

CEZAR A. F. FERNANDES

**ESTRATÉGIAS REPRODUTIVAS DA BAÚNA DE FOGO *Lutjanus alexandrei*
Moura e Lindeman 2007, CAPTURADA NO LITORAL DE PERNAMBUCO**

RECIFE,

2014



UNIVERSIDADE FEDERAL RURAL DE PERNAMBUCO
PRÓ-REITORIA DE PESQUISA E PÓS-GRADUAÇÃO
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM RECURSOS PESQUEIROS E AQUICULTURA

ESTRATÉGIAS REPRODUTIVAS DA BAÚNA DE FOGO *Lutjanus alexandrei*
Moura e Lindeman 2007, CAPTURADA NO LITORAL DE PERNAMBUCO

Cezar A. F. Fernandes

Tese a ser apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Recursos Pesqueiros e Aquicultura da Universidade Federal Rural de Pernambuco como exigência para obtenção do título de Doutor.

Prof. Dr. PAULO E. P. F. TRAVASSOS
Orientador

Prof. Dr. PAULO G. V. DE OLIVEIRA
Co-orientador

Recife,
Abril/2014

Ficha catalográfica

F363e Fernandes, Cezar Augusto Freire
 Estratégias reprodutivas da baúna de fogo *Lutjanus alexandrei* Moura e Lindeman 2007, capturada no litoral de Pernambuco / Cezar Augusto Freire Fernandes. – Recife, 2014.
 179 f. : il.

 Orientador: Paulo Eurico Pires Ferreira Travassos.
 Tese (Doutorado em Recursos Pesqueiros e Aquicultura) – Universidade Federal Rural de Pernambuco, Departamento Engenharia de Pesca, Recife, 2014.
 Referências.

 1. Reprodução 2. Vitelogêneses 3. Fecundidade
 I. Travassos, Paulo Eurico Pires Ferreira, orientador
 II. Título

CDD 639.3

UNIVERSIDADE FEDERAL RURAL DE PERNAMBUCO
PRÓ-REITORIA DE PESQUISA E PÓS-GRADUAÇÃO
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM RECURSOS PESQUEIROS E AQUICULTURA

ESTRATÉGIAS REPRODUTIVAS DA BAÚNA DE FOGO *Lutjanus alexandrei*
Moura e Lindeman 2007, CAPTURADA NO LITORAL DE PERNAMBUCO

Cezar A. F. Fernandes

Tese defendida e julgada aprovada para
obtenção do título de doutor em Recursos
Pesqueiros e Aquicultura em 30/04/2014
pela seguinte Banca Examinadora.

Prof. Dr. PAULO E. P. F. TRAVASSOS

(Orientador)

[Departamento de Pesca e Aquicultura]
[Universidade Federal Rural de Pernambuco]

Prof(a). Dr(a). ROSÂNGELA PAULA TEIXEIRA LESSA

[Departamento de Pesca e Aquicultura]
[Universidade Federal Rural de Pernambuco]

Prof. Dr. WILLIAM SEVERI

[Departamento de Pesca e Aquicultura]
[Universidade Federal Rural de Pernambuco]

Prof(a). Dr(a). PATRÍCIA BARROS PINHEIRO

[Departamento de Engenharia de Pesca]
[Universidade Estadual da Bahia]

Prof(a). Dr(a). MARIA LÚCIA GÓES DE ARAÚJO

[Lab. de Dinâmica de Populações Marinhas - DIMAR]
[Universidade Federal Rural de Pernambuco]

*“A estrada da vida é uma reta marcada de encruzilhadas.”
Caminhos certos e errados,
encontros e desencontros do começo ao fim.
Feliz aquele que transfere o que sabe
e aprende o que ensina”*

CORA CORALINA

Agradecimentos

Aos meus avós (Ivaldo e Edite) e minha mãe (Tânia) que me criaram, educaram e permitiram que estudasse, principalmente pela liberdade de poder trabalhar no que gosto.

A minha namorada Janaína pelo incentivo, apoio e compreensão nos momentos de ausência, e também pelas revisões e discussões sobre o trabalho.

À Universidade Federal Rural de Pernambuco, especialmente ao Departamento de Pesca e Aquicultura (Depaq), e ao Programa de Pós-graduação em Recursos Pesqueiros e Aquicultura (PPGRPAq) pelo apoio na minha pós graduação.

Ao meu orientador Paulo Travassos pelo apoio, orientação, ensinamentos, acompanhamento e discussões durante o desenvolvimento do trabalho. E em especial pela amizade construída ao longo desta estrada.

Ao meu Co-orientador Paulo Oliveira pelo apoio e incentivo neste trabalho, um amigo especial que pude fazer nessa vida, pelos conselhos e discussões sobre várias coisas que também são importantes em nossas vidas, além da ciência.

A Fábio Hazin e William Severi pelas valiosas revisões e contribuições no trabalho.

A Rosângela Lessa por todas as discussões, incentivo, carinho e amizade. E a June Ferraz pelos ensinamentos sobre biologia reprodutiva, que sem sombra de dúvidas permitiu o início de todo esse caminho.

A Hilário Murua, Gabriel Claramunt, Olav Kjesbu, Jon Skjaeraasen e Rick Rideout pelos ensinamentos e discussões que contribuíram muito neste trabalho.

Aos meus amigos do doutorado pelos bons momentos de trabalho juntos e companheirismo. Aos amigos do LEMAR, LOP e LEP (uma verdadeira família) por todos os excelentes dias vividos, os aprendizados, os suportes, o carinho, e todas as experiências compartilhadas.

A Selma Santiago, pelo apoio em todas as dúvidas junto à secretaria do doutorado.

A todos que colaboraram diretamente ou indiretamente neste trabalho.

Resumo

As estratégias reprodutivas dos peixes teleósteos têm sido estudadas e revisadas para muitas espécies de importância econômica em todos os oceanos, especialmente nas últimas três décadas, porém algumas incertezas ainda persistem. Uma das questões está relacionada ao padrão de regulação da fecundidade, devido à condição de determinação ou indeterminação, que está diretamente relacionado ao recrutamento de ovócitos do estoque de reserva durante a estação reprodutiva. Apesar de muitos esforços terem sido direcionados para estudos sobre estratégias e potencial reprodutivo, poucos conseguiram validar o padrão de regulação da fecundidade. Sendo assim, durante o período de outubro de 2010 a outubro de 2011, foram realizados cortes histológicos nos ovários de fêmeas da baúna de fogo *Lutjanus alexandrei* provenientes da pesca com armadilhas (covos) no litoral norte do Estado de Pernambuco. Foram selecionadas quatro linhas de investigação: (1) desenvolvimento ovocitário e padrão de regulação da fecundidade, (2) frequência de desova, (3) atresia folicular ovariana, e (4) comportamento de omissão de desova ou de lote. Os resultados revelaram um desenvolvimento assíncrono dos ovócitos, recrutamento contínuo dos ovócitos do estoque de reserva, manutenção do número de ovócitos em cortical alveolar e ovócitos em vitelogênese, decréscimo no diâmetro médio dos ovócitos em vitelogênese terciária; e um aumento da intensidade relativa de atresia no fim da estação reprodutiva. Estes dados indicam um padrão de regulação da fecundidade indeterminado e comportamento de múltiplas desovas. A frequência de desova entre lotes variou entre 1,96 a 3,7 dias no método dos ovócitos hidratados (OH) e dos folículos pós-ovulatórios (FPO) respectivamente. Um aumento no percentual de fêmeas com ovócitos OH nos meses de maior intensidade reprodutiva (pico de desova), foi observado entre janeiro e março. O número de lotes de ovócitos variou entre 11 e 21, no método OH e FPO, respectivamente. A intensidade relativa de atresia na fêmeas capazes de desovar e ativamente desovando foi próxima de 8% durante os meses de maior intensidade reprodutiva, indicando a condição de omissão de desova ou de lotes para esta espécie. Os dados obtidos no presente trabalho irão permitir a adoção de medidas e estratégias de ordenamento pesqueiro para uma espécie de peixe recifal endêmica do litoral do nordeste do Brasil.

Palavras-chave: ovócitos, vitelogênese, folículos pós-ovulatórios, fecundidade.

Abstract

The reproductive strategies of teleost fish have been massively studied and revised for many fish species of economic importance in all oceans, especially in the last three decades, however, some uncertainties still persist. One of the issues is related to the pattern of fecundity regulation, due to the condition of determination or indeterminacy, which is directly related to the recruitment of oocytes from reserve stock during the reproductive season. And despite many efforts have been directed to studies on strategies and reproductive potential, few have validated the fecundity regulation. Thus, during the period between October 2010 and October 2011, histological sections of the ovaries were realized for females of the Brazilian snapper *Lutjanus alexandrei* obtained from fishing traps on the north coast of the state of Pernambuco. Four lines of investigations were selected: (1) oocyte development and pattern of fecundity regulation, (2) spawning frequency, (3) ovarian follicular atresia, and (4) spawning omission or batch. Results revealed an asynchronous oocyte development; continuous oocyte recruitment from reserve stock; number of oocytes and cortical alveolar oocytes in vitellogenesis constant; decrease in the mean oocyte diameter in tertiary vitellogenesis; and an increase in the relative intensity of atresia in end of the breeding season. These data indicate indeterminate fecundity multiple spawns. The spawning frequency ranged between 1.96 to 3.7 days using hydrated oocytes and post ovulatory follicles method respectively. Also was observed an increase in the percentage of females in the peak spawning month exhibiting hydrated oocytes, between January to March. A number between 11 and 21 batches of oocytes was observed during the breeding season, estimated from OH and POF method respectively. The relative intensity atresia of females in spawning capable and actively spawning phases was around 8% during the spawning months indicating the condition of failure of batches of spawning for this species (skip spawning). The data obtained in this study will enable the adoption of measures and fishery management strategies for it species which is an endemic reef fish species from the northern coast of Pernambuco State, in Brazil.

Key words: vitellogenesis , post- ovulatory follicles , fecundity.

Lista de figuras

Artigo I

Página

Figura 1- Histological section of the ovaries showing the types of oocyte growth stages for the Brazilian snapper *Lutjanus alexandrei*. (a) Unyolked oocyte. (b) Primary growth oocyte in the early vitellogenesis stage (PG and CA). (c) Partially yolked oocyte in the beginning of spherules stage (Vtg1 and Vtg2). And (d) Advanced yolked oocyte in the spherules and globules stage (Vtg3). (e) Germinal vesicle breakdown in the time of nucleus migration (GVM and GVBD). (f) Hydrated oocyte in the late hydration stage during the ovulation process (HO).....87

Figura 2- Frequency distribution of oocytes (whole mount) by 100 µm diameter size at different maturity phases: (A) developing phase (n= 20); (B) spawning capable phase (n= 62); and (C) actively spawning phase (n= 75).88

Figura 3- Average percentage of oocyte stages in females at maturity phases: (A) developing phase (n= 20) with Vtg2 as the most advanced oocyte stage; (B) spawning capable (n= 62) with Vtg3 as the most advanced oocyte stage; and (C) actively spawning (n= 75) with HO as the most advanced oocyte stage.89

Figura 4- Monthly change in the frequency distribution of oocytes (whole mounts) by 100 µm diameter size classes in different maturity phases90

Figura 5- Seasonal variation in the percentage of oocytes stages in spawning capable phase with Vtg3 as the most advanced oocyte stage (n= 62).91

Artigo II

Página

Figura 1- Número de fêmeas nas fases de maturidade sexual capaz de desovar e ativamente desovando em intervalo de classes de comprimento de 2 cm (comprimento padrão) para baúna de fogo *L. alexandrei* entre o período de outubro de 2010 a março de 2011 capturadas no litoral norte do Estado de Pernambuco (n=137).115

- Figura 2- Número de fêmeas nas fases de maturidade sexual capaz de desovar e ativamente desovando em intervalo de classes de pesos de 40 g (peso eviscerado) para baúna de fogo *L. alexandrei* entre o período de outubro de 2010 a março de 2011 capturadas no litoral norte do Estado de Pernambuco (n=137).115
- Figura 3- Regressão exponencial entre comprimento padrão e peso eviscerado de fêmeas nas fases de maturidade sexual capaz de desovar e ativamente desovando para baúna de fogo *L. alexandrei* entre o período de outubro de 2010 a março de 2011 capturadas no litoral norte do Estado de Pernambuco (n=137). 116
- Figura 4- Variação do índice gonadosomático (IGS) para fêmeas exibindo ovócitos hidratados (OH) e folículos pós-ovulatórios (FPO) nos ovários para baúna de fogo *L. alexandrei* entre o período de outubro de 2010 a março de 2011 capturadas no litoral norte do Estado de Pernambuco (n=112). 116
- Figura 5- Variação média do número dos folículos pós-ovulatórios (FPO) nos ovários para baúna de fogo *L. alexandrei* entre o período de outubro de 2010 a março de 2011 capturadas no litoral norte do Estado de Pernambuco (n=37). 117
- Figura 6- Características microscópicas de cortes histológicos dos ovários da baúna de fogo *L. alexandrei* capturadas no litoral norte do Estado de Pernambuco. (A) ovócito hidratado (OH) no ovário de uma fêmea na fase de maturidade sexual ativamente desovando. (B) folículo pós-ovulatório (FPO 0-dia) no ovário de uma fêmea na fase de maturidade sexual capaz de desovar. (C) folículo pós-ovulatório (FPO 1-dia) no ovário de uma fêmea na fase de maturidade sexual capaz de desovar. 118
- Figura 7- Variação média do diâmetro dos folículos pós-ovulatórios (FPO) nos ovários para baúna de fogo *L. alexandrei* entre o período de outubro de 2010 a março de 2011 (n=37). 119

Artigo III

Página

Figura 1- Frequência relativa das fases de regressão (inicial, intermediária e final) e outras fases de maturidade sexual (agrupadas) da baúna de fogo <i>Lutjanus alexandrei</i> durante o período de janeiro a outubro de 2011.	138
Figura 2- (A) Corte histológico de uma fêmea em fase de regeneração inicial exibindo ovócitos em estágios α -atresia e β -atresia de reabsorção. (B) fêmea em fase de regeneração intermediária com ovócitos em estágios β -atresia de reabsorção, e poucos ovócitos em Vtg2. (C) fêmea em fase de regeneração final os estágios de reabsorção dos ovócitos (β - γ e δ -atresia).	139
Figura 3- Corte histológico de uma fêmea da baúna de fogo <i>Lutjanus alexandrei</i> exibindo ovócitos em estágios α -atresia, β -atresia, γ -atresia e δ -atresia de reabsorção.	140
Figura 4- Variação do Índice Gonadosomático (IGS) das fêmeas em regressão da baúna de fogo <i>Lutjanus alexandrei</i> durante o período de março a outubro de 2011 (n=104).	140
Figura 5- Variação do diâmetro da cohorte líder dos ovócitos atrésicos em reabsorção das fêmeas em regressão da baúna de fogo <i>Lutjanus alexandrei</i> durante o período de março a outubro de 2011 (n=104).	141
Figura 6- Relação entre o fator de condição (K) e o peso eviscerado (P_E) das fêmeas em fase de regressão e fêmeas em outras fases de maturidade sexual (agrupadas) da baúna de fogo <i>Lutjanus alexandrei</i> (n=337).	141
Figura 7- Relação entre intensidade relativa de atresia (IRA) e o diâmetro médio da cohorte líder dos ovócitos das fêmeas em fase de regressão da baúna de fogo <i>Lutjanus alexandrei</i> (n=60).	142

Artigo IV

Página

- Figura 1- Stepwise between maturity phases and conditions for skipped spawning and skipped batch. All maturity phases can skip spawning and do not participate in the spawning season, mainly in determinate spawner species (full line). Skipped batch is possible for fishes in spawning-capable and actively-spawning phase, such both maturity phases can continue vitellogenesis and spawn in currently breeding season, especially for indeterminate spawner species (dashed line). Spawning-capable phase can increase vitellogenesis and produce batches of hydrated oocytes, and be incorporated to actively-spawning phase. After spawning may return to spawning-capable phase in a several sequence during spawning season, known as spawning frequency (block arrows). Diagram adapted from Rideout *et al.* (2011) and Brown-Peterson *et al.* (2011). 165
- Figura 2- Box plot for variation between grouped maturity phases and month. (A) standard length (S_L), (B) gutted weight (G_W), (C) gonadosomatic index (G_{SI}), and (D) condition factor (K). 166
- Figura 3- Histological section of the Brazilian Snapper ovaries. (A) Developing maturity phase exhibiting a skipped spawning in reabsorbing vitellogenic oocytes phase (all advanced yolked oocytes were in α -atresia simultaneously). (B) Actively-spawning maturity phase with clutches of advanced yolked oocytes in α and β -atresia simultaneously with other health advanced yolked oocytes, and hydrated oocytes. 167
- Figura 4- Box plot for variation of the relative intensity of atresia (R_{Ia}) in advanced yolked oocytes between maturity phases (spawning-capable and actively-spawning). 167
- Figura 5- Box plot for variation of the relative intensity of atresia (R_{Ia}) in advanced yolked oocytes between months with grouped maturity phases (spawning-capable and actively-spawning). 168

Figura 6- Box plot for monthly variation of the relative intensity of atresia (R_{Ia}) in advanced yolked oocytes between fish size shorter (A) and larger (B) than 20 cm S_L with grouped maturity phases. 169

Figura 7- Canonical Correspondence Analysis (CCA) for relative intensity of atresia (R_{Ia}) in advanced yolked oocytes. Vectors represent biological index: gutted weight (G_W), gonad weight (Go_W), and the condition factor (K); hollow circles represent combo variables as followed: [1] initial, middle and peak spawning season; [2] spawning-capable and actively-spawning phases; [3] small (< 20 cm S_L), medium and large sizes (> 20 cm S_L); [4] low R_{Ia} and ($< 8\%$) and high R_{Ia} ($> 8\%$) in advanced yolked oocytes. 169

Lista de tabelas

Artigo I

	Página
Tabela 1- Description of oocyte development for the Brazilian snapper <i>Lutjanus alexandrei</i>	86

Artigo II

	Página
Tabela 1- Variação da fração de desova e da frequência de desova através dos métodos dos ovócitos hidratados (OH) e folículos pós-ovulatórios (FPO) para a baúna de fogo <i>L. alexandrei</i> durante o período de outubro de 2010 a março de 2011	113
Tabela 2- Variação da fração de desova e frequência de desova através dos métodos dos ovócitos hidratados (OH) e folículos pós-ovulatórios (FPO) em classes de comprimento padrão (CP) para baúna de fogo <i>L. alexandrei</i> durante o período de outubro de 2010 a março de 2011.....	113
Tabela 3- Classificação e caracterização microscópica do estágio de ovócitos hidratado (OH) e dos folículos pós-ovulatórios (FPO) nos ovários da baúna de fogo <i>L. alexandrei</i> durante o período de outubro de 2010 a março de 2011.	114

Artigo III

	Página
Tabela 1- Caracterização das fases de regeneração inicial, intermediária e final dos ovários da baúna de fogo <i>Lutjanus alexandrei</i>	136
Tabela 2- Caracterização dos estágios de reabsorção dos ovócitos nos ovários da baúna de fogo <i>Lutjanus alexandrei</i>	136

Tabela 3- Prevalência de atresia (PA) e intensidade relativa de atresia (IRA) nos ovários da baúna de fogo *Lutjanus alexandrei* durante o período de janeiro a outubro de 2011137

Tabela 4- Prevalência de atresia (PA) dos estágios de reabsorção dos ovócitos nos ovários da baúna de fogo *Lutjanus alexandrei* durante o período de março a outubro de 2011.137

Sumário

	Página
Agradecimento	
Resumo	
Abstract	
Lista de figuras	
Lista de tabelas	
1- Introdução	17
2- Revisão de literatura	20
2.1-Aspectos gerais da família Lutjanidae com ênfase a espécie baúna de fogo <i>Lutjanus alexandrei</i> (Moura & Lindeman, 2007)	20
2.2- A pesca de Lutjanídeos no Mundo, Nordeste do Brasil, e o caso específico da baúna de fogo <i>Lutjanus alexandrei</i> como fauna acompanhante da pesca de covo no litoral norte de Pernambuco	26
2.3- Implicações do esforço de pesca em estoques de populações de peixes	29
2.4- Estratégias reprodutivas dos peixes e a importância no manejo de populações	32
2.5-Desenvolvimento ovocitário	36
2.6- O padrão de regulação da fecundidade nos peixes	40
2.7- Frequência de desova	44
2.8- Atresia folicular ovariana	49
2.9-Comportamento de omissão de desova ou de lote	52
3- Referência bibliográfica	57
4- Artigo científico	74
4.1- Artigo científico I	74
4.1.1- Normas da Revista Environmental Biology of Fishes	93
4.2- Artigo científico II	99
4.2.1- Normas da Revista Aquatic Living Resources	120
4.3- Artigo científico III	123
4.3.1- Normas da Revista Neotropical Ichthyology	143
4.4- Artigo científico IV	149
4.4.1- Normas da Revista Journal of Fish Biology.....	171
5- Considerações finais	179

1- Introdução

O elevado esforço de pesca exercido sobre diversos estoques de peixes ao redor do planeta, associado às variações climáticas e à poluição e degradação de ecossistemas costeiros têm provocado alterações importantes na estrutura populacional das diferentes espécies (HEINO *et al.* 2013; NEUBAUER *et al.*, 2013; SKAGEN *et al.* 2013). Mudanças nas estratégias de sobrevivência ao longo ciclo de vida de diversas espécies tem sido observadas, alterando seus padrões biológicos de comportamento como, por exemplo, a realocação de áreas e épocas de desova, aceleração da taxa de crescimento, antecipação da idade e comprimento de maturidade sexual, estreitamento da estrutura etária da população, omissão da estação reprodutiva ou de lotes, entre outros (ENBERG *et al.*, 2011; RIDEOUT & TOMCKIEWICZ, 2011; KUPARINEN & HUTCHINGS, 2012; CERVIÑO *et al.*, 2013; SABORIDO-REY & TRIPPEL, 2013).

Estes efeitos na estrutura populacional tem provocado mudanças também nas estratégias de manejo de diversos estoques pesqueiros. As organizações regionais de ordenamento pesqueiro e outros órgãos responsáveis pela conservação das espécies exploradas e manejo da pesca tem adotado novas posturas no intuito de evitar um esforço excessivo sobre os estoques, incorporando novos parâmetros de avaliação nos modelos matemáticos utilizados (MYRSETH *et al.*, 2011; SKAGEN *et al.* 2013; WRIGHT, 2013). Um dos mais recentes é a estimativa da biomassa do estoque desovante (ou SSB), que considera alguns parâmetros prioritários na estrutura populacional, tais como estimativas da fecundidade diária por metro quadrado, área de desova por metro quadrado, peso médio das fêmeas da população, proporção sexual, fecundidade por lote e fração de fêmeas desovantes (MURUA *et al.*, 2010; NEUBAUER *et al.*, 2013).

Deata forma, estudos acerca das estratégias reprodutivas dos recursos pesqueiros são cruciais para se conhecer melhor o potencial reprodutivo da população. A fecundidade, por sua vez, é um ponto referencial para as estimativas da biomassa do estoque desovante, sendo, porém necessário efetuar correções de taxas atrescas de ovócitos (ovócitos não desovados), conhecer o ritmo de regulação da fecundidade, assim como também quantificar a omissão de desova, a qual influencia diretamente as estimativas da fração desovante e, conseqüentemente, a estimativa da fecundidade (RIDEOUT & TOMCKIEWICZ, 2011; ARMSTRONG & WITTAHAMES, 2012; GANIAS, 2013).

A aplicação de alguns métodos para estimar a fecundidade é estritamente dependente do conhecimento do estilo reprodutivo das espécies ou do mecanismo de regulação da fecundidade (HUNTER *et al.*, 1985; BROWN-PETTERSON *et al.*, 2011). Para as espécies que exibem fecundidade do tipo determinada, ou seja, que apresentam desovas totais ou em um curto período do ano, a fecundidade é estimada se usando o método de produção anual de ovos (AEPM), se considerando que não ocorre recrutamento de ovócitos do estoque de reserva (em crescimento primário) quando se inicia a estação reprodutiva. Para as espécies que exibem fecundidade do tipo indeterminada, ou desova parcelada, o recrutamento de ovócitos do estoque de reserva é contínuo durante a estação reprodutiva e por isso emprega-se o método de produção diária de ovos (DEPM) (MURUA *et al.*, 2010; GANIAS, 2013).

Geralmente há um efeito latitudinal na definição do estilo reprodutivo, com as espécies de regiões temperadas tendendo a apresentar fecundidade do tipo determinada, enquanto as espécies tropicais exibem fecundidade do tipo indeterminada. Como isto não é regra, existem alguns comportamentos que não seguem este padrão (GANIAS *et al.* 2013). Algumas espécies de clupeídeos, como os arenques que habitam altas latitudes no hemisfério norte, exibem desovas totais e fecundidade determinada, enquanto a maioria das espécies dos gêneros *Sardina*, *Sardinops*, *Engraulis*, *Brevoortia* que tem igualmente distribuição subtropical ou temperada, apresentam desovas parceladas com fecundidade indeterminada (BLAXTER & HUNTER, 1982).

Por esta razão, um maior entendimento dos mecanismos que envolvem o estilo reprodutivo, a regulação do crescimento e recrutamento dos ovócitos e o padrão de fecundidade, é essencial para promover estimativas mais precisas de biomassa do estoque desovante (LOWERRE-BARBIERI *et al.*, 2011). Além disso, algumas incertezas sobre o padrão de fecundidade poderão ser esclarecidas uma vez que até o presente momento não se tem certeza se o mesmo é regulado por fatores genéticos determinantes ou se decorre de uma resposta ecofenotípica de algumas variáveis ambientais (KJESBU, 2009; ARMSTRONG & WITTHAMES, 2012).

As espécies de peixes recifais exibem uma complexidade de estratégias reprodutivas, passando por construção de ninhos, cuidado parental, desova total e desovas múltiplas, migrações e comportamentos de agregações reprodutivas (SALE, 2002; SADOVY & VICENT, 2002). Os pargos, da família Lutjanidae, apresentam comportamento de múltiplas desovas, recrutamento de ovócitos contínuo, e fecundidade do tipo indeterminada (ALLEN, 1985; CLARO & LINDEMAN, 2004; FERREIRA *et*

al., 2004; BRULÉ *et al.*, 2010; FREITAS *et al.*, 2011; FERNANDES *et al.*, 2012). Porém, poucos estudos se referem às estratégias reprodutivas dos pargos, como por exemplo, ao padrão de crescimento dos ovócitos, frequência de desova, atresia folicular e comportamentos de omissão de desova.

Os lutjanídeos são importantes recursos pesqueiros em todo mundo, com capturas estimadas em cerca de 90.000 toneladas anuais, especialmente nas regiões do Caribe e Golfo do México, que concentram 60% do volume das capturas mundiais (BRULÉ *et al.*, 2010). Em decorrência, os lutjanídeos já se encontram em situação de risco e várias espécies já foram incluídas na lista vermelha da IUCN (IUCN, 2010).

Estudo recente de avaliação de estoques de lutjanídeos na região nordeste do Brasil classificou os estoques e algumas espécies como severamente explorados (FREDÓU *et al.* 2009). A baúna de fogo, *Lutjanus alexandrei* Moura & Lindeman 2007, é uma espécie endêmica do nordeste do Brasil, que tem sido capturada na última década como fauna acompanhante da pesca do saramunete *Pseudupeneus maculatus* (FERNANDES *et al.*, 2012). A ação ao longo prazo de algumas pescarias, mesmo que de caráter artesanal, tem resultado em reduções significativas nas populações de muitas espécies de peixes recifais, principalmente nas espécies de lutjanídeos (CULLIS-SUZUKI *et al.* 2012).

Neste contexto, o objetivo do presente estudo foi o de avaliar as estratégias reprodutivas da baúna de fogo *Lutjanus alexandrei*, tendo como hipótese principal que a espécie apresenta um recrutamento contínuo dos ovócitos do estoque de reserva e um padrão de regulação da fecundidade indeterminado, assim como também exibe um padrão sazonal de regulação da atresia folicular e comportamento de omissão de desova ou de lotes. Espera-se, com aporte destes conhecimentos, fornecer subsídios importantes para a gestão e manejo de pesca da espécie, a qual é endêmica do Brasil e de restrita distribuição e que vem sofrendo um esforço de pesca crescente no litoral norte de Pernambuco.

2- Revisão de literatura

2.1. Aspectos gerais da família Lutjanidae com ênfase a espécie baúna de fogo *Lutjanus alexandrei* Moura & Lindeman, 2007

A baúna de fogo pertence à família Lutjanidae, na qual se encontram os peixes recifais, como os pargos. Nesta família também são encontradas espécies como ariocó (*Lutjanus synagris*), dentão (*L. jocu*), guaiúba (*Ocyurus chrysurus*), pargo verdadeiro (*L. purpureus*), caranha (*L. griseus*), pargo-olho-de-vidro (*L. vivanus*) e o vermelho (*L. aya*) (ALLEN, 1987; FLOETER *et al.*, 2003; FERREIRA *et al.*, 2004; FREIRE & CAVALHO FILHO, 2008).

A espécie *Lutjanus alexandrei*, conhecida popularmente por baúna de fogo, é uma espécie endêmica do Brasil e com distribuição geográfica entre Maranhão e sul Bahia, é aparentemente ausente em ilhas oceânicas, habitando recifes de corais, pedras, estuários de águas rasas, em profundidades de até 54 m (MOURA & LINDEMAN, 2007). A baúna de fogo está classificada taxonomicamente da seguinte forma:

Domínio: Eucariota

Reino: Animália

Subreino: Metazoa

Filo: Chordata

Subfilo: Vertebrata

Superclasse: Gnathostomata

Classe: Actinopterygii

Ordem: Perciformes

Subordem: Percoidei

Família: Lutjanidae

Subfamília: Lutjaninae

Gênero: *Lutjanus*

Espécie: *Lutjanus alexandrei* Moura e Lindeman, 2007

A família dos lutjanídeos, Lutjanidae, está inserida na Ordem dos Perciformes, a maior ordem dos vertebrados, com 148 famílias e aproximadamente 9.300 espécies. Os Perciformes são um grupo de peixes fortes e com raios espinhosos que são especialmente

comuns em mares tropicais e subtropicais, encontrados em áreas costeiras, entretanto, também inclui poucas famílias restritas à água doce (NELSON, 1994).

A família Lutjanidae é composta por 17 gêneros e 103 espécies da maioria dos peixes que vivem em associações recifais, em águas profundas (> 100 m), e apenas três espécies ocorrem em água doce (GRIMES, 1987). A família é dividida em 4 subfamílias, a maior é a subfamília Lutjaninae com 3 gêneros monotípicos (*Hoplopagrus*, *Ocyurus*, e *Rhomboplites*), os gêneros *Macolor* e *Pinjalo* com duas espécies cada, e o gênero *Lutjanus* com 66 espécies. Outras três pequenas subfamílias ocorrem, incluindo a Paradicichthyinae com dois gêneros monotípicos (*Symphorus* e *Symphorichthys*), a Etelinae com cinco gêneros (*Alphareus*, *Aprion*, *Etelis*, *Pristipomoides*, e *Rhandallichthys*) com 18 espécies, e a subfamília Apsilinae com quatro gêneros (*Apsilius*, *Lipocheilus*, *Paracesio* e *Parapristipomoides*) com 10 espécies (ALLEN, 1985).

Outras famílias próximas relatadas são os hemulídeos (Haemulidae), sparídeos (Sparidae), centracantídeos (Centracanthidae), letrínídeos (Lethrinidae) e nemipterídeos (Nemipteridae). As duas primeiras famílias têm uma distribuição ampla em todo o mundo e mais de 100 espécies cada, e as últimas três famílias são pequenas e com distribuição restrita, e todas destas famílias são de ambientes marinhos (NELSON, 1994).

A baúna de fogo (*L. alexandrei*) é uma espécie que foi descrita muito recentemente, sendo anteriormente confundida com as caranhas (*Lutjanus griseus* e *L. apodus*) (MOURA & LINDEMAN, 2007). Isso é uma prova de como ainda persistem falhas no uso da taxonomia, que agora vêm sendo auxiliada pelo uso da genética molecular. Porém, também existem falhas no uso do nome popular, o que promove algumas misturas de espécie na estatística de pesca dos desembarques. Por exemplo, como o caso do Black snapper (*Apsilus dentatus*) e do black-fin snapper (*Lutjanus buccanella*) no Golfo do México, onde o black snapper pertence a subfamília Apsilinae e o black-fin snapper a subfamília Lutjaninae, entretanto as reportagens de capturas combinam estas duas espécies juntas (POLUNIN & ROBERTS, 1996).

Em relação à distribuição batimétrica, os lutjanídeos cobrem uma ampla área de distribuição na coluna d'água, da superfície até profundidades superiores a 500 m. Ocorrem grandes diferenças em relação à distribuição vertical entre as subfamílias da família Lutjanidae. A maioria dos lutjanídeos (subfamílias Lutjaninae e Paradicichthyinae) vivem em águas rasas e com profundidades intermediárias (< 100 m), mas a maioria das espécies da família Etelinae e alguns membros da subfamília Apsilinae são confinados a águas

profundas (100 a 500 m) (MARTINEZ-ANDRADE, 2003). Para a baúna de fogo, porém, foi reportada profundidade de até 54 m (MOURA & LINDEMAN, 2007).

Os juvenis do gênero *Lutjanus* apresentam diferentes comportamentos com relação à distribuição vertical. Os juvenis de algumas espécies são encontrados em águas rasas estuarinas, especialmente nas proximidades, enquanto juvenis de outras espécies são encontrados quase que exclusivamente em águas costeiras a profundidades entre de 20 e 40 m, em poucos quilômetros da costa. Na plataforma continental da costa do Golfo da Califórnia, durante as estações de primavera e verão de 1994 e 1995, juvenis de três espécies das sete que ocorrem do gênero *Lutjanus* presentes nesta área, *L. argentiventris*, *L. colorado* e *L. novemfasciatus* foram encontrados em estuários, enquanto os juvenis do spotted rose snapper *L. guttatus* foram localizados a uma distância entre 1 a 2 km da costa, em profundidades entre 20 a 40 m (PAULY, 1996).

Os juvenis da baúna de fogo parecem ter preferência por permanecer nas áreas de estuários durante o crescimento, o que influencia inclusive também no seu padrão de coloração mais escura (marrom pardo a cinza), diferente dos adultos com coloração avermelhada bem intensa habitando recifes de águas claras (FEITOSA *et al.*, 2012).

O grupo dos lutjanídeos geralmente possui comprimento médio entre 30 a 60 cm, com alguns indivíduos chegando a comprimentos bem maiores que 100 cm (ALLEN, 1985). A baúna de fogo *L. alexandrei* tem comprimento máximo total registrado de 32 cm, geralmente os adultos são maiores que 17 cm, enquanto consideram-se juvenis os menores que 13 cm (FERNANDES *et al.*, 2012).

Em relação à alimentação, os lutjanídeos são predadores ativos, às vezes caracterizados como carnívoros oportunistas que se alimentam principalmente durante a noite de uma variedade de itens. Entretanto, os peixes dominam as dietas da maioria das espécies de lutjanídeos, e outra importante presa inclui os crustáceos (principalmente caranguejos e camarões), cefalópodes, organismos planctônicos, particularmente urocordados pelágicos. Os maiores lutjanídeos e de águas mais profundas geralmente alimentam-se de peixes e grandes invertebrados (especialmente lagostas) sobre ou próximos a superfícies de corais; eles são usualmente equipados com um grande dente canino adaptado aos tamanhos de suas presas (ALLEN, 1985). Ainda não existem dados em relação à alimentação da baúna de fogo, devido todos os artigos disponíveis para esta espécie ser muito recentes.

Martinez-Andrade (2003), em um estudo com relação à dieta dos lutjanídeos encontrou a seguinte proporção das presas nas dietas das respectivas subfamílias: na

subfamília Lutjaninae as principais presas foram os decápodos (44,16% do volume), seguidos dos peixes teleósteos (29%), crustáceos bentônicos (11,04%), pequenos crustáceos (5,46%) e cefalópodes (3,86%); para a subfamília Etelinae a principal presa são os peixes teleósteos (34,23%), urocordados (24,07%), pequenos crustáceos (20,64%), moluscos bentônicos (8,79 %), decápodos (5,69%), cefalópodes (2,28%) e outros crustáceos bentônicos (2,05%).

Com relação aos aspectos reprodutivos, os lutjanídeos são organismos gonadochorísticos, isto significa que eles têm sexos separados e as diferenças sexuais são constantes durante todo o período de vida. O dimorfismo sexual em estruturas e colorações é raro, e apenas reportado em duas espécies do gênero *Pristimopoides* do Oeste Índico do Oceano Pacífico (JOSHUA *et. al*, 2004). Os lutjanídeos apresentam extensa migração reprodutiva para áreas onde há formações de recifes de corais oceânicos, principalmente em semanas onde ocorrem fases de luas cheias. Este comportamento tem sido observado por décadas para famílias de peixes tropicais como os serranídeos (família Serranidae) e esta característica sozinha tem uma forte implicação na potencialidade do manejo da pesca de lutjanídeos (CUMMINGS, 2007).

Os estudos de reprodução entre os lutjanídeos mostraram tendências curiosas, como por exemplo, os indivíduos que ocorrem em ilhas oceânicas apresentam tamanhos maiores e desovam ao longo de todo ano, enquanto que as espécies costeiras possuem comprimentos menores e desovam em um período mais curto do ano, nos meses de temperaturas mais quentes entre a primavera e verão (ALLEN, 1985; CLARO & LINDEMAN, 2004; FERREIRA *et al.*, 2004; GRANDCOURT *et al.* 2006; EVANS *et al.* 2007; BRULÉ *et al.* 2010; FREITAS *et al.* 2011; LUCANO-RAMIREZ *et al.*, 2012; FERNANDES *et al.*, 2012).

Os ciclos reprodutivos lunares e semilunares têm sido reportados para lutjanídeos, que aumentam a intensidade reprodutiva em fases de luas cheias e novas. Sadovy (1996) reportou para *L. vitta* desovas várias vezes durante o dia, em resposta ao fluxo das marés (SADOVY, 1996). Alguns comportamentos reprodutivos foram observados por Suzuki & Hioki (1979) para *L. kasmira* em aquários, onde um grupo de 10 indivíduos ou mais desovaram durante o início da noite em temperaturas entre 22,2°C e 25,2°C. Os machos iniciaram o cortejo esfregando-se nas fêmeas. Eventualmente outros peixes acompanharam as atividades e iniciou a liberação dos gametas próximos a superfície. Hamamoto *et al.* (1992) notou um comportamento similar para *L. stellatus* em outro aquário no Japão onde os peixes formaram agregações de mais de 100 indivíduos. E o comportamento de desova ocorreu a noite, entre 20:00 e 23:00 h com temperaturas da água em torno de 24 a 26° C.

Os lutjanídeos atingem à maturidade sexual entre 43% a 51% do comprimento total, com machos maturando em comprimentos menores do que as fêmeas (ALLEN, 1985). As populações de espécies de lutjanídeos que vivem associados a ilhas maturam a uma porcentagem significativa de 51% do comprimento total em relação às espécies costeiras (43%). As espécies de águas profundas maturam em uma alta porcentagem de 49% do comprimento total quando comparadas com espécies de águas rasas com 43%. O tamanho de maturidade sexual é um importante parâmetro usado na avaliação de impactos de estoques reprodutivos de peixes para determinar níveis ótimos e biomassa pesqueira (FROESE & PAULY, 2000).

Sobre a estrutura etária da população, anteriormente os lutjanídeos eram caracterizados como de vida curta (< 11 anos), rápido crescimento e alta taxa de mortalidade relativa (NEWMAN, 1996), mas nos dias de hoje a partir do crescimento dos números de dados com os novos estudos de otólitos validados, descobriu-se que os lutjanídeos possuem longos períodos de vida (até 53 anos), baixas taxas de crescimento e mortalidade natural (NEWMAN et al., 2000 & NIELAND & WILSON, 2001).

O crescimento é um parâmetro da história de vida dos peixes recifais que varia de acordo com uma gradiente geográfico, e os peixes distribuem-se em uma variedade de habitat (CHOAT & ROBERTSON, 2002). Muitas espécies possuem ciclo de vida longo (> 15 anos de vida), e apresentam diferentes relações de crescimento que variam filogeneticamente (NEWMAN et al., 1996a; CHOAT et al., 1996). Os peixes recifais exibem uma variedade de comprimentos, ocorrendo peixes muito pequenos até espécies relativamente grandes (> 100 cm) (NEWMAN et al., 1996b). Entretanto, grandes comprimentos nem sempre estão correlacionados com longevidade. Em adição, muitas espécies de peixes possuem uma variedade complexa em relação a sua ontogenia, influenciada por padrões específicos de taxas de crescimento e sexo (CHOAT et al., 1996).

Muitas espécies de lutjanídeos têm sido estudadas e foram observados alguns padrões de crescimento, e longevidade durante seu ciclo de vida (NEWMAN et al., 2000a; CLARO & LINDEMAN, 2004). Em quase todas as espécies de pargos estudadas na região do Caribe e Golfo do México, tem se observado a presença de marcas de deposição de incremento dos anéis etários, que se formam antes mesmo de se cumprir o primeiro ano de vida (Idade O+), que parecem estar relacionadas com processos de mudança de dieta e de habitat (CLARO & LINDEMAN, 2004).

Os peixes jovens na família Lutjanidae, crescem rapidamente até chegar à maturidade sexual, e depois reduzem abruptamente o crescimento somático (NEWMAN *et al.*, 2000b). Essa é uma característica peculiar para algumas espécies de peixes recifais, tendo um conhecido modelo de crescimento que apresenta uma curva quadrada, onde várias classes etárias são acumuladas em poucas classes de comprimento. Sendo muito comum encontrar indivíduos na mesma faixa de comprimento com disparidade de idade entre 10 e 20 anos (CHOAT *et al.*, 1996). No entanto, alguns serranídeos apresentam um ciclo de vida mais curto, e curvas de crescimento mais parecidas com alguns clupeídeos e gadídeos (CHOAT & ROBERTSON, 2002). As curvas de crescimento quadradas são muito comuns em um grande número de peixes recifais da família Lutjanidae e Achanturidae (NEWMAN *et al.*, 2000a).

Vários estudos têm validado a deposição de incremento, e se afirmam ocorrer anualmente para grande maioria das espécies de pargos (NEWMAN *et al.*, 2000a). Por exemplo, na região do Caribe e Golfo do México, se observou claramente a formação de um anel etário no início do inverno na localidade. Conhecido como o período mais brusco de mudança de temperatura da água, que geralmente ocorre entre novembro e dezembro, e outro anel nos meses de abril e maio, coincidindo com os meses de transição inverno-verão, em que algumas espécies também utilizam como época de reprodução (ESPINOSA & POZO, 1984).

Um exemplo clássico é conhecido, o red snapper *Lutjanus campechanus* leva 50 anos para alcançar seu comprimento máximo (100 cm), enquanto sua espécie homóloga no Brasil, o pargo verdadeiro alcança seu comprimento máximo (80 cm) aos 13-14 anos de idade. As taxas de crescimento mais rápidas para as espécies da América do Sul podem estar associadas à riqueza da base alimentar, devido ao grande aporte fluvial. Algumas espécies de lutjanídeos apresentam taxa de crescimento lento, por outro lado, existe outro grupo de espécies pequenas que atingem a maturidade sexual em idades relativamente menores (1-3 anos de idade), e possuem curta longevidade (CLARO & LINDEMAN, 2004).

As diferenças nas taxas de crescimento tem uma grande importância, e demonstram a necessidade de manejo de populações de acordo com as particularidades de crescimento de cada espécie (CAMPANA, 2001).

2.2. A pesca de Lutjanídeos no Mundo, Nordeste do Brasil, e o caso específico da baúna de fogo *Lutjanus alexandrei* como fauna acompanhante da pesca de covo no litoral norte de Pernambuco.

A pesca de lutjanídeos no mundo é bastante conhecida, e suas espécies possuem alto valor econômico (ALLEN, 1985). São estimadas cerca de 90.000 toneladas métricas anuais cujas são capturadas principalmente na região da Flórida, Golfo do México, Caribe e América do Sul (CLARO & LINDEMAN, 2004). A pesca com linha e anzol é a mais empregada, somada a pesca de covos que também tem bastante expressividade no volume dos desembarques nestas localidades, e também ocorrem pesca de espinhel, redes de emalhe e arrasto de fundo (CARRILO DE ALBORNOZ, 2000; CULLIS-SUZUKI *et al.* 2012).

Entretanto, como já aconteceram com vários estoques de espécies de peixes capturadas pela pesca comercial ao redor do mundo, no Golfo do México os estoques do red snapper *L. campechanus* e de *Rhuboplites aurorubens* encontram-se em situação de sobrepesca (COWAN JR. *et al.*, 2010). Algumas instituições são responsáveis pelo manejo pesqueiro dos estoques do red snapper no Golfo do México, Flórida e Caribe, que entrou em colapso desde a década de 80, entre elas estão incluídas a SEDAR Red Snapper Assessment (South East Data Assessment and Review), NOAA (National and Oceanographic and Atmospheric Administration) e NMFS (National Marine Fisheries Service). Inclusive, algumas de suas ações de mitigação, além de quotas de captura, fechamento de áreas de pesca e períodos reprodutivos, contemplam ainda medidas de restrições de capturas de jovens recrutas (idade 0+ e 1) usualmente capturados pela frota de arrasto de camarão (COWAN JR. *et al.*, 2010).

O pargo cubera (*L. cyanopterus*) e a cioba (*L. analis*) são espécies listadas como vulneráveis pela União Internacional para Conservação da Natureza, e consideradas em risco de extinção, assim como várias outras espécies de lutjanídeos (IUCN, 2000). Um dos principais problemas no manejo de estoques de espécies de lutjanídeos é a característica de estratégia de vida do grupo, que apresentam crescimento lento, maturidade sexual tardia, alta longevidade (> 50 anos) e mortalidade natural baixa (NEWMAN *et al.*, 2000a).

Alguns pescadores em Porto Rico reportaram que apenas capturam a cioba (*L. analis*) durante a estação de desova e que a pesca nestas agregações teve início na década de 80. Alguns dados de capturas de análises de séries temporais em um período de mais de 20 anos mostraram que as produtividades pesqueiras para esta espécie aumentaram durante a

estação de desova (entre a primavera e início do verão). No entanto, no mesmo período analisado observou-se uma redução dos volumes de capturas em torno de 15 % de uma década para outra e na seguinte já havia uma diferença de 30 % aproximadamente (CUMMINGS, 2007). Mueller (1994) notou que a sobrepesca em agregações tem contribuído para diminuição das capturas, e em algumas zonas oceânicas da Flórida e Cuba, para um total colapso da pesca.

Em dados da atividade de pesca de lutjanídeos no México, em um período entre 1985 e 1994, capturou-se um volume estimado de 1000 toneladas anuais de *L. peru*, com uma representação de 8% nos volumes de pescados capturados para região, tendo uma importância econômica muito representativa para pesca local (ROJO-VÁZQUEZ *et al.*, 1997). Na estatística pesqueira da Venezuela, os lutjanídeos tiveram uma redução abrupta em seus volumes de capturas, onde houve uma redução de 15% das capturas no ano de 1983 para apenas 4% em 1984 (MENDOZA *et al.*, 1999). Também na Austrália reportou-se redução nas produtividades das pescarias demersais, entre 1970 e 1980 devido à transferência da pesca de atuns enfraquecida na localidade para pesca de peixes recifais, especialmente grandes lutjanídeos (WILLIAMS & RAUSS, 1994).

A pesca comercial na Flórida de *L. analis* tem uma movimentação bruta média de 11 milhões de dólares por ano, e entre o período de 1987 a 2001 apresentou um aumento da ordem 5,6 milhões para 9,6 milhões de dólares anuais; e a pesca esportiva cresceu cerca de 100% entre 1997 a 2004, representando quase 30% das pescarias da cioba nesta região (CUMMINGS *et al.*, 2007).

A pesca esportiva de lutjanídeos vem crescendo muito nos últimos anos, e são estimadas aproximadamente 15.000 toneladas métricas só na região da Caribe e Golfo do México (CULLIS-SUZUKI *et al.* 2012). Isso sem levar em consideração ainda, a ausência de uma estatística pesqueira mais segura e confiável para o grupo, e o esforço de pesca de embarcações artesanais em que as capturas são pouco reportadas, e algumas destas estimativas podem ser em torno do dobro da produção atual registrada no mundo (CLARO & LINDEMAN, 2004; CULLIS-SUZUKI *et al.* 2012).

No Brasil, a produção de pargos nas regiões norte e nordeste do país representou por cerca de quatro décadas, desde 1960, aproximadamente 10.000 a 15.000 toneladas métricas anuais (RESENDE *et al.*, 2003). O pargo *Lutjanus purpureus*, foi densamente explorado pela frota de pesca com linha pargueira no nordeste do Brasil, e em seus melhores anos de rendimento por captura, entre 1975 e 1981, permitiu uma produção anual de

aproximadamente 12.000 toneladas métricas. O Estado do Ceará foi responsável durante muitos anos por 70% dos desembarques para este grupo (RESENDE *et al.*, 2003).

No entanto, o esforço de pesca sem controle e excessivo, nos estoques do pargo verdadeiro *Lutjanus purpureus*, e outros lutjanídeos, causou uma diminuição abrupta na produção, que hoje gira em torno das 3.000 toneladas métricas anuais do pargo, 7.800 toneladas métricas anuais somando com as outras espécies registradas como grupo dos peixes vermelhos (RESENDE *et al.*, 2003).

Com a redução da produção do volume da espécie de maior valor econômico (pargo), outras espécies passaram a ganhar destaques nas capturas no nordeste brasileiro, caso da cioba *Lutjanus analis*, dentão *Lutjanus jocu*, ariocó *Lutjanus synagris* e guaiúba *L. chrysurus*. Evidentemente causaram a impressão de uma recuperação dos estoques de lutjanídeos (SOUZA, 2000).

No estado de Pernambuco, a cioba *Lutjanus analis* representa maior volume nos desembarques da família Lutjanidae (80%), o que permite algo próximo as 178 toneladas métricas/ano. A exploração de áreas de talude onde ocorrem em abundância esta espécie, é bastante comum, o que garante a produção pesqueira. Porém, assim como ocorreu com o pargo verdadeiro, as produções já não são mais as mesmas, bem como também o comprimento médio dos peixes dos desembarques (RESENDE *et al.*, 2003).

Um das possíveis causas na redução dos estoques de lutjanídeos no nordeste brasileiro foi o uso de anzóis muito pequenos nas artes de pesca, o que promoveu capturas de indivíduos com tamanhos muito menores que os comprimentos estimados para primeira maturidade sexual (SALLES, 2000). Isso já não ocorreu com as espécies de lutjanídeos nas regiões do Caribe e Golfo do México, que usam anzóis grandes. Mas, como toda situação de desordenamento pesqueiro, as populações de lutjanídeos também sofreram redução em função do uso de várias artes de pesca e conjunto (CUELLAR *et al.*, 1996).

Em Pernambuco, mas especificamente no litoral norte do estado (Itamaracá até a divisa com o estado da Paraíba), devido à diminuição de alguns estoques de espécies de peixes de importância econômica (serra, guarajuba, cioba, dentão e pargo), um crescente esforço de pesca vem se intensificando com pesca do saramunete *Pseudupeneus maculatus*, como uma nova opção para pesca com armadilhas (covos). Os desembarques somam aproximadamente 1.2 t/semana do saramunete em Itamaracá, e o mesmo valor em peso para soma das espécies que compõem a fauna acompanhante (SOUZA, 2008; FERNANDES *et al.*, 2012).

Outras espécies, das famílias Haemulidae, Carangidae, Ephinephelidae e Lutjanidae fazem parte da fauna acompanhante da pesca do saramunete. Um total de 12 embarcações, cada provida de 1 espinhel de fundo com 11-15 covos que são imersos constantemente durante 24 h, realizam cerca duas vezes por semana a despesca, ou seja, retirada dos peixes dos covos (SOUZA, 2008; FERNANDES *et al.*, 2012). Os desembarques da baúna de fogo *Lutjanus alexandrei* em Itamaracá, no Estado de Pernambuco, representam montante em torno de 30-40 kg/semana (FERNANDES *et al.*, 2012).

Se levarmos em consideração a produção em todo o litoral do Estado de Pernambuco, estes valores podem ser ainda bem mais elevados, se comparados com a produção de outras espécies de lutjanídeos em Pernambuco, como a cioba *Lutjanus analis* (178 t métricas/ano), guaiúba *Lutjanus chrysurus* (33 t métricas/ano), o dentão *L. jocu* (9 t métricas/ano), pargo olho-de-vidro *Lutjanus vivanus* (2 t métricas/ano); essa produção é definitivamente bastante expressiva na localidade (RESENDE *et al.*, 2003).

2.3. Implicações do esforço de pesca em estoques de populações de peixes

Nas últimas décadas tem se observado uma crescente discussão sobre a situação de redução do volume em biomassa dos estoques de peixes nas pescarias ao redor do mundo, e também a diminuição dos comprimentos e pesos das espécies capturadas (DIECKMANN & HEINO, 2007; BORREL, 2013). A produção mundial de pescados provenientes da pesca extrativa está próxima as 95 milhões de toneladas, e não há margem suficiente para incremento no volume capturado, e os dados estatísticos na verdade, apontam para uma redução da produtividade nas capturas (FAO, 2012).

Aproximadamente 30% dos estoques marinhos explorados estão sobreexplotados, e outros 57 estoques estão totalmente explotados (FAO, 2012). De acordo com o Plano de Implementação de Joanesburgo da Cúpula Mundial de Desenvolvimento Sustentável (UN, 2002), alguns requerimentos existem para manter ou restaurar os estoques em níveis que permitam seu máximo rendimento sustentável. Uma condição de sustentabilidade depende de algumas premissas, um delas é garantir a preservação do potencial reprodutivo de uma população, ou seja, a real capacidade de uma população para produzir ovos e larvas viáveis em um determinado ano (TRIPPEL, 1999).

As características biológicas de algumas espécies de peixes, tais como maturidade sexual tardia e alta longevidade (ultrapassando os 100 anos de vida), são condições que implicam a muitos estoques de espécies de peixes em uma maior fragilidade para este

grupo, e principalmente em relação ao potencial de renovação de biomassa ao longo do tempo. Muitas vezes estas espécies sofrem esforço de pesca de pescarias específicas, e também multi específicas, levando-se em consideração todas as fases da ontogenia (BERKELEY *et al.*, 2004; BOTSFORD *et al.* 2009).

Mas a situação da pesca mundial não é tão pessimista, como se configura em alguns casos. Um artigo recente da “*Science*” prevê de uma forma geral, uma recuperação em um período estimado em torno de 10 anos para grande maioria dos estoques depletados, desde que se reduza urgentemente o esforço pesca (F_{MSY}) em uma taxa abaixo ou próximo da biomassa sustentável (B_{MSY}). E ainda considera, que alguns estoques depletados e explorados a mais de 30 anos podem se recuperar mais rapidamente do que estoques que entraram em depleção mais recente. Isto se deve a capacidade de resiliência de alguns estoques devido à taxa intrínseca de crescimento de uma população (r), ou plasticidade de adaptação ao esforço de pesca (NEUBAUER *et al.*, 2013).

Novas hipóteses têm sido publicadas, em um artigo da “*Nature*” é questionado o uso de um tamanho mínimo de captura adotado durante muitos anos no manejo pesqueiro para restrições de malhas das redes de pesca. A seletividade, ou seja, capturar apenas indivíduos com comprimentos grandes numa população poderia causar também um efeito de redução nos comprimentos e idades de maturidade sexual, uma vez que os peixes remanescentes iriam possuir comprimentos reduzidos, e em suas próximas gerações, devido a sua variabilidade genética, não haveria muitos indivíduos com comprimento grandes (BORREL, 2013).

No entanto algumas velhas discussões ainda são mantidas, por exemplo, o red snapper *Lutjanus campechanus* no Golfo do México, uma espécie de peixe recifal de alto valor econômico na região, tem sido alvo de pescarias pouco manejáveis. E sendo assim vários conflitos de interesses ocorrem, como a prática de pesca de arrasto de camarão que capturam indivíduos jovens recrutas da população, e provocam uma redução no volume das capturas de pescarias que incidem sobre peixes adultos e mais pesados eventualmente (pesca de linha de mão e espinhel) (COWAN JR. *et al.*, 2010; CULLIS-SUZUKI *et al.* 2012).

As espécies de baixo valor econômico, e de interesse secundário, são denominadas como *by-catch* (ou fauna acompanhante), e por isso não são devidamente reportadas em estatística de pesca. Isso sem acrescentar ainda as capturas incidentais como ocorrem com as aves, tartarugas, mamíferos marinhos, e etc. (HUTCHINGS, 2009). Algumas novas espécies inclusive estão sendo reportadas muito recentemente (FLOETER *et al.*, 2003;

MOURA & LINDEMAN, 2007; FREIRE & CAVALHO FILHO, 2009). Isto mostra o quanto é preocupante a situação de algumas espécies cujas estão sendo frequentemente capturadas, e não se sabia nem de sua existência. Impossibilitando dessa forma qualquer medida de manejo, evidentemente é claro, se considerando o tempo em que um determinado esforço de pesca venha ocorrendo.

