomalias de TSM em relação ao número do mês, entre os meses de janeiro de 1960 a Dezembro de 2012 (624 meses) para cada um dos três locais (Apêndice I).

2.5. Intensidade alimentar

Para análise de alterações de longo prazo na intensidade alimentar foram utilizados dados de repleção estomacal de 9.318 indivíduos de quatro décadas e das quatro estações do ano (Tabela 3). O estômago de cada indivíduo foi classificado como vazio quando não teve nenhum item alimentar, meio cheio quando teve algum item alimentar presente e cheio quando estava dilatado com muito conteúdo estomacal.

Tabela 3. Dados de intensidade alimentar. Frequências de indivíduos com estômagos vazios, meio cheios e cheios por estação do ano e por década e números totais por década e, capturados por arrasto de parelha no sul do Brasil.

	Vazio				Meio cheio				Cheio			
	1970	1980	2000	2010	1970	1980	2000	2010	1970	1980	2000	2010
Verão	0,14	0,20	0,31	0,57	0,35	0,15	0,71	0,61	0,54	0,05	0,63	0,51
Outono	0,40	0,36	0,03	0,22	0,43	0,50	0,03	0,23	0,34	0,30	0,10	0,30
Inverno	0,28	0,17	0,11	0,08	0,19	0,21	0,08	0,05	0,07	0,28	0,17	0,07
Primavera	0,17	0,27	0,55	0,13	0,03	0,14	0,18	0,11	0,04	0,37	0,11	0,12
N Total	937	3042	636	951	279	2000	308	664	67	116	112	206

Para descrever e comparar as distribuições posteriores das probabilidades de cada estado de repleção dos estômagos entre décadas foi utilizada uma abordagem bayesiana da distribuição multinomial (Gelman *et al.*, 1997) em que cada indivíduo observado é classificado em um dos k possíveis resultados (vazio, meio cheio e cheio). Se y é o vetor de contagem do número de observações de cada um dos possíveis resultados, então

$$p(y|\theta) \propto \prod_{j=1}^k \theta_j^{y_j},$$

Onde θ descreve as probabilidades de cada resultado $\theta_j^{y_j}$, é o vetor de probabilidades relativo ao vetor de contagens do número de observações para cada década e a soma das probabilidades, $\sum_{j=1}^k \theta_j$, é 1. A distribuição é geralmente considerada como implicitamente condicionada ao número de observações, $\sum_{j=1}^k y_i = n$. A distribuição conjugada a priori é uma generalização multivariada da distribuição beta conhecida como Dirichlet,

$$p(\theta|\alpha) \propto \prod_{j=1}^k \theta_j^{\alpha_j-1},$$

Onde θ são os vetores de probabilidades e a distribuição é restrita à α_s não-negativos com $\sum_{j=1}^k \theta_j = 1$ e $\alpha_1 + \dots + \alpha_k = \alpha_0$. Ou seja, o tamanho das amostras a priori é definido como:

$$\theta \sim \text{Dirichlet}(\alpha_1, \dots, \alpha_k)$$

E as probabilidades de cada resultado como:

$$p(\theta) = \text{Dirichlet}(\theta | \alpha_1, \dots, \alpha_k), \text{ onde } \alpha_j > 0 \equiv \sum_{j=1}^k \alpha_j \text{ (números reais positivos).}$$

2.6. Capturas por unidade de esforço (CPUE)

A qualidade das estatísticas de desembarques comerciais e de esforço pesqueiro não foi homogênea ao longo das últimas décadas. Por isso, não seria confiável estimar alterações de longo prazo nas capturas por unidade de esforço (CPUE) com base nesses dados. Por esse motivo, foram analisados dados, coletados entre 1977 e 2011, de registros de viagens de pesca obtidos por meio de entrevistas nos desembarques. Esses dados incluem o número de dias no mar, a profundidade de pesca, a captura total e de pescadinha, os comprimentos totais dos barcos e a potência dos motores. Foram analisados dados de 710 viagens de pesca de arrasto de parelhas. Como a potência do motor e os equipamentos e redes utilizados e não sofreram grandes modificações desde a década de 1970 (Haimovici *et al.*, 1989; Vasconcellos *et al.*, 2006), a CPUE foi expressa em kg/dia no mar.

Para analisar o impacto da pesca no coeficiente de mortalidade total foi calculada a correlação entre a mortalidade total anual e os valores anuais médios de CPUE

2.7. Composição e diversidade de idades

Os indivíduos menores do que 20 cm são desembarcados em pequenas quantidades nos desembarques de arrasto de parelhas (Haimovici & Maceira, 1981; Cardoso & Haimovici, submetido), pois além de não serem selecionados pela rede, são retirados da captura pelo descarte a bordo (Haimovici & Maceira, 1981). Então, as idades 0 e 1 estão pouco representadas nos desembarques. Por esta razão e para demonstrar as alterações na composição etária do estoque, foram calculadas apenas as porcentagens de indivíduos a partir da idade 2, para períodos de cinco anos entre a 1975 e 2010.

As diversidades de idades da população reprodutiva de *M. atricauda* foram calculadas a partir de números relativos por idades obtidas de frequências de comprimentos anuais e chaves comprimento idade (Cardoso & Haimovici, 2011). A diversidade idade foi estimada com o índice de diversidade de Shanon (H) (Shannon, 1948) que descreveu o efeito conjunto do número de coortes no estoque e a uniformidade da distribuição de peixes entre coortes (Marteinsdottir & Thorarinsson, 1998). Maiores valores de H indicam maior diversidade de idades. O índice é definido como:

$$H = (n \log_{10}(n) - \sum_{i=1}^k f_i \log_{10}(f_i)) / n$$

Onde k é o número de grupos de idade, n é o número total de peixes adultos em todas as coortes, e f_i é o número de peixes adultos em cada faixa etária. O número de peixes adultos por década foi calculada considerando as proporções de fêmeas maduras em cada idade relatadas por Cardoso e Haimovici (2013, submetido).

2.8. Modelagem da biomassa reprodutiva e total

A biomassa reprodutiva relativa (BRR) de fêmeas e a biomassa relativa total (BRT) foram modeladas por década desde 1950, assumindo um recrutamento constante na idade de 1 ($N_1 = 1000$). A década de 1950 representou o estado do estoque anterior à pesca. O número de indivíduos em cada idade foi obtido aplicando-se os coeficientes de mortalidade total por década:

$$N_i = N_{i-1}e^{-Z_d}$$

Onde N_{i-1} é o número de indivíduos na idade anterior e Z_d é a média da mortalidade total por década. As biomassas por idade (B_i) foram estimadas pela seguinte fórmula:

$$B_i = (N_i)P_i$$

Onde P_i é o peso médio individual por idade calculado pela fórmula:

$$P_i = a(L_{inf_p}(1 - e^{-k_p(i-t_{op})}))^b$$

Onde a e b são os parâmetros da relação peso-comprimento de machos e fêmeas e o L_{inf_p} , o k_p e o t_{op} são os parâmetros de crescimento de Von Bertalanffy para cada sexo e período de tempo de acordo com Cardoso & Haimovici (2011).

Para estimar as mudanças de biomassa reprodutiva relativa (BRR) de *M. atricauda* são necessários dados sobre a idade de primeira maturação sexual das fêmeas. Não dispomos de dados sobre a idade da primeira maturação nas décadas de 1950 e 1960. No entanto, na década de 1970, a espécie atingiu 75% do seu L_{inf} com 2 anos de idade e 80% aos 3 anos (Cardoso & Haimovici, 2011). É improvável que uma espécie pequena,

com uma longevidade de aproximadamente 10 anos atinja a maturidade sexual, nem a tamanhos grandes (Beverton & Holt, 1959) nem a idades avançadas (Waggy *et al.* 2006). Por esta razão, a BRR no estoque quase inexplorado (1950) e alguns anos antes do início da intensa exploração pesqueira industrial na década de 1960 foi calculada como a soma de metade da biomassa das fêmeas na idade 2, mais a biomassa das idades mais velhas. Para as décadas seguintes, a BRR foi calculada considerando-se as proporções de fêmeas maduras por idade utilizadas na estimação da I_{50} . As BRR em cada década também foram estimadas considerando (1) apenas as mudanças na maturação, (2) apenas mudanças no crescimento e (3) sem mudanças na maturação e crescimento.

Para estimar as biomassas relativas totais por década de machos e fêmeas foram considerados todos os indivíduos maduros e imaturos por idade e as BRT foram expressas como proporções da biomassa da década de 1950.

2.9. Leituras de idade e diferenças nos otólitos de *M. ancylodon* e *M. atricauda*

Os otólitos sagita de 44 espécimes foram examinados, 22 coletados a partir da pesca artesanal em Bragança Pará (00°51'S), no norte do Brasil e 22 coletados a partir de desembarques comerciais no Rio Grande, Rio Grande do Sul (32°12 'S) no sul do Brasil (Tabela 4). Para cada peixe foi medido o comprimento total (Ct) entre o início do focinho e a extremidade da cauda registrado o peso total (Pt, g). Dos otólitos foi registrado o peso dos otólitos (PO, g), medidos o comprimento (CO, mm), a largura (LO) e a espessura (EO) de cada otólito (Figura 2).

Os otólitos direitos foram seccionados através do núcleo com uma serra Isomet Buehler® de baixa velocidade com lâmina de diamante, como descrito por Cardoso & Haimovici (2011), e os anéis de crescimento anuais foram registrados quando visualizados.

Tabela 4. Comprimento total (Ct), peso total (Pt) e medidas dos otólitos de *Macrodon ancylodon* e *M. atricauda* utilizados na comparação de forma dos otólitos.

	<i>Macrodon ancylodon</i>			<i>Macrodon atricauda</i>		
	Norte do Brasil			Sul do Brazil		
	Min.	Média	Max.	Min.	Média	Max.
Ct (mm)	195,0	303,1	400,0	182,0	300,6	410,0
Pt (g)	46,3	273,4	556,9	45,5	301,3	680,0
Peso do Otólito (g)	0,1	0,2	0,4	0,04	0,1	0,2
Largura do Otólito (mm)	3,8	5,8	7,7	3,9	5,6	7,2
Espessura do Otólito (mm)	1,2	1,9	2,8	1,1	1,6	2,2
Comprimento do Otólito (mm)	10,0	13,3	16,6	9,1	12,2	14,7

Foi realizada uma análise discriminante com as medidas dos otólitos (CO, LO, EO), expressas em proporção ao comprimento total dos peixes, e o peso dos otólitos também em relação ao peso total do peixe. O escalonamento multidimensional (MDS, Clarke & Warwick, 2001) foi utilizado para discriminar visualmente os otólitos.

As mudanças na forma dos otólitos com o crescimento foram analisadas através de regressões lineares entre o Ct e CO, LO, EO e PO dos otólitos. Estas regressões foram comparadas com uma análise de covariância (Zar, 1996), utilizando ambas as espécies como covariantes.

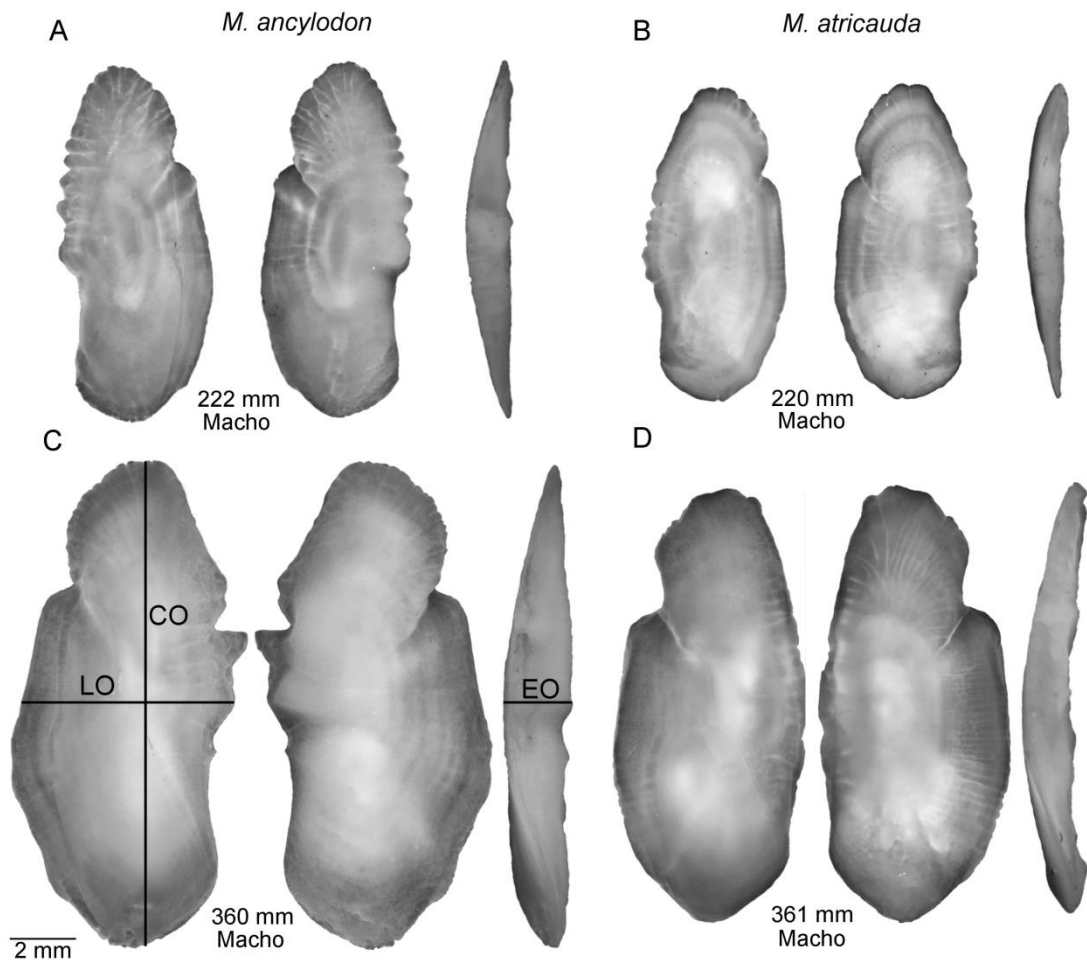


Figura 2. Superfície interna dos otólitos direito e esquerdo e visão dorsal dos otólitos esquerdos de machos de diferentes comprimentos totais de *Macrodon ancyledon* (A e C) e de *Macrodon atricauda* (B e D). CO = comprimento do otólito, LO = largura do otólito, EO = espessura do otólito.

3. SÍNTESE DOS RESULTADOS

3.1. Alterações de longo prazo na maturação sexual

3.1.1. Análise da maturação sexual

A análise dos Índices gonadosomáticos (*IGS*) apresentou as maiores diferenças positivas entre os estágios macroscópicos 2 e 3 tanto para as fêmeas, um aumento em 6,16 vezes, quanto para os machos, um aumento em 2,26 vezes (Figura 3). Devido a este grande aumento no *IGS*, o estágio macroscópico 3 foi considerado o estágio ao qual os peixes estão inequivocamente em maturação.

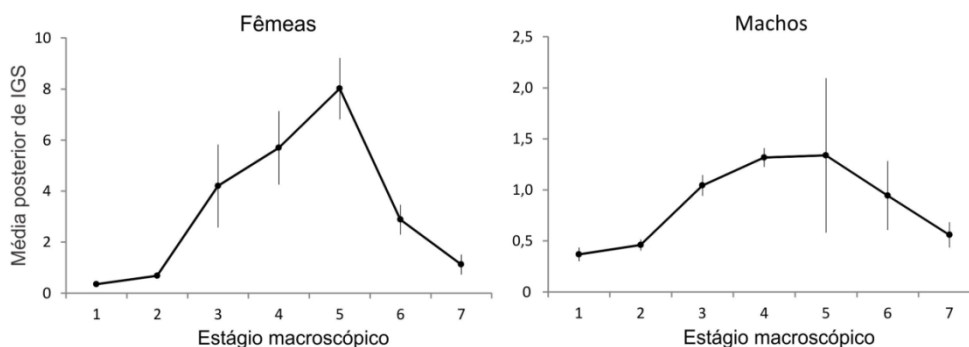


Figura 3. Média posterior dos índices gonadosomático (*IGS*) e seus intervalos de credibilidade de 95% (barras verticais) correspondentes a cada estágio macroscópico de maturação sexual de *Macrodon atricauda* no Sul do Brasil.

Os valores do *IGS* foram maiores entre outubro e março para as fêmeas e entre outubro e abril para os machos (Figura 4). Pode-se observar que fêmeas maiores amadurecem sexualmente um mês antes do que as menores (Figura 4). O período em que os valores de *IGS* foram maiores para fêmeas e machos de ambos os tamanhos ocorreu entre novembro e março e foi considerado como sendo o pico da fase reprodutiva.

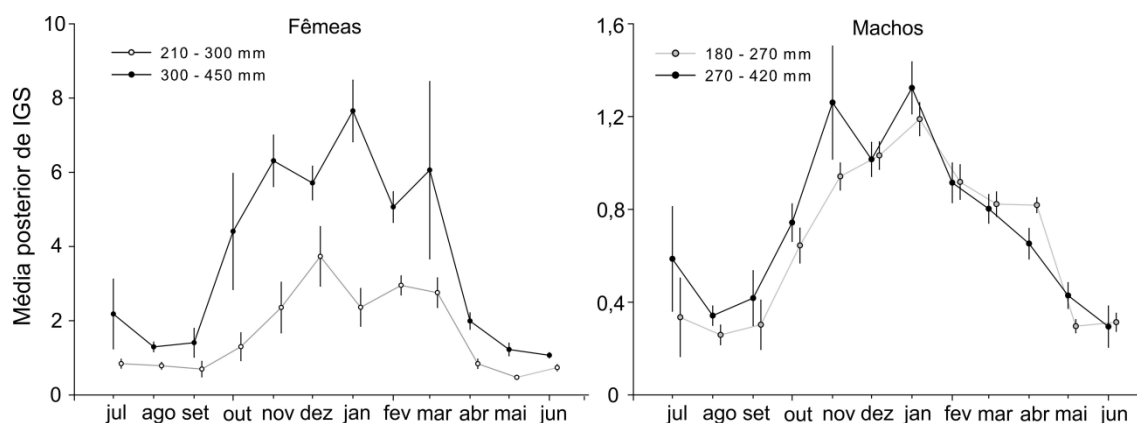


Figura 4. Médias posteriores dos índices gonadosomáticos (IGS) e seus intervalos de credibilidade de 95% (barras verticais) por mês para *Macrodon atricauda* no Sul do Brasil.

As distribuições posteriores mostram uma clara diminuição no Ct_{50} médio entre 1976 e 2011 para ambos os sexos (Figura 5). Para as fêmeas, o declínio no Ct_{50} foi gradual entre os anos de 1970 ($Ct_{50} = 278,7$ mm), 1980 ($Ct_{50} = 274$ mm) e 1990 ($Ct_{50} = 269,3$ mm) e abrupto entre a década de 1990 e 2000 ($Ct_{50} = 248,8$ mm). Não houve sobreposição dos intervalos de credibilidade (Tabela 5, Figura 5) entre o primeiro e o último período, sendo uma diferença estatisticamente significativa. Para os machos, a queda no Ct_{50} , também foi significativa, e abrupta entre a década de 1970 ($Ct_{50} = 228,2$ milímetros) e de 1980 ($Ct_{50} = 203,3$ milímetros), mas permaneceu praticamente igual nos períodos seguintes; década de 1990 ($Ct_{50} = 199,2$ mm) e de 2010 ($Ct_{50} = 200,8$ milímetros) (Tabela 5, Figura 5).

Tabela 5. Os parâmetros dos modelos logísticos ajustados (β_0 e β_1) e índices de maturação estimados (I_{50} e Ct_{50}) para fêmeas e machos de *Macrodon atricauda* do sul do Brasil de diferentes períodos entre 1976 e 2011. $I_{50}\beta_1$ e $I_{50}\beta_0$ são os parâmetros para o

cálculo das idades de primeira maturação (I_{50}). $Ct_{50}\beta_1$ e $Ct_{50}\beta_0$ são os parâmetros para o cálculo do comprimento da primeira maturação (Ct_{50}). Todos os parâmetros e índices são apresentados como a média da distribuição posterior. Para todos os parâmetros e índices são apresentados os intervalos de credibilidade (ICR) de 2,5 e 97,5%.

