

UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE
INSTITUTO DE OCEANOGRAFIA
PÓS-GRADUAÇÃO EM OCEANOGRAFIA BIOLÓGICA

Idade e mudanças no crescimento da pescadinha amarela *Macrodon atricauda* (Günther, 1880) entre 1976 e 2009 no Sul do Brasil.

LUIS GUSTAVO CARDOSO

Dissertação Apresentada ao Programa de Pós-graduação em Oceanografia Biológica da Universidade Federal do Rio Grande, como requisito parcial à obtenção do título de MESTRE.

Orientador:

Prof. Dr. Manuel Haimovici

RIO GRANDE

Fevereiro de 2011

AGRADECIMENTOS

Ao meu orientador Prof Dr. Manuel Haimovici, pela amizade, pelo apoio mais do que acadêmico e pelas oportunidades de desenvolvimento de trabalhos;

Aos membros da banca Prof. Dr. Jorge Pablo Castello, Prof. Dr. Marcelo Cunha Vasconcellos, Dr. Júlio Neves Araújo, pelos valiosos comentários e sugestões;

Ao CNPq, CAPES e à FURG;

À secretaria da COMCUR pela agilidade na resolução dos trâmites;

Aos colegas do Laboratório de Recursos Pesqueiros Demersais;

Ao colega Márcio de Araújo Freire, pela ajuda na laboriosa tarefa de seccionar tantos otólitos;

À minha família, pelo apoio incondicional, amor e carinho de sempre;

À minha companheira Lara, por sua alegria contagiante, amor, carinho e compreensão durante as horas mais difíceis.

Dedico este trabalho ao meu filho Theo!

ÍNDICE

Resumo, palavras-chave.....	4
Introdução.....	5
Material e Métodos.....	6
Resultados.....	7
Discussão.....	10
Conclusões.....	13
Literatura Citada.....	13
Anexo (artigo submetido).....	21-50

RESUMO

O cieniídeo demersal costeiro *Macrodon atricauda* (Günther, 1880), anteriormente *M. ancylodon* (Bloch & Schneider, 1801) foi amostrado para determinação de idades em quatro períodos (1976-79, 1984-86, 1995-97 e 2006-09) a partir da pesca comercial e de cruzeiros científicos ao longo do Sul do Brasil (Lat. 30°S e 34°40'S). A análise de incrementos marginais em seções finas de otólitos validou a determinação de idades e mostrou que bandas opacas e translúcidas são depositadas em todas as idades a cada primavera-verão e outono-inverno, respectivamente. A determinação de idades em *M. atricauda* em seções de otólitos é altamente recomendável, pois comparações com leituras feitas em otólitos inteiros mostraram que as últimas superestimaram as idades em um ou mais anos em 56,5% dos espécimes que tiveram suas idades determinadas. O crescimento de *M. atricauda* aumentou nas últimas quatro décadas, mais notavelmente em machos adultos acima de 2 anos e fêmeas adultas acima de 3 anos. Um decréscimo de três vezes na sua densidade e da comunidade de peixes demersais como um todo é a causa mais provável do aumento no crescimento.

PALAVRAS-CHAVE: Idade, otólitos, crescimento denso-dependente, Sul do Brasil, *Macrodon atricauda*.

ABSTRACT

The coastal demersal sciaenid *Macrodon atricauda* (Günther, 1880), formerly *M. ancylodon* (Bloch and Shneider, 1801) was sampled for ageing in four periods (1976-79, 1984-86, 1995-97 and 2006-09) from commercial fishing and scientific surveys along Southern Brazil (Lat. 30°S to 34°40'S). Maximum observed age was seven but no fish older than five years was sampled in the last period. Marginal increment analysis on thin sections validated ageing and showed that opaque and translucent bands were laid down at all ages in spring-summer and autumn-winter, respectively. Ageing *M. atricauda* on sectioned otoliths is highly recommended because comparisons with readings on whole otoliths showed that the last overestimated in one or more years in 56.5% of the aged specimens. The growth of *M. atricauda* increased in the last four decades, most noticeably for adult males over 2 years old and females over 3 years old. A three fold decrease in its density and the demersal fish community as a whole are the likely cause of the growth increase.

KEYWORDS: Age, otoliths, density-dependent growth, Southern Brazil, *Macrodon atricauda*

INTRODUÇÃO

A pescadinha-amarela *Macrodon atricauda* é um dos principais componentes da pesca de arrasto de fundo do sul do Brasil desde o início da década de 1950 (Yamaguti e Moraes, 1965; Yesaki e Bager, 1975, Valentini et al., 1991; Haimovici, 1998; Carneiro and Castro, 2005) além de ser também explorado no Uruguai e na Argentina (Cousseau e Perrota, 1998). Devido à sua importância econômica como recurso pesqueiro, vários aspectos da sua biologia e dinâmica populacional têm sido estudados, incluindo a reprodução (Yamaguti, 1967; Juras e Yamaguti, 1989; Militelli e Machi, 2004), alimentação (Juras e Yamaguti, 1985), migração (Santos e Yamaguti, 1965), mortalidade (Yamaguti, 1968) e crescimento (Yamaguti e Santos, 1966; Martins-Juras, 1980, Haimovici, 1988).

A determinação de idades é uma importante ferramenta da biologia pesqueira. Os otólitos são as estruturas de aposição mais frequentemente utilizadas para esse fim (Casselman, 1990, Green et al. 2009). Os otólitos de pescadinha são relativamente finos e compridos e permitem que bandas opacas e translúcidas sejam visualizadas na borda externa dos otólitos inteiros. Essas bandas foram interpretadas como *annullus* primeiros estudos. Nos estudos de idade e crescimento de Haimovici (1988) a determinação de idades foi validada pela análise de incrementos marginais, no entanto foi observado que os primeiros anéis poderiam ser facilmente confundidos com anéis juvenis ou falsos e as bandas translúcidas eram difíceis de serem reconhecidos na borda dos otólitos. Erros de estimação de idades podem causar erros em estimativas de crescimento e mortalidade. Por esse motivo otólitos do período de 1984-1986 anteriormente lidos inteiros foram seccionados e suas leituras comparadas.

Mudanças no crescimento estão bem documentadas para várias espécies de peixes intensamente exploradas pela pesca (Millner and Whiting, 1996; Jennings et al., 1999; Law, 2000) Essas mudanças podem ser atribuídas à causas denso-dependentes (Bromley, 1989; Millner and Whiting, 1996; Jennings et al. 1999) e a causas independentes da densidade como eutrofização (Rijnsdorp and van Leeuwen, 1996) e mudanças de temperatura (Thresher *et al.* 2007). No caso de

M. atricauda, Martins-Juras (1980) e Haimovici (1988) lendo otólitos inteiros observaram uma tendência de aumento no crescimento entre as décadas de 1960, 1970 e início da década de 1980. Desde o início de sua exploração comercial a pescadinha e a maioria dos recursos pesqueiros demersais têm sido intensamente explorados (Yesaki and Bager, 1974; Haimovici, 1998; Haimovici et al., 2006). A disponibilidade de otólitos coletados entre 1976 e 2009 possibilitou avaliar as mudanças e a discutir a importância de causas denso-dependentes e denso-independentes no crescimento de *M. atricauda* no Sul do Brasil.

MATERIAL E MÉTODOS

Os dados e otólitos dos espécimes amostrados para idade foram coletados de desembarques comerciais de arrasteiros de fundo e de cruzeiros científicos entre 1976 e 2009 ao longo do Sul do Brasil (30° S e 34°40'S).

Foram obtidas seções finas de cada otólito e examinadas sob luz incidente em microscópio óptico. As bandas opacas foram contadas, as distâncias entre o núcleo e o final de cada banda opaca e entre o núcleo e a borda interna foram medidas e a natureza da borda foi registrada (Figura 1, Anexo). As bandas opacas foram contadas independentemente por dois leitores e uma terceira leitura conjunta foi realizada e descartou aqueles em que a discordância persistiu.

O coeficiente de variação médio foi calculado para avaliar a concordância das contagens dos incrementos anuais entre os leitores e a acurácia da técnica de leitura (Campana and Jones, 1992).

A periodicidade da formação das bandas opacas e translúcidas nos otólitos foi avaliada para todas as idades com a análise de incrementos marginais (AIM) (Campana, 2001). Para corroborar a AIM, as bandas translúcidas e opacas na borda dos otólitos foram contadas e dispostas como frequências relativas (%). A terminologia utilizada para descrição das estruturas dos otólitos seguiu Chilton and Beamish (1982).

O retrocálculo está baseado na premissa de que o comprimento do peixe e o otólito aumentam proporcionalmente durante toda a vida. O comprimento total retrocalculado a cada idade (C_{ti}) foi calculado como $C_{ti} = [f(R_i)/f(R)]/C_t$, onde R_i é a distância entre o núcleo e o final da banda

opaca formada à idade i , R é a distância entre o núcleo e a borda externa do otólito no tempo de captura e C_t é o comprimento total no tempo de captura. As diferenças estatísticas das médias dos comprimentos totais retrocalculados por idade entre os períodos estudados foram testados com análise de variância.

O modelo de crescimento de von Bertalanffy $L_t = L_\infty(1 - e^{-k(t-t_0)})$, onde L_t é o comprimento por idade, L_∞ é o comprimento assintótico, k é o coeficiente de crescimento instantâneo e t_0 é a idade teórica no comprimento zero, foi utilizado para descrever o crescimento. As curvas de crescimento foram comparadas entre os sexos e entre os períodos com um teste de verossimilhança ($\alpha=0.05$) (Cerratto, 1990, Aubone and Wöhler, 2000).

Os parâmetros da equação potencial de peso-comprimento ($WT = a LT^b$) foi calculada a partir das regressões lineares dos logaritmos decimais transformados dos pesos e comprimentos. As inclinações foram comparadas entre os sexos e períodos com análise de covariância ($\alpha = 0.05$) (Zar, 1984). O crescimento teórico em peso foi estimado pela transformação dos dados de comprimento por idade em peso por idade baseado nas equações potenciais de peso-comprimento.

Médias mensais de temperaturas de superfície do mar (TSM, °C) entre 1982 e 2009 de quatro locais da costa do Sul do Brasil (Figura 2, Anexo) foram obtidos do “Physical Oceanography Distributed Active Archive Center” (PODAAC, 2011).

As mudanças na densidade de *M. atricauda* e de outros recursos pesqueiros demersais, entre 1976 e 2008, foram avaliadas calculando-se séries anuais de CPUE de kg por dia de mar de arrasteiros de fundo padrões (Haimovici, 1987; Haimovici et al. 2006) e estatísticas de desembarques oficiais reportadas anualmente pelo IBAMA/CEPERG (1976-2008).