Vale ressaltar ainda a crescente densidade demográfica que atinge a população humana tornando ainda maior a demanda por proteína animal (FAO, 2012). Os contextos sociais também têm sido barreiras dificultosas para manutenção e conservação de populações de peixes. Podemos citar como exemplo a pesca artesanal, discutida amplamente nos fóruns sociais e de política pesqueira. Esse parece ser um grande problema emergente, pois é levada em consideração a questão da preservação cultural e tradição histórica na pesca, manutenção de comunidades pesqueiras nos locais de origem, assim como a possibilidade de obtenção de proteína animal para alimentá-los e ajudar a sustentar suas famílias (BEGOSSI *et al.*, 2011).

Algumas pescarias artesanais e práticas de pesca por comunidades pesqueiras, porém, deixaram de ter caráter artesanal, devido à motorização e autonomia em dias de mar e até mesmo alcance de alguns estoques de peixes antes inexplorados. Assim como também o aperfeiçoamento da arte de pesca, caso do uso de espinhel e redes de espera. As ações antrópicas tais como o crescimento desordenado de algumas cidades, especulação imobiliária, descargas de esgotos domésticos e industriais em rios e estuários, dragagem, assoreamento e desvio de cursos de água, e etc., causam danos severos as populações e animais marinhos (BEGOSSI *et al.*, 2011).

Além dos efeitos causados pelo esforço de pesca excessivo e antrópico, ainda existem efeitos adicionais provocados por mudanças climáticas que influenciam na instabilidade de manutenção da biomassa populacional de muitas espécies de peixes (HIDALGO *et al.*, 2012). Cheung *et al.* (2013) com dados sobre 52 grandes ecossistemas marinhos (cobrindo na sua maioria ambientes costeiros) e dados sobre 990 estoques de espécies de peixes, defendem a hipótese de uma remoldagem na distribuição da composição das principais pescarias, devido a relação entre o aquecimento da temperatura da superfície do mar (TSM) e a faixa de distribuição ótima de temperaturas das espécies. Há um processo migratório na composição das espécies de peixes de água fria, cujos estão se deslocando mais em direção aos polos, e os seus habitats anteriores estão sendo ocupados por espécies tropicais e subtropicais, que também estão migrando vindo de águas

mais aquecidas. E sendo assim, a pesca está sofrendo uma remodelagem (CHEUNG *et al.*, 2013).

2.4. Estratégias reprodutivas dos peixes e a importância no manejo de populações

Os peixes constituem mais de 50% das espécies de vertebrados e são caracterizados por um nível de plasticidade e flexibilidade sexual incomparável entre outros vertebrados. Eles exibem as mais divergentes expressões sexuais, tais como: machos dominantes e secundários, cuidado parental e construtores de ninhos, monogamia e poligamia, pirataria (imitar o padrão fenotípico dos dominantes), e uma grande variedade na sexualidade desde gonadochorismo a unisexualismo (ginogênese e híbridogênese), autofertilização, hermafroditismo, e todas as formas imagináveis de sistema de acasalamento (WOOTON, 1984; PANDIAN, 2010).

Existem espécies de ciclo de vida curto (60-90 dias) como o Schindler's fish *Schindleria praematura* (planctônico) que maturam com 37 dias de vida, e espécies que ultrapassam os 175 anos de vida, caso do Orange roughy *Hoplostethus atlanticus*, que atinge a maturidade sexual apenas aos 27 anos de vida (KON & YOSHINO, 2002; MINTO & NOLAN, 2006). Também existem espécies que não desovam anualmente, e demandam de um intervalo de tempo de 4 anos entre cada desova, como o caso do Kaluga *Huso dauricus* (WEI *et al.*, 1997).

O início da maturidade sexual representa uma transição crítica na vida de um indivíduo, devido à alocação de recurso e energia a ser redistribuída para reprodução, além de crescimento e sobrevivência (PAVLOV, 2009). A temperatura é o parâmetro principal que significativamente afeta o ciclo de vida e a idade de maturidade. O bacalhau *Gadus morhua* em águas mais quentes próximo a Inglaterra atinge a maturidade sexual aos 3 anos e vive até os 8 anos de vida, enquanto que em águas mais frias como no Mar de Barents no Ártico, inicia a maturidade sexual ao 7 anos e vive até os 20 anos de vida (WOOTON, 1984). A alimentação também é um fator primordial na obtenção de nutrientes e energia, influenciando também em uma antecipação da maturidade sexual e em um maior sucesso reprodutivo. Consequentemente os comprimentos e idades de maturidade sexual irão variar de acordo com a disponibilidade de alimento (DONELSON *et al.*, 2008).

Os peixes que têm uma maior disponibilidade de alimento irão crescer mais rapidamente e atingir a maturidade sexual em idades e comprimento inferiores. Porém, a qualidade da dieta tem um papel importante na regulação da idade e comprimento de

maturidade sexual (KORTA *et al.*, 2010). Isto irá influenciar fenotipicamente no desempenho reprodutivo. Por exemplo, este fato aconteceu com o bacalhau *Gadus morua* que em anos em que teve uma menor disponibilidade de camarões em sua dieta, alternando para alimentação a base de anfípodas hiperídeos apresentou uma antecipação da maturidade sexual e teve uma menor contribuição em fecundidade, no recrutamento, e subsequentemente em biomassa (PÉREZ-RODRIGUEZ *et al.*, 2013).

O comportamento social também tem forte influência na relação de comprimento e idade de maturidade sexual. Os comprimentos de maturidade sexual são duas vezes maiores para os peixes que não formam cardumes (YAMAGUSHI, 1969). Em relação aos comprimentos e idade de maturidade sexual, um estudo com 19 populações demonstrou que independentemente do crescimento ser lento ou rápido, as alterações no crescimento podem produzir grandes variações na idade de maturidade sexual, mas tem pouca influência no comprimento. E que os peixes podem ter um comprimento fixo em que amadurecem sexualmente (STEARNS & CRANDALL, 1984). Por outro lado, quando a taxa de crescimento é intermediária, as alterações no crescimento produzem variações nos comprimentos de maturidade sexual, e tem menos influencia na idade, devido aos peixes também apresentarem uma idade fixa de início de maturidade sexual (STEARNS & CRANDALL, 1984).

Os peixes apresentam principalmente dois diferentes padrões reprodutivos. Em peixes semelpáros, os adultos iniciam a maturidade sexual e morrem enquanto desovam ou logo após as desovas, o salmão do Pacífico *Oncorhynchus gorbuscha* é um ótimo exemplo. As espécies que se reproduzem várias vezes ao longo do ciclo de vida desde que atingem a maturidade sexual são chamadas de iteróparas. A maioria dos teleósteos são iteróparas (WOOTON, 1993; LOWERRE-BABIERI *et al.*, 2011a). Entretanto existem alguns exemplos interessantes, o salmão do Atlântico *Salmo salar* exibe uma transição entre semelparidade e iteroparidade, onde é observada uma proporção que varia entre 2 a 22% da população que realizam uma nova desova (JONSSON *et al.*, 1997). Há também um efeito latitudinal na transição semelparidade-iteorparidade, no Shad *Alosa sapidissima* ocorre um incremento em proporção de desovadores repetitivos que passa de 0% na costa da Florida (30° N) para 75% na costa de New Brunswick no Canadá (46° N) (LEGGETT & CARSCADDEN, 1978).

Para garantir a fertilização e evitar predação, e viabilizar uma maior dispersão, os peixes adotam uma variabilidade de estratégias reprodutivas numa escala espacial e temporal (BALON, 1985; CLARK, 1987; WINEMILLER & ROSE, 1992; MILTON *et al.*,

1994). Os peixes pelágicos geralmente apresentam desovas próximas à superfície liberando múltiplos lotes de ovócitos, e tal comportamento pode durar poucos segundos (2,6 segundos) como acontece para o Tubesnout *Aulichthys japonicus*, e até alguns poucos minutos (1,7-7 minutos) como ocorre com o Bagrid catfish *Pseudobagrus Ichikawai* (WATANABLE, 1994; AKAGAWA *et al.*, 2008).

Os peixes exibem diversos comportamentos interessantes para evitar predação de sua prole, um deles ocorre com o Bitterling europeu *Rhodeus sericeus* que injeta seus ovócitos e espermatozoides em um mexilhão do gênero *Unio*, e a fertilização ocorre dentro do molusco onde seus ovos são seguramente incubados por cerca de 2 a 3 semanas. Enquanto isso o mesmo mexilhão também aproveita uma ajuda do Bitterling incubando suas larvas glochídias nas brânquias dos peixes mais jovens. Após a eclosão o Bitterling protege ambas as larvas do molusco e de sua mesma prole até estarem definitivamente prontas para o assentamento (HUNNAM *et al.*, 1991).

O período de desova é altamente variável nos peixes marinhos, e ocorre numa escala temporal durante o ciclo de vida, através de variações sazonais e movimentos circadianos (LOWERRE-BABIERI *et al.*, 2011a). É conhecido que o período de desova afeta diretamente o sucesso reprodutivo, especialmente a sobrevivência. E tem um papel importantíssimo no número de oportunidades de eventos de desovas associados a variáveis ambientais em que seus ovos são liberados (WOOTON, 1984). O sucesso da reprodução ocorre através de uma forte relação de ajuste entre a estação de desova e ótimas condições para sobrevivência larval. (CUSHING, 1973).

Um sincronismo entre a hidratação dos ovócitos, o sistema de acasalamento e os eventos de desova ocorre em um ritmo circadiano, e sendo assim o sucesso reprodutivo é afetado através da probabilidade de fertilização, taxa de predação e dispersão dos ovos e larvas (COWEN *et al.*, 2007; GLADSTONE, 2007). A variabilidade do período reprodutivo tem uma importante relação com a capacidade de resiliência de uma população (JAGER *et al.*, 2008; WRIGHT & TRIPPEL, 2009), assim como também ocorre uma variação considerável devido ao efeito demográfico (JORGENSEN *et al.*, 2006).

Influências de variações climáticas e de propriedades físico-químicas, alteram padrões cíclicos de temperatura da água e também algumas outras variáveis abióticas (salinidade, pH, condutividade elétrica e fotoperíodo), aumentando a limitação no ciclo de vida de muitas espécies de peixes (GANIAS, 2009). Acompanhar um padrão sazonal para desovar, como por exemplo, uma maior inserção de uma cunha salina em um estuário (espécies com maior dependência a altos valores de salinidade), restringe algumas espécies

de peixes a um curto período de tempo durante o seu ciclo anual, reprodutivo e alimentar (BROWN-PETERSON *et al.*, 2011).

O prolongamento de uma atividade reprodutiva ao longo de muitos meses, nem sempre é eficaz, considerando neste caso a mortalidade natural e sobrevivência de ovos e larvas dos peixes (LOWERRE-BARBIERI *et al.*, 2011b). Mesmo exibindo condições de desovas parceladas, o sucesso reprodutivo em termos de produção de uma maior biomassa de ovos e também em número de eventos de desova, na verdade ocorre em um período relativamente curto de tempo, entre 2 a 3 meses (MURUA *et al.*, 2003a).

Sendo assim, medidas de manejo de estoques de populações de peixes devem levar em consideração as diferentes estratégias reprodutivas (NUNES *et al.*, 2011). Quando por exemplo às avaliações, e adoção de medidas mitigadoras tais como fechamento de áreas de pesca, cujas são formuladas e baseadas a partir de dados que consideram apenas o percentual de ocorrência de fases de maturidade sexual ao longo dos meses do ano e variações do índice gonadosomático, e não em um escala espaço temporal, torna o manejo de pesca ineficaz (SABORIDO-REY & TRIPPEL, 2013). Então, para algumas espécies de peixes que apresentam estratégia de usar estendidas estações reprodutivas ao longo de muitos meses do ano, isto se torna ainda mais complicado para o manejo adequado destas populações (JORGENSEN *et al.* 2008; JAKOBSEN *et al.*, 2009).

As estratégias reprodutivas de algumas espécies de peixes, a sazonalidade do comportamento, o desenvolvimento ovocitário, e o tempo preciso em que ocorre a vitelogenese (principalmente hidratação dos ovócitos) ao longo de uma estação reprodutiva, a regulação da fecundidade, a frequência de desova, os processos atrésicos regulares e também adversos como no caso do comportamento de omissão de desova, são ferramentas cruciais no entendimento da história de vida dos peixes. E subsequentemente ajuda no manejo de biomassa populacional dos estoques pesqueiros (DOUGLAS *et al.*, 2007; LOWERRE-BARBIERI *et al.*, 2011b).

Um conhecimento mais aprofundado e específico do desenvolvimento ovocitário, proporciona muito mais acurácia para os parâmetros usados em modelos de gestão pesqueira (BROWN-PETERSON *et al.*, 2011). O tamanho estimado de primeira maturidade sexual (L_{50}) muitas vezes subestima o real tamanho em que ocorre o desenvolvimento dos órgãos sexuais e início da atividade reprodutiva de algumas espécies. Quando se inclui indivíduos que já participaram de um ciclo reprodutivo, e possuem comprimentos relativamente grandes (em fase desenvolvimento de um novo ciclo, ou em regeneração dos ovócitos), ocorre um incremento no comprimento estimado para a

primeira maturidade sexual. Uma precisão obtida através da morfologia e organização celular dos ovários e testículos é imprescindível para garantir maior acurácia nas estimativas, e garantir um manejo populacional de uma espécie de peixe (HUNTER & MACEVICZ, 1985a).

Um maior detalhamento acerca da periodicidade dentro do ciclo reprodutivo das espécies de peixes, como o desenvolvimento ovocitário, é fundamental para se conhecer o momento específico em escala espaço-temporal e o período em que ocorrem as maiores contribuições de biomassa do estoque reprodutivo (LOWERRE-BARBIERI *et al.*, 2011a).

2.5. Desenvolvimento ovocitário

Apesar dos peixes exibirem alguns padrões diferentes durante o desenvolvimento ovocitário (sincrônico e assincrônico), a vitelogênese em termos de crescimento dos ovócitos, desde células primárias (pre-vitelogênicas) até a ovulação, irá apresentar de uma forma geral, as mesmas características celulares nos diferentes estágios de desenvolvimento ovocitário. Mesmo se considerando o metabolismo, a variação de habitat, de estilos e estratégias reprodutivas, e de temperatura (peixes de águas frias e de águas quentes), em um nível de estrutura celular os ovócitos exibem padrões muito similares (GRIER *et al.*, 2009; KJESBU, 2009; BROWN-PETERSON *et al.*, 2011).

Em todos os peixes, a vitelogênese se inicia a partir das células jovens ou primárias (ovogônias), passando por estágios de crescimento primário, crescimento secundário, e que seguem até a ovulação (McMILLAN, 2007). Sendo assim, em uma ordem progressiva de desenvolvimento entre os estágios dos ovócitos durante a vitelogênese, temos: as ovogônias e ovócitos em crescimento primários (CP); seguido pelo crescimento secundário (CS) que envolve todos os ovócitos desde cortical alveolar, passando por ovócitos em vitelogênese primária (Vtg1), secundária (Vtg2) e terciária (Vtg3), migração e quebra da vesícula germinal (MGV e QVG) até a hidratação (OH), estes três últimos representam a maturação do ovócito; e por fim a ovulação que é caracterizada pelos folículos pós-ovulatórios (MOMMSEN & KORSGAARD, 2008; LUBZENS *et al.*, 2010).

Em indivíduos na fase imatura são apenas encontrados ovócitos em estágio de crescimento primário (ovogônias e CP). Este período é caracterizado por um crescimento que é independente da ação da gonadotrofina (PLANAS & SWANSON, 2008; LOWERRE-BARBIERI, 2009). O início do ciclo reprodutivo ocorre com o crescimento da gônada e o desenvolvimento do primeiro gameta com dependência da gonadotrofina, os

peixes se tornam então sexualmente maduros e entram na fase de desenvolvimento. Os indivíduos que atingiram a maturidade sexual jamais poderão deixar o ciclo reprodutivo e retornar a fase imatura (PLANAS & SWANSON, 2008; GRIER, 2009; LOWERRE-BARBIERI *et al.*, 2011a).

Na fase em desenvolvimento, é o período em que as gônadas crescem e os gametas se desenvolvem até o início da estação reprodutiva. Esta fase pode ser considerada a fase de preparação para desova caracterizada pela produção de ovócitos vitelogênicos (HUNTER & MACEVICZ, 1985a). Os peixes entram nessa fase apenas quando aparecem os ovócitos em estágios de cortical alveolar (CA) (TOMKIEWICZ *et al.*, 2003). As fêmeas que apresentam ovócitos em CA como os mais avançados tipos de ovócitos presentes nos ovários, são consideradas na subfase de desenvolvimento inicial. Entretanto, o desenvolvimento completo de um ovócito em CA para algumas espécies, pode durar mais do que um ano (JUNQUERA *et al.*, 2003). As fêmeas permanecem na fase de desenvolvimento durante todo o tempo em que ocorre a presença de ovócitos nos estágios CA, Vtg1 e Vtg2, ou uma combinação destes. Mas, não quando há presença de ovócitos em Vtg3 ou sinais de uma desova anterior, e muito menos ocorre à presença de folículos pós-ovulatórios nesta fase (LOWERRE-BABIERI, 2009; BROWN-PETERSON *et al.*, 2011).

Entrar na fase de desenvolvimento é possível apenas uma única vez durante o ciclo reprodutivo. Sendo assim, uma vez que a maior cohorte de ovócitos presente nos ovários seja de ovócitos em Vtg3, os peixes passam então para a fase capaz de desovar (GRIER, 2009; BROWN-PETERSON *et al.*, 2011). Esta fase é definida como capacidade dos peixes desovarem na corrente estação reprodutiva devido ao desenvolvimento de gametas em estágio avançado e que podem receber sinais hormonais para a maturação dos ovócitos (MO). A partir desta fase se inicia de fato a possibilidade de desova, e os peixes são classificados na subfase ativamente desovando, mas, apenas quando há presença de ovócitos nos estágios MVG ou QVG, ovócitos hidratados (OH) ou folículos pós-ovulatórios (FPO) recentes. Esta fase de maturidade sexual indica desova iminente (HUNTER & MACEVICZ, 1985a; MURUA *et al.*, 2003; MURUA & SABORIDO-REY, 2003).

O fim do ciclo reprodutivo é indicado pela fase de regressão (às vezes chamada de desovada), cuja é caracterizada pela presença de atresia, folículos pós-ovulatórios, e poucos (quando presentes) ovócitos em Vtg2 e Vtg3. Quando ocorre a captura de muitas fêmeas na fase de regressão, este é um forte indicador do final da estação reprodutiva. Os

peixes permanecem nessa fase por um curto período de tempo, e depois passam para a fase em regeneração (algumas vezes referida como repouso) (MURUA *et al.*, 2003; PARENTI & GRIER, 2004). Durante a fase de regeneração, os gametas passam para um estágio ativo com gonadotrofina independente (ovogônias) e também ocorre a presença de ovócitos no estágio CP sendo preparados para um novo ciclo (PLANAS & SWANSON, 2008). Os peixes nessa fase são sexualmente maduros, porém reprodutivamente inativos (LOWERRE-BARBIERI *et al.*, 2011b).

Como é notável, levando em consideração toda descrição acima, a fase imatura pode ser algumas vezes confundida com a fase regeneração, mas, a presença de muitos ovócitos no estágio CP é um indicador de que não há mais imaturidade. Outro aspecto que geralmente ajuda muito na separação de ambas as fases é em relação à espessura da borda do ovário, que no caso da fase de regeneração é mais grossa (HUNTER *et al.*, 1985; BROWN-PETERSON *et al.*, 2011).

Os peixes apresentam 3 principais tipos de mecanismos de desenvolvimento ovocitário durante a vitelogênese. Entre eles estão o desenvolvimento sincrônico, sincrônico de dois grupos e assincrônico (WALLACE & SELMAN, 1981; HUNTER & MACEVICZa, 1985; WEST, 1990; MURUA & SABORIDO-REY, 2003; BROWN-PETERSON *et al.*, 2011). O primeiro, desenvolvimento sincrônico é muito comum para os peixes que exibem desovas totais ou em um curto período do ano. Neste tipo de desenvolvimento, os ovócitos apresentam um crescimento mais homogêneo, desde os estágios de ovogônias até ovócitos hidratados ou ovulação, e não ocorre recrutamento dos ovócitos do estoque de reserva (MURUA & SABORIDO-REY, 2003). Sendo assim, todos os ovócitos que se desenvolveram em sincronização serão desovados na corrente estação reprodutiva. No segundo tipo, sincrônico de dois grupos, ocorre o mesmo mecanismo de desenvolvimento dos ovócitos como no caso anterior, e também são características de peixes que exibem desova total. Porém ocorre a presença de ovócitos em estoque de reserva, mas que não são recrutados na mesma estação reprodutiva. Estes servirão de base inicial para o desenvolvimento de um novo ciclo reprodutivo no próximo ano, pois algumas espécies apresentam taxas de crescimento lento dos ovócitos (MURUA & SABORIDO, 2003).

E por último, o tipo de desenvolvimento assincrônico, em que os ovócitos crescem de forma heterogênea ocorrendo todos os estágios de desenvolvimento dentro dos ovários. Este mecanismo de desenvolvimento é geralmente exibido por espécies de peixes que realizam desovas parceladas ao longo de uma extensa estação reprodutiva. Então durante a

estação reprodutiva e os eventos de desova, ovócitos do estoque de reserva continuam sendo recrutados constantemente até que se cessem as sucessivas desovas, e se chegue ao fim da estação reprodutiva (HUNTER *et al.*, 1985).

Como exemplo para os três tipos de mecanismos observados no desenvolvimento ovocitário, temos o arenque do Atlântico *Clupea harengus* que representa um tipo de desenvolvimento sincrônico, a solha do Pacífico *Microstomus pacificus* que apresenta um desenvolvimento sincrônico de dois grupos, e por último a pescada *Cynoscion nebulosus* que exibe um desenvolvimento assincrônico dos ovócitos (BROWN-PETERSON *et al.*, 2011). Todas as espécies de lutjanídeos (pargos) se enquadram neste último tipo de desenvolvimento ovocitário (assincrônico), e exibem desovas múltiplas durante uma longa estação reprodutiva (ALLEN, 1985; GRIMES, 1987; FERREIRA *et al.*, 2003; CLARO & LINDEMAN, 2004; BRULÉ *et al.*, 2010; FREITAS *et al.*, 2012; FERNANDES *et al.*, 2012).

Além destes três principais mecanismos de desenvolvimento ovocitário acima descritos, ainda existem vários tipos de hermafroditismo, sendo mais comum entre a maioria dos peixes dos quais exibem mudança de sexo, o hermafroditismo protândrico e protogínico. O primeiro é caracterizado pela mudança do sexo masculino para o sexo feminino, neste caso entre os ovócitos em estágio de ovogônias e em crescimento primário, começam a surgir células espermatogênicas, até que ocorra a mudança definitiva do sexo (SADOVY de MITCHESON & LIU, 2008; BROWN-PETERSON *et al.*, 2011).

O segundo tipo de hermafroditismo (protogínico), ocorre à mudança do sexo feminino para o sexo masculino, e da mesma forma que ocorre no caso anterior, células espermatogênicas surgem ao meio de ovócitos pré-vitelogênicos (SADOVY de MITCHESON & LIU, 2008). Porém em ambos os casos, a possibilidade de mudança de sexo, apenas pode ser iniciada na fase de regeneração e desde que os peixes tenham tido uma desova anterior, neste momento ocorre uma nova fase chamada de fase de transição. Para iniciar a condição de desovar em um novo sexo é preciso reiniciar uma nova fase de desenvolvimento, agora com o sexo definitivo e num período antes de atingirem a fase capaz de desovar (SHAPIRO *et al.*, 1993; SADOVY de MITCHESON & LIU, 2008; BROWN-PETERSON *et al.*, 2011).

Os serranídeos, um grupo de peixes recifais de uma família muito próxima da Família Lutjanidae, exibem hermafroditismo, mas não há registros de hermafroditismo para os pargos. Um exemplo de hermafroditismo protogínico ocorrem com a garoupa *Epinephelus flavolimbatus* (COOK, 2007), piraúna *Cephalopholis fulva* (BULLOCK *et al.*,

1996; ARAÚJO & MARTINS, 2009) e para hermafroditismo protândrico além de serranídeo, existem outras espécies de outras família tais como robalo *Centropomus undecimalis* (TAYLOR & WASHINGTON, 1998; ANDRADE *et al.*, 2013).

2.6. O padrão de regulação da fecundidade nos peixes

Os peixes aprimoram a sobrevivência de sua prole desenvolvendo uma variedade de estratégias reprodutivas (BALON, 1985). A maioria dos peixes possuem altas fecundidades, com as desovas ocorrendo em diferentes escalas temporais (LOWERRE-BABIERI, *et al.*, 2011b). Entre estas estratégias reprodutivas, são contemplados os peixes que realizam desova total (semelpáros), igualmente alguns salmões e enguias, até comportamentos de múltiplas desovas (iteróparos) ao longo do ciclo de vida e também em uma extensa estação reprodutiva, assim como é observado em alguns clupeídeos tropicais (CLARKE, 1987; MILTON *et al.*, 1994).

Em muitas espécies de peixes de água fria, todos os ovócitos são desenvolvidos de forma sincrônica nos ovários e desovados em poucas semanas. Esse grupo é chamado de peixes com fecundidade determinada ou que exibem desova total (MURUA *et al.*, 2003). Neste caso, a fecundidade é conhecida desde o início da estação reprodutiva, ou seja, se considera que todos os ovócitos vitelogênicos recrutados de forma homogênea serão desovados na estação reprodutiva corrente. E sendo assim, é possível estimar a fecundidade total anual, e, portanto chamada de fecundidade determinada (HUNTER & MACEWICZ, 1985a; MURUA *et al.*, 2003). Este tipo de desova é geralmente caracterizado por um marcado “*hiatus*” entre o grupo dos ovócitos vitelogênicos que irão fazer parte de um grande lote (total) a ser desovado naquela estação reprodutiva, e os ovócitos do estoque de reserva que não serão recrutados para participar da desova no mesmo ano (HUNTER & GOLDBERG, 1980; MURUA *et al.*, 2003; GANIAS *et al.*, 2013).

Alguns clupeídeos de águas frias, como o arenque *Clupea harengus* são exemplos de peixes que fazem desovas em um único evento (HUNTER *et al.*, 1985). Os salmonídeos também são bastante conhecidos por investirem toda sua energia no amadurecimento de suas gônadas e no sucesso reprodutivo, a exemplo do Salmão *Salmo salar* que possui desenvolvimento sincrônico de seus ovócitos e realiza desova total (RIDEOUT & TOMKIEWICZ *et al.*, 2011).

Inversamente os peixes que exibem desovas parceladas liberam seus ovócitos em lotes, de cohortes de ovócitos em estágios de desenvolvimento avançado (GANIAS *et al.*,

2011). Assim, são desovados múltiplos “*clutches*” de ovócitos hidratados, ocorrendo em seguida um recrutamento de diferentes grupos de estágios de crescimento de ovócitos, inclusive do estoque de reserva, que de acordo com a frequência de desova serão liberados em um próximo lote (GANIAS *et al.*, 2011). Neste tipo de estimativa de fecundidade são realizadas amostragens de cada lote, e por isso se chama fecundidade por lote ou fecundidade do tipo indeterminada. Então, somente se conhecendo a frequência de desova é possível estimar a fecundidade total anual da população (HUNTER *et al.* 1985; GANIAS *et al.*, 2013).

Neste último exemplo, desova parcelada, quando se observa a frequência de distribuição de classes de diâmetros de ovócitos, geralmente ocorrem principalmente três subgrupos de ovócitos (pré-vitelogênicos, vitelogênicos e hidratados) e não ocorre um “*hiatus*” entre os subgrupos de estágios de desenvolvimento ovocitário. Há sempre um recrutamento contínuo de ovócitos do estoque de reserva, assim como também ocorre recrutamento de ovócitos em CS para maturação final (quebra da vesícula germinal e hidratação) e que serão desovados no próximo lote (HUNTER & MACEWICZ, 1985a; MURUA *et al.*, 2003; LOWERRE-BABIERI *et al.*, 2011b).

Outras novas formas de denominação também têm sido empregadas, mas agora considerando a relação com a alimentação e a capacidade de se obter energia durante o ciclo reprodutivo. Os peixes que se alimentam durante um período que precede a estação reprodutiva são chamados de “*capital breeders*”, isto significa dizer que quando se inicia os eventos de desova não ocorre mais a ingestão de alimento, e toda energia acumulada será utilizada para desova e manutenção corporal (STEPHENS *et al.*, 2009; GANIAS *et al.*, 2013). Este é um exemplo de peixes que realizam desova total e apresentam fecundidade do tipo determinada. Já para os peixes que exibem desovas parceladas e fecundidade do tipo indeterminada, é obrigatoriamente necessário que ocorra a ingestão de alimento para a reposição das reservas energéticas, que ajudam na manutenção corpórea e são fontes diretas na obtenção de energia durante as múltiplas desovas. Os peixes que exibem este tipo de comportamento são denominados “*income breeders*” (STEPHENS *et al.*, 2009; GANIAS *et al.*, 2013).

Atualmente se conhece o padrão de fecundidade de muitas espécies, entre as espécies de peixes que exibem fecundidade do tipo determinada é possível citar o bacalhau *Gadus morhua* (TOMKIEVICZ *et al.*, 2003), a merluza do Pacífico *Merluccius productus* (FOUCHER & BEAMISH, 1977), e a solha do Pacífico *Microstomus pacificus* (HUNTER *et al.*, 1992). E entre as espécies que exibem um padrão de fecundidade indeterminado são

conhecidas à corvina do Atlântico *Micropogonias undulatus* (BARBIERI *et al.*, 1994), a pescada *Cynoscion nebulosus* (BROWN-PETERSON, 2003), a cavala *Scomberomorus commerson* (MACKIE & LEWIS, 2001), a abrótea *Urophycis brasiliensis* (ACUÑA *et al.*, 2000), a garoupa *Epinephelus morio* (BURGOS *et al.*, 2007).

O conhecimento sobre o padrão de fecundidade dos principais estoques de espécies de peixes de importância econômica para pesca é crucial na escolha do método de estimativa da fecundidade dos indivíduos e do total de ovos produzidos numa população, assim com também na escolha do método de estimativa de produção de ovos que dever ser usado na estimativa da biomassa do estoque desovante (GANIAS, 2013). Alguns artigos recentes têm sido publicados, e ajudado no entendimento da relação do padrão de regulação da fecundidade dos estoques de espécies de peixes e na escolha do método de estimativa de produção de ovos (STRATOUDAKIS *et al.*, 2006; ARMSTRONG & WITTHAMES, 2012).

Mas esse não foi um caminho muito fácil, e alguns erros metodológicos anteriores podem ter causado sérios impactos no manejo populacional de muitos estoques de espécies de peixes. A ideia de que os ovários dos peixes podem ser bons indicadores no potencial reprodutivo é bastante antiga (FULTON, 1898 *apud* MURUA *et al.*, 2003). Porém muitos estudos, e principalmente falando de espécies de peixes que exibem múltiplas desovas, pecaram na adoção de metodologias para estimar a fecundidade quando estas foram baseadas no conceito de fecundidade determinada. E sendo assim, a fecundidade anual de uma população de peixes com comportamento de múltiplas desovas, foi estimada se usando estimativas de ovócitos que foram recrutados até início da estação reprodutiva. Assim como se fazia para os peixes de desova total ou fecundidade determinada (MACER, 1974).

O avanço no entendimento de alguns pontos que eram ainda duvidosos em relação ao padrão de fecundidade nos peixes, só foi possível após o trabalho de Hunter & Goldberg (1980), que ofereceram um caminho válido para estimativa da fecundidade por lote, e foi considerando então a condição de recrutamento de ovócitos dos estoques de reserva mesmo quando se estava no pico da estação reprodutiva. E sendo surgiu o conceito de “*de novo vitellogenesis*” (GANIAS, 2013). As estimativas de fecundidade determinada também foram favorecidas por uma grande contribuição após um artigo publicado por Hunter (1992), que permitiu estimar a fecundidade anual de uma população, corrigida de taxas atrescas de ovócitos não desovados na corrente estação reprodutiva. Muitas contribuições foram sendo desenvolvidas até um extensivo trabalho de Kjesbu (2009) que introduziu o conceito de “*Regulação da Fecundidade*”.

Todos estes trabalhos anteriores promoveram uma grande experiência com relação aos princípios básicos para estimativa correta do padrão de fecundidade nas espécies de peixes (MURUA & SABORIDO, 2003; KJESBU, 2009; ARMSTRONG & WITTHAMES, 2012). Mas muitas incertezas ainda existem quando se usa o conceito de determinação ou indeterminação em um padrão de regulação da fecundidade. Por exemplo, algumas espécies de peixes transitam entre fecundidade determinada e indeterminada. A cavalinha do Atlântico Norte *Scomber scombrus* exibe comportamento de longas migrações em uma ampla área de distribuição latitudinal, desovando desde a borda norte da zona subtropical até o limite sul da zona polar, devido a isso exibe evidências de características mistas de fecundidade determinada e indeterminada (GREEN-WALKER *et al.*, 1994). Por outro lado, os estoques de espécies de peixes limitadas a zonas climáticas específicas como o bacalhau *Gadus morhua* do Ártico-Norueguês exibe um claro padrão de fecundidade determinado, igualmente algumas sardinhas que exibem fecundidade indeterminada e habitam áreas subtropicais (ARMSTRONG & WITTHAMES, 2012; GANIAS, 2013).

Outro exemplo ocorre com os estoques de solhas do gênero *Solea*, nas Ilhas Britânicas os estoques de *Solea solea* exibem uma padrão de fecundidade determinada, enquanto estoques localizados mais ao sul, de *S. impar* e *S. lascaris* exibem fecundidade do tipo indeterminada (GANIAS *et al.*, 2013). Um padrão interessante pode ser observado entre os clupeídeos, onde poucas espécies exibem desova total (determinado), estes são o arenque do Atlântico e do Pacífico que ocorrem em altas latitudes no Hemisfério Norte, enquanto que a maioria dos gêneros remanescentes (*Sardina*, *Sardinops*, *Engraulis*, *Brevoortia*, etc.) que exibem as mesmas distribuições em regiões subtropicais e temperadas, são espécies que apresentam desovas múltiplas e fecundidade indeterminada (GANIAS, 2013).

Algumas destas respostas, ou soluções para um melhor entendimento nestes padrões de regulação da fecundidade, e que ajudem a eliminar algumas incertezas na interpretação, talvez tenham origem na aplicação de alguns métodos antigos e viciados em alguns erros. Por exemplo, o conceito inicial de determinação ou indeterminação do padrão de fecundidade dos peixes, leva em consideração o recrutamento dos ovócitos ao longo da estação reprodutiva, e que é avaliado a partir da distribuição de frequência de comprimento dos ovócitos (DFCO). Sendo assim a formação de um intervalo, ou um “gap” entre os ovócitos vitellogênicos e o estoque de reserva indica um padrão determinado da fecundidade. Quando ocorre um recrutamento contínuo de ovócitos do estoque de reserva, isto indica um padrão indeterminado (HUNTER *et al.*, 1985; MURUA & SABORIDO-REY, 2003).

Porém algumas espécies de peixes que exibem múltiplas desovas, interessantemente apresentam um padrão determinado. Devido a uma redução no recrutamento de ovócitos em CP para CS durante a estação reprodutiva (formação de um intervalo), e sendo assim a fecundidade pode ser determinada, e os ovócitos em CP representam aproximadamente a fecundidade do próximo ano (ARMSTRONG & WITTHAMES, 2012; GANIAS, 2013). Algumas evidências também indicam que o padrão de recrutamento de ovócitos, “*de novo vitellogenesis*”, não é exclusivo apenas para espécies com fecundidade indeterminada. Um recrutamento de novas cohortes de ovócitos pode ocorrer durante a estação reprodutiva. Entretanto este novos ovócitos recrutados não serão desovados na estação reprodutiva corrente (KJESBU, 2001). Kennedy *et al.* (2011) reportou que a solha *Reinhardtius hippoglossoides* precisa de 1 ano para o desenvolvimento dos ovócitos desde a fase imatura até a desova, e a coexistência de várias cohortes de ovócitos que serão desovados em diferentes estações reprodutivas. Também há a possibilidade de ocorrerem 2 ciclos reprodutivos no mesmo ano, que foi reportado para o pargo amarelo *Lutjanus argentiventris* devido a presença de fêmeas na fase de regeneração na primavera e no outono, e fêmeas desovando no verão e no inverno (PIÑON *et al.*, 2007).

Contudo novas recomendações surgem quando se pretende estimar a fecundidade de uma população. A estimativa de fecundidade em espécies que exibem um padrão determinado, não deve ser feita com os indivíduos no início da estação reprodutiva, devido ao “*hiatus*” formado entre os ovócitos do estoque de reserva e os ovócitos vitelogênicos apenas ocorrer ao longo do caminho durante a estação reprodutiva. Sendo assim, a escolha do método de estimativa de produção de ovos depende e uma correta estimativa da fecundidade (GANIAS, 2013).

2.7. Frequência de desova

O padrão de regulação da fecundidade indica o melhor método para estimativa da produção de ovos, e subsequentemente na estimativa da biomassa do estoque desovante (BED) (GANIAS *et al.*, 2013). Quando a fecundidade é do tipo determinada, o método anual de produção de ovos (MAPO) é o mais indicado, que devido à condição de determinação da fecundidade, permite a estimativa da fecundidade anual (MURUA *et al.*, 2010). Por outro lado, para as espécies que exibem um padrão de indeterminação da fecundidade é usado o

método de produção diária de ovos (MPDO). Este último depende de uma estimativa prévia da frequência e da fração de desova (MURUA *et al.*, 2010).

Uma das vantagens do método MPDO é que ele permite a estimativa da biomassa do estoque desovante (BED) independentemente de dados da pesca. Essa é uma ferramenta muito poderosa que permite conhecer a variação espaço-temporal da fecundidade e da estrutura de idade do estoque desovante, incluindo as variações também da BED (GANIAS *et al.*, 2013).

A frequência de desova é essencial para quantificar a fecundidade em peixes com um padrão de regulação de fecundidade indeterminada (HUNTER & MACEVICZ, 1985a). Apesar de existir um grande número de estudos relacionados à frequência de desova, porém muitos destes causaram uma confusão no uso de algumas terminologias, devido que o mesmo termo foi usado para se referir a coisas diferentes (LOWERRE-BARBIERI *et al.*, 2011a). Portanto, o termo “*frequência de desova*” foi usado para reportar o número de eventos de desova por dia (HUNTER & MACEVICZ, 1985; MURUA *et al.*, 2003), número de eventos de desova durante uma estação reprodutiva (McBRIDE & THURMAN, 2003), e o tempo de intervalo entre cada evento (CLARAMUNT *et al.*, 2007).

Atualmente, depois de uma revisão que padronizou todas as terminologias, agora é usado o termo “*fração de desova*” para se referir à proporção de fêmeas que desovam diariamente, e “*Intervalo de desova*” para o período de tempo entre cada evento de desova, e “*frequência de desova*” para o número de eventos de desova (ou lotes) ao longo de uma estação reprodutiva (LOWERRE-BARBIERI *et al.*, 2011a). A frequência de desova é estimada para uma população multiplicando o número de dias de uma estação reprodutiva pela média do intervalo de desova (MURUA *et al.*, 2006).

Sendo assim, dois métodos são comumente utilizados para estimativa da frequência de desova, e os mesmos seguem algumas premissas. As fêmeas que estão desovando são aquelas em que as desovas são iminentes (presença de ovócitos hidratados), e as que desovaram recentemente exibem folículos pós-ovulatórios (FPO). Para isso, quando são usadas na estimativa as fêmeas identificadas em fase de desova iminente, é utilizado o método dos ovócitos hidratados. E quando são usadas as fêmeas que desovaram recentemente, se usa o método dos folículos pós-ovulatórios (HUNTER & MACEVICZ, 1985a). Entretanto, em ambos os métodos é necessário um conhecimento aprofundado com relação à identificação dos ovócitos que estão no início da maturação (migração da vesícula germinal), assim como os estágios iniciais de reabsorção dos folículos pós-ovulatórios (LOWERRE-BARBIERI *et al.*, 2011a).

O método dos ovócitos hidratados é pouco utilizado devido ao tempo de permanência dos ovócitos hidratados nos ovários (< 12 horas) antes dos eventos de desova, o que dificulta sua obtenção e identificação em algumas amostras. Enquanto que o método dos folículos pós-ovulatórios (FPO) é o mais usado, devido sua permanência nos ovários que em muitos casos ultrapassam um período de 24 horas após a desova (GANIAS *et al.*, 2013). Adicionalmente, as idades dos FPO's podem ser estimadas em relação às mudanças nas estruturas das células e estágios de reabsorção (ALHEIT *et al.*, 1984; HUNTER & MACEWICZ, 1985; CLARAMUNT *et al.*, 2007; ALDAY *et al.*, 2008). Os folículos pós-ovulatórios compreendem uma parte da camada que envolve o ovócito (borda), que é constituída pela theca, camada folicular ou granulosa, e a zona radiata (BOBE *et al.* 2008). Com a hidratação, através de uma reação chamada de “*aquaxantina*”, a zona radiata desaparece, e o ovócito desprende-se da parede do ovário sendo liberado na água, restando apenas a theca e a camada folicular dentro dos ovários (GANIAS *et al.*, 2007).

Similarmente, a reabsorção que ocorre em ovócitos atresícos por ação dos hematócitos e linfócitos, os folículos pós-ovulatórios são também reabsorvidos, no entanto em um período curto de tempo quando comparado com os ovócitos, devido ao menor volume que possuem estas estruturas morfológicas (GANIAS *et al.*, 2007). Muitos trabalhos já reportaram a reabsorção dos folículos pós-ovulatórios, que geralmente ocorrem entre 24-48 horas em peixes tropicais, pois o metabolismo é maior em águas quentes, e aproximadamente entre 1-2 semanas em alguns peixes de águas temperadas HUNTER & MACEVICZ, 1985a; GANIAS *et al.*, 2007. Para a anchova *Engraulis mordax* foi estimado um período de absorção dos folículos pós-ovulatórios entre 24-48 horas, e também para sardinha *Sardina pilchardus* (HUNTER & MACEWICZ, 1985b; GANIAS, 2007).

A temperatura têm um papel importante e regulador na absorção do FPO, por exemplo, foi observado para a pescada *Cynoscion nebulosus* que quando a temperatura da água reduz para abaixo de 25°C, o FPO permanece por mais de 24 horas nos ovários (ROUMILLAT & BROLOWER, 2004). Enquanto que no bacalhau *Gadus morhua* os folículos pós-ovulatórios podem permanecer por meses (SABORIDO & JUNQUERA, 1998).

Sabendo-se o período de tempo necessário para reabsorção dos folículos pós-ovulatórios nos ovários, é possível classificar em subgrupos de idade dos FPO's relacionados a padrões morfológicos de suas estruturas foliulares, e também com a condição de desova. Sendo assim, geralmente os FPO's são classificados em quatro estágios como seguem: (1) FPO 0-dia para aqueles que mantêm preservados a theca e a camada folicular

dentro do ovário, e lúmen intacto e bem visível (pode ter desovado ou iria desovar na noite da amostragem); (2) FPO 1-dia para aqueles em que já ocorrem início de ação dos linfócitos e hematócitos com pouca desestruturação celular, e o lúmen já sofre estreitamento (desovou na noite anterior a amostragem); (3) FPO 2-dias para aqueles em que ocorre completa invasão do lúmen e total desarranjo das estruturas celulares (desovou duas noites anteriores a noite da amostragem); e (4) FPO 4-dias para aqueles que estão totalmente desestruturados, não há mais presença do lúmen e são muito parecidos com as atresias gama e delta de ovócitos (desovou três noites anteriores à noite da amostragem) (HUNTER & MACEWICZa, 1985; KORTA *et al.*, 2010; GANIAS *et al.*, 2011).

Alguns cuidados durante a amostragem devem ser tomados e levados em consideração para se evitar casos de subestimação ou superestimação das frequências de desova. Muitos peixes mudam de lugares quando amadurecem, para participar de eventos de desova, e por isso pode causar uma subestimação na frequência de desova (STRATOUDAKIS *et al.*, 2006). Assim como também ao incluir indivíduos imaturos nas amostras. Outro aspecto importante também é localizar as áreas de desova e de pós-desova, e se os peixes desovados permanecem em conjunto com o desovadores ativos (fases mistas), ou se ocorrem migrações entre ambas as áreas (LOWERRE-BARBIERI *et al.*, 2011a). Um estudo mostrou uma importante diferença na frequência de desova da pescada *Cynoscion nebulosus*, em áreas de desova as fêmeas exibiram aproximadamente 97% de ovócitos hidratados e 0% de FPO, enquanto que em áreas de pós-desova foram observados 4% de ovócitos hidratados e 23% de PFO (LOWERRE-BABIERI *et al.*, 2009).

Morgan & Trippel (1996) reportaram que os machos e fêmeas reprodutivamente ativos do bacalhau *Gadus morua* permanecem na plataforma continental, e os indivíduos inativos são encontrados em águas mais profundas. Alguns padrões têm sido observados, os peixes com maiores comprimentos exibem maiores frequências de desova, enquanto os peixes com os menores comprimentos possuem menor frequência de desova (GANIAS *et al.*, 2009). A seletividade de alguns aparelhos de pesca e também em relação à profundidade de atuação podem causar erros de subestimação ou de superestimação na frequência de desova. Smith & Hewitt (1985) mostraram um comportamento de desova momentânea (*ephemeral spawning*), aonde um grupo de fêmeas chegam primeiro ao local de desova, liberam seus gametas, e nos períodos entre o meio e o final da desova muitos machos permanecem no local de desova fertilizando os gametas, o que também pode causar um viés nos dados amostrais.

Muitas soluções existem para melhorar e refinar a estimativa da frequência de desova, por exemplo, o uso do índice gonadosomático (IGS), telemetria acústica, microscópica eletrônica de varredura (MEV), índice de apoptose, histomorfometria do FPO, método de taxa de crescimento dos ovócitos, e regressão logística (WOOD & VAN DER KRAAK, 2003; SANTOS *et al.*, 2005; FUDGE & ROSE, 2009; GANIAS *et al.*, 2011; GANIAS *et al.*, 2013). Para peixes que apresentam alta sincronização e agregações de desova, o intervalo entre as agregações podem indicar o intervalo de desova (TAKEMURA *et al.*, 2004). Também alguns peixes que apresentam o hábito de construir ninhos como *Dascyllus albisella* (Pomacentridade), permitem que sejam estimadas as frequências de desovas, devido os mesmo constroem seus ninhos entre 1-2 dias antes de depositarem os ovos (ASOH, 2003).

Sendo assim, muitos estudos têm reportado a frequência de desova para uma variedade de espécies e de estratégias reprodutivas. O período de desova depende do tempo de duração para que os ovócitos em maturação estejam prontos para serem desovados (BROWN-PETERSON, 2003). A grande maioria dos peixes que realizam desovas parceladas possuem frequências de desovas entre 1,7 a 15 dias e podem realizar até 20 desovas sucessivas durante a estação reprodutiva (HUNTER & MACEVICZ, 1985a; SCHAFFER, 1998; GANIAS *et al.* 2011). Schaffer (1998) estimou uma frequência de desova de 1,52 dias para albacora laje *Thunnus albacares*, neste estudo 81% dos ovários de 565 fêmeas possuíam ovócitos em migração da vesícula germinal ou hidratados (evidência de desovas iminentes, e em poucas horas) e também folículos pós-ovulatórios (evidência de desovas muito recentes, nas últimas 24 horas).

A anchoveta peruana *Engraulis ringens* desova a cada 6,33 dias e pode desovar até 17 lotes durante a estação reprodutiva (ALHEIT *et al.* 1984). Brown-Peterson *et al.* (2003) mostraram que à iniciação do estágio de maturação dos ovócitos da pescada *Cynoscion nebulosus* ocorre entre 6 a 14 horas antes das desovas. O linguado *Hipoglossus hipoglossus*, um peixes de água fria e de profundidade precisa de 35 horas para que os ovócitos completem a hidratação (FINN *et al.*, 2002). Ocorre ainda uma variação sazonal na frequência de desova, na anchova *Engraulis mordax* a população de fêmeas reprodutivamente ativas, e desovando diariamente (através de análises de folículos pós-ovulatórios), declinou de 13,4% em janeiro e fevereiro para 10% e maio e abril, e caiu para apenas 3% em junho, evidenciando o período em que cessou a estação reprodutiva (HUNTER & GOLDBERG, 1980).

Em relação à periodicidade de desova, é observado para o serranídeo Black hamlet *Hypoplectrus nigricans* a liberação de ovócitos em parcelas de 4-5 minutos que são em seguida fertilizados pelos seus parceiros (FISCHER, 1980). Durante o período de desova o lizardfish *Synodus dermatogenys* libera seus ovócitos 6 vezes durante o dia com um intervalo de 1-3 minutos entre cada lote, e as desovas podem se estender durante 4 dias (DONALDSON, 1990). Jackson *et al.* (2006) reportaram para o red snapper *Lutjanus campechanus* que a maturação dos ovócitos duraram em torno de 10 horas para hidratação total, e as desovas ocorreram entre 13:30 às 18:00 horas.

2.8. Atresia folicular ovariana

A atividade reprodutiva exige um custo energético, e os peixes são limitados a um período de tempo e disponibilidade de recursos direcionados para a produção de ovos, e nestes custos ainda se incluem crescimento, condição e sobrevivência (ROFF, 1983). Uma ótima alocação de energia depende de componentes herdados (balanços energéticos e ritmos endógenos) e a condição ambiental encontrada pelo indivíduo (alimento, condições ambientais próximas, e temperatura porque esta última afeta o metabolismo) (NUNES *et al.*, 2011). Em peixes teleósteos vários fatores têm sido identificados como causadores de atresia folicular, tais como mudanças de temperatura, inanição e estresse (GRANDE *et al.*, 2012).

Uma baixa disponibilidade de alimento implica que os peixes utilizem suas reservas energéticas para manutenção corporal ao invés de reprodução (LAMBERT *et al.*, 2000). O comprimento dos indivíduos, reservas energéticas e atresia determinam a fecundidade realizada no ano (KOOPS *et al.*, 2004). Os padrões de investimentos energéticos também sofrem influência espaço-temporal e de relação específica do estoque (JORGENSEN *et al.*, 2008). A atresia é um processo regulador para manutenção da homeostase ovariana e do balanço entre o número e comprimento dos ovócitos e os recursos disponíveis para alocação de energia (LUCKENBACH *et al.*, 2008). Um incremento em comprimento dos peixes tem uma relação positiva com a fecundidade, e também com o peso do fígado, porém o recrutamento dos ovócitos e subsequentemente a fecundidade é relacionada negativamente com a presença de atresia nos ovários (SKJAERAASEN *et al.*, 2013). Sendo assim, é esperado que o pico de fecundidade ocorresse antes da presença de atresia nos ovários (SKJAERAASEN *et al.*, 2010).

A atresia folicular nos ovários tem sido bastante investigada, e muitos estudos descrevem os processos morfofisiológicos e taxa de reabsorção dos ovócitos vitelogênicos (HUNTER & MACEWICZ, 1985b; KJESBU *et al.*, 1991; WITTHAMES & WALKER, 1995; KARLOU-RIGA & ECONOMIDIS, 1996; MIRANDA *et al.*, 1999; WITTHAMES *et al.*, 2000, HADARDOTTIR *et al.*, 2001; KJESBU *et al.*, 2010; SKJAERAASEN *et al.*, 2013). Os ovócitos em regressão ou reabsorção podem ser classificados em diferentes estágios com características celulares bem distintas entre eles, devido ao avanço no processo de apoptose até uma reabsorção completa (HUNTER & MACEWICZ, 1985b). O primeiro estágio inicial de reabsorção do ovócito é alfa (α atresia), neste caso o ovócito inteiro é reabsorvido incluindo vitelo quando presente, através de uma hipertrofia das células granulosas do folículo. No segundo estágio, beta (β atresia) ocorre uma degeneração e reabsorção dos folículos (teca e células granulosas). O terceiro estágio gama (γ atresia) e o quarto estágio delta (δ atresia) são na verdade a continuidade da reabsorção da teca e das células granulosas, ocorre uma grande redução no tamanho do folículo e apresentam uma coloração amarelada marrom (HUNTER & MACEWICZ, 1985b).

Com uma prévia identificação dos diferentes estágios de reabsorção dos ovócitos (alfa, beta, gama e delta), as condições de atresia podem também ser classificadas em relação aos ovários, incluindo a condição de atresia e a condição de desova, como seguem: (I) Estágio 0 – sem presença de α atresia em ovócitos no estágio de cortical alveolar (CA) ou vitelogênicos (Vtg), em condição de pré-desova ativa; (II) Estágio 1 – incidência de α atresia entre 10-50% dos ovócitos em estágio CA, em condição de pré-desova ativa; (III) Estágio 2 - incidência de α atresia (>50%) dos ovócitos em estágio CA, em condição de pré-desova inativa; (IV) Estágio 3 – incidência de α atresia (<50%) dos ovócitos em Vtg, em condição de desova ativa; (V) Estágio 4 - incidência de α atresia (>50%) dos ovócitos em Vtg, em condição de regressão; e (VI) Estágio 5 - incidência de α atresia (100%) nos estágios de CA e Vtg, ou β atresia em todos os ovócitos, em condição de regressão (HUNTER & MACEWICZ, 1985b, MURUA & MOTOS, 2006; ZUDAIRE *et al.*, 2013).

Em relação ao tempo de duração da presença de estágios de condição de atresia nos ovários (reabsorção), Hunter & Macewicz (1985b) estudando a anchova *Engraulis mordax* estimaram a duração da α atresia em ovócitos Vtg entre 8-20 dias, α atresia (<50%) em Vtg entre 4,5-9 dias, α atresia (50-90%) em Vtg entre 8,1-13 dias, α atresia (>91%) em Vtg entre 9-20 dias, e quando não houve presença de ovócitos em Vtg e ocorreu β atresia, este último durou entre 16-27 dias. Miranda *et al.* (1999) reportaram uma relação entre a redução dos valores do índice gonadosomático (IGS) com avanço da reabsorção dos ovócitos entre o

início e o fim da regressão para o lambari *Astyanax bimaculatus lacustris* e para o piau-três-pintas *Leporinus reinhardti*.

Sazonalmente algumas variações na ocorrência da atresia folicular podem ser mensuradas. A fração ou proporção de fêmeas exibindo atresia folicular pode ser estimada mensalmente ou diariamente ao longo de uma estação reprodutiva, esta é chamada de prevalência de atresia (PA). Também é possível estimar a intensidade relativa de atresia (IRA) nos ovários, esta é definida pelo número de ovócitos atrésicos dividido pelo número total de ovócitos (atrésico e normal) quando a PA é maior do que zero (HADARDOTTIR *et al.*, 2001). Em peixes com um padrão de fecundidade determinado como o bacalhau *Gadus morua*, os processos atrésicos geralmente ocorrem no início da estação reprodutiva, e principalmente devido à prevalência de atresia que é aparentemente maior para as fêmeas em fase de desenvolvimento ou pré-desova (42%) e reduz significativamente entre as fêmeas que estão desovando (16%). Enquanto que a fase de maturidade sexual não alterou a intensidade relativa de atresia, que variou entre 1-29% ao longo do período entre a pré-desova e as desovas (HADARDOTTIR *et al.*, 2001).

Os mesmos autores observaram uma correlação negativa da IRA com o fator de condição (K) para as fêmeas em pré-desova, e novamente não houve alteração na IRA para as fêmeas ativamente desovando (HADARDOTTIR *et al.*, 2001). Entretanto, um estudo recente reportou um possível aumento da intensidade relativa de atresia (IRA) após o início da estação reprodutiva para uma espécie de fecundidade determinada, o haddock *Melanogrammus aeglefinus* (SKJAERAASEN *et al.*, 2013). Nos peixes com padrão de regulação da fecundidade indeterminado é usualmente encontrada uma intensidade generalizada de atresia no fim da estação reprodutiva. Isto ocorre para permitir o aproveitamento do excedente da produção de ovócitos (HUNTER *et al.*, 1985b). Zudaire *et al.* (2013) reportaram para a albacora laje *Thunnus albacares* no sul do Oceano Índico um incremento da IRA ao longo da estação reprodutiva, com o maior valor (40%) de atresia dos ovócitos encontrado no fim da estação reprodutiva.