Período	Parâmetros	Fêmeas			Machos		
		Média	<i>ICr</i> 2.5%	<i>ICr</i> 97.5%	Mean	<i>ICr</i> 2.5%	<i>ICr</i> 97.5%
1976-1979	$I_{50} \beta_1$	6,03	3,64	8,69			
	$I_{50} \beta_0$	-13,1	-19,6	-7,6			
	I_{50}	2,2	2,0	2,3			
1976-1980	$Ct_{50} \beta_1$	0,04	0,03	0,05	0,05	0,04	0,06
	$Ct_{50} \beta_0$	-10,7	-12,8	-9,1	-11,8	-13,7	-9,7
	Ct_{50}	278,7	273,3	284,2	228,3	223,2	233,1
1984-1986	$I_{50} \beta_1$	5,52	2,40	9,72			
	$I_{50} \beta_0$	-10,2	-18,6	-3,7			
	I_{50}	1,8	1,4	2,1			
1983-1988	$Ct_{50} \beta_1$	0,08	0,06	0,09	0,08	0,06	0,11
	$Ct_{50} \beta_0$	-20,8	-25,2	-16,2	-16,4	-21,6	-13,0
	Ct_{50}	274,0	269,3	278,3	203,3	198,4	207,7
1997-1998	$I_{50} \beta_1$	5,42	3,35	8,29			
	$I_{50} \beta_0$	-9,11	-13,71	-5,50			
	I_{50}	1,7	1,5	1,8			
1997-1998	$Ct_{50} \beta_1$	0,05	0,04	0,06	0,05	0,03	0,06
	$Ct_{50} \beta_0$	-14,0	-16,5	-11,7	-9,0	-12,3	-6,4
	Ct_{50}	269,3	262,7	276,2	199,2	191,5	205,8
2006-2009	$I_{50} \beta_1$	5,35	3,29	8,53			
	$I_{50} \beta_0$	-8,9	-13,8	-5,7			
	I_{50}	1,6	1,5	1,8			
2008-2011	$Ct_{50} \beta_1$	0,12	0,10	0,14	0,07	0,06	0,08
	$Ct_{50} \beta_0$	-30,2	-35,6	-25,9	-14,2	-16,4	-12,4
	Ct_{50}	248,8	246,5	251,2	200,8	197,6	203,7

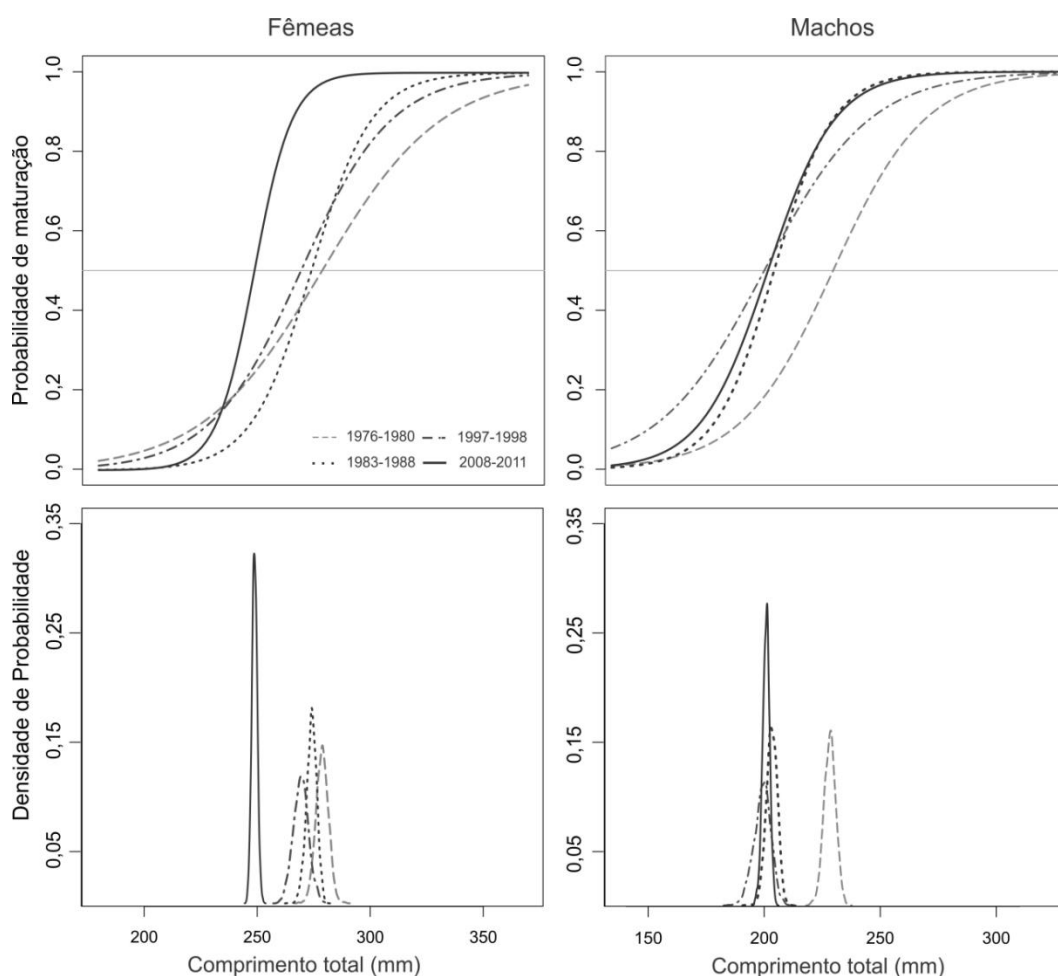


Figura 5. Ogivas de maturação por comprimento (painéis superiores) e distribuição posterior dos Ct_{50} estimados (painéis inferiores) para fêmeas e machos de *Macrodon atricauda* capturados ao longo sul do Brasil entre 1977 e 2011.

A diminuição na I_{50} média estimada para as fêmeas foi gradual entre os anos 1970 e 2000 (2,2 para 1,6 anos) sem sobreposição de seu intervalo de credibilidade (Tabela 5, Figura 6) entre o período mais antigo e o mais recente. Isso significa que, na década de 1970, a primeira maturação ocorreu principalmente nas idades de 2 e 3, enquanto que na última década ocorreu principalmente na idade 1.

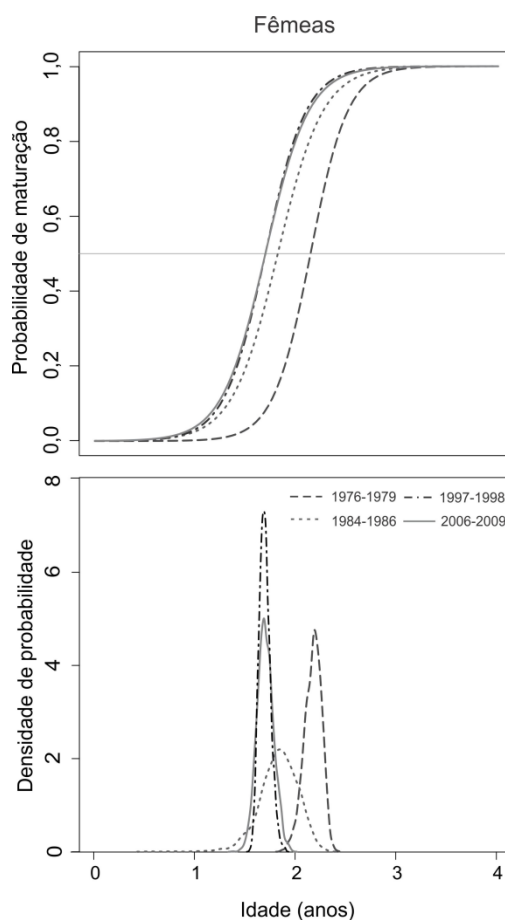


Figura 6. Ogivas de maturação por idade (painéis superiores) e distribuição posterior das I_{50} estimadas (painéis inferiores) para fêmeas de *Macrodon atricauda* capturadas ao longo sul do Brasil entre 1976 e 2009.

3.1.2. Comprimento de primeira captura (S_{50})

Os intervalos de credibilidade (95%) do parâmetro β_1 do modelo logístico ajustado aos dados de seletividade não incluem o zero ($\beta_{1\text{médio}} = 0,03$, $ICr_{2,5} = 0,028$ e $ICr_{97,5} = 0,031$), o que prova uma relação significativa entre o comprimento e a seletividade. O comprimento estimado de primeira captura (S_{50}) foi igual a 169,94 mm ($ICr_{2,5} = 167,08$ mm e $ICr_{97,5} = 172,97$ mm) (Figura 7).

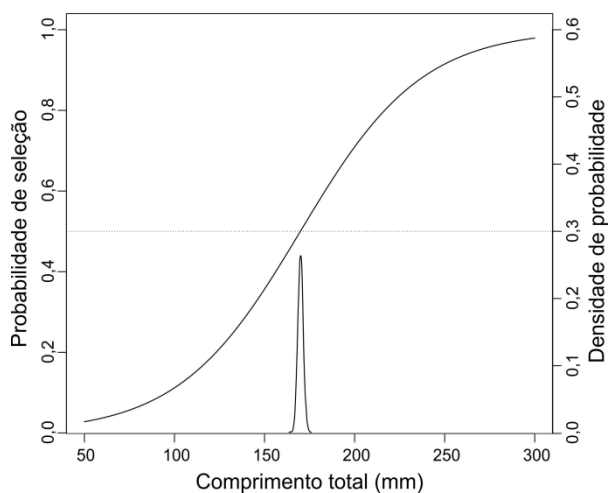


Figura 7. Ogiva de seletividade (eixo esquerdo) e distribuição posterior do comprimento de primeira captura S_{50} (eixo direito) para uma rede com saco de malha 69 mm, utilizada na pesca de arrasto de parelhas no sul do Brasil.

3.1.3. Temperatura da Superfície do Mar

As médias mensais de anomalias de temperatura de superfície do mar (ATSM) aumentaram $0,3\text{ }^{\circ}\text{C}$, em média, entre 1960 e 2012, em todos os três pontos ao longo da costa (Figura 1). As inclinações dos modelos lineares ajustados foram positivas e significativamente maiores do que zero para todos os três locais (Tabela 6).

Tabela 6. Parâmetros dos modelos lineares generalizados ajustados às anomalias de temperaturas de superfície do mar em três locais de águas costeiras no sul do Brasil em relação ao número de meses entre janeiro de 1960 e Dezembro de 2012. ICr = Intervalos de credibilidade de 95% das inclinações.

Local	Inclinação	ICr2.5%	ICr97.5%	Intercepto
30°S 49°50'W	0,0010	0,0007	0,0012	-0,2380
32°S 51°30'W	0,0011	0,0008	0,0013	-0,2650
34°S 53°W	0,0009	0,0006	0,0011	-0,1990

3.2. Intensidade alimentar

A análise das distribuições posteriores das frequências de cada tipo de estômago mostra um aumento das frequências de estômagos meio-cheios e cheios ao longo das décadas (Tabela 7, Figura 14). Os estômagos vazios compreendiam em média 73% na década de 1970 e sua frequência diminuiu para aproximadamente 60% nas décadas de 1980 e 2000 e para aproximadamente 50% na década de 2010. A frequência de estômagos com algum item alimentar aumentou consideravelmente entre as décadas de 1970 e 1980 de, em média, 22% para 39%, e depois diminuiu na década de 2000 (29%) e voltou a aumentar na década de 2010 (36%). Esse aumento abrupto de estômagos meio cheios entre 1970 e 1980 e a posterior diminuição na década de 2000 não pode ter influência da sazonalidade visto que o maior número de indivíduos provém de amostras de outono e inverno tanto na década de 1970 quanto na década de 1980 (Tabela 3). Esse aumento tem que ser interpretado em conjunto com as distribuições posteriores de estômagos cheios que na década de 1980 foi significativamente menor do que nos outros períodos, mas a análise conjunta reflete a tendência de aumento na intensidade alimentar. Já a frequência de estômagos cheios aumentou consideravelmente ao longo do tempo, passando de em torno de 5% na década de 1970 para aproximadamente 10% nas décadas de 2000 e 2010.

Tabela 7. Médias e intervalos de credibilidade de 90% (*ICr*) das distribuições posteriores das frequências de cada tipo de estômago por décadas de indivíduos de *Macrodon atricauda* capturados e desembarcados pela pesca de arrasto de parelhas no sul do Brasil.

	Vazio				Meio cheio				Cheio			
	1970	1980	2000	2010	1970	1980	2000	2010	1970	1980	2000	2010
Verão	0,14	0,20	0,31	0,57	0,35	0,15	0,71	0,61	0,54	0,05	0,63	0,51
Outono	0,40	0,36	0,03	0,22	0,43	0,50	0,03	0,23	0,34	0,30	0,10	0,30
Inverno	0,28	0,17	0,11	0,08	0,19	0,21	0,08	0,05	0,07	0,28	0,17	0,07
Primavera	0,17	0,27	0,55	0,13	0,03	0,14	0,18	0,11	0,04	0,37	0,11	0,12
N Total	937	3042	636	951	279	2000	308	664	67	116	112	206

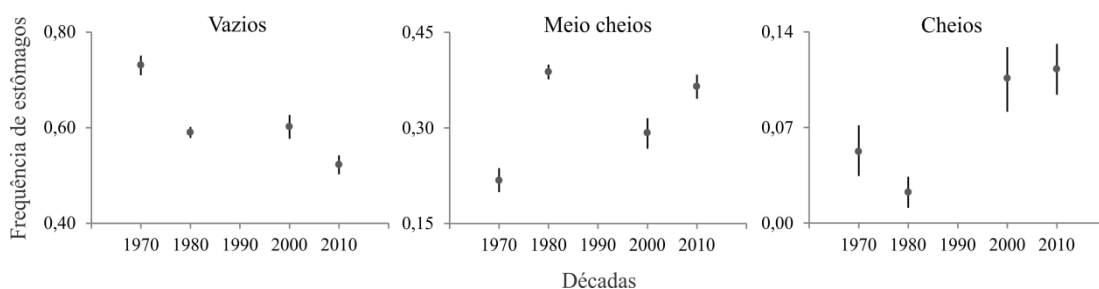


Figura 14. Frequências médias de estômagos vazios, meio-cheios e cheios por década de indivíduos de *Macrodon atricauda* capturados e desembarcados pela pesca de arrasto de parelhas no sul do Brasil. As linhas verticais indicam os intervalos de credibilidade de 90%.

Estes resultados evidenciam que a intensidade alimentar da pescadinha aumentou ao longo dos anos nas últimas décadas. Possivelmente os indivíduos estão se alimentando com maior frequência devido a fatores que serão discutidos na seção de conclusões.

3.3. Alterações de longo prazo na abundância, estrutura de idades, mortalidade e biomassa.

3.3.1. Captura por unidade de esforço

A captura média anual por unidade de esforço (CPUE kg/dia) e seus intervalos de confiança de 95% foram calculados para cada ano entre 1977 e 2011 (Figura 8). Modelos lineares ajustados mostraram uma diminuição significativa na inclinação para as viagens com 30% ou mais de pescadinha na captura total desembarcada ($F = 6,205$, $p = 0,018$) e 40% ou mais ($F = 30,984$, $p = <0,01$). A redução foi menos pronunciada nas viagens com 30% ou mais, desde aproximadamente 2.600 kg/dia no ano de 1976 até perto de 1.800 kg/dia em 2011, uma diminuição de 28%. Para aquelas viagens com 40% ou mais, o decréscimo na CPUE foi mais acentuado, desde aproximadamente 3.600 kg/dia em 1976 até perto de 1.600 kg/dia no ano de 2011, uma diminuição de 54%.

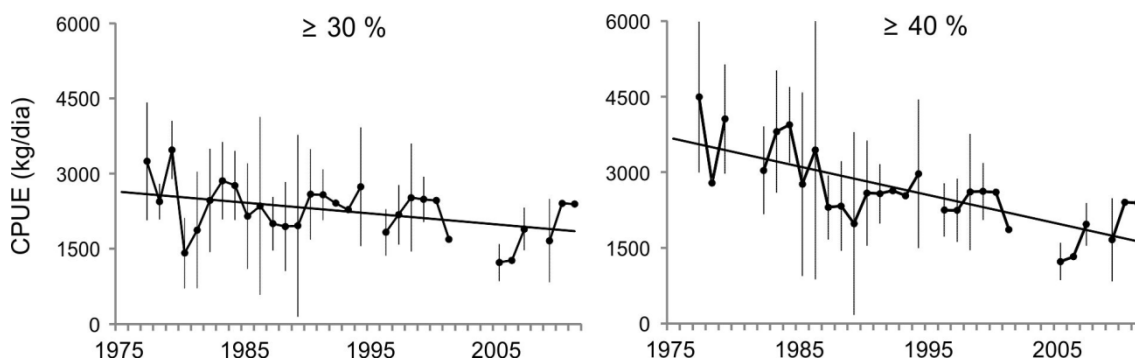


Figura 8. Médias de captura por unidade de esforço (kg/dia) de *Macrodon atricauda* por ano no sul do Brasil. Esquerda: viagens de pesca em que a espécie compôs 30% ou mais das capturas totais desembarcadas. Direita: viagens em que a espécie compôs 40%

ou mais das capturas totais. As linhas pretas são os modelos lineares ajustados. As linhas verticais são os intervalos de confiança de 95%.

3.3.2. Composição e diversidade de idades

A composição etária das pescadinhas maiores de dois anos também mudou. Peixes com 7 anos de idade desapareceram das capturas no meio da década de 1980, enquanto que, em 2005, não houveram peixes mais velhos do que 5 anos. Enquanto que as classes etárias mais velhas desapareceram (> 5 anos), houve um aumento na porcentagem das classes de idades mais jovens (2 anos) (Figura 9). O período de cinco anos entre 2000 e 2005 não teve dados disponíveis para serem analisados.

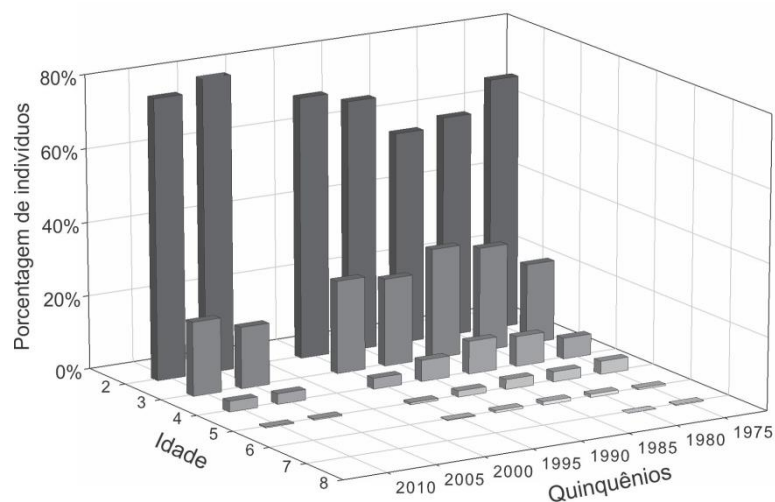


Figura 9. Mudanças na composição etária de peixes adultos e maiores de dois anos de *Macrodon atricauda* nos desembarques de arrasto de parelhas que desembarcaram em Rio Grande entre 1975 e 2012 agrupados em intervalos de cinco anos.

As alterações na composição etária resultaram em mudanças na diversidade de idades das fêmeas reprodutoras de *Macrodon atricauda*. O índice de diversidade de idade (H) diminuiu de forma constante, de 1976 (H = 3,46) até 1994 (H = 1,22) e, então, manteve-se estável até 2011, quando atingiu o seu valor mais baixo (H = 1,04) (Figura 10). O decréscimo da diversidade de idades significa que houve uma diminuição no número de classes de idades, mas também que a diferença entre a percentagem de indivíduos em cada classe de idades aumentou, ou em outras palavras, a estrutura de idades da população tornou-se menos homogênea.

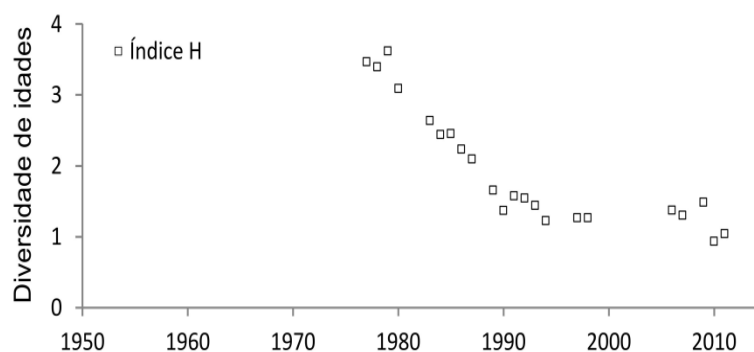


Figura 10. Mudanças no índice de diversidade de idade (H) de fêmeas maduras de *M. atricauda* do sul do Brasil.

3.3.3. Estimativas de Mortalidade Total e Taxas de Exploração

Os coeficientes instantâneos de mortalidade total (Z) foram calculados para cada ano em que foram obtidas amostras de composição de comprimento. A mortalidade total aumentou ao longo dos anos desde 0,6 no estado virginal do estoque na década de 1950 até 1,94 na década mais recente (Figura 11). Ao longo das últimas cinco décadas houve três períodos distintos: 1950 a 1960, quando o Z foi baixo permanecendo entre 0,56 e

0,66; 1976 a 1992, quando Z permaneceu entre 0,96 e 1,28 e 1994 a 2011, quando o Z aumentou para entre 1,64 e 1,94. A distribuição posterior do valor máximo de Z (0,66) no primeiro período coincidiu com a distribuição posterior do valor mínimo (1,64) no terceiro período (Figura 11). Estes dados não permitem a afirmação de diferença estatisticamente significativa dos Z s entre os períodos e anos, mas o aumento contínuo das taxas de mortalidade no segundo período reforça a interpretação de uma tendência de aumento na mortalidade (Figura 11).

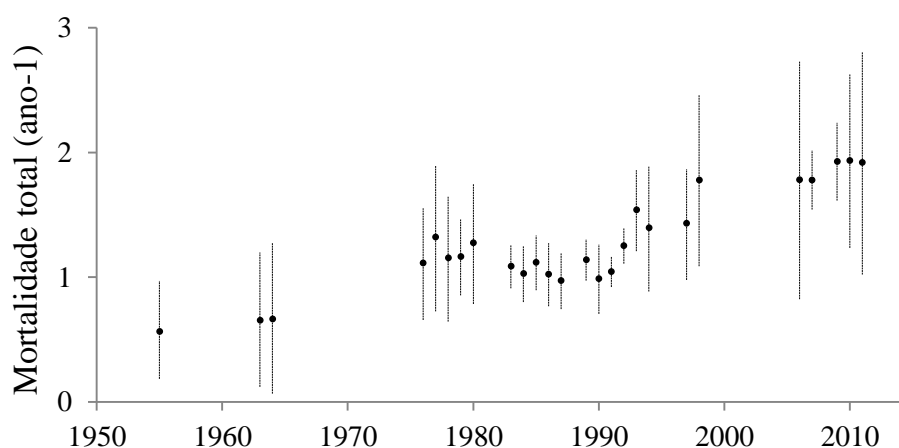


Figura 11. Alterações de longo prazo nos coeficientes instantâneos de mortalidade total (Z) do estoque de *Macrodon atricauda* do sul do Brasil entre 1955 e 2011. Linhas verticais: intervalos de 95% de credibilidade.

A mortalidade natural obtida por meio da fórmula de Pauly (1980) diminuiu entre as décadas de 1970 e 2000 (Figura 12). Na década de 1970 o M médio foi de 0,51 diminuindo paulatinamente para 0,41, 0,35 e 0,33 nas três décadas seguintes, respectivamente.

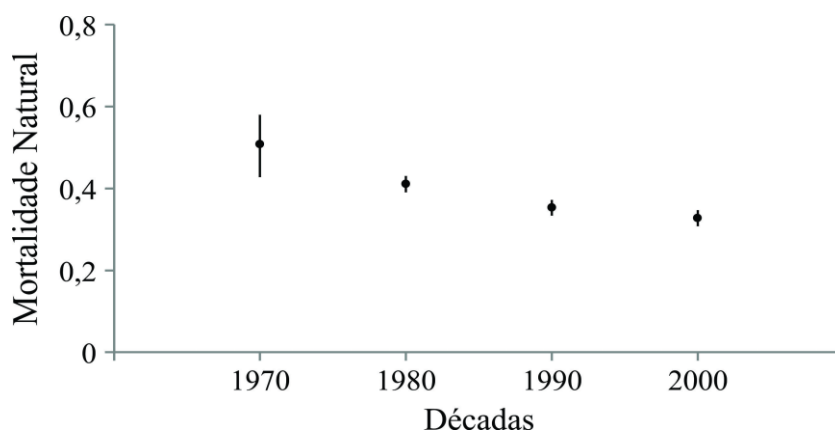


Figura 12. Alterações de longo prazo nas taxas de mortalidade natural (M) do estoque de *Macrodon atricauda* do sul do Brasil entre as décadas de 1970 e 2000 estimada através do modelo de Pauly (1980) . Linhas verticais indicam intervalos de confiança de 95%.

O padrão de aumento da taxa de exploração (E) foi o mesmo de Z (Figura 13), uma vez que foi obtido a partir do Z . Para uma mortalidade natural constante e igual à da década de 1950 ($M = 0,5$), a taxa de exploração E atingiu valores próximos a 0,5 entre 1970 e 1990 com tendência crescente nas décadas seguintes até atingir 0,7 na última década.