RESULTADOS

Determinação de idades nas seções de otólitos

Um total de 1656 espécimes medindo entre 148 mm e 456 mm, coletados em quatro

períodos entre 1976 e 2009 tiveram os otólitos seccionados examinados para idade. A coincidência entre as duas leituras independentes foi de 70.9% e o coeficiente de variação médio entre os leitores foi de 7.34%. Depois da terceira leitura conjunta a coincidência aumentou para 94,6%, o que resultou no descarte de 90 espécimes das análises. Um total de 1566 peixes, distribuídos em quatro períodos (1976-1979 *n*: 280; 1984-1986 *n*: 270; 1995-1997 *n*: 328; 2006-2009 *n*: 688) tiveram suas idades determinadas e foram utilizados nas análises.

A análise do tipo de borda dos otólitos mostrou que as bandas opacas são formadas entre setembro e fevereiro de cada ano e as bandas translúcidas são formadas entre dezembro e setembro de cada ano (Figura 3, Anexo).

A média mensal dos incrementos marginais foi baixa entre outubro e janeiro e aumentou gradualmente até atingir os máximos entre junho e setembro (Figura 4, Anexo). O mesmo padrão foi observado para todas as idades.

As análises do tipo de borda e dos incrementos marginais mostraram uma periodicidade anual na formação de uma banda opaca durante a primavera e verão e uma banda translúcida durante o outono e inverno para peixes de diferentes idades. Essa alternância valida a determinação de idades para a pescadinha no Sul do Brasil. A reprodução de *M. atricauda* no Sul do Brasil e a formação das bandas opacas nos otólitos ocorrem na primavera e verão, por isso o número de bandas opacas representa aproximadamente, o número de anos de vida.

Comparação entre as leituras de otólitos inteiros e seções finas

As leituras de idades de *M. atricauda* através de otólitos inteiros e seções finas foram comparadas para 238 espécimes capturadas entre 1984-1986. As idades foram menores em um ano nas leituras de seções finas para 52,7% dos espécimes. A figura 5 do anexo ilustra uma situação típica em que na seção de otólito uma única banda opaca é visualizada e na superfície externa do mesmo otólito inteiro um anel juvenil translúcido é considerado como o final da primeira banda opaca e o peixe foi erroneamente registrado como de idade 2.

Retrocálculo

O modelo de regressão logarítmico apresentou alta correlação e uma distribuição homogênea dos dados observados para fêmeas e machos (Figura 6, Anexo):

$$fêmeas: Ct = 171.23 \ln R + 313.23 \quad (R^2 = 0.723; n = 1006)$$

$$machos: Ct = 145.27 \ln R + 278.78 \quad (R^2 = 0.807; n = 560)$$

Os comprimentos totais individuais no tempo de formação da $i^{\text{ésima}}$ banda opaca foi retrocalculado como:

$$fêmeas: Ct_i = \frac{(Ct \cdot (\ln(R_i) + 1.829))}{\ln(R) + 1.829}$$

$$machos: Ct_i = \frac{(Ct \cdot (\ln(R_i) + 1.919))}{\ln(R) + 1.919}$$

Onde R_i é a distância do núcleo até o fim da $i^{\text{ésima}}$ banda opaca nas seções de otólitos; Ct é o comprimento total no tempo de captura e R é a distância do núcleo borda do otólito no tempo de captura.

Os comprimentos totais retrocalculados por idade para todos os quatro períodos para machos e fêmeas são mostrados na tabela 1 (Anexo). Os comprimentos retrocalculados por idade são significativamente diferentes para os machos mais velhos do que 2 anos e fêmeas mais velhas do que 3 anos (Tabela 2, Anexo). Os comprimentos totais médios retrocalculados mostraram uma tendência de aumento entre o primeiro e o último período para machos com mais de 2 anos de idade e fêmeas com mais de 3 anos.

Relações de peso-comprimento

As relações entre os pesos totais (Pt) e os comprimentos totais (Ct) de ambos os sexos ajustadas ao modelo potencial (Figura 8, Anexo) foram:

$$Pt_{fêmeas} = 9.68 \times 10^{-7} \times Ct^{3.39} \quad (R^2 = 0.9758 \quad n = 739)$$

$$Pt_{machos} = 2.56 \times 10^{-6} \times Ct^{3.22} \quad (R^2 = 0.9752 \text{ n} = 439)$$

$$Pt_{sexosagrupados} = 1.36 \times 10^{-6} \times Ct^{3.33} \quad (R^2 = 0.9789 \text{ n} = 1,178)$$

Crescimento

Os parâmetros de von Bertalanffy de machos e fêmeas e dos sexos agrupados para todos os períodos são mostrados na tabela 3 (Anexo). O teste de verossimilhança rejeitou a hipótese nula de semelhança entre os parâmetros de crescimento testadas entre um período e o período seguinte (Tabela 4, Anexo). Os comprimentos e pesos totais às diferentes idades, sexos e períodos são mostrados na figura 9 (Anexo). Houve uma tendência de aumento nos tamanhos e pesos por idade entre os períodos.

DISCUSSÃO

Em comparação com os primeiros estudos de idade com otólitos inteiros de *Macrodon atricauda*, as seções finas melhoraram a leitura e permitiram uma validação consistente da formação de uma banda opaca e outra translúcida nos otólitos a cada ano para todas as idades. O crescimento do otólito é uma combinação de fatores endógenos e exógenos durante toda a vida do peixe em que a alternância de deposição de uma banda com maior densidade mineral (opaca) e outra com menor densidade mineral (translúcida) ocorre na maioria das espécies com uma periodicidade anual (Green *et al*, 2009). A densidade ótica relative das bandas nos otólitos de pescadinha diferem quando observadas em otólitos inteiros e em seções. Na superfície externa dos otólitos inteiros bandas translúcidas estreitas são visualizadas entre bandas opacas largas. Nas seções, as bandas opacas parecem ser mais estreitas do que as translúcidas (Figura 1, Anexo). Nas seções “checks” finos são fáceis de serem detectados pois eles quebram a mudança gradual de transparência das bandas anuais confirmada pelas análises de incrementos marginais.

Os ciclos de crescimento estão relacionados a mudanças fisiológicas sob a influência de fatores como temperatura, reprodução e regimes alimentares (Morales-Nin, 2000). A maioria dos autores associa o crescimento rápido com a formação da banda opaca, mas outros associam a banda

opaca com o crescimento lento (Fowler, 2009). No Sul do Brasil e na Argentina, as bandas opacas são depositadas durante a primavera e o verão nos otólitos de *M. atricauda*. Nestas estações essa espécie desova (Juras and Yamaguti, 1989; Militelli and Macchi, 2004). Associado à reprodução, Juras e Yamaguti (1985) observaram uma diminuição na atividade alimentar. Essas informações permitem deduzir que durante a primavera e o verão menos energia pode estar disponível para o crescimento. Sendo assim, é plausível de assumirmos que as bandas opacas nos otólitos de *M. atricauda* são depositadas durante períodos de crescimento lento.

A subestimação de idades em otólitos inteiros é frequente para peixes de alta longevidade e crescimento lento em regiões temperadas (Campana et al., 1990). O contrário foi observado para os otólitos de pescadinha nos quais as idades foram superestimadas em estudos anteriores de idade e crescimento da espécie (Yamaguti and Santos, 1966; Martins-Juras, 1980, Haimovici, 1988). Essa tendência é pouco referenciada na literatura (Campana, 2001) e isso pode ser explicado pelas altas taxas de crescimento e pela baixa longevidade da espécie o que resulta em pouca acumulação de bandas anuais próximas às bordas dos otólitos.

Checks são causados por fatores exogenous como, por exemplo, estresses ambientais (Panfili et al. 2009). A pescadinha amarela é um cienídeo costeiro associado a fundos moles e descargas de águas de baixa salinidade, como aquelas do Rio da Prata e da Lagoa dos Patos-Mirim (Piola et al. 2000), e enfrenta mudanças irregulares de salinidade que podem afetar o metabolismo e refletir em checks nos otólitos, particularmente no primeiro ano de vida, antes do início da participação nas movimentações do estoque adulto.

Os parâmetros de crescimento L_{∞} aumentou e k diminuiu para ambos os sexos e levaram a um gradativo aumento nos comprimentos e pesos por idade (Figura 10, anexo) de *M. atricauda* durante o período estudado. Seyle (1980) e Pauly (1994) associaram diminuições no L_{∞} e aumentos de k com aumentos de fatores de estresse como temperatura, aumento da abundância e diminuição da disponibilidade de alimentos. Seguindo essa linha de raciocínio, o aumento no L_{∞} e a diminuição no k podem sugerir uma diminuição em algum fator de estresse.

Fatores independentes da densidade que podem induzir mudanças no crescimento de peixes foram examinados, como mudanças de temperatura e a mudanças na produção primária (Millner and Whiting, 1996; Jennings et al., 1999; Law, 2000, Thresher et al. 2007). As médias de temperatura de superfície do mar (TSM) para os quatro locais selecionados ao longo da plataforma continental do Sul do Brasil não mostraram nenhum padrão evidente de alteração entre 1982 e 2009. Foram encontrados apenas registros de anomalias de TSMs causadas principalmente pelo fenômeno ENSO (Lentini et al. 2001). Pode ser argumentado que a TSM pode não representar as temperaturas da coluna d'água. No entanto, *M. atricauda* habita águas rasas, principalmente com menos de 30 m de profundidade (Haimovici et al. 1996), nas quais a estratificação é frequentemente quebrada pela alternância de ventos de sudoeste e nordeste (Möller et al. 2008). Uma série curta (1982 a 2010) de produção primária (clorofila-a) na mesma região, também não mostrou nenhum padrão de mudanças, apenas as variações interanuais associadas com a pluma do Rio da Prata foram observadas (Ciotti et al. 2010) (Figura 10 c, anexo).

A relação entre o crescimento e a densidade de *M. atricauda* e de peixes demersais na região foi examinada. A captura por unidade de esforço em kg por dias no mar de séries padrões de arrasteiros de parelha para a pescadinha e para todos os peixes demersais foi examinada para o período entre 1978 e 2008. O CPUE da pescadinha chegou a 800 kg-dia, em 1980, diminuiu acentuadamente até 1994, e estabilizou em cerca de 250 kg por dia nos últimos anos (Figura 10d, anexo). CPUE total dos arrasteiros de parelha atingiu 6.000 kg dia-em 1980, diminuiu acentuadamente até 1994 e estabilizou-se em torno de 2.000 kg por dia nos últimos anos (Figura 10e, anexo). Assim, uma queda três vezes na densidade total de *M. atricauda* e dos seus potenciais predadores e concorrentes na plataforma continental interna ao longo do sul do Brasil pode ser assumida, e associada à tendência de aumento no crescimento dos indivíduos adultos de *M. atricauda*.