Portanto, estimar o potencial reprodutivo dos peixes depende também de reconhecer variáveis que interferem no comportamento populacional, principalmente regulação da fecundidade e atresia, que quando não consideradas podem causar superestimação na biomassa do estoque desovante (SKJAERAASEN *et al.*, 2013). Mas algumas anormalidades têm sido observadas nos peixes, como por exemplo, esterilidades nas gônadas do bacalhau *Gadus morua* (RIDEOUT & BURTON, 2000), mudança de sexo (SCHWINDT *et al.*, 2009), presença de cistos foliculares (TOMKIEWICZ *et al.*, 2003),

desenvolvimento de tecido adiposo nos testículos (TOMKIEWICZ *et al.*, 2002); infecções de perasitas (protozoários) que interferem na produção de gametas (RUEHL-FEHLERT *et al.*, 2005), e gônadas de peixes maduros com atresia em massa (RIDEOUT *et al.*, 2005). Devido à maioria destas condições não serem especificadas nas escalas de maturidades padrões, há uma tendência de estas anormalidades passarem despercebidas, sendo assim não se conhecer como se ajustam no ciclo de vida dos peixes e como afetam a capacidade reprodutiva (RIDEOUT *et al.*, 2005).

2.9. Comportamento de omissão de desova ou de lotes

A produção de ovos nos peixes exige um processo de demanda energética que deve ser balanceado com os requerimentos necessários para o crescimento e manutenção corporal. Por isso, é muito comum para os peixes com fecundidade determinada exibirem inicialmente uma produção de ovos otimista, recrutando durante a vitelogêneses um número maior de ovócitos além do que serão desovados na corrente estação (KJESBU, 2009). Esta regulação ocorre através da atresia, se ajustando o número ovos produzidos com a disponibilidade de energia acumulada. Então os peixes com baixo nível de energia acumulada ou condições ambientais desfavoráveis, renunciam a produção de ovos até o próximo ano, este comportamento é comumente chamado de “*skipped spawning*” ou omissão da estação reprodutiva (KENNEDY *et al.*, 2008).

Quando os peixes maduros falham na desova em um determinado ano, é reconhecido que ocorreu uma omissão de desova ou da estação reprodutiva. Anteriormente, para os peixes iteróparos se acreditava que quando a maturidade sexual era alcançada seria possível desovar anualmente até o fim do ciclo de vida. Entretanto, muitos estudos tem reportado a condição de não desovar anualmente (BULL & SHINE, 1979; BURTON & IDLER, 1987; BURTON, 1991; HOLMGREN, 2003; RIDEOUT *et al.*, 2005; ENGELHARD & HEINO, 2005; ENGELHARD & HEINO, 2006; JORGENSEN *et al.*, 2006; BUNNEL *et al.*, 2007; TORRES-VILLEGA *et al.*, 2007; ZUPA *et al.*, 2009). O comportamento de omissão de desova se refere a interrupções em um ciclo reprodutivo normal, mas não implica em omissão das subseqüentes desovas nos anos seguintes.

A omissão da desova ou da estação reprodutiva pode ser caracterizada em três tipos, retenção, reabsorção e repouso. Na retenção, os peixes maduros produzem os gametas mas nunca desovam. No comportamento de reabsorção, o desenvolvimento é iniciado mas é interrompido antes de completar a vitelogêneses, e todos os ovócitos em desenvolvimento

são subsequentemente reabsorvidos via atresia folicular. E para os peixes no repouso (que desovaram anteriormente), não ocorre à produção de ovócitos em crescimento secundário (CS) e apenas são mantidos os ovócitos em crescimento primário ao longo do ano (RIDEOUT & TOMKIEWICZ *et al.*, 2011). No entanto, ocorre uma distinção na reabsorção de ovócitos através de processos endógenos (cortical alveolar) e exógenos (ovócitos vitelogênicos), e por isso a fase de reabsorção é subdividida em reabsorção CA e reabsorção Vtg.

Os ovócitos em cortical alveolar indicam que os peixes estão em desenvolvimento para uma estação reprodutiva próxima (WALLACE & SELMAN, 1981, SABORIDO-REY, 1997). Mas há exemplos que mostram que os ovócitos em CA podem permanecer inativos por um longo período do ano (GUNNARSON *et al.*, 2006). Os folículos atrésicos nos peixes possuem um período de ocorrência curto, porém em um determinado tempo o número de folículos atrésicos é relativamente menor do que todos os folículos reabsorvidos durante a estação reprodutiva (HUNTER & MACEWICZ, 1985b; KURITA *et al.*, 2003). E por isso, uma intensidade relativa de atresia alta (ao invés de uma atresia em massa) também pode ser suficiente para indicar um comportamento de omissão de desova. Hunter *et al.* (1992) considerou para a solha *Microstomus pacificus* que uma atresia (>50%) é um forte indicativo de uma fase reprodutivamente inativa, mesmo considerando a ocorrência de vários ovócitos em vitelogênese avançada nos ovários.

A possibilidade de ocorrer atresia em massa em indivíduos imaturos já foi reportada, mas não é considerada omissão reprodutiva, neste caso é chamada de maturação abortiva (RAMSAY & WITTHAMES, 1996). Muitos estudos têm produzido evidências de comportamento de omissão de desova para muitas espécies de peixes que apresentam padrão de fecundidade determinado e indeterminado. Entre estas espécies se incluem o atum azul *Thunnus thynnus* (Zupa *et al.*, 2009), a perca barramundi *Lates calcifer* (MILTON & CHENERY, 2005), peixe espada-preto *Aphanopus carbo* (NEVES *et al.*, 2009), o linguado *Hippoglossus stenolepis* (LOHER & SEITZ, 2008), o arenque *Clupea arenagus* (ENGELHARD & HEINO, 2006), a cavalinha *Trachurus trachurus* (NADJULA *et al.*, 2009), a truta *Salvelinus confluentus* (JOHNSTON & POST, 2009), White crappie *Pomoxis annularis* (BRUNELL *et al.*, 2007), trumpet emperor *Lethrinus miniatus* (WILLIAMS *et al.*, 2006), o bacalhau *Gadus morua* (RIDEOUT & ROSE, 2006), a solha *Pseudopleuronectes americanus* (WUENSHEL *et al.*, 2009) e o Stripped bass *Marone saxatilis* (SECOR & PICCOLI, 2007).

Outras formas de identificação de comportamento de omissão de desova tem sido reportadas, uma delas através da telemetria acústica, como por exemplo, observação dos peixes maduros que não realizam migrações reprodutivas ou que não exibem movimentos verticais durante a desova (HUSSY *et al.*, 2009). Também estudos com a marcação de anéis em otólitos, onde o desenvolvimento das gônadas é caracterizado também por uma marcação de redução de crescimento através da presença de anéis muito próximos, e sendo assim a presença de um elevado percentual de desovadores cujos estão desovando pela segunda vez durante o ciclo de vida pode caracterizar uma omissão de desova. E também intervalos longos de marcas nos anéis, que representam crescimento e caracterizam que os peixes optaram em crescimento ao invés de investimento reprodutivo (ENGELHARD & HEINO, 2005).

A alimentação também tem sido usada para avaliar comportamento de omissão de desova, cujo na grande maioria das vezes é relacionado à baixa condição e insuficiente acúmulo de reservas energéticas (SKJAERAASEN *et al.*, 2009). Rideout & Rose (2006) reportaram que os bacalhaus com comprimentos médios e que se alimentaram do capelin *Mallotus villosus* (sua dieta principal), exibiram menos comportamento de omissão de desova do que os bacalhaus que se alimentaram de camarão. Os hormônios também tem um papel importantíssimo no comportamento dos peixes optarem ou não por uma desova anual. Por exemplo, o hormônio 17- β estradiol é conhecido por controlar a síntese da vitelogenina e em seguida o crescimento dos ovócitos, sendo assim as fêmeas maduras com alto nível hormonal desovam normalmente durante o ciclo reprodutivo, enquanto que as fêmeas com baixo nível hormonal exibem comportamento de omissão de desova (SKJAERAASEN *et al.*, 2009).

Em relação às estratégias de vida e conceitos ecológicos, muitos exemplos existem para ocorrência do comportamento de omissão de desova, assim como foi observado para o bacalhau *Gadus morhua*, cujo em anos em que ocorreu um intenso esforço de pesca na estação de alimentação, resultou em um maior número de processos de omissão de desova. E mesmo quando houve abundância de presas e favorável alimentação, também ocorreu o mesmo comportamento de omissão de desova, neste último caso devido à ótima condição para crescimento. Muitos peixes em classes etárias jovens (entre o 1º e o 2º ano reprodutivo) irão interromper a reprodução e investir energia em crescimento, e também em função disso irão dobrar sua fecundidade no ano seguinte. (RIDEOUT *et al.*, 2005; JORGENSEN *et al.*, 2006). Alguns destes estudos provaram ainda que o comportamento de omissão de desova ocorre de forma cíclica, que se alterna entre cada ano ao longo do ciclo de vida dos peixes,

neste caso cerca de 10-30% da população não realizam a reprodução naturalmente, e funciona como uma regulação populacional e da fecundidade necessária para renovação de biomassa (JORGENSEN *et al.*, 2006; RIDEOUT *et al.*, 2011).

O conceito de omissão de desova foi inicialmente formulado se levando em consideração as estratégias reprodutivas dos peixes de regiões temperadas (RIDEOUT *et al.*, 2005). Mais recentemente, foi reportado um comportamento similar para as espécies de peixes tropicais, mas agora, incluindo a condição de apenas omitir lotes de ovócitos através de atresia e não cessar por inteiro as desovas, e ainda poder voltar a desovar na mesma estação reprodutiva assim que as condições se tornem favoráveis. Sendo assim chamado de “*Skipped batch*” ou omissão de lotes (RIDEOUT & TOMKIEVICZ, 2011). No entanto, não se conhece ainda muito bem a dimensão em proporção e número de atresia que pode ocorrer em lotes.

Os peixes que exibem um padrão de regulação de fecundidade determinado, dispõem de um período curto de tempo na sazonalidade para que os ovócitos cresçam até um momento onde serão desovados, e os peixes que falharem neste ajuste são fortes candidatos a exibirem comportamento de omissão de desova. Enquanto que os peixes que exibem fecundidade indeterminada são dificilmente identificados em relação omissão de desova (LOWERRE-BARBIERI, 1996). Adicionalmente exibem um recrutamento dos ovócitos contínuo durante toda estação de desova. E sendo assim, a presença de uma atresia em massa de ovócitos em crescimento secundário (CS) ou uma alta intensidade relativa de atresia (IRA) pode ser considerado um forte indicativo para o fim da estação reprodutiva, mas também pode indicar a omissão de lotes. Devido não se ter certeza se os ovócitos ativos remanescentes irão se reabsorvidos ou poderão continuar a vitelogêneses (LOWERRE-BARBIERI, 1996).

Todas estas dificuldades de interpretação e na identificação do comportamento de omissão de desova ou lotes em peixes com fecundidade indeterminada tornam os avanços nestes estudos ainda mais curiosos, e em outras palavras fascinante. Porém algumas evidências já permitem robustez na identificação do comportamento de omissão de desova em peixes que apresentam comportamento de múltiplas desovas. Por exemplo, a presença de fêmeas com grandes comprimentos apresentando ovários em regeneração ao longo de muitos meses dos anos, devido as fêmeas com grandes comprimentos permanecem longos períodos do ano em condição de desova. Isto já foi observado para a cavala *Acanthocybium solandri* (JENKINS & McBRIDE, 2009), a garoupa *Epinephelus morio* (COLLINS *et al.*, 2002), o badejo *Mycteroperca microlepis* (FITZHUGH *et al.*, 2006) e agulhão negro

Makaira nigricans (BROWN-PETERSON *et al.*, 2006). Entretanto esta é uma interpretação que deve se ter muito cuidado, devido ter sido também reportado que peixes que não exibem ovócitos vitelogênicos podem avançar o recrutamento rapidamente e ainda participar da estação reprodutiva do ano corrente (LOWERRE-BARBIERI *et al.*, 2009; RIDEOUT & TOMKIEWICZ, 2011).

Outro aspecto que deve ser também levado em consideração, é que os peixes com fecundidade indeterminada apresentam geralmente um pico de desova com maior intensidade reprodutiva e também outros picos com baixo nível de reprodução ao longo do ano. E por isso os indivíduos em regeneração podem ter desovado antes dos demais peixes (RIDEOUT & TOMKIEWICZ, 2011). Apesar de algumas incertezas, outras fortes evidências indicam comportamento de omissão de desova, tais como a presença de fêmeas com grandes comprimentos fora das áreas conhecidas em que ocorrem as desovas. Mas isso também ainda gera algumas dúvidas, devido ao comportamento de alguns peixes procurarem novas áreas de desovas, isto já foi inclusive reportado para o atum azul *Thunnus thynnus* do Mar Mediterrâneo (ZUPA *et al.*, 2009). Secor (2007) estimou que 44% dos atuns azuis poderiam estar omitindo a desova. Sobretudo, ainda são poucos estudos em relação à prevalência de atresia (PA) para espécies que exibem fecundidade indeterminada, e ainda muito menos para a intensidade relativa de atresia (IRA) nos lotes.

3- Referência bibliográfica

- ACUNA, A., F. VIANA, D. VIZZIANO, & E. DANUALT. 2000. Reproductive cycle of female Brazilian codling, *Urophycis brasiliensis* (Kaup 1858) caught off the Uruguayan coast. **Journal of Applied Ichthyology**, 16:48–55.
- AKAGAWA, I, HARA, M, IWAMOTO, T. 2008. Egg concealment in ascidians by females of the Japanese tubesnout *Aulichthys japonicus* (Gasterosteiformes) and its subsequent copulation. **Ichthyology Research**, 55: 85–89.
- ALDAY, A., A. URIARTE, M. SANTOS, I. MARTÍN, A. MARTINEZ DE MURGUIA, AND L. MOTOS. 2008. Degeneration of postovulatory follicles of the bay of Biscay anchovy (*engraulis encrasicolus* L.) **Scientia Marina** 72:565–575.
- ALLEN, G. R. 1985. *FAO species catalogue. 6. Snappers of the world*. An annotated and illustrated catalogue of lutjanid species known to date. FAO Fish. Synop.6(125):208 p.
- ALLEN, G. R. 1987. *Synopsis of the circumtropical fish genus Lutjanus (Lutjanidae)*. In: J.J. Polovina and S. Ralston (eds.) Tropical snappers and groupers: biology and fisheries management. Ocean Resour. Mar. Policy Ser. Westview Press, Inc., Boulder and London.
- ALHEIT, J., V. H. ALARCON, AND B. J. MACEWICZ. 1984. Spawning frequency and sex ratio in the Peruvian anchovy, *Engraulis ringens*. **California Cooperative Oceanic Fisheries Investigations Report** 25:43–52.
- ANDRADE, H., SANTOS, J. & R. TAYLOR. Life-history traits of the common snook *Centropomus undecimalis* in a Caribbean estuary and large-scale biogeographic patterns relevant to management. 2013. **Journal of Fish Biology**, 82(6):1951–74.
- ARAÚJO, J. N. & MARTINS, A. S. 2009. Aspects of the population biology of *Cephalopholis fulva* from the central coast of Brazil. **Journal of Applied Ichthyology**, 25(3): 328–334.
- ARMSTRONG, M.J. & P.R. WITTHAMES. 2012. Developments in understanding of fecundity of fish stocks in relation to egg production method for estimating spawning stock biomass. **Fisheries Research**, 117–118: 35–47.
- ASOH, K. 2003. Reproductive parameters of female Hawaiian damselfish *Dascyllus albisella* with comparison to other tropical and subtropical damselfishes. **Marine Biology**, 143: 803–810.
- BALON, E.K. (Ed.), 1985. **Early Life Histories of Fishes: New Developmental Ecological and Evolutionary Perspectives**. Junk, Dordrecht, p. 280.
- BARBIERI, L. R., M. E. CHITTENDEN JR., & S.K. LOWERRE-BARBIERI. 1994. Maturity, spawning and ovarian cycle of Atlantic croaker, *Micropogonias undulatus*, in the Chesapeake Bay and adjacent coastal waters. **U.S. National Marine Fisheries Service Fishery Bulletin**, 92:671–685.
- BERKELEY, S. A., M. A. HIXON, R. J. LARSON, AND M. S. LOVE. 2004. Fisheries Sustainability via protection of age structure and spatial distribution of fish Populations. **Fisheries** 29(8):23–32.

BEGOSSI, A., SALIVONCHYK S.V., ARAUJO, L.G., ANDREOLI T.B., CLAUZET, M. MARTINELLI C.M., FERREIRA A.G.L., OLIVEIRA L.E.C., SILVANO R.A.M. 2011. Ethnobiology of snappers (Lutjanidae): target species and suggestions for management. **Journal of Ethnobiology and Ethnomedicine**, 7:11.

BLAXTER, J. & J.H. HUNTER. 1982. The biology of the clupeoid fishes. **Advances in Marine Biology**, 20: 1–123.

BOBE, J., B. JALABERT, AND A. FOSTIER. 2008. **Oogenesis: post-vitellogenic events leading to a fertilizable oocyte**. Pages 1–36 in M. J. Rocha, A. Arukwe, and B. G. Kapoor, editors. Fish reproduction. Science Publishers, Ensfield, New Hampshire.

BORREL, B. 2013. A big fight over a little fish. **Nature**, 483: 597–598.

BOTSFORD, L. W., D. R. BRUMBAUGH, C. GRIMES, J. B. KELLNER, J. LARGIER, M. R. O'FARRELL, S. RALSTON, E. SOULANILLE, AND V. WESPESTAD. 2009. Connectivity, Sustainability, and Yield: bridging the gap between conventional fisheries Management and marine protected areas. **Reviews in fish biology and fisheries** 19:69–95.

BUNNELL, D. B., S. E. THOMAS, & R. A. STEIN. 2007. Prey resources before spawning influence gonadal investment of female, but not male, white crappie. **Journal of Fish Biology**, 70:1838–1854.

BULL, J. J., AND R. SHINE. 1979. Iteroparous animals that skip opportunities for reproduction. **American Naturalist**, 114:296–303.

BULLOCK, L.H., M.F. GODCHARLES, & R.E. CRABTREE. 1996. Reproduction of yellowedge grouper, *Epinephelus flavolimbatus*, from the Eastern Gulf of Mexico. **Bulletin of Marine Science**, 59(1):216–224.

BURGOS, J. M., G. R. SEDBERRY, D. M. WYANSKI, & P. J. HARRIS. 2007. Life history of red grouper (*Epinephelus morio*) off the coasts of North Carolina and South Carolina. **Bulletin of Marine Science**, 80:45–65.

BURTON, M. P., & D. R. IDLER. 1984. The reproductive cycle in winter flounder, *Pseudopleuronectes americanus* (Walbaum). **Canadian Journal of Zoology**, 62:2563–2567.

BURTON, M. P. M. 1991. Induction & reversal of the non-reproductive state in winter flounder, *Pseudopleuronectes americanus* walbaum, by manipulating food availability. **Journal of Fish Biology**, 39:909–910.

BROWN-PETERSON, N. J. 2003. **The reproductive biology of spotted seatrout**. Pages 99–133 in S. A. Bortone, editor. Biology of the spotted seatrout. CRC Press, Boca Raton, Florida.

BROWN-PETERSON, N. J., J. S. FRANKS, B. H. COMYNS, & J. R. MCDOWELL. 2006. Do blue marlin spawn in the northern Gulf of Mexico? **Proceedings of the Gulf and Caribbean Fisheries Institute**, 60:372–378.

BROWN-PETERSON, N. J., D. M. WYANSKI, F. SABORIDO-REY, B. J. MACEWICZ, AND S. K. LOWERRE-BARBIERI. 2011. A standardized terminology

for describing reproductive development in fishes. **Marine and Coastal Fisheries: Dynamics, Management, and Ecosystem Science** [online serial] 3:52–70.

BRULÉ, T.; COLÁS-MARRUFO, T.; PEREZ-DIAZ, E.; SÁMANO-ZAPATA, J. 2010. Red snapper reproductive biology in southern Gulf of Mexico. **Transactions of American Fisheries Society**, 139:957, doi:10.1577/T09-125.1.

BUNNELL, D. B., S. E. THOMAS, & R. A. STEIN. 2007. Prey resources before spawning influence gonadal investment of female, but not male, white crappie. **Journal of Fish Biology**, 70:1838–1854.

CAMPANA, S.E. 2001. Accuracy, precision and quality control in age determination, including a review of the use and abuse of age validation methods. **Journal of Fish Biology**, 59: 197-242.

CARRILLO DE ALBORNOZ, C. 2000. Assessment and growth of the *Lutjanus chrysurus* at the southeastern shelf west of Cuba. **Revista de Investigaciones Marinas**, 21(1-3):45-52.

CERVIÑO, S., DOMÍNGUEZ-PETIT, R., JARDIM, E., MEHAULT, S., PIÑEIRO, C. & F. SABORIDO-REY. 2013. Impact of egg production and stock structure on MSY reference points and its management implications for southern hake (*Merluccius merluccius*). **Fisheries Research**, 138: 168 178.

CHEUNG, W.W.L., WATSON, R. & D. PAULY. 2013. Signature of ocean warming in global fisheries catch. **Nature**, 497: 364-369.

CHOAT, J. H., AXE, L., AND LOU, D. C. 1996. Growth and longevity in fishes of the family Scaridae. **Marine Ecology Progress Series**, 145: 33-41.

CHOAT, J.H.; ROBERTSON, D.R. 2002. **Age-based studies** in: SALE, P. (ed.). Coral reef fishes: Dynamics and diversity in a complex ecosystem. Academic Press, San Diego.

CLARAMUNT, G., R. SERRA, L. R. CASTRO, AND L. CUBILLOS. 2007. Is the spawning frequency dependent on female size? Empirical evidence in *Sardinops sagax* and *Engraulis ringens* off northern Chile. **Fisheries Research**, 85:248–257.

CLARO, R.; LINDEMAN, K. C. 2004. **Biología y manejo de los pargos (Lutjanidae) en el Atlántico occidental**. Instituto de Oceanología, Instituto de Geofísica y Astronomía, Ministerio de Ciencia, Tecnología y Medio Ambiente, La Habana, 472p.

CLARKE, T., 1987. Fecundity and spawning frequency of the Hawaiian anchovy or nehu, *Encrasicholina purpurea*. **Fishery Bulletin**, 85: 127–138.

COLLINS, L. A., G. R. FITZHUGH, L. A. LOMBARDI-CARLSON, H. M. LYON, W. T. WALLING, AND D.W. OLIVER. 2002. Characterization of red grouper (*Serranidae: Epinephelus morio*) reproduction from the eastern Gulf of Mexico. **NOAA Fisheries, Panama City Laboratory Contribution Series 2002-07** Available: www.sefsc.noaa.gov/sedar/. (February 2011).

COOK, M. 2007. **Population dynamics, structure, and per-recruit analyses of yellowedge grouper, *Epinephelus flavolimbatus*, from the northern Gulf of Mexico**. Doctoral dissertation. University of Southern Mississippi, Hattiesburg.

COWAN JR., J. H., GRIMES, C. B., PATTERSON III, W. F., WALTERS, C. J., JONES, A. C., LINDBERG, W. J., SHEEHY, D. J., PINE III, W. E., POWERS, J. E., CAMPBELL, M. D., LINDEMAN, K. C., DIAMOND, S. L., HILBORN, R., GIBSON, H. T. & ROSE, K. A. 2010. Red snapper management in the Gulf of Mexico: science- or faith-based?, **Reviews in Fish Biology and Fisheries**, 87: 1-18.

COWEN, R. K., GAWARKIEWICZ, J. PINEDA, S. R. THORROLD, & F. E. WERNER. 2007. Population connectivity in marine systems: an overview. **Oceanography**, 20:14–21.

CUELLAR, N., G.R.SEDBERRY, D.J. MACHOWSKI AND M.R. COLLINS. 1996. **Species composition, distribution and trends in abundance of snappers of the southeastern USA, based on fishery- independent sampling**. In: Biology, fisheries and culture of tropical groupers and snappers. [ICLARM Conf. Proc.]. 48:59-73.

CULLIS-SUZUKI, SARIKA; MCALLISTER, M.; BAKER, P.; CARRUTHERS, T.; TATE, T.J. 2012. Red snapper discards in the Gulf of Mexico: Fishermen's perceptions following the implementation of Individual Fishing Quotas. **Marine Policy** 36: 583–591.

CUMMINGS, N. AND D. MATOS-CARABALLO. 2007. Information on Commercial Removals of the Mutton snapper, *Lutjanus analis*, in Puerto Rico from 1983 through 2005 and trends in nominal catch per unit of effort. **SEDAR 14 Data Workshop Rpt. No. 7** and US DOC,NMFS, SEFSC, SFD Doc. No. 16. 40 pp

CUSHING, D. H. 1973. The dependence of recruitment on parent stock. **Journal of the Fisheries Research Board of Canada**, 30: 1965–1976.

DIECKMANN, U., AND M. HEINO. 2007. Probabilistic maturation reaction norms: their history, strengths, and limitations. **Marine Ecology Progress Series** 335:253–269.

DONALDSON, TJ, 1990. Lek-like courtship by males and multiple spawnings by females of *Synodus dermatogenys* (Synodontidae). **Japanese Journal Ichthyology**, 37: 292–301.

DONELSON, JM, MCCORONICK, MI, MUNDAY, PL. 2008. Parental condition affects early life history of a coral fish. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, 360: 109–119.

DOUGLAS, S. G., G. CHAPUT, J. HAYWARD, AND J. SHEASGREEN. 2009. Prespawning, spawning, and postspawning behavior of striped bass in the Miramichi River. **Transactions of the American Fisheries Society** 138:121–134.

ENBERG, K., JØRGENSEN, C., DUNLOP, E.S., VARPE, O., BOUKAL, D.S., BAULIER, L., ELIASSEN, S. & MIKKO HEINO. 2011. Fishing-induced evolution of growth: concepts, mechanisms and the empirical evidence. **Marine Ecology**, 33: 1–25.

ENGELHARD, G.H.; HEINO, M. 2004. The life history, dynamics and exploitation of living marine resources: advances in knowledge and methodology. **Dynamics in frequency of skipped reproduction in Norwegian spring-spawning herring**. International Council for the Exploration of the Sea. ICES 2004/K:43, 17 pp.

ENGELHARD, G. H., & M. HEINO. 2005. Scale analysis suggests frequent skipping of the second reproductive season in Atlantic herring. **Biology Letters**, 1:172–175.

ENGELHARD, G. H., & M. HEINO. 2006. Climate change and condition of herring (*Clupea harengus*) explain long-term trends in extent of skipped reproduction. **Oecologia**, 149:593–603.

ESPINOSA, L., E. POZO, Y R. QUEVEDO. 1984. Edad y crecimiento del sesí, *Lutjanus buccanella* (Cuvier, 1828) en la plataforma nororiental de Cuba. **Revista Cubana de Investigaciones de Pesquerías**, 9(1-2): 9-20.

ESTATPESCA. 2008. **Boletim Estatístico da Pesca Marítima e Estuarina do Nordeste do Brasil 3**. Resultados - CEPENE, Pernambuco, 61-79 pp.

EVANS, R. D., RUSS, G.R., KRITZER, J.P. 2007. Batch fecundity of *Lutjanus carponotatus* (Lutjanidae) and implications of no-take marine reserves on Great Barrier Reef, Australia., 2008. **Coral Reefs**. 27: 179-189

FAO. 2012. **The State of World Fisheries and Aquaculture**. Rome. 209 pp.

FEITOSA, J.L.L., CHAVES, L.C.T., PEREIRA, P.H.C., MORAES, R.L.G. & B.P. FERREIRA. 2012. Behavioral and ontogenetic colour changes of a poorly known lutjanid. **Marine Biology Research**, 8: 906-911.

FERNANDES, C. A. F., OLIVEIRA, P. G. V. DE, TRAVASSOS, P. E. P. F. AND F. H. V. HAZIN. Reproduction of the Brazilian snapper, *Lutjanus alexandrei* (Moura & Lindeman, 2007) (Perciformes: Lutjanidae), off the northern coast of Pernambuco, Brazil. **Neotropical Ichthyology**, 10(3): 587-592.

FERREIRA, B.P.; REZENDE, S.M.; TEIXEIRA, S.F.; FRÉDOU, T; DUARTE, Y.F. 2004. In: LESSA, R.P.; NÓBREGA, M.F.DE; BEZERRA JÚNIOR, J.L. **Dinâmica de populações e avaliações dos estoques dos recursos pesqueiros da região Nordeste**. REVIZEE (Programa de avaliação sustentável dos recursos vivos da Zona Econômica Exclusiva do Brasil). Vol. II. Recife 246p.

FINN, R., G. OSTBY, B. NORBERG, & H. FYHN. 2002. In vivo oocyte hydration in Atlantic halibut (*Hippoglossus hippoglossus*); proteolytic liberation of free amino acids, and ion transport, are driving forces for osmotic water influx. **Journal of Experimental Biology**, 205:211–224.

FISCHER, EA. 1980. The relationship between mating system and simultaneous hermaphroditism in the coral reef fi sh *Hypoplectrus nigricans* (Serranidae). **Animal Behavior**, 28: 620–633.

FITZHUGH, G. R., H. M. LYON, L. A. COLLINS, W. T. WALLING, & L. A. LOMBARDI-CARLSON. 2006. Update of gag (*Mycteroperca microlepis*) reproductive parameters: eastern Gulf of Mexico, SEDAR 10 data workshop. **NOAA Fisheries, Panama City Laboratory Contribution Series 05-06**.

FLEMING, I. A. 1996. Reproductive strategies of Atlantic salmon: ecology and evolution. **Reviews in Fish Biology and Fisheries** 6:379–416.

FLOETER S.R., J.L. GASPARINI, L.A. ROCHA, C.E.L. FERREIRA, C.A. RANGEL & B.M. FEITOZA. 2003. **Brazilian reef fish fauna: checklist and remarks**. Brazilian Reef Fish Project. (consulted 23 June 2012, <http://www.brazilianreeffish.cjb.net>).

FOUCHER, R. P., & R. J. BEAMISH. 1977. A review of oocyte development in fishes with special reference to Pacific hake (*Merluccius productus*). **Canadian Fisheries Marine Service Technical Report 755**.

FRÉDOU, T., FERREIRA, B.P., LETOURNEUR, Y., 2009. Assessing the stocks of the primary snappers caught in Northeastern Brazilian reefs systems. 1: Traditional modeling approaches. **Fisheries Research**. 99 (2009) 90-96.

FREIRE, K.M.F. & A. CARVALHO-FILHO. 2009. Richness of common names of Brazilian reef fishes. **PANAMJAS**, 4(2):96-145.

FREITAS, M.O., R.L. DE MOURA, R.B. FRANCINI-FILHO & C.V. MINTE-VERA. 2011. Spawning patterns of commercially important reef fish (Lutjanidae and Serranidae) in the tropical western South Atlantic. **Scientia Marina**, 75(1): 135-146.

FROESE, R. AND D. PAULY, (eds.) 2000. **FishBase 2000: concepts, design and data sources**. ICLARM, Los Baños, Laguna, Philippines. 344 p.

FUDGE, S. B., AND G. A. ROSE. 2009. Passive- and active-acoustic properties of a spawning Atlantic cod (*Gadus morhua*) aggregation. **ICES (International Council for the Exploration of the Sea) Journal of Marine Science**, 66:1259–1263.

GANIAS, K., NUNES, C.; STRATOUDAKIS, Y. 2007. Degeneration of postovulatory follicles in the Iberian sardine *Sardina pilchardus*: structural changes and factors affecting resorptions. **Fishery Bulletin**, 105: 131-139.

GANIAS, K. 2009. Linking sardine spawning dynamics to environmental variability. **Estuarine, Coastal, and Shelf Science** 84:402–408.

GANIAS, K., C. NUNES, T. VAVALIDIS, M. RAKKA, AND Y. STRATOUDAKIS. 2011. Estimating oocyte growth rate and its potential relationship to spawning frequency in teleosts with indeterminate fecundity. **Marine and Coastal Fisheries: Dynamics, Management, and Ecosystem Science** [online serial] 3:119–126.

GANIAS, K. 2012. Thirty years of using the postovulatory follicles method: overview, problems and alternatives. **Fisheries Research**, 117: 63-74.

GANIAS, K. 2013. Determining the indeterminate: evolving concepts and methods on the assessment of the fecundity pattern of fishes. **Fisheries Research**, 138: 23-30.

GLADSTONE, W. 2007. Selection of a spawning aggregation site by *Chromis hypsilepis* (Pisces: Pomacentridae): habitat structure, transport potential, and food availability. **Marine Ecology Progress Series**, 351:235–247.

GRANDCOURT, E.M., AL ABDESSALAAM, T.Z., FRANCIS, F., 2006. Age, growth, mortality and reproduction of the blackspot snapper, *Lutjanus fulvivlamma* (Forsskal, 17750, in the southern Arabian Gulf. **Fisheries Research** 78: 203-210.

GRANDE, M., MURUA, H., ZUDAIRE, I. & M. KORTA. 2012. Oocyte development and fecundity type of skipjack, *Katsuwonus pelamis*, in the Western Indian Ocean. **Fisheries Research**, 73: 117-125.

GREER-WALKER, M., P.WITTHAMES, & I. BAUTISTA DE LOS SANTOS. 1994. Is the fecundity of the Atlantic mackerel (*Scomber scombrus*: Scombridae) determinate? *Sarsia*, 79: 13–26.

GRIER, H. J., M. C. URIBE-ARANZABAL, & R. PATINO. 2009. **The ovary, folliculogenesis, and oogenesis in teleosts**. Pages 25–84 in B. G. M. Jamieson, editor. Reproductive biology and phylogeny of fishes (agnathans and bony fishes), volume 8A. Science Publishers, Enfield, New Hampshire.

GRIMES, C.B. 1987. **Reproductive biology of the Lutjanidae: a review**. p. 239-294. In: J. J. Polovina and S. Ralston (eds.) Tropical snappers and groupers: biology and fisheries management. Ocean Resour. Mar. Policy Ser. Westview Press, Inc., Boulder and London.

GUNNARSSON, A., E. HJORLEIFSSON, K. THORARINSSON, & G. MARTEINSDOTTIR. 2006. Growth, maturity and fecundity of wolffish *Anarhichas lupus* L. in Icelandic waters. *Journal of Fish Biology*, 68:1158–1176.

HARDARDOTTIR, K., KJESBU, O.S., MARTEINSDOTTIR, G. 2001. Relationship between atresia, fish size and condition in Icelandic cod (*Gadus morhua* L.). *ICES CM2001/J:19*.

HAMAMMOTO, S., KUMAGAI, S., NOSAKA, K., MANABE, S., KASUGA, A., IWATSUKI, Y., 1992. Reproductive behavior, eggs and larvae of a Lutjanidae Fish, *Lutjanus stellatus*, observed in an aquarium. *Japanese Journal of Ichthyology*. Vol. 39, n. 3.

HEINO, M., BAULIER, L., BOUKAL1, D.S., ERNANDE, B., JOHNSTON, F.D., MOLLET, F.M., PARDOE, H., THERKILDSSEN, N.O., UUSI-HEIKKILA, S., VAINIKKA, A., ARLINGHAUS R., DANKEL, D.J., DUNLOP, E.S., EIKESSET, A.N., ENBERG, K., ENGELHARD, G.H., JØRGENSEN, C., LAUGEN, A.T., SHUICHI MATSUMURA, S., NUSSLE, S., URBACH, D., WHITLOCK, R., RIJNSDORP, A.D., DIECKMANN, U. 2013. Can fisheries-induced evolution shift reference points for fisheries management? *ICES Journal of Marine Science*, 70(4): 707–721.

HIDALGO, M., ROUYER, T., BARTOLINO, V., CERVINO, S., CIANNELLI, L., MASSUTÍ, E., JADAUD, A., SABORIDO-REY, F., DURANT, J.M., SANTURTÚN, M., PINEIRO, C., STENSETH, N.C. 2012. Context-dependent interplays between truncated demographies and climate variation shape the population growth rate of a harvested species. *Ecography*, 34: 1–13.

HOLMGREN, K. 2003. Omitted spawning in compensatory-growing perch. *Journal of Fish Biology* 62:918–927.

HUNNAM, P., MILNE, A., STEBLING, P. 1991. **The Living Aquarium**, Crescent Books, New York.

HUNTER, J.R. & Goldberg, S.R. 1980. Spawning incidence and Batch fecundity in northern anchovy, *Engradis mordux*. *Fishery Bulletin*, U.S. 77: 641-652.

HUNTER, J.R., LO N.C., LEONG R.J.H. 1985. Batch fecundity in multiple spawning fishes. In: Lasker R (ed) An egg production method for estimating spawning biomass of

pelagic fish: application to the Northern Anchovy, *Engraulis mordax*. **NOAA Technical Report NMFS 36**, pp 67–77.

HUNTER, J.R., MACEWICZ, B., 1985a. Measurement of spawning frequency in multiple spawning fishes. In: Lasker, R. (Ed.), An Egg Production Method for Estimating Spawning Biomass of Pelagic Fish: Application to the Northern Anchovy, *Engraulis mordax*. U.S. National Marine Fisheries Service, National Oceanic and Atmospheric Administration Technical Report 36, pp. 79–94 (99 pp).

HUNTER, J. R., & B. J. MACEWICZ. 1985b. Rates of atresia in the ovary of captive and wild northern anchovy, *Engraulis mordax*. U.S. National Marine Fisheries Service Fishery Bulletin, 83:119–136.

HUNTER, J. R., B. J. MACEWICZ, C. H. LO, & C. A. KIMBRELL. 1992. Fecundity, spawning, and maturity of female Dover sole, *Microstomus pacificus*, with an evaluation of assumptions and precision. U.S. National Marine Fisheries Service Fishery Bulletin 90:101–128.

HUNTER, J. R., & B. J. MACEWICZ. 2003. **Improving the accuracy and precision of reproductive information used in fisheries**. Pages 57–68 in O. S. Kjesbu, J. R. Hunter, and P. R. Witthames, editors. Report of the working group on modern approaches to assess maturity and fecundity of warm- and cold-water fish and squids. Institute of Marine Research, Bergen, Norway.

HUSSY, K., B. NIELSEN, H. MOSEGAARD, & L. W. CLAUSEN. 2009. Using data storage tags to link otolith macrostructure in Baltic cod *Gadus morhua* with environmental conditions. **Marine Ecology Progress Series**, 378:161–170.

HUTCHINGS, J. A. 2009. Avoidance of fisheries-induced evolution: management implications for catch selectivity and limit reference points. **Evolutionary Applications**, 2: 324–334.

IUCN. 2010. The IUCN red list of threatened species (version 2010.4). **Disponível em:** <http://www.iucnredlist.org>.

JAGER, H. I., K. A. ROSE, & A. VILA-GISPert. 2008. Life history correlates and extinction risk of capital-breeding fishes. **Hydrobiologia**, 602:15–25.

JAKOBSEN, T., M. J. FOGARTY, B. A. MEGREY, AND E. MOKSNESS (eds). 2009. **Fish reproductive biology: implications for assessment and management**. Wiley-Blackwell Scientific Publications, Chichester, UK.

JACKSON, M. W., D. L. NIELAND, & J. H. COWAN JR. 2006. Diel spawning periodicity of red snapper *Lutjanus campechanus* in the northern Gulf of Mexico. **Journal of Fish Biology**, 68:695–706.

JENKINS, K. L. M., & R. S. MCBRIDE. 2009. Reproductive biology of wahoo, *Acanthocybium solandri*, from the Atlantic coast of Florida and the Bahamas. **Marine and Freshwater Research**, 60:893–897.

JOHNSTON, F. D., & J. R. POST. 2009. Density-dependent life-history compensation of an iteroparous salmonid. **Ecological Applications**, 19:449–467.

JONSSON, N, JONSSON, B, HANSEN, LP. 1997. Changes in proximate composition and estimates of energetic costs during upstream migration and spawning in Atlantic salmon *Salmo salar*. **Journal of Animal Ecology**, 66: 425–436.

JORGENSEN, C.; ERNANDE, B.; FIKSEN, O.; DIECKMANN, U. 2006. The logic of skipped spawning in fish. **Can. J. Fish. Aquat. Sci.** 63: 200-211.

JORGENSEN, C., E. S. DUNLOP, A. FRUGA, R. OPDAL, AND Ø. FIKSEN. 2008. The evolution of spawning migrations: state dependence and fishing-induced changes. **Ecology**, 89:3436–3448.

JUNQUERA, S., E. ROMAN, J. MORGAN, M. SAINZE, & G. RAMILO. 2003. Time scale of ovarian maturation in Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*, Walbaum). **ICES (International Council for the Exploration of the Sea) Journal of Marine Science**, 60:767–773.

KARLOU-RIGA, C. & ECONOMIDS, P.S. 1996. Ovarian atretic rates and sexual maturity of European horse mackerel, *Trachurus trachurus* (L.), in the Saronikos Gulf (Greece). **Fishery Bulletin**, 94: 66-76.

KJESBU, O. S., J. KLUNGSØYR, H. KRYVI, P. R. WITTHAMES, & M. GREER WALKER. 1991. Fecundity, atresia, and egg size of captive Atlantic cod (*Gadus morhua*) in relation to proximate body composition. **Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences**, 48:2333–2343.

KJESBU, O.S., 2009. Applied fish reproductive biology: contribution of individual reproductive potential to recruitment and fisheries management. In: Jakobsen, T., Fogarty, M.J., Megrey, B.A., Moksness, E. (Eds.), **Fish Reproductive Biology**. Wiley-Blackwell Scientific Publications, Chichester, UK, pp. 293–334.

KJESBU, O.S., FONN, M., GONZÁLES, B.D., NILSEN, T., 2010. Stereological calibration of the profile method to quickly estimate atresia levels in fish. **Fisheries Research**, 104: 8–18.

KENNEDY, J., P. R. WITTHAMES, R. D. M. NASH, AND C. J. FOX. 2008. Is fecundity in plaice (*Pleuronectes platessa* L.) down-regulated in response to reduced food intake during autumn? **Journal of Fish Biology**, 72:78–92.

KENNEDY, J., GUNDERSEN, A.C., HOINES, A.S., KJESBU, O.S. 2011. Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*) spawn annually but successive cohorts of oocytes develop over 2 years, complicating correct assessment of maturity. **Can. J. Fish. Aquat. Sci.** 68: 201–209.

KON, T. & YOSHINO, T. 2002. Extremely early maturity found in Okinawa goboid fishes. **Ichthyology Research**, 49: 224–228.

KORTA, M., MURUA, H., KURITA, Y., KJESBU, O., 2010. How are the oocytes recruited in an indeterminate fish? Applications of stereological techniques along with advanced packing density theory on European hake (*Merluccius merluccius* L.). **Fisheries Research**, 104: 56–63.

KOOPS, M.A., HUTCHINGS, J.A., MCINTYRE, T.M., 2004. Testing hypotheses about fecundity, body size and maternal condition in fishes. **Fisheries Research**, 5: 120–130.

KUPARINEN, A. & HUTCHINGS, J. A. 2012. Consequences of fisheries-induced evolution for population productivity and recovery potential. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, 279: 2571–2579.

KURITA, Y., S. MEIER, & O. S. KJESBU. 2003. Oocyte growth and fecundity regulation by atresia of Atlantic herring (*Clupea harengus*) in relation to body condition throughout the maturation cycle. **Journal of Sea Research**, 49:203–219.

LAMBERT, Y., DUTIL, J.D., 2000. Energetic consequences of reproduction in Atlantic cod (*Gadus morhua*) in relation to spawning level of somatic energy reserves. **Can. J. Fish. Aquat. Sci.** 57, 815–825.

LEGGETT, WC, CARSCADDEN, JE. 1978. Latitudinal variation in reproductive characteristics of American shad (*Alosa sapidissima*): evidence for population specific life history strategies in fish. **Journal of Fisheries Research Board of Canada**, 35: 1469–1478.

LOWERRE-BARBIERI, S. K. 1996. The multiple spawning pattern of weakfish in the Chesapeake Bay and Middle Atlantic Bight. **Journal of Fish Biology**, 48:1139–1163.

LOWERRE-BARBIERI, S. K. 2009. **Reproduction in relation to conservation and exploitation of marine fishes**. Pages 371–394 in B. G. M. Jameson, editor. Reproductive biology and phylogeny of fishes (agnathans and bony fishes), volume 8B. Science Publishers, Enfield, New Hampshire.

LOWERRE-BARBIERI, S. K., N. J. BROWN-PETERSON, H. MURUA, J. TOMKIEWICZ, D. WYANSKI, AND F. SABORIDO-REY. 2011a. Emerging issues and methodological advances in fisheries reproductive biology. **Marine and Coastal Fisheries: Dynamics, Management, and Ecosystem Science** [online serial] 3:32–51

LOWERRE-BARBIERI, S. K., K. GANIAS, F. SABORIDO-REY, H. MURUA, AND J. R. HUNTER. 2011b. Reproductive timing in marine fishes: variability, temporal scales, and methods. **Marine and Coastal Fisheries: Dynamics, Management, and Ecosystem Science** [online serial] 3:71–91.

LUBZENS, E., G. YOUNG, J. BOBE, & J. CERDA. 2010. Oogenesis in teleosts: how fish eggs are formed. **General and Comparative Endocrinology**, 165:367–389.

LOHER, T., AND A. C. SEITZ. 2008. Characterization of active spawning season and depth for eastern Pacific halibut (*Hippoglossus stenolepis*) and evidence of probable skipped spawning. **Journal of Northwest Atlantic Fishery Science**, 41:23–36.

LUCANO-RAMÍREZ, G.; RUIZ-RAMÍREZ, SALVADOR; GONZÁLEZ-SANSÓN, GASPAR; CEBALLOS-VÁZQUEZ, B. P. 2012. Biología reproductiva del pargo *Lutjanus inermis* (Perciformes: Lutjanidae), en el Pacífico central mexicano. **Revista Biología Tropical**, 60 (1): 393-403.

LUCKENBACH, J. A., D. B. ILIEV, F.W. GOETZ, & P. SWANSON. 2008. Identification of differentially expressed ovarian genes during primary and early secondary oocyte growth in coho salmon, *Oncorhynchus kisutch*. **Reproductive Biology and Endocrinology**, [online serial] 6:2. DOI: 10.1186/1477-7827-6-2.

- MACER, C. T. 1974. The reproductive biology of the horse mackerel *Trachurus trachurus* (L.) in the North Sea and English Channel. **Journal of Fish Biology**, 6:415–438.
- MACKIE, M., & P. LEWIS. 2001. Assessment of gonad staging systems and other methods used in the study of the reproductive biology of the narrowbarred Spanish mackerel, *Scomberomorus commerson*, in western Australia. **Fisheries Research Reports of Western Australia**, 136:1–32.
- MARTINEZ-ANDRADE, F. 2003. **A comparison of life histories and ecological aspects among snappers (Pisces: Lutjanidae)**. A dissertation present to the Department of Oceanography and Coastal Sciences. Louisiana State University and Agricultural and Mechanical College. Doctor of Philosophy. 194 p.
- MENDOZA, J.J. AND A. LAREZ. 1996. Abundance and distribution of snappers and groupers targeted by the artisanal medium range fishery off northeastern Venezuela (1981- 1992). In: Biology, fisheries and culture of tropical groupers and snappers. 266-276. [ICLARM Conf. Proc.]. 48
- MCBRIDE, R.S., THURMAN, P.E., 2003. Reproductive biology of *Hemiramphus brasiliensis* and *H. balao* (Hemiramphidae): maturation, spawning frequency, and fecundity. **Biol. Bull.** 204, 57–67.
- MCMILLAN, D. B. 2007. **Ovarian follicles**. Pages 67–208 in D. B. McMillan, editor. Fish histology: female reproductive systems. Springer-Verlag, New York.
- MIRANDA, A.C.L., BAZZOLI, N., RIZZO, E. & Y. SATO. 1999. Ovarian follicular atresia in two teleost species: a histological and ultrastructural study. **Tissue and Cell**, 31(5): 480-485.
- MOMMSEN, T. P., & B. KORSGAARD. 2008. **Vitellogenesis**. Pages 113–169 in M. J. Rocha, A. Arukwe, and B. G. Kapoor, editors. Fish reproduction. Science Publishers, Enfield, New Hampshire.
- MORGAN, M.J., TRIPPEL, E.A., 1996. Skewed sex ratios in spawning shoals of Atlantic cod (*Gadus morhua*). **ICES J. Mar. Sci.** 53, 820–826.
- MYSETH, J., ENBERG, K., HEINO, M. & O. FIKSEN. 2011. **Natural Research Modeling**, 24(2): 1-20.
- MILTON, D., BLABER, S., RAWLINSON, N., 1994. Reproductive biology and egg production of three species of Clupeidae from Kiribati, tropical central Pacific. **Fish. Bull.** 92, 102–121.
- MILTON, D. A., & S. R. CHENERY. 2005. Movement patterns of barramundi *Lates calcarifer*, inferred from $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ and Sr/Ca ratios in otoliths, indicate non-participation in spawning. **Marine Ecology Progress Series**, 301:279–291.
- MINTO, C. & NOLAN, CP. 2006. Fecundity and maturity of orange roughy (*Hoplostethus atlanticus* Collet 1889) on the Porcupine Bank, Northeast Atlantic. **Env Biol Fish**, 77: 39–50.

MOURA, R.L.; LINDEMAN, K.C., 2007. A new species of snapper (Perciformes: Lutjanidae) from Brazil, with comments on distribution of *Lutjanus griseus* e *L. apodus*. **Zootaxa**, 1422: 31-43.

MUELLER K. W., G.D. DENNIS, D.B, EGGLESTON AND R I. WICKLUND. 1994. Size-specific social interactions and foraging styles in a shallow-water population of mutton snapper, *Lutjanus analis* (Pisces, Lutjanidae), in the Central Bahamas. **Environmental Biology of Fishes**, 40(2):175-188.

MURUA, H., KRAUS, G., SABORIDO-REY, F., WITTHAMES, P.R., THORSEN, A., JUNQUERA, S. 2003a. Procedures to estimate fecundity of marine fish species in relation to their reproductive strategy. **J. Northw. Atl. Fish. Sci.**, Vol. 33:33-54.

MURUA, H., & F. SABORIDO-REY. 2003b. Female reproductive strategies of marine fish species of the North Atlantic. **Journal of Northwest Atlantic Fishery Science** 33:23–31.

MURUA, H., P. LUCIO, M. SANTURTUN, & L. MOTOS. 2006. Seasonal variation in egg production and batch fecundity of European hake *Merluccius merluccius* (L.) in the Bay of Biscay. **Journal of Fish Biology**, 69:1304–1316.

MURUA, H., & L. MOTOS. 2006. Reproductive strategy and spawning activity of the European hake *Merluccius merluccius* (L.) in the Bay of Biscay. **Journal of Fish Biology**, 69:1288–1303.

MURUA, H., IBAIBARRIAGA, L., ÁLVAREZ, P., SANTOSA, M., KORTA, M., M. SANTURTUN, M. & L. MOTOS. 2010. The daily egg production method: A valid tool for application to European hake in the Bay of Biscay? **Fisheries Research**, 104: 100-110.

NDJAULA, H. O. N., T. HANSEN, M. KRUGER-JOHNSEN, & O. S. KJESBU. 2009. Oocyte development in captive Atlantic horse mackerel *Trachurus trachurus*. **ICES (International Council for the Exploration of the Sea) Journal of Marine Science**, 66:623–630.

NELSON, J. S. 1994. **Fishes of the world**. John Wiley and Sons, Inc. New York. 3rd edition. 600 pp.

NEUBAUER, P., JENSEN, O.P., HUTCHINGS, J.A. & BAUM, J.K. 2013. Resilience and Recovery of Overexploited Marine Populations. **Science**, 340 (6130): 347-349.

NEWMAN, S.J.; WILLIAMS, D.McB.; RUSS, G.R., 1996a. Age validation, growth and mortality rates of the tropical snappers (Pisces: Lutjanidae), *Lutjanus adetii* (Castelnau, 1873) and *L. quinquelineatus* (Bloch, 1790) from the central Great Barrier Reef, Australia. **Marine Freshwater Res.** 47 (4), 575-584.

NEWMAN, S.J.; WILLIAMS, D.McB.; RUSS, G.R., 1996b. Variability in the population structure of *Lutjanus adetii* (Castelnau, 1873) and *L. quinquelineatus* (Bloch, 1790) among reefs in the central Great Barrier Reef Australia. **US Fish. Bull.** 94 (2), 313-329.

NEWMAN, S. J.; CAPPO, M.; WILLIAMS, D. McB. 2000a. Age, growth, mortality rates and corresponding yield estimates using otoliths of the tropical red snappers,

Lutjanus erythropterus, *L. malabaricus* and *L. sebae*, from the central Great Barrier Reef. **Fisheries Research**, 48: 1-14.

NEWMAN, S. J.; CAPPO, M.; WILLIAMS, D. McB. 2000b. Age, growth and mortality of the stripey, *Lutjanus carponotatus* (Richardson) and the brown-stripe snapper, *L. vita* (Quoy and Gaimard) from the central Great Barrier Reef, Australia. **Fisheries Research**, 48: 263-275.

NEVES, A., A. R. VIEIRA, I. FARIAS, I. FIGUEIREDO, V. SEQUEIRA, & L. S. GORDO. 2009. Reproductive strategies in black scabbardfish, *Aphanopus carbo* (Teleostei: Trichiuridae). **Scientia Marina**, 73(Supplement 2):19–31.

NIELAND, D. L. AND C. A. WILSON. 2000. Red Snapper in the Northern Gulf of Mexico: Fishery Dependent and Fishery Independent Characterization of Age and Length. **Proceedings of the Gulf and Caribbean Fisheries Institute**, 51:128-138.

NUNES, C., A. SILVA, E. SOARES, AND K. GANIAS. 2011. The use of hepatic and somatic indices and histological information to characterize the reproductive dynamics of Atlantic sardine *Sardina pilchardus* from the Portuguese coast. **Marine and Coastal Fisheries: Dynamics, Management, and Ecosystem Science** [online serial] 3:127–144.

PARENTI, L. R., & H. J. GRIER. 2004. Evolution and phylogeny of gonad morphology in bony fishes. **Integrative and Comparative Biology**, 44:333–348.

PAULY, D. 1996. One hundred million tonnes of fish, and fisheries research. **Fisheries Research**, 25(1): 25-38.

PANDIAN, T. J. 2010. **Sexuality in fishes**. Published by Science Publishers, P.O. Box 699, Enfield, NH 03748, USA

PAVLOV, D. A., N. G. EMELYANOVA, AND G. G. NOVIKOV. 2009. **Reproductive dynamics**. Pages 48–69 in T. Jakobsen, M. J. Fogarty, B. A. Megrey, and E. Moksness, editors. Fish reproductive biology. Wiley-Blackwell Scientific Publications, Oxford, UK.

PÉREZ-RODRÍGUEZ, A., MORGAN, M.J., KOEN-ALONSO, M., SABORIDO-REY, F. 2013. Disentangling genetic change from phenotypic response in reproductive parameters of Flemish Cap cod *Gadus morhua*. **Fish. Res.** 138, 62–70.

PINON, A., F. AMEZCUA, & N. DUNCAN. 2007. Reproductive cycle of female yellow snapper *Lutjanus argentiventris* (Pisces, Actinopterygii, Lutjanidae) in the SW Gulf of California: gonadic stages, spawning seasonality and length at sexual maturity. **Journal of Applied Ichthyology**, 25: 18–25.

PLANAS, J. V., & P. SWANSON. 2008. **Physiological function of gonadotropins in fish**. Pages 37–66 in M. J. Rocha, A. Arukwe, and B. G. Kapoor, editors. Fish reproduction. Science Publishers, Enfield, New Hampshire.

POLUMIN, N.V.C & C.M. ROBERTS. 1996. **Reproduction in reef fishery species**. In Reef Fisheries (eds. N.V.C. Polumin and C.M. Roberts), UK: Chapman & Hall, p. 15-59.

RAMSAY, K., & P. WITTHAMES. 1996. Using oocyte size to assess seasonal ovarian development in *Solea solea* (L.). **Journal of Sea Research**, 36:275–283.