Considerando-se o M obtido por meio da fórmula de Pauly , a taxa de exploração esteve em torno de 0,08 na década de 1950 e aumentou paulatinamente para entre 0,25 e 0,35 na década de 1960 e para 0,55 no final da década de 1970. Na década de 1980, E esteve em torno de 0,6 aumentando para entre 0,65 e 0,75 na década de 1990 e depois passou para entre 0,8 e 0,83 na década de 2000.

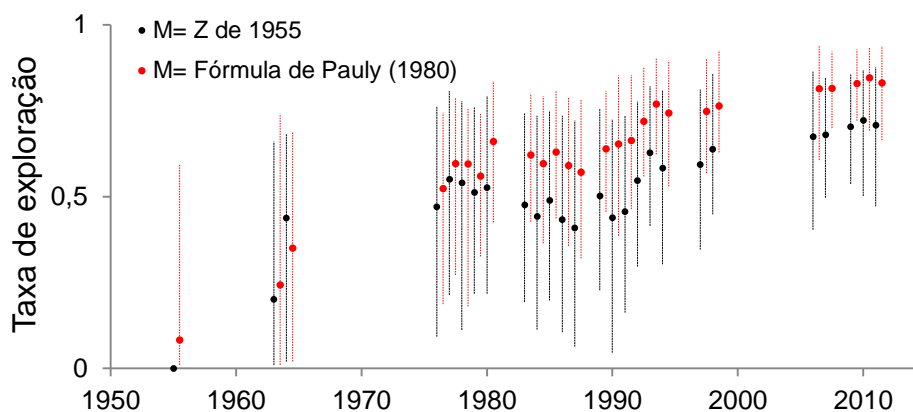


Figura 13. Alterações de longo prazo nas taxas de exploração (E) do estoque de *Macrodon atricauda* do sul do Brasil entre 1955 e 2011 considerando M constante e igual ao Z estimado para o ano de 1955 (círculos pretos) e M obtido por meio da fórmula de Pauly (1980) (círculos vermelhos). Linhas verticais: intervalos de 95% de credibilidade.

3.3.4. Modelagem da biomassa

3.3.4.1 Modelo de biomassa reprodutiva das fêmeas

A análise da evolução da biomassa reprodutiva de fêmeas ao longo das décadas mostrou uma diminuição acentuada, mas que foi amenizada devido às alterações, principalmente na maturação sexual, mas também no crescimento (Figura 14). Quando as alterações no crescimento e na maturação foram consideradas, a BRR foi reduzida para 85 % da biomassa virginal na década de 1960 e para 35 % em 1970. Depois de uma pequena recuperação na década de 1980, quando atingiu 46%, a BRR diminuiu novamente, atingindo 41% na década de 1990 e 28% na década de 2000. Quando apenas as mudanças na maturação foram consideradas, a BRR foi reduzida para 83% em 1960 e

34% em 1970, recuperou um pouco na década de 1980 (43%) e voltou a diminuir para 39% na década de 1990 e 28% em 2000. Quando apenas as alterações no crescimento foram consideradas, a BRR foi reduzida para 76% em 1960 e 26% em 1970. Mais uma vez, depois de uma pequena recuperação em 1980, quando atingiu 33%, diminuiu para 22% na década de 1990 e 10% na década de 2000. Num cenário em que o crescimento e idade da maturação permanecem os mesmos ao longo do tempo, nos anos 2000, o RRB teria diminuído para 9% da biomassa virginal.

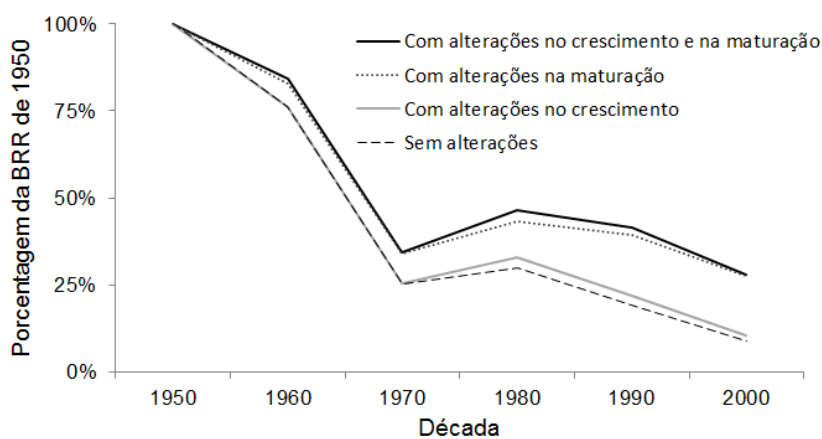


Figura 14. Biomassa reprodutiva relativa (BRR) de fêmeas, modelada para a população de *Macrodon atricauda* do sul do Brasil por década. Linha preta contínua: Considerando as mudanças de longo prazo no crescimento e a diminuição na idade de maturação. Linha preta pontilhada: Considerando apenas a diminuição na idade de maturação. Linha cinza contínua: Considerando apenas as alterações no crescimento. Linha preta tracejada: Sem considerar alterações no crescimento e na idade de maturação.

3.3.4.2 Modelo de biomassa total de machos e fêmeas

A biomassa total modelada de fêmeas e machos diminuiu desde o início da pesca na década de 1950 (Figura 15). A biomassa das fêmeas diminuiu para 82% da biomassa virginal em 1960 para 40% em 1970 e, depois de uma pequena recuperação em 1980, caiu para 31% na década de 1990 e 27% em 2000. A biomassa dos machos diminuiu para 83% em 1960, 43% em 1970, aumentou para 46% em 1980 e caiu para 40% na década de 1990, e 35% nos anos 2000. As variações de crescimento nas últimas décadas foram maiores para os machos, o que resultou em uma redução menor de sua biomassa total, quando comparado com as fêmeas.

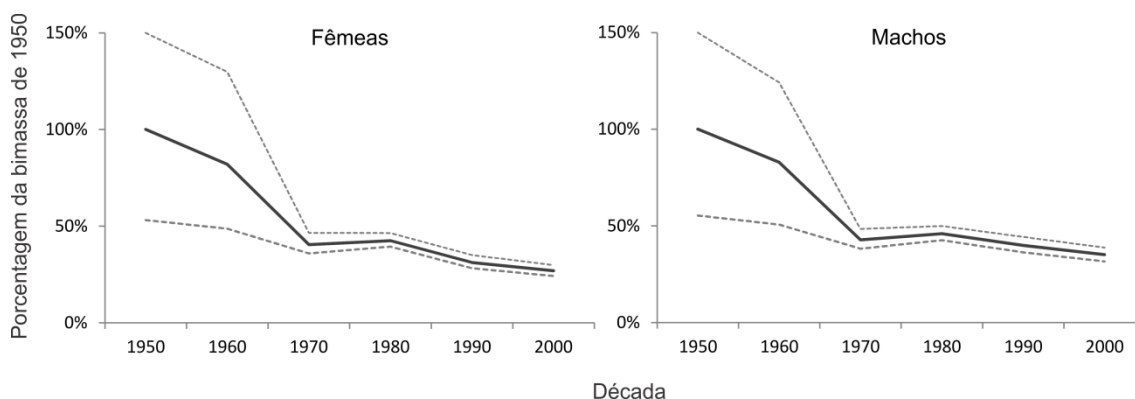


Figura 15. Biomassa modelada de fêmeas e machos de *Macrodon atricauda* no sul do Brasil por década. As biomassas estão apresentadas como uma proporção da biomassa na década de 1950. As linhas tracejadas indicam os intervalos de credibilidade de 90%.

3.4. Leituras de idades e diferenças nos otólitos.

A análise da legibilidade de idades nos otólitos de *M. ancylodon* do norte do Brasil mostrou que não é possível identificar uma alternância de bandas opacas e translúcidas

que poderiam estar associada com a idade (Figura 16A). Em contraste, os 22 espécimes de *M. atricauda* do sul do Brasil tinham entre uma e três bandas opacas e translúcidas alternadas que foram facilmente observadas nos otólitos seccionados (Figura 16B).

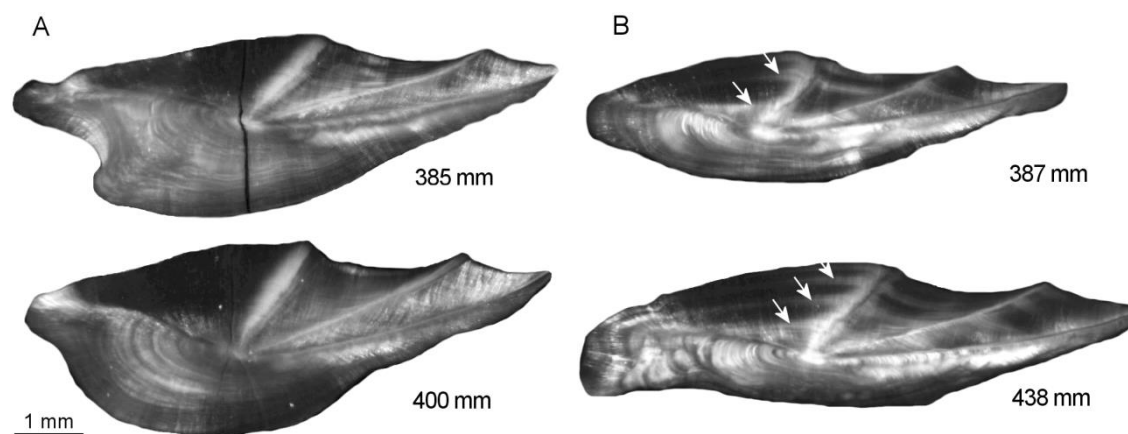


Figura 16. Cortes finos dos otólitos direitos de duas fêmeas de *Macrodon ancylodon* (A) e duas fêmeas de *M. atricauda* (B). As setas brancas indicam as bandas opacas identificadas como anéis anuais de crescimento.

A análise da morfologia e morfometria dos otólitos mostrou diferenças significativas. Para os otólitos de *M. atricauda* a superfície externa é ligeiramente côncava enquanto que nos otólitos de *M. ancylodon* é reta. A lobulação da margem dorsal-anterior é mais pronunciada em *M. ancylodon*. Os otólitos dos indivíduos de *M. ancylodon* foram significativamente mais pesados, mais largos e mais espessos do que os de *M. atricauda* (Tabela 8).

Tabela 8. Lambda de Wilks, escores de F-remove and probabilidade da hipótese nula de diferenças entre os otólitos de *Macrodon ancylodon* e *M. atricauda*.

Comparação	Lambda de Wilk	F-remove (df: 1,39)	p
Peso do otólito	0,371	9,120	0,004
Largura do otólito (LO)	0,345	5,725	0,022
Espessura do otólito (EO)	0,450	19,433	< 0,05
Comprimento do otólito (CO)	0,307	0,782	0,382

Os otólitos de *M. ancylodon* cresceram significativamente mais em peso ($p < 0,01$), em comprimento ($p < 0,01$), largura ($p = 0,04$) e espessura ($p < 0,01$) do que os otólitos de *M. atricauda* (Figura 17). No entanto, diferenças entre os espécimes menores do que 250 mm não foram tão evidentes, como mostrado na Figura 2 (A e B).

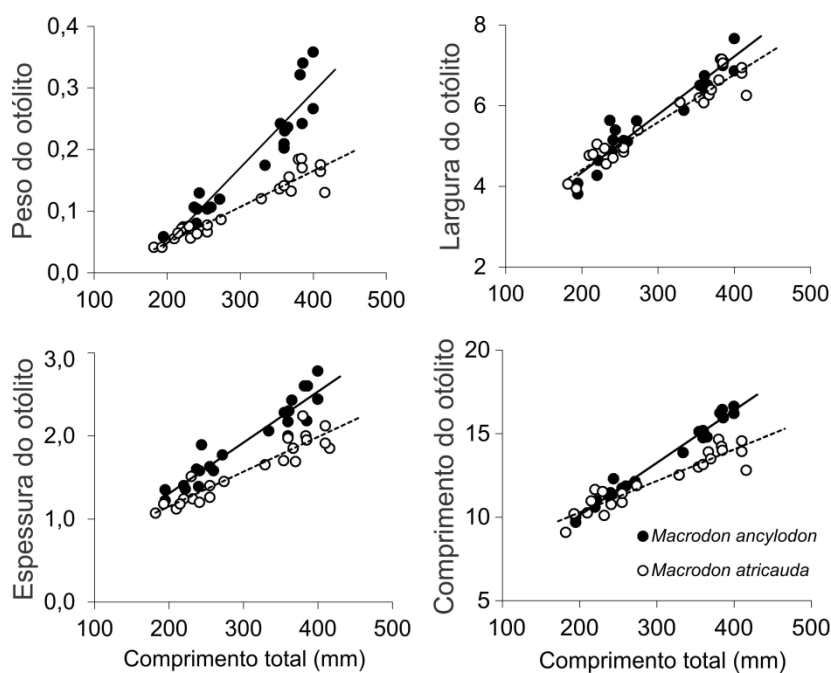


Figura 17. Relação entre o peso do otólito (g), largura, espessura e comprimento do otólito (mm) e o comprimento total (mm) dos indivíduos de *Macrodon ancylodon* e *M. atricauda*.

A análise multidimensional mostrou uma clara separação entre os otólitos de *Macrodon* do norte e do sul em duas coordenadas principais (Figura 18).

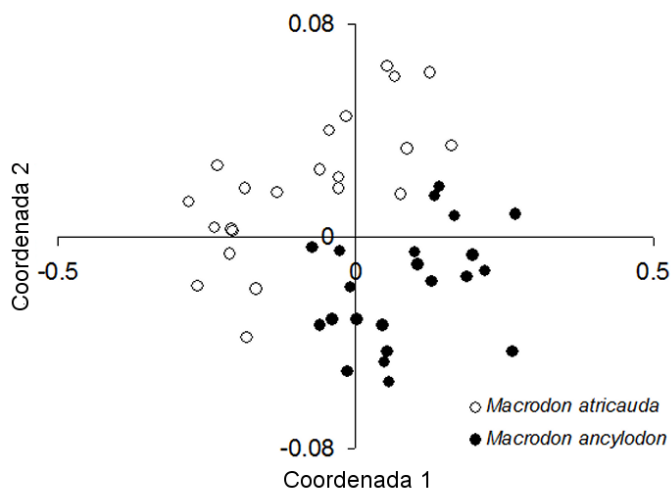


Figura 18. Otólitos de *Macrodon atricauda* (círculos vazios) e *M. ancyloдон* (círculos cheios) ordenados por meio de uma análise de escalonamento multidimensional.

4. DISCUSSÃO E CONCLUSÕES

4.1. Alterações de longo prazo na maturação sexual

A idade média de primeira maturação das fêmeas diminuiu de 2,2 para 1,6 anos e o comprimento de primeira maturação dos machos, que está estável desde a década de 1980, corresponde a um ano de idade. Visto que no sul do Brasil a pescadinha é um reprodutor sazonal (Yamaguti, 1989), os parâmetros reprodutivos não podem mais diminuir, assim é razoável concluir que a espécie está próximo dos seus limites inferiores de comprimento e idade de primeira maturação.

Alterações nos parâmetros reprodutivos em peixes comercialmente explorados resultantes de efeitos exclusivamente dependentes da densidade incluem a diminuição na idade de primeira maturação (I_{50}) e aumento no comprimento de primeira maturação (Ct_{50}) (Grift *et al.*, 2003, Pérez-Rodríguez *et al.*, 2012, Engelhard & Heino, 2004). Para *Macrodon atricauda*, a diminuição na I_{50} associada com o aumento na taxa de crescimento é um indicativo de alteração dependente da densidade, no entanto a diminuição no Ct_{50} contraria o esperado. Visto que a pesca o comprimento de primeira captura é inferior ao de primeira maturação, a diminuição no Ct_{50} é uma evidência de que a pesca causou uma pressão seletiva que implica em menor aptidão aos peixes que maturam a maiores tamanhos, o que, em longo prazo, altera as frequências genéticas da população, aumentando a proporção de genótipos de indivíduos que se reproduzem a menores comprimentos.

Outro fator que poderia estar influenciando a maturação precoce seria o aumento na temperatura do mar, no entanto, estudos anteriores (Morgan & Colbourne, 1999; Tobin & Wright, 2011) indicam que o nível de aumento observado ($0,3^{\circ}\text{C}$) não seria suficiente para influenciar nos parâmetros de maturação.

Pode-se argumentar que TSM não pode representar as temperaturas na coluna de água, mas a pescadinha habita águas costeiras rasas, principalmente a menos de 30 m de profundidade (Haimovici *et al.*, 1996) onde a estratificação é frequentemente perturbada pela alternância ventos de sudoeste e nordeste na região (Möller *et al.* 2008).

4.2. Intensidade alimentar

As frequências de estômagos vazios diminuíram e as frequências de estômagos com algum conteúdo alimentar aumentou ao longo do tempo, o que evidencia um aumento na intensidade alimentar. Ou seja, parece que atualmente as pescadinhas se alimentam com mais frequência, possivelmente pela maior disponibilidade de alimentos. Isso gera um maior crescimento corporal e um maior acúmulo de reservas energéticas, o que, por sua vez, antecipa a aquisição do limiar energético mínimo para um indivíduo entrar na maturação (Rowe *et al.*, 1991; Hutchings & Jones, 1998; Dufour *et al.*, 2000). Esses resultados corroboram o aumento registrado nas taxas de crescimento (Cardoso & Haimovici, 2011) e os resultados anteriores de diminuição na idade e comprimento de primeira maturação.

4.3. Alterações de longo prazo na estrutura etária, mortalidade, abundância, biomassa e o risco do colapso da pescaria.

As evidências disponíveis, indicam que o aumento da mortalidade total (Z) dos adultos de *Macrodon atricauda* está sendo causado pelo aumento na mortalidade por pesca já que a mortalidade natural (M) provavelmente diminuiu. A diminuição de M calculada com a fórmula de Pauly (1980), relacionada com as mudanças nos parâmetros de crescimento, reflete de forma mais realista a evolução de M do que um M constante ao longo do tempo. A diminuição da densidade, o aumento da intensidade alimentar e a diminuição da idade média dos adultos no estoque, são causas reconhecidas de diminuição de mortalidade natural (Hixon & Jones, 2005). A menor abundância de espécies como a pescada olhuda *Cynoscion guatucupa* (Miranda & Haimovici, 2007),

que compete com a pescadinha por camarões, lulas e pequenos peixes (Martins, 2000) contribuem com o aumento da disponibilidade de alimento e por consequência, para os maiores pesos médios por idade da pescadinha (Cardoso & Haimovici, 2011).

Quando consideramos uma mortalidade natural (M) constante, a taxa de exploração (E) atual ficou em torno de 0,7, o que, segundo uma meta análise global (Worm et al. 2009), resultou no colapso de 55 % dos estoques pesqueiros analisados. No entanto, se considerarmos um M diminuindo, a taxa de exploração atingiu 0,8, o que colapsou aproximadamente 75% dos estoques. Portanto, analisando apenas indicadores indiretos como a mortalidade e a taxa de exploração podemos afirmar que o estoque de pescadinha do sul do Brasil esta sujeito a um risco considerável de colapso, seja pela manutenção das elevadas taxas de mortalidade como por um eventual aumento repentino na intensidade de pesca.

Depois de um período de mudanças na mortalidade total e na diversidade de idades, nos últimos 15 anos a população está em um nível de alta mortalidade e baixa diversidade de idades. Paralelamente, depois de uma diminuição brusca entre 1950 e 1960, a biomassa total permaneceu estável entre as décadas de 1970 e 1990, provavelmente devido às características da história de vida da pescadinha que favorecem a resiliência como alta fecundidade (Juras and Yamaguti, 1989, Militelli & Macchi, 2004), maturação precoce, rápido crescimento individual e baixa longevidade (Cardoso & Haimovici, 2011). No entanto, a resiliência tem um limite e a história de vida da espécie tem sido tensionada para maturação mais cedo e aumento no crescimento. Além disso, a depleção dos peixes mais velhos e a diminuição da diversidade de idades também

podem contribuir para a diminuição na resiliência, visto que isso tem sido associado a períodos de declínio de outros estoques pesqueiros.

A modelagem da biomassa reprodutiva relativa de fêmeas mostrou que as mudanças, principalmente na maturação, mas também no crescimento, têm compensado os efeitos do aumento da mortalidade. As alterações têm evitado a diminuição da biomassa reprodutiva para níveis críticos (< 10% da biomassa virginal), nos quais outros estoques pesqueiros colapsaram. Por outro lado, o potencial reprodutivo do estoque está sendo severamente afetado, o que, possivelmente, também contribui para diminuir a resiliência uma vez que o recrutamento fica mais vulnerável as alterações ambientais.

Portanto, mesmo com uma história de vida que favorece a resiliência, a persistência da alta exploração pesqueira pode comprometer a produtividade de longo prazo da população. Não seria um exagero esperar que, o atual nível de alta mortalidade, altas taxas de exploração, baixa diversidade de idades, história de vida tensionada e baixa biomassa reprodutiva o estoque de *M. atricauda* do sul do Brasil represente um risco real de colapso. Pequenas alterações no direcionamento do esforço de pesca dos arrasteiros de parelha, motivado por preços favoráveis ou algum avanço tecnológico podem desequilibrar o estado atual. Uma abordagem precautória sugere a necessidade de uma redução do esforço pesqueiro.

4.4. Leitura de idades e diferenças nos otólitos

Os otólitos seccionados de *Macrodon ancylodon* não mostraram anéis anuais comparáveis aos de *M. atricauda* do sul do Brasil. A formação da banda anual tem sido

tradicionalmente associada aos ritmos ambientais sazonais e com eventos ontogenéticos significativos, como alimentação e reprodução (Green *et al.*, 2009). Ambas as espécies têm um ciclo reprodutivo sazonal definido (Juras & Yamaguti, 1989; Militelli & Macchi, 2004; Camargo & Isaac, 2005), que, aparentemente, não resulta na formação de bandas alternadas anuais nos otólitos *M. ancylodon*. No entanto, as flutuações sazonais de temperatura são muito diferentes entre os ambientes das duas espécies: cerca de 10°C nas águas costeiras do sul do Brasil (Haimovici *et al.*, 1997) e somente cerca de 2°C no norte Brasil (Camargo & Isaac, 2005). A falta de variações ambientais cíclicas no norte do Brasil parece ser a explicação para a ausência de anéis de crescimento nos otólitos de *M. ancylodon*.

Os otólitos de ambas as espécies crescem a taxas diferentes: os de *Macrodon ancylodon* tornam-se mais pesados, mais largos e espessos do que os de *M. atricauda* conforme o peixe cresce em comprimento. Com isso os otólitos podem ser utilizados como caracteres morfológicos diagnósticos para a distinção entre as duas espécies. As diferenças na forma dos otólitos corroboram fortemente a diferenciação, tanto morfológicas, quanto genética relatadas previamente, e são evidências adicionais que suportam a existência de duas espécies do gênero *Macrodon* na costa atlântica da América do Sul: *M. ancylodon* no norte e *M. atricauda* no sul.

LITERATURA CITADA

Amundsen, P.A., Gabler, H.M., Staldvik, F.J., 1996. A new approach to graphical analysis of feeding strategy from stomach contents data – modification of the Costello (1990) method. *Journal of Fish Biology* 48 (4), 607-614.