Por outro lado, o aumento do crescimento individual pode estar relacionado ao aumento da disponibilidade de alimento. Juvenis e adultos pequenos de *Macrodon atricauda* alimentam-se

predominantemente do camarão *Artemesia longinaris*, sendo que as fêmeas grandes dependem cada vez mais de peixes, incluindo o canibalismo em sua dieta (Juras e Yamaguti, 1985). *Artemesia longinaris* tornou-se alvo de arrastões de fundo de portas na região desde 1985 e seus desembarques foram aumentando até 2004 (Valentini e Pezzuto, 2005). Em um cenário de diminuição em abundância da pescadinha de seus concorrentes potenciais e uma aparente estabilidade ou aumento na abundância da sua presa principal, é plausível pensar que a disponibilidade de alimentos individual para a pescadinha aumentou.

Na mesma região, alterações de crescimento foram observadas para *Paralichthys patagonicus* (Araújo e Haimovici, 2000), *Micropogonias furnieri* (Haimovici e Ignácio, 2005), *Umbrina canosai* (Haimovici et al. 2006a) e *Cynoscion guatucupa* (Miranda e Haimovici, 2007). Em todos os casos essas alterações foram atribuídas ao aumento da pressão da pesca.

CONCLUSÕES

Uma validação consistente da formação anual de bandas translúcidas e opacas em todas as idades foi possível em cortes finos dos otólitos de *M. atricauda*. A determinação de idades em otólitos seccionados é altamente recomendável para *M. atricauda*, porque a utilização de chaves de comprimento-idade com base em idades superestimadas lidas em otólitos inteiros pode levar à subestimação do crescimento e da mortalidade total. O crescimento da *M. atricauda* aumentou nas últimas quatro décadas, mais notavelmente para as fêmeas adultas com mais de 3 anos e para machos com mais de 2 anos. Uma diminuição de três vezes na sua densidade e na densidade da comunidade de peixes demersais como um todo são a causa mais provável do aumento de crescimento.

LITERATURA CITADA

Chikuni, S., 1976. Problems in monitoring abundance in the multi-species and multi-gear groundfish fisheries in the Bering Sea. In ACMRR, Working Party on Fishing Effort and

- Monitoring of Fish Stock Abundance. Monitoring of fish stock abundance: the use of catch and effort data. FAO Fish. Tech. Pap. 155, Rome pp. 23-36.
- Araujo, J. N., Haimovici, M., 2000. Determinação de idades e crescimento do linguado-branco *Paralichthys patagonicus* (Jordan, 1889) no sul do Brasil. Revista Brasileira de Oceanografia 48 (1), 61-70.
- Aubone, A., Wöhler, O.C., 2000. Aplicación del método de máxima verosimilitud a la estimación de parámetros y comparación de curvas de crecimiento de von Bertalanffy. Ser. Inf. Téc. INIDEP 37, 21 pp.
- Bagenal, T. B., Tesch, F.W., 1978. Age and growth. In Methods for Assessment of Fish Production in Fresh Waters. Bagenal, T. (ed.). Blackwell Scientific, London, pp. 101–136.
- Bromley, P. J., 1989. Evidence for density-dependent growth in North Sea gadoids. Journal of Fish Biology 35 (A), 177-123.
- 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.
- Campana, S. E., Jones, C. M., 1992. Analysis of otolith microstructure data, In Stevenson, D. K., Campana, S. E. (ed). Otolith microstructure examination and analysis. Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci. 117, pp. 73-100.
- Carneiro, M. H., Castro, P. M. G., 2005. *Macrodon ancylodon* (Bloch & Schneider, 1801). In Cergole, M. C., Ávila-da-Silva, A. O., Rossi-Wongtschowski, C. L. D. B., (Eds.). Análise das Principais Pescarias Comerciais da Região Sudeste-Sul do Brasil: Dinâmica Populacional das Espécies em Exploração. Série Documentos REVIZEE – Score Sul. São Paulo, pp. 81–87
- Carvalho-Filho, A., Santos, S., Sampaio, I., 2010. *Macrodon atricauda* (Günther, 1880) (Perciformes: Sciaenidae), a valid species from the southwestern Atlantic, with comments on its conservation. Zootaxa 2519: 45-58.

- Casselman, J., 1990. Growth and relative size of calcified structures of fish. *Trans. Am. Fish. Soc.* 119, 673–688.
- Cerrato, R. M., 1990. Interpretable statistical tests for growth comparisons using parameters in the von Bertalanffy equation. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 47, 1416–1426.
- Chilton, D. E., Beamish, R. J., 1982. Age determination methods for fishes studied by the Groundfish Program at the Pacific Biological Station. *Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci.* 60, 102 p.
- Ciotti, A. M., Garcia, C. A. E., Jorge, D. S. F., 2010. Temporal and meridional variability of Satellite-estimates of surface chlorophyll concentration over the Brazilian continental shelf. *Pan-American Journal of Aquatic Sciences* 5(2): 64-81.
- Cousseau, M. B., Perrota, R. G., 1998. *Peces Marinos de Argentina: biología, distribución y pesca.* Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero (INIDEP). Mar del Plata.
- Fowler, 2009. Age in years from otoliths of adult tropical fish. In Green, B. S., Mapstone, B. D., Carlos, G., Begg, G. A., (eds.). *Tropical Fish Otoliths: Information for Assessment, Management and Ecology. Reviews: Methods and Technologies in Fish Biology and Fisheries*, first ed. Springer pp. 55-92.
- Francis, R., 1990. Back-calculation of fish length: a critical review. *J. Fish. Biol.* 36, 883–902.
- Green, B. S., Mapstone, B. D., Carlos, G., Begg, G. A., 2009. *Tropical Fish Otoliths: Information for Assessment, Management and Ecology. Reviews: Methods and Technologies in Fish Biology and Fisheries*, first ed. Springer.
- Haimovici, M. 1987. Estrategia de amostragens de comprimentos de teleosteos demersais nos desembarques da pesca de arrasto no litoral sul do Brasil. *Atlântica*, 9, 65-82.
- Haimovici, M., 1988. Crecimiento de la pescadilla real *Macrodon ancylodon* (Sciaenidae) en el sur de Brasil. *Publicación Científica de la Comisión Mixta del Frente Marítimo* 4, 99-106.

- Haimovici, M., 1998. Present state and perspectives for the Southern Brazil shelf demersal fisheries. *Fisheries Management and Ecology* 5, 277–289.
- Haimovici, M., Absalonsen, L., Velasco, G., Miranda, L. V., 2006^a. Diagnóstico do estoque e orientações para o ordenamento da pesca de *Umbrina canosai* (Berg, 1895). In Rossi-Wongtschowski, C. L. D. B.; Ávila-da-Silva, A. O.; Cergole, M. C. (Eds.) *Análise das Principais Pescarias Comerciais da Região Sudeste-Sul do Brasil: Dinâmica Populacional das Espécies em Exploração – II*. São Paulo pp. 77-85.
- Haimovici, M., Freire, M. A., Fischer, L. G., Conceição, W. V., 2005. Abundância relativa e tamanhos de teleósteos e cefalópodes em águas costeiras da Plataforma Sul In: *Ações para a conservação de tubarões e raias no sul do Brasil*. Instituto Igaré, Porto Alegre pp: 121-127.
- Haimovici, M., Ignácio, J. M., 2005. *Micropogonias furnieri* (Desmarest, 1823). In Cergole, M. C.; Ávila-da-Silva, A. O.; Wongtschowski, C. L. D. B. R., (Eds) *Análise das Principais Pescarias Comerciais da Região Sudeste-Sul do Brasil: Dinâmica Populacional das Espécies em Exploração*. Série Documentos Revizee-Score Sul, São Paulo pp. 101-107p.
- Haimovici, M., Martins, A. S, Vieira, P. C., 1996. Distribuição e abundância de teleósteos demersais sobre a plataforma continental do sul do Brasil. *Revista Brasileira de Biologia* 56 (1), 27-50.
- Haimovici, M., Maceira, R. P., 1981. Observações sobre a seleção a bordo e rejeição na pesca de arrasto de fundo no Rio Grande do Sul. *Anais do Segundo Congresso Brasileiro de Engenharia de Pesca*, Recife, jul de 1981, 401-411.
- Haimovici, M., Vasconcellos, M. C., Kalikoski, D. C., Abdallah, P. R., Castello, J. P., Hellebrandt, D., 2006b. Diagnósticos da pesca no litoral do estado do Rio Grande do Sul. In *A pesca marinha e estuarina do Brasil no início do século XXI: recursos, tecnologias, aspectos socioeconômicos e institucionais*, first ed. Belém: Editora Universitária UFPA, pp. 157-180.

- IBAMA/CEPERG, 1978-2008. Desembarque de pescado no Rio Grande do Sul: 1976- 2008. Instituto Brasileiro do Meio Ambiente e dos Recursos Naturais Renováveis: Centro de Pesquisa e Gestão dos Recursos Pesqueiros Lagunares e Estuarinos; Projeto de Estatística Pesqueira. – Rio Grande.
- Jennings, S., Greenstreet, S. P. R., Reynolds, J. D., 1999. Structural change in an exploited fish community: a consequence of differential fishing effects on species with contrasting life histories. *Journal of Animal Ecology* 68, 617-627.
- Juras, A. A., Yamaguti, N., 1985. Food and feeding habits of King Weakfish, *Macrodon ancylodon* (Bloch & Schneider, 1801) caught in the Southern coast of Brazil (Lat 29° to 32° S). *Bolm. Inst. Oceanogr.* 33, 149-157.
- Juras, A.A., Yamaguti, N., 1989. Sexual maturity and fecundity of the king weakfish *Macrodon ancylodon* (Bloch & Schneider, 1801) caught in the Southern coast of Brazil (Lat 29° to 32°S). *Bol. Inst. Oceanogr.* 37, 51-58.
- Law, R., 2000. Fishing, Selection and Evolution. *ICES Journal of Marine Sciences* 57, 659-668.
- Lentini, C. A. D., Campos, E. J. D., Podestá, G. G., 2000. The annual cycle of satellite derived sea surface temperature on the western South Atlantic shelf. *Revista Brasileira de Oceanografia*, 48 (2), 93-105.
- Martins-Juras, I. da A. G., 1980. Estudo sobre o crescimento de *Macrodon ancylodon* (Bloch e Schneider, 1801) capturada nas costas de Rio Grande do Sul (Lat 29° S a 32° S). Master dissertation, Univ. de São Paulo, 182p.
- Menezes, N. A., Backup, P. A., Figueiredo, J. L., Moura, R. L., 2003. Catálogo das espécies de peixes marinhos do Brasil. Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo. São Paulo.
- Militelli, M. I., Macchi, G. J., 2004. Spawning and fecundity of king weakfish, *Macrodon ancylodon*, in the Río de la Plata estuary, Argentina - Uruguay. *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.* 84,443–447.