- RIDEOUT, R. M., G. A. ROSE, AND M. P. M. BURTON. 2005. Skipped spawning in female iteroparous fishes. **Fish and Fisheries** 6:50–72.
- RIDEOUT, R. M., AND J. TOMKIEWICZ. 2011. Skipped spawning in fishes: more common than you might think. **Marine and Coastal Fisheries: Dynamics, Management, and Ecosystem Science** [online serial] 3:176–189.
- REZENDE, S.M.; FERREIRA, B.P.; FREDÓU, T. 2003. a pesca de lutjanídeos no nordeste do brasil: histórico das pescarias, características das espécies e relevância para o manejo. **Bol. Técn. Cient. CEPENE**, v. 11, n. 1, p. 257 – 270.
- RIDEOUT, R. M., AND M. P. M. BURTON. 2000. Peculiarities in ovarian structure leading to multiple-year delays in oogenesis and possible senescence in Atlantic cod, *Gadus morhua* L. **Canadian Journal of Zoology**, 78:1840–1844.
- RIDEOUT, R. M., & G. A. ROSE. 2006. Suppression of reproduction in Atlantic cod (*Gadus morhua* L.). **Marine Ecology Progress Series**, 320:267–277.
- ROFF, D. A. 1983. An allocation model of growth and reproduction in fish. **Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences**, 40:1395–1404.
- ROJO-VAZQUEZ J.A, F. ARREGUIN-SANCHEZ, E. GODINEZ-DOMINGUEZ AND M. RAMIREZ- RODRIGUEZ. 1999. Gillnet Selectivity for the Spotted Rose Snapper (*Lutjanus guttatus*) And the Amarillo Snapper (*Lutjanus argentiventris*) in Navidad Bay, Jalisco, Mexico. **Ciencias Marinas**, 25(1):145-152.
- ROUMILLAT, W.A., BROUWER, M.C., 2004. Reproductive dynamics of female spotted seatrout (*Cynoscion nebulosus*) in South Carolina. **Fish. Bull**, 102, 473–487.
- RUEHL-FEHLERT, C., C. BOMKE, M. DORGERLOH, X. PALAZZI, & M. ROSENBRUCH. 2005. Pleistophora infestation in fathead minnows, *Pimephales promelas* (Rafinesque). **Journal of Fish Diseases**, 28:629–637.
- KORTA, M., H. MURUA, I. QUINCOCES, A. THORSEN, AND P.WITTHAMES. 2010. Threedimensional reconstruction of postovulatory follicles from histological sections. **Fisheries Research** 104:38–44.
- SABORIDO-REY, F. 1997. Sexual maturity and spawning biomass of the cod stock on Flemish Cap (Division 3M). **Northwest Atlantic Fisheries Organization, Scientific Council Research Document 97/18**, Dartmouth, Canada.
- SABORIDO-REY, F., JUNQUERA, S., 1998. Histological assessment of variations in sexual maturity of cod (*Gadus morhua* L.) at the Flemish Cap (north-west Atlantic). **ICES J. Mar. Sci.**, 515–521.
- SABORIDO-REY, F. & E. A. TRIPPEL. 2013. Fish reproduction and fisheries. **Fisheries Research**, 138: 1-4.
- SADOVY, YJ & VINCENT, ACJ. 2002. Ecological Issues and the Trades in Live Reef Fishes. Chapter 18, **Coral Reef Fishes Dynamics and diversity in a complex ecosystem** , Sale PF, ed., Academic Press, San Diego , pp 391-420.
- SADOVY DE MITCHESON, Y., & M. LIU. 2008. Functional hermaphroditism in teleosts. **Fish and Fisheries**, 9:1–43.

SKJÆRAASEN, J. E., J. KENNEDY, A. THORSEN, M. FONN, B. N. STRAND, I. MAYER, & O. S. KJESBU. 2009. Mechanisms regulating oocyte recruitment and skipped spawning in Northeast Arctic cod (*Gadus morhua*). **Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences**, 66:1582–1596.

SKJÆRAASEN, J.E., NASH, R.D.M., KENNEDY, J., THORSEN, A., NILSEN, T., KJESBU, O.S. 2010. Liver energy, atresia and oocyte stage influence fecundity regulation in Northeast Arctic cod. **Mar. Ecol. Prog. Ser.** 404, 173–183.

SKJÆRAASEN, J.E., KORSBREKKE, K., KJESBU, O.S., FONN, M., NILSEN, T., NASH, R.D.M. 2013. Size-, energy- and stage-dependent fecundity and the occurrence of atresia in the Northeast Arctic haddock *Melanogrammus aeglefinus*. **Fish. Res.** 138, 120–127.

SALE, P.F. 2002. In **Coral Reef Fishes: Dynamics and diversity in a complex ecosystem** (Ed. Sale, P.F.) Academic Press, San Diego, USA. pp. 361–376.

SALLES R. M. 2000. **Identificação dos estoques de Pargo *Lutjanus purpureus* Poey nas Regiões Nordeste e Norte do Brasil. Relatório da Reunião Técnica.** Sobre o estado da Arte da Pesca de Pargo no Norte e Nordeste do Brasil. GPE do Pargo, IBAMA.

SANTOS, B., RIZZO, E., BAZZOLI, N., SATO, Y., MORO, L., 2005. Ovarian regression and apoptosis in the South American teleost *Leporinus taeniatus* Lutken (Characiformes Anostomidae) from the Sao Francisco Basin. **J. Fish Biol.**, 67: 1446–1459.

SCHAEFER, K. 1998. Reproductive biology of yellowfin tuna (*Thunnus albacares*) in the eastern Pacific Ocean. **Int. Am. Trop. Tuna Commission Bull.** 21, 201–272.

SECOR, D. H., AND P. M. PICCOLI. 2007. Oceanic migration rates of upper Chesapeake Bay striped bass (*Morone saxatilis*), determined by otolith microchemical analysis. **U.S. National Marine Fisheries Service Fishery Bulletin**, 105:62–73.

SHAPIRO, D. Y., Y. SADOVY, & M. A. MCGEHEE. 1993. Periodicity of sex change and reproduction in the red hind, *Epinephelus guttatus*, a protogynous grouper. **Bulletin of Marine Science**, 53:1151–1162.

SKAGEN, D.W., SKERN-MAURITZEN, M., DANKEL, D., ENBERG, K., KJESBU, O.S. & RICHARD D. M. NASH. 2013. A simulation framework for evaluating fisheries management decisions using environmental information. **ICES Journal of Marine Science**, 70(4): 743–754.

SMITH, P.E., HEWITT, R.P., 1985. Sea survey design and analysis for an egg production method of anchovy biomass assessment. In: Lasker, R. (Ed.), *An Egg Production Method for Estimating Spawning Biomass of Pelagic Fish: Application to the Northern Anchovy, *Engraulis mordax**, pp. 17–26, **NOAA Technical Report NMFS 36**.

STEARNS, SC, CRANDALL, RE. 1984. Plasticity of age and size at sexual maturity: a life history response to unavoidable stress. In: **Fish Reproduction: Strategies and Tactics**. GW Potts, RJ Wootton (eds). Academic Press, London. pp 13–33.

STEPHENS, P.A., BOYD, I.L., MCNAMARA, J.M. & HOUSTON, A.I. 2009. Capital breeding and income breeding: their meaning, measurement, and worth. **Ecology**, 90(8):2057–67.

SOUZA R.F.C. 2000. Relatório da Reunião Técnica sobre o estado da Arte da Pesca de Pargo no Norte e Nordeste do Brasil. GPE do Pargo, IBAMA, 2000.

SOUZA, M. M. C. A. 2008. **Pesca, Reprodução e Alimentação da Biquara (*Haemulon plumieri*, lacépède, 1801), na Costa Central do Estado de Pernambuco.** [online] disponível na internet via [www.url:<http://www.pgpa.ufpe.br/>](http://www.pgpa.ufpe.br/) Acesso em:5 Janeiro. 2010.

STRATOUDAKIS, Y., BERNAL, M., GANIAS, K., URIARTE, A. 2006. The Daily Egg Production Method (DEPM): recent advances, current applications and future challenges. **Fish Fish**, 7, 35–57.

SUZUKI, K. AND S. HIOKI. 1979. Spawning behavior, eggs, and larvae of the lutjanid fish, *Lutjanus kasmira*, in an aquarium. **Japanese Journal of Ichthyology**, 26(2):161-166.

TAKEMURA, A., S. RAHMAN, S. NAKAMURA, Y. J. PARK, & K. TAKANO. 2004. Lunar cycles and reproductive activity in reef fishes with particular attention to rabbitfishes. **Fish and Fisheries**, 5:317–328.

TAYLOR, R. G., GRIER, H. J. & WHITTINGTON, J. A. (1998). Spawning rhythms of common snook in Florida. **Journal of Fish Biology**, 53: 502–520.

TOMKIEWICZ, J., L. TYBJERG, N. HOLM, A. HANSEN, C. BROBERG, AND E. HANSEN. 2002. Manual to determine gonadal maturity of Baltic cod. **Danish Institute for Fisheries Research, DFU-116-02**, Charlottenlund.

TOMKIEWICZ, J., L. TYBJERG, & A. JESPERSON. 2003. Micro- and macroscopic characteristics to stage gonadal maturation of female Baltic cod. **Journal of Fish Biology**, 62:253–275.

TORRES-VILLEGAS, J. R., R. I. OCHA-BAEZ, L. PEREZGOMEZ, & G. GARCIA-MELGAR. 2007. Major atresia assessment in the Pacific sardine (*Sardinops sagax*) in the 1999–2000 reproductive season, off Bahia Magdalena, Mexico. **Revista de Biología Marina y Oceanografía**, 42:299–310.

TRIPPEL, E.A., 1999. Estimation of stock reproductive potential: history and challenges for Canadian Atlantic gadoid stock assessments. **J. Northwest Atlantic Fish. Sci.** 25, 61–81.

WALLACE, R. A., & K. SELMAN. 1981. Cellular and dynamic aspects of oocyte growth in teleosts. **American Zoologist**, 21:325–343.

WATANABE, K. 1994. Mating behavior and larval development of *Pseudobagrus ichikawai* (Siluriformes: Bagridae). **Japanese J. Ichthyol.**, 41: 243–251.

WEI, Q., ZHANG, J., ZHANG, P., LUO, J., ZHOU, R. & YANG, W. 1997. Biology, fisheries and conservation of sturgeons and paddlefish in China. **J Fish Biol**, 48: 241–255.

WEST, G. 1990. Methods of assessing ovarian development in fishes: a review. Australian **Journal of Marine and Freshwater Research**, 41:199–222.

- WITTHAMES, P.R., THORSEN, A., KJESBU, O.S., 2010. The fate of vitellogenic follicles in experimentally monitored Atlantic cod *Gadus morhua* (L.): application to stock assessment. **Fish. Res.**, 104, 27–37.
- WITTHAMES, P.R., GREER-WALKER, M., 1995. Determinacy of fecundity and oocyte atresia in sole (*Solea solea*) from the Channel, the North-Sea and the Irish Sea. **Aquat. Liv. Resour.**, 8, 91–109.
- WILLIAMS, D. MCB. AND G.R. RUSS. 1994. **Review of data on fishes of commercial and recreational fishing interest on the Great Barrier Reef**, 1. Great Barrier Reef Marine Park Authority Research Publication, 33:106.
- WILLIAMS, A. J., C. R. DAVIES, & B. D. MAPSTONE. 2006. Regional patterns in reproductive biology of *Lethrinus miniatus* on the Great Barrier Reef. **Marine and Freshwater Research**, 57:403–414.
- WINEMILLER, K. O., AND K. A. ROSE. 1992. Patterns of life-history diversification in North American fishes: implications for population regulation. **Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences**, 49:2196–2218.
- WOOTTON, R. J. 1984. Introduction: tactics and strategies in fish reproduction. Pages 1–12 in G. W. Potts and R. J. Wootton, editors. **Fish reproduction: strategies and tactics**. Academic Press, London.
- WRIGHT, P. J., & E. A. TRIPPEL. 2009. Fishery-induced demographic changes in the timing of spawning: consequences for reproductive success. **Fish and Fisheries**, 10:283–304.
- WRIGHT, P., 2013. Methodological challenges to examining the causes of variation in stock reproductive potential. **Fisheries Research**, 138: 14–22.
- WOOD, A.W., VAN DER KRAAK, G., 2003. Yolk proteolysis in rainbow trout oocytes after serum-free culture: evidence for a novel biochemical mechanism of atresia in oviparous vertebrates. **Mol. Reprod. Dev.**, 65: 219–227.
- WUENSCH, M. J., K. W. ABLE, & D. BYRNE. 2009. Seasonal patterns of winter flounder *Pseudopleuronectes americanus* abundance and reproductive condition on the New York Bight continental shelf. **Journal of Fish Biology**, 74:1508–1524.
- YAMAGISHI, H. 1969. Postembryonal growth and its variability of the three marine fishes with special references to the mechanism of growth variation in fishes. **Res. Popul. Ecol.**, 11: 14–33.
- ZUDAIRE, I., MURUA, H., GRANDE, M., KORTA, M., ARRIZABALAGA, H., ARESO, J.J., DELGADO-MOLINA, A., 2013. Fecundity regulation strategy of the yellowfin tuna (*Thunnus albacares*) in the Western Indian Ocean. **Fish. Res.**, 138, 80–88.
- ZUPA, R., A. CORRIERO, M. DEFLOIRIO, N. SANTAMARIA, D. SPEDICATO, C. MARANO, M. LOSURDO, C. R. BRIDGES, AND G. D. METRIO. 2009. A histological investigation of the occurrence of non reproductive female bluefin tuna *Thunnus thynnus* in the Mediterranean Sea. **Journal of Fish Biology**, 75:1221–1229.

4- Artigo científico

4.1 -Artigo científico I

Oocyte development and fecundity type of the Brazilian Snapper *Lutjanus alexandrei* Moura & Lindeman, 2007 (Perciformes: Lutjanidae)

Cezar A. F. Fernandes^{1,2}, Paulo G. V. de Oliveira¹, Carlos H. B. de Oliveira¹, Fábio H. V. Hazin¹ & Paulo Travassos¹

¹Universidade Federal Rural de Pernambuco, Departamento de Pesca e Aquicultura, Laboratório de Ecologia Marinha, rua Dom Manoel de Medeiros s/n, Dois Irmãos, Recife, Pernambuco, Brasil. CEP: 52171-900. Phone: 55-81-33206511/Fax: 55-81-33206512.

²Universidade Federal do Piauí, Departamento de Ciências do Mar, Av. São Sebastião n. 2819, Reis Velloso, Parnaíba, Piauí, Brasil. CEP: 64.202-020. Phone 55-86-33235433

Corresponding author e-mail: cezaraff@hotmail.com

Abstract

The lutjanids are commonly classified as multiple batch spawner with asynchronous oocyte development of ovaries and indeterminate fecundity. However, little is known about the reproductive strategies of the species especially fecundity regulation. In this present study, three criteria were investigated to evaluate indeterminate fecundity hypothesis as follows: (a) stage-specific and seasonal variation of oocyte size frequency distribution; (b) seasonal variation in the percentage of different oocyte stages during spawning season in individuals in the spawning capable phase; and (c) seasonal variation in the mean diameter of oocytes in the tertiary vitellogenesis stage in individuals in the spawning capable phase. The Brazilian snapper *Lutjanus alexandrei*, like many other lutjanid species, is an indeterminate spawner, releasing multiple batches of eggs during the breeding season. The simultaneous presence of all types of oocyte growth stages (unfolated oocyte, primary growth, partially folated, advanced folated and hydrated oocytes) in the three maturity phases analyzed (developing, spawning capable and actively spawning individuals) and as well the lack of variation of the percentage of oocyte growth stage is an evidence of an asynchronous development of oocyte during the vitellogenesis process, and indeterminate fecundity regulation. The simultaneous occurrence of post ovulatory follicles, yellow-brown bodies and hydrated oocytes in the ovaries of actively spawning phase indicates permanently oocyte recruitment and multiple spawning behavior.

Keywords: multiple spawning, asynchronous development, ovulation.

1. Introduction

The snappers, family Lutjanidae, are reef and mangrove fish species, commonly known as red fishes. Present in tropical and subtropical areas of all oceans, they constitute an important fishery resource worldwide (Heyman et al. 2005). The snappers are long lived species, with medium to large size, inhabiting mainly shallow waters up to 100 m in depth, and feeding basically on crustaceans and mollusks (Newman et al. 1996, Claro and Lindeman 2004).

The Brazilian snapper *Lutjanus alexandrei* (Moura and Lindeman 2007) is a recently described species of Lutjanidae, a family which includes thirteen species with confirmed occurrence in Brazil (Floeter et al. 2003, Freire and Cavalho Filho 2009). Some interesting features of this particular species are its endemic nature, a trait that had never been reported before for any other snapper in Brazil, and its limited area of occurrence, from Maranhão to Bahia, being therefore present exclusively in northeastern Brazil (Moura and Lindeman 2007). Certainly because of its recent description, very little information is available on the Brazilian snapper as yet, especially regarding its reproductive biology.

Like most of fish species in the family Lutjanidae, the Brazilian snapper is a multiple batch spawner with asynchronous oocyte development and indeterminate fecundity regulation (Banerot et al. 1987, Ferreira et al. 2004, Evans et al. 2007, Brulé et al. 2010, Fernandes et al. 2012). It species exhibits an extended spawning season between October and March, with a peak spawning in February (Fernandes et al. 2012). These assumptions derive from previous studies about the reproductive strategy of the lutjanid species based on some evidence from histological criteria (e.g. all oocyte stage in ovary, presence of hydrated oocytes and post ovulatory follicles, and continuous oocyte diameter distribution in spawning capable females) which indicate indirectly multiple batch spawning and indeterminate fecundity (Grande et al. 2013).

Therefore, such studies on the reproductive strategies of the snappers have to be complemented to confirm indeterminate fecundity regulation. The stage-specific and seasonal variation of oocyte size frequency distribution, seasonal variation in the percentage of different oocyte stages in individuals in spawning capable phase, and seasonal variation in the mean diameter of oocytes in the tertiary vitellogenesis stage in individual in spawning capable phase through spawning season are required (West

1990, Hunter and Macevicz 1985, Murua et al. 2003, Brown-Peterson et al. 2011, Lowerre-Barbieri et al. 2011, Maitane et al. 2013).

The aim of this paper was to describe the oocyte development and fecundity type of the Brazilian snapper, by means of histological analysis of female gonads, based on oocyte growth and recruitment style, to help understanding the life cycle and spawning patterns of the species.

2. Material and methods

A total of 157 female specimens were obtained from landings of artisanal fishing boats, operating with traps, in Itamaracá Island, on the northern coast of Pernambuco State, Brazil, from October 2010 to March 2011. About 19 fish, on average (ranging from 15 to 57), were examined per month. The relatively short sampling period was purposely selected to cover the spawning season for this species proposed by Fernandes et al. (2012).

To verify maturity phases, a small section of the gonads of all specimens sampled were dehydrated (alcohol), cleared (xylene), embedded in paraffin, sectioned in microtome (5 µm) and then stained (hematoxylin-eosin). Microscopic characterization of gonad development was obtained from the grading key for sexual maturity phases for the Brazilian snapper proposed by Fernandes et al. (2012) and adapted from Brown-Peterson et al. (2011), according to the most advanced oocyte stage present in the gonad (West, 1990).

The oocyte development was studied in females which were developing (in the beginning of the spawning season), spawning capable and actively spawning (from the middle to the peak of spawning months), following the histological staging adapted by Brown-Peterson et al. (2011). The maturity phases were classified as follow: (1) Developing: abundance of previtellogenic oocytes, cortical alveoli stage, along with some early advanced yolked oocytes; (2) Spawning capable: high abundance of advanced yolked oocytes and no hydrated oocytes present; and (3) Actively spawning: many hydrated oocytes, all oocyte growth stages present, and rare post-ovulatory follicles.

To describe oocyte development, five oocyte stages were used, as suggested by Wallace and Selman (1981), Hunter and Macevicz (1985b), and Brown-Peterson et al. (2011), as follow: (I) Unyolked, (II) Primary Growth and cortical alveoli, (III) Partially yolked (primary vitellogenesis Vtg1 and secondary vitellogenesis Vtg2), (IV) Advanced

yolked (tertiary vitellogenesis Vtg3) and (V) Hydrated oocytes (germinal vesicle migration GVM, germinal vesicle breakdown GVBD, and hydrated oocyte HO) (see Table 1).

In order to assess the oocyte size-frequency distribution of oocyte diameter, 100 oocytes were randomly measured for each specimen from all maturity phases sampled, using the methodology proposed by West (1990), Hunter et al. (1985) and Maitane et al. (2013). The oocyte diameter was measured as the average of the major and minor axes, and the limit for each stage was identified as the limits of confidence intervals which did not overlap the mean value to segregate the oocyte stages. The prevalence of each oocyte stage was obtained between developing and actively spawning phase. The mean diameter of the most advanced vitellogenic stage (Vtg3) from the largest 100 oocytes was also measured for assessment of seasonal variation. The measurements were made by stereomicroscope with the software Image Tools 3.0. Mean and standard deviation was evaluated for all oocyte growth stages and all maturity phases. The normality of oocyte size frequency distribution for maturity phases was tested by *Shapiro-Wilk* ($p < 0.05$). As non-parametric distribution was identified, then the *Kruskal-Wallis test* was applied to verify statistically significant differences in oocyte diameter distribution between maturity phase and stages ($p < 0.05$) (Zar 1999).

3. Results

3.1. Oocyte development stages and oocyte diameter size distribution

Of the 157 females, 12.7% ($n = 20$) were in developing phase, 39.5% were spawning capable ($n = 62$) and 47.8% were actively spawning ($n = 75$). The histological section of ovaries showed evidence of a multiple spawning, by the simultaneous presence of all types of oocytes growth stages in the three reproductive phases evaluated, except for hydrated oocytes which were exclusively found in the actively spawning phases.

During vitellogenesis the oocytes develop from primary growth stage to cortical alveolar (CA) which is the early stage of the secondary growth (Fig. 1a-b), to progress throughout primary Vtg1 and secondary Vtg2 (partially yolked) (Fig. 1c), and tertiary vitellogenesis stages Vtg3 (advanced yolked) (Fig. 1d). The oocyte maturation begins with germinal vesicle migration (GVM, early hydration), going to germinal vesicle breakdown (GVBD, middle hydration) and hydrated oocyte stage (HO, final hydration) when it is previous to spawning (Fig. 1e). Before ovulation, the oocytes are released

from their follicles, and post ovulatory follicles (POF) are commonly observed in ovaries. The simultaneous presence of advanced yolked oocytes (Vtg3), hydrated oocyte (HO), post ovulatory follicles (POF), and yellow brown bodies (Yb) are indicators of multiple spawning behaviors.

Fishes which were in the development reproductive phase exhibited previtellogenic oocytes (unfolled stages), cortical alveolar, primary and secondary vitellogenesis stages (Vtg1 and Vtg2), and rare tertiary vitellogenesis stages (Vtg3) in ovaries, in a exception case observed. The oocyte diameter in the development reproductive phase varied between 26.16 and 635.92 μm (mean 291 ± 187.05 S.D.), and there was no gap between primary growth to secondary growth stage, indicating continuous oocyte diameter distribution (Fig 2a). The mean percentage of cortical alveolar stage was 53%, Vtg1 (33%) and Vtg2 (14%) (Fig. 3a).

After maturity is reached, e.g. in the spawning capable females, a random mixture of all oocytes growth stages (PG, CA, Vtg1, Vtg2 and Vtg3) was observed in ovaries, except for hydrated oocytes. The oocyte diameter size distribution varied between 28.13 and 742.65 μm (mean 446.13 ± 74.31 S.D.) (Fig. 2b). The oocytes in cortical alveolar stage decreased it prevalence in ovaries (CA= 38%) for females in the spawning capable phase, and Vtg1 and Vtg2 was 32% and 17% respectively (Fig. 3b). The tertiary vitellogenesis oocyte (Vtg3) was the most advanced oocyte stage in this reproductive phase, with prevalence of 13%. The distribution of oocyte diameter size was significantly different between developing and spawning capable phases (*Mann-Whitney test*; $p = 0.0001$; $p < 0.05$).

Previous to spawn, fishes in the actively spawning reproductive phase, exhibited ovaries full of oocytes in maturation stages (GVM, GVBD and HO), and also all primary and secondary growth oocytes stages (PG, CA, PG, CA, Vtg1, Vtg2, Vtg3). The oocyte diameter varied between 26.95 and 994.56 μm (mean 577.42 ± 185.49 S.D.) (Fig. 2c). In the maturation stage (ovulation), a small gap will separate the standing stock and advanced yolked oocytes (Vtg3) from hydrated oocytes which increases in diameter previous of the spawning, and the remaining oocytes in vitellogenesis will be spawned in the subsequent batch. The oocyte from the reserve stock will be recruited, and increase in size to be spawned in multiple batches. The prevalence of cortical alveolar stage was 37%, Vtg1 (28%), Vtg2 (18%), Vtg3 (5%), and GVM, GVBD and HO (12%) (Fig. 3c). The distributions of oocyte diameter size was not significantly

different between spawning capable and actively spawning reproductive phases (*Mann-Whitney test*; $p = 0.324$; $p < 0.05$).

The monthly variation of oocyte stages and oocyte diameter did not vary for any reproductive phase (development, spawning capable and actively spawning) during the spawning season (from October to March), with all oocytes stages present in ovaries exhibiting continuous oocyte recruitment. The oocyte stage diameter range did not vary for any months individually and between reproductive phase, showing constantly prevalence of primary growth oocytes, cortical alveolar stages and secondary growth stages for development and spawning capable phase, and hydrated oocyte for actively spawning reproductive phase (Fig 4).

3.2. Seasonal variation in the relative number of oocytes stage in females in the spawning capable phase

The relative frequency of tertiary vitellogenesis oocytes (Vtg3) did not vary significantly, and Vtg3 was the most advanced oocyte stage in ovaries from females in the spawning capable reproductive phase (Fig 5). The percentage of tertiary vitellogenesis (Vtg3) oocytes during spawning season was 10% and 13% (Oct and Nov), 17% and 13% (Dec and Jan), and 10% and 11% (Feb and Mar). The percentage of cortical alveolar stage (CA) was 37% and 35% in the early of the spawning season (October and November), 30% and 38% in the middle (December and January), and 36% in the peak spawning months (February and March) (Fig. 5). This is an indicative for continuous oocyte recruitment during the spawning season.

3.3. Seasonal variation in the mean diameter of oocyte in the most advanced vitellogenic stage in females in the spawning capable reproductive phase

In this reproductive phase, the diameter of the most advanced oocyte stage in the ovaries (Vtg3) varied with a short range of 54.67µm between months during spawning season (Fig 5). There was no statistically significant difference in the mean diameter between October to March (*Kruskal-Wallis test*; $p < 0.985$; $p < 0.05$).

4. Discussion

Based on histological sections of ovaries and the oocyte size frequency distribution we were able to classify the ovarian development organization of the Brazilian snapper as asynchronous, and the reproductive style as indeterminate fecundity spawner species. The presence of all types of oocyte growth stages in actively spawning females observed in this study is an indication of a multiple spawning behavior (Hunter et al. 1985, Hunter and Mecevicz 1985a). This is also a feature that has been reported for many snapper species in Brazil, such as mutton snapper *Lutjanus analis*, dog snapper *L. jocu*, lane snapper *L. synagris*, silk snapper *L. vivanus*, yellowtail *Ocyurus chrysurus* and vermilion snapper *Rhomboplites aurorubens* (Ferreira et al. 2004, Freitas et al. 2011).

The Brazilian snapper, like many other indeterminate spawners, produces several clutches of hydrated oocytes to be released in portions during the spawning season. This was clearly observed due to the presence of a gap in the oocyte size frequency distribution between hydrated oocytes and advanced yolked oocytes in the actively spawning phase (Lowerre-Barbieri et al. 2011, Brown-Peterson et al. 2011). Multiple spawning is a condition reported for many other coral reef fish species, such as Nassau grouper *Epinephelus striatus* (Colin 1992), inshore coral trout *Plectropomus maculatus* (Ferreira 1993), gag *Mycteroperca microlepis* (Brulé et al. 2003), coney *Cephalopholis fulva* (Trott 2006), white grunt *Haemulon plumier* (Palazón-Fernandéz 2007), and mutton hamlet *Alphestes afer* (Marques and Ferreira 2011). Overall, coral reef fish species present a variety of complex spawning systems, but among them two major groups are generally observed: (1) demersal spawners, showing a synchronous oocyte development and total spawning, represented mainly by species of the families Gobiidae, Blenniidae and Pomacentridae; and (2) pelagic spawners, exhibiting asynchronous oocyte development and spawning in portions, represented by families such as Lutjanidae, Haemulidae, Carangidae, Mullidae, and Gerreidae (Rong-Quen Jan 2000, Petersen and Warner 2002).

For the majority of fish species, two mainly reproductive styles are commonly observed. The determinate fecundity spawner species, e.g. fishes which will produce several oocytes synchronously to be spawned in a short season, and the standing stock is separated from advanced yolked oocytes, with a gap observed in the oocyte size frequency distribution. In this case it will not occur oocyte recruitment from reserve stock during spawning season. And the indeterminate fecundity spawner species, in

which oocytes from standing stock will be permanently recruited during an extended spawning season, and spawned in batches of oocytes (West 1990; Hunter et al. 1985; Hunter and Macevicz 1985a, Murua et al. 2003). The Brazilian snapper exhibited continuous oocyte recruitment due to the presence of all oocyte size stages in ovaries from females in development, spawning capable and actively spawning phases during spawning season, and no change in the proportion of all oocyte stages between all reproductive phases in each month individually.

Fish tend to accumulate energy resources during the feeding season, then converting, through the liver, lipid and protein into oocyte growth (Wallace and Selman 1981). Gonad maturation begins with initial vitellogenesis, after some clutches of previtellogenic oocytes starts to grow and to increase in diameter (Hunter et al. 1985). In the asynchronous oocyte development a group of most advanced yolked oocyte stage is mainly observed, although preserving constant production of oocytes in many different growth stages in ovaries (West 1990). This was observed for the Brazilian snapper, especially in the case of spawning capable females which exhibited a prevalence of cortical alveolar stage (CA) of around 35% for all months during spawning season. Such feature indicates oocyte production during vitellogenesis due to the progress from primary to secondary growth stage (Murua et al. 2003).

Batch spawning is commonly found in a variety of marine tropical pelagic fishes which permits fish to increase fecundity as well as the chances for spawning success and survival of eggs and larvae (Hunter et al. 1985, Hunter and Macevicz 1985c, Sadovy 1996, Arocha and Bárrrios 2007). Large size snapper species, such as the mutton snapper *L. analis*, performs mass spawning aggregations and can persist for many days in the spawning grounds (Burton et al. 2005, Kojis and Quinn 2011). In this case, the species produces several clutches of hydrated oocytes that will be released overnight, while during the following day, advanced yolked oocytes initiate their maturation process to be spawned on the next night (Suzuki and Hioki 1979, Hunter and Macevicz 1985c, Hamamoto *et al.* 1992).

Grimes (1987) reported extending protracted spawning season, over several months, for many lutjanids species. In general, snappers present a clear seasonal spawning (Kritzer 2004; Grandcourt et al. 2006), with an extended period of discontinuity (Kaunda-Arara and Nitiba 1997, Rojas 1997, Teixeira et al. 2010). Synchronous oocyte development, such as in the determinate fecundity spawner species, followed by an asynchrony during ovulation and batch spawning events were

reported for some snappers species in Cuba which inhabit shallow waters (i.e. *Lutjanus synagris*, *L. griseus* and *L. apodus*), presumably because of short marked summer season in this region (García-Cagide et al. 1994, 2001).

The Brazilian snapper exhibited asynchronous oocyte development in ovaries and indeterminate fecundity, releasing eggs in multiple occasions during the breeding season, like many other species of the family Lutjanidae. The spawning frequency and atresia rates, which constitute important information to identify the timing of spawning, should be further investigated, as well as fecundity estimates.

5. Conclusions

Based on the criteria investigated in this study, the Brazilian snapper showed asynchronous oocyte development and indeterminate fecundity reproductive style. Ovaries from females in different reproductive phase (development, spawning capable and actively spawning) exhibited oocytes in different size and development stages, continuous recruitment of oocytes from reserve stock, no variation of the percentage of oocytes stages between maturity phases and during spawning season, and no formation of a gap in the oocyte size frequency distribution, except for actively spawning females which exhibited a gap between hydrated oocyte and standing stock.

Acknowledgement

The authors would like to acknowledge the Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) for providing a scholarship and the Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) for the Research Grant.

References

- Allen GR (1985) FAO Species catalogue. Volume 6. Snappers of the world. Annotated and illustrated catalogue of lutjanid species known to date. FAO Fish Synop 125
- Arocha F, Bárrios A (2009). Sex ratios, spawning seasonality, sexual maturity, and fecundity of white marlin (*Tetrapturus albidus*) from the western central Atlantic. Fish Res 95:98-111
- Bannerot S, Fox WW, Powers JE (1987) Reproductive strategies and the management of snappers and groupers in the Gulf of Mexico and Caribbean. Pages 561–603 In: Polovina JJ, Ralston S (eds) Tropical snappers and groupers: biology and fisheries management. Westview Press, Boulder, Colorado, pp 561-603
- Burton ML, Brennan KJ, Muñoz RC, Parker Jr RO (2005) Preliminary evidence of increased spawning aggregations of mutton snapper (*Lutjanus analis*) at Riley's Hump two years after establishment of the Tortugas South Ecological Reserve. Fish Bull 103:404–410

- Brown-Peterson N, Wyanski DM, Saborido-Rey F, Macewicz BJ, Lowerre-Barbieri SK (2011) A standardized terminology for describing reproductive development in fishes. *Mar Coast Fish* 3:52-70
- Brulé TC, Colás-Marrufo DT, Renán X (2003) Reproductive biology of gag in the southern Gulf of Mexico. *J Fish Biol* 63: 1505-1520
- Brulé TC, Colás-Marrufo DT, Pérez-Díaz E, Sámano-Zapata RC (2010) Red snapper reproductive biology in the Southern Gulf of Mexico. *Trans Am Fish Soc* 139: 957-968
- Chen, KS, Crone PR, Hsu CC (2010) Reproductive biology of albacore *Thunnus alalunga*. *J Fish Biol* 77, 119-136
- Claro R, Lindeman KC (2004) Biología y manejo de los pargos (Lutjanidae) en el Atlántico occidental. Instituto de Oceanología, Instituto de Geofísica y Astronomía, Ministerio de Ciencia, Tecnología y Medio Ambiente, La Habana, 472p.
- Colin, PL (1992) Reproduction of the Nassau grouper, *Epinephelus striatus* (Pisces: Serranidae) and its relationship to environmental conditions. *Env Bio Fish* 34:357-377
- Evans RD, Russ GR, Kritzer JP (2007) Batch fecundity of *Lutjanus carponotatus* (Lutjanidae) and implications of no-take marine reserves on Great Barrier Reef, Australia. *Coral Reefs* 27: 179-189
- Ferreira BP (1993) Reproduction of the inshore coral trout *Plectropomus maculatus* (Perciformes: Serranidae) from the Central Great Barrier Reef, Australia. *J Fish Biol* 42: 831- 844
- Ferreira BP, Rezende SM, Teixeira SF, Fredou T, Duarte Ferreira Y (2004) Espécies alvo: demersais In: Lessa, RP, Nóbrega MF de, Bezerra Junior JL (eds) Dinâmica de Populações e Avaliação dos Estoques dos Recursos Pesqueiros da Região Nordeste. REVIZEE (Programa de Avaliação Sustentável dos Recursos Vivos da Zona Econômica Exclusiva do Brasil). Recife, 246p
- Floeter SR, Gasparini JL, Rocha LA, Ferreira CEL, Rangel CA, Feitoza BM (2003) Brazilian reef fish fauna: checklist and remarks. Brazilian Reef Fish Project. (consulted 23 June 2012, <http://www.brazilianreeffish.cjb.net>)
- Freire KMF, Carvalho-Filho A (2009) Richness of common names of Brazilian reef fishes. *PANAMJAS* 4(2):96-145
- Freitas MO, Moura RL Francini-filho RB de, Minte-Vera CV (2011) Spawning patterns of commercially important reef fish (Lutjanidae and Serranidae) in the tropical western South Atlantic. *Sci Mar* 75(1): 135-146
- Ganias K, Somarakis S, Machias A, Theodorou A (2003) Evaluation of spawning frequency in a Mediterranean sardine population, *Sardina pilchardus sardine*. *Mar Biol* 142: 1169-1179
- Ganias K, Somarakis S, Machias A, Koutsikopolos C, Theodorou A (2004) Identifying newly spawned female sardines by means of common fisheries data. *Cybium* 28(1): 43-46
- García-Cagide A, Claro R, Koshelev BV (1994) Reproducción. Pp. 187-262 In: Claro, R (ed.) Ecología de los peces marinos de Cuba. Instituto de Oceanología, Academia de Ciencias de Cuba y Centro de investigaciones de Quintana Roo, México, pp 187-262
- García-Cagide A, Claro R, Koshelev BV (2001) Reproductive patterns of Fishes of the Cuban Shelf. Pp. 73-114. In: Claro R, Lindeman KC, Parenti LR (eds) Ecology of the Marine Fishes of Cuba. Washington and London, Smithsonian Institution Press, pp 73-114
- Grandcourt EM, Al Abdessalaam TZ, Francis F (2006) Age, growth, mortality and reproduction of the blackspot snapper, *Lutjanus fulviflamma* (Forsskal, 1775), in the Southern Arabian Gulf. *Fish Res* 78: 203-210

- Grimes C (1987) Reproductive biology of the Lutjanidae: a review. In: Polovina JJ, Ralston S (eds.) Tropical Snappers and Groupers: biology and fisheries management. Westview, Colorado, USA, pp 239-295
- Hamamoto S, Kamugai S, Nosaka K, S. Manabe, Kasuga A, Iwatsuki Y (1992) Reproductive behavior, eggs and larvae of a lutjanid fish, *Lutjanus stellatus*, observed in aquarium. Japan. J Ichthyol 39: 219-227
- Heyman HD, Kjerfve B, Grahams RT, Rhodes KL, Garbutt L (2005) Spawning aggregations of *Lutjanus cyanopterus* (Cuvier) on the Belize Barrier Reef over a 6 year period. J Fish Biol 67: 83-101
- Hunter JR, Lo NCH, Leong RJH (1985) Batch fecundity in multiple spawning fishes. In: Lasker R. (ed) An egg production method for estimating spawning biomass of pelagic fish: application to the Northern Anchovy, *Engraulis mordax*. NOAA Tech. Rep. NMFS. 36: 67-77
- Hunter JR, Macewicz B (1985a) Sexual maturity, batch fecundity, spawning frequency and temporal pattern in the northern anchovy, *Engraulis mordax*, during the 1979 spawning season. California Cooperative Oceanic Fisheries Investigations Report 21: 139-149
- Hunter JR, Macewicz B (1985b) Rates of atresia in the ovary of captive and wild northern anchovy, *Engraulis mordax*. Fish Bull 83: 119-136
- Hunter JR, Macewicz B (1985c) Measurement of spawning frequency in multiple spawning fishes. In: Lasker R. (ed) An egg production method for estimating spawning biomass of pelagic fish: application to the Northern Anchovy, *Engraulis mordax*. NOAA Tech. Rep. NMFS, 36: 79-93
- Lowerre-Barbieri, SK, Ganas K, Saborido-Rey F, Murua H, Hunter JR (2011) Reproductive timing in marine fishes: variability, temporal scales, and methods. 2011. Mar Coast Fish 3:71-91
- Maitane G, Murua H, Zudaire I, Korta M (2013) Oocyte development and fecundity type of the skipjack, *Katsuwonus pelamis*, in the Western Indian Ocean. Journal of Sea Research 73(1): 117-125
- Marques S, Ferreira BP (2011) Sexual development and reproductive pattern of the Mutton hamlet, *Alphestes afer* (Teleostei: Epinephelidae): a dyandric, hermaphroditic reef fish. Neotrop Ichthyol 9: 547-558
- Moura RL, Lindeman KC (2007) A new species of snapper (Perciformes: Lutjanidae) from Brazil, with comments on distribution of *Lutjanus griseus* e *L. apodus*. Zootaxa 1422: 31-43
- Murua H, Kraus G, Saborido-Rey F, Witthames PR, Thorsen A, Junquera S (2003) Procedures to estimate fecundity in fishes. J Northwest Atl Fish Sci 33: 33-54
- Newman SJ, Williams DMcB, Russ GR (1996) Age validation, growth and mortality rates of the tropical snappers (Pisces: Lutjanidae) *Lutjanus adetii* (Castelnau, 1873) and *L. quinquelineatus* (Bloch, 1790) from the central Great Barrier Reef, Australia. Mar. Freshw Res 47: 575-584
- Palazón-Fernández JL (2007) Reproduction of the white grunt, *Haemulon plumier* (Lacépède, 1802) (Pisces: Haemulidae) from Margarita Island, Venezuela. Sci Mar 71(3): 429-440
- Petersen CW, Warner RR (2002) The ecological context of reproductive behavior. In: Sale PF (ed.) Coral Reef Fishes: Dynamics and Diversity in a Complex Ecosystem. California, Academic Press, pp 103-118
- Kaunda-Arara B, Ntiba MJ (1997) The reproductive biology of *Lutjanus fulviflamma* (Forsskal, 1775) in Kenyan inshore marine waters. Hydrobiologia 353: 153-160

- Kojis BL, Quinn NJ (2011) Validation of a Spawning Aggregation of Mutton Snapper and Characterization of the Benthic Habitats and Fish in the Mutton Snapper Seasonal Closed Area, St. Croix, U.S. Virgin Islands. NOAA Coral Reef Grant Program. Projects to improve or amend Coral Reef FMPS NA08NMF4410463. Caribbean Fisheries Management Council, San Juan, Puerto Rico. 221p
- Kritzer JP (2004) Sex-specific growth and mortality, spawning season, and female maturation of the stripey bass (*Lutjanus carponotatus*) on the Great Barrier Reef Fish B-NOAA 102:94-107
- Rojas JR (1997) Fecundidad y épocas de reproducción del pargo mancha *Lutjanus guttatus* (Pises: Lutjanidae) en el Golfo de Nicoya, Costa Rica. Rev Biol Trop 44/45: 477-487.
- Rong-Quen J (2000) Resource limitation underlying reproductive strategies of coral reef fishes: a hypothesis. Zool Stud 39(3): 266-274
- Rideout RM, Rose GA, Burton MPM (2005) Skipped spawning in female iteroparous fishes. Fish Fish 6: 50-72
- Sadovy Y (1996) Reproduction of reef fishery species. In: Polunin NVC, Roberts CM (eds) Reef Fisheries. London: Chapman & Hall, pp 15-59
- Suzuki K, Hioki S (1979) Spawning behavior, eggs and larvae of the lutjanid fish, *Lutjanus kasmira* in aquarium. Japan J Ichthyol 26: 161-166
- Teixeira S, Duarte YF, Ferreira BP (2010) Reproduction of the fish *Lutjanus analis* (mutton snapper; Perciformes: Lutjanidae) from Northeastern Brazil. Rev Biol Trop 58(3): 791-800
- Trott TM (2006) Preliminary analyses of age, growth, and reproduction of Coney (*Cephalopholis fulva*) at Bermuda. Proc Gulf Caribb Fish Inst 57: 385-400
- Wallace RA, Selman K (1981) Cellular and dynamic aspects of oocyte growth in teleost. Am Zool 44: 133-159
- West G (1990) Methods of assessing ovarian development in fishes: a review. Australian Journal of Marine & Freshwater Research 41:199-222

Tables

Table 1. Description of oocyte development for the Brazilian snapper *Lutjanus alexandrei*.

Oocyte growth phase	Morphological characteristics	Size range	Mean±S.D
Unyolked	All oocyte without yolk. Majority of oocytes are oogonium nests, and large oocytes have a large nucleus with a narrow homogenous cytoplasm.	16.16 to 69.53 µm	46.18±13.13
Primary growth and Cortical alveoli (CA)	Oval nucleus containing several nucleoli and surrounded by a granular perinuclear zone. Small vesicles in the periphery of cytoplasm. Cortical alveoli stage begins.	100.2 to 205 µm	156.22±31.76
Partially yolked (Vtg1 and Vtg2)	Early stage of yolk deposition up to yolk granules or spherules.	178.7 to 329.02 µm	268.33±37.14
Advanced Yolked (Vtg3)	Yolk spherules and large globules up to germinal vesicle breakdown.	411.07 to 635.92 µm	450.37±45.43
Hydrated (GVM, GVBD, and HO)	Nucleus has migrated to animal pole. Globules fuse to form yolk plates.	742.65 to 994.56 µm	767.43±141.33

Figures

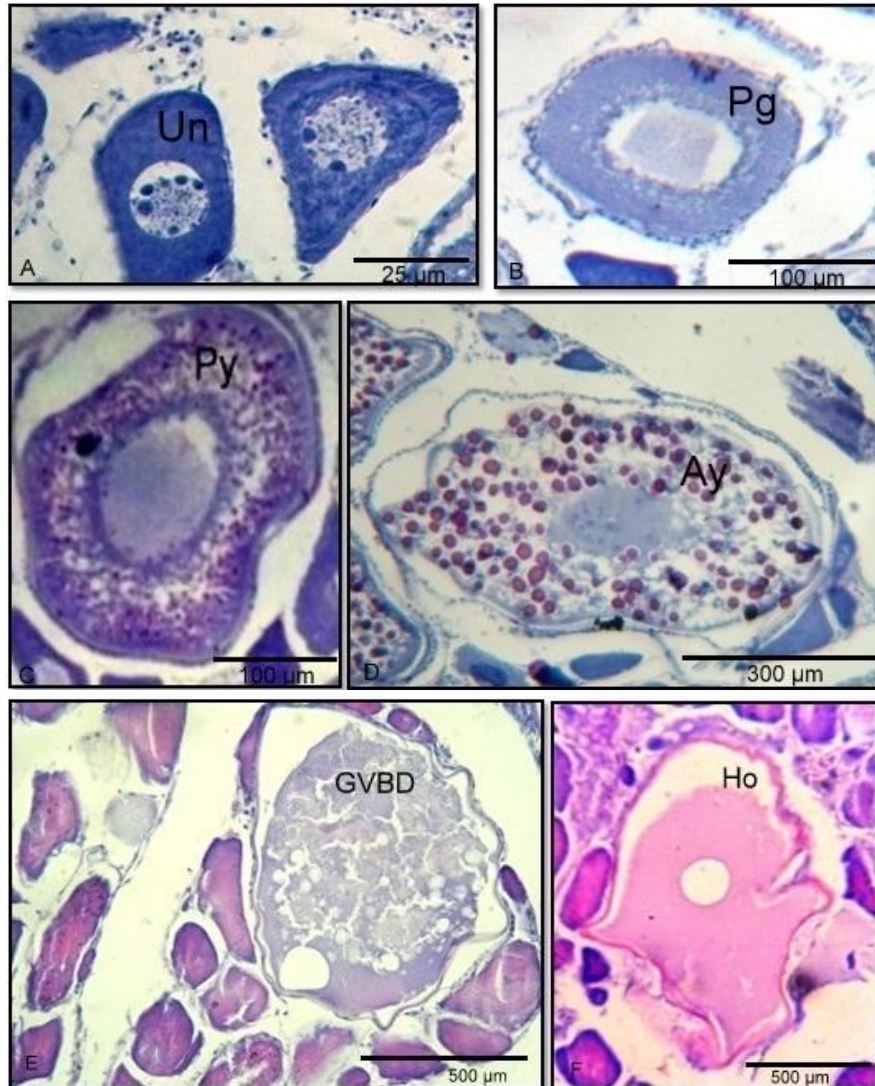


Figure 1. Histological section of the ovaries showing the types of oocyte growth stages for the Brazilian snapper *Lutjanus alexandrei*. (a) Unyolked oocyte with a small nucleus surrounded by nest of germ cells nest. (b) Primary growth oocyte in the early vitellogenesis stage (PG and CA) showing initial enlargement of the nucleus. (c) Partially yolked oocyte in the beginning of spherules stage (Vtg1 and Vtg2) exhibiting lipid vacuoles. And (d) Advanced yolked oocyte in the spherules and globules stage (Vtg3) showing yolk platelets. (e) Germinal vesicle breakdown in the time of nucleus migration (GVM and GVBD). (f) Hydrated oocyte in the late hydration stage during the ovulation process showing hydrated cytoplasm (HO).

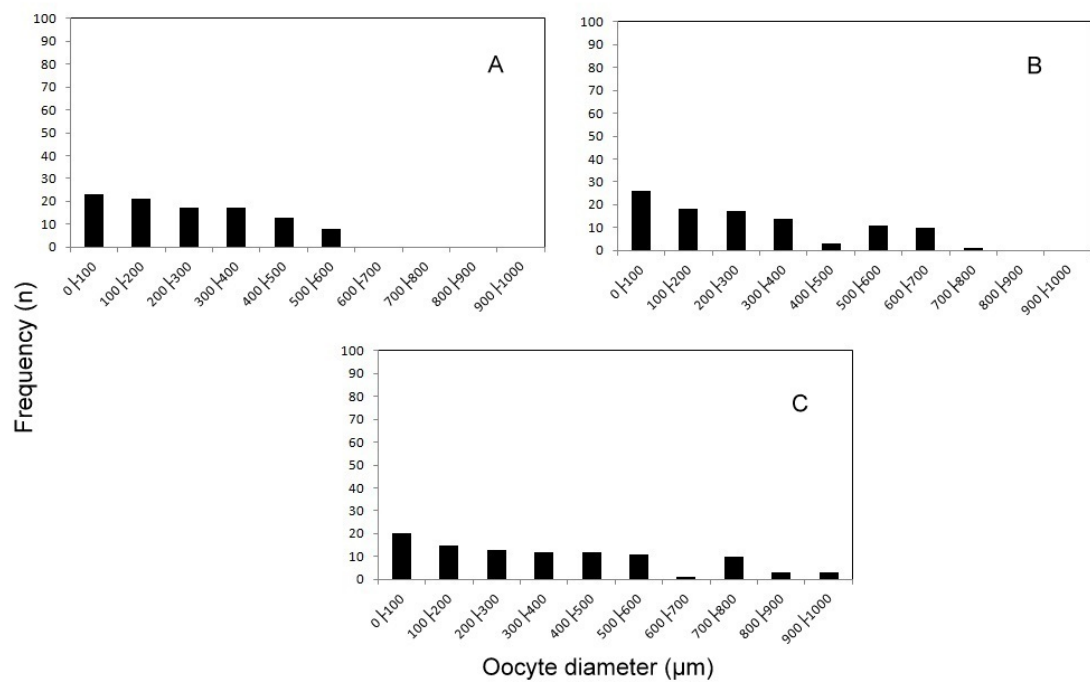


Figure 2. Frequency distribution of *Lutjanus alexandrei* oocytes (whole mount) for each 100 µm diameter size at different maturity phases: (A) developing phase (n= 20); (B) spawning capable phase (n= 62); and (C) actively spawning phase (n= 75).

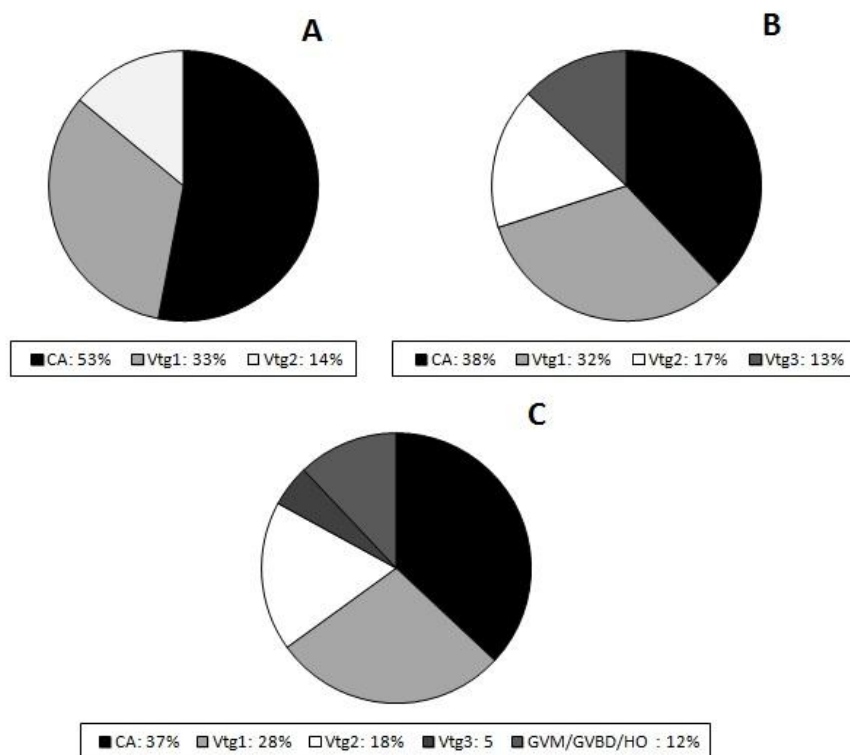


Figure 3. Average percentage of oocyte stages in females of *Lutjanus alexandrei* at different maturity phases: (A) developing phase (n= 20) with Vtg2 as the most advanced oocyte stage; (B) spawning capable (n= 62) with Vtg3 as the most advanced oocyte stage; and (C) actively spawning (n= 75) with HO as the most advanced oocyte stage.

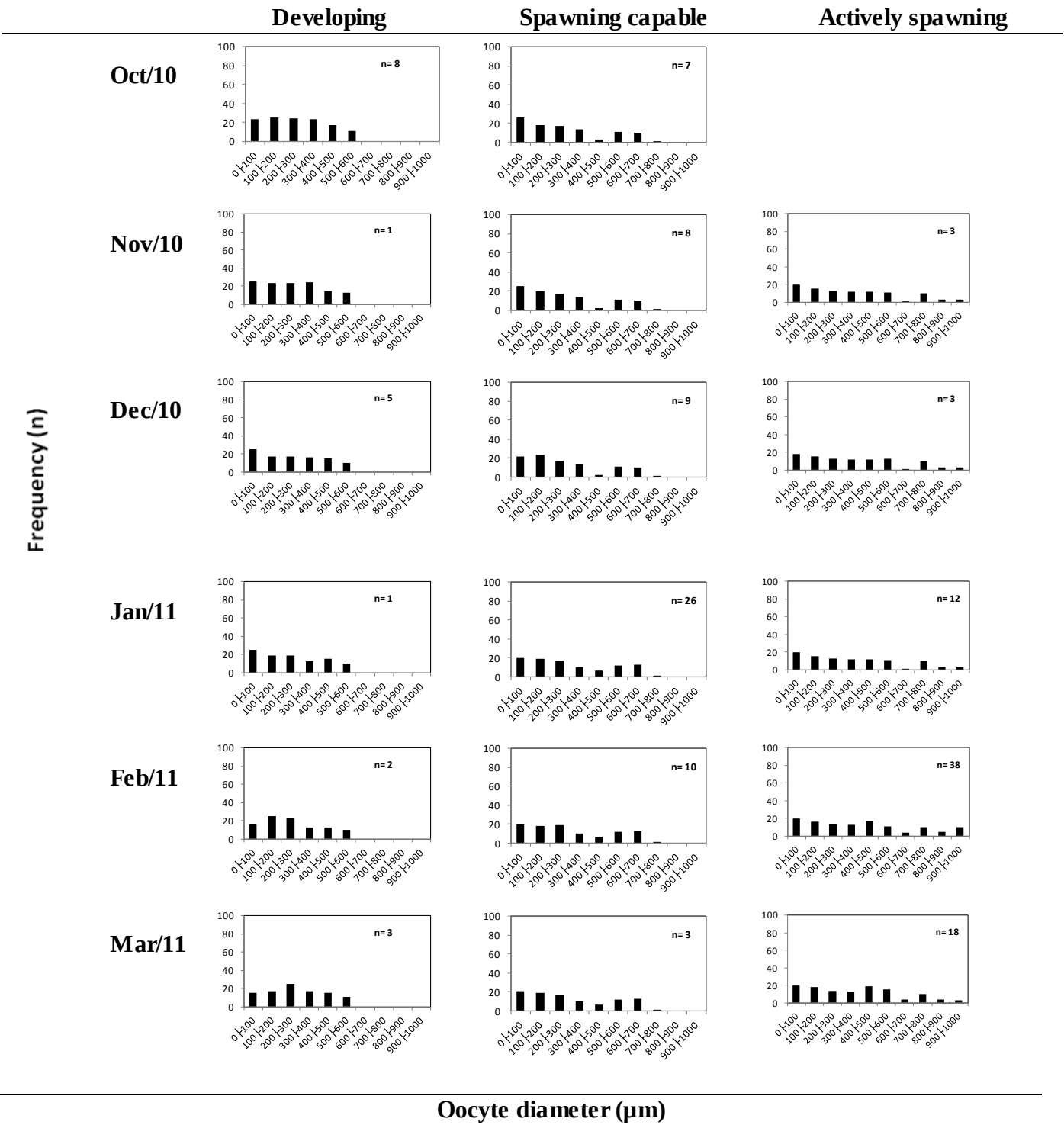


Figure 4. Monthly change in the frequency distribution of oocytes (whole mounts) by 100 μm diameter size classes in different maturity phases of *Lutjanus alexandrei*.

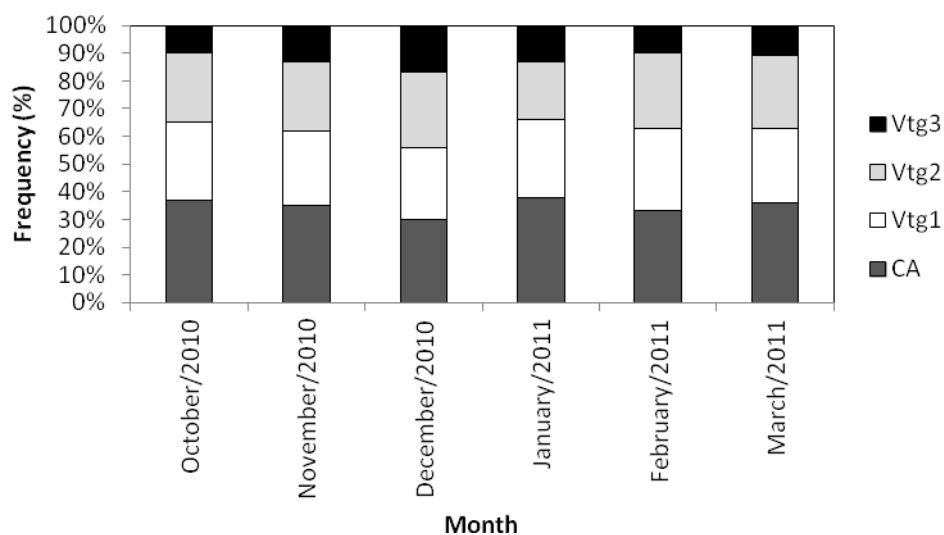


Figure 5. Seasonal variation in the percentage of oocytes stages in spawning capable phase of *Lutjanus alexandrei* with Vtg3 as the most advanced oocyte stage (n= 62).