- Beverton, R.J.H. and Holt, S.J. 1959. A review of the lifespans and mortality rates of fish in nature and their relation to growth and other physiological characteristics. In CIBA Foundation Colloquia on Ageing: the Lifespan of Animals 5. Wolstenholme GEW and O'Connor M eds. pp. 142-180. London, UK: Churchill Ltd.
- Berkeley, S. A., Hixon, M. A., Larson, R. J., Love, M. S., 2004. Fisheries Sustainability via Protection of Age Structure and Spatial Distribution of Fish Populations. *Fisheries* 29 (8): 23-32.
- Bowen, S.H. 1996. Quantitative description of the diet. In Murphy BR, Willis DW (Eds.) *Fisheries techniques*. American Fisheries Society. pp. 513-532.
- Camargo M. and Isaac V. 2005. Reproductive biology and spatio-temporal distribution of *Stellifer rastrifer*, *Stellifer naso* and *Macrodon ancylodon* (Sciaenidae) in the Caeté estuary, Northern Brazil. *Brazilian Journal of oceanography*, 53(1-2), 13-21.
- Campana, S.E. and Casselman, J.M. 1993. Stock discrimination using otolith shape analysis. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 50, 1062–1083.
- Cardoso, L.G and Haimovici, M. 2011. Age and changes in growth of the king weakfish *Macrodon atricauda* (Günther, 1880) between 1977 and 2009 in the southern Brazil. *Fisheries Research* 111 (3): 177-187.
- Cardoso, L.G and Haimovici, M. 2011. Long term changes in the sexual maturity and in the reproductive biomass of the king weakfish *Macrodon atricauda* (Günther, 1880) in southern Brazil. *Submitted to Fisheries Research in 2013*.

- Carvalho-Filho, A., Santos, S., Sampaio, I. 2010. *Macrodon atricauda* (Günther, 1880) (Perciformes: Sciaenidae), a valid species from the southwestern Atlantic, with comments on its conservation. *Zootaxa* 2519: 45-58.
- Casatti, L. and Menezes, N.A. 2003. Sciaenidae. In Menezes N.A., Buckup P.A., Figueiredo J.L. and Moura R.L. (eds) *Catálogo das espécies de peixes marinhos do Brasil*. São Paulo: Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo, pp. 86–89.
- Clarke, K.R. and Warwick, R.M. 2001. *Change in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation*. 2nd edition. Plymouth: PRIMER-E, 172 pp.
- Dieckmann, U., Heino, M., 2007. Probabilistic maturation reaction norms: their history, strengths, and limitations. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 335, 253-269.
- Dufour, S., Huang, Y.S., Rousseau, K., Sbaihi, M., Le Belle N., Vidal, B., Marchelidon, J., Querat, B., Burzawa-Gerard, E., Chang, C.F. and Schmitz, M. 2000. Puberty in teleosts: new insights into the role of peripheral signals in the stimulation of pituitary gonadotropins. In: 6th International Symposium on Reproductive Physiology of Fish. Norberg, B, Kjesbu, OS, Taranger, GL, Andersson, E & Stefansson, SO (eds). pp. 455-461. University of Bergen, Norway.
- Engelhard, G.H. and Heino, M. 2004. Maturity changes in Norwegian spring-spawning herring *Clupea harengus*: compensatory or evolutionary responses? *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 272:245–256.

- Francis, R.C., Hixon, M.A., Clarke, M.E., Murawski, S.A., Ralston, S. 2007. Fisheries management: ten commandments for ecosystem-based fisheries scientists. *Fisheries* 32: 217–233.
- Gelman, A., Carlin, J.B., Stern, H.S., Rubin, D.B., 2003. *Bayesian Data Analysis*, Second Edition, Chapman & Hall/CRC Texts in Statistical Science. Florida, USA.
- Green B. S., Mapstone B. D., Carlos G., Begg G. A. (2009) Introduction to otoliths and fisheries in the tropics. In Green et al (eds) *Tropical Fish Otoliths: Information for Assessment, Management and Ecology*. first ed. Springer, pp 1-19.
- Grift, R.E., Rijnsdorp, A.D., Barot, S., Heino, M., Dieckmann, U. 2003. Trends in reaction norms for maturation in the North Sea plaice. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 257: 247–257.
- Haimovici, M. 1987. Estrategia de amostragens de comprimentos de teleósteos demersais nos desembarques da pesca de arrasto no litoral sul do Brasil. *Atlântica* 9: 65-82.
- Haimovici, M. 1988. Crecimiento de la pescadilla real *Macrodon ancylodon* (Sciaenidae) en el sur de Brasil. *Publicación Científica de la Comisión Mixta del Frente Marítimo, Montevideo* (4): 99-106.
- Haimovici, M., 1998. Present state and perspectives for the Southern Brazil shelf demersal fisheries. *Fisheries Management and Ecology* 5: 277–289.
- Haimovici, M and Cousin, J.C.B. 1989. Reproductive biology of the castanha *Umbrina canosai* (Pisces, Scianidae) in southern Brazil. *Rev. Brasil. Biol.* 49: 523-537.

- Haimovici M., Castello J. P., Vooren C. M. (1997). Fisheries. In Seeliger U. et al. (eds): Subtropical Convergence Environments: the Coastal and Sea in the Southwestern Atlantic. Springer, pp 183-196.
- Haimovici, M., Freire, M.A., Fischer, L.G., Conceição, W.V. 2005. Abundância relativa e tamanhos de teleósteos e cefalópodes em águas costeiras da Plataforma Sul. Em: Vooren, C. M.; Klippel, S. Ações para a conservação de tubarões e raias no sul do Brasil. Igaré, Porto Alegre: 121-127.
- Haimovici, M. & Maceira, R.P. 1981. Observações sobre a seleção a bordo e rejeição na pesca de arrasto de fundo no Rio Grande do Sul. Anais do Segundo Congresso Brasileiro de Engenharia de Pesca, Recife: 401-411.
- Haimovici, M., Martins, A. S, Vieira, P. C., 1996. Distribuição e abundância de teleósteos demersais sobre a plataforma continental do sul do Brasil. Rev. Brasil. Biol. 56 (1): 27-50.
- Haimovici M., Pereira, S., Vieira, P.C. 1989. La pesca demersal en el sur de Brasil en el periodo 1975 - 1985. Frente Marítimo, Montevideo (5A): 151-163.
- Härkönen, T. 1986. Guide to the otoliths of the bony fishes of the Northeast Atlantic. Hellerup, Denmark: Danbiu Aps Biological Consultants, 256 pp.
- Hixon, M.A & Jones, G.P., 2005. Competition, predation, and density-dependent mortality in demersal marine fishes. Ecology 86:2847–2859
- Hsieh, C., Yamauchi, A., Nakazawa, T., Wang, W. 2010. Fishing effects on age and spatial structures undermine population stability of fishes. Aquat. Sci. 72: 165–178.
- Hutchings, J.A. 2000. Collapse and recovery of marine fishes. Nature 406: 882–885.

- Hutchings, J.A. and Jones, M.E.B. 1998. Life history variation and growth rate thresholds for maturity in Atlantic salmon, *Salmo salar*. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 55, Suppl. 1: 22-47.
- Jørgensen, T. 1990. Long-term changes in age at sexual maturity of Northeast Arctic cod (*Gadus morhua* L.). Jour. du Cons. Int. pour l'Expl. de la Mer 46: 235–248.
- Jørgensen, C., Enberg, K., Dunlop, E. D., Arlinghaus, R., Boukal, D. S., Brander, K., Ernande, B., Erdmark, A., Johnston, F., Matsumura, S., Pardoe, H., Raab, K., Silva, A., Vainikka, A., Dieckmann, U., Heino, M., Rijnsdorp, A. R., 2007. Managing Evolving Fish Stocks. Science 318: 1247-1248.
- Kinas, P. G. and Andrade, H. A. 2010. Introdução à Análise Bayesiana (com R). Mais Que Nada, Porto Alegre, 240 pp.
- Law, R. 2000. Fishing, Selection and Phenotypic Evolution. ICES Journal of Marine Sciences 57: 659-668.
- Malcom, J.S., Watson, G., Heccht T. 1995. Otoliths atlas of southern African marine fishes. Ichthyological Monographs of the J.L.B. Smith Institute of Ichthyology, No 1, 253 pp.
- Marshall, C.T. and McAdam, B. J. 2007. Integrated perspectives on genetic and environmental effects on maturation can reduce potential for errors of inference. Mar. Ecol. Progr. Ser. 335: 301-310.
- Marteinsdottir G & Begg GA 2002. Essential relationships incorporating the influence of age, size and condition on variables required for estimation of reproductive

potential in Atlantic cod *Gadus morhua*. Marine Ecology Progress Series, 235: 235–256.

Marteinsdottir, G. and Thorarinsson, K. 1998. Improving the stock recruitment relationship in Icelandic cod (*Gadus morhua*) by including age diversity of spawners. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 55: 1372- 1377.

Martins, A.S., 2000. As assembleias e as guildas tróficas de peixes e cefalópodes demersais na plataforma continental e talude superior do extremo sul do Brasil. *PhD Thesis*. Federal University of Rio Grande, Rio Grande, Brazil.

Militelli, M.I. and Macchi, G.J., 2004. Spawning and fecundity of king weakfish, *Macrodon ancylodon*, in the Río de la Plata estuary, Argentina - Uruguay. J. Mar. Biol. Ass. U.K., 84 (2): 443-447.

Miranda, L.V. and Haimovici, M., 2007. Changes in the population structure, growth and mortality of striped weakfish *Cynoscion guatucupa* (Sciaenidae, Teleostei) of Southern Brazil between 1976 and 2002. Hydrobiologia 589: 69-78.

Möller, O.O. Jr., Piola, A. R., Freitas, A. C., Campos, E. J. D., 2008. The effects of river discharge and seasonal winds on the shelf off southeastern South America. Special Issue: Synoptic characterization of the Southeastern South American Continental shelf: The NICOP/Plata Experiment. Continental Shelf Research, 28 (13): 1607-1624.

- Pauly, D. 1980. On the interrelationships between natural mortality, growth parameters, and mean environmental temperatures in 175 fish stocks. *J. Cons. int. Explor. Mer* 39:175-192.
- Pérez-Rodríguez, A., Morgan, J., Koen-Alonso, M., Saborido-Rey, F., Disentangling genetic change from phenotypic response in reproductive parameters of Flemish Cap cod *Gadus morhua*, *Fisheries Research* (2010), doi:10.1016/j.fishres.2012.09.004
- R Core Team, 2013. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <http://www.R-project.org/>.
- Ricker, W.E., 1975. Computation and interpretation of biological statistics of fish populations. *Bull. Fish. Res. Board Can.* 191, 382.
- Rijnsdorp, A. D., 1993a. Fisheries as a large-scale experiment on life-history evolution: disentangling phenotypic and genetic effects in changes in maturation and reproduction of North Sea Plaice, *Pleuronectes platessa L.* *Oecologia* 96: 391–401.
- Rijnsdorp, A. D., 1993b. Relationship between juvenile growth and the onset of sexual maturity of female North Sea plaice, *Pleuronectes platessa*. *Can. J. Fish. Aq. Sc.* 50:1617–1631.
- Rodrigues, R., Santos, S., Haimovici, M., Saint-Paul, U., Sampaio, I., Schneider, H. 2013. Mitochondrial DNA reveals population structuring in *Macrodon atricauda* (Perciformes: Sciaenidae): a study covering the whole geographic distribution of the species in the southwestern Atlantic. *Mitochondrial DNA* (doi: 10.3109/19401736.2013.792053).

- Rowe, D.K., Thorpe, J.E. and Shanks, A.M. 1991. Role of fat stores in the maturation of male Atlantic salmon (*Salmo salar*) parr. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 48: 405-413.
- Saborido-Rey, F and Kjesbu, O.S. 2005. Growth and maturation dynamics. 26 pp. <http://hdl.handle.net/10261/47150>.
- Santos, S., Hrbek T., Farias, I. P., Schneider, H., Sampaio, I., 2006. Population genetic structuring of the king weakfish, *Macrodon ancylodon* (Sciaenidae), in Atlantic coastal waters of South America: deep genetic divergence without morphological change. *Molecular Ecology* 15: 4361–4373.
- SFSC- NOAA, 2013. Southwest Fisheries Science Center of the US National Oceanic and Atmospheric Administration. Available on web site: http://las.pfeg.noaa.gov/las6_5/servlets/dataset?catitem=8 accessed in January 28th, 2013.
- Shannon, C.E., 1948. A mathematical theory of communication. *Bell Syst. Tech. J.* 27: 379-423.
- Sharpe, D.M.T. and Hendry, A.P., 2009. Life history change in commercially exploited fish stocks: an analysis of trends across studies. *Evolutionary applications* 2: 260-275.
- Trippel, E.A., 1995. Age at maturity as a stress indicator in fisheries. *Bioscience* 45: 759-771.

- Valentini, H., Castro, P. M. G. de, Servo, G. J. M., Castro, L. A. B de, 1991. Evolução da pesca das principais espécies demersais da costa sudeste do Brasil, pela frota de arrasteiros de parelha baseada em São Paulo de 1968 a 1987. *Atlântica* 13: 87-96.
- Vasconcellos, M.C., Kalikoski, D.C., Haimovici, M., Abdallah, P.R. 2006. Capacidad excesiva del esfuerzo pesquero en el sistema estuario costero del Sur de Brazil. In: *Capacidad de pesca y manejo pesquero en América Latina y el Caribe*. Roma : FAO, v.461, p. 275-311.
- Vooren, C. M., 1983. Seleção pela malha na pesca de arrasto da Castanha *Umbrina canosai*, Pescada *Cynoscion striatus* e Pescadinha *Macrodon ancylodon* no Rio grande do Sul. Documentos Técnicos de Oceanografia, Rio Grande. 32pp.
- Waggy, G.L., Brown-Peterson, N.J., Peterson, M.S. 2006. Evaluation of the Reproductive Life History of the Sciaenidae in the Gulf of Mexico and Caribbean Sea: “Greater” versus “Lesser” Strategies? *Proceedings of the 57th Gulf and Caribbean Fisheries Institute*, St. Petersburg, FL. 57: 263-281.
- Wootton, R. J. 1998. Ecology of teleost fishes. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands.
- Worm, B., Hilborn, R., Baum J.K., Branch, T.A., Collie, J.S., Costello, C., Fogarty, M.J., Fulton, E.A., Hutchings, J.A., Jennings, S., Jensen, O.P., Lotze, H.K., Mace, P.M., McClanahan, T.R., Minto, C., Palumbi, S.R., Parma, A.M., Ricard, D., Rosenberg, A.A., Watson, R., Zeller, D. 2009. Rebuilding Global Fisheries. *Science*, 31 July: 578-585.

- Yamaguti, N., 1968. Mortalidade da pescada-foguete, *Macrodon ancylodon*. Bolm. Inst. Oceanogr. S. Paulo 17 (1): 67-70.
- Yamaguti, N., 1979. Diferenciação geográfica de *Macrodon ancylodon* (Bloch & Schneider, 1801) na costa brasileira entre as latitudes 18°36'S e 32°10'S. Bolm. Inst. Oceanogr. S. Paulo 28 (1): 53-118.
- Yamaguti, N. and Moraes, A. E. D., 1965. Análise da pesca da pescada foguete na costa centro sul do Brasil. Bolm. Inst. Oceanogr. S. Paulo 14: 115-124.
- Yamaguti, N., Santos, E.P. dos, 1966. Crescimento da pescada foguete *Macrodon ancylodon*: aspecto quantitativo. Bolm Inst. Oceanogr. 15, 75-78.
- Yesaki, M. and Bager, K. J., 1975. Histórico da evolução da pesca industrial em Rio Grande. Série Documentos Técnicos SUDEPE/PDP (11).
- Zar J.H. 1996. Biostatistical analysis. 2nd edition. Englewood Cliffs, NJ: Prentice-Hall, 918 pp.

APÊNDICES

I. Long term changes in the sexual maturity and in the reproductive biomass of the southern king weakfish *Macrodon atricauda* (Günther, 1880) in southern Brazil.

Luis Gustavo Cardoso* and Manuel Haimovici

Laboratório de Recursos Pesqueiros Demersais e Cefalópodes, Instituto de Oceanografia, **Universidade Federal do Rio Grande (FURG)**, Caixa Postal 474, Avenida Itália Km 8, CEP 96201-900, Rio Grande, RS, Brazil.

L.G. Cardoso (cardosolg15@gmail.com); M. Haimovici (docmhm@furg.br).

* Corresponding author: L.G. Cardoso; e-mail address: cardosolg15@gmail.com; phone number: +0055 53 32336525

Abstract

The coastal demersal sciaenid fish “pescadinha” *Macrodon atricauda* has been intensely fished in the last 50 years along southern Brazil. It has resulted in the decrease in abundance, increase in growth and, as shown in this paper, a decrease in both length (L_{50} , mm) and age (A_{50} , years) at first maturity, besides the increase in the mortality rates between 1976 and 2011. The L_{50} of females and males decreased approximately 30 mm and the mean A_{50} of females reduced from 2.2 to 1.6 years. These declines in the A_{50} have been driven mainly by the decrease in the population abundance, while the declines in the L_{50} can be explained by the harvest selective pressure caused by fishing. Increasing temperatures of coastal waters of around 0.3°C in the last 50 years may also have influenced the changes somehow. Increasing mortality combined mainly with changes in maturation, but also with changes in growth, resulted in the decrease in female relative reproductive biomass (RRB) to 28% of the virginal biomass, which would have been reduced to 13% without the changes in growth and maturation. Reduced RRB combined with decreasing A_{50} and L_{50} may decline the reproductive potential of the population, making recruitment more vulnerable to environmental drivers and to any further increase in the fishing effort.

Keywords: *Maturation, long term changes, Brazil, Macrodon atricauda*

1. Introduction

Long-term changes in the maturation dynamics of intensely exploited fish stocks have been widely reported in the literature (Trippel, 1995, 1999; Law, 2000; Saborido-Rey and Kjesbu, 2005; Marshall and McAdam, 2007). Most studies report that fishes have reproduced at younger age and smaller size (Jørgensen, 1990; Rijnsdorp, 1993a, b; Jørgensen et al., 2007; Sharpe and Hendry, 2009). The identification of the driving forces of these changes is very complex (Marshall and McAdam, 2007). The most frequently cited cause is the fishing pressure (Trippel, 1995; Law, 2000) since it can influence changes in maturation in two ways: the steady removal of biomass leads to decreases in the population density, which increases food availability and relaxes density dependent effects responsible for reducing growth and delaying maturation (Barot et al. 2004). On the other hand, fisheries exert a selective pressure implying lower fitness for individuals that mature at older age and larger size; in the long term, it changes the genetic frequencies in the population, thus, increasing the proportion of individuals which reproduce earlier and smaller (Dieckmann and Heino, 2007).

The sciaenid fish *Macrodon atricauda* (Günther, 1880) (some local names are *pescadinha*, *pescada-foguete*, *pescadinha-real*), inhabits shallow coastal waters in soft bottom areas from Espírito Santo state (Brazil) to northern Argentina. This species was recently discriminated from *Macrodon ancylodon* (Bloch and Schneider, 1801) from northeastern Brazil up to Venezuela (Santos et al., 2006, Carvalho-Filho et al., 2010, Cardoso et al., 2012). Genetically, five population groups were identified (Rodrigues et

al. 2013); the most abundant one inhabits southern Brazil, between Chui and Cape Santa Marta Grande (Lat 28°S -34°40'S) (Figure 1).

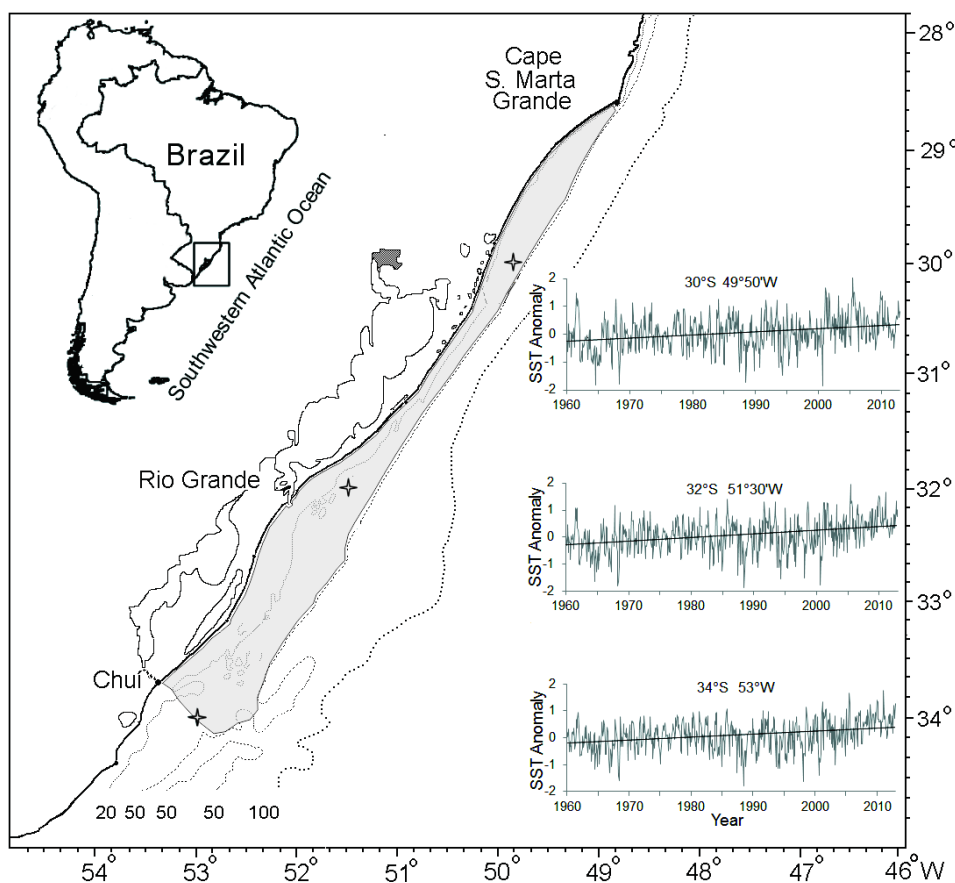


Figure 1. Fishing area of *Macrodon atricauda* at the coastal waters of Southern Brazil (light gray) and the monthly means SST anomalies (°C) from January 1960 to December 2012 in three points along the inner shelf (stars). Source: SFSC- NOAA, 2013. Black lines are the fitted linear models to the SST anomalies data against time.

In southern Brazil *Macrodon atricauda* has been a major target of the pair bottom trawl fishery since the late 1950's (Yamaguti and Moraes, 1965; Yesaki and Bager, 1975; Valentini et al., 1991; Haimovici, 1998). Time series of the Santos harbor based fleet that fished in southern Brazil showed a decreasing trend of the catch per unit effort

(CPUE) between 1959 and 1963 (Yamaguti and Moraes, 1965). The CPUE which derived from pair trawlers landings in Rio Grande also decreased from 1976 to 1992 (Haimovici, 1998). Cardoso and Haimovici (2011) have recently observed long term increases in the growth rates of the species, possibly induced by its decreasing density.