- Millner, R. S., Whiting, C. L., 1996. Long-term changes in growth and population abundance of sole in the North Sea from 1940 to the present. *ICES Journal of Marine Science* 53, 1185-1195.
- Miranda, L. V., Haimovici, M., 2007. Changes in the population structure, growth and mortality of striped weakfish *Cynoscion guatucupa* (Sciaenidae, Teleostei) of Southern Brazil between 1976 and 2002. *Hydrobiologia* 589, 69-78.
- Möller, O. O. Jr., Piola, A. R., Freitas, A. C., Campos, E. J. D., 2008. The effects of river discharge and seasonal winds on the shelf off southeastern South America. Special Issue: Synoptic characterization of the Southeastern South American Continental shelf: The NICOP/Plata Experiment. *Continental Shelf Research* 28 (13), 1607-1624.
- Morales-Nin, B., 2000. Review of the growth regulation processes of otolith daily increment formation. *Fisheries Research* 46, 53–67.
- Panfili, J., Tomás, J., Morales-Nin, B., 2009. Otolith microstructure in tropical fish. In Green, B. S., Mapstone, B. D., Carlos, G., Begg, G. A., (eds.). Tropical Fish Otoliths: Information for Assessment, Management and Ecology. Reviews: Methods and Technologies in Fish Biology and Fisheries, first ed. Springer pp. 212-248.
- Pauly, D., 1979. Gill size and temperature as governing factors in fish growth: a generalization of von Bertalanffy's growth formula. *Ber. Inst. Meereskd. Christian-Albrechts-Univ. Kiel*, 63, 156 pp.
- Piola, A. R., Campos, E. J. D., Möller Jr., O. O., Charo, M., Martinez, C., 2000. Subtropical Shelf Front off eastern South America. *Journal of Geophysical Research*, 105, 6565-6578.
- PODAAC. Physical Oceanography Distributed Active Archive Center. Available on web site: < <http://poet.jpl.nasa.gov/> > accessed in January 28th, 2011.
- Reynolds, R. W., Smith, T. M., 1995. A high resolution global sea surface temperature climatology. *J. Climate* 8, 1571-1583.

- Rijnsdorp, A. D., van Leeuwen, P. I., 1996. Changes in growth of North Sea plaice since 1950 in relation to density, eutrophication, beam-trawl effort, and temperature. *ICES Journal of Marine Science* 53, 1199-1213.
- Santos, E. P., Yamaguti, N., 1965. Migração da pescada foguete *Macrodon ancylodon*. *Bol. Inst. Oceanogr.* 14 (1):129-138.
- Santos, S., Hrbek, T., Farias I. P., Schneider, H., Sampaio, I., 2006. Population genetic structuring of the king weakfish, *Macrodon ancylodon* (Sciaenidae), in Atlantic coastal waters of South America: deep genetic divergence without morphological change. *Molecular Ecology* 15, 4361–4373.
- Thresher, R. E., Koslow, J. A., Morison, A. K., Smith, D. C., 2007. Depth-mediated reversal of the effects of climate change on long-term growth rates of exploited marine fish. *Proc. Nat. Ac. Sci. U.S.A.* 104 (18), 7461-7465.
- Valentini, H., Castro, P. M. G. de, Servo, G. J. M, Castro, L. A. B de, 1991. Evolução da pesca das principais espécies demersais da costa sudeste do Brasil, pela frota de arrasteiros de parelha baseada em São Paulo de 1968 a 1987. *Atlântica* 13, 87-96.
- Valentini, H., Pezzuto, P. R., 2006. Análise das principais pescarias comerciais da Região Sudeste-Sul do Brasil com base na produção controlada do período 1986-2004. Série Documentos REVIZEE - Score Sul. I.O. USP, São Paulo.
- Yamaguti, N., 1967. Desova da pescada-foguete *Macrodon ancylodon*. *Bolm. Instit. oceanogr.* 16 (1), 101-106.
- Yamaguti, N., 1968. Mortalidade da pescada-foguete *Macrodon ancylodon*. *Bolm. Instit. oceanogr.* 17 (1). 67-70.
- Yamaguti, N., Moraes, A. E. D., 1965. Análise da pesca da pescada foguete na costa centro sul do Brasil. *Bolm. Inst. Oceanogr.* 14, 115-124.

Yamaguti, N., Santos, E.P. dos, 1966. Crescimento da pescada foguete *Macrodon ancylodon*: aspecto quantitativo. Bolm Inst. Oceanogr. 15, 75-78.

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

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

Research paper submitted to *Fisheries Research*

Age and changes in growth of the king weakfish *Macrodon atricauda* (Günther, 1880) between 1976 and 2009 in Southern Brazil.

Luis Gustavo Cardoso * and *Manuel Haimovici*

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

L.G. Cardoso (euvopabv@yahoo.com.br); M. Haimovici (docmhm@furg.br).

* Corresponding author: L.G. Cardoso e-mail: euvopabv@yahoo.com.br. Phone number +0055 53
32336525.

Abstract:

The coastal demersal sciaenid *Macrodon atricauda* (Günther, 1880), formerly *M. ancylodon* (Bloch and Schneider, 1801) was sampled for ageing in four periods (1976-79, 1984-86, 1995-97 and 2006-09) from commercial fishing and scientific surveys along southern Brazil (Lat. 30°S to 34°40'S). Maximum observed age was seven years but no fish older than five years was sampled in the last period. Marginal increment analysis on thin sections validated ageing and showed that opaque and translucent bands were laid down at all ages in spring-summer and autumn-winter, respectively. Ageing *M. atricauda* on sectioned otoliths is highly recommended because comparisons with readings on whole otoliths showed that the last overestimated in one or more years 56.5% of the aged specimens. The growth of *M. atricauda* increased in the last four decades, most noticeably for adult males over 2 years old and females over 3 years old. A three fold decrease in its density and the demersal fish community as a whole are the likely causes of the growth increase.

Keywords: Age; otoliths; density-dependent growth; Brazil; *Macrodon atricauda*.

1. Introduction

The king weakfish *Macrodon atricauda* (Günther, 1880) had its taxonomical status reviewed by Carvalho-Filho et al. (2010). Until recently, the king weakfish from southern Brazil was considered to be *Macrodon ancylodon* (Bloch and Schneider, 1801) with a distribution range in the western Atlantic from northern Patagonia (Lat 43°S) in Argentina (Cousseau and Perrota, 1998) to Venezuela (Menezes et al. 2003). More recently, Santos et al. (2006) and Carvalho-Filho et al. (2010) based on genetic, meristic and morphological evidences, concluded that, in this geographic range, two distinct species occur: the subtropical *M. atricauda* from Espirito Santo, Brazil (Lat 20°S) to the south and the tropical *M. ancylodon*, to the north.

In southern and southeastern Brazil *Macrodon atricauda* is a major target in the bottom trawl fishery since the late 1950's (Yamaguti and Moraes, 1965; Yesaki and Bager, 1975, Valentini et al., 1991; Haimovici, 1998; Carneiro and Castro, 2005) and is also fished in Uruguay and Argentina

(Cousseau and Perrota, 1998). Because of its importance as a fishing resource, several aspects of its biology and population dynamics were studied, including reproduction (Yamaguti, 1967; Juras and Yamaguti, 1989; Militelli and Machi, 2004), feeding (Juras and Yamaguti, 1985), migration (Santos and Yamaguti, 1965), mortality (Yamaguti, 1968) and age and growth of sub adults and adults (Yamaguti and Santos, 1966; Martins-Juras, 1980, Haimovici, 1988).

Age determination is an important tool in fishery biology that, along with length and weight measurements, provides information on growth, age at maturity, longevity and mortality (Bagenal and Tesch, 1978). Several apposition structures are used to age bony fishes, but otoliths are the most frequently used because they are easy to collect and preserve. Besides, information of the whole fish life is recorded in their structure (Casselman, 1990, Green et al. 2009). Depending on their size and shape, otoliths can be read entire, broken or cut through the nucleus or in thin sections (Chilton and Beamish, 1982)

The king weakfish otolith is compressed laterally and relatively large and on its outer surface, opaque and translucent bands can be distinguished. These bands were interpreted as *annulus* in former age and growth studies carried out in southern Brazil (Yamaguti and Santos, 1966; Martins-Juras, 1980, Haimovici, 1988). Ageing was validated through marginal increment analysis, however Haimovici, (1988) observed that the first translucent band can be easily confused with juveniles or false rings and the translucent bands on the outer edge of otoliths are difficult to be recognized. Errors in ageing influence both growth and mortality estimates. For this reason, previously read whole otoliths from 1984 to 1986 were sectioned and the readings were compared.

Changes in growth of heavily exploited fishes are common (Law, 2000) and can be attributed to density dependent causes (Bromley, 1989; Millner and Whiting, 1996; Jennings et al. 1999) or density independent causes such as eutrophication (Rijnsdorp and van Leeuwen, 1996) and temperature (Thresher et al. 2007). Since the beginning of industrial fishing between Chui and Santa Marta Grande Cape (Lat 28°S -34°40'S) in the 1950's, the king weakfish, as well as most demersal fishes, has been intensely exploited (Yesaki and Bager, 1975; Haimovici, 1998;

Haimovici et al., 2006b). The availability of otoliths collected between 1976 and 2009 made it possible to evaluate changes and discuss the importance of density dependent and density independent causes on the growth of *M. atricuada* in southern Brazil.

2. Material and Methods

Specimens sampled for ageing were collected from commercial bottom trawlers landings in Rio Grande from 1976 to 2009 (Haimovici et al., 1987) and bottom trawl survey along southern Brazil between latitudes 30°S and 34°40'S (Haimovici et al. 1996, 2005). Samplings included the measuring of total length (L, mm), total weight (W, g), sex and the extraction of *sagittae* otoliths preserved for ageing (for details on the sampling procedures, see Haimovici, 1987).

Thin transverse sections (0.20-0.25 mm) through the nucleus were obtained from otoliths embedded in a polyester resin with a single high concentration diamond blade with a Buehler-Isomet low-speed saw. All sections were mounted on glass slides with xylol base mounting media (ENTELAN Merck®).

Sections were examined with transmitted light under a compound microscope (35×). The opaque (clear) bands were counted, the distance from the nucleus to the end of each opaque band (R_i) and to the inner edge (R) were measured in micrometric units along the dorsal border of the sulcus and the opacity of the inner edge were recorded (Figure 1). After several preliminary readings, the opaque bands were counted independently by two readers. A third joint reading was made and those in which disagreement persisted were discarded.