Artigo científico a ser encaminhado a Revista [**Environmental Biology of fishes**].

Todas as normas de redação e citação, deste capítulo, atendem as estabelecidas pela referida revista (em anexo).

4. 1.1- Normas da Revista [Environmental Biology of Fishes]

Environmental Biology of Fishes

MANUSCRIPT SUBMISSION

Manuscript Submission

Submission of a manuscript implies: that the work described has not been published before; that it is not under consideration for publication anywhere else; that its publication has been approved by all co-authors, if any, as well as by the responsible authorities – tacitly or explicitly – at the institute where the work has been carried out. The publisher will not be held legally responsible should there be any claims for compensation.

Permissions

Authors wishing to include figures, tables, or text passages that have already been published elsewhere are required to obtain permission from the copyright owner(s) for both the print and online format and to include evidence that such permission has been granted when submitting their papers. Any material received without such evidence will be assumed to originate from the authors.

Online Submission

Authors should submit their manuscripts online. Electronic submission substantially reduces the editorial processing and reviewing times and shortens overall publication times. Please follow the hyperlink "Submit online" on the right and upload all of your manuscript files following the instructions given on the screen.

ARTICLE TYPES

Environmental Biology of Fishes welcomes a variety of article types.

Original Papers are original manuscripts that contain new findings in research consistent with the Journal's aims and scope.

This would include, but is not limited to, new research findings in the fields of ecology, life history, epigenetics, behavior, physiology, morphology and evolution of marine and freshwater fishes. Original Papers can include the presentation of new hypotheses and experiments, concepts or theories, development of innovative experimental or numerical methods, or novel applications of existing methods and models, as well as research exploring the relationship

Instructions for Authors

Environmental Biology of Fishes - incl. option to publish open access

http://www.springer.com/life+sciences/ecology/journal/10641?print_v...

1 of 10 07/12/2013 20:23

between fishes and their external and internal environments.

The journal will not consider submissions of limited international interest or lacking a substantial impact. In addition, papers that merely comprise data collections based on the use of routine analytical methods are not acceptable. Repetition of already published knowledge, simply applied to the local level, will not be considered, nor will papers that do not highlight and explain clearly the new science versus the current knowledge.

Review Papers do not contain new information, but rather summarize emerging trends or recent developments.

In this section, contributions will be published that might not contain original new data but summarize existing information and synthesize recent findings. These manuscripts contain critical, state-of-the-art reviews with the objectives of critically evaluating existing knowledge and providing background information for future significant research.

Authors who wish to review a particular topic should consult the Editor-in-Chief prior to submission of the manuscript (ebfi@oregonstate.edu). It should be noted that Review Papers will undergo a similar peer review procedure as Original Papers.

Brief Communications contain research that does not meet all the criteria for Original Papers. Brief Communications are restricted to reports of unusual urgency, timeliness, and significance. A brief statement explaining how the manuscript meets the criteria of urgency and significance should be included in the author's remarks at submission.

Editorials are used as a forum for the Editor-in-Chief to convey general information to the journal's readership.

Authors may also be invited to submit Editorials by the Editor-in-Chief, and peer-review of such articles will be at the discretion of the Editor-in-Chief.

Book Reviews are welcome but are generally solicited by the Editorial Office.

Book Reviews should be discussed with the Editorial Office prior to submission (ebfi@oregonstate.edu).

Special Issues

We will consider the publication of a limited number of Special Issues. A Special Issue is devoted to a single, well-defined topic. The title of the topic, as well as the guest editors' names, will appear with the Special Issue.

A proposal for a special issue should be sent to the Editorial Office (ebfi@oregonstate.edu), and must include the following:

- Guest editors' names and affiliations
- Tentative title
- Outline summarizing the objectives of the special issue
- Tentative time schedule
- List of tentative contributions

A special issue proposal must be approved by both the Editor-in-Chief and the Publisher. If approved, an agreement will be drawn up between the guest editors and the Publisher, outlining the procedure and deliverables.

All papers must undergo the normal peer-review process, which includes the possibility of rejection. This process will be handled by the guest editors within the online reviewing system.

The Managing Editor will provide proper training to the guest editors as requested.

TITLE PAGE

Title Page

The title page should include:

The name(s) of the author(s)

A concise and informative title

Environmental Biology of Fishes - incl. option to publish open access

http://www.springer.com/life+sciences/ecology/journal/10641?print_v...

2 of 10 07/12/2013 20:23

LaTeX macro package (zip, 182 kB)

The affiliation(s) and address(es) of the author(s)

The e-mail address, telephone and fax numbers of the corresponding author

Abstract

Please provide an abstract of 150 to 250 words. The abstract should not contain any undefined abbreviations or unspecified references.

Keywords

Please provide 4 to 6 keywords which can be used for indexing purposes.

TEXT

Text Formatting

Manuscripts should be submitted in Word.

Use a normal, plain font (e.g., 10-point Times Roman) for text.

Use italics for emphasis.

Use the automatic page numbering function to number the pages.

Do not use field functions.

Use tab stops or other commands for indents, not the space bar.

Use the table function, not spreadsheets, to make tables.

Use the equation editor or MathType for equations.

Save your file in docx format (Word 2007 or higher) or doc format (older Word versions).

Manuscripts with mathematical content can also be submitted in LaTeX.

Headings

Please use no more than three levels of displayed headings.

Abbreviations

Abbreviations should be defined at first mention and used consistently thereafter.

Footnotes

Footnotes can be used to give additional information, which may include the citation of a reference included in the reference list. They should not consist solely of a reference citation, and they should never include the bibliographic details of a reference. They should also not contain any figures or tables.

Footnotes to the text are numbered consecutively; those to tables should be indicated by superscript lower-case letters (or asterisks for significance values and other statistical data).

Footnotes to the title or the authors of the article are not given reference symbols.

Always use footnotes instead of endnotes.

Acknowledgments

Acknowledgments of people, grants, funds, etc. should be placed in a separate section before the reference list. The names of funding organizations should be written in full.

SCIENTIFIC STYLE

Authors are urged to comply with the rules of biological nomenclature, as expressed in the International Code of Zoological Nomenclature, the International Code of Botanical Nomenclature, and the International Code of Nomenclature of Bacteria. When a species name

Environmental Biology of Fishes - incl. option to publish open access

http://www.springer.com/life+sciences/ecology/journal/10641?print_v...

3 of 10 07/12/2013 20:23

is used for the first time in an article, it should be stated in full, and the name of its describer should also be given. Descriptions of new taxa should comprise official repository of types (holotype and paratypes); author's collections as repositories of types are unacceptable. Genus and species names should be in italics.

Authors are encouraged to place all species distribution records in a publicly accessible database such as the National Global Biodiversity Information Facility (GBIF) nodes (www.gbif.org) or data centers endorsed by GBIF, including BioFresh (www.freshwaterbiodiversity.eu)

National Global Biodiversity Information Facility (GBIF)

BioFresh

REFERENCES

Citation

Cite references in the text by name and year in parentheses. Some examples:

Negotiation research spans many disciplines (Thompson 1990).

This result was later contradicted by Becker and Seligman (1996).

This effect has been widely studied (Abbott 1991; Barakat et al. 1995; Kelso and Smith 1998; Medvec et al. 1999).

Reference list

The list of references should only include works that are cited in the text and that have been published or accepted for publication. Personal communications and unpublished works should only be mentioned in the text. Do not use footnotes or endnotes as a substitute for a reference list.

Reference list entries should be alphabetized by the last names of the first author of each work.

Journal article

Gamelin FX, Baquet G, Berthoin S, Thevenet D, Nourry C, Nottin S, Bosquet L

(2009) Effect of high intensity intermittent training on heart rate variability in prepubescent children. *Eur J Appl Physiol* 105:731-738. doi:

10.1007/s00421-008-0955-8

Ideally, the names of all authors should be provided, but the usage of "et al" in long author lists will also be accepted:

Smith J, Jones M Jr, Houghton L et al (1999) Future of health insurance. *N Engl J Med* 341:325-329

Article by DOI

Slifka MK, Whitton JL (2000) Clinical implications of dysregulated cytokine production. *J Mol Med*. doi:10.1007/s001090000086

Book

South J, Blass B (2001) *The future of modern genomics*. Blackwell, London

Book chapter

Brown B, Aaron M (2001) The politics of nature. In: Smith J (ed) *The rise of modern genomics*, 3rd edn. Wiley, New York, pp 230-257

Online document

Cartwright J (2007) Big stars have weather too. IOP Publishing PhysicsWeb.

<http://physicsweb.org/articles/news/11/6/16/1>. Accessed 26 June 2007

Dissertation

Trent JW (1975) Experimental acute renal failure. Dissertation, University of California

Environmental Biology of Fishes - incl. option to publish open access

http://www.springer.com/life+sciences/ecology/journal/10641?print_v...

4 of 10 07/12/2013 20:23

EndNote style (zip, 3 kB)

Always use the standard abbreviation of a journal's name according to the ISSN List of Title Word Abbreviations, see

www.issn.org/2-22661-LTWA-online.php

For authors using EndNote, Springer provides an output style that supports the formatting of in-text citations and reference list.

TABLES

All tables are to be numbered using Arabic numerals.

Tables should always be cited in text in consecutive numerical order.

For each table, please supply a table caption (title) explaining the components of the table.

Identify any previously published material by giving the original source in the form of a reference at the end of the table caption.

Footnotes to tables should be indicated by superscript lower-case letters (or asterisks for significance values and other statistical data) and included beneath the

table body.

ARTWORK AND ILLUSTRATIONS GUIDELINES

For the best quality final product, it is highly recommended that you submit all of your artwork – photographs, line drawings, etc. – in an electronic format. Your art will then be produced to the highest standards with the greatest accuracy to detail. The published work will directly reflect the quality of the artwork provided.

Electronic Figure Submission

Supply all figures electronically.

Indicate what graphics program was used to create the artwork.

For vector graphics, the preferred format is EPS; for halftones, please use TIFF format. MS Office files are also acceptable.

Vector graphics containing fonts must have the fonts embedded in the files.

Name your figure files with "Fig" and the figure number, e.g., Fig1.eps.

Line Art

Environmental Biology of Fishes - incl. option to publish open access

http://www.springer.com/life+sciences/ecology/journal/10641?print_v...

5 of 10 07/12/2013 20:23

Definition: Black and white graphic with no shading.

Do not use faint lines and/or lettering and check that all lines and lettering within the figures are legible at final size.

All lines should be at least 0.1 mm (0.3 pt) wide.

Scanned line drawings and line drawings in bitmap format should have a minimum resolution of 1200 dpi.

Vector graphics containing fonts must have the fonts embedded in the files.

Halftone Art

Definition: Photographs, drawings, or paintings with fine shading, etc.

If any magnification is used in the photographs, indicate this by using scale bars within the figures themselves.

Halftones should have a minimum resolution of 300 dpi.

Combination Art

Environmental Biology of Fishes - incl. option to publish open access

http://www.springer.com/life+sciences/ecology/journal/10641?print_v...

6 of 10 07/12/2013 20:23

Definition: a combination of halftone and line art, e.g., halftones containing line drawing, extensive lettering, color diagrams, etc.

Combination artwork should have a minimum resolution of 600 dpi.

Color Art

Color art is free of charge for online publication.

If black and white will be shown in the print version, make sure that the main information will still be visible. Many colors are not distinguishable from one another when converted to black and white. A simple way to check this is to make a xerographic copy to see if the necessary distinctions between the different colors are still apparent.

If the figures will be printed in black and white, do not refer to color in the captions.

Color illustrations should be submitted as RGB (8 bits per channel).

Figure Lettering

To add lettering, it is best to use Helvetica or Arial (sans serif fonts).

Keep lettering consistently sized throughout your final-sized artwork, usually about 2–3 mm (8–12 pt).

Variance of type size within an illustration should be minimal, e.g., do not use 8-pt type on an axis and 20-pt type for the axis label.

Avoid effects such as shading, outline letters, etc.

Do not include titles or captions within your illustrations.

Figure Numbering

All figures are to be numbered using Arabic numerals.

Figures should always be cited in text in consecutive numerical order.

Figure parts should be denoted by lowercase letters (a, b, c, etc.).

If an appendix appears in your article and it contains one or more figures, continue the consecutive numbering of the main text. Do not number the appendix figures, "A1, A2, A3, etc." Figures in online appendices (Electronic Supplementary Material) should, however, be numbered separately.

Environmental Biology of Fishes - incl. option to publish open access

http://www.springer.com/life+sciences/ecology/journal/10641?print_v...

7 of 10 07/12/2013 20:23

Figure Captions

Each figure should have a concise caption describing accurately what the figure depicts. Include the captions in the text file of the manuscript, not in the figure file. Figure captions begin with the term **Fig.** in bold type, followed by the figure number, also in bold type.

No punctuation is to be included after the number, nor is any punctuation to be placed at the end of the caption.

Identify all elements found in the figure in the figure caption; and use boxes, circles, etc., as coordinate points in graphs.

Identify previously published material by giving the original source in the form of a reference citation at the end of the figure caption.

Figure Placement and Size

When preparing your figures, size figures to fit in the column width.

For most journals the figures should be 39 mm, 84 mm, 129 mm, or 174 mm wide and not higher than 234 mm.

For books and book-sized journals, the figures should be 80 mm or 122 mm wide and not higher than 198 mm.

Permissions

If you include figures that have already been published elsewhere, you must obtain permission from the copyright owner(s) for both the print and online format. Please be aware that some publishers do not grant electronic rights for free and that Springer will not be able to refund any costs that may have occurred to receive these permissions. In such cases, material from other sources should be used.

Accessibility

In order to give people of all abilities and disabilities access to the content of your figures, please make sure that

All figures have descriptive captions (blind users could then use a text-to-speech software or a text-to-Braille hardware)

Patterns are used instead of or in addition to colors for conveying information (color-blind users would then be able to distinguish the visual elements)

Any figure lettering has a contrast ratio of at least 4.5:1

ELECTRONIC SUPPLEMENTARY MATERIAL

Springer accepts electronic multimedia files (animations, movies, audio, etc.) and other supplementary files to be published online along with an article or a book chapter. This feature can add dimension to the author's article, as certain information cannot be printed or is more convenient in electronic form.

Submission

Supply all supplementary material in standard file formats.

Please include in each file the following information: article title, journal name, author names; affiliation and e-mail address of the corresponding author.

To accommodate user downloads, please keep in mind that larger-sized files may require very long download times and that some users may experience other problems during downloading.

Audio, Video, and Animations

Always use MPEG-1 (.mpg) format.

Text and Presentations

Environmental Biology of Fishes - incl. option to publish open access

http://www.springer.com/life+sciences/ecology/journal/10641?print_v...

8 of 10 07/12/2013 20:23

Submit your material in PDF format; .doc or .ppt files are not suitable for long-term viability.

A collection of figures may also be combined in a PDF file.

Spreadsheets

Spreadsheets should be converted to PDF if no interaction with the data is intended.

If the readers should be encouraged to make their own calculations, spreadsheets should be submitted as .xls files (MS Excel).

Specialized Formats

Specialized format such as .pdb (chemical), .wrl (VRML), .nb (Mathematica notebook), and .tex can also be supplied.

Collecting Multiple Files

It is possible to collect multiple files in a .zip or .gz file.

Numbering

If supplying any supplementary material, the text must make specific mention of the material as a citation, similar to that of figures and tables.

Refer to the supplementary files as "Online Resource", e.g., "... as shown in the animation (Online Resource 3)", "... additional data are given in Online Resource 4".

Name the files consecutively, e.g. "ESM_3.mpg", "ESM_4.pdf".

Captions

For each supplementary material, please supply a concise caption describing the content of the file.

Processing of supplementary files

Electronic supplementary material will be published as received from the author without any conversion, editing, or reformatting.

Accessibility

In order to give people of all abilities and disabilities access to the content of your supplementary files, please make sure that

The manuscript contains a descriptive caption for each supplementary material

Video files do not contain anything that flashes more than three times per second (so that users prone to seizures caused by such effects are not put at risk)

AFTER ACCEPTANCE

Upon acceptance of your article you will receive a link to the special Author Query Application at Springer's web page where you can sign the Copyright Transfer Statement online and indicate whether you wish to order OpenChoice, offprints, or printing of figures in color.

Once the Author Query Application has been completed, your article will be processed and you will receive the proofs.

Open Choice

In addition to the normal publication process (whereby an article is submitted to the journal and access to that article is granted to customers who have purchased a subscription), Springer provides an alternative publishing option: Springer Open Choice. A Springer Open Choice article receives all the benefits of a regular subscription-based article, but in addition is made available publicly through Springer's online platform SpringerLink.

Springer Open Choice

Copyright transfer

Environmental Biology of Fishes - incl. option to publish open access

http://www.springer.com/life+sciences/ecology/journal/10641?print_v...

9 of 10 07/12/2013 20:23

© Springer faz parte do Springer Science+Business Media

Authors will be asked to transfer copyright of the article to the Publisher (or grant the Publisher exclusive publication and dissemination rights). This will ensure the widest possible protection and dissemination of information under copyright laws.

Open Choice articles do not require transfer of copyright as the copyright remains with the author. In opting for open access, the author(s) agree to publish the article under the Creative Commons Attribution License.

Offprints

Offprints can be ordered by the corresponding author.

Color illustrations

Online publication of color illustrations is free of charge. For color in the print version, authors will be expected to make a contribution towards the extra costs.

Proof reading

The purpose of the proof is to check for typesetting or conversion errors and the completeness and accuracy of the text, tables and figures. Substantial changes in content, e.g., new results, corrected values, title and authorship, are not allowed without the approval of the Editor.

After online publication, further changes can only be made in the form of an Erratum, which will be hyperlinked to the article.

Online First

The article will be published online after receipt of the corrected proofs. This is the official first publication citable with the DOI. After release of the printed version, the paper can also be cited by issue and page numbers.

Environmental Biology of Fishes - incl. option to publish open access

http://www.springer.com/life+sciences/ecology/journal/10641?print_v...

10 of 10 07/12/2013 20:23

4. 2 -Artigo científico II

Frequência de desova da baúna de fogo, *Lutjanus alexandrei* Moura & Lindeman, 2007 (Perciformes: Lutjanidae) capturada no litoral norte do estado de Pernambuco, Brasil

Cezar A. F. Fernandes^{1,2}, Paulo G. V. de Oliveira¹, Fábio H. V. Hazin¹ & Paulo Travassos¹

¹Universidade Federal Rural de Pernambuco, Departamento de Pesca e Aquicultura, Laboratório de Ecologia Marinha, Rua Dom Manoel de Medeiros s/n, Dois Irmãos, Recife, Pernambuco, Brasil. CEP: 52171-900. Fone: 55-81-33206511/Fax: 55-81-33206512.

²Universidade Federal do Piauí, Departamento de Ciências do Mar, Av. São Sebastião n. 2819, Reis Velloso, Parnaíba, Piauí, Brasil. CEP: 64.202-020. Fone 55-86-33235433
Autor correspondente e-mail: cezaraff@hotmail.com

Resumo

A frequência de desova tem sido estimada para uma ampla variedade de espécies de peixes, sendo um parâmetro da biologia reprodutiva de elevada importância para a conservação das populações naturais. Entretanto, ainda é pouco o número de estimativas da frequência de desova para espécies da família Lutjanidae, principalmente no que se refere às espécies com ocorrência no Brasil, como baúna de fogo, *Lutjanus alexandrei*, no litoral de Pernambuco. Com este objetivo, os métodos de contagem dos ovócitos hidratados (OH) e dos folículos pós-ovulatórios (FPO) foram utilizados para estimar a frequência de desova da espécie em 137 ovários coletados de outubro de 2010 a março de 2011 no litoral norte do estado, provenientes da pesca de covos. Entre as fêmeas analisadas, 75 exibiram ovócitos hidratados (OH – 54,7%), 37 apresentaram folículos pós-ovulatórios (FPO - 18,3%) e 25 (27,0%) com ausência de OH ou FPO nos ovários. A estimativa da fração e da frequência de desova variou com o uso do método dos ovócitos hidratados e dos folículos pós-ovulatórios. A fração de desova estimada ao longo do período amostral foi maior para o método OH (54%), quando comparada com o método FPO (28%). A frequência de desova consequentemente apresentou valores inferiores através do método OH (1,97 dias) para 3,7 dias com o método FPO (Chi-quadrado, $p < 0.05$). O número de lotes desovados ao longo do período de pico da estação reprodutiva (jan-mar) foi de 11 lotes de desova no método OH e 21 lotes no método FPO. Um aumento no número de fêmeas exibindo ovócitos em estágio OH entre janeiro e março de 2011 indica um período de maior intensificação na atividade de desova. Adicionalmente não há ocorrência de segregação espacial entre fêmeas desovando (OH) e pós-desovadas (FPO) que poderiam inviabilizar a estimativa da frequência de desova com ambos os métodos.

Palavras-chaves: frequência de desova, folículos pós-ovulatórios e ovócitos hidratados.

1. Introdução

A baúna de fogo *Lutjanus alexandrei* Moura & Lindeman, 2007, exhibe comportamento de múltipla desova, com desenvolvimento assincrônico dos ovócitos, os quais se apresentam simultaneamente nos ovários em vários estágios de crescimento (Hunter & Goldberg, 1980; Fernandes *et al.*, 2012). Assim como ocorre em outros peixes teleósteos, durante a estação reprodutiva, ovócitos em diferentes estágios são recrutados continuamente e ovócitos da coorte mais avançada de desenvolvimento são desovados em lotes (Hunter & Macevicz, 1985). Neste caso, o número de ovócitos avançados não indica a fecundidade anual, uma vez que novos lotes de ovócitos do estoque de reserva (pré-vitelogênicos) são recrutados constantemente durante a estação reprodutiva (Brown-Peterson *et al.*, 2011).

Assim, a estimativa da fecundidade anual para peixes que realizam desovas parceladas requer uma estimativa prévia da frequência de desova (f), expressa normalmente pelo número de eventos de desova por unidade de tempo. Ainda " f " pode representar o intervalo de desova (I), que é o período entre cada lote subsequente a ser desovado, ou também a fração de desova (S) que se refere à proporção de fêmeas desovando (Hunter & Macevicz, 1985; Ganas *et al.*, 2012). A fração de desova por sua vez é pré-requisito para a estimativa da biomassa do estoque desovante (BED) através do método de produção diária de ovos (MPDO) (Picquelle & Stauffer, 1985, Murua *et al.*, 2010, Armstrong & Witthames, 2012). Inversamente, para os peixes de desova total, com fecundidade do tipo determinada, o estoque de ovócitos destinados à desova é identificado no início da estação reprodutiva e nenhum outro grupo de ovócitos será recrutado para iniciar a vitelogenese e, por isso, a estimativa da frequência de desova para estimar a fecundidade é desnecessária (Hunter & Macevicz, 1985).

Apesar da existência de vários métodos para estimativa da frequência de desova em peixes com fecundidade indeterminada, dois principais métodos são mais frequentemente utilizados. Um deles, o método dos ovócitos hidratados (OH), considera a fração de fêmeas que exhibe iminente potencial de desova (<12 horas), com a presença de ovócitos em estágio de migração do núcleo ou quebra da vesícula germinal e ovócitos hidratados propriamente ditos (Ganas *et al.*, 2012). O outro método, dos folículos pós-ovulatórios (FPO), considera o percentual de fêmeas que desovaram há poucas horas (24-48 horas). Outros métodos tem sido também utilizados para uma estimativa mais precisa da frequência de desova, incluindo o índice gonadossomático

(IGS) (Hunter & Macevicz, 1985), a telemetria acústica (Lowerre-Barbieri *et al.*, 2008), a microscopia eletrônica (Drummond *et al.*, 2000), o índice de apoptose (Santos *et al.*, 2005), a histo-morfometria dos folículos pós-ovulatórios (Ganias *et al.*, 2007) e a taxa de crescimento dos ovócitos (Ganias *et al.*, 2011).

A frequência de desova foi estimada para algumas espécies de lutjanídeos em populações naturais, tais como o brownstripe *Lutjanus vittus* (Davis & West, 1993), o vermelho *Romboplites aurorubens* (Collins *et al.*, 2003) e o pargo do Golfo do México *Lutjanus campechanus* (Jackson *et al.*, 2006). Entretanto, ainda é pouco o número de estimativas da frequência de desova para espécies desta família, principalmente no que se refere às populações de espécies com ocorrência no Brasil. Sendo assim é crucial a estimativa da frequência de desova para *L. alexandrei* capturado no litoral norte de Pernambuco, uma vez que a sua estimativa permitirá avaliar o potencial reprodutivo da espécie e fornecerá dados para a estimativa da biomassa do estoque desovante, parâmetro este essencial para o manejo de populações pesqueiras.

2. Material e Métodos

Ovários de 137 fêmeas de baúna de fogo (média de 19 peixes/mês) foram coletados de peixes capturados pela pesca de covos realizada no litoral norte do Estado de Pernambuco, no período de outubro de 2010 a março de 2011. O período da coleta foi selecionado intencionalmente levando-se em consideração a estação reprodutiva da espécie na região, reportada por Fernandes *et al.* (2012).

Os peixes foram acondicionados em gelo logo após a coleta e transportados ao laboratório para análises posteriores. Os mesmos foram medidos e pesados, adotando-se o comprimento padrão (C_P) em centímetros e peso eviscerado (P_E) em gramas. Os sexos foram identificados e os machos foram excluídos da amostra. Os pesos das gônadas (P_G) em gramas também foram registrados. Para verificar as fases de maturidade sexual, uma pequena secção da porção mediana da gônada foi obtida para análise histológica, passando por bateria de desidratação (álcool), diafanização (xilol) e inclusão em parafina, com os subsequentes cortes em micrótomo (5 μ m) sendo corados em hematoxilina-eosina (HE).

A caracterização microscópica das gônadas foi realizada com base na chave de identificação das fases de maturidade sexual para esta espécie proposta por Fernandes *et al.*, (2012) e adaptada de Brown-Peterson *et al.* (2011) com seguem: (I) capaz de desovar e (II) ativamente desovando. Para a estimativa da frequência de desova através

dos métodos dos ovócitos hidratados (OH) e dos folículos pós-ovulatórios (FPO) propostos por Hunter & Goldberg (1980), os estágios dos ovócitos e dos folículos pós-ovulatórios foram classificados através de chave adaptada de Hunter & Macevich (1985) e Alday *et al.* (2008) com seguem: (1) ovócito hidratado; (2) folículo pós-ovulatório 0 dia (FPO-0); e (3) folículo pós-ovulatório 1 dia (FPO-1).

A variação no comprimento padrão (C_P) e o peso eviscerado (P_E) foram testados entre as fêmeas com ovários exibindo ovócitos hidratados e folículos pós-ovulatórios (FPO) através do teste de *Kolmogorov-Smirnov* ($p < 0.05$). O índice gonadosomático (I_{GS}) foi calculado através da equação proposta por Madock & Burton (1998), com o $I_{GS} = P_G/P_E * 100$, onde P_G é o peso da gônada em gramas (g) e P_E o peso do peixe eviscerado, em gramas (g). As diferenças nos I_{GS} de fêmeas exibindo ovócitos hidratados e folículos pós-ovulatórios foi avaliada através do teste não paramétrico de *Mann-Whitney* ($p < 0.05$).

A fração e frequência de desova foram estimadas a partir dos métodos dos ovócitos hidratados (OH) e dos folículos pós-ovulatórios (FPO) (Hunter & Goldberg, 1980), avaliando-se, assim, a variação mensal destes índices ao longo da estação reprodutiva. A fração de desova com o método OH foi obtida através da divisão do número total de fêmeas exibindo ovócitos em migração de núcleo ou hidratados pelo número total de fêmeas na amostra. No método FPO, a fração de desova foi estimada dividindo o número total de fêmeas com folículos pós-ovulatórios <24h (0-dia) ou folículos pós-ovulatórios >24h (1-dia) nos ovários pelo número total de fêmeas na amostra. A estimativa da frequência de desova por ambos os métodos foi estimada dividindo-se o número total de fêmeas na população pelo número total de fêmeas com ovócitos hidratados, no método OH, e no método FPO o número total de fêmeas pelo número total de fêmeas com folículos pós-ovulatórios (Hunter & Goldberg, 1980; Chiang *et al.*, 2006). Foram também estimadas a fração de desova e a frequência de desova em intervalos de classe de comprimento de 2 cm (comprimento padrão) para ambos os métodos.

O número de lotes durante a estação reprodutiva foi estimado multiplicando a média da frequência de desova obtida pelos métodos (OH e FPO) pelo número de meses de maior intensidade reprodutiva (Hunter & Goldberg, 1980; Chang *et al.*, 2006).

Foi também calculado o número total de folículos pós-ovulatórios (FPO) nos cortes histológicos dos ovários para cada fêmea em relação aos outros estágios ovocitários presentes, desde cortical alveoli até vitelogênese terciária (CA a Vtg3)

através da contagem padronizada de 100 ovócitos (incluindo os FPO's), avaliando-se a variação média mensal ao longo do período de estudo. Também foram medidos os diâmetros de cada folículo pós-ovulatórios e avaliada a variação mensal da média (Santos *et al.*, 2005; Grande *et al.*, 2012), a qual foi testada através do teste de *Kruskal-Wallis* ($p < 0.05$) para avaliar possível diferença significativa ao longo do período amostral.

3. Resultados

Entre as 137 fêmeas analisadas, 54,7% (75) exibiram ovócitos hidratados e compuseram o grupo de fêmeas na fase ativamente desovando, seguido por 18,2% (37) de fêmeas exibindo FPO, na fase capaz de desovar, e de 27,0% (25) de fêmeas na fase capaz de desovar não apresentaram FPO ou OH. O C_P e o P_E das 137 fêmeas analisadas variaram de 17,0 a 29,0 cm (Fig. 1) e de 161,0 a 481,0g (Fig. 2), respectivamente. As fêmeas ativamente desovando apresentaram comprimento e pesos maiores que aquelas na fase capaz de desovar (*Kolmogorov-Smirnov*, $p < 0.05$, $p = 0.001$, $p = 0.001$) (Fig. 3). O índice gonadosomático (I_{GS}) variou entre 2,87 e 6,76 para as fêmeas com ovócitos hidratados (média de $4,99 \pm 1,08DP$) e de 3,01 a 3,71 para as fêmeas com FPO (média de $3,38 \pm 0,22DP$) (Fig. 4), havendo diferença estatística significativa entre os dois grupos (*Mann-Whitney*, $p < 0.05$, $p = 0.001$).

As estimativas da fração e frequência de desova variaram ao longo de todo o período amostral quando usados os métodos dos ovócitos hidratados (OH) e dos folículos pós-ovulatórios (FPO) (Tabela 1). A fração de desova estimada com o método OH (54%) foi maior que a fração de desova estimada com o método FPO (28%) durante o período amostral, de outubro a março (*Chi-quadrado*, $p < 0.05$, $p = 10.05$, $GL = 1$). A frequência de desova consequentemente foi bem menor quando estimada com o método OH (1,97 dias) em comparação com o método FPO (3,7 dias) (*Chi-quadrado*, $p < 0.05$, $p = 11.59$, $GL = 1$). O aumento ou redução no número de fêmeas exibindo ovócitos hidratados e folículos pós-ovulatórios nos ovários, altera as estimativas da fração e frequência de desovas quando usados ambos os métodos.

Um aumento no número de fêmeas exibindo ovócitos hidratados nos meses de fevereiro e março resultou em um incremento da fração de desova estimada com o método OH, em 69% e 85% nestes meses respectivamente. Por outro lado o número de fêmeas exibindo FPO nestes mesmos meses é bem menor que aquele de fêmeas com ovócitos hidratados, ocasionando em pequenas frações de desova com o método FPO,

em 22% em fevereiro e 14% em março (*Chi-quadrado*, $p < 0.05$, $p_{\text{fev}} = 19.14$, $p_{\text{mar}} = 51.43$, $GL = 1$). No mês de novembro foi observado um maior número de fêmeas com FPO em relação às fêmeas com OH, o que resultou em uma maior fração de desova neste mês para o método FPO (*Chi-quadrado*, $p < 0.05$, $p_{\text{nov}} = 6.25$, $GL = 1$).

A frequência de desova nos meses de fevereiro e março apresentou valores bem menores quando usado o método OH (1,44 dias em fevereiro e 1,16 dias em março) quando comparado com o método FPO em 3,66 dias e 7,0 dias nestes mesmos meses respectivamente (*Chi-quadrado*, $p < 0.05$, $p_{\text{fev}} = 18.94$, $p_{\text{mar}} = 51.22$, $GL = 1$). Em novembro a frequência de desova estimada a partir do método FPO (2,2 dias) foi menor do que a frequência de desova com o método OH (3,66 dias) (*Chi-quadrado*, $p < 0.05$, $p_{\text{nov}} = 6.20$, $GL = 1$). O número de lotes foi estimado durante a estação reprodutiva, com registro de 11 lotes pelo método OH e de 21 lotes pelo método FPO. Estes últimos representam o potencial de desova em número de lotes esperado por uma única fêmea ao longo do período de pico reprodutivo para ambos os métodos OH e FPO.

Quando avaliados os comprimentos das fêmeas no método OH, a maior fração de desova (73%) ocorreu em fêmeas entre 21,0 e 23,0 cm C_P (*Chi-quadrado*, $p < 0.05$, $p = 23.99$, $GL = 1$), enquanto que nesta mesma faixa de comprimento ocorreu redução no intervalo de desova entre lotes, com a frequência de desova em torno de 1,35 dias (*Chi-quadrado*, $p < 0.05$, $p = 14.56$, $GL = 1$). (Tabela 2). O mesmo aconteceu com o método FPO, com as fêmeas entre 21,0 e 23,0 cm C_P apresentando a maior fração de desova (45%) e o menor intervalo de desova, com frequência de desova ao redor de 2,21 dias (*Chi-quadrado*, $p < 0.05$, $p = 25.00$, $p = 24.25$, $GL = 1$). O número de FPO por ovários de 37 fêmeas analisadas variou entre 2 a 7 unidades, com média de 3 FPO/fêmea ($3,0 \pm 1,42\text{DP}$) ao longo do período analisado (out-mar), com um razoável incremento na média no mês de março (média de 4 FPO) (Fig. 5). Um total de 108 FPO foram observados nos ovários das fêmeas, dos quais 56 foram classificados no estágio FPO 0-dia, representando 51,8% do total, e 52 FPO no estágio FPO 1-dia, com 48,1%.

Os ovócitos hidratados exibiram uma fusão das placas de vitelo e um formato arredondado, devido ao processo de hidratação através da aquaxantina, que aumenta o tamanho do ovócito de forma considerável. Este estágio é caracterizado pela condição iminente de desova, em um período inferior às próximas 12 horas (Tabela 3). Os FPO classificados em FPO 0-dia apresentaram estrutura da granulosa bem conservada, com tamanho relativamente grande, com parede bastante expeça e lúmen preservado, com pouca invasão de folículos provenientes da camada folicular (Fig. 6A). Neste estágio, a

fêmeas foram consideradas exibindo possibilidade de desova em um período inferior a 24 horas, devido à baixa taxa de degeneração dos folículos e conservação das estruturas celulares (Fig. 6 A). Os folículos classificados em FPO 1-dia exibiram uma avançada taxa de degeneração, com desarranjo na estrutura celular, camada da granulosa bem fina e invasão generalizada do lúmen pelos folículos da camada folicular (Tabela 3). As fêmeas classificadas neste estágio foram consideradas *desovando* em um período superior a 24 horas e menor que 48 horas (Fig. 6B).

O diâmetro dos FPO variou de 87 a 321 μm entre FPO 0-dia e FPO 1-dia (Fig. 7). Foi observado uma variação nas médias do diâmetro dos FPO durante o período amostral, como seguem: dezembro ($176,5 \mu\text{m} \pm 68,89 \text{ DP}$), janeiro ($282 \mu\text{m} \pm 67,99 \text{ DP}$), fevereiro ($211 \mu\text{m} \pm 70,61 \text{ DP}$) e março ($241 \mu\text{m} \pm 78,34 \text{ DP}$) (Tabela 3). Adicionalmente durante o mesmo período ocorreu também um maior número de folículos pós-ovulatórios nos estágios FPO 0-dia ($\sim 60\%$ jan-mar).

4. Discussão

A estimativa da frequência de desova é essencial para quantificar a fecundidade de populações naturais em espécies de peixes que exibem um padrão de fecundidade indeterminado (Hunter & Macevicz, 1985; Murua *et al.*, 2003; Stratoudakis *et al.*, 2006; Ganas, 2009). O aspecto mais importante da frequência de desova tem sido a fração de desova, por esta última ser utilizada no método de definição da produção diária de ovos (MPDO) para a estimativa da biomassa do estoque desovante (BED) e também do intervalo de desova da população (Murua *et al.*, 2006). Em *Lutjanus alexandrei* foi observado que a fração de desova aumenta consideravelmente nos meses de pico de desova entre janeiro a março (40%-85%), quando usado o método dos ovócitos hidratados. Em todo período amostral (out-mar) a fração de desova foi 54% através do método OH, enquanto que quando usado o método FPO a fração de desova foi de apenas 28% durante o mesmo período.

O aumento da fração de desova no mês de março estimada pelo método OH pode estar associado à ocorrência de um maior número de fêmeas exibindo ovócitos hidratados, devido à formação de agregações reprodutivas para a espécie nos locais aonde operam as armadilhas de pesca (Lowerre-Barbieri *et al.*, 2011; Fernandes *et al.*, 2012). A frequência de desova estimada pelo método OH apresentou uma redução no intervalo de desova com 2,5 dias em janeiro para 1,16 dias em março, e média para o período amostral de $1,97 \pm 1,38 \text{ DP}$, porém não ocorreu diferença estatística significativa

entre os meses analisados. Estes valores são muito próximos da frequência de desova (1,6 dias) estimada para o pargo-piranga *Romboplites aurorubens* no Golfo do México através do método OH (Collins *et al.*, 2003).

Ganias *et al.* (2012) relataram que a estimativa da frequência de desova pode ser enviesada quando as amostras são obtidas em áreas de desovas. Lowerre-Barbieri *et al.* (2009) reportaram uma diferença espaço-temporal na ocorrência de OH e FPO para a pescada *Cynoscion nebulosus* em Tampa Bay na Flórida. Os indivíduos apresentaram um comportamento migratório dentro da baía, com áreas de maior intensidade reprodutiva durante a noite, aonde ocorreu um maior número de fêmeas com OH, e áreas de menor intensidade reprodutiva aonde ocorreu um maior número de fêmeas com FPO nos ovários (Lowerre-Barbieri *et al.*, 2009).

Entretanto, contrariamente à observação mencionada acima nos trabalhos anteriores, os indivíduos de *L. alexandrei* parecem permanecer por um longo período no local de desova, devido à ocorrência de fêmeas exibindo FPO e sem presença de ovócitos hidratados nos cortes histológicos dos ovários. Esta espécie exibe migração reprodutiva para recifes de corais localizados a cerca de 17 milhas náuticas da costa “*off shore spawning*” (Claro & Lindeman, 2004; Fernandes *et al.*, 2012). A fração de desova estimada com o método FPO para *L. alexandrei* no presente trabalho, fortalece a hipótese de agregações reprodutivas, com a média da fração de desova permanecendo em torno de 30% ao longo de todo período amostral. Outro aspecto importante a ser considerado está relacionado aos horários de operação dos covos na captura de *L. alexandrei*, ficando os mesmo imersos durante um período maior do que 24 horas/dia, sendo despesados em intervalos de 2 a 3 dias (Fernandes *et al.*, 2012), permitindo capturas conjuntas de fêmeas com OH e FPO.

Ganias *et al.* (2012) consideraram que a seletividade do aparelho de pesca, e principalmente em relação ao horário de captura, pode causar um viés na estimativa de frequência de desova. Por exemplo, de uma forma geral, o padrão de frequência de desova para as espécies com fecundidade indeterminada exibe um período circadiano distinto durante a produção de lotes de ovócitos (Hunter & Goldberg, 1980). Nas primeiras horas próximas aos eventos de desova ocorre a presença de um maior número de ovócitos hidratados nos cortes histológicos dos ovários. Nas horas seguintes após o período de desova, é mais comumente observado folículos pós-ovulatórios recentes ao invés de ovócitos hidratados. Sendo assim, a estimativa da frequência de desova pode

ser enviada quando o aparelho de pesca é seletivo em apenas um dos comportamentos (Alheit *et al.*, 1984).

A presença de fêmeas em outras fases de maturidade sexual na mesma área de pesca onde ocorrem às agregações reprodutivas é um forte indicador de que não há comportamento de segregação espacial por fases de maturidade sexual em *L. alexandrei* (Lowerre-Barbieri *et al.*, 2009, Fernandes *et al.*, 2012). Ganas (2012) comentou que é aconselhável usar aparelhos de pesca de arrasto nas estimativas de frequência de desova para espécies que exibem movimentos de desovas horizontais e se misturam com grupos de fêmeas que não estão desovando. E para espécies com movimentos de desovas verticais são preferíveis aparelhos de pesca como o cerco, entretanto o referido autor considerou o comportamento de gadídeos e outros demersais no primeiro exemplo que desovam na coluna de água, e engraulídeos e peixes pelágicos no segundo exemplo, que realizam desovas pelágicas. Curiosamente, ocorreu um maior número de fêmeas exibindo ovócitos hidratados para *L. alexandrei*, mesmo considerando que os covos são aparelhos de pesca que operam no fundo (demersais) e que as desovas dos lutjanídeos são verticais (Claro & Lindeman, 2004). Isto possivelmente ocorre devido a atuação do aparelho de pesca em áreas de agregação reprodutivas “off shore” (Fernandes *et al.*, 2012).

O método dos folículos pós-ovulatórios (FPO) para estimar a frequência de desova tem sido o mais usado nas últimas três décadas (Ganas *et al.*, 2012). Isto ocorre devido ao fato de que os folículos pós-ovulatórios permanecem nos ovários por mais tempo quando comparado aos ovócitos hidratados. Sabe-se que para algumas espécies de peixes, como o bonito *Katsuwonus pelamis* e a albacora laje *Thunnus albacares*, a degeneração dos folículos pós-ovulatórios nos ovários ocorre em um período em torno de 24 horas (Hunter, 1986; Schaffer, 1996). Para algumas espécies como *Leporinus taeniatus* os folículos podem durar até 7 dias nos ovários ou meses, como ocorre com o bacalhau *Gadus morhua* (Santos *et al.*, 2005; Saborido & Junquera, 1998). Em *Lutjanus alexandrei*, a degeneração do FPO nos ovários parece ocorrer em menos de 24 horas, igualmente ao padrão observado para outras espécies de lutjanídeos (Davis & West, 1993). Algumas alternativas tem sido utilizadas para melhorar as estimativas da frequência de desova, incluindo o índice gonadosomático (IGS) (Hunter & Macevicz, 1985), a telemetria acústica (Lowerre-Barbieri *et al.*, 2008), a microscopia eletrônica (Drummond *et al.*, 2000), o índice de apoptose (Santos *et al.*, 2005), a histo-

morfometria dos folículos pós-ovulatórios (Ganias *et al.*, 2007) e a taxa de crescimento dos ovócitos (Ganias *et al.*, 2011).

O comprimento dos indivíduos também tem mostrado relação com as estimativas da frequência de desova, além da idade, batimetria e seletividade por faixa de comprimento pelos aparelhos de pesca. Isto já foi reportado para várias espécies, como a anchova *Engraulis mordax* (Parrish, 1986), a albacora laje *Thunnus albacares* (Dickerson *et al.*, 1992), a sardinha do Mediterrâneo *Sardina pilchardus* (Ganias *et al.*, 2003), e a pescada *Cynoscion nebulosus* (Roumillat & Brower, 2004). Para a baúna de fogo *L. alexandrei*, a fração de desova apresentou um incremento com o aumento no comprimento do peixe (73% entre 21 e 23 cm), e uma redução no intervalo de desova (1,3 dias) na mesma amplitude de comprimento. Em muitas espécies de peixes os indivíduos maiores e mais velhos permanecem nas áreas de desova por um período mais longo durante a estação reprodutiva quando comparado com os peixes maduros jovens e pequenos (Kjesbu *et al.*, 1996; Wright & Trippel, 2009). Entretanto, a seletividade do aparelho de pesca utilizado (covo) parece não afetar as capturas por faixa de comprimento de *L. alexandrei*, com peixes em toda amplitude de comprimento para a espécie (do mínimo de 14,3 ao máximo de 28,3 cm C_P) (Fernandes *et al.* 2012). Portanto, uma redução no intervalo de desova pode estar mais relacionada ao comportamento de desovas sucessivas em um curto período de tempo, como observado para muitas espécies de lutjanídeos (Jackson *et al.*, 2006).

O índice gonadosomático também mostrou uma diferença significativa entre as fêmeas que exibem ovócitos hidratados (maiores I_{GS}) e aquelas com folículos pós-ovulatórios (menores I_{GS}) nos ovários de *L. alexandrei*. O uso do I_{GS} para maximizar a estimativa da frequência de desova já foi reportado por Hunter & Macevitz (1985), que observaram um aumento importante nos valores de I_{GS} no período prévio à desova (poucas horas), devido a um incremento no número de ovócitos hidratados no mesmo período. Foi observado um aumento no diâmetro dos folículos pós-ovulatórios nos meses de picos de desova (jan-mar) para *L. alexandrei*, provavelmente pela maior presença de folículos no estágio FPO O-dia nos ovários, o que é mais um indicador do pico de desova para a espécie. Santos *et al.* (2005) reportaram um incremento no número de folículos pós-ovulatório logo após as desovas.

Entretanto foi observada uma diferença importante nos resultados com o uso dos métodos OH e FPO para a estimativa da frequência de desova em *L. alexandrei*. A estimativa do número de lotes com o uso do método OH (11 lotes) foi bem menor do

que com o método FPO (21 lotes). Isto possivelmente pode estar relacionado ao número maior de fêmeas com ovócitos hidratados nas amostras. As estimativas de f mostram que algumas espécies de peixes com comportamento de múltiplas desovas exibem a condição de desovar cerca de 10 a 14 lotes durante a estação reprodutiva, como ocorre com a anchova *Engraulis mordax* (Hunter & Goldberg, 1980), até 28 lotes, como observado para espécies de atuns, como *Thunnus alalunga* (Schaffer *et al.*, 1996). A frequência de desova já foi estimada para espécies de peixes recifais, como a garoupa *Epinephelus morio*, que apresentou condição de desova de 26 lotes durante a estação reprodutiva no Golfo do México (Collins *et al.*, 2002). Davis & West (1993) reportaram um resultado interessante para *Lutjanus vittus*, que exibiu a condição de desovar 21,7 lotes a cada mês lunar (em poucos dias antes e depois da lua cheia), e 150 lotes por ano. Entretanto, muitas questões ainda precisam ser elucidadas em relação à frequência de desova para as espécies de lutjanídeos.

5. Conclusão

As estimativas da fração de desova e da frequência de desova obtidas no presente trabalho permitirão estimar a fecundidade anual da população de *L. alexandrei*, no litoral norte do Estado de Pernambuco que até o presente momento havia sido estimada apenas para cada lote (Fernandes *et al.*, 2012). Além disso, os resultados aqui apresentados contribuíram na descrição e caracterização dos estágios de reabsorção dos folículos pós-ovulatórios nos ovários, assim como na confirmação da sazonalidade reprodutiva da espécie, incluindo a indicação do período de maior intensidade reprodutiva, entre janeiro e março.

Os métodos dos ovócitos hidratados (OH) e dos folículos pós-ovulatórios (FPO) usados na estimativa da fração e da frequência de desova podem ser usados para outras espécies de lutjanídeos que exibem o mesmo padrão de comportamento reprodutivo. Apesar de terem sido observadas variações na estimativa da fração e da frequência de desova entre ambos os métodos, ocorrem à presença de fêmeas com ovócitos hidratados concomitantemente as fêmeas com FPO. Independentemente do método adotado e quando utilizados aparelhos de pesca como armadilhas (covos), é possível estimar a frequência de desova com segurança quando não ocorrer uma segregação espacial entre fêmeas desovando e aquelas pós-desovadas no local de pesca. É necessário ainda, nos próximos estudos, realizar amostragens que permitam inferir a variação circadiana na frequência diária de desova e na produção de ovócitos hidratados nos ovários para a espécie.

6. Referências bibliográficas

- Alday, A., Uriarte, A., Santos, M., Martin, I., de Murguia, A.M., Motos, L., 2008. Degeneration of postovulatory follicles of the Bay of Biscay anchovy (*Engraulis encrasicolus* L.). *Sci. Mar.* 72, 565–575.
- Alheit, J., 1984. Spawning frequency of peruvian anchovies taken with a purse seine. In: Lasker, R. (Ed.), *An Egg Production Method for Estimating Spawning Biomass of Pelagic Fish: Application to the Northern Anchovy, Engraulis mordax*, pp. 99–101, NOAA Technical Report NMFS 36.
- Armstrong, M.J., Withames, P.R., 2012. Developments in understanding of fecundity of fish stocks in relation to egg production methods for estimating spawning stock biomass. *Fish. Res.* 117–118, 35–47.
- Brown-Peterson, N. J., D. M. Wyanski, F. Saborido-Rey, B. J. Macewicz, & S. K. Lowerre-Barbieri. 2011. A standardized terminology for describing reproductive development in fishes. *Marine and Coastal Fisheries: Dynamics, Management, and Ecosystem Science* [online serial] 3:52–70.
- Chiang, W.C., Sun, C.L., Yeh, S.Z., Su, W.C., and D.C. Liu. 2006. Spawning Frequency and Batch Fecundity of the Sailfish (*Istiophorus platypterus*) (Istiophoridae) in Waters off Eastern Taiwan. *Zoological Studies* 45(4): 483–490.
- Collins, L.A., Walling Jr., W.T., Brusher, J.H., Remy, M.G., Mikulas, J.J., Chandler, G.M., and La Fonde, D.M. 2003. Preliminary results from a study of reproduction in the Vermilion snapper *Romboplites aurorubens* from the Eastern U.S. Gulf of Mexico, 1991–2001. *GCFI* (54): 580–591.
- Davis, T. L.O. and Grant J. West. 1993. Maturation, reproductive seasonality, fecundity, and spawning frequency in *Lutjanus vittus* (Quoy and Gaimard) from the North West Shelf of Australia. *Fishery Bulletin*, 91:224–236.
- Dickerson, T.L., Macewicz, B.J., Hunter, J.R., 1992. Spawning frequency and batch fecundity of chub mackerel, *Scomber japonicus*, during 1985. *Calif. Coop. Oceanic Fish. Invest. Rep.* 33, 130–140.
- Drummond, C.D., Bazzoli, N., Rizzo, E., Sato, Y., 2000. Post-ovulatory follicle: a model for experimental studies on programmed cell death and apoptosis in teleosts. *J. Exp. Zool.* 287, 176–182.
- Fernandes, C. A. F., Oliveira, P. G. V. de, Travassos, P. E. P. F. & F. H. V. Hazin. Reproduction of the Brazilian snapper, *Lutjanus alexandrei* (Moura & Lindeman, 2007) (Perciformes: Lutjanidae), off the northern coast of Pernambuco, Brazil. *Neotropical Ichthyology*, 10(3): 587–592.
- Ganias, K., Somarakis, S., Machias, A., Theodorou, A., 2003. Evaluation of spawning frequency in a Mediterranean sardine population (*Sardina pilchardus sardina*). *Mar. Biol.* 142, 1169–1179.
- Ganias, K., Nunes, C., Stratoudakis, Y., 2007. Degeneration of sardine (*Sardina pilchardus*) postovulatory follicles: structural changes and factors affecting resorption. *Fish. Bull.* 105, 131–139.
- Ganias, K. 2009. Linking sardine spawning dynamics to environmental variability. *Estuarine, Coastal, and Shelf Science*, 84:402–408.
- Ganias, K., C. Nunes, T. Vavalidis, M. Rakka, and Y. Stratoudakis. 2011. Estimating oocyte growth rate and its potential relationship to spawning frequency in teleosts with indeterminate fecundity. *Marine and Coastal Fisheries: Dynamics, Management, and Ecosystem Science* [online serial] 3:119–126.
- Ganias, K. 2012. Thirty years of using the postovulatory follicles method: overview, problems and alternatives. *Fisheries Research*, 117: 63–74.

- Grande, M., Murua, H., Zudaire, I. & M. Korta. 2012. Oocyte development and fecundity type of skipjack, *Katsuwonus pelamis*, in the Western Indian Ocean. *Fisheries Research*, 73:117-125.
- Hunter, L. R., and S. R. Goldberg. 1980. Spawning incidence and hatch fecundity in northern anchovy, *Engraulis mordax*. *Fish. Bull.*, U.S. 77:64-652.
- Hunter, J.R., Macewicz, B.J., 1985. Measurement of spawning frequency in multiple spawning fishes. In: Lasker, R. (Ed.), *An Egg Production Method for Estimating Spawning Biomass of Pelagic Fish: Application to the Northern Anchovy, Engraulis mordax*. , pp. 79–93, NOAA Technical Report NMFS 36.
- Hunter, J.R., Macewicz, B.J., Sibert, H.R., 1986. The spawning frequency of skipjack tuna, *Katsuwonus pelamis*, from the South Pacific. *Fish. Bull.* 84, 895–903.
- Jackson, M.W., Nieland, D. L. and J. H. Cowan, Jr. 2006. Diel spawning periodicity of red snapper *Lutjanus campechanus* in the northern Gulf of Mexico. *J. Fish Biology*, 68: 695-706.
- Kjesbu, O. S., P. Solemdal, P. Bratland, and M. Fonn. 1996. Variation in annual egg production in individual captive Atlantic cod *Gadus morhua*. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 53:610–620.
- Lowerre-Barbieri, S.K., Barbieri, L.R., Flanders, J.R., Woodward, A.G., Cotton, C.F., Knowlton, M.K., 2008. Use of passive acoustics to determine red drum spawning in Georgia waters. *Trans. Am. Fish. Soc.* 137, 562–575.
- Lowerre-Barbieri, S.K., Henderson, N., Llopiz, J., Walters, S., Bickford, J., Muller, R., 2009. Defining a spawning population (spotted seatrout *Cynoscion nebulosus*) over temporal, spatial, and demographic scales. *Mar. Ecol.: Prog. Ser.* 394, 231–245.
- Maddock, D. M. & M. P. Burton. 1998. Gross and histological of ovarian development and related condition changes in American plaice. *Journal of Fish Biology*, 53: 928-944.
- Murua, H., G. Kraus, F. Saborido-Rey, A. Thorsen, P. Witthames, and S. Junquera. 2003. Procedures to estimate fecundity of wild collected marine fish in relation to fish reproductive strategy. *Journal of Northwest Atlantic Fishery Science* 33:33–54.
- Murua, H., P. Lucio, M. Santurt'un, and L. Motos. 2006. Seasonal variation in egg production and batch fecundity of European hake *Merluccius merluccius* (L.) in the Bay of Biscay. *Journal of Fish Biology* 69:1304–1316.
- Murua, H., Ibaibarriaga, L., Alvarez, P., Santos, M., Korta, M., Santurtun, M., Motos, L., 2010. The daily egg production method: a valid tool for application to European hake in the Bay of Biscay? *Fish. Res.* 104, 100–110.
- Parrish, R.H., Mallicoate, D.L., Klingbeil, R.A., 1986. Age dependent fecundity, number of spawnings per year, sex ratio, and maturation stages in northern anchovy, *Engraulis mordax*. *Fish. Bull.* 84, 503–517.
- Picquelle, S.J., Stauffer, G., 1985. Parameter estimation for an egg production method of anchovy biomass assessment. In: Lasker, R. (Ed.), *An Egg Production Method for Estimating Spawning Biomass of Pelagic Fish: Application to the Northern Anchovy, Engraulis mordax*. , pp. 7–16, NOAA Technical Report NMFS 36.
- Roumillat, W.A., Brouwer, M.C., 2004. Reproductive dynamics of female spotted seatrout (*Cynoscion nebulosus*) in South Carolina. *Fish. Bull.* 102, 473–487.
- Saborido-Rey, F., Junquera, S., 1998. Histological assessment of variations in sexual maturity of cod (*Gadus morhua* L.) at the Flemish Cap (north-west Atlantic). *ICES J. Mar. Sci.*, 515–521.
- Santos, B., Rizzo, E., Bazzoli, N., Sato, Y., Moro, L., 2005. Ovarian regression and apoptosis in the South American teleost *Leporinus taeniatus* Lutken (Characiformes Anostomidae) from the Sao Francisco Basin. *J. Fish Biol.* 67, 1446–1459.