A lot of studies have shown the influence of fishing on the maturation process of several exploited fish populations worldwide (Trippel, 1995, 1999; Law, 2000; Saborido-Rey and Kjesbu, 2005; Marshall and McAdam, 2007). The decreasing trend in the CPUE of *Macrodon atricauda* can be seen as a proxy of stock density reduction. Both the stock density reduction and the increase in the growth rates may have led to variation in the maturation processes. The analysis of these changes is important, since, in the case of early maturation, it can impact the individual reproductive success (Saborido-Rey and Kjesbu, 2005) which, consequently, can decrease the reproductive potential of the population.

In this paper the reproductive parameters length (L_{50}) and age (A_{50}) at first maturity were estimated for four periods between 1976 and 2011 for samples from southern Brazil. Trends in these parameters were analyzed and possible drivers were studied, such as decreasing density, selectivity of the fishing gear and trends in the Sea Surface Temperatures Anomalies in the study area (Figure 1). Total mortality coefficients (Z) were estimated by decade and combined with the estimated A_{50} and the referred changes in growth in order to build a simple model to analyze the impact of these changes on the reproductive biomass of the females.

2. Material and methods

Data on total fish (W, g) and gonad weight (GW, g), fish length (L, mm), age and maturity stage of males and females were available from landings of commercial bottom trawlers and from bottom trawl surveys between latitudes Chui and Cape Santa Marta Grande (Figure 1) in four different periods since 1976 (table 1) (Haimovici, 1987; 1998, Haimovici et al., 1996, Cardoso and Haimovici, 2011). For both sexes, maturation was determined by using a seven-point scale based on macroscopic and microscopic characteristics of the gonads of sciaenid fishes: I: Virginal immature; II: Developing virginal; III: Developing, IV: Advanced development; V: Running; VI: Partly spent; VII: Recovering (Haimovici and Cousin, 1989).

Table 1. Number of individuals of females (F) and males (M) of *Macrodon atricauda* selected for maturity and selectivity parameters in four periods between 1976 and 2011 from catches along southern Brazil. (L_{50}) Length at first maturation; (A_{50}) Age at first maturation; (S_{50}) Length at first capture; (Z) Instantaneous total mortality coefficient.

Estimated indices		<i>n</i> Females	<i>n</i> Males	<i>n</i> Females	<i>n</i> Males	<i>n</i> Females	<i>n</i> Males	<i>n</i> Females	<i>n</i> Males
		1976-1980		1983-1988		1997-1998		2008-2011	
L_{50}	Total	638	536	608	428	461	277	690	1345
	Mature	353	355	427	347	250	187	316	1082
		1976-1979		1984-1986		1997-1998		2006-2009	
A_{50}	Total	121		36		131		116	
	Mature	86		31		112		185	
		<i>n</i> Pooled sex							
		1981							
S_{50}	Captured	4000							
	Selected	1809							
		1976-1979		1984-1986		1997-1998		2006-2009	
Z	Measured specimens	40151		31666		8849		9171	

2.1 Sexual maturation data and analysis

A gonadosomatic index (GSI) was calculated by the formula (Wootton, 1998):

$$GSI = 100 \cdot \frac{GW}{W}$$

where GW is the gonad weight and W is the total weight.

The GSI values were estimated by a Bayesian approach for each of the seven stages of maturity monthly. They were assumed as distributed a priori with a non-informative uniform density $[-\infty, +\infty]$. The sample sizes were larger than 30, therefore, the posterior mean of GSI (\hat{X}) was assumed to have approximately normal distribution (Feller, 1968) with mean μ and standard deviation S/\sqrt{n} , which indicates that the likelihood is $p(\hat{X} | \mu)$. Thus, $p(\mu | \hat{X})$ has an approximately normal posterior distribution $N(\hat{X}, S/\sqrt{n})$.

The macroscopic stage following the largest positive difference among GSI values was considered to be the stage in which fishes became sexually mature.

The seasonality of the maturation was analyzed separately for two different length ranges, 210 - 300 and 300 – 450 mm for females, and 180 – 270 and 270 – 420 mm for males. These ranges were chosen for analysis differences in the onset in the breeding season by fishes of different sizes.

To avoid misidentification between the spent and immature stages for the estimation of maturation ogives by length, only data on specimens collected during the peak of the reproductive period were selected. This period was visually estimated based on the results of the seasonality of the maturation.

The age maturation ogives were estimated with data from December to March; they were the only months in the reproductive season with available data for the four periods. The ogives were estimated only for females due to lack of sufficient data on males.

The total number (n_i) and the number of mature specimens (y_i) at each age and total length class intervals of 10 mm were calculated for both sexes and all periods. If θ_i denotes the probability of an individual of the i -th age or i -th length class being mature, y_i was assumed to follow a binomial distribution $Bin(n_i, \theta_i)$.

Data were fitted to a logistic model, defined by a *logit* link function that transforms the parameter θ_i , restrict to the range [0, 1] in the binomial distribution, in m defined

between $(-\infty, +\infty)$ (Kinas and Andrade, 2010). The logistic model was defined as follows:

$$m_i = g(\theta_i) = \log\left(\frac{\theta_i}{1-\theta_i}\right)$$

$$m_i = \beta_0 + \beta_1 \cdot x_i$$

From this model, A_{50} and L_{50} were defined as:

$$A_{50} \text{ or } L_{50} = \frac{-\beta_0}{\beta_1}$$

To follow in time and compare the estimates of A_{50} and L_{50} the posterior distribution $p(\beta_0, \beta_1 | D)$ where $D = \{(y_i, n_i, x_i); i=1, \dots, k\}$, was obtained via the stochastic process Monte Carlo Markov Chain (MCMC). Normal distribution with mean 0 and large variance $N(0, 1,000)$ were used as priori distribution. After 50,000 burn-in runs, every third value of the remaining 9,000 was retained, resulting in a final sample of 3,000 in the posterior distribution $p(\beta_0, \beta_1 | D)$. The posterior distribution of each estimated A_{50} and L_{50} provides an easy and clear way to compare the results among periods. All statistics in this study were run by R version 2.12.0. The MCMC was performed by OpenBUGS, using the libraries R2WinBUGS (Sturtz et al. 2005) and BRugs (Thomas et al. 2006).

2.2. Gear selectivity

The mean length at first capture (S_{50}) was calculated by using data from two research cruises designed to study the selectivity of the trawl nets for demersal fishes in which

the codend of a mesh of 69 mm between opposite knots was covered with a cover net of smaller mesh (Vooren, 1983). In each cruise, the total number of individuals captured in the cod end and in the cover net (n_i) and the total number of individuals selected in the cod end (y_i) for each i^{th} length class were calculated. The y_i was assumed to follow a binomial distribution $Bin(n_i, \theta_i)$ in which θ_i denotes the probability of an individual of the i^{th} length class which was selected. For the estimation of S_{50} , the same approach applied to the estimation of L_{50} and A_{50} was used. Hence, S_{50} was defined as:

$$S_{50} = \frac{-\beta_0}{\beta_1}$$

The S_{50} posterior distribution $p(\beta_0, \beta_1 | D)$ where $D = \{(y_i, n_i, x_i); i=1, \dots, k\}$, was assumed to have a normal priori distribution with mean 0 and large variance (1,000). The MCMC was run as previously described for L_{50} and A_{50} .

2.3. Total mortality estimates

Two sources of data were used to estimate the instantaneous total mortality coefficients (Z). For the first two decades, from relative catch-per-effort at different ages landed by pair trawlers in Santos, shown in Figure 2, in Yamaguti (1968): ages 6 to 8 born from 1953 to 1955, landed in 1961, represented the 1950's and ages 3 to 6 born between 1958 and 1961, landed in 1964, represented the 1960's. For the following decades, Z was estimated by using age-length keys introduced by Cardoso & Haimovici (2011) and length compositions in the catch of pair trawlers in Rio Grande (Table 1).

The instantaneous coefficient of total mortality (Z) was calculated by catch curves (Ricker, 1975). A Bayesian approach was used to obtain mean of the posterior distribution of the negative of the slopes of the regressions (Z). Therefore, the catch curve of log (catch) (y_i) against age (x_i) when $i=2, \dots, 5$, was defined as the following linear model:

$$y_i = \beta_0 + \beta_1 x_i + \omega_i$$

The non-informative Jeffreys' prior was assumed for the parameters ($p(\beta_0, \beta_1, \sigma^2) \propto 1/\sigma^2$) and the normal distribution ($N(\beta_0 + \beta_1 x_i, \sigma)$) for $p(y_i | \beta_0, \beta_1, \sigma)$. Thus, the marginal distributions of the parameters were defined as follows (Kinas and Andrade, 2010):

$$p(\beta_0 | x_i, y_i) \sim St(n-2, b_0, S_{\beta_0})$$

$$p(\beta_1 | x_i, y_i) \sim St(n-2, b_1, S_{\beta_1})$$

$$p(\sigma^2 | x_i, y_i) \sim GInv((n-2)/2, ((n-2)/2) S_e^2)$$

where b_0 and b_1 are last squares estimates for β_0 and β_1 , respectively and S_e^2 is the residual variance. The Z estimation was obtained via the stochastic process Monte Carlo Markov Chain (MCMC). The MCMC was run as previously described in this paper.

2.4 Model of relative reproductive biomass

The relative reproductive biomass (RRB) of females was modeled by decades since 1950, considering the changes in the A_{50} , in growth and total mortality and assuming a constant recruitment at age 1 ($N_1=1000$) per decade. The first decade (1950) was considered to represent the pre-fishing status of the stock. The numbers of females by age (N_i) were obtained by applying the estimated total mortality coefficients.

$$N_i = N_{i-1}e^{-Z_d}$$

where N_{i-1} is the number of individuals of the previous age and the Z_d is the total mortality coefficient per decade. The reproductive biomass by age (R_{Bi}) was estimated by the following formula:

$$RB_i = (N_i)W_i$$

where W_i is the mean individual weight per age calculated by the formula:

$$W_i = a_f(L_{inf_p}(1 - e^{-k_p(i-t_{op})}))^{b_f}$$

where a_f and b_f were the female weight-length relationship parameters and the L_{inf_p} , the k_p and the t_{op} were the female Von Bertalanffy growth parameters for each time period according to Cardoso and Haimovici (2011).

We have no information on the age at first maturity of *M. atricauda* prior to exploitation. In the 1970's, it attained 75% of its L_{inf} at age 2 and 80% at age 3 (Cardoso and Haimovici, 2011). It is unlikely that a small species with longevity of approximately 10 years reaches sexual maturity, neither at large sizes (Beverton and Holt, 1959) nor at old ages (Waggy et al. 2006). For this reason, the RRB in the almost unexploited stock (1950's) and approximately ten years before the beginning of the industrial fishery in the 1960's was calculated as the sum of half of the biomass of females at age 2, besides the older ones. The RRB for the following decades was calculated considering the proportion of mature females at each age used to estimate A_{50} . The RRB was also estimated when only changes in maturation were considered,

then, just changes in growth were taken into account; changes in growth and maturation were not considered together.

2.4. Sea Surface Temperature

Monthly mean sea surface temperature anomalies (SST Anomaly, °C) between 1960 and 2012 were obtained in three different locations within the fishing area of *M. atricauda* along southern Brazil (Figure 1) from the Southwest Fisheries Science Center of the US National Oceanic and Atmospheric Administration (SFSC- NOAA, 2013). These means were reconstructed between 1960 and 1997 with the Improved Extended Reconstruction of SST method developed by Smith and Reynolds (2004) and obtained by satellite data from 1998 to the present.

To evaluate whether the trend of the SST Anomaly along years was statistically significant, a linear model was fitted to the SST anomalies against the number of the month from January 1960 to December 2012 (624 months) for each of the three locations.

The mean SST anomaly (y_i) against the number of the month when $i= 1, 2, \dots, 624$ was defined as the following linear model:

$$y_i = \beta_0 + \beta_1 i + \omega_i$$

The non-informative Jeffreys' prior was assumed for the parameters ($p(\beta_0, \beta_1, \sigma^2) \propto 1/\sigma^2$) and the normal distribution ($N(\beta_0 + \beta_1 x_i, \sigma)$) for $p(y_i | \beta_0, \beta_1, \sigma)$. In this case the marginal distributions of the parameters were defined as follows (Kinas and Andrade, 2010):

$$p(\beta_0 | x_i, y_i) \sim St(n - 2, b_0, S_{\beta_0})$$

$$p(\beta_1 | x_i, y_i) \sim St(n - 2, b_1, S_{\beta_1})$$

$$(\sigma^2 | x_i, y_i) \sim GInv\left((n - 2), \left(\frac{n - 2}{2}\right), S_e^2\right)$$

where b_0 and b_1 were last squares estimates for β_0 and β_1 , respectively, and S_e^2 is the residual variance. To obtain the joint posterior distribution, the parameters were estimated for each location using MCMC as previously described in this paper.

It could be argued that SST may not represent the temperatures in the water column but *M. atricauda* inhabits shallow coastal waters, mostly below 30 m deep (Haimovici et al. 1996) in which stratification is frequently disrupted by alternating southwesterly and northeasterly winds in the region (Möller et al. 2008).

3. Results

3.1 Sexual maturation

Values of mean GSI showed the largest positive differences between macroscopic stages 2 and 3 both for females, an increase in 6.16 times, and for males, an increase in 2.26 times (Figure 2). Due to this strong increase in the GSI, macroscopic stage 3 was considered to be the onset on maturation.

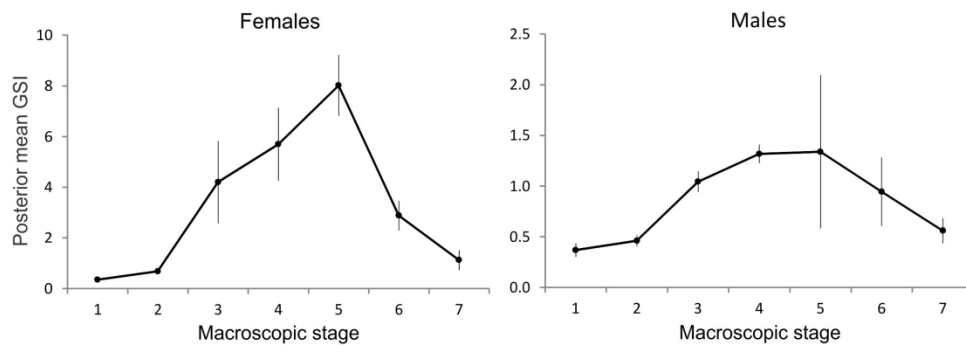


Figure 2. Posterior mean gonadosomatic indices (GSI) and their 95% credibility intervals (vertical bars) corresponding to each macroscopic stage for *Macrodon atricauda* in Southern Brazil.

GSI values were higher between October and March for females and from October to April for males (Figure 3). It can be observed that larger adult females mature a month earlier than smaller ones (Figure 3). The period in which the GSI values are higher for larger and smaller females and males was defined as occurring between November and March. It was considered the peak of the reproductive period.

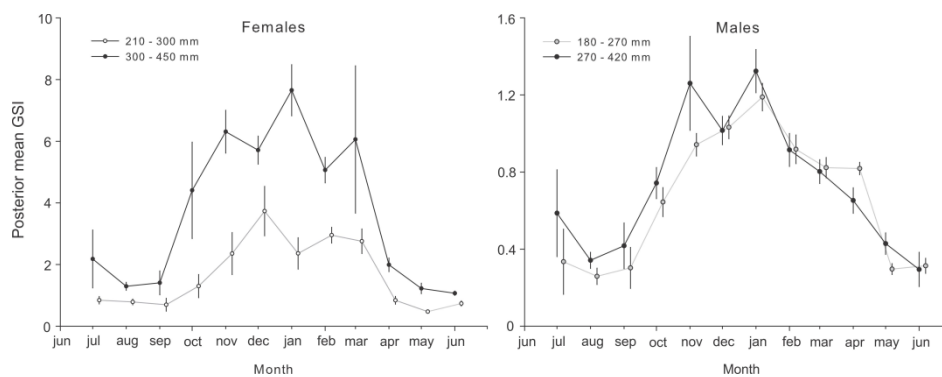


Figure 3. Posterior mean gonadosomatic indices (GSI) and their 95% credibility intervals (vertical bars) by month for *Macrodon atricauda* in Southern Brazil.

Posterior credibility intervals (95%) of β_1 do not include zero and prove a significant relationship between age and length and sexual maturity (Table 2).

Table 2. Model parameters (β_1 and β_0), estimated maturation indices (L_{50} and A_{50}) for females and males of *Macrodon atricauda* landed in Rio Grande in different periods between 1976 and 2011. $A_{50}\beta_1$ and $A_{50}\beta_0$ are the estimated logistic model parameters for the calculation of the age at first maturity (A_{50}). $L_{50}\beta_1$ and $L_{50}\beta_0$ are the estimated logistic model parameters for the calculation of the length at first maturity (L_{50}). All parameters and indices are presented as the mean of their posterior distribution obtained via stochastic procedure. The Credibility Intervals (*Cr I*) of 2.5 and 97.5% are presented for all parameters and indices.

Period	Parameters	Females			Males		
		Mean	<i>Cr I</i> 2.5%	<i>Cr I</i> 97.5%	Mean	<i>Cr I</i> 2.5%	<i>Cr I</i> 97.5%
1976-1979	$A_{50} \beta_1$	6.03	3.64	8.69			
	$A_{50} \beta_0$	-13.1	-19.6	-7.6			
	A_{50}	2.2	2.0	2.3			
1976-1980	$L_{50} \beta_1$	0.04	0.03	0.05	0.05	0.04	0.06
	$L_{50} \beta_0$	-10.7	-12.8	-9.1	-11.8	-13.7	-9.7
	L_{50}	278.7	273.3	284.2	228.3	223.2	233.1
1984-1986	$A_{50} \beta_1$	5.52	2.40	9.72			
	$A_{50} \beta_0$	-10.2	-18.6	-3.7			
	A_{50}	1.8	1.4	2.1			
1983-1988	$L_{50} \beta_1$	0.08	0.06	0.09	0.08	0.06	0.11
	$L_{50} \beta_0$	-20.8	-25.2	-16.2	-16.4	-21.6	-13.0
	L_{50}	274.0	269.3	278.3	203.3	198.4	207.7
1997-1998	$A_{50} \beta_1$	5.42	3.35	8.29			
	$A_{50} \beta_0$	-9.11	-13.71	-5.50			
	A_{50}	1.7	1.5	1.8			
1997-1998	$L_{50} \beta_1$	0.05	0.04	0.06	0.05	0.03	0.06
	$L_{50} \beta_0$	-14.0	-16.5	-11.7	-9.0	-12.3	-6.4
	L_{50}	269.3	262.7	276.2	199.2	191.5	205.8
2006-2009	$A_{50} \beta_1$	5.35	3.29	8.53			
	$A_{50} \beta_0$	-8.9	-13.8	-5.7			
	A_{50}	1.6	1.5	1.8			
2008-2011	$L_{50} \beta_1$	0.12	0.10	0.14	0.07	0.06	0.08
	$L_{50} \beta_0$	-30.2	-35.6	-25.9	-14.2	-16.4	-12.4
	L_{50}	248.8	246.5	251.2	200.8	197.6	203.7

The posterior distributions clearly show decreases in L_{50} between 1976 and 2011 (Figure 4) for both sexes. For females, the decline in the mean L_{50} was gradual between the 1970's ($L_{50} = 278.7$ mm), the 1980's ($L_{50} = 274$ mm) and the 1990's ($L_{50} = 269.3$ mm) and abrupt between the 1990's and the 2000's ($L_{50} = 248.8$ mm) without overlap in their 95% credibility intervals (Table 2, Figure 4) between the first and the last period. For males, the decrease in L_{50} , was also statistically significant; it was abrupt between the 1970's ($L_{50} = 228.2$ mm) and the 1980's ($L_{50} = 203.3$ mm) but remains substantially the same in the former periods: the 1990's ($L_{50} = 199.2$ mm) and the 2010's ($L_{50} = 200.8$ mm) (Table 2, Figure 4).

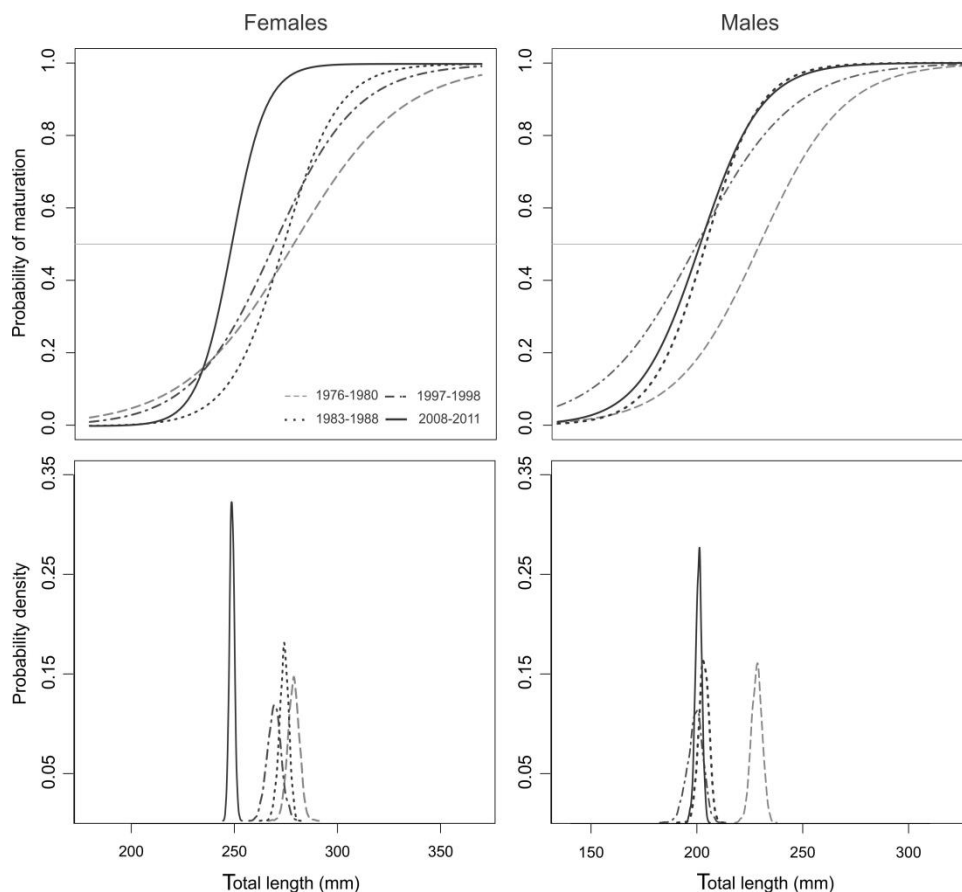


Figure 4. Length maturity ogives (upper panels) and the posterior distribution of the estimated L_{50} (lower panels) for females and males of *Macrodon atricauda* fished along southern Brazil between 1977 and 2011.