The mean coefficient of variation (CV) was used to evaluate the accuracy of the annual increment countings between readers and reading techniques (Campana and Jones, 1992):

$$CV_j = 100\% \times \frac{\sqrt{\sum_{i=1}^R \frac{(X_{ij} - X_j)^2}{R-1}}}{X_j}$$

where CV_j is the age precision estimate for the j^{th} fish; X_{ij} is the age determination of the j^{th} fish by the i reader; \bar{X}_j is the mean age of the j^{th} fish and R is the number of readers.

The periodicity of the opaque and translucent bands formation on the edge of the otolith was also evaluated based on a marginal increment (MI) analysis in which the monthly mean width of the bands formed on the edge of the sections was calculated for each specimen and grouped monthly separately for each age class. MI were calculated as the quotient between the distance from the nucleus to the end of the last opaque band (R_n) and the distance from the nucleus to the edge (R) as $MI = (R - R_n)/R$. This formula is adequate for fast-growing fish (Campana, 2001). To corroborate MI interpretations, translucent and opaque bands on the otoliths edge were counted monthly and displayed as relative frequencies (%). The terminology used for otolith description followed Chilton and Beamish (1982).

For growth studies, back calculated length at age data was preferred over observed length at age because they are less sensitive to gear selectivity and on board discard of small fish. Back-calculation is based on the assumption that the length of fish and the hard structure used for ageing grow proportionally along life. It is a useful tool to estimate the past fish length and growth. It allows detecting the effect of gear selectivity and differences in growth associated to survival and also may increase the number of length at age data (Francis, 1990). Back-calculation involves three steps: to determine the body – hard structure relationship, to choose the type of regression and to choose the back-calculation method (Francis, 1990). The body proportional hypothesis: $f(L) = a + bS$ was assumed to compare regressions models of measurements of length (L) on hard structure R . Back-calculated lengths at every age were calculated as $L_i = [f(R_i)/f(R)]/L$ based on the regression model (f) with higher coefficient of determination (R^2) and the distance from the nucleus to the end of each opaque band (R_i). Statistical differences of mean back-calculated length-at-age between periods were tested by analysis of variance.

Mean back-calculated length at age data was fitted with a non-linear iterative quasi-Newton algorithm to the von Bertalanffy growth model (VBGM) $L_t = L_{\infty}(1 - e^{-k(t-t_0)})$, where L_t is the length

(mm) at age t (years), L_{∞} is the asymptotic length (mm), k is the instantaneous growth coefficient and t_0 is the theoretical age at zero length (years). A likelihood ratio test ($\alpha=0.05$) was used to estimate the confidence interval of growth parameters and to compare growth curves between sexes and among periods (Cerratto, 1990, Aubone and Wöhler, 2000).

The parameters of the potential weight-length equations ($WT = a LT^b$) were calculated from \log_{10} transformed weights and lengths linear regressions and the slopes were compared between sexes and among periods with analysis of covariance ($\alpha = 0.05$) (Zar, 1984). Theoretical growth in weight was estimated by transforming length at age data into weight-at-age data based on the potential weight-length equations. Absolute weight gain was calculated from the differences between the mean theoretical weight at consecutive ages (Araújo and Haimovici, 2000).

Monthly average sea surface temperatures (SST, °C), between 1982 and 2009 in four different locations along southern Brazil (Figure 2), were obtained from the Physical Oceanography Distributed Active Archive Center (PODAAC, 2011). These means were calculated using the “optimum interpolation method” of satellite data and *in situ* measurements (ship and buoy) to generate high resolution sea surface climatology (Reynolds and Smith, 1995).

Density changes of *M. atricauda* and of the whole demersal community, between 1979 and 2008, were assessed by examining catch-per-unit-effort (CPUE) series of kg per day at sea of standard industrial pair trawlers (the main fleet responsible for weakfish landings) pooling data from sampled landings (Haimovici, 1987; Haimovici et al. 2006b) and from official landing statistics reported annually by IBAMA/CEPERG (1978-2008). The king weakfish CPUE series was corrected by its percentual participation in the landings to account for changes in the focus of the multispecific pair trawl fishery along time (Chikuni, 1976).

3. Results

3.1. Ageing on thin otolith sections

Overall, 1656 specimens measuring from 148 mm to 456 mm collected in four decadal periods between 1976 and 2009 had otoliths sections examined for ageing. The coincidence between two independent readings was 70.9 % and the mean coefficient of variation between readers was 7.34%. After the joint reading, the coincidence increased to 94.6 %. The 90 otoliths sections discarded for ageing were mainly females (83%) and most were fishes that measured over 300 mm (71%).

A total of 1566 fishes were aged and used in the analysis distributed in four time periods: (1976-1979 *n*: 280; 1984-1986 *n*: 270; 1995-1997 *n*: 328; 2006-2009 *n*: 688). The older sampled fishes were two seven-year-old males in 1986. The older females were aged 6 and occurred in the three first periods. In the last decade, the older female was 5 years old and the older male was 4 years old.

On the sections, translucent bands appear larger than the opaque bands. The analysis of the type of band on the edge of the sectioned otoliths showed that opaque edges increased from 25% in September to 100% in October and December, and decreased to 10% in February. From March to August, the edges of all sections were translucent (Figure 3).

Monthly mean marginal increments calculated separately for specimens with one to four or more opaque bands (ages 1 to 4+) were low from October to January and increased gradually to maximums between June and September (Figure 4). The same pattern was observed for all ages.

Both edge type and marginal increments analyses consistently show an annual periodicity in the formation of an opaque band from spring to summer and a translucent band in autumn and winter for fishes of different ages. This alternation validates the ageing of the king weakfish from southern Brazil. Spawning of *M. atricauda* in southern Brazil and opaque band formation on their otoliths

take place in spring and summer and the number of opaque zones represents approximately the number of years of life. Due to this coincidence, it was possible to fix 1st January as the common birth date of all specimens.

3.2. Comparison between readings of whole otoliths and thin sections

Ageing of *Macrodon atricauda*, reading whole otoliths and thin sections were compared for 238 specimens captured between 1984–1986 whose whole otoliths had been previously read immersed in 70% ethanol for 24 h and examined with incident light over a black background (Haimovici, 1988). Ages were coincident in 40.5% readings and in 52.7%, ages were one year lower in the thin sectioned otoliths and in 3.8%, they were two years lower. In only 2.9%, the thin sections readings were one year higher in the whole otoliths (Table 1). The mean coefficients of variation between reading techniques was, in mean, 18.7% and attained as much as 29.8% for fishes between 200 and 249 mm L (Table 1). On these rather thin otoliths aged two or three, opaque checks are more likely to be recorded as true annual bands.

Checks were more frequent before the first opaque annual band. Figure 5 illustrates a typical situation in which readings in sections and the outer surface of the otoliths differed. In the sectioned otolith (Fig 5a), a single opaque band is evident between a rather opaque nucleus and a translucent edge. Fig 5b shows the outer surface of the other otolith of the same fish on which a thin juvenile translucent check was considered to be the end of the first opaque band and the fish was wrongly aged 2.

3.3. Back-calculation

The regression of L on R (body proportional hypothesis, *sensu* Francis, 1990) of males and females is shown in Figure 6.

A logarithmic regression model presented significant high correlation and homogeneous distribution of the observations for both males and females:

males: $L = 145.27 \times \ln R + 278.78$ ($R^2 = 0.807$; $n = 560$)

females $L = 171.23 \times \ln R + 313.23$ ($R^2 = 0.723$; $n = 1006$)

Covariance analysis showed significant differences ($p < 0.001$) between the two regressions with higher adjusted mean R for females (Figure 6). Therefore, females were longer than males for the same otoliths radius.

Individual total length at the time of formation of the i^{th} opaque band was back-calculated as:

$$\text{females: } L_i = \frac{(L \times (\ln(R_i) + 1.829))}{\ln(R) + 1.829}$$

$$\text{males: } L_i = \frac{(L \times (\ln(R_i) + 1.919))}{\ln(R) + 1.919}$$

where R_i is the distance from the nucleus to the end of the i^{th} opaque band on the sections of the otoliths; L is the total length at the time of capture and R is the distance from the nucleus to the edge of the sectioned otoliths at the time of capture.

Back-calculated total lengths in all four periods for both males and females are shown in Table 2. The values of back-calculated mean length at each age were consistently between the mean observed length at the earlier age and the following ages, except for some older ages with small sample sizes. Back-calculated total length at age decreased with increasing ages (Rosa Lee phenomenon) and the difference was more evident at age 1.

The mean back-calculated length at age differed significantly among periods for males at ages over 2 and females at ages over 3 (Table 3). Back-calculated mean total lengths show an increasing tendency between the first and the last periods for males aged over 2 and females aged over 3 (Fig 7). The mean observed lengths at age 1 and 2 were higher in the 1976-1979 period; these results were attributed to onboard selection because all king weakfish landed in summer and autumn were

over 200 mm L and those landed in winter and spring were over 223 mm (Haimovici and Maceira, 1981). The landings in the following periods included smaller fishes.

3.4. Weight - length relationships

The relationships between total weight (W) and total length (L) of both sexes adjusted for potential model (Figure 8) were:

$$W_{females} = 9.68 \times 10^{-7} \times L^{3.39} \quad (R^2 = 0.9758 \text{ n} = 739)$$

$$W_{males} = 2.56 \times 10^{-6} \times L^{3.22} \quad (R^2 = 0.9752 \text{ n} = 439)$$

$$W_{pooled_sexes} = 1.36 \times 10^{-6} \times L^{3.33} \quad (R^2 = 0.9789 \text{ n} = 1,178)$$

The log-transformed regressions between W and L were compared. Significant differences were observed between sexes ($p = 0.02$) but no significant differences were observed between periods ($p = 0.2$). Up to 280 mm L , males were heavier than females, differences in weight decreased with increasing sizes: 6.0% at 200 mm, 2.7% at 240 mm and 0.1 % at 280 mm. Females larger than 280 mm were heavier than males of the same length, differences in weight increased with increasing sizes: 0.01 % at 281 mm, 2.2% at 320 mm and 4.2 % at 360 mm.

3.5. Growth

The von Bertalanffy parameters based on back-calculated length at age of males, females and pooled sexes for all four time periods are shown in Table 4. As the weight-length relationships do not differ between periods, W_{∞} were calculated based on infinite length and the corresponding weight-length relationship parameters. The null hypothesis of differences in the growth parameters was tested pair-wise between pairs of periods and rejected in all cases (Table 5). For both sexes, L_{∞} increased and k decreased along time. The decrease in the value of k does not mean a decrease in the growth rate but reflects a restraint of the Bertalanffy model for growth description when there is a strong increase in L_{∞} .