- Schaefer, K., 1996. Spawning time, frequency and batch fecundity of yellowfin tuna, *Thunnus albacares*, from Clipperton Atoll in the eastern Pacific Ocean. Fish. Bull. 94, 98–112.
- Stratoudakis, Y., Bernal, M., Ganias, K., Uriarte, A., 2006. The Daily Egg Production Method (DEPM): recent advances, current applications and future challenges. Fish Fish. 7, 35–57.
- Wright, P. J., and E. A. Trippel. 2009. Fishery-induced demographic changes in the timing of spawning: consequences for reproductive success. Fish and Fisheries 10:283–304.

Tabelas

Tabela 1. Variação da fração de desova e da frequência de desova através dos métodos dos ovócitos hidratados (OH) e folículos pós-ovulatórios (FPO) para a baúna de fogo *L. alexandrei* durante o período de outubro de 2010 a março de 2011.

Meses	Total de fêmeas	n. de fêmeas OH	Fração de desova	Frequência de desova	n. de fêmeas FPO	Fração de desova	Frequência de desova
Out	7	0	0,00	0,00	1	0,14	7,00
Nov	11	3	0,27	3,66	5	0,45	2,20
Dez	13	4	0,30	3,25	4	0,30	3,25
Jan	30	12	0,40	2,50	9	0,30	3,33
Fev	55	38	0,69	1,44	15	0,27	3,66
Mar	21	18	0,85	1,16	3	0,14	7,00
Total	137	75	0,54	1,97	37	0,28	3,70

Tabela 2. Variação da fração de desova e frequência de desova através dos métodos dos ovócitos hidratados (OH) e folículos pós-ovulatórios (FPO) em classes de comprimento padrão (CP) para baúna de fogo *L. alexandrei* durante o período de outubro de 2010 a março de 2011.

CP (cm)	Total de fêmeas	n. de fêmeas OH	Fração de desova	Frequência de desova	n. de fêmeas FPO	Fração de desova	Frequência de desova
17-19	28	7	0,25	4,00	3	0,10	9,33
19-21	52	29	0,55	1,79	8	0,15	6,50
21-23	42	31	0,73	1,35	19	0,45	2,21
23-25	14	7	0,50	2,00	6	0,42	2,33
25-27	0	0	0,00	0,00	0	0,00	0,00
27-29	1	1	0,10	1,00	1	0,10	1,00
Total	137	75	0,54	1,97	37	0,28	3,70

Tabela 3. Classificação e caracterização microscópica do estágio de ovócitos hidratado (OH) e dos folículos pós-ovulatórios (FPO) nos ovários da baúna de fogo *L. alexandrei* durante o período de outubro de 2010 a março de 2011.

Estágios	Características microscópicas	Amplitude de diâmetro (µm)	Média±DP (µm)
Ovócito hidratado	Ovários com muitos ovócitos hidratados e sem presença de folículos pós-ovulatórios. Possibilidade de desova considerada iminente (< 12 h)	660,65 a 994,56	717,43±141,33
FPO Dia 0	Folículos pós-ovulatórios recentes (novos). Com forma irregular, camada granulosa espessa, lúmen preservado sem invasão de folículos. Desovas ocorreram em menos de 24 horas. Ovócitos hidratados ocorrem apenas ocasionalmente.	196,0 a 321,0	286,5±35,01
FPO Dia 1	Regressão dos folículos pós ovulatórios mostrando rápida degeneração, o lúmen já apresenta invasão generalizada dos folículos pós-ovulatórios e acamada granulosa bem fina. As desovas ocorreram há mais de 24 horas, porém em menor período que 48 horas.	87,0 a 186,0	151,0±25,22

Figuras

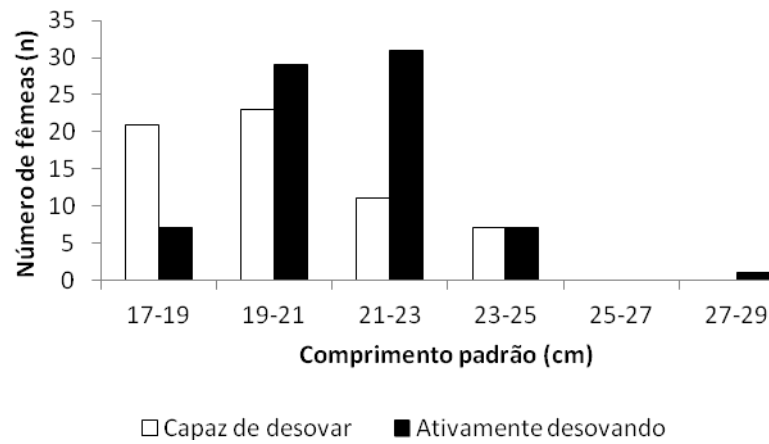


Figura 1. Número de fêmeas nas fases de maturidade sexual capaz de desovar e ativamente desovando em intervalo de classes de comprimento de 2 cm (comprimento padrão) para baúna de fogo *L. alexandrei* entre o período de outubro de 2010 a março de 2011 capturadas no litoral norte do Estado de Pernambuco (n=137).

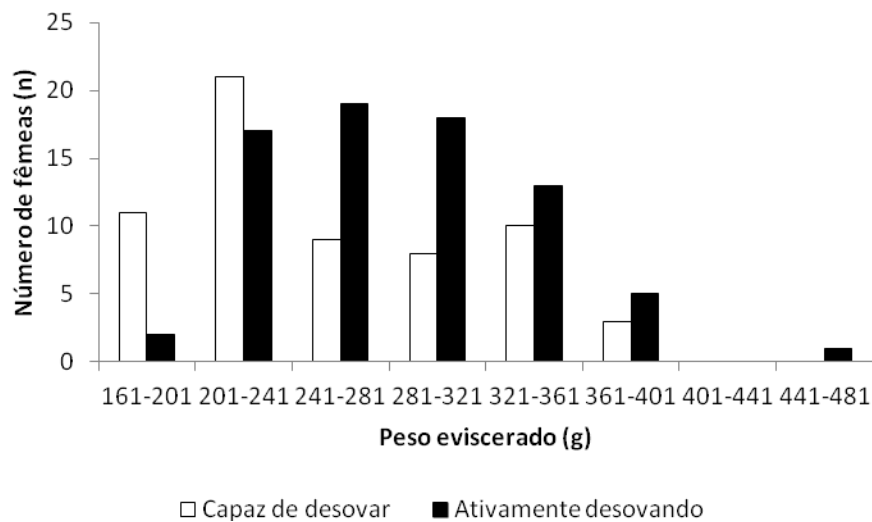


Figura 2. Número de fêmeas nas fases de maturidade sexual capaz de desovar e ativamente desovando em intervalo de classes de pesos de 40 g (peso eviscerado) para baúna de fogo *L. alexandrei* entre o período de outubro de 2010 a março de 2011 capturadas no litoral norte do Estado de Pernambuco (n=137).

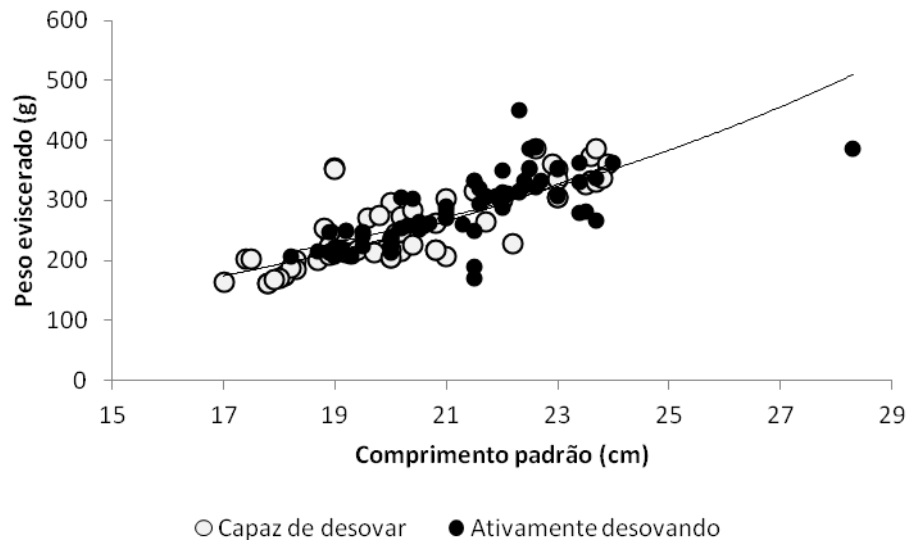


Figura 3. Regressão exponencial entre comprimento padrão e peso eviscerado de fêmeas nas fases de maturidade sexual capaz de desovar e ativamente desovando para baúna de fogo *L. alexandrei* entre o período de outubro de 2010 a março de 2011 capturadas no litoral norte do Estado de Pernambuco (n=137).

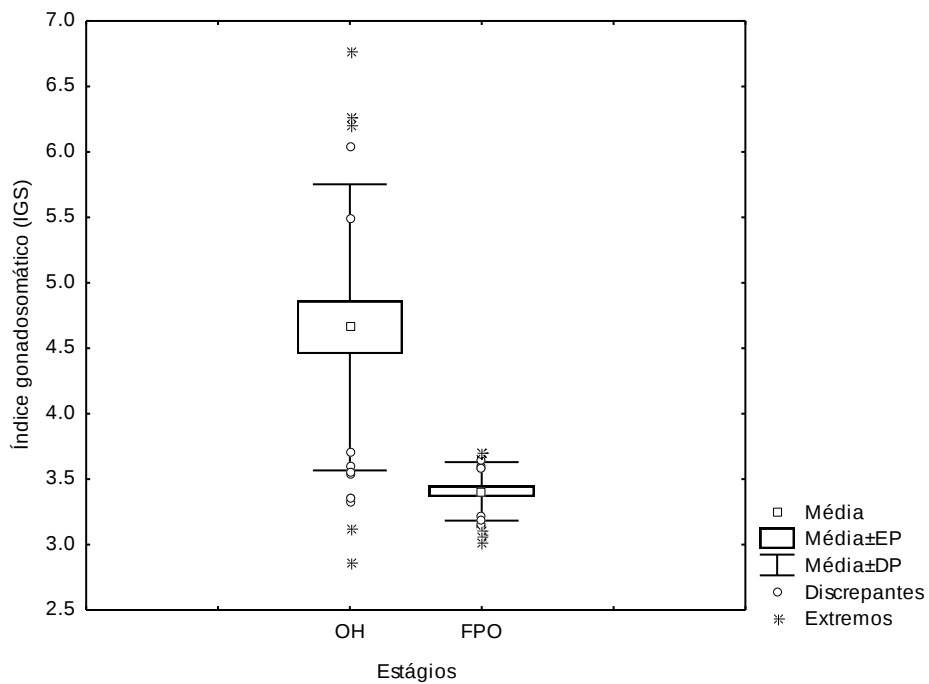


Figura 4. Variação do índice gonadosomático (IGS) para fêmeas exibindo ovócitos hidratados (OH) e folículos pós-ovulatórios (FPO) nos ovários para baúna de fogo *L. alexandrei* entre o período de outubro de 2010 a março de 2011 capturadas no litoral norte do Estado de Pernambuco (n=112).

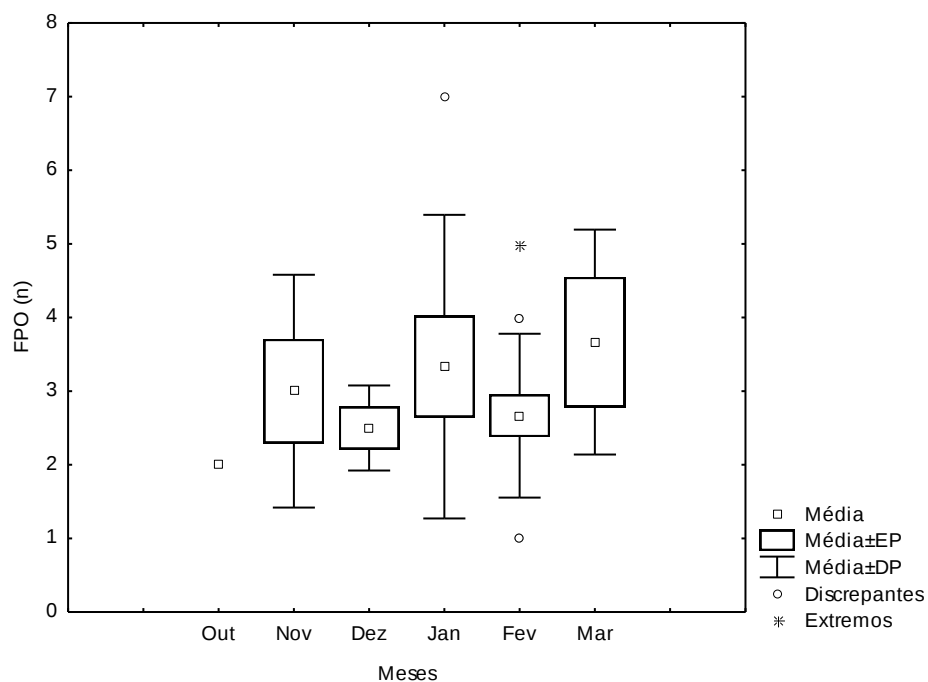


Figura 5. Variação média do número dos folículos pós-ovulatórios (FPO) nos ovários para baúna de fogo *L. alexandrei* entre o período de outubro de 2010 a março de 2011 capturadas no litoral norte do Estado de Pernambuco (n=37).

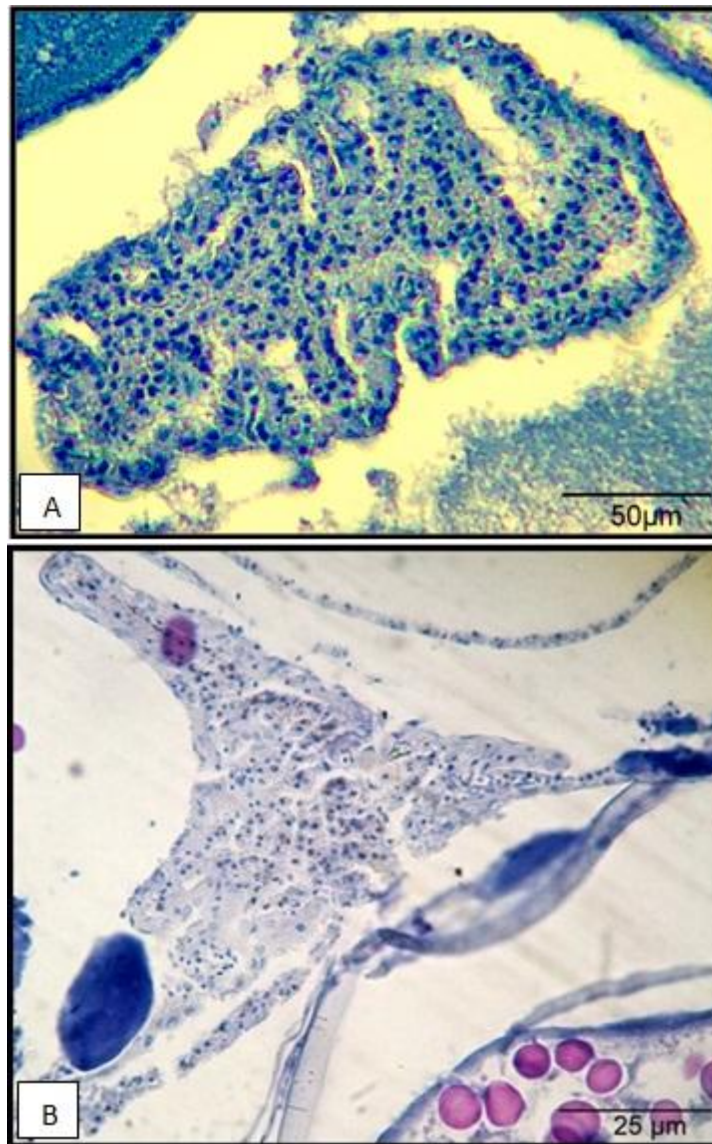


Figura 6. Características microscópicas de cortes histológicos dos ovários da baúna de fogo *L. alexandrei* capturadas no litoral norte do Estado de Pernambuco. (A) folículo pós-ovulatório (FPO 0-dia) no ovário de uma fêmea na fase de maturidade sexual capaz de desovar exibindo lúmen preservado e camada granulosa com borda larga. (B) folículo pós-ovulatório (FPO 1-dia) no ovário de uma fêmea na fase de maturidade sexual capaz de desovar, com o lúmen completamente invadido por folículos da camada granulosa.

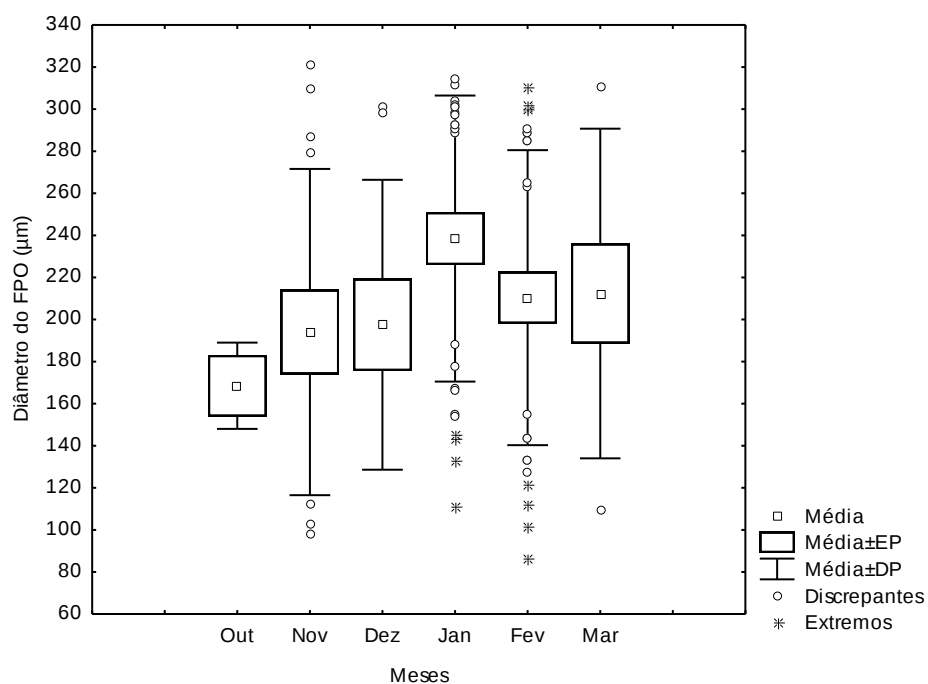
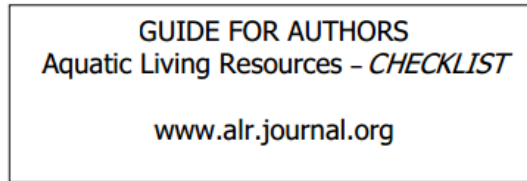


Figura 7. Variação média do diâmetro dos folículos pós-ovulatórios (FPO) nos ovários para baúna de fogo *L. alexandrei* entre o período de outubro de 2010 a março de 2011 (n=37).

Artigo científico a ser encaminhado a Revista [**Aquatic Living Resources**].

Todas as normas de redação e citação, deste capítulo, atendem as estabelecidas pela referida revista (em anexo).

4. 2.1- Normas da Revista [Aquatic Living Resources]



The following checklist is designed to help you and prepare your manuscript to 5 "Aquatic Living Resources" style and format.

Please provide a single Word DOC or RTF file (text, tables and legends of figures and figures) or a PDF file for the review process via email (see below). However, on acceptance, all illustrations (line drawings and photographs) could be submitted separately. 10 Number all pages. Use Times New Roman, space between lines: 1.5. Do not use line justification.

Title-Abstract Page

Title should be concise. Author(s): give complete first names (e.g. Arthur T. Dupont), and 15 the corresponding author's address, email, tel.

Abstract must be informative yet concise (no longer than 300 words), give essential information such as the purpose of the work, the data derived from it, and be intelligible without reference to the paper itself. Provide 5 keywords.

20

Figures

Authors have the opportunity to publish free of charge all the figures in colour on the

online version - avoid pale colours, e.g. yellow.

25 Use Arial for figures. Figures should be prepared at the size of a single column of 80 mm

wide or scheduled to be reduced to one column width. After reduction, the final height of

each individual character: Figure data, symbols and labelling should not be less than 2 mm.

Key should be inside the graph but avoid redundant keys printed on graph.

Avoid too many patterns on axes and lines too thin. Use of 3D graphs for 3 variables only.

30

Labels on axes should begin with a capital letter. Units follow in parentheses.

Multiplication factors are associated with the axis label not with the unit of measurement.

All maps and photomicrographs carry scale bars.

Do label your figures on front, upper right with the Authors' names and figure number.

35

Place the legends together on a separate page, not below a figure. Figure captions should

be brief and self-explanatory.

GUIDE FOR AUTHORS

Aquatic Living Resources – CHECKLIST

www.alr.journal.org ALR Guide for Authors 2

Digital images (on acceptance): encapsulated PostScript (eps) or Tag Image File (tif)

formats are acceptable if accessible by Adobe Photoshop, and MS Office files.

Resolutions at final size must be at least 300 dpi (dots per inch) for halftone, colours, and

5 1 000 dpi for line drawings or graphs.

Identify author source files in terms of figure number and format; please ensure this information is present in the filename, e.g. Dupont-fig1.tif

Do not present the same information in both a table and a figure. All figures (Fig. 3a) and

10 tables (Table 2) must be referred to in the text.

Do not underline any heading.

Commas are not used for numbers e.g. 30 000 and zeros precede decimals for numbers < 1

Spaces are used around signs of operation, and between numbers and units.

SI Units e.g. mg h⁻¹ 15 - Other Units e.g. nautical mile will be abbreviated nmi

Funding/support and role of sponsor - All financial and material support for the research

and the work should be clearly and completely identified in an Acknowledgement: design and

conduct of the study, collection, management, analysis etc.

20

Supplementary material (moving pictures, large tables, etc. could be published online

only on ALR website.

References

25 List in-text citations chronologically, then alphabetically for the same year.

Journal titles are abbreviated according to the List of Serial Title Word Abbreviations (ISO

4) published by the ISSN International Centre, 20 rue Bachaumont, F- 75002 Paris.

<http://www.issn.org>

30 References should be cited in the text, e.g. (Smith 1999; Martin 2005), and listed in alphabetical order in the reference list.

Journal articles:

Chae D.R., Pascoe S., 2005, Use of simple bioeconomic models to estimate optimal effort

levels in the Korean coastal flounder fisheries. *Aquat. Living Resour.* 18, 93-101.

35 Books:

Cressie N.A.C, 1993, *Statistics for spatial data*. Revised edition, New-York, Wiley.

Series in Probability and Mathematical Statistics.

DeAngelis D.L., Mooij W.M., Basset A., 2003, The importance of spatial scale in the modeling

of aquatic ecosystems. In: Seuront L., Strutton P.G. (Eds.) *Handbook of scaling methods in*

40 aquatic ecology. London, CRC Press, pp. 383-400.

Aquatic Living Resources

Brigitte Milcendeau, email: bmilcend@ifremer.fr

4.3 - Artigo científico III

Atresia folicular ovariana na baúna de fogo *Lutjanus alexandrei* Moura & Lindeman, 2007 (Perciformes: Lutjanidae)

Cezar A. F. Fernandes^{1,2}, Paulo G. V. de Oliveira¹, Danielle Viana¹, Fábio H. V. Hazin¹
& Paulo Travassos¹

¹Universidade Federal Rural de Pernambuco, Departamento de Pesca e Aquicultura, Laboratório de Ecologia Marinha, rua Dom Manoel de Medeiros s/n, Dois Irmãos, Recife, Pernambuco, Brasil. CEP: 52171-900. Fone: 55-81-33206511/Fax: 55-81-33206512.

²Universidade Federal do Piauí, Departamento de Ciências do Mar, Av. São Sebastião n. 2819, Reis Velloso, Parnaíba, Piauí, Brasil. CEP: 64.202-020. Fone 55-86-33235433
Autor correspondente e-mail: cezaraff@hotmail.com

Resumo

A atresia folicular ovariana é um processo muito comum nos peixes, a qual permite, através de uma reação de apoptose, que os ovócitos vitelogênicos remanescentes nos ovários sejam reabsorvidos após o período reprodutivo, fazendo com que parte dessa energia seja convertida em manutenção corporal e também em reserva energética para o crescimento dos ovócitos no próximo ciclo. Para os peixes que exibem um padrão de fecundidade indeterminado e desovas parceladas ao longo de uma longa estação reprodutiva, uma atresia generalizada é comumente observada no fim do período de desova. Este comportamento foi observado e caracterizado para a baúna de fogo *Lutjanus alexandrei* no litoral norte do Estado de Pernambuco (Brasil), incluindo uma descrição das fases de regressão e dos estágios de reabsorção dos ovócitos nos ovários. As amostras foram obtidas entre janeiro e outubro de 2011, quando 337 fêmeas provenientes da pesca com armadilhas (covo) foram coletadas. Uma variação sazonal na ocorrência das fases de regressão inicial, intermediária e final foi observada, com início em março e se estendendo até julho (maior predominância), mesmo período em que ocorreram as maiores prevalências de fêmeas atrésicas (94,4% em maio) e também uma alta intensidade relativa de atresia (75%-100% de maio a julho). A ocorrência de atresia ao longo de 5-7 meses indica que esta espécie exibe apenas um ciclo reprodutivo anual. Uma atresia generalizada nos ovários ($IRA > 50\%$ dos ovócitos) para *L. alexandrei* é um forte indicador de que as desovas cessaram ou, pelo menos, o potencial reprodutivo se reduz pela metade.

Palavras chaves: apoptose, atresia folicular, reabsorção, crescimento dos ovócitos.

1. Introdução

A atividade reprodutiva exige um custo energético, e os peixes são limitados a um período de tempo e disponibilidade de recursos direcionados para a produção de ovos, e nestes custos ainda se incluem crescimento, condição e sobrevivência (Roff, 1983). Em peixes teleósteos vários fatores têm sido identificados como causadores de atresia folicular, tais como mudanças de temperatura, inanição e estresse (Grande *et al.*, 2012). Os padrões de investimentos energéticos também sofrem influência espaço-temporal e de relação específica do estoque (Jorgensen *et al.*, 2008). A atresia é um processo regulador para manutenção da homeostase ovariana e do balanço entre o número e comprimento dos ovócitos e os recursos disponíveis para alocação de energia (Luckenbach *et al.*, 2008).

A reabsorção dos ovócitos via atresia folicular é um processo bastante comum e que têm um papel importante no reaproveitamento da energia investida no crescimento dos ovócitos durante a estação reprodutiva, para a manutenção corporal (Kjesbu *et al.*, 1991). Uma alta intensidade de atresia nos ovários é um forte indicador do fim de um período reprodutivo ou de um comportamento de omissão de desova (Kjesbu *et al.*, 2010, Rideout & Tomkiewicz, 2011). A atresia folicular também é uma importante ferramenta na identificação do padrão de crescimento dos ovócitos e de regulação da fecundidade (Hunter & Macewicz, 1985). Por estas razões, a atresia folicular nos ovários de peixes tem sido bastante investigada, com muitos estudos descrevendo seus processos morfofisiológicos e estimando as taxas de reabsorção dos ovócitos vitelogênicos (Hunter & Macewicz, 1985; Kjesbu *et al.*, 1991; Witthames & Walker, 1995; Karlou-Riga & Economidis, 1996; Miranda *et al.*, 1999; Witthames *et al.*, 2000, Hardardottir *et al.*, 2001; Kjesbu *et al.*, 2010; Skjaeraasen *et al.*, 2013).

Os peixes recifais exibem uma variedade de estratégias reprodutivas que vão desde o cuidado parental à desovas parceladas, com liberação dos ovos ao sabor das correntes (Wootton, 1994, Pandian, 2010). Os lutjanídeos apresentam comportamento de migração e agregação reprodutiva, além de fidelidade às áreas de desovas, onde permanecem por longos períodos durante a estação reprodutiva (Claro & Lindeman, 2004). Alguns padrões de crescimento dos ovócitos e de regulação da fecundidade para espécies de lutjanídeos indicam desenvolvimento assincrônico dos ovócitos e fecundidade do tipo indeterminada (Allen, 1987; Grimes, 1987, Brulé *et al.*, 2010). Contudo, apesar da existência de um grande número de publicações com relação ao

padrão de desenvolvimento dos ovócitos em lutjanídeos, algumas incertezas ainda persistem (Claro & Lindeman, 2004; Grandcourt *et al.*, 2006; Brulé *et al.*, 2010, Freitas, *et al.*, 2011). Por exemplo, é possível que algumas espécies de lutjanídeos do nordeste do Brasil apresentem dois ciclos reprodutivos durante o ano, como citado para o ariocó *Lutjanus synagris* (Ferreira *et al.*, 2004), porém não se pode provar ainda que um indivíduo possa exibir a condição de se recuperar para uma nova desova no mesmo ano.

Fernandes *et al.* (2012) reportou que a estação reprodutiva da baúna de fogo *Lutjanus alexandrei* se estende de setembro a abril, a partir de quando um grande número de indivíduos em regressão ou regeneração é observado, exibindo atresia dos ovócitos. Entretanto há ainda a necessidade de um maior detalhamento do padrão de regulação da atresia, caracterização das fases atrésicas e dos estágios de reabsorção dos ovócitos, além da estimativa da prevalência de atresia e da intensidade relativa da atresia.

Esta espécie é fauna acompanhante da pesca do saramunete *Pseudupeneus maculatus* na costa do Estado de Pernambuco, exibindo comportamento de agregação reprodutiva e, como outras espécies da família Lutjanidae, possui baixa capacidade de resiliência à pressão de pesca, além de ser uma espécie endêmica do Brasil (Newman, 2000; Fernandes *et al.*, 2012; Neubauer *et al.*, 2013). Sendo assim, um maior conhecimento acerca da estratégia reprodutiva, incluindo o padrão sazonal de regulação da atresia nos ovários, é crucial para uma estimativa mais acurada da fecundidade (redução por atresia) e, sobretudo, para a adoção de medidas de manejo e ordenamento pesqueiro visando à conservação da espécie.

2. Material e Métodos

2.1. Método de amostragem

Durante o período de janeiro a outubro de 2011, foram coletadas 337 fêmeas provenientes da pesca de armadilha (covo) no litoral norte do Estado de Pernambuco, Nordeste do Brasil, com uma média de 31 peixes amostrados por mês. O período da análise foi propositalmente escolhido levando-se em consideração a estação reprodutiva da espécie, reportada por Fernandes *et al.*, (2012), com prioridade amostral para o período em que os espécimes se encontravam na fase de maturidade sexual em regressão.

2.2. Procedimentos de laboratório

A biometria dos peixes foi realizada registrando-se o comprimento total (C_T) e o comprimento padrão (C_P) em centímetros e o peso total (P_T) e eviscerado (P_E) em gramas. Também foram obtidos os pesos das gônadas (P_G). Para verificar as fases de maturidade sexual, uma pequena secção da gônada foi coletada para análise histológica, passando por bateria de desidratação (álcool), diafanização (xilol), inclusão em parafina, seccionada em micrótomo (5 μ m) e corada em hematoxilina-eosina.

A caracterização microscópica das gônadas foi obtida através da chave de identificação das fases de maturidade sexual para esta espécie proposta por Fernandes *et al.*, (2012), adaptada de Brown-Peterson *et al.* (2011). As fases de maturidade sexual foram classificadas como seguem: imaturo, em desenvolvimento, capaz de desovar, ativamente desovando, em regressão e em regeneração. Como o objetivo do trabalho foi observar a prevalência e sazonalidade da fase de regressão, todas as outras fases foram agrupadas. Para a caracterização e identificação das fases em regressão, foram usadas as chaves propostas por Hunter & Mecevicz (1985) e Miranda *et al.* (1999), como seguem: (1) regeneração inicial, (2) regeneração intermediária e (3) regeneração final. Para classificação e identificação dos estágios de reabsorção dos ovócitos foram usadas as chaves proposta por Hunter & Macevicz (1985) e Grande *et al.* (2012), como seguem: (I) α -atresia (alfa); (II) β -atresia (beta); (III) γ -atresia (gama) e (IV) δ -atresia (delta).

2.3. Análise dos dados

O índice gonadosomático (I_{GS}) foi obtido a partir da equação proposta por Madock & Burton (1998), como segue: $I_{GS} = P_G/P_E * 100$, onde P_G é o peso da gônada em gramas (g), e P_E o peso eviscerado em gramas (g). O fator de condição foi estimado pela equação sugerida por Hardardottir *et al.* (2001), como segue: $K = P_T/C_T^3 * 100$, onde P_T é o peso total em gramas (g) e C_T o comprimento total em centímetros (cm). As variações do índice gonadosomático e do fator de condição foram testados durante todos os meses analisados através do teste não paramétrico de *Kruskal-Wallis* ($p < 0.05$).

A prevalência de atresia (PA) e a intensidade relativa de atresia (IRA) nos ovários foram estimadas através de metodologia proposta por Hardardottir *et al.* (2001), porém a estimativa de PA foi condicionada à seleção de fêmeas com $IRA > 50\%$ dos ovócitos em atresia. A prevalência de atresia é definida pela proporção de fêmeas observadas com ovócitos atrésicos em relação ao número total de fêmeas. A intensidade relativa de atresia é definida pelo número total de ovócitos atrésicos dividido pelo total de ovócitos (atrésicos e não atrésicos) na amostra, quando $PA > 0$. Esta última foi

estimada através de uma padronização de contagem de 100 ovócitos para cada fase de regressão (inicial, intermediária e final). Também foram estimadas *PA* e *IRA* para cada estágio de reabsorção dos ovócitos (alfa, beta, gama e delta).

Os diâmetros dos ovócitos em reabsorção para cada fase de regeneração foram medidos. Também foram mensurados os diâmetros dos ovócitos para cada estágio de reabsorção. A variação do diâmetro dos ovócitos das fêmeas em regeneração ao longo dos meses selecionados (março a outubro) também foi analisada e registrada de acordo com a presença ou não de atresia. O teste não paramétrico de *Kruskal-Wallis* ($p < 0.05$) foi usado para avaliar a variação do diâmetro dos ovócitos em regeneração ao longo dos meses analisados (Hardardottir *et al.*, 2001).

3. Resultados

Entre as 337 fêmeas analisadas, 30,9% (104 indivíduos) estavam em fase de regressão, enquanto que 69,1% (233 indivíduos) se encontravam em outras fases de maturidade sexual, as quais foram agrupadas (Fig. 1). O comprimento padrão (C_P) para todos os indivíduos, incluindo em regeneração e em todas as outras fases de maturidade sexual, variou entre 15,0 cm a 24,1 cm, enquanto que o peso eviscerado (P_E) variou entre 114,8 g e 411,0 g. As fêmeas em regressão apresentaram comprimento padrão variando entre 18,2 e 23,7 cm, e peso eviscerado entre 223,6 e 378,4g. Não houve diferença estatística significativa entre o comprimento padrão (C_P) e o peso eviscerado (P_E) para as fêmeas em fase de regressão e entre as outras fases de maturidade sexual (agrupadas) (*Mann-Whitney*, $p < 0.05$, $p = 0.932$, $p = 0,687$). A prevalência de atresia (*PA*) e a intensidade relativa de atresia (*IRA*) também não teve relação com o peso e o comprimento das fêmeas, não havendo diferença estatística significativa (*Kruskal-Wallis*, $p > 0.05$, $p = 0,324$).

As fêmeas em regressão inicial apresentaram de 50% a 65% dos ovócitos em reabsorção nos estágios α e β -atresia, exibindo também ovócitos ativos em estágios Vtg2 e Vtg3 (Tabela 1). Esta fase é um indicador do fim da estação reprodutiva e início do processo de reabsorção dos ovócitos remanescentes nos ovários (Fig. 2A). Neste momento, as gônadas ainda exibiram um considerável peso, entre 4,8 e 7,1g, mantendo o índice gonadosomático acima 2,3. Os ovócitos em α -atresia indicam o início da reabsorção da camada folicular via apoptose (Fig. 3, Tabela 2), caracterizando-se por apresentar corpo inteiro e preservado e diâmetro relativamente grande (em torno de 576 μ m). Nos ovócitos em estágio de β -atresia (Fig. 3) já é observada uma grande

redução no diâmetro do ovócito (cerca de 258 μm) (Tabela 2) e a sua decomposição é bastante acelerada, apresentando várias cavidades em forma de pequenos orifícios que indicam a reabsorção de vitelo.

A fase de regressão seguinte, a regressão intermediária, é caracterizada por um importante incremento no percentual de ovócitos atresícos (Fig. 2B), o qual varia de 66% a 90% dos ovócitos em reabsorção, com a presença de todos os estágios (α - β - γ - δ -atresia) e raros ovócitos em Vtg3. Esta fase apresenta uma redução no peso das gônadas, que variou de 3,6 e 4,5 g, e também numa redução dos valores do IGS, com média de 1,8. Os estágios de γ e δ -atresia são muito parecidos (Fig. 3), não sendo mais observada a forma de ovócito, sendo basicamente diferenciados pelo tamanho da estrutura celular. No caso de γ -atresia, a estrutura apresenta 1/3 do tamanho do ovócito e uma forma trapezoidal, enquanto que no estágio de δ -atresia o tamanho é bem mais reduzido, sendo, por isso, muito confundido com os estágios finais de reabsorção dos folículos pós-ovulatórios (FPO). Neste estágio, é observada uma coloração marrom-amarelada dos folículos, os quais permanecem por um maior período de tempo nos ovários.

Na fase de regressão final, a taxa de reabsorção dos ovócitos é bastante alta (Fig. 2C), variando de 91% a 100% dos ovócitos vitelogênicos, não havendo mais a presença de ovócitos em vitelogênese (Vtg1, Vtg2 e Vtg3). As gônadas exibem pesos bastante reduzidos, entre 1,9 e 2,2 g, e os valores de IGS situam-se em torno de 0,93. Esta fase precede a fase de regeneração.

Em relação à variação temporal da regressão nos ovários, que ocorreu de março a agosto (considerando agrupadas todas as fases de regressão), a prevalência de atresia (PA) apresentou uma tendência de aumento até maio (94,4%), a partir de quando os valores começaram a reduzir (Tabela 3). A intensidade relativa de atresia (IRA) neste mesmo período apresentou um incremento de 53% a 100%.

No que se refere ao IGS, os maiores valores ocorreram em março (1,6) e abril (1,5), seguidos de uma redução para valores em torno de 0,50 no período de maio a julho, com um leve incremento em sequência, chegando a 0,73 em outubro (Fig. 4). Através de teste estatístico os valores mais elevados do IGS (março e abril) diferem dos demais (Kruskal-Wallis, $p < 0.05$, $p = 0.0001$).

O diâmetro médio dos ovócitos em reabsorção também apresentou uma redução no período entre maio e julho (Fig. 5), com valores médios em torno de 506 μm nos meses de março e abril, e em torno de 287 μm em junho e julho, a partir de quando um novo incremento foi observado, alcançando uma média de 462 μm em outubro.

O fator de condição parece não interferir no processo atresico ao longo dos meses analisados, se mantendo acima de 1,5 em todo o período. O fator de condição não apresentou nenhuma relação significativa com o tamanho das fêmeas em regressão e das fêmeas em outras fases de maturidade sexual (Fig. 6). O diâmetro dos ovócitos parece ter uma influência no processo de atresia, uma vez que a reabsorção dos ovócitos apresentou um diâmetro limite de 679µm para a ocorrência ou não de atresia, a partir do qual os ovócitos remanescentes não mais apresentaram atresia (Fig. 7).

Ovócitos pré-vitelogênicos, em estágio de cortical alveolar e Vtg1 não foram observados sendo reabsorvidos nos ovários ao longo do período analisado, apenas ovócitos em estágios de vitelogênese Vtg2 e Vtg3 (Tabela 4). Os ovócitos em estágios Vtg3 apresentaram maior número e percentual de reabsorção α -atresia (99,6%), quando comparados com os ovócitos em estágio de Vtg2 (7,5%). A mesma variação se repete para os ovócitos em β -atresia, com Vtg3 (81,8%) e Vtg2 (18,2%). Os estágios de reabsorção em γ e δ - atresia foram apenas observados em ovócitos em Vtg3 (100%) (Tabela 4).

4. Discussão

Em peixes teleósteos, alguns fatores tem sido identificados como causadores de atresia folicular, tais como mudanças da temperatura da água, inanição e estresse (Kjesbu, 2009). A atresia folicular ocorre em todas as fases do ciclo reprodutivo, embora seja mais frequente durante o período de pós-desova (Miranda *et al.*, 1999). O padrão de regulação da intensidade relativa de atresia (IRA) nos ovários têm também apresentado variações sazonais com relação ao fator de condição, ao índice gonadosomático, à fase de maturidade sexual, às características específicas do estoque, e ao padrão de regulação de fecundidade (Hunter & Macevicz, 1985, Skjaeraasen *et al.*, 2013). Em peixes com padrão indeterminado de regulação da fecundidade e desovas parceladas, uma atresia generalizada é comumente observada no fim da estação reprodutiva (Grande *et al.*, 2012). Para a baúna de fogo *Lutjanus alexandrei* foram observadas fêmeas exibindo uma $IRA > 50\%$ dos ovócitos a partir do mês de março, indicando o fim da estação reprodutiva e o início do período de regressão, que se estendeu até agosto.

Isto não é observado em peixes com padrão determinado de regulação de fecundidade e desova total, já que uma atresia generalizada nestes casos está mais associada a um comportamento de omissão de desova (Rideout, 2005) e a intensidade

relativa de atresia nos ovários é inferior a 50% dos ovócitos (Jorgensen *et al.*, 2006). Adicionalmente uma baixa a moderada IRA (1-29%) nos ovários de peixes com padrão de fecundidade determinado ocorre em fêmeas com baixo fator de condição no período antes do período de desova ($PA= 40\%$), indicando que estas fêmeas tiveram dietas insuficientes e não poderiam participar da estação reprodutiva. Assim, uma vez iniciado o período de desova, a presença de atresia nos ovários se reduz significativamente ($PA= 16\%$) (Hardardottir *et al.*, 2001).

A sazonalidade da ocorrência de atresia nos ovários para peixes com fecundidade determinada exerce uma influência muito forte na ocorrência de processos atrésicos nos ovários (Zudaire *et al.*, 2013). Sendo assim, uma acumulação prévia de reservas energéticas antes do período de desova é fundamental para manutenção do número de ovos a serem desovados na estação reprodutiva (Hardardottir *et al.*, 2001). Assim, os processos de atresia parecem ocorrer quando há baixas condições nutricionais. É fundamental assim, um elevado índice de ingestão alimentar antes do observado período reprodutivo uma vez que o tempo requerido para o crescimento dos ovócitos durante a vitelogênese é longo (~180 dias) (Kjesbu, 1994, Gantias, 2009). Este tipo de estratégia é conhecido como “*capital breeders*”, ou seja, aqueles que exibem baixo índice de ingestão alimentar durante o período de desova (Kennedy *et al.*, 2010). Desta forma, os ovócitos que não atingirem o diâmetro máximo ao final da fase de maturação dos ovócitos, irão sofrer processos atrésicos (Skjaeraasen *et al.*, 2010).

Os peixes com fecundidade indeterminada apresentam um recrutamento contínuo dos ovócitos e comportamento de múltiplas desovas (Gantias *et al.*, 2012). Esta estratégia reprodutiva já foi observada para *L. alexandrei* (Fernandes *et al.*, 2012). Nestes casos, para atender o crescimento contínuo dos ovócitos há uma necessidade de reposição constante de energia ao longo da estação reprodutiva. Esta energia é obtida através de alimentação regular durante a atividade reprodutiva, estratégia comum para os peixes denominados “*income breeders*” (Kennedy *et al.*, 2010). O fator de condição não apresentou relação com aumento ou redução da IRA em *Lutjanus alexandrei* no presente trabalho, se mantendo com valores elevados (acima de 1,5), não havendo também diferença significativa par o fator de condição entre fêmeas exibindo atresia de ovócitos nos ovários e fêmeas sem atresia.

A atresia folicular ovariana em *L. alexandrei* teve início em março e apresentou um incremento significativo na IRA até o mês de julho (chegando aos 100%). Neste mesmo período também foi observado um aumento na ocorrência de fêmeas em

regeneração média e final, caracterizadas também pelo aumento da prevalência de ovócitos em todos os estágios de atresia (α - β - γ - δ -atresia). O índice gonadosomático exibiu também uma redução significativa durante o período de março a julho, ocorrendo igualmente uma redução no diâmetro médio da cohorte líder dos ovócitos atrésicos. Skjaeraasen *et al.* (2013) reportaram para o bacalhau *Gadus morhua*, embora uma espécie com fecundidade determinada, uma importante relação entre o diâmetro médio dos ovócitos e a ocorrência de atresia nos ovários. Segundo estes autores, a regulação da fecundidade durante a estação reprodutiva está diretamente relacionada ao tamanho, peso, idade e estado nutricional dos indivíduos. Eles observaram ainda a taxa de crescimento dos ovócitos (3,8 μ m/dia) e quando estes ovócitos não atingiram um diâmetro médio de 800 μ m, um processo de atresia generalizada foi observado (Skjaeraasen *et al.*, 2013). Um padrão similar foi encontrado para *L. alexandrei*, que apresentou uma faixa limite de diâmetro médio dos ovócitos de 679 μ m, a partir do qual não ocorreram ovócitos atrésicos.

A prevalência de atresia (PA) e a intensidade relativa de atresia (IRA) não apresentaram relação com o peso e o comprimento das fêmeas da baúna de fogo *L. alexandrei*. O mesmo foi observado por Hardardottir *et al.* (2001) para o bacalhau, que consideraram ainda que a oportunidade de alimentação durante a vitelogênese exerce um maior influência na atresia. Um aumento generalizado da IRA(>50%) em *L. alexandrei* indica uma maior correlação com fim da estação reprodutiva e aumento no número de ocorrência de fêmeas em fase de regressão. Entretanto, devido ao fato de que esta espécie exibe desovas parceladas em uma estendida estação reprodutiva, que se inicia em setembro e segue até o fim de abril (Fernandes *et al.*, 2012), combinações de variadas fases de maturidade sexual ao longo do ano e dos picos de maior intensidade reprodutiva indicam a possibilidade de dois ciclos anuais. Por outro lado, um período sazonal visivelmente claro para ocorrência de fêmeas em fase de regressão no presente trabalho, indicam, também, um período de baixíssima ocorrência de atividade reprodutiva e aumento da intensidade relativa de atresia (IRA).

Nos peixes com fecundidade indeterminada, os processos atrésicos generalizados observados em períodos de alta atividade reprodutiva podem indicar um comportamento de omissão da estação de desova (Rideout, 2005) e que também não foi possível o crescimento dos ovócitos a uma taxa que permita atingir o diâmetro máximo necessário para a desova. Ainda, câmbios energéticos, tais como redução na abundância de dieta, ou variação na composição da dieta pode influenciar na taxa de atresia. Para o

bacalhau *G. morhua*, que teve mudança na dieta principal (capelin) para a alimentação à base de camarões, observou-se um maior percentual de fêmeas exibindo processo de omissão de desova (Skjaeraasen *et al.*, 2013). Portanto, para os peixes que exibem alimentação contínua durante a estação reprodutiva, uma redução na eficiência alimentar pode resultar em interrupções na produção de ovócitos através de atresia.

Como já observado para outros lutjanídeos no Nordeste do Brasil, tais como *Lutjanus synagris*, *L. analis*, *L. jocu*, *Ocyurus chrysurus* e *Romboplites aurorubens*, altas prevalências de fêmeas atrésicas exibindo alta IRA ocorrem ao final da estação reprodutiva (Ferreira *et al.*, 2004; Freitas *et al.*, 2011). O que também foi observado para baúna de fogo *L. alexandrei* no presente estudo. Embora o padrão de recrutamento dos ovócitos destas espécies mencionadas seja contínuo, uma sazonalidade marcada no aumento da ocorrência de fêmeas em regressão (5-7 meses) indica que a vitelogênese não pode ser reiniciada rapidamente para permitir um novo ciclo reprodutivo no mesmo ano, mesmo sabendo-se que a velocidade de crescimento dos ovócitos em condições de águas quentes pode ser acelerada por conta do alto metabolismo (Ganias *et al.*, 2011).

5. Conclusão

Um período sazonal claramente visível na ocorrência de fêmeas exibindo atresia generalizada ($IRA > 50\%$) indica uma redução na intensidade reprodutiva e que os ovócitos vitelogênicos não desovados ao longo da estação reprodutiva são todos convertidos em reserva energética para o crescimento de ovócitos do próximo ciclo reprodutivo. Uma fase distinta de regressão dos ovócitos, a qual se desenvolve em intervalo de tempo razoavelmente longo (5 a 7 meses), impede a ocorrência da produção de ovócitos para um novo ciclo de vitelogêneses no mesmo ano.

6. Literatura citada

- Allen, G. R. 1987. Synopsis of the circumtropical fish genus *Lutjanus* (Lutjanidae). In: J.J. Polovina and S. Ralston (eds.) Tropical snappers and groupers: biology and fisheries management. Ocean Resour. Mar. Policy Ser. Westview Press, Inc., Boulder and London.
- Brown-Peterson, N. J., D. M. Wyanski, F. Saborido-Rey, B. J. Macewicz, & S. K. Lowerre-Barbieri. 2011. A standardized terminology for describing reproductive development in fishes. Marine and Coastal Fisheries: Dynamics, Management, and Ecosystem Science [online serial] 3:52–70.
- Brulé, T.; Colás-Marrufo, T.; Perez-Diaz, E.; Sámano-Zapata, J. 2010. Red snapper reproductive biology in southern Gulf of Mexico. Transactions of American Fisheries Society, 139:957, doi:10.1577/T09-125.1.

- Claro, R.; Lindeman, K. C. 2004. Biología y manejo de los pargos (Lutjanidae) en el Atlántico occidental. Instituto de Oceanología, Instituto de Geofísica y Astronomía, Ministerio de Ciencia, Tecnología y Medio Ambiente, La Habana, 472p.
- Fernandes, C. A. F., Oliveira, P. G. V. de, Travassos, P. E. P. F. & F. H. V. Hazin. Reproduction of the Brazilian snapper, *Lutjanus alexandrei* (Moura & Lindeman, 2007) (Perciformes: Lutjanidae), off the northern coast of Pernambuco, Brazil. Neotropical Ichthyology, 10(3): 587-592.
- Ferreira, B.P.; Rezende, S.M.; Teixeira, S.F.; Frédou, T; Duarte, Y.F. 2004. In: Lessa. R.P.; Nóbrega, M.F.de; Bezerra Júnior, J.L. Dinâmica de populações e avaliações dos estoques dos recursos pesqueiros da região Nordeste. REVIZEE (Programa de avaliação sustentável dos recursos vivos da Zona Econômica Exclusiva do Brasil). Vol. II. Recife 246p.
- Freitas, M.O., R.L. de Moura, R.B. Francini-Filho & C.V. Minte-Vera. 2011. Spawning patterns of commercially important reef fish (Lutjanidae and Serranidae) in the tropical western South Atlantic. Scientia Marina, 75(1): 135-146.
- Ganias, K. 2009. Linking sardine spawning dynamics to environmental variability. Estuarine, Coastal, and Shelf Science, 84:402-408.
- Ganias, K., C. Nunes, T. Vavalidis, M. Rakka, & Y. Stratoudakis. 2011. Estimating oocyte growth rate and its potential relationship to spawning frequency in teleosts with indeterminate fecundity. Marine and Coastal Fisheries: Dynamics, Management, and Ecosystem Science [online serial] 3:119-126.
- Ganias, K. 2012. Thirty years of using the postovulatory follicles method: overview, problems and alternatives. Fisheries Research, 117: 63-74.
- Grande, M., Murua, H., Zudaire, I. & M. Korta. 2012. Oocyte development and fecundity type of skipjack, *Katsuwonus pelamis*, in the Western Indian Ocean. Fisheries Research, 73: 117-125.
- Grandcourt, E.M., AL Abdessalaam, T.Z., Francis, F., 2006. Age, growth, mortality and reproduction of the blackspot snapper, *Lutjanus fulviflamma* (Forsskal, 17750, in the southern Arabian Gulf. Fisheries Research, 78: 203-210.
- Grimes, C.B. 1987. Reproductive biology of the Lutjanidae: a review. p. 239-294. In: J. J. Polovina and S. Ralston (eds.) Tropical snappers and groupers: biology and fisheries management. Ocean Resour. Mar. Policy Ser. Westview Press, Inc., Boulder and London.
- Hardardottir, K., Kjesbu, O.S., Marteinsdottir, G. 2001. Relationship between atresia, fish size and condition in Icelandic cod (*Gadus morhua* L.). ICES CM2001/J:19.
- Hunter, J.R., Macewicz, B.J., 1985. Rates of atresia in the ovary of captive and wild northern anchovy, *Engraulis mordax*. Fish. Bull. 83, 119-136.
- Jørgensen, C., B. Ernande, Ø. Fiksen, & U. Dieckmann. 2006. The logic of skipped spawning in fish. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 63:200-211.
- Jorgensen, C., E. S. Dunlop, A. Fruga, R. Opdal, & Ø. Fiksen. 2008. The evolution of spawning migrations: state dependence and fishing-induced changes. Ecology, 89:3436-3448.
- Karlou-Riga, C., Economidis, P.S., 1996. Ovarian atretic rates and sexual maturity of European horse mackerel, *Trachurus trachurus* (L.), in the Saronikos Gulf (Greece). Fishery Bulletin 94, 66-76.
- Kennedy, J., Skjæraasen, J.E., Nash, R.D.M., Thorsen, A., Slotte, A., Hansen, T., Kjesbu, O.S., 2010. Do capital breeders like Atlantic herring (*Clupea harengus*) exhibit sensitive periods of nutritional control on ovary development and fecundity regulation? Can. J. Fish. Aquat. Sci. 67, 16-27.

- Kjesbu, O.S., Klungsøyr, J., Kryvi, H., Witthames, P.R., Walker, M.G., 1991. Fecundity, atresia, and egg size of captive Atlantic cod (*Gadus morhua*) in relation to proximate body composition. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 48, 2333–2343.
- Kjesbu, O.S., 1994. Time of start spawning in Atlantic cod (*Gadus morhua*) females in relation to vitellogenic oocyte diameter, temperature, fish length and condition. *J. Fish Biol.* 45, 719–735.
- Kjesbu, O.S., 2009. Applied fish reproductive biology: contribution of individual reproductive potential to recruitment and fisheries management. In: Jakobsen, T., Fogarty, M.J., Megrey, B.A., Moksness, E. (Eds.), *Fish Reproductive Biology: Implications for Assessment and Management.*, first ed. Wiley-Blackwell, Chichester, U.K, pp. 293–332.
- Kjesbu, O.S., Fonn, M., Gonzáles, B.D., Nilsen, T., 2010. Stereological calibration of the profile method to quickly estimate atresia levels in fish. *Fish. Res.* 104, 8–18.
- Luckenbach, J., Iliev, D., Goetz, F., Swanson, P., 2008. Identification of differentially expressed ovarian genes during primary and early secondary oocyte growth in coho salmon, *Oncorhynchus kisutch*. *Reproductive Biology and Endocrinology* 6, 2–16.
- Maddock, D. M. & M. P. Burton. 1998. Gross and histological of ovarian development and related condition changes in American plaice. *Journal of Fish Biology*, 53: 928-944.
- Miranda, A. C. L., N. Bazzoli, E. Rizzo & Y. Sato. 1999. Ovarian follicular atresia in two teleost species: a histological and ultrastructural study. *Tissue & Cell*, 31 (5) 480–488.
- Neubauer, P., Jensen, O.P., Hutchings, J.A. & Baum, J.K. 2013. Resilience and Recovery of Overexploited Marine Populations. *Science*, 340 (6130): 347-349.
- Newman, S. J.; Cappo, M.; Williams, D. McB. 2000. Age, growth and mortality of the stripey, *Lutjanus carponotatus* (Richardson) and the brown-stripe snapper, *L. vita* (Quoy and Gaimard) from the central Great Barrier Reef, Australia. *Fisheries Research*, 48: 263-275.
- Pandian, T. J. 2010. *Sexuality in fishes*. Published by Science Publishers, P.O. Box 699, Enfield, NH 03748, USA.
- Rideout, R. M., G. A. Rose & M. P. M. Burton. 2005. Skipped spawning in female iteroparous fishes. *Fish and Fisheries*, 6:50–72.
- Rideout, R. M., & J. Tomkiewicz. 2011. Skipped spawning in fishes: more common than you might think. *Marine and Coastal Fisheries: Dynamics, Management, and Ecosystem Science* [online serial] 3:176–189.
- Roff, D. A. 1983. An allocation model of growth and reproduction in fish. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 40:1395–1404.
- Skjæraasen, J.E., Nash, R.D.M., Kennedy, J., Thorsen, A., Nilsen, T., Kjesbu, O.S., 2010. Liver energy, atresia and oocyte stage influence fecundity regulation in Northeast Arctic cod. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 404, 173–183.
- Skjæraasen, J.E., Korsbrekke, K., Kjesbu, O.S., Fonn, M., Nilsen, T., Nash, R.D.M. 2013. Size-, energy- and stage-dependent fecundity and the occurrence of atresia in the Northeast Arctic haddock *Melanogrammus aeglefinus*. *Fish. Res.* 138, 120–127.
- Witthames, P.R., Greer Walker, M., 1995. Determinacy of fecundity and oocyte atresia in sole (*Solea solea*) from the Channel, the North Sea and the Irish Sea. *Aquat. Living Resour.* 8, 91-109.
- Witthames, P.R., Greenwood, L., Lyons, B., 2000. Ovarian atresia in *Solea solea* (L.). In *Proceedings of the Sixth International Symposium on the Reproductive Physiology of Fish* (B. Norberg, O.S. Kjesbu, G.L. Taranger, E. Andersson & S.O. Stefansson, eds). John Grieg AS, Bergen, Norway, pp.106.