Decline in the estimated mean A_{50} of females was gradual between the 1970's and the 2000's from 2.2 to 1.6 years without overlap of their 95% credibility interval between the first and last period (Table 2, Figure 5). It means that, in the 1970's, the first maturation occurred mostly at ages 2 and 3 while now it occurs mainly in age 1.

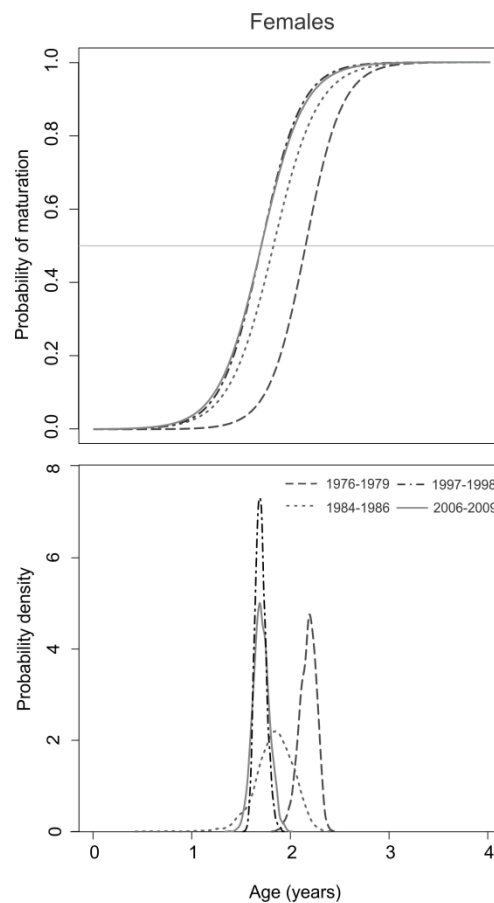


Figure 5. Age maturity ogives (upper panels) and the posterior distribution of the estimated A_{50} (lower panels) for females of *Macrodon atricauda* fished along southern Brazil between 1976 and 2009.

3.2 Gear selectivity

Posterior credibility intervals (95%) of β_1 parameter of the logistic model fitted to the selectivity data do not include zero (mean $\beta_1 = 0.03$, $CrI_{2.5} = 0.028$ and $CrI_{97.5} = 0.031$) and prove a significant relationship between length and selectivity (Table 2). The estimated parameters of mean S_{50} were 169.94 mm ($CrI_{2.5} = 167.08$ mm and $CrI_{97.5} = 172.97$ mm) (Figure 6).

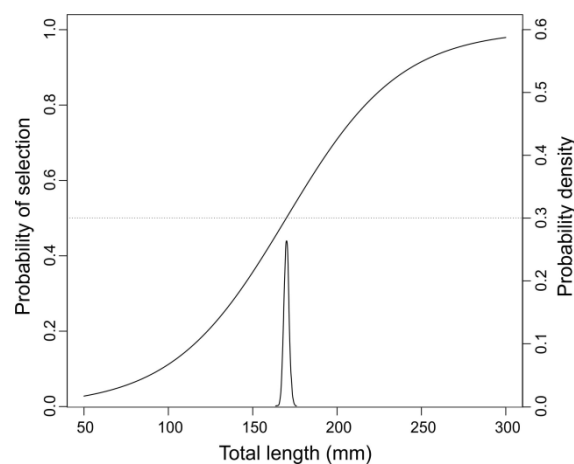


Figure 6. Selectivity ogive (left axis) and the posterior distribution of the total length at first capture S_{50} (right axis) of a 69 mm cod end mesh size in the pair trawl bottom fishery for *Macrodon atricauda* in southern Brazil.

3.3. Total mortality

The total mortality increased threefold between the 1950' and the 2000's. The estimated instantaneous total mortality coefficients (Z) increased steadily from near 0.5 in the 1950's to near 1.2 in the 1970's (Figure 7). In the 1980's, Z has a small decrease and, thereafter, it increased up to near 1.8 in the 2000's (Figure 7).

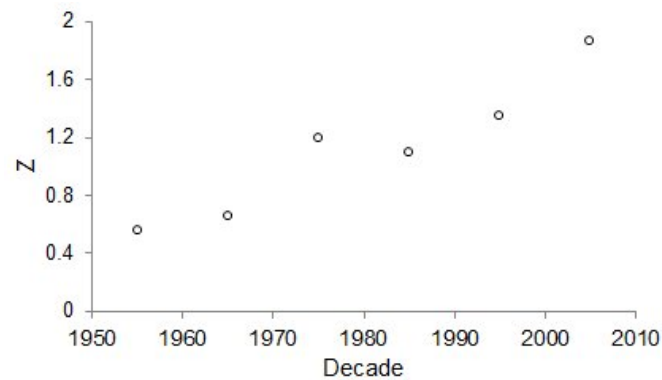


Figure 7. Instantaneous total mortality coefficients (Z) by decade for the *Macrodon atricauda* population of southern Brazil calculated from catch curves with a Bayesian approach.

3.4 Female's Reproductive Biomass Model

The four scenarios for the changes in the reproductive biomass of the females (RRB) along five decades are shown in Figure 8. When changes in growth and maturation were taken into account, the RRB in the 1960's was reduced to 85% of the pristine biomass and decreased to 35% in the 1970's. After a little recovery in the 1980's, when it reaches 46%, the RRB decreased again reaching 41% in the 1990's and 28% in the 2000's. When just the maturation changes were considered, the RRB was reduced to 83% in the 1960's and 34% in the 1970's, recovered a little in the 1980's to 43% and decreased again to 39% in the 1990's and 28% in the 2000's. When just growth changes were considered, the RRB was reduced to 76% in the 1960's and 26% in the 1970's. Again, after a little recovery in the 1980's to 33%, it decreased to 22% in the 1990's and 10% in the 2000's. In a scenario in which growth and age at maturation remain the same along time, in the 2000's the RRB should have decreased to 9 % of the pristine biomass.

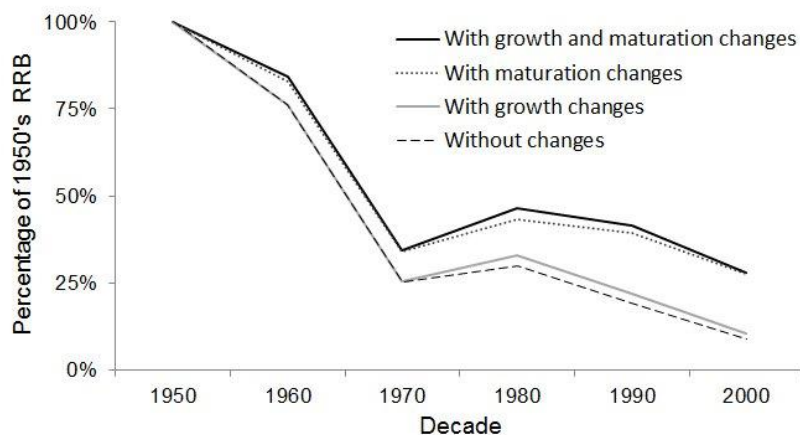


Figure 8. Modeled female's relative reproductive biomass (RRB) by decade of *Macrodon atricauda* population from southern Brazil. Full black line: Considering long term changes in growth and decreased age at maturation. Dotted black line: Considering only decreased age at maturation. Full gray line: Considering only changes in growth. Dashed black line: Without considering neither changes in growth nor early maturation.

3.4. Sea Surface Temperature

The mean monthly sea surface temperature anomalies increased 0.3°C , on average, between 1960 and 2012 in all three points along the coast (Figure 1). The slopes of the GLM were positive and significantly different from zero for all three locations (Table 3).

Table 3. Parameters of the generalized linear model fitted to the average SST anomalies in three locations of coastal waters in southern Brazil against the number of months between January 1960 and December 2012. *Cr I* = credibility intervals of the slopes.

Location	Slope	Cr12.5%	Cr197.5%	Intercept
30°S 49°50'W	0.0010	0.0007	0.0012	-0.2380
32°S 51°30'W	0.0011	0.0008	0.0013	-0.2650
34°S 53°W	0.0009	0.0006	0.0011	-0.1990

4. Discussion

The decrease in size at maturation was gradual between the 1970's and the 2000's for females while for males it was abrupt between the 1970's and the 1980's and remained stable for the following 25 years. The phenotypic plasticity (Roff, 1992) of life-history traits, such as growth and reproduction, is a response to environmental variability, but there are genetically determined constrains (Houston and McNamara, 1992, Dieckmann and Heino, 2007). The L_{50} of males in the last decades was around 200 mm, which corresponds to age one (Cardoso and Haimovici, 2011) and the A_{50} of the females was near 1.5 years. Since in southern Brazil *M. atricauda* is a seasonal breeder (Figure 3), it cannot keep decreasing, thus, it is reasonable to conclude that the species is near its lowest limits of size and age at maturation.

Fishery creates a selective pressure towards low age and small size at maturation by removing the genotypes of the fastest growing fishes and delayed maturation from the population (Law, 2000, Heino and Godø, 2002). Ernande et al. (2004) demonstrated that when the minimum harvest size is below the maturation reaction norm, modeled populations presented evolutionary effects of decreasing age and size at maturation. The length at first catch (S_{50}) of *M. atricauda* in the pair trawl fishery was smaller than the

L_{50} in all periods under study and the correspondent age was lower than one year (Cardoso and Haimovici, 2011). It means that the minimum harvest size of *M. atricauda* was always below the maturation reaction norm and the selection pressure applied by fishing could be creating an evolutionary response of decreasing age and size of maturation. For *M. atricauda*, the growth rates increased in the last four decades (Cardoso and Haimovici, 2011), but age and also length at maturation declined. Based on the PMRNs estimated in the previously mentioned studies, it would indicate genetic changes in the maturation process.

Fishery may also influence age and size at maturation in another way: by decreasing the population density, a fact that may increase the potential individual energy availability resulting in faster growth and earlier maturation due to the phenotypic plasticity of the population (Heino et al., 2002, Dieckmann and Heino, 2007). This hypothesis requires reduced abundance. In fact, increasing total mortality (Z) reported in this paper indicates gradual reduction of the total biomass. Additional evidences are Santos based pair trawler decrease in the CPUE, between 1959 and 1963 (Yamaguti and Moraes, 1965) and of those based in Rio Grande, between 1976 and 1992 (Haimovici, 1998). Furthermore, competition for prey may also have decreased, not only due to the decrease in the abundance of *M. atricauda*, but also because intense bottom trawl fishery affected the abundance of other predator species (Haimovici, 1998), such as *Cynoscion guatucupa* (Miranda and Haimovici, 2007), the main competitor for shrimps, squids and small fishes along the southern Brazil inner shelf (Martins, 2000). Therefore, we can choose the decreasing density as a second potential alternative to explain the decrease in age and size of the maturation.

Furthermore, other environmental changes, such as water temperature, cannot be discarded. In a former study (Cardoso and Haimovici, 2011), no trend in the mean monthly SST series between 1982 and 2010 was found in southern Brazil. However, the SST anomalies and independent evidences provided by other studies carried out in the region (Schroeder and Castello, 2010; Hirata et al. 2010) suggest that the warming of the coastal waters has been occurring. Evidences of increasing air temperature anomalies and river flows of the Patos Lagoon basin were attributed to global warming by Schroeder and Castello (2010). On the other hand, another study reported a significant rising trend of water level of Mirim lagoon and attributed it to the high frequency of El Niño-Southern Oscillation (ENSO) events during the second half of last century (Hirata et al. 2010). The influence of the temperature on the maturation processes was demonstrated for wild populations by Morgan and Colbourne (1999) and, in experimental conditions, by Tobin and Wright (2011), who reported that an increase in 4°C in the water temperature can decrease the L_{50} of the haddock *Melanogrammus aeglefinus*, a temperate marine fish, in about 4 cm. For *M. atricauda*, the L_{50} decreased 3 cm for females and 2.8 cm for males. If the estimate of an increase in 0.3 °C in the temperature of coastal waters in southern Brazil (Figure 1) is correct, and taking into account the experimental results for *M. aeglefinus*, we could speculate that it may have had a small effect on the reported changes in maturation.

Therefore, two hypotheses have emerged as the main possible explanations for decreasing age and size at maturation of *M. atricauda* population in southern Brazil. The observed decrease in the age at maturation should lead to smaller sizes by age due to the negative effect of maturation on future growth (Roff, 1992, Saborido-Rey and

Kjesbu, 2005, Shimada et al. 2011). However, increasing sizes per age have been observed in the last decades (Cardoso and Haimovici, 2011); this fact, together with the evidences of declining density, allows us to think that density dependent components are present in the maturation changes, perhaps mainly in the A_{50} that varied in the first 30 years of exploitation but has remained stable in the last 2 decades. A density dependent induced variation in reproductive parameters would usually lead to lower A_{50} and higher L_{50} (Grift et al., 2003, Pérez-Rodríguez et al., 2012, Engelhard and Heino, 2004). However, for *M. atricauda*, decline in the L_{50} can be interpreted as a result of selective pressure of the fishery towards individuals maturing at smaller sizes. Thus, available evidences cannot support a conclusive explanation; we can only suggest the most plausible one, which is that decrease in the age at maturation can be a density dependent process while the decrease in the size at maturation can be a genetic effect of the fishing selective pressure.

The simplified relative reproductive biomass modeling of females with no recruitment fluctuations showed that changes, mainly in maturation but also in growth, have compensated the effects of increasing mortality rates (Figure 8). By comparison with growth changes, the decrease in the A_{50} was the main responsible for avoiding a further decrease in the RRB of females. Nevertheless, a decrease of 72% is worrisome for future yields since little or no recovery was shown to be associated with declines of more than 60% of the population (Hutchings and Reynolds, 2004).

Additionally, the reproductive potential of a fish population is affected by variables, such as mean population fecundity and offspring viability that vary with age, size, condition of spawning fish and spawning experience (Trippel, 1999, Marteinsdottir and

Begg 2002, Palumbi, 2004). Individual fecundity of *M. atricauda* is positively related with length (Juras and Yamaguti, 1989; Militelli and Macchi, 2004) since larger females have longer breeding season than smaller ones (Figure 3); consequently, larger females contribute more to the reproductive output. The decrease in the L_{50} associated with higher mortality leads to lower overall fecundity of the population. The spawning mean age and “experience” also decreased as the maximum age of females in the catches decreased from 8 in the 1960’s (Yamaguti and Santos, 1966) to 6 in the 1980’s and 5 years in the 2000’s (Cardoso and Haimovici, 2011). Furthermore, no further decrease in the age at maturation is possible and growth seems to be stabilized (Cardoso and Haimovici, 2011). For this reason, the stability of the reproductive biomass may be near its limit, leaving recruitment more vulnerable to environmental changes, thus, suggesting that any further increase in the fishery effort may be followed by the collapse of the stock.

Acknowledgements

The authors thank all students and technicians that participated in the data collection and processing and the *Universidade Federal do Rio Grande* for continuous logistic support for more than 35 years. The Brazilian National Scientific and Technological Research Council (CNPq) is acknowledged for the scholarship granted to L.G.C and the fellowship granted to M.H.

References

- Barot, S., Heino, M., O'Brien, L., Dieckmann U. 2004. Long-term trend in the maturation reaction norm of two cod stocks. *Ecological Applications* 14(4): 1257–1271.
- Beverton, R.J.H. and Holt, S.J. 1959. A review of the lifespans and mortality rates of fish in nature and their relation to growth and other physiological characteristics. In *CIBA Foundation Colloquia on Ageing: the Lifespan of Animals* 5. Wolstenholme GEW and O'Connor M eds. pp. 142-180. London, UK: Churchill Ltd.
- Cardoso, L.G and Haimovici, M. 2011. Age and changes in growth of the king weakfish *Macrodon atricauda* (Günther, 1880) between 1977 and 2009 in the southern Brazil. *Fisheries Research* 111 (3): 177-187.
- Cardoso, L.G., Santos, S., Haimovici, M. 2012. Differences in the otoliths support the distinction of the genus *Macrodon* into two species in the south-western Atlantic Ocean. *Marine Biodiversity Records* 5 e93.
- Carvalho-Filho, A., Santos, S., Sampaio, I. 2010. *Macrodon atricauda* (Günther, 1880) (Perciformes: Sciaenidae), a valid species from the southwestern Atlantic, with comments on its conservation. *Zootaxa* 2519: 45-58.
- Dieckmann, U., Heino, M., 2007. Probabilistic maturation reaction norms: their history, strengths, and limitations. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 335, 253-269.
- Engelhard, G.H. and Heino, M. 2004. Maturity changes in Norwegian spring-spawning herring *Clupea harengus*: compensatory or evolutionary responses? *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 272:245–256.

- Ernande, B., Dieckmann, U., Heino, M. 2004. Adaptive changes in harvested populations: plasticity and evolution of age and size at maturation. *Proc. R. Soc. Lond. B.* 271: 415 – 423.
- Feller, W. 1968. *An Introduction to Probability Theory and Its Applications*. 3rd edition. John Wiley & Sons, New York.
- Grift, R.E., Rijnsdorp, A.D., Barot, S., Heino, M., Dieckmann, U. 2003. Trends in reaction norms for maturation in the North Sea plaice. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 257: 247–257.
- Haimovici, M. 1987. Estratégia de amostragens de comprimentos de teleósteos demersais nos desembarques da pesca de arrasto no litoral sul do Brasil. *Atlântica* 9: 65-82.
- Haimovici, M., 1998. Present state and perspectives for the Southern Brazil shelf demersal fisheries. *Fisheries Management and Ecology* 5: 277–289.
- Haimovici, M and Cousin, J.C.B. 1989. Reproductive biology of the castanha *Umbrina canosai* (Pisces, Scianidae) in southern Brazil. *Rev. Brasil. Biol.* 49: 523-537.
- Haimovici, M., Martins, A. S, Vieira, P. C., 1996. Distribuição e abundância de teleósteos demersais sobre a plataforma continental do sul do Brasil. *Rev. Brasil. Biol.* 56 (1): 27-50.
- Heino, M., Godø, O. R., 2002 Fisheries-induced selection pressures in the context of sustainable fisheries. *Bull. Mar. Sci.* 70: 639-656
- Heino, M., Dieckmann, U., Godø, O. R., 2002. Measuring probabilistic maturation reaction norms for age and size at maturation. *Evolution* 56: 669-678.

- Hirata, F.E., Möller Jr., O.O., Mata, M.M., 2010. Regime shifts, trends and interannual variations of water level in Mirim Lagoon, southern Brazil. *Pan-Am. J. A. S.* 5(2): 254-266.
- Houston, A. and McNamara, J. 1992. Phenotypic plasticity as a state-dependent life-history decision. *Evolutionary Ecology* 6 (3): 243-253.
- Hutchings, J.A., and Reynolds, J.D. 2004. Marine fish population collapses: Consequences for recovery and extinction risk. *BioScience* 54: 297-309.
- Jørgensen, T. 1990. Long-term changes in age at sexual maturity of Northeast Arctic cod (*Gadus morhua* L.). *Jour. du Cons. Int. pour l'Expl. de la Mer* 46: 235–248.
- Jørgensen, C., Enberg, K., Dunlop, E. D., Arlinghaus, R., Boukal, D. S., Brander, K., Ernande, B., Erdmark, A., Johnston, F., Matsumura, S., Pardoe, H., Raab, K., Silva, A., Vainikka, A., Dieckmann, U., Heino, M., Rijnsdorp, A. R., 2007. Managing Evolving Fish Stocks. *Science* 318: 1247-1248.
- Juras, A. A. and Yamaguti, N. 1989. Sexual Maturity, spawning and fecundity of king weakfish *Macrodon ancylodon*, caught off Rio Grande do Sul State (southern coast of Brazil). *Bolm. Inst. Oceanogr. S. Paulo* 37 (1): 51-58.
- Kinas, P. G. and Andrade, H. A. 2010. *Introdução à Análise Bayesiana (com R)*. Mais Que Nada, Porto Alegre, 240 pp.
- Law, R. 2000. Fishing, Selection and Phenotypic Evolution. *ICES Journal of Marine Sciences* 57: 659-668.

- Marshall, C.T. and McAdam, B. J. 2007. Integrated perspectives on genetic and environmental effects on maturation can reduce potential for errors of inference. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 335: 301-310.
- Marteinsdottir, G. and Begg, G.A. 2002. Essential relationships incorporating the influence of age, size and condition on variables required for estimation of reproductive potential in Atlantic cod *Gadus morhua*. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 235: 235–256.
- Martins, A.S., 2000. As assembleias e as guildas tróficas de peixes e cefalópodes demersais na plataforma continental e talude superior do extremo sul do Brasil. *PhD Thesis*. Federal University of Rio Grande, Rio Grande, Brazil.
- Militelli, M.I. and Macchi, G.J., 2004. Spawning and fecundity of king weakfish, *Macrodon ancylodon*, in the Río de la Plata estuary, Argentina - Uruguay. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 84 (2): 443-447.
- Miranda, L.V. and Haimovici, M., 2007. Changes in the population structure, growth and mortality of striped weakfish *Cynoscion guatucupa* (Sciaenidae, Teleostei) of Southern Brazil between 1976 and 2002. *Hydrobiologia* 589: 69-78.
- Möller, O.O. Jr., Piola, A. R., Freitas, A. C., Campos, E. J. D., 2008. The effects of river discharge and seasonal winds on the shelf off southeastern South America. Special Issue: Synoptic characterization of the Southeastern South American Continental shelf: The NICOP/Plata Experiment. *Continental Shelf Research*, 28 (13): 1607-1624.

- Morgan, M.J. and Colbourne, E.B. 1999. Variation in maturity-at-age and size in three populations of American plaice. *ICES Journal of Marine Science*, 56: 673–688.
- Palumbi, S.R., 2004. Why mothers matter. *Nature*, 430 (7000): 621-622
- Pérez-Rodríguez, A., Morgan, J., Koen-Alonso, M., Saborido-Rey, F., Disentangling genetic change from phenotypic response in reproductive parameters of Flemish Cap cod *Gadus morhua*, *Fisheries Research* (2010), doi:10.1016/j.fishres.2012.09.004
- Ricker, W.E., 1975. Computation and interpretation of biological statistics of fish populations. *Bull. Fish. Res. Board Can.* 191, 382.
- Rijnsdorp, A. D., 1993a. Fisheries as a large-scale experiment on life-history evolution: disentangling phenotypic and genetic effects in changes in maturation and reproduction of North Sea Plaice, *Pleuronectes platessa L.* *Oecologia* 96: 391–401.
- Rijnsdorp, A. D., 1993b. Relationship between juvenile growth and the onset of sexual maturity of female North Sea plaice, *Pleuronectes platessa*. *Can. J. Fish. Aq. Sc.* 50:1617–1631.
- Rodrigues, R., Santos, S., Haimovici, M., Saint-Paul, U., Sampaio, I., Schneider, H. 2013. Mitochondrial DNA reveals population structuring in *Macrodon atricauda* (Perciformes: Sciaenidae): a study covering the whole geographic distribution of the species in the southwestern Atlantic. *Mitochondrial DNA* (doi: 10.3109/19401736.2013.792053)
- Roff, D.A., 1992. *The Evolution of Life Histories: Theory and Analysis*. New York, USA: Chapman and Hall.