The total length and weight at different ages, sexes and periods calculated with the von Bertalanffy growth model are represented in Figure 9. Percent increases between the first and last periods increased with age at ages 2 to 5 for males: 5.2%, 13.5%, 19.8%, 23.9% in length and 17.6%, 50.4%, 78.7%, 99.5% in weigh. Percent increases for females between ages 3 to 5 were 5.2%, 9.6%, 12.4% in length and 18.9%, 36.6%, 48.6 % in weight. Absolute weight gain was higher at age 1 for both sexes and all periods. However, due to increasing growth, gain at age 1 and 2 in the last period was similar (Figure 9).

Discussion

In comparison to former ageing based on whole otoliths of *Macrodon atricauda*, thin sections improved the reading and decreased the bias. It also allowed a consistent validation of the formation of one opaque and one translucent band in the otoliths each year at all ages separately. The otolith growth is a combination of endogenous and exogenous factors throughout the lifetime of fish and alternate dense mineral rich (opaque) and less mineral dense (translucent) bands form with a annual periodicity in most species (Green *et al*, 2009). The relative optical density of bands on the king weakfish otoliths differ when observed in the whole otoliths and the sections: on the outer surface of the whole otoliths, narrow translucent bands are seen between wider opaque bands. On the sections, opaque bands appear to be narrower than the translucent ones (Fig 1). On the sections, thin translucent checks are easier to detect because they lack the gradual changing transparency of the annual bands confirmed by the marginal increment analysis.

Growth cycles are related to physiological changes under the influence of factors such as temperature, reproduction and feeding regime (Morales-Nin, 2000). Most authors associate fast growth with opaque band formation but others associate it to slower growth (Fowler, 2009). In southern Brazil and Argentina, the opaque bands on the *M. atricauda* otoliths form in spring and summer. In these seasons, this species spawn (Juras and Yamaguti, 1989; Militelli and Macchi, 2004). Associated to reproduction, Juras and Yamaguti (1985) observed a decrease in the feeding

activity. This information implies that less energy may be available for growth in spring and summer. Therefore, it is plausible to assume that the opaque bands on the *M. atricauda* otoliths are deposited during slow growth periods.

Underestimations of ages on whole otoliths are frequent for long living slow growing species from temperate regions when the last annuli became thin and difficult to discriminate (Campana et al., 1990). On the contrary, the “false” annuli or checks on the whole otoliths of the king weakfish, leading to age overestimations, were located mostly before the first winter translucent band.

Checks are caused by exogenous factors such as environmental stress (Panfili et al. 2009). The king weakfish is a coastal sciaenid associated to soft bottoms and fresh water outputs, as those from the La Plata River and Patos-Mirim Lagoon (Piola et al. 2000), facing irregular salinity changes that may affect metabolism and reflect as checks on the otoliths, particularly in the first year of life before the onset of the adult reproductive displacements.

The growth parameters L_{∞} increased, and k decreased for both sexes leading to a gradual increase in lengths and weights by age (Figure 10a) of *Macrodon atricauda* along the period under study. Pauly (1979) associate the decreases in L_{∞} and the increases in k with increasing stress factors such as temperature, increasing fish density and decreasing food availability. In this perspective, increases in L_{∞} and decreases in k may suggest a decrease in some stress factors.

Factors independent of density that can induce changes in fish growth were examined first, such as changes in temperature and primary production (Millner and Whiting, 1996; Jennings et al., 1999; Law, 2000, Thresher et al. 2007). The monthly mean sea surface temperature on selected locations along the southern Brazil continental shelf do not show any evident trend of change from 1982 to 2008 (Figure 10b), however registers of SST anomalies caused mainly by the ENSO phenomenon were observed (Lentini et al. 2001). It could be argued that SST may not represent the temperatures in the water column but *M. atricauda* inhabits shallow coastal waters, mostly under 30 m depth (Haimovici et al. 1996) in which stratification is frequently disrupted by alternating southwesterly and northeasterly winds in the region (Möller et al. 2008). A short series (1998 to

2010) of primary productivity (chlorophyll-a) in the same region did not show any trend of change either (Figure 10c). Just the interannual variations associated to the plume of the La Plata River were observed (Ciotti et al. 2010).

The relationship between growth and density of *M. atricauda* and demersal fishes in the region was examined. Time series of CPUE of king weakfish and all demersal fishes caught by pair trawlers were examined. CPUE of king weakfish peaked at 800 kg-day in 1980, decreased sharply until 1994 and have stabilized at around 250 kg-day in recent years (Figure 10d). Total pair trawl CPUE peaked at 6,000 kg-day in 1980, decreased sharply until 1994 and have stabilized at around 2,000 kg-day in recent years (Figure 10e). Thus, a three fold decrease in the overall density of *M. atricauda* and of its potential predators and competitors on the inner shelf along southern Brazil can be assumed and associated to the increasing growth of adult *M. atricauda*.

In addition, the increasing individual growth could be related to increasing availability of food. Juvenile and small adults of *Macrodon atricauda* feed predominantly on the shrimp *Artemesia longinaris*, while larger females depend progressively more of fish, including cannibalism in their diet (Juras and Yamaguti, 1985). *Artemesia longinaris* became the target of double rig bottom trawlers in the region since 1985 and its landings were increasing until 2004 (Valentini and Pezzuto, 2006). In a scenario of decreasing abundance of the king weakfish and of potentials competitors and an apparent stability or increase in the abundance of its main prey, it is plausible to think that individual food availability for the king weakfish has increased.

In the same region, growth changes have been observed for *Paralichthys patagonicus* (Araújo and Haimovici, 2000), *Micropogonias furnieri* (Haimovici and Ignácio, 2005), *Umbrina canosai* (Haimovici et al. 2006a) and *Cynoscion guatucupa* (Miranda and Haimovici, 2007). In all cases, the changes were attributed to increasing fishing pressure.

5. Conclusions

A consistent validation of the yearly formation of alternate translucent and opaque bands at all ages was possible on thin sections of the otoliths of *M. atricauda*. Ageing *M. atricauda* on sectioned otoliths is highly recommended because using length at age keys based on overestimated ages read on whole otoliths can lead to the underestimation of growth and total mortalities. The growth of *M. atricauda* has increased in the last four decades, most noticeably for adult females over 3 years old and males over 2 years old. A three fold decrease in its density and the demersal fish community as a whole are the most likely causes of the growth increase.

References

- Chikuni, S., 1976. Problems in monitoring abundance in the multi-species and multi-gear groundfish fisheries in the Bering Sea. *In* ACMRR, Working Party on Fishing Effort and Monitoring of Fish Stock Abundance. Monitoring of fish stock abundance: the use of catch and effort data. FAO Fish. Tech. Pap. 155, Rome pp. 23-36.
- Araujo, J. N., Haimovici, M., 2000. Determinação de idades e crescimento do linguado-branco *Paralichthys patagonicus* (Jordan, 1889) no sul do Brasil. *Revista Brasileira de Oceanografia* 48 (1), 61-70.
- Aubone, A., Wöhler, O.C., 2000. Aplicación del método de máxima verosimilitud a la estimación de parámetros y comparación de curvas de crecimiento de von Bertalanffy. *Ser. Inf. Téc. INIDEP* 37, 21 pp.
- Bagenal, T. B., Tesch, F.W., 1978. Age and growth. *In* *Methods for Assessment of Fish Production in Fresh Waters*. Bagenal, T. (ed.). Blackwell Scientific, London, pp. 101–136.
- Bromley, P. J., 1989. Evidence for density-dependent growth in North Sea gadoids. *Journal of Fish Biology* 35 (A), 177-123.

- 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.
- Campana, S. E., Jones, C. M., 1992. Analysis of otolith microstructure data, *In* Stevenson, D. K., Campana, S. E. (ed). Otolith microstructure examination and analysis. *Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci.* 117, pp. 73-100.
- Carneiro, M. H., Castro, P. M. G., 2005. *Macrodon ancylodon* (Bloch & Schneider, 1801). *In* Cergole, M. C., Ávila-da-Silva, A. O., Rossi-Wongtschowski, C. L. D. B., (Eds.). Análise das Principais Pescarias Comerciais da Região Sudeste-Sul do Brasil: Dinâmica Populacional das Espécies em Exploração. Série Documentos REVIZEE – Score Sul. São Paulo, pp. 81–87
- Carvalho-Filho, A., Santos, S., Sampaio, I., 2010. *Macrodon atricauda* (Günther, 1880) (Perciformes: Sciaenidae), a valid species from the southwestern Atlantic, with comments on its conservation. *Zootaxa* 2519: 45-58.
- Casselman, J., 1990. Grow and relative size of calcified structures of fish. *Trans. Am. Fish. Soc.* 119, 673–688.
- Cerrato, R. M., 1990. Interpretable statistical tests for growth comparisons using parameters in the von Bertalanffy equation. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 47, 1416–1426.
- Chilton, D. E., Beamish, R. J., 1982. Age determination methods for fishes studied by the Groundfish Program at the Pacific Biological Station. *Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci.* 60, 102 p.
- Ciotti, A. M., Garcia, C. A. E., Jorge, D. S. F., 2010. Temporal and meridional variability of Satellite-estimates of surface chlorophyll concentration over the Brazilian continental shelf. *Pan-American Journal of Aquatic Sciences* 5(2): 64-81.
- Cousseau, M. B., Perrota, R. G., 1998. Peces Marinos de Argentina: biología, distribución y pesca. Instituto Nacional de Invesgación y Desarrollo Pesquero (INIDEP). Mar del Plata.