Wootton, R. J. 1994. Introduction: tactics and strategies in fish reproduction. Pages 1–12 in G. W. Potts and R. J. Wootton, editors. Fish reproduction: strategies and tactics. Academic Press, London.

Zudaire, I., Murua, H., Grande, M., Korta, M., Arrizabalaga, H., Areso, J.J., Delgado-Molina, A., 2013. Fecundity regulation strategy of the yellowfin tuna (*Thunnus albacares*) in the Western Indian Ocean. Fish. Res., 138, 80–88.

Tabelas

Tabela 1. Caracterização das fases de regeneração inicial, intermediária e final dos ovários da baúna de fogo *Lutjanus alexandrei*.

Fases atrésicas dos ovários	Características microscópicas	IGS	Peso da Gônada
(I) Regressão inicial (Atresia 4)	De 50% a 65% de presença de ovócitos vitelogênicos em α e β -atresia, com alguns ovócitos em Vtg2 e Vtg3	2,37 $\pm$ 0.32	4,86-7,61 g
(II) Regressão intermediária (Atresia 5)	De 66% a 90%) de presença de ovócitos vitelogênicos em α , β e γ -atresia, com raros ovócitos em Vtg3	1,84 $\pm$ 0.49	3,63-4,58 g
(III) Regressão final (Atresia 6)	De 91% a 100% de presença de ovócitos vitelogênicos em α , β , γ e δ -atresia e apenas ovócitos pré-vitelogênicos	0,93 $\pm$ 0.76	1,96-2,27 g

Tabela 2. Caracterização dos estágios de reabsorção dos ovócitos nos ovários da baúna de fogo *Lutjanus alexandrei*.

Estágios atrésicos dos ovócitos	Características microscópicas
α -atresia	O ovócito ainda permanece inteiro e preservado, sendo reabsorvida toda a camada folicular. O núcleo, a zona radiata e a teca começam a sofrer processo de fagocitose através da ação dos linfócitos e hematócitos. Diâmetro do folículo vitelogênico (DFV): 576,92 $\pm$ 84,61 μ m (média $\pm$ desvio padrão).
β -atresia	A decomposição do ovócito já é bastante acelerada sendo observada uma aceleração na reabsorção da estrutura do ovócito, porém o corpo do ovócito ainda tem forma preservada, com tamanho reduzido ($\sim$ 2/3). Apresenta vários grânulos de vitelo aglutinados formando uma massa amorfa devido a processo de reabsorção. DFV: 258,36 $\pm$ 138,20 μ m.
γ -atresia	A reabsorção está praticamente no final, os folículos atrésicos são bastante reduzidos em relação ao estágio anterior (beta). O ovócito está todo deformado com formato irregular e tamanho muito pequeno ($\sim$ 1/3), e apresenta poucas estruturas celulares ainda em reabsorção. DFV: 193,89 $\pm$ 78,46 μ m.
δ -atresia	O ovócito foi completamente desintegrado, restando apenas poucos folículos, muito parecido com FPO, apresentam uma coloração marrom-amarelado, e podem permanecer por longos períodos. DFV: 107,21 $\pm$ 28,73 μ m.

Tabela 3. Prevalência de atresia (PA) e intensidade relativa de atresia (IRA) nos ovários da baúna de fogo *Lutjanus alexandrei* durante o período de janeiro a outubro de 2011.

Meses	Fêmeas não atresicas (n)	Fêmeas atresicas (n) (IRA>50%)	Total	PA (>50% IRA)	IRA
Janeiro	37	0	37	0,0%	<50%
Fevereiro	65	0	65	0,0%	<50%
Março	21	11	32	34,4%	53-68%
Abril	27	8	35	22,8%	64-72%
Maio	2	34	36	94,4%	75-94%
Junho	7	23	30	76,7%	71-100%
Julho	12	13	25	52,00%	78-100%
Agosto	17	5	22	59,09%	82-100%
Setembro	21	5	26	19,23%	74-100%
Outubro	24	5	29	17,24%	87-100%
Total	233	104	337	30,86%	<50%-100%

Tabela 4. Prevalência de atresia (PA) dos estágios de reabsorção dos ovócitos nos ovários da baúna de fogo *Lutjanus alexandrei* durante o período de março a outubro de 2011.

Estágios dos ovócitos	α -atresia (n)	PA α -atresia (%)	β -atresia (n)	PA β -atresia (%)	γ - δ -atresia (n)	PA γ - δ -atresia (%)
Pré-Vit.	30	0	30	0	30	0
CA	30	0	30	0	30	0
Vtg1	30	0	30	0	30	0
Vtg2	30	7,45	30	18,21	30	0
Vtg3	30	92,55	30	81,79	30	100
Total	150	100	150	100	150	100

Figuras

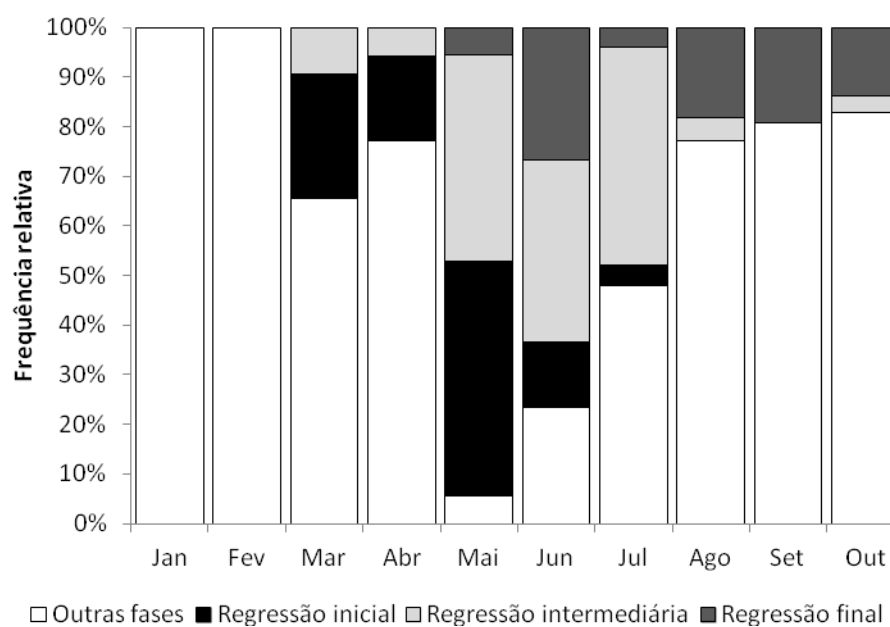


Figura 1. Frequência relativa das fases de regressão (inicial, intermediária e final) e outras fases de maturidade sexual (agrupadas) da baúna de fogo *Lutjanus alexandrei* durante o período de janeiro a outubro de 2011.

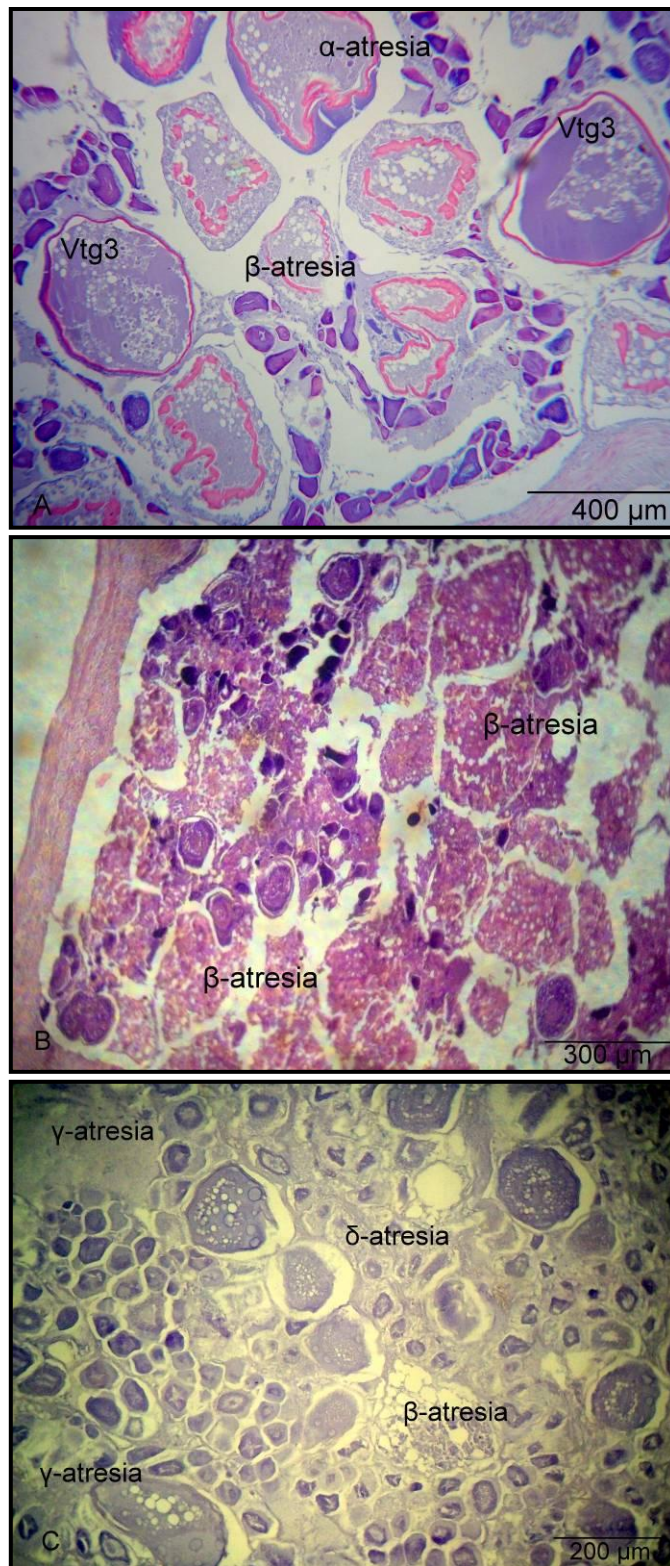


Figura 2. (A) Corte histológico de uma fêmea em fase de regeneração inicial exibindo ovócitos em estágios α -atresia e β -atresia de reabsorção conjuntamente com ovócitos em Vtg3. (B) fêmea em fase de regeneração intermediária com vários ovócitos em estágios β -atresia de reabsorção. (C) fêmea em fase de regeneração final os estágios de reabsorção dos ovócitos (β - γ e δ -atresia), sem presença de ovócitos em Vtg3.

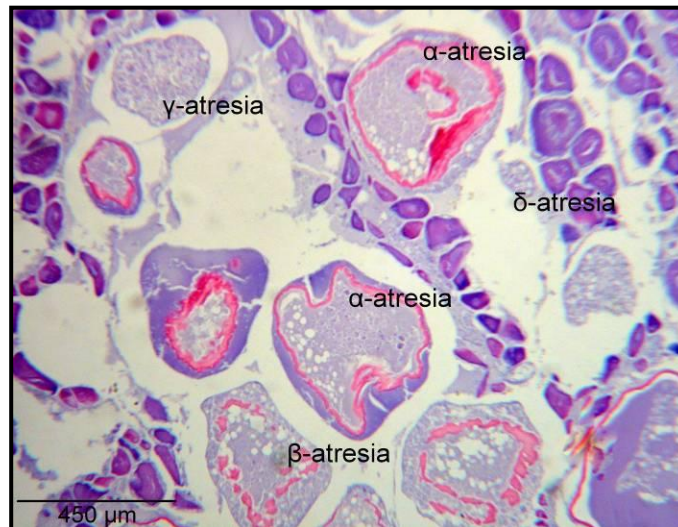


Figura 3. Corte histológico de uma fêmea da baúna de fogo *Lutjanus alexandrei* exibindo ovócitos em estágios α -atresia, β -atresia, γ -atresia e δ -atresia de reabsorção.

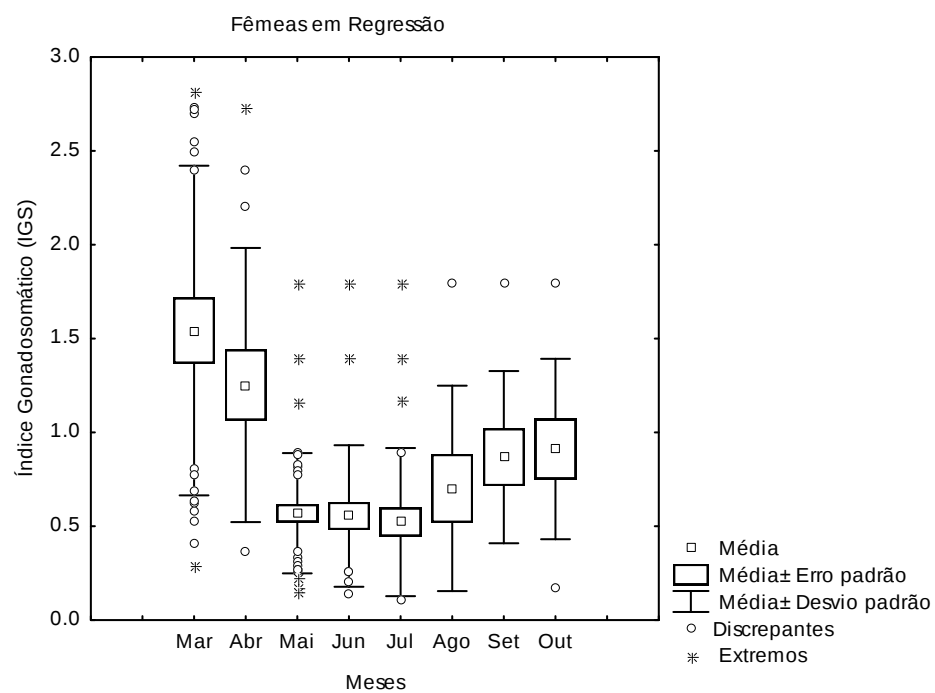


Figura 4. Variação do Índice Gonadosomático (IGS) das fêmeas em regressão da baúna de fogo *Lutjanus alexandrei* durante o período de março a outubro de 2011 (n=104).

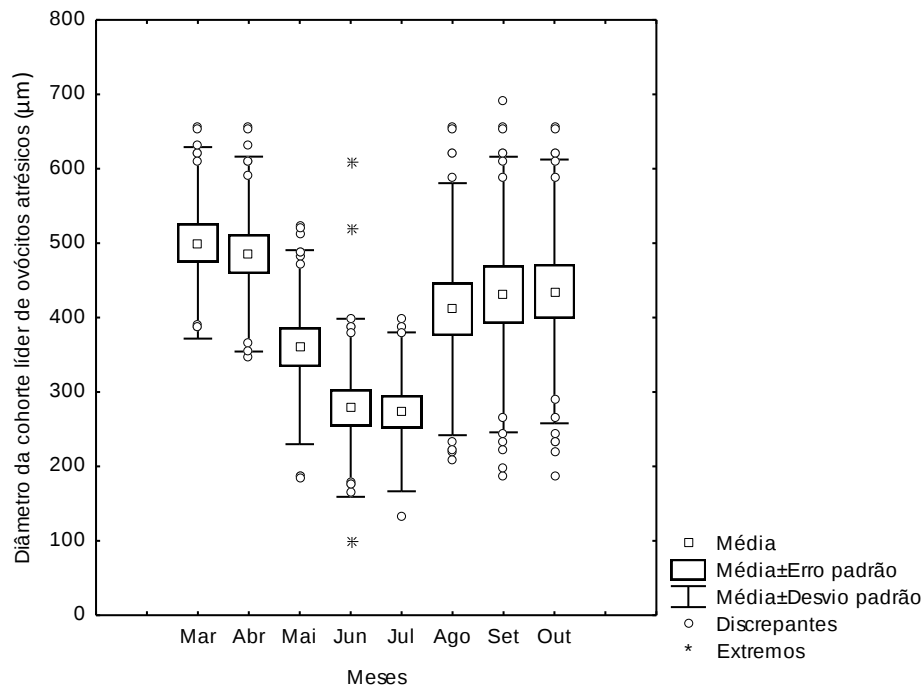


Figura 5. Variação do diâmetro da cohorte líder dos ovócitos atresícos em reabsorção das fêmeas em regressão da baúna de fogo *Lutjanus alexandrei* durante o período de março a outubro de 2011 (n=104).

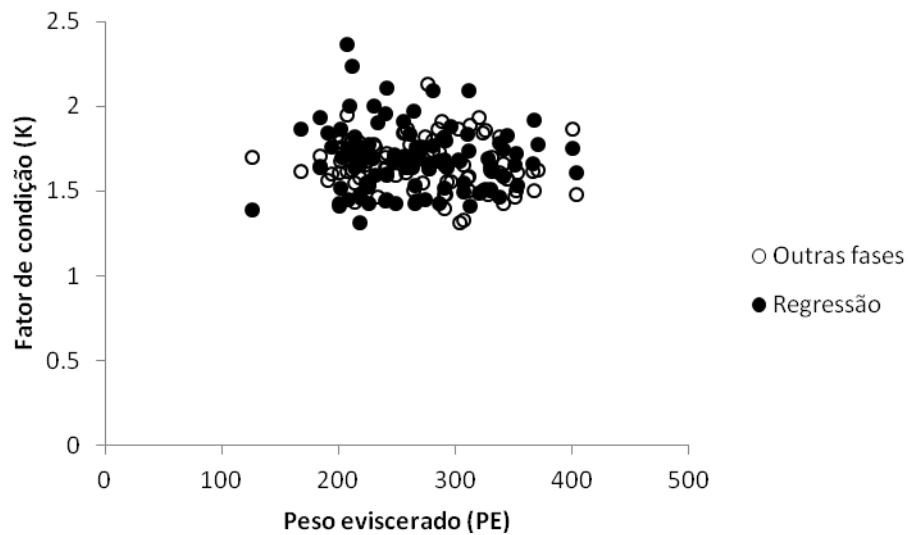


Figura 6. Relação entre o fator de condição (K) e o peso eviscerado (P_E) das fêmeas em fase de regressão e fêmeas em outras fases de maturidade sexual (agrupadas) da baúna de fogo *Lutjanus alexandrei* (n=337).

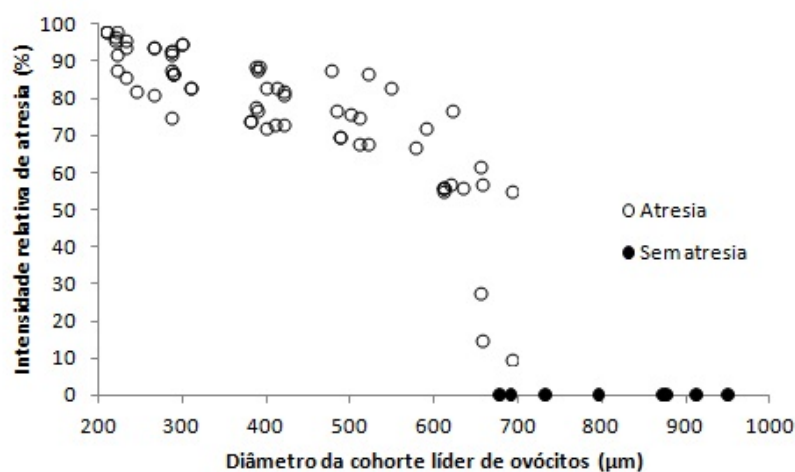


Figura 7. Relação entre intensidade relativa de atresia (*IRA*) e o diâmetro médio da cohorte líder dos ovócitos das fêmeas em fase de regressão da baúna de fogo *Lutjanus alexandrei* (n=60).

Artigo científico a ser encaminhado a Revista [**Neotropical Ichthyology**].

Todas as normas de redação e citação, deste capítulo, atendem as estabelecidas pela referida revista (em anexo).

4. 3.1- Normas da Revista [Neotropical Ichthyology]



ISSN 1679-6225 printed version
ISSN 1982-0224 online version

INSTRUCTIONS TO AUTHORS

- [Scope and policy](#)
- [Submission of manuscripts](#)
- [Form and preparation of manuscripts](#)
- [Further information](#)

Scope and policy

The journal Neotropical Ichthyology publishes original articles on Neotropical freshwater and marine fish in the areas of Biology, Ecology, Ethology, Genetics and Molecular Biology, Physiology, and Systematics.

Submitted manuscripts must be relevant contributions within their specific research area and must provide clear theoretical foundations of the subject, description of the objectives and / or hypotheses under consideration, in addition to sampling and analytical designs consistent with the proposal. Descriptive original works of high quality and relevance will be considered for publication. Casual observations, scientific notes or studies merely descriptive not associated with relevant theoretical issues will not be considered.

Editor and Section Editor of the area will evaluate the submitted manuscript to determine if its content is suitable for publication in the journal Neotropical Ichthyology. The Journal is open for submissions to all researchers on Neotropical ichthyofauna. Payment of publication costs may be required if none of the authors is a member of the Brazilian Society of Ichthyology.

Submission of manuscripts

Manuscripts must be submitted as digital files at <http://mc04.manuscriptcentral.com/ni-scielo>

With each new *manuscript* submission, *authors* must

include a cover letter with a statement that it constitutes original research and is not being submitted to other journals.

In multi-authored papers, author responsible for submission must declare in the cover letter that all co-authors are aware and agree with the submission.

All co-authors and respective e-mails must be registered in the appropriate forms along with manuscript submission.

During the submission, indicate the area of Ichthyology (Biochemistry and Physiology, Biology, Ecology, Ethology, Genetics and Molecular Biology, Systematics) to which the manuscript is referable.

During the submission, indicate three possible referees (name, institution, country, and e-mail).

Manuscripts that are not formatted according to instructions to authors will be returned to authors.

Manuscripts submitted in poor English will be returned without review. Appropriate use of the English language is a requirement for review and publication.

Form and preparation of manuscripts

Text must be in Word for Windows or rtf files.

Figures and tables must be uploaded separately as individual files.

Do not duplicate information in the text, Figures and Tables. Submit only Figures and Tables that are strictly necessary.

Format

Text must be submitted in English.

Manuscript must contain the following items, in the cited order:

Title

- Title in lower case as follows: "*Isbrueckerichthys epakmos*, a new species of loricariid catfish from the rio Ribeira de Iguape basin, Brazil (Teleostei: Siluriformes)".
- Subordinate taxa separated by ":" as follows: "(Siluriformes: Loricariidae)".

Author(s) name(s)

- Only initials in uppercase. Never abbreviate first name.

Addresses

- Do not use footnote.
- Use superscript numerals¹ to identify multiple addresses.
- List full addresses and e-mail of all authors.

Abstract

- In English.

Resumo

- In Portuguese or Spanish. It must have the same contents of the Abstract in English.

Key words

- Five keywords in English, not repeating title words or expressions.

Introduction

Material and Methods

Results

Discussion

Acknowledgments

Literature Cited

Table(s)

Figure(s) legend(s)

In taxonomic papers check also: [Neotropical Ichthyology taxonomic contribution style sheet](#).

Text

- Text pages cannot include headers, footers, or footnotes (except page number), or any paragraph format. Text must be aligned to the left, not fully justified.
- Use Times New Roman font size 12, for submission.
- Do not hyphenate text.
- Use the font "symbol" to represent the following characters:
χ μ θ ω ε ρ τ ψ υ ι ο π α σ δ φ γ η φ κ λ ε ω β ν ≡ Θ Ω Σ Δ Φ
- Species, genera, and Latin terms (*et al.*, *in vitro*, *in vivo*, vs.) must be in italics.
- Latin terms presented between the generic and specific names - cf., aff. (*e.g.*, *Hoplias cf. malabaricus*) are not in italics.
- Spell full genus name in the beginning of a sentence.
- Do not underline words.
- The following titles must be bold formatted: **Introduction, Material and Methods, Results, Discussion, Acknowledgments, Literature Cited**.
- List abbreviations used in the text under Material and Methods, except for those in common use (*e.g.*, min, km, mm, kg, m, sec, h, ml, L, g).
- Measurements must use the metric system.
- Manuscripts must contain the institutional acronyms and catalog numbers for voucher specimens.
- Geographic descriptors (rio, igarapé, arroio, córrego) must be in lower case, except when referring to a locality name (*e.g.*, municipality of Arroio

dos Ratos, State of Rio Grande do Sul).

- Acknowledgments must be concise and include both first and last names.

Nomenclature

- Scientific names should be cited according to the ICZN (1999).
- Authorship is required only in taxonomic papers and at the first reference of a species or genus. Do not include authorship in the abstract and resumo.
- Check spelling, current valid names and authorship of species in the Catalog of Fishes at <http://research.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp>

Tables

- Tables must be numbered sequentially according to their citation in the text, using the following formats: Table 1, Tables 1-2, Tables 1, 4.
- The word **Table** and respective number must be bold in legends.
- Tables must be constructed using lines and columns, but not "Tab" or "space".
- Tables cannot contain vertical lines or footnotes. Digital files of tables must be formatted in cells. Digital files of tables with columns separated by "Tab" or "space" will not be accepted.
- Legends must be included at the end of the manuscript, in the following format:

Table 1. Monthly variation of the gonadosomatic index in *Diapoma speculiferum* ...

- Approximate locations where tables should be inserted must be indicated along the margin of the text.

Figures

- Figures must be sequentially numbered according to their citation in the text, using the following formats: Fig. 1, Figs. 1-2, Fig. 1a, Figs. 1a-b, Figs. 1a, c.
- The word **Fig.** and respective number must be bold in legends.
- Figures must be of high quality and definition.
- Text included in graphs and pictures must be of a font size compatible with reductions to page width (175 mm) or column width (85 mm). Graphs will be preferably printed as one column width (85 mm).
- Color photos will be accepted only if necessary and authors may be charged for the cost of printing the color photo, if funds are not available.
- Composed figures must be prepared so as to fit either the page (175 mm) or column width (85 mm).
- Illustrations must include either a scale or reference to the size of the item in the figure legend.
- Never include objects or illustrations in the figure legend. Replace with text (e.g. "black triangle") or represent its meaning in the figure itself.
- A list of figure legends must be presented at the end of the manuscript file.

Literature Cited

- Use the following formats in the text: Eigenmann (1915, 1921) or (Eigenmann, 1915, 1921; Fowler, 1945, 1948) or Eigenmann & Norris (1918) or Eigenmann *et al.* (1910a, 1910b).
- Do not include abstracts and technical reports in Literature Cited.
- Avoid unnecessary references to thesis or dissertations.
- Never use "Tab" or "space" to format references.
- Literature Cited must be ordered alphabetically. References published by two or more authors must be listed in alphabetic order of the first author, then of second author, and successively.
- Give full Journal names – do not abbreviate.
- Do not use italic or bold for books titles and journals.
- Text citations and Literature Cited must match.
- Use the following formats:

Books:

Campos-da-Paz, R. & J. S. Albert. 1998. The gymnotiform "eels" of Tropical America: a history of classification and phylogeny of the South American electric knifefishes (Teleostei: Ostariophysi: Siluriphysi). Pp. 419-446. In: Malabarba, L. R., R. E. Reis, R. P. Vari, Z. M. S. Lucena & C. A. S. Lucena (Eds.). Phylogeny and Classification of Neotropical Fishes. Porto Alegre, Edipucrs.

Thesis/Dissertations:

Langeani, F. 1996. Estudo filogenético e revisão taxonômica da família Hemiodontidae Boulenger, 1904 (*sensu* Roberts, 1974) (Ostariophysi, Characiformes). Unpublished Ph.D. Dissertation, Universidade de São Paulo, São Paulo, 171p.

Articles (list full periodic names):

Lundberg, J. G., F. Mago-Leccia & P. Nass. 1991. *Exallodontus aguanai*, a new genus and species of Pimelodidae (Teleostei: Siluriformes) from deep river channels of South America and delimitation of the subfamily Pimelodinae. Proceedings of the Biological Society of Washington, 104: 840-869.

Articles in press:

Burns, J. R., A. D. Meisner, S. H. Weitzman & L. R. Malabarba. (in press). Sperm and spermatocyte ultrastructure in the inseminating catfish, *Trachelyopterus lucenai* (Ostariophysi: Siluriformes: Auchenipteridae). Copeia, 2002: 173-179.

Internet resources

Author. 2002. Title of website, database or other resources, Publisher name and location (if indicated), number of pages (if known). Available from: <http://xxx.xxx.xxx/> (Date of access).

Further information

Contact Editor at neoichth@ufrgs.br



All the content of the journal, except where otherwise noted, is licensed under a [Creative Commons License](#)

**Departamento de Zoologia - IB
Universidade federal do Rio Grande do Sul
Av. Bento Gonçalves, 9500 - bloco IV - Prédio 43435
91501-970 - Porto Alegre, RS - Brasil
Tel.: 55-21-2568-8262**



neoichth@ufrgs.br

4. 4 - Artigo científico IV

Skipped batch in the Brazilian snapper *Lutjanus alexandrei* Moura & Lindeman, 2007

Cezar A. F. Fernandes^{1,2}, Paulo G. V. de Oliveira¹, Natália P. A. Bezerra¹, Fábio H. V.

Hazin¹, Paulo Travassos¹

¹Universidade Federal Rural de Pernambuco, Departamento de Pesca e Aquicultura, Laboratório de Ecologia Marinha, Laboratório de Oceanografia Pesqueira, Laboratório de Etologia de peixes, rua Dom Manoel de Medeiros s/n, Dois Irmãos, Recife, Pernambuco, Brasil. CEP: 52.171-900. Phone 55-81-33206510 /55-81-33206511/Fax: 55-81-33206512.

²Universidade Federal do Piauí, Departamento de Ciências do Mar, Av. São Sebastião n. 2819, Reis Velloso, Parnaíba, Piauí, Brasil. CEP: 64.202-020. Phone 55-86-33235433

Corresponding author e-mail: cezaraff@hotmail.com

The spawning behavior of the Brazilian snapper (*L. alexandrei*), a tropical coral reef fish species, was studied based on histological sections of 157 ovaries, obtained from fish caught between October 2010 and March 2011. Skipped spawning was observed, as indicated by the simultaneous presence of atresic oocytes, in alpha and beta stages, in ovaries with no advanced yolked oocytes, characterizing their total absorption and no participation in the spawning season. Skipped batches were commonly observed in spawning-capable and actively-spawning maturity phases, as indicated by the presence of α and β -atretic yolked oocytes together with other advanced yolked oocytes and hydrated oocytes, indicating the possibility to restart vitellogenesis any time during the same breeding season. Spawning-capable and actively-spawning maturity phases exhibited prevalence atresia (P_a) in 34.5% of the females which presented high relative intensity of atresia ($R_{Ia} > 8\%$) in advanced yolked oocytes. The R_{Ia} varied between 2% and 26% for spawning-capable and actively-spawning phases. Mean monthly R_{Ia} remained near 8% during spawning season and between maturity phases, and was not significantly different in relation to fish size (smaller or larger than 20 cm S_L), or spawning time (initial, middle and peak spawning). Canonical correspondence analyses showed a positive correlation between low R_{Ia} and gonad weight, whereas a high R_{Ia} was negatively correlated with gutted weight and condition factor

Keywords: atresia, spawning omission, breeding season, maturity phase, oocyte.

INTRODUCTION

The Brazilian Snapper *Lutjanus alexandrei* (Moura & Lindeman 2007) belongs to the family Lutjanidae which comprises most of the important reef fishes commonly caught worldwide (Claro & Lindeman 2004). In Brazil, snappers have been intensely exploited by artisanal fisheries, using mainly vertical longlines and traps as fishing gears, resulting in a significant decrease in their participation in landings (Resende *et al.* 2003). The increasing fishing pressure, combined with life-history characteristics of snappers in general, like late maturity, low growth, and high longevity, have resulted in stock collapses of this important zoological group, throughout the Brazilian coast (Newman *et al.* 1996; Fredou *et al.* 2009; Neubauer 2013).

Some social behavior generally exhibited by the snappers during their life cycle, such as spawning aggregations and strong fidelity to their natal estuaries and spawning grounds, directly influence the dynamics of local fisheries, with serious implications for their conservation (Blaber 2000; Claydon 2004; Kadison *et al.* 2006). For fisheries management purposes, a consistent knowledge about reproductive strategies (e.g. fecundity regulation, daily egg production, spawning frequency, pattern of atresia and non-spawning behavior) is crucial for accurate estimations of the spawning stock biomass and recruitment, which are extremely important factors in the match and mismatch between fishing effort and stock productivity (Cowan Jr. *et al.* 2012; Zudaire *et al.* 2013).

Early concepts about iteroparity in fishes proposed annual spawning after sexual maturity is reached (Wallace & Selman 1981; Quinn & Ross 1985; Tyler 1996). However, recent studies have supported the idea that some fishes may present seasonal skipped spawning, due to several factors, but in most cases mainly related to poor nutrition (Rideout *et al.* 2005).

There are many reports about skipped spawning in fishes, such as the Atlantic salmon *Salmo salar*, which does not exhibit spawning migrations in some years, in order to reduce energy costs and mortality, and spend more time at sea for growth and accumulation of energy resources (Fleming 1996; Rideout *et al.* 2005; Johnston & Post 2009). Low migration to spawning grounds was observed for the Atlantic cod *Gadus morhua*, in years with low food availability, when skipped spawning was high. In general, skipped spawning is a process more commonly observed in first and second

time spawners (~30% of the population), but old adults may skip spawning as well due to low nutrition, sex ratio, predation, and other variables (Jorgensen *et al.* 2006; Skjaeraasen *et al.* 2009).

The spawning omission may be advantageous for fishes that have high energetic demand for reproductive behavior, such as migrations. The energy saved could be thus redirected towards growth, and as a result of growth, increased fecundity in the next year (Rideout *et al.* 2000; Rideout *et al.* 2005, Rideout *et al.* 2006). The first reports of skipped spawning were done on determinate spawner species, with synchronous oocytes development and short spawning season (Bull & Shine 1979; Quinn & Ross 1985; Trippel & Harvey 1989; Holmgren 2003; Rideout *et al.* 2005; Engelhard & Heino 2006). More recently, however, spawning omission has also been recorded for indeterminate spawner species (i.e. produces several batches of oocytes during an extended spawning season), with a new concept being introduced, according to which fishes would not skip all spawning during the breeding season, but only some batches of oocytes (skipped batch) due to low nutrition (Rideout & Tomkiewicz 2011). According to this study, vitellogenesis and spawning may return at any time, whenever the conditions improve.

Although skipped spawning has already been reported for some coral reef fish species (Collins *et al.* 2002; Fitzhugh *et al.* 2006), such observations were based mainly on results of decreases in biomass of spawning aggregations due to fishing effort, with no quantitative data being provided to allow an evaluation of the dimension of such behavior in these species reproduction (Claydon 2004; Heyman *et al.* 2005). Skipped spawning may be more common in temperate fish species, however, due to the shorter periods in spawning seasonality. Tropical fish species have a more extended spawning season and a higher metabolism, which increase the likelihood of a skipped a batch instead of completely ceasing the spawning season (Dieckmann & Heino 2007; Rideout & Tomkiewicz 2011; Lowerre-Barbieri *et al.* 2011). The results so far published on skipped batch, however, do not provide any information on the relative intensity of atresia in the batches of oocytes skipped during the spawning season (Rideout & Tomkiewicz 2011), with most references to this reproductive behavior being only very generic and qualitative in nature.

In this study, evidences pointing to a skipped spawning and skipped batch for a reef fish species, the endemic Brazilian snapper *Lutjanus alexandrei* (Moura & Lindeman 2007), observed through histological section of ovaries, have been provided.

The focus of this work was to identify the occurrence of skipped spawning using the prevalence and relative intensity of atresia in advanced yolked oocytes between maturity phases during the spawning season. The results obtained confirm the behavior of skipping spawning, and provide a numerical estimation of the skipped batch in a tropical coral reef fish species.

MATERIAL AND METHODS

2.1. Sampling methods

A total of 157 specimens were obtained from landings of artisanal fishing boats, operating with traps, in Itamaracá Island, in the northern coast of Pernambuco State, Brazil, from October 2010 to March 2011. About 19 fishes, on average (ranging from 15 to 57), were examined per month. The period chosen for the analyses was purposely selected to coincide with the spawning season for this species as proposed by Fernandes *et al.* (2012), given priority for specimens which were between the initial development and actively-spawning phases. By selecting this period, it was possible to exclude influence from the regular process of atresia in advanced yolked oocytes (e.g. tertiary vitellogenic oocytes) commonly exhibited at the end of the spawning season, considering evidently just atresia in the batches of oocytes during initial, middle and peak of spawning season.

2.2. Laboratory procedures

Total length (T_L) and standard length (S_L) were measured to the nearest centimeter, and total weight (T_W), gutted weight (G_W) and gonad weight (G_{OW}) to the nearest gram. To verify maturity phases, a small section of the gonads of all specimens sampled were dehydrated (alcohol), cleared (xylene), embedded in paraffin, sectioned in microtome (5 μ m) and then stained (hematoxylin-eosin).

Microscopic characterization of gonad development was obtained based on the grading key to sexual maturity phases for the Brazilian Snapper proposed by Brown-Peterson *et al.* (2011) and Fernandes *et al.* (2012). The maturity phases were classified as: (1) developing: a small number of advanced yolked oocytes present, but the majority of oocytes in previtellogenic stage; (2) spawning-capable: high abundance of advanced yolked oocyte but no hydrated oocyte present; and (3) actively-spawning: high abundance of hydrated oocyte present and rare post-ovulatory follicles.

The classification of skipped-spawning phase was adapted from Rideout and Tomkiewicz (2011), as follows: [1] Reabsorbing-Vtg (Vitellogenic oocytes): oocyte development begins, but is interrupted and all developing oocytes are reabsorbed via follicular atresia (occurring only at the beginning of spawning season); and [2] Retaining: eggs become fully ripened and are ovulated, but never released (occurring at the spawning peak, although females can continue to spawn in current breeding season). We did not include [3] Resting stage in the analyses because it generally occurs at the end of the spawning season (*i.e.* atresia at this time is a regular process), and we prioritized the period between initial development and the peak of spawning season.

2.3. Data analyses

Length (S_L) and weight (G_W) relationship were tested for every month during spawning season, and between maturity phases through *Kruskal-Wallis test* ($p < 0.05$) (Zuur *et al.* 2007).

The gonadosomatic index (G_{SI}) was obtained from the equation proposed by Madock and Burton (1998), as follows: $G_{SI} = G_{OW}/G_W * 100$, where G_{OW} = gonad weight in grams (g), and G_W = gutted weight in grams (g). The condition factor (K) was estimated from the equation suggested by Hardardottir *et al.* (2001), as follows: $K = T_W/T_L^3 * 100$, where T_W = total weight and T_L = total length. Variation in gonadosomatic index and condition factor were also tested for every month during spawning season, and between maturity phases through *Kruskal-Wallis test* ($p < 0.05$) (Zuur *et al.* 2007).

Skipped spawning and skipped batch were evaluated through histological sections from 157 ovaries (Fig. 1). The prevalence atresia (*i.e.* the percentage of females showing some sign of α and β -atresia) was estimated between maturity phases, and also relative intensity of atresia (*i.e.* the percentage of α and β -atretic yolked oocytes in relation to total number of yolked oocytes) was estimated using a random count of 100-yolked oocytes by a method adapted from Grande *et al.* (2012). Oocyte diameter for unyolked, yolked and α -atretic yolked oocytes stages was measured (to the nearest μm) from 17 individuals in the spawning-capable, 32 in the actively-spawning maturity phase, and 1 in the developing phase.

For evaluation of the relative intensity of atresia (R_{Ia}) in skipped batch the following variables were used: (I) maturity phases: spawning-capable and actively-spawning; (II) fish sizes: small ($< 20 \text{ cm } S_L$) and large ($> 20 \text{ cm } S_L$) for each maturity

phase considering the size for L_{100} estimated by Fernandes *et al.* (2012) for the species; (III) time of the spawning season: initial, middle and peak months; and (IV) Low R_{Ia} ($< 8\%$) and High R_{Ia} ($> 8\%$), considering results from the mean average R_{Ia} observed in the present study. The *Mann-Whitney U-test* ($p < 0.05$) was applied to verify statistical differences in relative intensity of atresia between maturity phases and fish sizes. Also the *Kruskal-Wallis test* ($p < 0.05$) was applied to test monthly variation in relative intensity of atresia between maturity phases and fish sizes (Zuur *et al.* 2007).

The prevalence of females in the spawning-capable and actively-spawning maturity phases which exhibited low R_{Ia} ($< 8\%$) and high R_{Ia} ($> 8\%$) was evaluated for all specimens sampled and between months during spawning season through *Chi-square root test* ($p < 0.05$) (Zuur *et al.* 2007).

A Canonical Correspondence Analysis (CCA) was applied (ter Braak 1986; Leps and Smilauer, 2003), with the help of the software *Cannoco 4.5*, to find out which specific biological variable would have a stronger relationship with occurrence of the relative intensity of atresia in advanced yolked oocytes between maturity phases. The selected independent variables were: gutted weight (G_w), gonad weight (Go_w), gonadosomatic index (G_{SI}) and the condition factor (K); while the dependent variables were: [1] initial, middle and peak of spawning season (considering spawning season proposed by Fernandes *et al.* 2012); [2] spawning-capable and actively-spawning phases; [3] small (< 20 cm S_L), and large sizes (> 20 cm S_L) (considering the size for L_{100} estimated by Fernandes *et al.* (2012) for the species); [4] low ($< 8\%$) and high ($> 8\%$) relative intensity of atresia in advanced yolked oocytes (R_{Ia}), considering results from the mean average R_{Ia} observed in the present study.

RESULTS

Of the 157 specimens analyzed, 12.7% (20 individuals) were in the developing phase, 39.5% in the spawning-capable phase (62 individuals) and 47.8% in the actively-spawning phase (75 individuals). Standard length (S_L) and gutted weight (G_w) showed little variation through the months and between maturity phases with mean average of about 20 cm and 266 g, respectively (Fig. 2a-b). Although fish in actively-spawning phase were larger and heavier than those in development and spawning-capable phases (*Kruskal-Wallis test*, $p = 0.0001$, $p = 0.02$, $p < 0.05$), no statically significant difference in

size or weight of fish was detected between months during the spawning season (*Kruskal-Wallis test*, $p=0.361$, $p=0.514$, $p>0.05$).

The mean gonadosomatic index (G_{SI}) was significantly different for different maturity phases, increasing from developing to actively-spawning (*Kruskal-Wallis test*, $p=0.0001$, $p<0.05$). Although the monthly mean G_{SI} increased from early to the peak of spawning seasons (October to March) for pooled maturity phases (developing, spawning-capable and actively-spawning), the differences were not significant (*Kruskal-Wallis test*, $p=0.985$, $p>0.05$). The highest values for individual G_{SI} (around 7.0) were mainly observed in February (Fig. 2c).

The mean monthly condition factor (K) remained above 1.5 and had no statistically significant variation throughout months during the spawning season (*Kruskal-Wallis test*, $p=0.393$, $p>0.05$), although fishes in the development phase exhibited higher mean K than those in spawning-capable and actively-spawning phases (Fig. 2d) (*Kruskal-Wallis test*, $p=0.025$, $p<0.05$).

Skipped spawning was observed in one individual in the developing phase, with 17.6 cm S_L . The specimen was in the reabsorbing vitellogenic oocytes phase (all advanced yolked oocytes were in α -atresia simultaneously) (Fig. 3a). The prevalence atresia (P_a) occurred in around 5% of the specimens in the development phase and the relative intensity of atresia (R_{Ia}) for the individual which exhibit skipped spawning was 100%. The oocyte diameter for this specimen varied between 14 and 487 μm , with 89% of them being in unyolked and primary growth stage (previtellogenic oocytes), while 11% were advanced yolked oocytes in α -atresia.

Morphological characteristics for skipped batch were more common for all specimens in the spawning-capable and actively-spawning maturity phases, but it was not observed in the development phase. The skipped batch was indicated by the presence of clutches of advanced yolked oocytes which were observed in α and β -atresia simultaneously with other healthy advanced yolked oocytes, and also hydrated oocytes in the actively-spawning phases (Fig. 3b). Atresia in advanced yolked oocytes occurred with oocyte diameter varying between 374 and 692 μm , and yolked oocytes above this size range did not present atresia.

The Prevalence atresia (P_a) was observed in all examined specimens, i.e. all fishes in the spawning-capable and actively-spawning phases presented some clutches of advanced yolked oocytes in α and β -atresia. The relative intensity of atresia (R_{Ia}), however, expressed as the proportion of α and β -atretic yolked oocytes in relation to

total number of yolked oocytes, varied from 2 to 26% in ovaries of spawning-capable and actively-spawning maturity phases (Fig. 4).

Spawning-capable females exhibited a higher frequency of relative intensity of atresia (mean average R_{Ia} of 9.1%) than females which were actively spawning (mean average R_{Ia} of 6.9%) (Mann-Whitney U-test, $p < 0.05$, $p = 0.030$) (Fig. 4), although, the mean monthly R_{Ia} was not significantly different between months for neither of them (Kruskal-Wallis test, $p = 0.361$, $p = 0.985$, $p > 0.05$). For pooled maturity phases (spawning-capable and actively-spawning) the mean monthly average R_{Ia} remained near 8% of advanced yolked oocytes between October and March (Fig. 5), and was not significantly different between months (Kruskal-Wallis test, $p = 0.692$, $p > 0.05$).

Spawning-capable and actively-spawning maturity phases together accounted for 34.5% of the females with high R_{Ia} ($> 8\%$) of advanced yolked oocytes, which was significantly different in the specimen ratio between high R_{Ia} ($> 8\%$) and low R_{Ia} ($< 8\%$) during monthly round spawning season (Chi-square root test, $\chi^2 = 11.10$, $p < 0.05$, $GL = 5$).

Spawning-capable maturity phase showed an increase in prevalence atresia (P_a) of females with high R_{Ia} ($> 8\%$) between December to February, with 22%, 50% and 65%, respectively, although the difference was not significantly different (Chi-square root test, $\chi^2_{Dec} = 2.77$, $\chi^2_{Jan} = 0.00$, $\chi^2_{Feb} = 1.47$, $p > 0.05$, $GL = 1$). Actively-spawning maturity phase also exhibited an increase in the P_a of the females with high R_{Ia} ($> 8\%$) between January to March, with 17%, 28% and 28%, respectively. The monthly ratio of specimens with high R_{Ia} ($> 8\%$) was significantly different from the ratio of specimens with low R_{Ia} ($< 8\%$), in January and February (Chi-square root test, $\chi^2_{Jan} = 5.33$, $\chi^2_{Feb} = 6.42$, $p < 0.05$, $GL = 1$), but not in March ($\chi^2_{Mar} = 3.55$).

The mean R_{Ia} of advanced yolked oocytes for grouped maturity phases (spawning-capable and actively-spawning) was not significantly different for different fish sizes (small < 20 cm S_L ; and large > 20 cm S_L) (Mann-Whitney U-test, $p > 0.05$, $p = 0.324$). The mean monthly R_{Ia} of advanced yolked oocytes (of around 8%) also did not vary significantly throughout months or fish sizes (Kruskal-Wallis test, $p > 0.05$, $p = 0.601$, $p = 0.793$) (Fig. 6a-b). Small fish ($S_L < 20$ cm) in the grouped maturity phases (spawning-capable and actively-spawning), however, showed a P_a of around 9% of the females with high R_{Ia} ($> 8\%$) of advanced yolked oocytes, while large fish (> 20 cm S_L) exhibited a P_a of around 26% of the females with high R_{Ia} ($> 8\%$), a difference which was significantly different (Chi-square root test, $\chi^2 = 12.00$, $p < 0.05$, $GL = 5$). High

relative intensity of atresia in the advanced yolked oocytes, above 20% R_{Ia} , represented about 3% of the P_a for the total fish sampled.

Canonical Correspondence Analysis (CCA) showed a strong correlation with low R_{Ia} (< 8%) associated to an increase in gonad weight (G_{ow}) in the positive axis (+ 1.5), while high R_{Ia} of advanced yolked oocytes (> 8%) exhibited a stronger relation with a decrease in the value of the condition factor (K) and gutted weight (GW) in the negative axis (- 1.5) for all combinations inserted in the model, such as maturity phases, time of spawning and fish size during spawning season (Fig. 7).

DISCUSSION

Skipped spawning was observed in the present study from histological sections of ovaries, a female in the developing maturity phase exhibited α -atresia in all advanced yolked oocytes simultaneously (100% R_{Ia}) and also no presence of oocyte in vitellogenesis indicate such behavior. Low nutrition due to low food availability cause vitellogenesis interruption and begin the regeneration of oocyte through atresia (Hunter & Macevitz 1985). Many variables as sex ratio, predation, and environmental conditions contribute to skip of the spawning in fish (Rideout *et al.* 2005). The advantage for fishes is the condition to change spawning within growth, increasing fecundity to the next spawning season (Holmgren, 2003). Spawning omissions (e.g. non-spawning) were reported for reef fish species as red grouper *Epinephelus morio* (Collins *et al.* 2002), gag *Mycteroperca microlepis* (Fitzhugh *et al.* 2006), and for some oceanic pelagic species as wahoo *Acanthocybium solandri* (Brown-Peterson *et al.* 2000) and blue marlin *Makaira nigricans* (Brown-Peterson *et al.* 2006).

Fishes which exhibit seasonal spawning migration have high energy cost demand and directly dependence of a good previous feeding season as energy resource (Burton, 1987). Many lutjanids species are specialized in migratory behavior to spawning areas, and also spawning aggregations in off shore reefs were commonly observed (Caydon 2004, Kadison *et al.* 2006). Fisheries-induced evolution effects also motivate depensation due to density dependent mating strategies, mainly related to fishes which form massive spawning aggregations, and reduction in the catches composition can be interpreted as skipped spawning (Rowe *et al.* 2003). Jorgensen *et al.* (2006) modeled different scenarios for skipped spawning behavior, based on the Northeast Arctic stock of Atlantic cod *Gadus morhua*, and showed interesting

correlations using fishing effort predictions, which led to the conclusion that reasonable catches on feeding and spawning grounds may minimize the effect of skipped spawning in the population. However, when high increases in the fishing effort were observed on the feeding and spawning season, skipped spawning also increased, and a significant reduction in the spawning migrations were easily visible on composition landings (Jorgensen *et al.* 2006).

Skipped spawning has been frequently reported, although mainly for determinate fecundity spawner species, which develops all oocytes size group stages in synchrony during vitellogenesis and the spawning occur in a short spawning season (Bull & Shine 1979; Quinn & Ross 1985; Trippel & Harvey 1989; Holmgren 2003; Rideout *et al.* 2005; Engelhard & Heino 2006). More recently, some reports were published for indeterminate fecundity spawner species (e.g. multiple spawning behavior), considering the possibility of fishes to skip some batch of oocytes instead of ceasing year spawning, which seems to be more appropriate for fishes with high metabolic rates, and also the condition to return vitellogenesis during currently spawning season (Rideout & Tomkiewicz 2011). The present study here corroborates with such hypothesis (e.g. skipped batch), due to the constantly presence of spawning-capable and actively-spawning females which presented high level of R_{Ia} ($> 8\%$) in the clutches of advanced yolked oocytes (e.g. secondary and tertiary vitellogenic oocytes) in α and β -atresia simultaneously with health advanced yolked oocyte and ovulated oocytes stages (e.g. germinal vesicle migration and hydrated oocytes). However, most of the reports about skipped spawning, have not dealt with relative intensity of atresia in the batches.

On the other hand, the result observed in this study for relative intensity of atresia in the batches of advanced yolked oocytes (R_{Ia}) during spawning season, is possibly one of the first reports which presents quantitative data in the estimations for skipped batch, and even for a coral reef fish species. Rates of atresia were used to estimate the end of spawning season for an indeterminate fecundity spawner species as the Northern anchovy *Engraulis mordax*. Authors considered that fishes showing atresia (e.g. R_{Ia}) above 50% of advanced yolked oocytes is a strongly indication for cessation of the spawning season (Hunter & Macevicz 1985). High relative intensity atresia ($>8\%$) of advanced yolked oocytes founded in this study, and in some cases up to 26% (R_{Ia}) of advanced yolked oocytes in atresia, can be considered securely a case of skipped batch. Also the presence of cortical alveolar, vitellogenic, and ovulation oocytes stages in the females with high R_{Ia} ($> 8\%$), reinforce such hypothesis, due to the

reabsorbing time duration for α and β - atresia stages the in ovaries for warm water fish species (less than 72 hours) (Hunter & Macevicz 1985).

Spawning-capable and actively-spawning females for the Brazilian snapper showed 34.5% of the prevalence atresia (P_a) of fish sampled with high R_{Ia} ($> 8\%$) in the skipping batch, something near to the predictions between 10-30% (P_a) of the spawning population which may skip spawning annually (Jorgensen *et al.* 2006). Hardardottir *et al.* (2001) reported for Iceland Cod *Gadus morhua*, a determinate fecundity spawner species, prevalence atresia (P_a) of 24.5% and R_{Ia} of advanced yolked oocytes range between 1 to 29% in pre-spawning fishes. Although the maturity phase did not affect the R_{Ia} between pre-spawning and spawning females (Hardardottir *et al.* 2001). For the Brazilian snapper the relation was opposite, the spawning-capable females presented higher R_{Ia} (mean average 9.12%) than actively-spawning maturity phase (mean average 6.87%), probably due to match and mismatch between spawning time and oocyte size grow recruitment to next batch during spawning frequency (Hunter & Macevicz 1985).

Skipped batch and skipped spawning may be considered the same, but with a clear difference in the condition to participate or not of the spawning in the current season (Rideout & Tomkiewicz 2011). No correlations were observed in this study between relative intensity of atresia (R_{Ia}) and fish size, even specimens below and above 20 cm S_L showed similar atresia rates. Although the prevalence atresia (P_a) for high R_{Ia} ($> 8\%$) increased significantly in the fish sizes above 20 cm S_L . Jorgensen *et al.* (2006) considered that first and second time spawner species may skip spawning more than sexually established ones. Fernandes *et al.* (2012) reported the size at first sexual maturity ($L_{50}=18$ cm and $L_{100}= 20$ cm S_L) for the Brazilian snapper and also little size range distribution (13 to 28 cm S_L). Considering the average size near 21 cm S_L in this study and no variation between high and low R_{Ia} atresia, we believe that vitellogenesis and other variables, as hormones are driving skipped batch process.

In the last attempt, to elucidate possible relations for skipped batch and biological indicators in the Brazilian snapper, we recurred to a Canonical Correspondence Analysis (CCA), which showed that a combination of factors may influence high ($> 8\%$) and low ($< 8\%$) relative intensity atresia (R_{Ia}) of advanced yolked oocytes in ovaries. High R_{Ia} was negative correlated to the decreasing in the condition factor (K) and gutted weight (G_W), while low R_{Ia} exhibited was positive correlated to the increasing in the gonad weight (G_{OW}). Although for maturity phase, fish size and time of

the spawning during breeding season was not possible to found a clear relation in the model. Hardardottir *et al.* (2001) reported for a determinate fecundity species that atresia (between P_a and R_{Ia}) was not associated to fish size, whole body weight and age. The R_{Ia} in that study was negatively correlated with condition factor (K) but not significant influence after onset of spawning. In the Brazilian snapper, as well many tropical fishes (e.g. indeterminate fecundity spawner species), condition factor have short and not significant variation (above 1.0) due to feeding behavior during spawning season (Hyslop 1980; Vásquez *et al.* 2008).

Atresia is a fine-tuning factor between feeding storage prior to spawning, and oocyte recruitment during spawning season in determinate fecundity spawner species (Hardardottir *et al.* 2001). The energy invested can be reabsorbed and reallocated to other oocytes growth or body maintenance (Hunter and Macewicz 1985). Oocyte growth rates also were related to atresia, e.g. oocytes which reached to size above 800µm were not observed in atresia for the Cod (Hardardottir *et al.* 2001). In the Brazilian snapper this oocyte size limit for presence or not of atresia was observed at 692 µm. Apparently, recruitment to the pre-oocyte size after hydration exclude possibility of atresia due to the rapid increase in the oocyte growth rate and great enlargement of oocytes prior to the spawning events (Kjesbu *et al.* 1998).