- Saborido-Rey, F and Kjesbu, O.S. 2005. Growth and maturation dynamics. 26 pp.
<http://hdl.handle.net/10261/47150>
- Santos, S., Hrbek T., Farias, I. P., Schneider, H., Sampaio, I., 2006. Population genetic structuring of the king weakfish, *Macrodon ancylodon* (Sciaenidae), in Atlantic coastal waters of South America: deep genetic divergence without morphological change. *Molecular Ecology* 15: 4361–4373.
- Schroeder, F. A. and Castello, J. P., 2010. An essay on the potential effects of climate change on fisheries in Patos Lagoon, Brazil. *Pan-Am. J. A. S.*, 5(2): 320-330.
- SFSC- NOAA, 2013. Southwest Fisheries Science Center of the US National Oceanic and Atmospheric Administration. Available on web site: http://las.pfeg.noaa.gov/las6_5/servlets/dataset?catitem=8 accessed in January 28th, 2013.
- Sharpe, D.M.T. and Hendry, A.P., 2009. Life history change in commercially exploited fish stocks: an analysis of trends across studies. *Evolutionary applications* 2: 260-275.
- Shimada, Y., Shikano, T., Kuparinen, A., Gonda, A., Leinonen. T., Merilä, J. 2011. Quantitative genetics of body size and timing of maturation in two nine-spined stickleback (*Pungitius pungitius*) populations. *PLoS One*, 6, e28859.
- Smith, T.M. and Reynolds, R.W., 2004. Improved Extended Reconstruction of SST (1854–1997). *Journal of Climate* 17: 2466-2477.
- Sturtz, S., Ligges, U., Gelman, A., 2005. R2WinBUGS: A Package for Running WinBUGS from R. *Journal of Statistical Software* 12(3): 1-16.

- Thomas, A., O'Hara, B., Ligges, U., Sturtz, S., 2006. Making BUGS Open. R News 6 (1): 12-17.
- Tobin, D. and Wright P. J., 2011. Temperature effects on female maturation in a temperate marine fish. J. Exp. Mar. Fish. Biol. and Ecol. 403: 9-13.
- Trippel, E.A., 1995. Age at maturity as a stress indicator in fisheries. Bioscience 45: 759-771.
- Trippel, E. A. 1999. Estimation of stock reproductive potential: history and challenges for Canadian Atlantic gadoid stock assessments. J. Northwest Atl. Fish. Sc. 25:61–81.
- Valentini, H., Castro, P. M. G. de, Servo, G. J. M, Castro, L. A. B de, 1991. Evolução da pesca das principais espécies demersais da costa sudeste do Brasil, pela frota de arrasteiros de parelha baseada em São Paulo de 1968 a 1987. Atlântica 13: 87-96.
- Vooren, C. M., 1983. Seleção pela malha na pesca de arrasto da Castanha *Umbrina canosai*, Pescada *Cynoscion striatus* e Pescadinha *Macrodon ancylodon* no Rio grande do Sul. Documentos Técnicos de Oceanografia, Rio Grande. 32pp.
- Waggy, G.L., Brown-Peterson, N.J., Peterson, M.S. 2006. Evaluation of the Reproductive Life History of the Sciaenidae in the Gulf of Mexico and Caribbean Sea: “Greater” versus “Lesser” Strategies? *Proceedings of the 57th Gulf and Caribbean Fisheries Institute*, St. Petersburg, FL. 57: 263-281
- Wootton, R. J. 1998. Ecology of teleost fishes. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands.

- Yamaguti, N., 1968. Mortalidade da pescada-foguete, *Macrodon ancylodon*. Bolm. Inst. Oceanogr. S. Paulo 17 (1): 67-70.
- Yamaguti, N. and Moraes, A. E. D., 1965. Análise da pesca da pescada foguete na costa centro sul do Brasil. Bolm. Inst. Oceanogr. S. Paulo 14: 115-124.
- Yamaguti, N. and Santos, E. P., 1966. Crescimento da pescada-foguete (*Macrodon ancylodon*): aspecto quantitativo. Bol. Inst. Oceanogr. S. Paulo 15 (1): 75-78.
- Yesaki, M. and Bager, K. J., 1975. Histórico da evolução da pesca industrial em Rio Grande. Série Documentos Técnicos SUDEPE/PDP (11).

II. Long term changes in the age structure, mortality and abundance of the king weakfish *Macrodon atricauda* (Günther, 1880) in southern Brazil: Is it resilient enough to avoid collapse?

Luis Gustavo Cardoso* and Manuel Haimovici

Laboratório de Recursos Pesqueiros Demersais e Cefalópodes, Instituto de Oceanografia, **Universidade Federal do Rio Grande (FURG)**, Caixa Postal 474, Avenida Itália Km 8, CEP 96201-900, Rio Grande, RS, Brazil.

L.G. Cardoso (cardosolg15@gmail.com); M. Haimovici (docmhm@furg.br).

* Corresponding author

Abstract

Worldwide overfishing has caused the collapse of severely exploited marine fish's populations. The coastal demersal sciaenid fish "pescadinha" *Macrodon atricauda* has been intensely fished since the 1960's along southern Brazil which resulted in decreasing abundance, increasing growth rates and decreasing age and length at first maturity. In this paper annual length composition, age-length keys and fishing trips data were used to reconstruct long term changes of the instantaneous coefficient of total mortality (Z), age structure and diversity of the spawning stock, exploitation rates and to model the evolution of total biomass. Z increased from 0.5 in the almost unexploited stock in the 1950's to near 1.9 in the 2000's while the age structure changed dramatically: older fishes in the landings were aged at most 9 yr in the 1960's, 7 yr in the 1970's and no fish over 5 yr was observed since the 1990's. Since the 1970's the age diversity of the spawning stock decreased 70% while the CPUE (kg/day at sea) decreased almost 50%. Under an assumption of constant recruitment and taking into account the growth changes, a deterministic model estimated a reduction of 73% of females and 65% of male's biomass in five decades. In the last 30 years the stock withstood high exploitation rates (between 0.5 and 0.7) and has been suffering a steady decline in biomass but without collapsing, probably due to its life-history traits that favor resilience: high fecundity, early maturation, rapid individual growth and short lifespan. However, at the present level of high mortality, low age diversity, tensioned life history, low biomass and high exploitation rates the stock is at risk of collapse. A precautionary approach suggests the necessity of a reduction in the fishing effort.

Keywords: Age depletion; Mortality increase; Biomass decrease; Collapse risk; *Macrodon atricauda*; southern Brazil.

1. Introduction

Worldwide overfishing has caused collapses of severely exploited marine fish populations (Hutchings, 2000; Worm et al. 2009). By imposing an additional mortality component, fisheries truncates the age structure by removing of old age classes which, in turn, increase the relative abundance of the youngest (Berkeley et al. 2004; Hsieh et al 2010). These changes are likely to decrease the capacity of fish populations to withstand environmental variability and increase the risk of commercial extinction (Longhurst, 2002; Marteinsdottir and Thorarinsson, 1998). Despite not having yet been explicitly included into the management policy for most world fisheries, the importance of maintaining population structures has been gradually gaining attention in the fisheries science (Berkeley et al. 2004; Francis et al. 2007).

The southern king weakfish *Macrodon atricauda* (Günther, 1880) (local names include *pescadinha*, *pescada-foguete*, *pescadinha-real*) is a sciaenid fish that inhabits shallow coastal waters on soft bottoms areas near estuaries from Espírito Santo state (Brazil) to northern Argentina. This species was recently discriminated from *Macrodon ancylodon* (Bloch and Schneider, 1801) from Northeastern Brazil up to Venezuela (Santos et al., 2006, Carvalho-Filho et al., 2010, Cardoso et al., 2012). Genetically, five population groups of *M. atricauda* were identified (Rodrigues et al. 2013). The larger one occurs between La Plata River (Lat 36°) estuary and Santa Marta Grande Cape in southern Brazil (Lat 28°) where it is one of the major targets of the pair bottom trawl fishery

since the late 1950's (Yamaguti and Moraes, 1965; Yesaki and Bager, 1975; Valentini et al., 1991; Haimovici, 1998).

Data on growth, population structure and maturation of *M. atricauda* are available since the beginning of industrial fishing in the region as it was among the first species to be targeted by the pair trawlers based in Santos (Yamaguti and Moraes, 1965, Yamaguti and Santos 1966, Yamaguti, 1968). Since the 1970's most landings shifted to Rio Grande where a long term sampling program is in place since 1976 (Haimovici, 1987). Prior studies on the long term impact of the fishery on the population dynamics showed a strong increase in growth between the 1970's and 2009 (Cardoso and Haimovici, 2011) and decreasing age and size at maturation (Cardoso and Haimovici, 2013, submitted).

To investigate the long term impact of fishing on the age structure and biomass of the *M. atricauda* population and evaluate the risks of collapse of the fishery, we analyzed the evolution of several population indicators as catch per unit of effort (CPUE), total and natural mortality, exploitation rate and age composition and diversity of the spawning stock. To do so, the yearly mean CPUE was calculated for pair trawlers fishing trips landed in Rio Grande in which pescadinha was the main target. Mean yearly instantaneous coefficient of total mortality (Z) were estimated based on the available information of the length frequencies and age-length keys. Natural mortalities were estimated and then used to calculate yearly exploitation rates.. Furthermore we modeled the evolution of the total biomass by decade under a constant recruitment scenario and discuss the limits of resilience and the risk of collapse of the fishery.

2. Material and methods

2.1 Data source

The data for the assessment of *M. atricauda* were obtained from a long-term sampling program of the coastal demersal fisheries on the Southern Brazilian shelf (28°40' - Chui 34° S) carried on in Rio Grande by the Oceanography Institute of the University of Rio Grande since 1976 (Haimovici, 1987; 1998). Data were obtained along several periods representing five different decades (**Table 1**). Overall data included landing records of 1630 fishing trips of pair bottom trawlers, 594 length samples that adds up to 169,000 measured individuals and 1,685 aged specimens (**Table 1**). Length composition sampling strategy was described by Haimovici (1986) and age length keys were reported by Cardoso and Haimovici (2011).

Table 1. Numbers of sampled fishing trips, length samples, measured individuals and aged specimens in each decade.

Decade	Number of landing records	Number of length composition samples	Measured specimens	Aged specimens
1970	314	129	40151	280
1980	674	297	86182	308
1990	466	116	29185	328
2000	133	35	9171	769
2010	43	17	4548	
Total	1630	594	169237	1685

2.2 Catch per unit of effort (CPUE)

The quality of the commercial landing and effort statistics in Rio Grande was not homogeneous along the last decades and long term changes in the catch-per-unit-effort based on these data are not reliable estimators of the changes in the abundance. Therefore, data obtained by samplers in dockside interviews collected between 1977 and 2011 were analyzed. These data included the number of days at sea, fishing depths, total and *pescadinha* catches and size and power of the boats of 710 pair trawlers fishing trips. As the power of the boats did not change since the 1970's (Haimovici et al. 1989; Vasconcellos et al. 2006), CPUE was expressed as kg/day at sea.

The *pescadinha* represent less than 20% of the landings of the industrial multispecific pair trawl fishery off southern Brazil (Haimovici, 1998). To better associate catches with effort targeting *pescadinha*, only trips in which it represented 30% or more of the catch ($n = 413$ and) and 40% or more ($n = 297$) where included in the analysis on the changes in CPUE (kg/day at sea).

2.3 Age composition and diversity

The smallest sizes of *M. atricauda* landed by the trawlers were selected both by the mesh size but mainly by the discard on board, as usually specimens under 20 cm were landed in small numbers (Haimovici and Maceira, 1981; Cardoso and Haimovici, submitted). Thus ages 0 and 1 are underrepresented in the landings. For this reason, to show the changes in the age composition of the stock the percentages of individuals by ages 2 and over were calculated for each five-year period between the 1975 and 2010.

The age composition and diversity of the *M. atricauda* spawning stock was calculated from relative numbers by age obtained from annual length frequencies and age-length

keys (Cardoso and Haimovici, 2011). The age diversity was estimated with the H diversity index (Shannon, 1948) that described the joint effect of the number of cohorts in the stock and the evenness of the distribution of fish among cohorts (Marteinsdottir and Thorarinsson, 1998). Higher values of H indicate higher age diversity. The index is defined as:

$$H = (n \log_{10}(n) - \sum_{i=1}^k f_i \log_{10}(f_i)) / n$$

Where k is the number of age groups, n is the total number of mature fish in all age groups, and f_i is the number of mature fish in each age group. The number of mature fish by decade was calculated considering the proportion of mature females at each age reported by (Cardoso and Haimovici, submitted).

2.4 Mortality data and analysis

Two sources of data were used to estimate the long term changes in the instantaneous total mortality coefficients (Z). The age composition of the landings in the 1950's and 1960's were obtained from relative catch-per-effort at different ages landed by pair trawlers in Santos, in São Paulo State that fished mostly along Rio Grande do Sul, as shown in Figure 2 in Yamaguti (1968): ages 6 to 8 born in 1953 to 1955, landed in 1961, represented the 1950's and ages 3 to 6 born between 1958 and 1961, landed in 1963 and 1964, represented the 1960's (Table 2). For the following four decades, Z was estimated from catch by age data calculated and length compositions in the catch of pair trawlers landed in Rio Grande and age-length keys presented in Cardoso and Haimovici (2011) (**Table 2**).

Table 2. Relatives catch per effort by age from 1955 to 1964 (*) from Yamaguti (1968) and catches by age calculated from age-length keys from Cardoso and Haimovici (2011) and length compositions of *Macrodon atricauda* from pair trawl landings in southern Brazil.

Year	Age						
	2	3	4	5	6	7	8
1955*				0.85	0.09	0.04	4.00
1963*		0.68	0.22	0.10	0.01		
1964*		0.49	0.46	0.05	0.01		
1976	0.74	0.19	0.04	0.03	0.01		
1977	0.72	0.19	0.05	0.03	0.00		
1978	0.64	0.24	0.07	0.04	0.00		
1979	0.72	0.20	0.05	0.03	0.01		
1980	0.72	0.20	0.05	0.03	0.00		
1983	0.61	0.28	0.08	0.02	0.01		
1984	0.56	0.31	0.09	0.03	0.01		
1985	0.60	0.29	0.09	0.02	0.01		
1986	0.54	0.32	0.09	0.03	0.01		
1987	0.54	0.32	0.10	0.03	0.01		
1989	0.63	0.27	0.08	0.02	0.01		
1990	0.52	0.33	0.11	0.03	0.01		
1991	0.62	0.26	0.08	0.03	0.01		
1992	0.68	0.24	0.06	0.02	0.00		
1993	0.79	0.17	0.03	0.01	0.00		
1994	0.75	0.22	0.02	0.01	0.00		
1997	0.69	0.27	0.03	0.01			
1998	0.73	0.24	0.02	0.00			
2006	0.73	0.22	0.05	0.00			
2007	0.82	0.15	0.03	0.00			
2009	0.83	0.15	0.02	0.00			
2010	0.77	0.19	0.03	0.00			
2011	0.75	0.22	0.03	0.00			

The estimation of the instantaneous total mortality rate (Z) was calculated for each year in which data were available, as the slope of catch curves (Ricker, 1975). A Bayesian approach was used to obtain the posterior distribution of the slopes of the regressions (Z) and their credibility intervals. For this, the catch curve of $\log(\text{catch}) (y_i)$ against age (x_i) when $i=2, \dots, 5$, was defined as the following linear model:

$$y_i = \beta_0 + \beta_1 x_i + \omega_i$$

Where β_0 was the intercept, β_1 was the slope of the linear model and ω_i was the model error. It was assumed the non-informative Jeffreys' prior for the parameters ($p(\beta_0, \beta_1, \sigma^2) \propto 1/\sigma^2$) and the normal distribution ($N(\beta_0 + \beta_1 x_i, \sigma)$) for $p(y_i | \beta_0, \beta_1, \sigma)$. With this the marginal distributions of the parameters was defined as follows (Kinas and Andrade, 2010):

$$p(\beta_0 | x_i, y_i) \sim St(n-2, b_0, S_{\beta_0})$$

$$p(\beta_1 | x_i, y_i) \sim St(n-2, b_1, S_{\beta_1})$$

$$p(\sigma^2 | x_i, y_i) \sim GInv((n-2)/2, ((n-2)/2) S_e^2)$$

Where b_0 and b_1 were last squares estimates for β_0 and β_1 , respectively, S_e^2 is the residual variance and $St(g, m, v)$ are non-central Student distributions with g degrees of freedom, mean m and scale v .

The marginal posterior distribution for Z was obtained by stochastic simulation Monte Carlo Markov Chain (MCMC). It was simulated 59,000 values of which the first 50,000 were discarded as burn-in. Every third value of the remaining 9,000 was retained, resulting in a final sample of 3,000 in the joint posterior distribution $p(\beta_0, \beta_1 | D)$. The

posterior distribution of each estimated Z provides an easy and clear way to compare the results between years. These analyses were run with R version 2.12.0. The MCMC was performed with OpenBUGS using the libraries R2WinBUGS (Sturtz et al. 2005) and BRugs (Thomas et al. 2006).

We estimated annual natural mortalities (M) considering the long term changes in growth (Cardoso and Haimovici, 2011) by using the formula proposed by Pauly (1980):

$$\log M = -0,0066 - 0,279 \log(L_{\infty d}) + 0,6543 \log k_d + 0,4634 \log T_d$$

Where, $L_{\infty d}$ were the asymptotic length in each decade, k_d were the growth rate by decade, both available from Cardoso and Haimovici (2011) and T_d were the mean sea surface temperature by decade obtained in three different locations within the fishing area of *M. atricauda* along southern Brazil (Figure 1) from the Southwest Fisheries Science Center of the US National Oceanic and Atmospheric Administration (SFSC-NOAA, 2013). These means were reconstructed between 1960 and 1997 with the Improved Extended Reconstruction of SST method developed by Smith and Reynolds (2004) and obtained by satellite data from 1998 to the present.

The posterior distribution of the yearly exploitation rates ($E = ((Z-M)/Z)$) were calculated under two scenarios; the first considering a constant natural mortality equal to the Z values obtained from catch curves for the 1950's when the bottom trawl fishery initiated in southern Brazil (Yesaki and Bager, 1974). In the second scenario we used a posterior normal distribution with mean equal to the M obtained from Pauly's formula

for each decade and standard deviation equal to 0.1. For the 1950 and 1960 decades we assumed an M equal to the M of the 1970's.

To analyze the impact of fishing in the total mortality coefficient we calculated the correlation between the annual total mortalities and CPUEs (Zar, 1984).

2.5 Total Relative Biomass

The changes in the total relative biomass of females and males of the population of *Macrodon atricauda* were modeled along six decades, since 1950, considering the changes in growth and total mortality and assuming a constant hypothetical recruitment at age 1 ($N_1= 1000$) to represent each decade. The first decade (1950) was considered to represent the pre-fishing status of the stock. The numbers of individuals by age were obtained applying the posterior mean total mortality coefficients by decades with the following formula:

$$N_i = N_{i-1}e^{-Z_d}$$

Where N_{i-1} is the number of individuals of the previous age and the Z_d are the posterior mean total mortality coefficients by decade. The biomass by age (B_i) was calculated for each posterior N_i as

$$B_i = N_i W_i$$

Where W_i is the mean individual weight by age calculated as:

$$W_i = a_f (L_{inf_p} (1 - e^{-k_p(i-t_{op})}))^{b_f}$$

Where a_f and b_f were the weight-length relationship parameters and the L_{inf} , the k_p and the t_{op} were the von Bertalanffy growth parameters for each time period from Cardoso and Haimovici (2011). The mean total biomass by decade for females and males was calculated by summing the posterior biomasses by age and was expressed as a proportion of the biomass in the 1950's.

3. Results

3.1 Catch per unit of effort

The mean annual catch per unit of effort (CPUE kg/day) and their 95% confidence intervals were calculated for each year (**Figure 1**) between 1977 and 2011. Linear models showed a significant decrease in the slopes for the trips with 30% or more of pescadinha ($F=6.205$, $p=0.018$) and 40% or more ($F=30.984$, $p < 0.01$). The decrease was less pronounced in those trips with 30% or more, from near 2,600 kg/day to near 1,800 kg/day, a decrease of 28%. For those trips with 40% or more, the CPUE decrease was more pronounced, from near 3,600 kg/day to near 1,600 kg/day, a decrease of 54%.

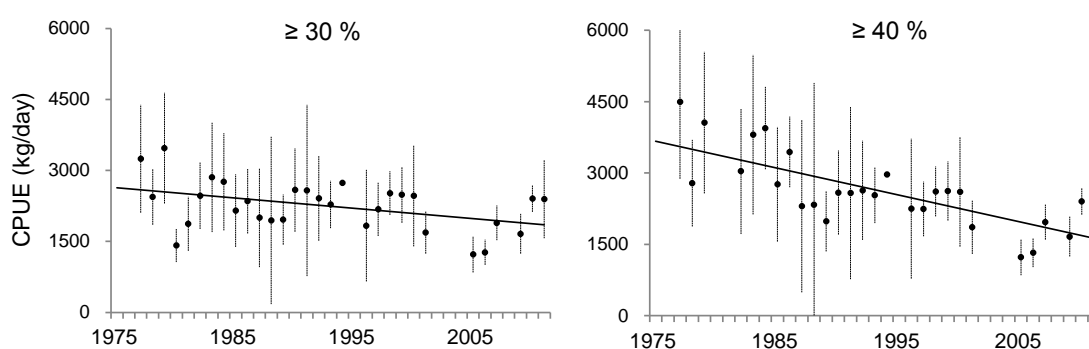


Figure 1. Mean catch per unit of effort (kg/day) of *Macrodon atricauda* by year in southern Brazil. Left: fishing trips in which the species was over 30% of the total

catches. Right: over 40% of the total catches. Black lines are the fitted linear models. Vertical lines are 95% confidence intervals.

3.2 Age composition and diversity

The age composition of the adult stock also changed. Fishes with 7 years old disappeared in the mid 1980's, while in 2005 there was no fish older than 5 years. While the older age classes disappeared from the samples (> 5 years), there was an increase in the percentage of younger age class (2 years) (**Figure 2**).