- Fowler, 2009. Age in years from otoliths of adult tropical fish. *In* Green, B. S., Mapstone, B. D., Carlos, G., Begg, G. A., (eds.). Tropical Fish Otoliths: Information for Assessment, Management and Ecology. Reviews: Methods and Technologies in Fish Biology and Fisheries, first ed. Springer pp. 55-92.
- Francis, R., 1990. Back-calculation of fish length: a critical review. *J. Fish. Biol.* 36, 883–902.
- Green, B. S., Mapstone, B. D., Carlos, G., Begg, G. A., 2009. Tropical Fish Otoliths: Information for Assessment, Management and Ecology. Reviews: Methods and Technologies in Fish Biology and Fisheries, first ed. Springer.
- Haimovici, M. 1987. Estratégia de amostragens de comprimentos de teleósteos demersais nos desembarques da pesca de arrasto no litoral sul do Brasil. *Atlântica*, 9, 65-82.
- Haimovici, M., 1988. Crecimiento de la pescadilla real *Macrodon ancylodon* (Sciaenidae) en el sur de Brasil. *Publicación Científica de la Comisión Mixta del Frente Marítimo* 4, 99-106.
- Haimovici, M., 1998. Present state and perspectives for the Southern Brazil shelf demersal fisheries. *Fisheries Management and Ecology* 5, 277–289.
- Haimovici, M., Absalonsen, L., Velasco, G., Miranda, L. V., 2006^a. Diagnóstico do estoque e orientações para o ordenamento da pesca de *Umbrina canosai* (Berg, 1895). *In* Rossi-Wongtschowski, C. L. D. B.; Ávila-da-Silva, A. O.; Cergole, M. C. (Eds.) *Análise das Principais Pescarias Comerciais da Região Sudeste-Sul do Brasil: Dinâmica Populacional das Espécies em Exploração – II*. São Paulo pp. 77-85.
- Haimovici, M., Freire, M. A., Fischer, L. G., Conceição, W. V., 2005. Abundância relativa e tamanhos de teleósteos e cefalópodes em águas costeiras da Plataforma Sul *In*: Ações para a conservação de tubarões e raias no sul do Brasil. Instituto Igaré, Porto Alegre pp: 121-127.
- Haimovici, M., Ignácio, J. M., 2005. *Micropogonias furnieri* (Desmarest, 1823). *In* Cergole, M. C.; Ávila-da-Silva, A. O.; Wongtschowski, C. L. D. B. R., (Eds) *Análise das Principais Pescarias*

- Comerciais da Região Sudeste-Sul do Brasil: Dinâmica Populacional das Espécies em Exploração. Série Documentos Revizee-Score Sul, São Paulo pp. 101-107p.
- Haimovici, M., Martins, A. S., Vieira, P. C., 1996. Distribuição e abundância de teleósteos demersais sobre a plataforma continental do sul do Brasil. *Revista Brasileira de Biologia* 56 (1), 27-50.
- Haimovici, M., Maceira, R. P., 1981. Observações sobre a seleção a bordo e rejeição na pesca de arrasto de fundo no Rio Grande do Sul. *Anais do Segundo Congresso Brasileiro de Engenharia de Pesca*, Recife, jul de 1981, 401-411.
- Haimovici, M., Vasconcellos, M. C., Kalikoski, D. C., Abdallah, P. R., Castello, J. P., Hellebrandt, D., 2006b. Diagnósticos da pesca no litoral do estado do Rio Grande do Sul. *In A pesca marinha e estuarina do Brasil no início do século XXI: recursos, tecnologias, aspectos socioeconômicos e institucionais*, first ed. Belém: Editora Universitária UFPA, pp. 157-180.
- IBAMA/CEPERG, 1978-2008. Desembarque de pescado no Rio Grande do Sul: 1976- 2008. Instituto Brasileiro do Meio Ambiente e dos Recursos Naturais Renováveis: Centro de Pesquisa e Gestão dos Recursos Pesqueiros Lagunares e Estuarinos; Projeto de Estatística Pesqueira. – Rio Grande.
- Jennings, S., Greenstreet, S. P. R., Reynolds, J. D., 1999. Structural change in an exploited fish community: a consequence of differential fishing effects on species with contrasting life histories. *Journal of Animal Ecology* 68, 617-627.
- Juras, A. A., Yamaguti, N., 1985. Food and feeding habits of King Weakfish, *Macrodon ancylodon* (Bloch & Schneider, 1801) caught in the Southern coast of Brazil (Lat 29° to 32° S). *Bolm. Inst. Oceanogr.* 33, 149-157.
- Juras, A.A., Yamaguti, N., 1989. Sexual maturity and fecundity of the king weakfish *Macrodon ancylodon* (Bloch & Schneider, 1801) caught in the Southern coast of Brazil (Lat 29° to 32°S). *Bol. Inst. Oceanogr.* 37, 51-58.

- Law, R., 2000. Fishing, Selection and Evolution. ICES Journal of Marine Sciences 57, 659-668.
- Lentini, C. A. D., Campos, E. J. D., Podestá, G. G., 2000. The annual cycle of satellite derived sea surface temperature on the western South Atlantic shelf. Revista Brasileira de Oceanografia, 48 (2), 93-105.
- Martins-Juras, I. da A. G., 1980. Estudo sobre o crescimento de *Macrodon ancylodon* (Bloch e Schneider, 1801) capturada nas costas de Rio Grande do Sul (Lat 29° S a 32° S). Master dissertation, Univ. de São Paulo, 182p.
- Menezes, N. A., Backup, P. A., Figueiredo, J. L., Moura, R. L., 2003. Catálogo das espécies de peixes marinhos do Brasil. Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo. São Paulo.
- Militelli, M. I., Macchi, G. J., 2004. Spawning and fecundity of king weakfish, *Macrodon ancylodon*, in the Río de la Plata estuary, Argentina - Uruguay. J. Mar. Biol. Assoc. U. K. 84,443-447.
- Millner, R. S., Whiting, C. L., 1996. Long-term changes in growth and population abundance of sole in the North Sea from 1940 to the present. ICES Journal of Marine Science 53, 1185-1195.
- [Miranda, L. V., Haimovici, M., 2007. Changes in the population structure, growth and mortality of striped weakfish *Cynoscion guatucupa* \(Sciaenidae, Teleostei\) of Southern Brazil between 1976 and 2002. Hydrobiologia 589, 69-78.](#)
- Möller, O. O. Jr., Piola, A. R., Freitas, A. C., Campos, E. J. D., 2008. The effects of river discharge and seasonal winds on the shelf off southeastern South America. Special Issue: Synoptic characterization of the Southeastern South American Continental shelf: The NICOP/Plata Experiment. Continental Shelf Research 28 (13), 1607-1624.
- Morales-Nin, B., 2000. Review of the growth regulation processes of otolith daily increment formation. Fisheries Research 46, 53-67.

- Panfili, J., Tomás, J., Morales-Nim, B., 2009. Otolith microstructure in tropical fish. In Green, B. S., Mapstone, B. D., Carlos, G., Begg, G. A., (eds.). Tropical Fish Otoliths: Information for Assessment, Management and Ecology. Reviews: Methods and Technologies in Fish Biology and Fisheries, first ed. Springer pp. 212-248.
- Pauly, D., 1979. Gill size and temperature as governing factors in fish growth: a generalization of von Bertalanffy's growth formula. Ber. Inst. Meereskd. Christian-Albrechts-Univ. Kiel, 63, 156 pp.
- Piola, A. R., Campos, E. J. D., Möller Jr., O. O., Charo, M., Martinez, C., 2000. Subtropical Shelf Front off eastern South America. Journal of Geophysical Research, 105, 6565-6578.
- PODAAC. Physical Oceanography Distributed Active Archive Center. Available on web site: < <http://poet.jpl.nasa.gov/> > accessed in January 28th, 2011.
- Reynolds, R. W., Smith, T. M., 1995. A high resolution global sea surface temperature climatology. J. Climate 8, 1571-1583.
- Rijnsdorp, A. D., van Leeuwen, P. I., 1996. Changes in growth of North Sea plaice since 1950 in relation to density, eutrophication, beam-trawl effort, and temperature. ICES Journal of Marine Science 53, 1199-1213.
- Santos, E. P., Yamaguti, N., 1965. Migração da pescada foguete *Macrodon ancylodon*. Bol. Inst. Oceanogr. 14 (1):129-138.
- Santos, S., Hrbek, T., Farias I. P., Schneider, H., Sampaio, I., 2006. Population genetic structuring of the king weakfish, *Macrodon ancylodon* (Sciaenidae), in Atlantic coastal waters of South America: deep genetic divergence without morphological change. Molecular Ecology 15, 4361-4373.
- Thresher, R. E., Koslow, J. A., Morison, A. K., Smith, D. C., 2007. Depth-mediated reversal of the effects of climate change on long-term growth rates of exploited marine fish. Proc. Nat. Ac. Sci. U.S.A. 104 (18), 7461-7465.

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

Valentini, H., Pezzuto, P. R., 2006. Análise das principais pescarias comerciais da Região Sudeste-Sul do Brasil com base na produção controlada do período 1986-2004. Série Documentos REVIZEE - Score Sul. I.O. USP, São Paulo.

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

Yamaguti, N., 1968. Mortalidade da pescada-foguete *Macrodon ancylodon*. *Bolm. Instit. oceanogr.* 17 (1). 67-70.

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

Yamaguti, N., Santos, E.P. dos, 1966. Crescimento da pescada foguete *Macrodon ancylodon*: aspecto quantitativo. *Bolm Inst. Oceanogr.* 15, 75-78.

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

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

TABLES

Table 1. Comparison between readings of thin sections and whole otoliths of 238 individuals of *M. atricauda* from Southern Brazil sampled in 1984 – 1986. Mean CV is the mean coefficient of variation between the readings.

L classes mm	Mean CV %	Differences: Sections - Whole Otoliths				
		-2	-1	0	1	2
100-149				1		
150-199	11.7 %		6	18		
200-249	29.8 %	4	25	20		
250-299	20.8 %	1	24	14	2	
300-349	17.3 %	2	35	18	1	
350-399	13.0 %	2	33	22	3	1
400-449	7.9 %		2	2		
450-459				1		
Total	18.7 %	9	125	96	6	1
%		3.8%	52.7%	40.5%	2.5%	0.4%

Table 2. Observed mean total length (L, mm) in the landings. Back-calculated mean total length-at-age (L, mm) for male and female of *M. atricauda* fished along southern Brazil in four periods between 1976 and 2009.