Fitness condition and nutrition have a strong influence in vitellogenesis (Lowerre-Barbieri *et al.* 2011), but also environment cues and hormones regulate development or interruption in oocyte growth (Bobe *et al.* 2008). High energetic demand along with migration behaviour can possibly cause skip of the batches, which can be a way to obtain energy during reproductive period (Rideout and Tomkiewicz 2011). Claro and Lindeman (2004) reported some lutjanid species perform short and daily migrations to continental slope to spawn, as also observed in the Brazilian snapper (Fernandes *et al.* 2012). However here we were unable to point a more pronounced variable in the skipped batch, since several factors, such as low nutrition, hormones, spawning migration, oocyte development, oocyte growth rate, fecundity type, sex ratio, predation, fishing effort have been shown to induce fish engagement or not in the year reproductive behavior (Lowerre-Barbieri *et al.* 2011).

On the other hand, in the present study it was possible to estimate the mean average for relative intensity atresia (R_{Ia}) in the batches of advanced yolked oocytes during spawning season for an indeterminate fecundity spawner species, especially a reef fish species. In addition it could also be observed that between maturity phases

(e.g. spawning-capable and actively-spawning) atresia is a regular process, but seems to be reduced when high number of hydrated oocyte were present (few hours after spawning). The clutches of advanced yolked oocytes in α and β -atresia possibly were batches skipped a few days ago (< 3 to 4 days), considering rapid resorption of oocyte in high metabolic rates (e.g. warm water fish), when the spawning frequency between batches is short.

Estimations presented here securely will help management plans based on spawning stock biomass predictions, which are very important to reef fish species that exhibit low resilience conditions to fishing effort due to their life history strategies, as low growth (e.g. square curve), late maturity and high longevity.

ACKNOWLEDGMENTS

We would like to thank CAPES (Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior) for supporting this research and the post degree program in Fishery Resources and Aquaculture from the Department of Fishery and Aquaculture from Universidade Federal Rural de Pernambuco, Brazil.

LITERATURE CITED

- Bobe, J., B. Jalabert, & A. Fostier. 2008. Oogenesis: post-vitellogenic events leading to a fertilizable oocyte. Pages 1–36 in M. J. Rocha, A. Arukwe, and B. G. Kapoor, editors. Fish reproduction. Science Publishers, Enfield, New Hampshire.
- Blaber, S.J.M. 2000. Tropical estuarine fishes: ecology, exploitation and conservation. Queensland, Blackwell Science, 372p.
- Brown-Peterson, N. J., J. S. Franks, & A. M. Burke. 2000. Preliminary observation on the reproductive biology of wahoo, *Acanthocybium solandri*, from the Northern Gulf of Mexico and Bimini, Bahamas. Proceedings of the Gulf and Caribbean Fisheries Institute, 51:414–427.
- Brown-Peterson, N. J., J. S. Franks, B. H. Comyns, & J. R. McDowell. 2006. Do blue marlin spawn in the northern Gulf of Mexico? Proceedings of the Gulf and Caribbean Fisheries Institute, 60:372–378.
- Brown-Peterson, N. J., D. M. Wyanski, F. Saborido-Rey, B. J. Macewicz, & S. K. Lowerre-Barbieri. 2011. A standardized terminology for describing reproductive development in fishes. Marine and Coastal Fisheries: Dynamics, Management, and Ecosystem Science [online serial], 3:52–70.
- Brulé, T.; T. Colás-Marrufo, E. Pérez-Díaz & R.C. Sámano-Zapata. 2010. Red snapper reproductive biology in the Southern Gulf of Mexico. Transactions of American Fisheries Society, 139: 957- 968.
- Bull, J. J., & R. Shine. 1979. Iteroparous animals that skip opportunities for reproduction. American Naturalist, 114:296–303.

- Burton, M. P., & D. R. Idler. 1987. An experimental investigation of the nonreproductive, post-mature state in winter flounder. *Journal of Fish Biology*, 30:643–650.
- Claro, R. & K. C., Lindeman. 2004. Biología y manejo de los pargos (Lutjanidae) en el Atlántico occidental. Instituto de Oceanología, Instituto de Geofísica y Astronomía, Ministerio de Ciencia, Tecnología y Medio Ambiente, La Habana, 472p.
- Claydon, J. 2004. Spawning aggregations of coral reef fishes: characteristics, hypotheses, threats and management. *Oceanography and Marine Biology: an Annual Review*, 42:265–302.
- Collins, L. A., G. R. Fitzhugh, L. A. Lombardi-Carlson, H. M. Lyon, W. T. Walling, & D.W. Oliver. 2002. Characterization of red grouper (Serranidae: *Epinephelus morio*) reproduction from the eastern Gulf of Mexico. NOAA Fisheries, Panama City Laboratory Contribution Series 2002-07 Available: www.sefsc.noaa.gov/sedar/. (March 2012).
- Cowan Jr., J. H., Grimes, C. B., Patterson III, W. F., Walters, C. J., Jones, A. C., Lindberg, W. J., Sheehy, D. J., Pine III, W. E., Powers, J. E., Campbell, M. D., Lindeman, K. C., Diamond, S. L., Hilborn, R., Gibson, H. T. and Rose K. A. 2011. Red snapper management in the Gulf of Mexico: science- or faith-based?. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 21(2):187-204.
- Dieckmann, U., & M. Heino. 2007. Probabilistic maturation reaction norms: their history, strengths, and limitations. *Marine Ecology Progress Series*, 335:253–269.
- Engelhard, G. H., & M. Heino. 2006. Climate change and condition of herring (*Clupea harengus*) explain long-term trends in extent of skipped reproduction. *Oecologia*, 149:593–603.
- Fernandes, C. A. F., Oliveira, P. G. V. de, Travassos, P. E. P. F. & F. H. V. Hazin. 2012. Reproduction of the Brazilian snapper, *Lutjanus alexandrei* (Moura & Lindeman, 2007) (Perciformes: Lutjanidae), off the northern coast of Pernambuco, Brazil. *Neotropical Ichthyology* 10 (3): 587-592.
- Fitzhugh, G. R., H. M. Lyon, L. A. Collins, W. T. Walling, & L. A. Lombardi-Carlson. 2006. Update of gag (*Mycteroperca microlepis*) reproductive parameters: eastern Gulf of Mexico, SEDAR 10 data workshop. NOAA Fisheries, Panama City Laboratory Contribution Series 05-06. Available: www.sefsc.noaa.gov/sedar/. (July 2012).
- Fleming, I. A. 1996. Reproductive strategies of Atlantic salmon: ecology and evolution. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 6:379–416.
- Frédou, T., B. P. Ferreira & Y. Letourneur. 2009. Assessing the stocks of the primary snappers caught in Northeastern Brazilian reefs systems. 1: Traditional modeling approaches. *Fisheries Research*, 99: 90-96.
- Ganias, K., C. Nunes, T. Vavalidis, M. Rakka, & Y. Stratoudakis. 2011. Estimating oocyte growth rate and its potential relationship to spawning frequency in teleosts with indeterminate fecundity. *Marine and Coastal Fisheries: Dynamics, Management, and Ecosystem Science* [online serial], 3:119–126.
- Grande, M., Murua, H., Zudaire, I. & Korta, M. 2012. Oocyte development and fecundity type of the skipjack, *Katsuwonus pelamis*, in the Western Indian Ocean. *Journal of Sea Research* 73: 117-125.
- Hardardottir, K., Kjesbu, O.S., & G. Marteinsdottir. 2001. Relationship between atresia, fish size and condition in Icelandic cod (*Gadus morhua* L.). *ICES CM2001/J:19*.
- Heyman, W. D., B. Kjerfve, R. T. Graham, K. L. Rhodes and L. Garbutt. 2005. Spawning aggregations of *Lutjanus cyanopterus* (Cuvier) on the Belize Barrier Reef over a 6 year period. *Journal of Fish Biology*, 67: 83-101.

- Holmgren, K. 2003. Omitted spawning in compensatory-growing perch. *Journal of Fish Biology*, 62:918–927.
- Hunter, J. R. & B. J. Macewicz. 1985. Rates of atresia in the ovary of captive and wild northern anchovy, *Engraulis mordax*. U.S. National Marine Fisheries Service Fishery Bulletin, 83:119–136.
- Hyslop, J. E. 1980. Stomach contents analysis. A review of methods and their application. *Journal of Fish Biology* 17: 411–429.
- Johnston, F. D., & J. R. Post. 2009. Density-dependent life-history compensation of an iteroparous salmonid. *Ecological Applications*, 19:449–467.
- Jørgensen, C., B. Ernande, Ø. Fiksen, & U. Dieckmann. 2006. The logic of skipped spawning in fish. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 63:200–211.
- Kadison, E., Nemeth, R.S., Herzlieb S., & Blondeau, J. 2006. Temporal and spatial dynamics of *Lutjanus cyanopterus* (Pisces: Lutjanidae) and *L. jocu* spawning aggregations in the United States Virgin Islands. *Revista de Biología Tropical* 54 (Suppl. 3): 69–78.
- Kjesbu, O.S., Witthames, P.R., Solemdal, P., Greer Walker, M., 1998. Temporal variations in the fecundity of Arcto-Norwegian cod (*Gadus morhua*) in response to natural changes in food and temperature. *Journal of Sea Research* 40, 303–321.
- Lepš, J. & Šmilauer, P. 2003. *Multivariate Analysis of Ecological Data Using canoco*. Cambridge University Press, Cambridge, UK. 110p.
- Lowerre-Barbieri, S. K., K. Ganas, F. Saborido-Rey, H. Murua, & J. R. Hunter. 2011b. Reproductive timing in marine fishes: variability, temporal scales, and methods. *Marine and Coastal Fisheries: Dynamics, Management, and Ecosystem Science* [online serial], 3:71–91.
- Maddock, D. M. & M. P. Burton. 1998. Gross and histological of ovarian development and related condition changes in American plaice. *Journal of Fish Biology*, 53: 928–944.
- Moura, R. L. & K. C. Lindeman. 2007. A new species of snapper (Perciformes: Lutjanidae) from Brazil, with comments on distribution of *Lutjanus griseus* e *L. apodus*. *Zootaxa* 1422: 31–43.
- Neubauer, P., Jensen, O.P., Hutchings, J.A. & Baum, J.K. 2013. Resilience and Recovery of Overexploited Marine Populations. *Science* 340 (6130): 347–349.
- Newman, S.J., Williams, D.McB. and Russ, G.R. 1996. Age validation, growth and mortality rates of the tropical snappers (Pisces: Lutjanidae) *Lutjanus adetii* (Castelnau, 1873) and *L. quinquelineatus* (Bloch, 1790) from the central Great Barrier Reef, Australia. *Marine and Freshwater Research* 47, 575–584.
- Quinn, S.P. & M.R. Ross. 1985. Non-annual spawning in the white sucker. *Copeia*, 613–618.
- Resende, S. M., B. P. Ferreira & T. Frédou. 2003. Boletim Técnico Científico. Centro de Pesquisa e Gestão de Recursos Pesqueiros do Litoral Nordeste (CEPENE), 11: 257–270.
- Rideout, R. M., M. P. M. Burton & G. A. Rose. 2000. Observations on mass atresia and skipped spawning in northern Atlantic cod, from Smith Sound, Newfoundland. *Journal of Fish Biology*, 57:1429–1440.
- Rideout, R. M., G. A. Rose & M. P. M. Burton. 2005. Skipped spawning in female iteroparous fishes. *Fish and Fisheries*, 6:50–72.
- Rideout, R. M., M. J. Morgan & G. R. Lilly. 2006. Variation in the frequency of skipped spawning in Atlantic cod (*Gadus morhua*) off Newfoundland and Labrador. *ICES (International Council for the Exploration of the Sea) Journal of Marine Science*, 63:1101–1110.

- Rideout, R. M. & J. Tomkiewicz. 2011. Skipped spawning in fishes: more common than you might think. *Marine and Coastal Fisheries: Dynamics, Management, and Ecosystem Science* [online serial], 3:176–189.
- Rowe, S. & J. A. Hutchings. 2003. Mating systems and the conservation of commercially exploited marine fish. *Trends in Ecology and Evolution*, 19:567–572.
- Skjæraasen, J. E., J. Kennedy, A. Thorsen, M. Fonn, B. N. Strand, I. Mayer & O. S. Kjesbu. 2009. Mechanisms regulating oocyte recruitment and skipped spawning in Northeast Arctic cod (*Gadus morhua*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 66:1582–1596.
- Ter Braak. 1986. Canonical correspondence analysis: a new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis. *Ecology*, 67: 1176–1179
- Trippel, E.A. & H.H. Harvey. 1989. Missing opportunities to reproduce: an energy dependent or fecundity gaining strategy in white sucker (*Catostomus commersoni*)? *Canadian Journal of Zoology*, 67: 2180–2188.
- Tyler, C.R. & J. P. Sumpter. 1996. Oocyte growth and development in teleosts. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 6:287–318.
- Vázquez, R. I., Rodríguez, J., Abitia, L. A. & F. Galván. 2008. Food habits of the yellow snapper *Lutjanus argentiventris* (Peters, 1869) (Percoidae: Lutjanidae) in La Paz Bay, Mexico. *Revista de Biología Marina y Oceanografía*, 43(2): 295–302.
- Zudaire, I., Murua, H., Grande, M., Korta, M., Arrizabalaga, H., Areso, J.J. & Delgado-Molina, A. 2013. Fecundity regulation strategy of the yellowfin tuna (*Thunnus albacares*) in the Western Indian Ocean. *Fisheries Research* 138: 80–88.
- Zuur, A. F., Ieno, E. N. & Smith, G. M. 2007. Analysing ecological data. *Statistics for biology and health*. Heidelberg, Germany: Springer.
- Wallace, R. A. & K. Selman. 1981. Cellular and dynamic aspects of oocyte growth in teleosts. *American Zoologist*, 21:325–343.

Figures

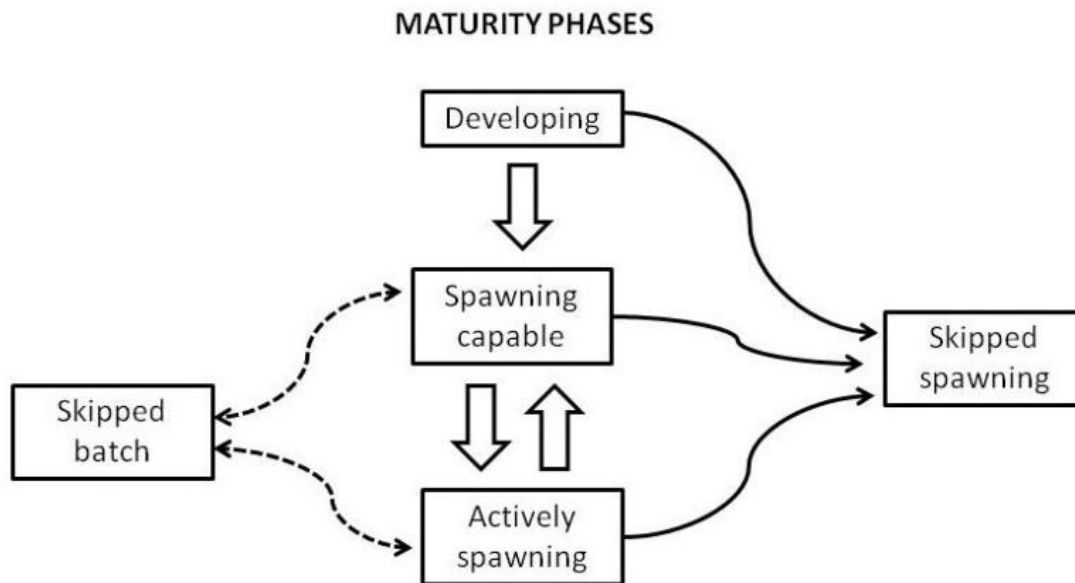


Figure 1. Stepwise between maturity phases and conditions for skipped spawning and skipped batch. All maturity phases can skip spawning and do not participate in the spawning season, mainly in determinate spawner species (full line). Skipped batch is possible for fishes in spawning-capable and actively-spawning phase, such both maturity phases can continue vitellogenesis and spawn in currently breeding season, especially for indeterminate spawner species (dashed line). Spawning-capable phase can increase vitellogenesis and produce batches of hydrated oocytes, and be incorporated to actively-spawning phase. After spawning may return to spawning-capable phase in a several sequence during spawning season, known as spawning frequency (block arrows). Diagram adapted from Rideout and Tomkiewicz (2011) and Brown-Peterson *et al.* (2011).

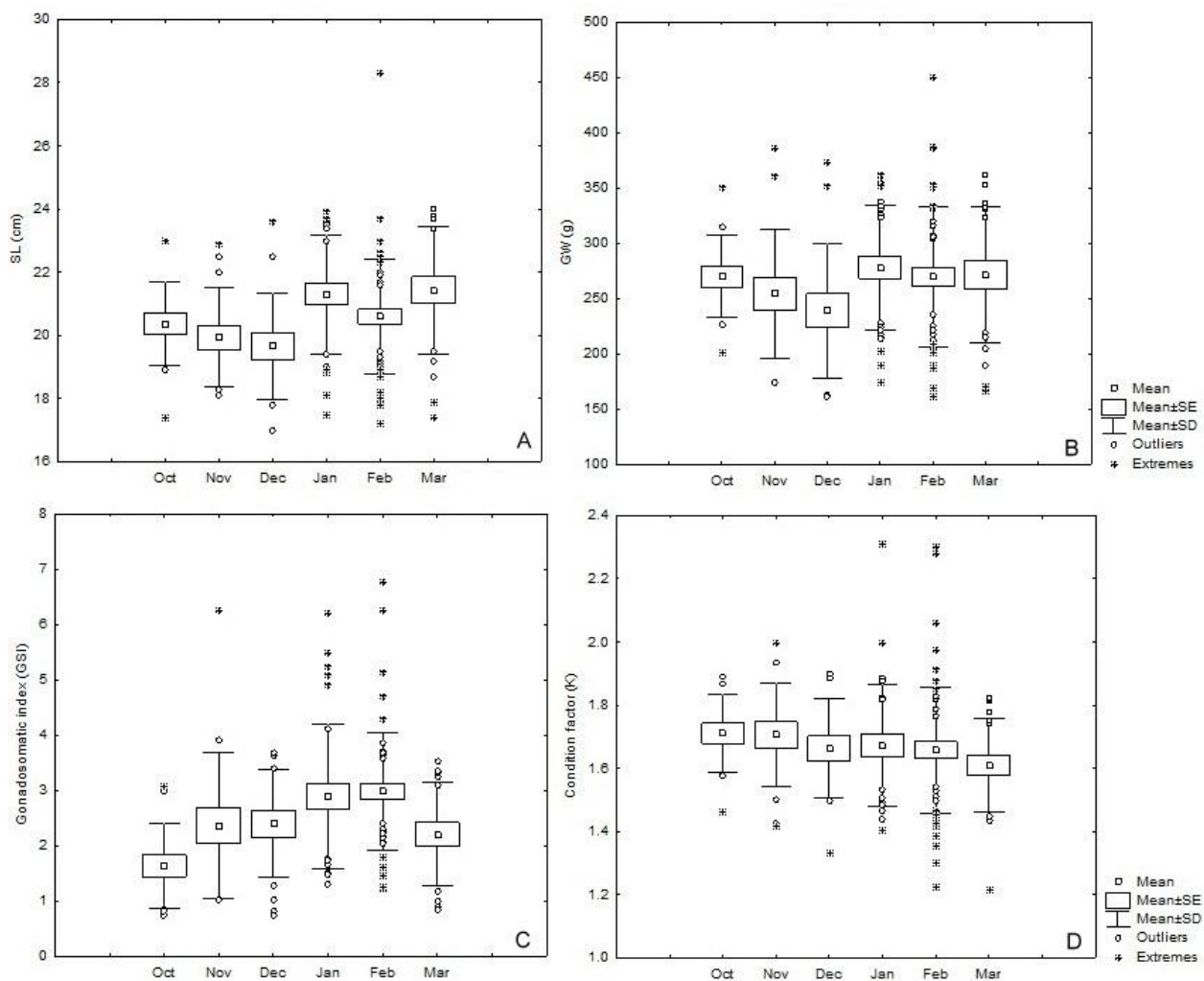


Figure 2. Box plot for variation between grouped maturity phases and month. (A) standard length (S_L), (B) gutted weight (G_W), (C) gonadosomatic index (G_{SI}), and (D) condition factor (K).

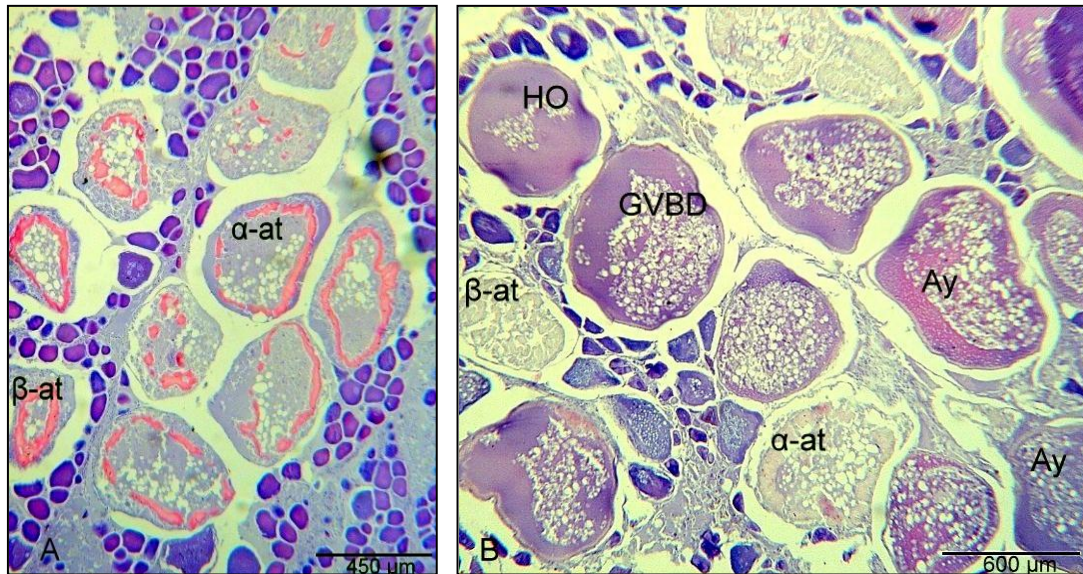


Figure 3. Histological section of the Brazilian Snapper ovaries. (A) Developing maturity phase exhibiting a skipped spawning in reabsorbing vitellogenic oocytes phase (all advanced yolked oocytes were in α -atresia simultaneously). (B) Actively-spawning maturity phase with clutches of advanced yolked oocytes in α and β -atresia simultaneously with other health advanced yolked oocytes, and hydrated oocytes.

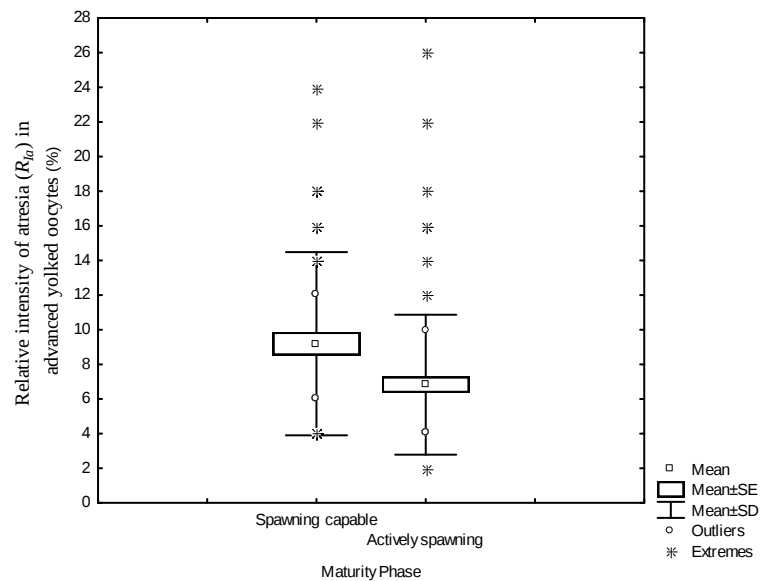


Figure 4. Box plot for variation of the relative intensity of atresia (R_{la}) in advanced yolked oocytes between maturity phases (spawning-capable and actively-spawning).

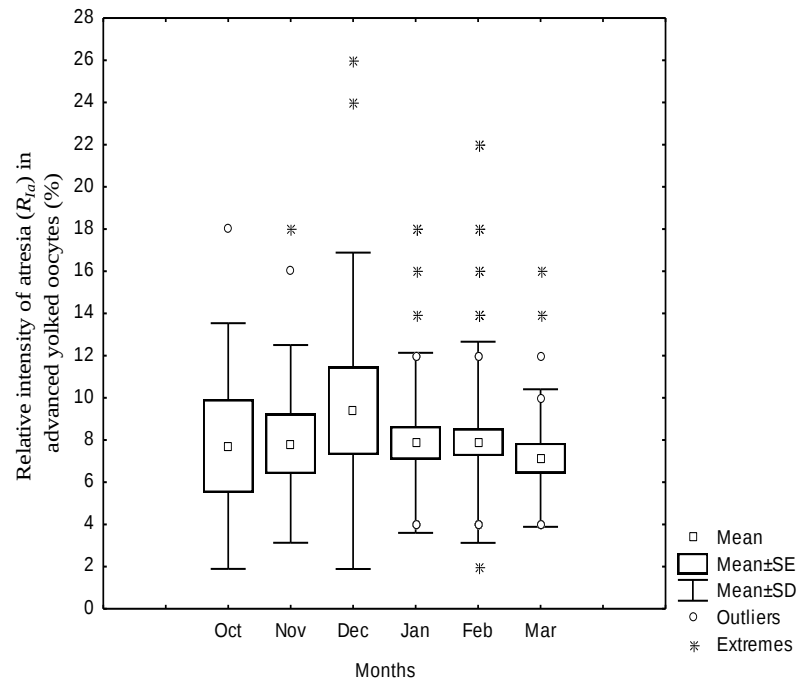


Figure 5. Box plot for variation of the relative intensity of atresia (R_{Ia}) in advanced yolked oocytes between months with grouped maturity phases (spawning-capable and actively-spawning).

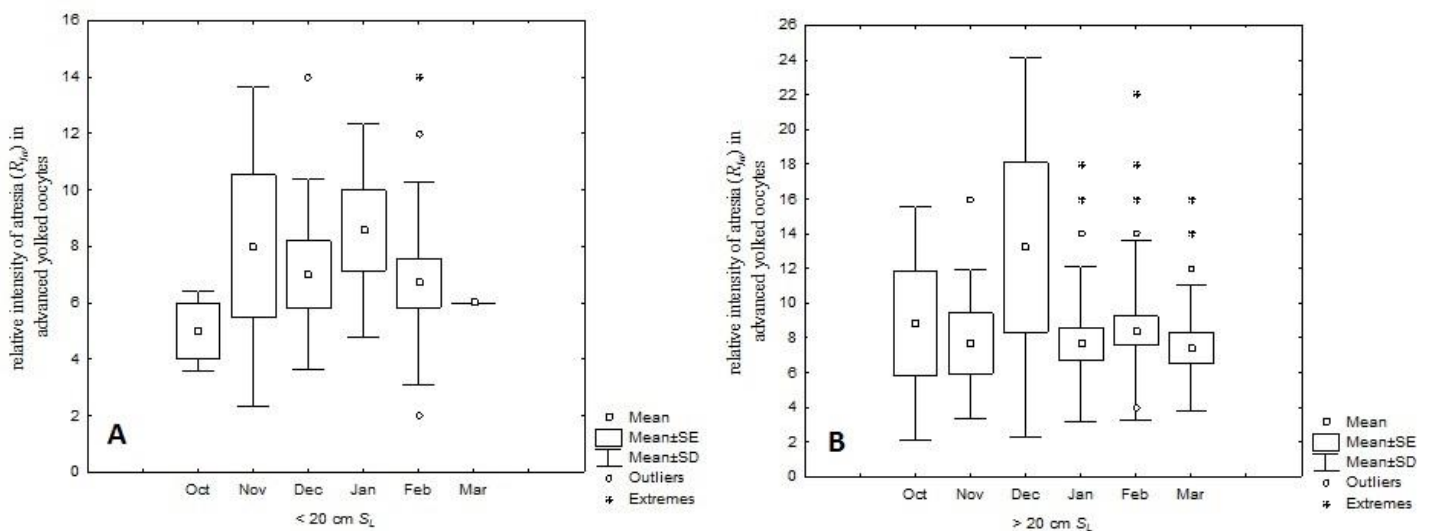
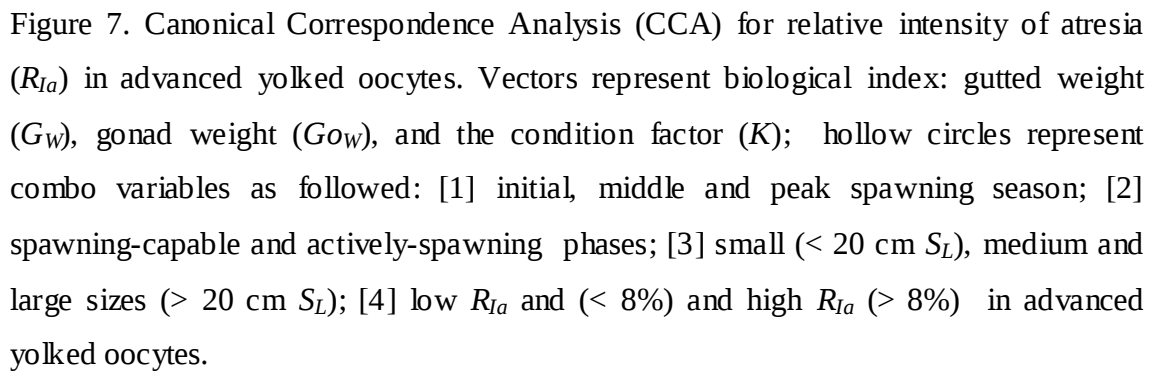


Figure 6. Box plot for monthly variation of the relative intensity of atresia (R_{Ia}) in advanced yolked oocytes between fish size shorter (A) and larger (B) than 20 cm S_L with grouped maturity phases.



Todas as normas de redação e citação, deste capítulo, atendem as estabelecidas pela referida revista (em anexo).

4. 4.1- Normas da Revista [Journal of Fish Biology]

© The Fisheries Society of the British Isles



Edited By: J.F. Craig

Impact Factor: 1.834

ISI Journal Citation Reports © Ranking: 2012: 14/50 (Fisheries); 40/100 (Marine & Freshwater Biology)

Online ISSN: 1095-8649

Author Guidelines

INSTRUCTIONS FOR AUTHORS

1. *Journal of Fish Biology* welcomes research manuscripts containing new biological insight into any aspect of fish biology. We invite papers that report results and ideas of value to fish biology that will serve a wide international readership. Hence the novelty of the content of manuscripts should have relevance beyond a particular species or place in which the work was carried out. **All material submitted must be original and unpublished, and not under consideration for publication elsewhere.** If in doubt about overlap, please give details of any related work submitted or in press when submitting your manuscript. The *Journal* uses plagiarism detection software, so in submitting your manuscript you accept that it may be screened against previously published literature.

The Fisheries Society of the British Isles (FSBI) considers that scientists should avoid research threatening the conservation status of any species of fish, which is already regarded as threatened according to the IUCN Red List of Threatened Species and the associated Red List Categories and Criteria version 3.1

(<http://www.iucnredlist.org/technical-documents/categories-and-criteria>) or which is listed as such in a Red Data Book appropriate to the geographic area concerned. In accordance with this view, papers based on such research will not be accepted, unless the work had clear conservation objectives.

Authors are encouraged to place all species distribution records in a publicly accessible database such as the national Global Biodiversity Information Facility (GBIF) nodes (www.gbif.org) or data centres endorsed by GBIF, including BioFresh (www.freshwaterbiodiversity.eu/).

2. **Submission of manuscripts.** We will consider: Regular papers (original research), Review papers, which will either be invited or agreed with an Associate Editor (see 17), Brief Communications (see 18), Letters (see 19), and Comments and Replies (see 20). Contributors to the *Journal of Fish Biology* should read the Editorial on submissions and authorship in *Journal of Fish Biology* **79**, 1-2 (2011) (available [here](#)) Manuscripts are submitted online at <http://jfb.edmgr.com>, where a user ID and password are assigned on the first visit. Full instructions and support are available on this site. **Authors are expected to suggest potential referees**, selected internationally, for their manuscripts in the 'Suggest Reviewers' section.

3. **Preparation of manuscripts.** Authors should consult a recent issue of *Journal of Fish Biology* for details of style and presentation. **If their manuscript does not follow the format of the Journal, it will be returned to them unreviewed.** Manuscripts must be **double-spaced throughout**, all pages must be numbered and **line numbering set to continuous**, including tables, figure legends and reference lists. **Use a font size ≥ 12 . Do not save files in PDF (portable document format) format.**

The first page must contain the following information: the title of the paper, name(s) (initials ONLY for forenames) and FULL academic address(es) of ALL author(s); if the address of any author has changed, it should be added as a footnote. Telephone number and email address for the corresponding author (**one only**) should be provided as a footnote. A concise running headline of not more than 45 characters inclusive of spaces should also be given on this page. For regular papers arrange sections in the following sequence: Title page (as a separate page), Abstract and Key Words (as a separate page), Introduction, Materials and Methods, Results, Discussion (**a combined Results and Discussion is not acceptable and Conclusions as a heading is only acceptable in Review Papers**), Acknowledgements (for individuals use initials only for forenames and no titles), References, Tables (with captions; see 6 below), Figure captions, Figures and Appendices. Within sections, subdivisions should not normally exceed two grades; decimal number classification of headings and subheadings should not be used (see recent past issues). Footnotes should not be used except in Tables. Spelling must be U.K. English, e.g. Concise Oxford English Dictionary (as distinct from American English) throughout, except in quotations and references. All Latin words (but excluding scientific words other than genus and species) should be in italics. **Do not write text in the first person.**

Do not duplicate information in tables and figures, or *vice versa* or in text and figures. Do not repeat table headings and figure legends in the text. Punctuation should be consistent and only a single space inserted between words and after punctuation. **Do not indicate positions of tables and figures in the text.** Two blank lines should be left after headings and between paragraphs. Text should be typed without end of line hyphenation, except for compound words. Lower case 'l' for '1' or 'O' for '0' should not be used.

4. **Abstract.** This must be concise and summarize **only** the significant findings of the paper (*i.e.* not the background or methods). It should be followed by a list of **≤ 6 key words or key phrases that are not included in the title, with a maximum of 100 characters (including punctuation and spacing)**.

5. **Illustrations.** Photographs should be selected only to illustrate something that cannot adequately be displayed in any other manner. Magnification should be given in actual terms and all stains used should be described in full. Colour figures can be included; the first two will be produced free of charge, additional figures will be produced online free of charge, print production will be at the author's expense. Authors must complete a Colour Work Agreement Form for any colour figures requiring payment. This will be indicated on acceptance. The form can be downloaded as a PDF from the home page at <http://jfb.edmgr.com>, or by clicking [here](#). Please note that the Colour Work Agreement Form must be returned by post to the address provided on acceptance. Number figures consecutively using Arabic numerals [Fig. 1, 2, *etc.*: subdivide by (a), (b), *etc.*], in order of their mention in the text. A fully descriptive caption must be provided for every figure and the complete list of captions typed together on a separate page. Captions must not be included on the figures. All relevant information, *e.g.* keys to the symbols and formulae, should be included in the caption. The minimum reduction for the figures may be indicated. Artwork should be received in digital format. Line artwork (vector graphics) should be saved as Encapsulated PostScript (EPS) and bitmap files (half-tones or photographic images) as Tagged Image Format (TIFF). Native file formats should not be submitted. More detailed information on the submission of electronic artwork can be found at <http://authorservices.wiley.com/bauthor/illustration.asp>

6. **Tables.** Number consecutively in Roman numerals (Table I, II, *etc.*), **in the order of their mention in the text**. Captions for tables should be **typed directly above each table**, not on a separate page. Footnotes to tables should be indicated by superscripts and typed at the bottom of the tables. Tables and figures must 'stand alone' and so all abbreviations must be defined in the figure captions and as footnotes in the tables. Tables, figures and figure captions should be saved in separate files from the main text of the manuscript. Tables should not be embedded in the text file in picture format.

7. **Units and symbols.** Use metric units. Physical measurements should be in accordance with the Système International d'Unités (SI), *e.g.* mm, mm³, s, g, µg, m s⁻¹, g l⁻¹. Use joules not calories. Authors will find the following two publications helpful: *British Standard 1991: Part I: 1967 Recommendations for Letter Symbols, Signs and Abbreviations and Units, Symbols and Abbreviations. A Guide for Biological and Medical Editors and Authors* (Baron, D.N., ed.) published by the Royal Society of Medicine, London.

In mathematical expressions, single letters (italics) should be used for variables, qualifying them with subscripts (not italics) if required, e.g. length L, fork length L_F, standard length L_S, index I, gonado-somatic index I_G, hepato-somatic index I_H, etc. The 24 hour clock should be used for time of day, *e.g.* 1435 hours, not 2.35 p.m. Calendar dates should be as, *e.g.* 15 June 1998. In the text, one-digit numbers should be spelt out unless they are used with units of measure (in which case they should not be hyphenated), *e.g.* five boxes, 5 cm. Numerals should be used for all numbers of two or more digits, *e.g.* 34 boxes. Use mass(es) rather than weight(s). Means and error (S.D.,

S.E., 95% C.L., etc.), should be to the same number of decimal places. Salinity is dimensionless with no units; do not use psu, ‰ or similar.

8. *Statistics*. Present statistics as follows: name of test, test statistic with associated degrees of freedom (d.f.; note that an *F*-distribution has TWO d.f. values) and probability level (*P*). If data conform to all the assumptions of the statistical method used, precise *P*-values can be given, otherwise *P*-values should be >0.05, 0.05, 0.01 and 0.001. The *P*-values given by statistical packages assume that all the assumptions of the statistical method are fully met. Although ANOVA and regression are robust, the real *P*-values are likely to be different from the values printed by the package, because of violations of the assumptions. Provide confidence intervals (95% C.I.) for parameters estimated by ANOVA and regression analysis. Contributors to the *Journal of Fish Biology* should read the Editorial on reporting statistical results in *Journal of Fish Biology* **78**, 697-699 (2011) (available [here](#))

9. *Species nomenclature*. On first mention of a species name in the main text, the common name of the species, if one is available, followed by the scientific species name (Latin binomial name, in italics) with the describing authority and date of authorship must be given. The common name should not be separated from the scientific name by a comma nor should the species name be in parentheses. The describing authority and date of authorship should not be separated by a comma. For example: the rainbow trout *Oncorhynchus mykiss* (Walbaum 1792); NOT, the rainbow trout, [*Oncorhynchus mykiss* (Walbaum, 1792)]. First use of species names in the title and Abstract should include common and scientific names as above, but do not require the describing authority and date of authorship.

Use standard sources for species common names, including: Wheeler, A. (1992). A list of the common and scientific names of fishes of the British Isles. *Journal of Fish Biology* **41** (Supplement A) (for British fishes); Wheeler, A.C., Merrett, N.R. & Quigley, D.T.G. (2004). Additional records and notes for Wheeler's (1992) *List of the Common and Scientific Names of Fishes of the British Isles*. *Journal of Fish Biology* **65**, Supplement B (for British fishes); Nelson, J.S., Crossman, E.J., Espinosa-Pérez, H., Findley, L.T., Gilbert, C.R., Lea, R.N. & Williams, J.D. (2004). *Common and scientific names of fishes from the United States, Canada, and Mexico*. Committee on Names of Fishes. 6th edn. Bethesda, MD, U.S.A.: American Fisheries Society (for North American fishes; except those covered above for British fishes); Froese, R. & Pauly, D. (Eds) (2010). FishBase. World Wide Web electronic publication. www.fishbase.org; *FAO Guides for Fisheries Purposes*.

When first using scientific species names the describing authority name appears in parentheses only if the binomial combination of the name has changed since the original description. *Oncorhynchus clarkii* (Richardson 1836) for example, includes the authority name in parentheses because Richardson initially described the species in the genus *Salmo*, under the name *Salmo clarkia*, whereas the name *Salmo marmoratus* Cuvier 1829 is currently recognized exactly as originally named by Cuvier. When the describing authority is Linnaeus, this should be abbreviated to L., e.g. *Cyprinus carpio* L. 1758. The citation for the original description of a species should not be included in the References unless additional specific details (i.e. more than just the species name) supplied by that publication are discussed in the manuscript. Use the online *Catalog of Fishes* as the standard authority for species nomenclature and date of description:

Eschmeyer, W. N. (Ed.) *Catalog of Fishes* electronic version (5 January 2011). <http://research.calacademy.org/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp> After initial use of the species' common and scientific names, subsequent reference to the species should use the scientific name (without describing author or date) NOT the common name. The genus name should be abbreviated to a single letter (e.g. *C. carpio* and *O. mykiss*), except at the start of a sentence or where confusion may arise from multiple genera with the same first letter.

When listing synonyms for a species, the following style is required [based in part on Mincarone & Fernholm *Journal of Fish Biology* (2010) 77, 779–801]:

Eptatretus cirrhatus (Forster 1801)

Homea banksii Fleming 1822: 375 (original description; type locality: South Seas; holotype: unknown)

Bdellostoma heptatrema Müller 1836: 79 (original description; type locality: South seas; holotype: unknown)

Bdellostoma forsteri Müller 1836: 80 (original description; type locality: Queen Charlotte Sound, New Zealand; holotype: unknown). Conel, 1931: 76 *Bdellostoma forsteri* var. *heptatrema*. Müller, 1838: 174 (new combination)

Bdellostoma cirrhatum. Günther, 1870: 511 (in part). Hutton, 1872: 87 (in part). Putnam, 1874: 160 (in part). Günther, 1880: 27

(Note that species names that are modifications of an existing binomial, rather than an original description, are separated from the author name by a full stop, *Bdellostoma cirrhatum*. Günther, 1870: 511 (in part).

The plural 'fish' should be used for the same species, 'fishes' for more than one species. Any specimens used for taxonomic analyses should, wherever possible, be deposited in appropriate scientific collections (e.g. museums and university collections, or private collections when there is good evidence that these are adequately maintained), with identifying catalogue numbers, so that they are accessible to the scientific community for subsequent examination and taxonomic revision. **Namebearing type specimens of taxa that are described in the *Journal of Fish Biology* as new to science must be deposited in recognized national or international institutions that can meet Recommendations 72F.1-5 of the International Code of Zoological Nomenclature (ICZN, 1999; available [here](#)) for institutional responsibility.** The chosen institute for deposition of name-bearing type specimens should be able to meet these responsibilities into the foreseeable future. A paratype series may be distributed among more than one recognized national or international institution at the discretion of the authors. This is encouraged for paratype series that include numerous specimens, where the paratype series can be split into two or more representative samples, comprising several specimens that are deposited at different institutions. For examples of recognized national or international institutions see earlier taxonomic publications in the *Journal of Fish Biology*, or check institutions listed in Eschmeyer's *Catalog of Fishes Online* (available [here](#)), and see Poss & Collette, *Copeia* **1995**, 48- 70, for U.S. and Canadian institutions. Institutional abbreviations used in manuscripts should follow standard code designations as given in Eschmeyer's *Catalog of Fishes Online* (see link above). Contributors to the *Journal of Fish Biology* should read the Editorial on correct nomenclature in *Journal of Fish Biology* **78**, 1283-1290 (2011) (available [here](#))

10. Genetic nomenclature. The *Journal* uses the zebrafish system (see <http://zfin.org/zfinfo/nomen.html>) for genes and proteins of fish origin. Genes should be in italic lower case text and proteins in non-italic lower case text with the first letter capitalized. If the

genes and proteins are of human origin, use the human nomenclature, with genes in upper case italic text and proteins in upper case non-italic text. Contributors to the *Journal of Fish Biology* should read the Editorial on correct nomenclature in *Journal of Fish Biology* **78**, 1283-1290 (2011) (available [here](#))

11. Sequence data. Manuscripts containing novel amino acid sequences (*e.g.* primer sequences) will only be accepted if they carry an International Nucleotide Sequence Databases (INSD) accession number from the European Biology Laboratory (EMBL), GenBank Data Libraries (GenBank) or DNA Data Bank of Japan (DDBJ). The *Journal of Fish Biology* strongly recommends that when authors deposit data in genetic data banks they include specimen catalogue numbers (for specimens preserved in collections), a note identifying sequences that are derived from type specimens (see 9) and collection locality data. The data base accession number must be given in the Materials and Methods section of the manuscript. For taxonomic papers that refer to sequences derived from specimens preserved in collections (see 9), authors should include a table that clearly links each sequence accession number with the specimen from which it was derived. Sequences from type specimens should also be clearly identified in this Table (***e.g.* given in bold text**). A nomenclature for genetic sequences for type and some non-type specimens has been proposed by Chakrabarty *et al.* (2013) [Chakrabarty, P., Warren, M., Page, L., Baldwin, C. (2013). GenSeq: An updated nomenclature for genetic sequences and a formal ranking of sequences from type and non-type sources. *Zookeys* **346**, 29–41, doi: 10.3897/zookeys.346.5753] and may be used (but is not obligatory): sequences from holotypes are identified as genseq-1, paratypes genseq-2, those from topotypes are genseq-3, and the genetic marker(s) used are incorporated into the nomenclature (*e.g.* genseq-2 ND2). Lengthy nucleotide sequences will only be published in the text if, in the judgement of the Editor-in-Chief, these results are of general interest and importance. **Where sequences are already published, reference to the original source will suffice.**

12. RAPD. Data derived by RAPDs (randomly amplified polymorphic DNAs) technology are frequently not satisfactory and conclusions derived from them unreliable. Papers submitted to the *Journal* should not include data generated by this technique.

13. Acknowledgement of copyright. Authors should obtain permission from the copyright owner (usually this is the publisher) to use any figure, table or extended quotation from material that has previously been published. Acknowledgements, however, should cite the author: ‘Reproduced with permission from Einstein (1975)’.

14. References.

The list of references should be arranged alphabetically according to the surname of the first author and set out as follows:

- Boisvert, C. A. (2005). The pelvic fin and girdle of *Panderichthys* and the origin of tetrapod locomotion. *Nature* **438**, 1145–1147.
- Nagahama, Y., Yoshikuni, M., Yamashita, M., Tokumoto, T. & Katsu, Y. (1995). Regulation of oocyte growth and maturation in fish. In *Current Topics in Developmental Biology*, Vol. 30 (Pederson, R. A. & Schatten, G., eds), pp. 103–145. San Diego, CA: Academic Press.

Zar, J. H. (1999). *Biostatistical Analysis*, 4th edn. Upper Saddle River, NJ: Prentice Hall.

It is important to include the article's Digital Object Identifier (DOI) (see section 24) in the reference as volume and page information is not always available for articles published online. Please note the following example:

Song, J., Mathieu, A., Soper, R. F. & Popper, A. N. (2006). Structure of the inner ear of bluefin tuna *Thunnus thynnus*. *Journal of Fish Biology* **68**, 1767–1781.doi:10.1111/j.1095-8649.2006.01057.x

The order in the list should be:

- (i). Single authors. Where more than one reference is given for a single author the publications should be listed chronologically.
- (ii). Two authors. These should be arranged first alphabetically, then chronologically. For text citations, use the names of both authors and the year. Do not use *et al.* for two-author references.
- (iii). Three or more authors. These should be arranged chronologically. For all text citations, use the surname of the first author only, followed by *et al.* and the date.

If more than one reference by the same author(s) published in the same year is cited, use *a, b, etc.* after the year in both text and list, *e.g.* (1963*a*). Text citations can be given in either of two ways: (a) with date in parentheses, 'as demonstrated by Jones (1956)'; (b) with names and date in parentheses, 'according to recent findings (Jones, 1956)'.

Where more than one reference is cited in the text these should be in chronological order, e.g. Smith, 1975; Arnold, 1981; Jones, 1988. **Journal titles must be given in full.** Provide names and initials of **all** authors, the full title of the paper, the volume number and the page numbers.. **Authors should check that all citations in the text are in the list of references and vice versa**, and that their dates match. Journal titles, book titles and any other material within the reference list which will be italicized in print should be italicized or underlined in the manuscript.

References must be available in the public domain, *e.g.* 'do not include grey' literature.

List electronic references separately, under the heading **Electronic References**, and set out as follows:

ICES (2001). Report of the Northern Pelagic and Blue Whiting Fisheries Working Group. *ICES CM 2001/ACFM:17*. Available at <http://www.ices.dk/reports/acfm/2001/wgnpbw/wgnpbw01.pdf> (last accessed 6 April 2010).

All articles on Wiley Online Library (<http://wileyonlinelibrary.com>) include full details on how to cite the article.

15. Supporting Information. As a service to authors and readers, the *Journal of Fish Biology* will host supporting information online. Supporting Information files are hosted by the Publisher in the format supplied by the author and are not copy-edited by the Publisher. **It is the responsibility of the author to supply Supporting Information in**

an appropriate file format and to ensure that it is accurate and correct. Authors should therefore prepare Supporting Information with the same rigour as their main paper, including adhesion to journal style (e.g. formatting of references).

Supporting Information can be provided as separate files or as one combined file. Authors are discouraged from supplying very large files or files in non-standard file formats, both of which may reduce their use to the readership. Files should be prepared without line numbers or wide line spacing, and with all track-change edits accepted. Supporting Information files containing videos and animations are accepted.

16. Ethics. Contributors to the *Journal of Fish Biology* must read the Editorials on ethics in *Journal of Fish Biology* **68**, 1-2 (2006) (available [here](#)) and *Journal of Fish Biology* **78**, 393-394 (2011) (available [here](#)). They will be required to complete a questionnaire on submission of their paper, available for downloading [here](#).

17. Reviews. Reviews should be concise, critical and creative. They should seek to stimulate topical debate and new research initiatives. Prospective authors are asked to submit a synopsis (two pages maximum) of their paper to an Associate Editor. The Editor-in-Chief can be consulted to advise on the appropriate Associate Editor to be approached. The synopsis should outline why the review is topical, its main points and objectives, and how it will stimulate debate and research. When the proposal has been accepted by an Associate Editor, he or she will invite the author to submit a manuscript, following the Instructions for Authors, within an agreed time limit.

18. Brief Communications. A Brief Communication may be concerned with any subject within the scope of the *Journal of Fish Biology* but should be **confined to a single point or issue of progress**, such as an unusual occurrence, an interesting observation, or a topical and timely finding. The manuscript must, however, have some relevance beyond the species or locality under consideration. To qualify for inclusion as a Brief Communication a paper **must be short (five printed pages maximum; c. 2500 words)**. An abstract of not more than three sentences is required. **No subheadings or subdivisions should be included.** In other respects submitted manuscripts should comply with the instructions given above.

19. Letters. These must be very short (**one and a half printed pages maximum; c. 750 words**) and deal with single significant finding or point for discussion that needs rapid publication. Include title page, key words (note no Abstract), main text and references (maximum four) (no tables or figures).

20. Occasional Comments. Comments concerning recent published papers in the *Journal* may be considered by the Editor-in-Chief. The comments will be sent to the original authors to provide an opportunity for reply. Publication of the Comment and Reply will end the debate.

21. Acceptance of papers. Papers will normally be critically reviewed by two or more independent experts in the relevant discipline and evaluated for publication by the Editors, but the Editors may return to authors without review any manuscripts deemed to be of inadequate quality or inappropriate for the *Journal of Fish Biology*. The final decision to accept a paper will be made by the Editor-in-Chief.

22. **Copyright and Online Open**

Authors submitting a manuscript do so on the understanding that, if it is accepted for publication, the licence to publish the article, including the right to reproduce the article in all forms and media, shall be assigned exclusively to the FSBI. If your paper is accepted, the author identified as the formal corresponding author for the paper will receive an email prompting them to login into Author Services; where via the Wiley Author Licensing Service (WALS) they will be able to complete the license agreement on behalf of all authors on the paper. **Authors are themselves responsible for obtaining permission to reproduce copyright material from other sources.**

For authors signing the copyright transfer agreement

If the OnlineOpen option is not selected the corresponding author will be presented with the copyright transfer agreement (CTA) to sign. The terms and conditions of the CTA can be previewed in the samples associated with the Copyright FAQs below:

CTA Terms and Conditions http://authorservices.wiley.com/bauthor/faqs_copyright.asp

For authors choosing OnlineOpen

If the OnlineOpen option is selected the corresponding author will have a choice of the following Creative Commons License Open Access Agreements (OAA):

Creative Commons Attribution License OAA

Creative Commons Attribution Non-Commercial License OAA

Creative Commons Attribution Non-Commercial -NoDerivs License OAA

To preview the terms and conditions of these open access agreements please visit the Copyright FAQs hosted on Wiley Author Services

http://authorservices.wiley.com/bauthor/faqs_copyright.asp and visit <http://www.wileyopenaccess.com/details/content/12f25db4c87/Copyright--License.html>.

If you select the OnlineOpen option and your research is funded by The Wellcome Trust and members of the Research Councils UK (RCUK) you will be given the opportunity to publish your article under a CC-BY license supporting you in complying with Wellcome Trust and Research Councils UK requirements. For more information on this policy and the Journal's compliant self-archiving policy please visit:

<http://www.wiley.com/go/funderstatement>.

24. Proofs and offprints. Proofs are downloaded as a PDF file from a designated web site. Full details will be sent to the corresponding author by email. Therefore, a working email address must be provided. Proofs should be returned to the Managing Editor within 3 days of receipt. Free access to the final PDF offprint of the article will be available *via* author services only. Authors must therefore sign up for author services to access the article PDF offprint and enjoy the many other benefits the service offers. In addition to this electronic offprint, paper offprints may be ordered online. Full instructions for ordering paper offprints will be sent with the proofs. Any queries regarding offprints should be emailed to: offprint@cosprinters.com. Paper offprints are normally dispatched within 3 weeks of publication of the issue in which the paper appears. Please contact the publishers if offprints do not arrive; however, please note

that offprints are sent by surface mail, so overseas orders may take up to 6 weeks to arrive.

25. **Early View.** *Journal of Fish Biology* is covered by Wiley-Blackwell's Early View service. Early View articles are complete full-text articles published online in advance of their publication in a printed issue. Articles are therefore available as soon as they are ready, rather than having to wait for the next scheduled print issue. Early View articles are complete and final, and no changes can be made after online publication. They have been fully reviewed, revised and edited for publication, and the authors' final corrections have been incorporated. Early View articles lack a volume, an issue and page numbers, and cannot be cited in the traditional way. Instead they have a DOI, which allows the article to be cited and tracked before it is allocated to an issue. After print publication, the DOI remains valid and can continue to be used to cite and access the article.

26. **Author material archive policy.** Please note that unless specifically requested, Wiley-Blackwell will dispose of all hard copy or electronic material 2 months after publication. If the return of any submitted material is required, the Managing Editor or Production Editor must be informed as soon as possible.

27. **Queries.** Contact the Managing Editor at journal.fishbiology@btopenworld.com.

5. - Considerações finais

Os resultados obtidos no presente trabalho revelaram um desenvolvimento assincrônico dos ovócitos e um processo contínuo de recrutamento dos ovócitos do estoque de reserva através de várias fases de desenvolvimento ovariano durante a estação reprodutiva. O percentual e número de ovócitos em cortical alveolar e ovócitos vitelogênicos permaneceram constante durante a estação reprodutiva. O diâmetro médio dos ovócitos em vitelogênese terciária decresce com o progresso da desova. E também a intensidade de atresia nos ovários foi relativamente alta no fim da estação reprodutiva. Estes resultados indicam que a baúna de fogo *Lutjanus alexandrei* exibe um padrão de regulação de fecundidade indeterminado.

A estimativa da frequência de desova reforça o conceito de múltiplas desovas por lote e fecundidade indeterminada, independentemente do método adotado (ovócitos hidratados e folículos pós-ovulatórios), indicando um intervalo médio aproximado entre 2 a 3,5 dias entre lotes de ovócitos a serem desovados. A fração de desova estimada com o método dos ovócitos hidratados aumenta com a proximidade do pico de desova, entre janeiro a março. Adicionalmente ocorrem entre 11 e 21 lotes de ovócitos desovados ao longo da estação reprodutiva, estimado através método OH e FPO respectivamente. As estimativas obtidas no presente trabalho permitem estimar a fecundidade anual realizada pela população. Embora por outro lado, não foi possível obter a estimativa da frequência circadiana de desova, que dever ser estimada em estudos futuros.

Um comportamento de omissão de desova e de lotes pode ser observado nos cortes histológicos, permitindo se estimar a intensidade relativa de atresia por lote, média de aproximadamente 8%. Esta última, um dado muito importante e não conhecido ainda para espécies de peixes com fecundidade indeterminada e múltiplas desovas por lote. Sobretudo, o conhecimento mais aprofundado das diferentes estratégias reprodutivas observadas para esta espécie, irão permitir futuras estimativas da biomassa do estoque desovante, e consequentemente adotar medidas de ordenamento pesqueiro e estratégias de manejo de populações de uma espécie de peixe recifal endêmica do litoral do Nordeste do Brasil.