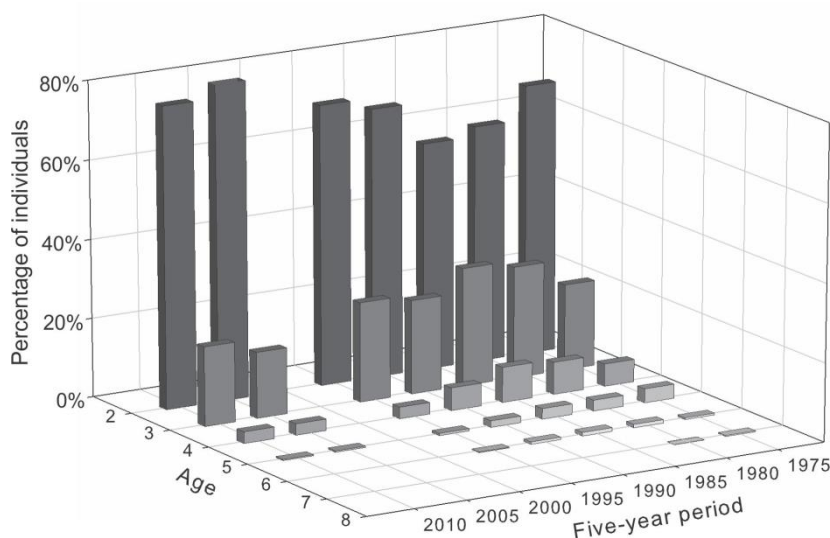


Figure 2. Changes in the age composition of adult fishes of *M. atricauda* over two years old in the landings of pair trawlers landed in Rio Grande from 1975 to 2012 grouped in five years intervals.

The changes in the age composition resulted in changes in the age diversity of the spawning stock of *M. atricauda* in southern Brazil. The age diversity index (H) decreased steadily from 1976 ($H = 3.46$) until 1994 ($H = 1.22$) and then remained stable until 2011 when attains its lower value ($H = 1.04$) (**Figure 3**). The decrease in the age

diversity means that less year classes were present but also that the difference between the proportion of individuals in each year classes increased, or in other words, the age structure of the population became less homogeneous.

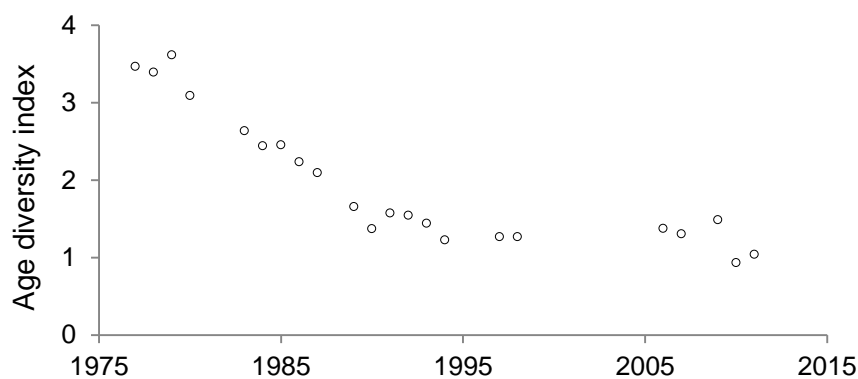


Figure 3. Changes in the age diversity index (H) of mature fishes of *M. atricauda* from southern Brazil.

3.3 Mortalities and exploitation rate estimates

The mean estimated instantaneous total mortality coefficients (Z) were calculated for each year in which length composition samples were obtained. It increased along years from 0.6 in the pristine status in the 1950's to 1.94 in recent decades (**Figure 4**). Along the last five decades there are three distinct periods: 1950-1960 when mean Z were low and remains between 0.56 – 0.66; 1976-1992 when mean Z remains between 0.96 - 1.28 and 1994-2011 when mean Z increases to between 1.64 – 1.94. The posterior distribution of the maximum value of Z (0.66) in the first period coincides with the posterior distribution of the minimum value (1.64) of the third period (Figure 4). These data does not allow the assertion of statistically significant difference between periods

and years, but the continuous increase of the coefficients of total mortality in the second period strengthens the interpretation of an increasing trend in mortality (**Figure 4**).

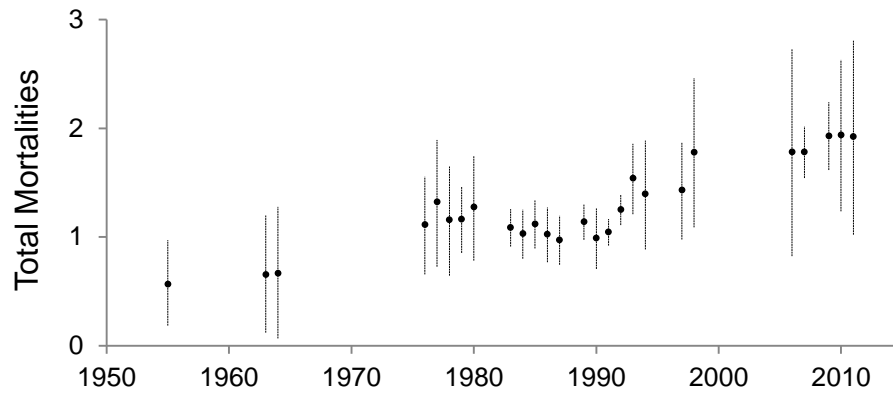


Figure 4. Long term changes in the instantaneous coefficient of the total mortality Z of the *Macrodon atricauda* population of southern Brazil between 1955 and 2011. Vertical lines: 95% credibility intervals.

The natural mortality values obtained from the Pauly's formula (1980) decreased between the 1970s and 2000 (Figure 5). In the 1970s the mean M was 0.51 and decreased gradually to 0.41, 0.35 and 0.33 in the next three decades, respectively.

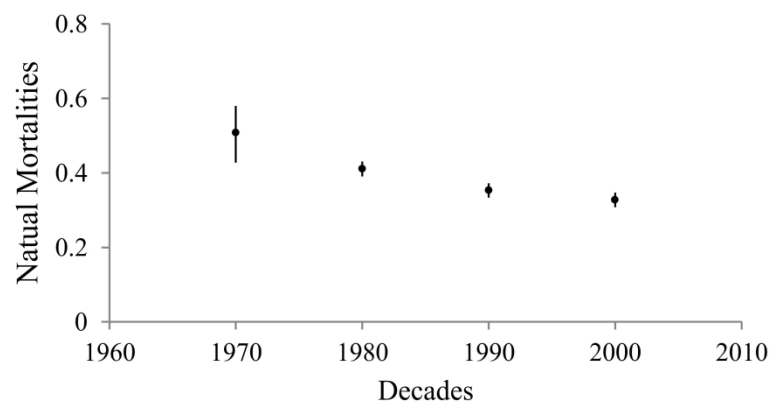


Figure 5. Long-term changes in natural mortality rates (M) of the *Macrodon atricauda* population of southern Brazil 1970s and 2000 estimated with the formula of Pauly (1980). Vertical lines: confidence intervals of 95%.

Total mortality shows an increasing pattern (Figure 6). For a constant natural mortality, the exploitation rate reached values close to 0.5 between 1970 and 1990 then increased steadily until reach around 0.7 in the last decade. If the M obtained from the Pauly's formula is used, the exploitation rate increased from around 0.08 in the 1950s to between 0.25 and 0.35 in the 1960's and to 0.55 in the late 1970s. In the 1980's, E was around 0.6 increasing to between 0.65 and 0.75 in the 1990s and finally to between 0.8 and 0.83 in the 2000s.

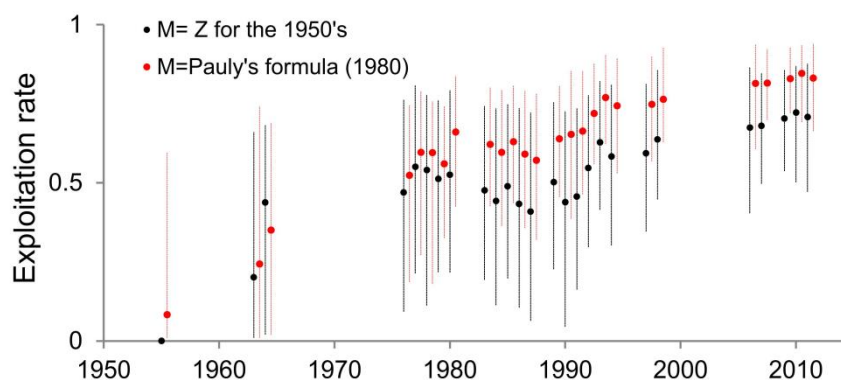


Figure 6. Long-term changes in exploitation rates (E) *Macrodon atricauda* population of southern Brazil between 1955 and 2011 for M= 0,5 (black circles) and M obtained by the Pauly's formula (1980) (red circles). Vertical lines: 95% intervals of credibility.

3.4 Biomass changes

The modeled total biomass of females and males declined since the beginning of the fishery in the 1950's (Figure 7). The female's biomass declined to 82% of the pristine

biomass in the 1960's to 40% in the 1970's and, after a small recovery in the 1980's decreased to 31% in the 1990's and 27% in the 2000's. The male's biomass declined to 83% in the 1960's, 43% in the 1970's, increased to 46% in the 1980's and decreased to 40% in the 1990's, and 35% in the 2000's. The growth changes in the last decades were larger for males, which resulted in a smaller reduction of their total biomass when compared with females. For both sexes the uncertainty intervals decreased from the 1950's to most recent decades.

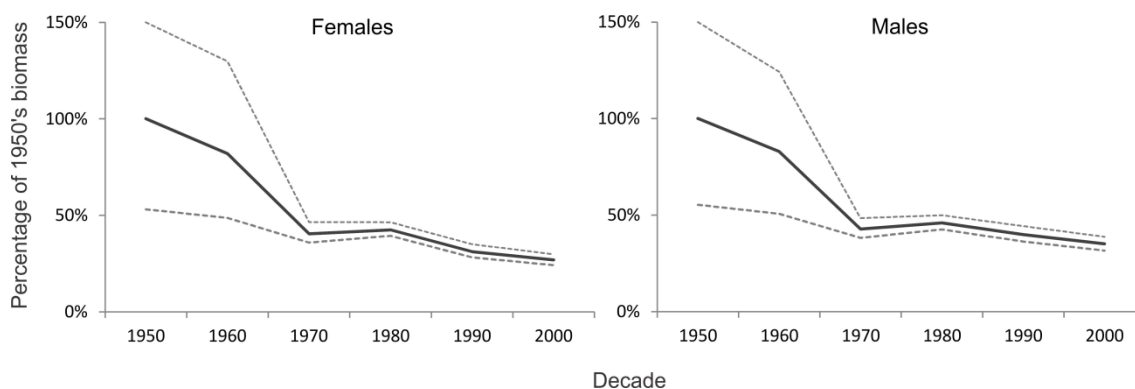


Figure 7. The modeled biomass by decade of females (left) and males (right) of *Macrodon atricauda* in southern Brazil. The biomasses are presented as a proportion of the biomass in the 1950's. Dashed lines indicate 90% Credibility Intervals.

4. Discussion

The analysis of a long series of landing records and data on length and age composition allowed tracing the long term trends on the exploitation status of the stock of *M. atricauda*, despite the lack of trustable statistic of the landings in southern Brazil.

The total mortality (Z) increase has been driven by an increasing fishing mortality, since the increase of Z is negatively correlated with the decrease in the CPUE when 40% or more of the catches were of *M. atricauda* (Pearson's $r = -0.51$; $p = 0.019$) and the natural mortality (M) calculated with Pauly's formula have decreased. A more comprehensive analysis leads to a scenario of increased food availability which corroborates the decreasing natural mortality. Total mortality changes have occurred along a time period in which the yields in southern Brazil demersal fishery decreased sharply (Haimovici, 1998, Vasconcellos et al., 2006). The decrease in the abundance of *M. atricauda* and its potential competitor *Cynoscion guatucupa* (Miranda and Haimovici, 2007) for shrimps, squids and small fishes along the southern Brazil inner shelf (Martins, 2000), probably increased the food availability for the pescadinhas which can be evidenced by the increasing weight at age observed along time (Cardoso and Haimovici, 2011).

The increasing mortality and the decrease in the age diversity since the beginning of the industrial fishery can be divided into three stages (Figure 4). In the first, the mortalities increased steadily up to 1976 and ages over 7 disappeared from the landings (Yamaguti, 1968). In the second, from 1976 to early 1990's, the mortality remained stable with little variation while the age diversity decreases sharply with the loss of fishes over 5 years (Figures 2 and 3). In a third stage, from the mid 1990's to 2011, mortality increased sharply and remained high while the age diversity stabilized in a lower level. Thus, it seems that after a period of changes, in the last 15 years the population is in a new level of high mortality and low age diversity.

Modeled biomass decreased sharply between the 1950's and 1970's, stabilized in the two following decades and further decreased in the 2000's to around 35% of the pristine biomass (Figure 7). These changes can be looked at in the context of the life-history theory (Hutchings, 2002; Roff, 2002). The apparent stability from the 1970's to 1990's may be the result of a combination of life-history traits that favors resilience and recovery (Reynolds et al., 2001, Reynolds, 2003), like high fecundity (Militelli and Macchi, 2004), low age at maturity (Yamaguti, 1967; Cardoso and Haimovici, submitted), rapid individual growth and relatively short lifespan (Yamaguti, 1966, Haimovici, 1998, Cardoso and Haimovici, 2011).

However, the resilience has a limit, as there are boundaries genetically determined to the plasticity of life history traits (Houston and McNamara, 1992, Dieckmann and Heino, 2007) and for *M. atricauda* some of them have been taken to its limits by the fishery exploitation: increasing growth rates (Cardoso and Haimovici, 2011) and decreasing size and age at maturation (Cardoso and Haimovici, submitted). Moreover, the depletion of older fishes and the decrease in the age diversity, also can contribute to decrease the resilience, as it has been associated with periods of stock decline (Trippel et al., 1997, Marteinsdottir and Thorarinsson, 1998). Then, the biomass decrease between 1990's and 2000's seems to be an indication of the decreased resilience of the stock.

In a global analysis of well-studied fish stocks, Worm et al. (2009) associated increasing exploitation rates to decreases in biomass and increases in the risk of collapse. They predicted that stocks with the same exploitation rate as the one suffered by *Macrodon atricauda* in southern Brazil ($E = 0.7$), the risk of collapse was of 90% with uncertainty

intervals between 70 to 100%. The stock has been withstanding high exploitation rates for around 20 years and in the last decade suffered a further decrease in its abundance but without collapsing. However, even with a life-history that favors resilience, the persistence of the high exploitation may compromise long term productivity of the population. It would not be an overstatement to expect that, at the present level of high mortality, low age diversity and tensioned life history, the *M. atricauda* stock of southern Brazil is at risk of collapse and a precautionary approach suggest the necessity of a reduction of the fishing effort.

References

- Berkeley, S. A., Hixon, M. A., Larson, R. J., Love, M. S., 2004. Fisheries Sustainability via Protection of Age Structure and Spatial Distribution of Fish Populations. *Fisheries* 29 (8): 23-32.
- Cardoso, L.G and Haimovici, M. 2011. Age and changes in growth of the king weakfish *Macrodon atricauda* (Günther, 1880) between 1977 and 2009 in the southern Brazil. *Fisheries Research* 111 (3): 177-187.
- Cardoso, L.G and Haimovici, M. 2011. Long term changes in the sexual maturity and in the reproductive biomass of the king weakfish *Macrodon atricauda* (Günther, 1880) in southern Brazil. *Submitted to Fisheries Research in 2013*.
- Cardoso, L.G., Santos, S., Haimovici, M. 2012. Differences in the otoliths support the distinction of the genus *Macrodon* into two species in the south-western Atlantic Ocean. *Marine Biodiversity Records* 5 e93.

- Carvalho-Filho, A., Santos, S., Sampaio, I. 2010. *Macrodon atricauda* (Günther, 1880) (Perciformes: Sciaenidae), a valid species from the southwestern Atlantic, with comments on its conservation. *Zootaxa* 2519: 45-58.
- Francis, R.C., Hixon, M.A., Clarke, M.E., Murawski, S.A., Ralston, S. 2007. Fisheries management: ten commandments for ecosystem-based fisheries scientists. *Fisheries* 32: 217–233.
- Dieckmann, U., Heino, M., 2007. Probabilistic maturation reaction norms: their history, strengths, and limitations. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 335, 253-269.
- Haimovici, M. 1987. Estratégia de amostragens de comprimentos de teleósteos demersais nos desembarques da pesca de arrasto no litoral sul do Brasil. *Atlântica* 9: 65-82.
- Haimovici, M., 1998. Present state and perspectives for the Southern Brazil shelf demersal fisheries. *Fisheries Management and Ecology* 5: 277–289.
- Haimovici, M. and Maceira, R.P. 1981. Observações sobre a seleção a bordo e rejeição na pesca de arrasto de fundo no Rio Grande do Sul. *Anais do Segundo Congresso Brasileiro de Engenharia de Pesca, Recife*: 401-411.
- Haimovici M., Pereira, S., Vieira, P.C. 1989. La pesca demersal en el sur de Brasil en el periodo 1975 - 1985. *Frente Marítimo, Montevideo* (5A): 151-163.
- Houston, A. and McNamara, J. 1992. Phenotypic plasticity as a state-dependent life-history decision. *Evolutionary Ecology* 6 (3): 243-253.

Hsieh, C., Yamauchi, A., Nakazawa, T., Wang, W. 2010. Fishing effects on age and spatial structures undermine population stability of fishes. *Aquat. Sci.* 72: 165–178.

Hutchings, J.A. 2000. Collapse and recovery of marine fishes. *Nature* 406: 882–885.

Hutchings, J.A. 2002. Life histories of fish. Pages 149–174 in Hart, P.J.B., Reynolds J.D. eds. *Handbook of Fish and Fisheries*, vol. 1. Oxford (United Kingdom): Blackwell.

Kinas, P. G. and Andrade, H. A. 2010. *Introdução à Análise Bayesiana (com R)*. Mais Que Nada, Porto Alegre, 240 pp.

Longhurst, A. 2002. Murphy's Law revisited: longevity as a factor in recruitment to fish populations. *Fisheries Research* 56 (2): 125-131.

(<http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0165783601003514>)

Keywords: Recruitment; Life history traits; Iteroparity; Longevity

Marteinsdottir, G. and Thorarinsson, K. 1998. Improving the stock recruitment relationship in Icelandic cod (*Gadus morhua*) by including age diversity of spawners. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 55: 1372- 1377.

Martins, A.S., 2000. As assembleias e as guildas tróficas de peixes e cefalópodes demersais na plataforma continental e talude superior do extremo sul do Brasil. *PhD Thesis*. Federal University of Rio Grande, Rio Grande, Brazil.

- Militelli, M.I., and Macchi, G.J., 2004. Spawning and fecundity of king weakfish, *Macrodon ancylodon*, in the Río de la Plata estuary, Argentina - Uruguay. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 84 (2): 443-447.
- Miranda, L. V., Haimovici, M., 2007. Changes in the population structure, growth and mortality of striped weakfish *Cynoscion guatucupa* (Sciaenidae, Teleostei) of Southern Brazil between 1976 and 2002. *Hydrobiologia* 589, 69-78.
- Reynolds, J.D. 2003. Life histories and extinction risk. Pages 195 – 217 *in* Blackburn TM, Gaston JK, eds. *Macroecology*. Oxford (United Kingdom): Blackwell.
- Reynolds, J.D., Mace, G.M., Redford, K.H., Robinson, J.G., eds. 2001. *Conservation of Exploited Species*. Cambridge (United Kingdom): Cambridge University Press.
- Ricker, W.E., 1975. Computation and interpretation of biological statistics of fish populations. *Bull. Fish. Res. Board Can.* 191, 382.
- Rodrigues, R., Santos, S., Haimovici, M., Saint-Paul, U., Sampaio, I., Schneider, H. 2013. Mitochondrial DNA reveals population structuring in *Macrodon atricauda* (Perciformes: Sciaenidae): a study covering the whole geographic distribution of the species in the southwestern Atlantic. *Mitochondrial DNA* (doi: 10.3109/19401736.2013.792053)
- Roff, D.A. 2002. *Life History Evolution*. Sunderland (MA): Sinauer.
- Santos, S., Hrbek T., Farias, I. P., Schneider, H., Sampaio, I., 2006. Population genetic structuring of the king weakfish, *Macrodon ancylodon* (Sciaenidae), in Atlantic

coastal waters of South America: deep genetic divergence without morphological change. *Molecular Ecology* 15: 4361–4373.

Shannon, C.E., 1948. A mathematical theory of communication. *Bell Syst. Tech. J.* 27: 379-423.

Sturtz, S., Ligges, U., Gelman, A., 2005. R2WinBUGS: A Package for Running WinBUGS from R. *Journal of Statistical Software* 12(3): 1-16.

Thomas, A., O'Hara, B., Ligges, U., Sturtz, S., 2006. Making BUGS Open. *R News* 6 (1): 12-17.

Trippel, E.A., Kjesbu, O.S., and Solemdal, P. 1997. Effects of adult age and size structure on reproductive output in marine fishes. In *Early life history and recruitment in fish populations*. Edited by R.C. Chambers and E.A. Tripple. Chapman and Hall, London. pp. 31–62.

Valentini, H., Castro, P. M. G. de, Servo, G. J. M, Castro, L. A. B de, 1991. Evolução da pesca das principais espécies demersais da costa sudeste do Brasil, pela frota de arrasteiros de parelha baseada em São Paulo de 1968 a 1987. *Atlântica* 13: 87-96.

Vasconcellos, M.C., Kalikoski, D.C., Haimovici, M., Abdallah, P.R. 2006. Capacidad excesiva del esfuerzo pesquero en el sistema estuario costero del Sur de Brazil. In: *Capacidad de pesca y manejo pesquero en América Latina y el Caribe*. Roma : FAO, v.461, p. 275-311.

Worm, B., Hilborn, R., Baum J.K., Branch, T.A., Collie, J.S., Costello, C., Fogarty, M.J., Fulton, E.A., Hutchings, J.A., Jennings, S., Jensen, O.P., Lotze, H.K., Mace,

P.M., McClanahan, T.R., Minto, C., Palumbi, S.R., Parma, A.M., Ricard, D., Rosenberg, A.A., Watson, R., Zeller, D. 2009. Rebuilding Global Fisheries. *Science*, 31 July: 578-585.

Yamaguti, N., 1967. Desova da pescada-foguete *Macrodon ancylodon*. Bolm. Instit. oceanogr. 16 (1), 101-106.

Yamaguti, N., 1968. Mortalidade da pescada-foguete, *Macrodon ancylodon*. Bolm. Inst. Oceanogr. S. Paulo 17 (1): 67-70.

Yamaguti, N., Moraes, A. E. D., 1965. Análise da pesca da pescada foguete na costa centro sul do Brasil. Bolm. Inst. Oceanogr. S. Paulo 14, 115-124.

Yamaguti, N. and Santos, E. P., 1966. Crescimento da pescada-foguete (*Macrodon ancylodon*): aspecto quantitativo. Bol. Inst. Oceanogr. S. Paulo 15 (1): 75-78.

Yesaki, M., Bager, K. J., 1975. Histórico da evolução da pesca industrial em Rio Grande. Série Documentos Técnicos SUDEPE/PDP (11).

Zar, J.H., 1984. Biostatistical analysis. 2nd edition. Englewood Cliffs, NJ: Prentice-Hall.

III. Differences in the otoliths support the distinction of the genus *Macrodon* into two species in the south-western Atlantic Ocean.