Females								Males											
1976-79								1976-79											
Age (yr)	n	Observed mean L (mm)	Annulus number						Age (yr)	n	Observed mean L (mm)	Annulus number							
			I	II	III	IV	V	VI				I	II	III	IV	V	VI		
1	48	243.5	221.6						1	31	236.5	208.8							
2	74	322.0	212.6	312.8					2	24	283.8	193.8	278.0						
3	57	347.3	202.0	286.9	340.3				3	12	309.7	182.4	252.3	298.6					
4	11	370.5	207.6	290.6	332.2	363.8			4	8	320.6	187.0	253.0	287.0	311.3				
5	3	363.3	187.7	268.3	307.3	336.5	355.2		5	9	328.9	177.1	246.1	281.0	304.4	321.3			
6	2	355.0	158.9	249.4	285.9	308.9	333.0	348.9	6	1	310.0	153.0	223.1	248.5	269.5	283.1	301.1		
Total	195		195	147	73	16	5	2	Total	85		85	54	30	18	10	1		
Back-calculated mean L (mm)			210.5	299.3	336.2	351.8	346.3	348.9	Back-calculated mean L (mm)				194.8	262.2	288.5	305.5	317.5	301.1	
Growth increment (mm)			88.8	36.9	15.6	-5.5	2.6		Growth increment (mm)				67.5	26.3	17.0	12.0	-16.4		
1984-86								1984-86											
Age (yr)	n	Observed mean L (mm)	Annulus number						Age (yr)	n	Observed mean L (mm)	Annulus number							
			I	II	III	IV	V	VI				I	II	III	IV	V	VI	VII	
1	38	217.9	182.2						1	45	213.8	191.7							
2	55	304.3	203.3	291.1					2	12	282.3	191.4	262.6						
3	65	351.8	208.8	300.0	343.3				3	29	314.5	190.9	268.5	303.1					
4	29	370.0	203.3	294.5	334.8	360.4			4	9	321.1	168.8	254.3	289.7	311.3				
5	7	375.7	199.3	271.8	318.6	347.4	368.4		5	8	349.4	190.2	267.2	301.6	328.4	345.1			
6	4	406.5	209.7	296.2	335.4	364.6	386.4	401.6	6	5	344.2	181.1	247.7	280.9	303.5	323.0	337.4		
Total	160		198	160	105	40	11	4	Total	110		110	65	53	24	15	7	2	
Back-calculated mean L (mm)			201	294.6	339.0	358.6	375	401.6	Back-calculated mean L (mm)				188.5	263.0	297.5	314.5	334.3	337.2	351.8
Growth increment (mm)			93.6	44.4	19.6	16.4	26.6		Growth increment (mm)				74.5	34.5	17.0	19.8	2.8	14.6	
1995-97								1995-97											
Age (yr)	n	Observed mean L (mm)	Annulus number						Age (yr)	n	Observed mean L (mm)	Annulus number							
			I	II	III	IV	V	VI				I	II	III	IV	V			
1	24	235.9	214.7						1	39	220.4	206.5							
2	99	310.9	197.9	306.7					2	43	277.1	180.9	273.3						
3	87	346.1	185.3	287.2	343.4				3	11	330.7	192.6	282.4	329.1					
4	16	377.8	193.9	293.4	345.2	376.9			4	1	342.0	104.0	223.6	285.1	332.2				
5	2	448.0	201.3	304.7	383.1	423.8	448.0		5	2	345.0	182.2	269.3	300.9	323.7	342.1			
6	4	382.3	186.9	277.3	315.8	343.7	365.3	380.3	Total	96		96	57	14	3	2			
Total	232		232	208	109	22	6	4	Back-calculated mean L (mm)				191.8	274.0	321.8	326.5	342.1		
Back-calculated mean L (mm)			194.5	297.0	343.4	375.1	392.8	380.3	Growth increment (mm)				82.2	47.8	4.7	15.7			
Growth increment (mm)			102.5	46.4	31.7	17.7	-12.6												
2006-09								2006-09											
Age (yr)	n	Observed mean L (mm)	Annulus number					Age (yr)	n	Observed mean L (mm)	Annulus number								
			I	II	III	IV	V				I	II	III	IV					
1	124	245.9	209.5					1	176	225.3	195.3								
2	141	324.6	185.7	301.1				2	81	289.4	180.7	274.5							
3	102	364.5	193.8	298.3	353.4			3	22	336.9	190.9	287.3	331.0						
4	26	395.1	160.8	289.4	348.7	384.0		4	11	361.1	187.2	279.6	326.9	353.7					
5	5	401.6	150.9	270.4	330.6	370.5	392.9	Total	290		290	114	33	11					
Total	398		398	274	133	31	5	Back-calculated mean L (mm)				190.6	277.5	329.7	353.7				
Back-calculated mean L (mm)			193.1	298.4	351.6	381.8	392.9	Growth increment (mm)				86.9	52.2	24.1					
Growth increment (mm)			105.3	53.2	30.2	11.1													

Table 3. Results of a one-way ANOVA of mean back-calculated lengths by periods at each age for females and males of *M. atricauda*.

Age	Females		Males	
	F-value	p	F-value	p
1	7.15	0.0001	0.67	0.5712
2	0.77	0.5120	6.75	0.0002
3	6.36	0.0003	26.46	< 0.0001
4	5.02	0.0027	12.52	< 0.0001
5	2077	0.1311		

Table 4. Von Bertalanffy's growth parameters and their confidence intervals ($\alpha = 0.05$) for males, females and pooled sex of *M. atricauda* caught in southern Brazil.

Females	L_{∞}	k	t_o	W_{∞}
1976-79	353.3 ± 11.2	0.99 ± 0.20	0.09 ± 0.16	429.8
1984-86	381.5 ± 17.4	0.73 ± 0.15	- 0.03 ± 0.17	557.7
1995-97	389.9 ± 20.2	0.74 ± 0.15	0.06 ± 0.16	600.5
2006-09	409.8 ± 12.6	0.66 ± 0.75	0.04 ± 0.86	711.0
Males	L_{∞}	k	t_o	W_{∞}
1976-79	302.4 ± 6.9	1.04 ± 0.54	0.01 ± 0.55	250.3
1984-86	350.9 ± 15.9	0.57 ± 0.14	- 0.37 ± 0.32	404.1
1995-97	361.8 ± 69.9	0.67 ± 0.44	- 0.13 ± 0.48	446.0
2006-09	394.0 ± 143.5	0.56 ± 0.70	- 0.17 ± 0.95	568.9
Pooled sex	L_{∞}	k	t_o	W_{∞}
1976-79	333.7 ± 11.32	1.10 ± 0.26	0.10 ± 0.18	352.7
1984-86	355.3 ± 4.34	0.82 ± 0.06	0.01 ± 0.06	434.8
1995-97	390.9 ± 9.58	0.68 ± 0.06	-0.03 ± 0.07	597.8
2006-09	410.5 ± 12.04	0.61 ± 0.06	-0.05 ± 0.07	703.66

Table 5. Comparisons of von Bertalanffy growth parameters applying a likelihood ratio test between periods for females (F) and males (M) of *M. atricauda* caught in southern Brazil. (SSRG: sum of squares of the residues of the general model; SSRR sum of squares of the residues of the restricted model).

Comparisons between periods						
	1976-79 and 1984-86		1984-86 and 1995-97		1995-97 and 2006-09	
	F	M	F	M	F	M
SSRG	1.78	3.85	1.86	2.72	1.65	1.19
SSRR	21.01	15.70	10.15	20.75	5.90	4.02
X^2 obs	24.67	14.07	16.97	20.32	12.76	10.98
probability	< 0.001	0.003	0.001	< 0.001	0.005	0.012
Ho	Rejected	Rejected	Rejected	Rejected	Rejected	Rejected

FIGURES

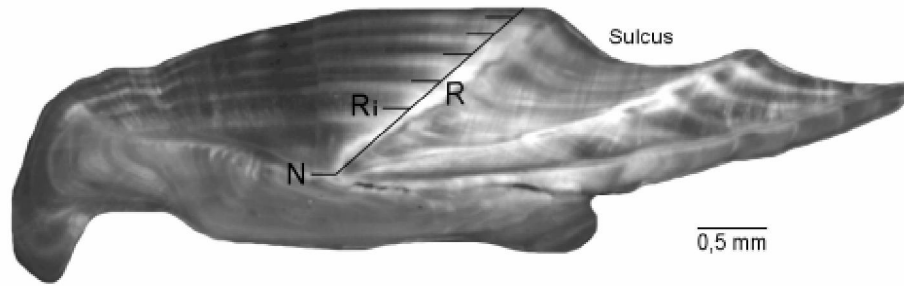


Figure 1. Thin section of a five year old female (L: 368 mm) *Macrodon atricauda* from southern Brazil. Black bars indicate the final of each opaque band. N: nucleus, Ri: the distance from the nucleus to the final of each opaque band; R: the distance from the nucleus to the inner edge.

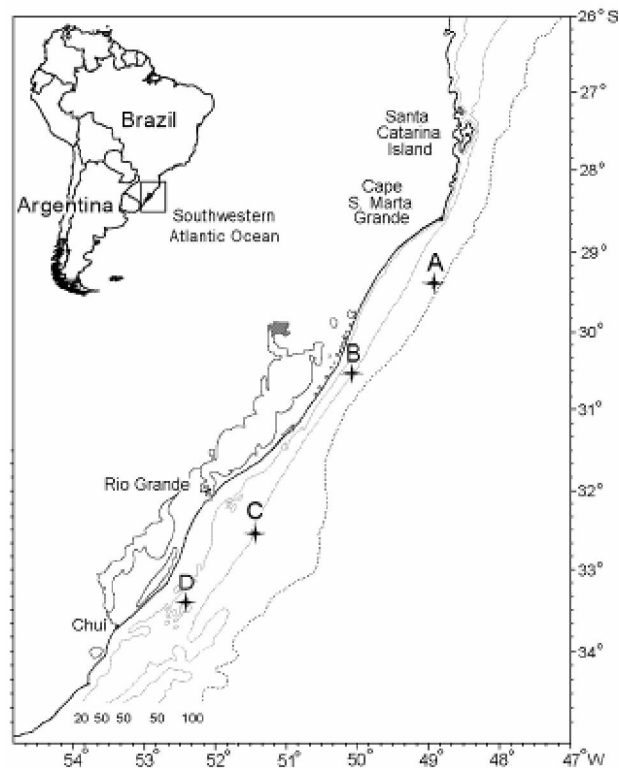


Figure 2. Study area in Southwestern Atlantic Ocean indicating the locations for which monthly averages SST (°C) between 1982 and 2009 were obtained (A: 48°50'W, 29°25'S; B: 50°05'W, 30°30'S; C: 51°27'W, 32°31'S; D: 52°30'W, 33°30'S).

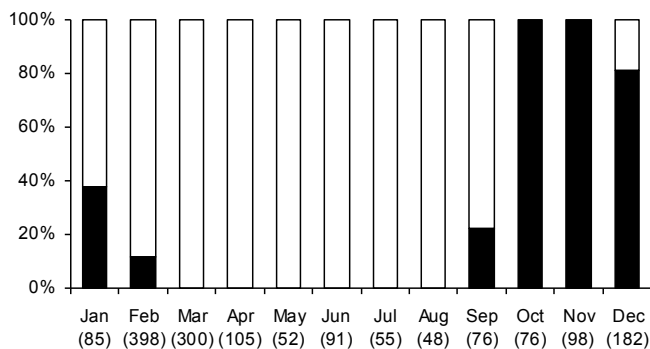


Figure 3. Seasonal pattern of translucent (white) and opaque (black) edges of the otoliths thin sections of *Macrodon atricauda* in southern Brazil (the number of otoliths examined monthly are in brackets).

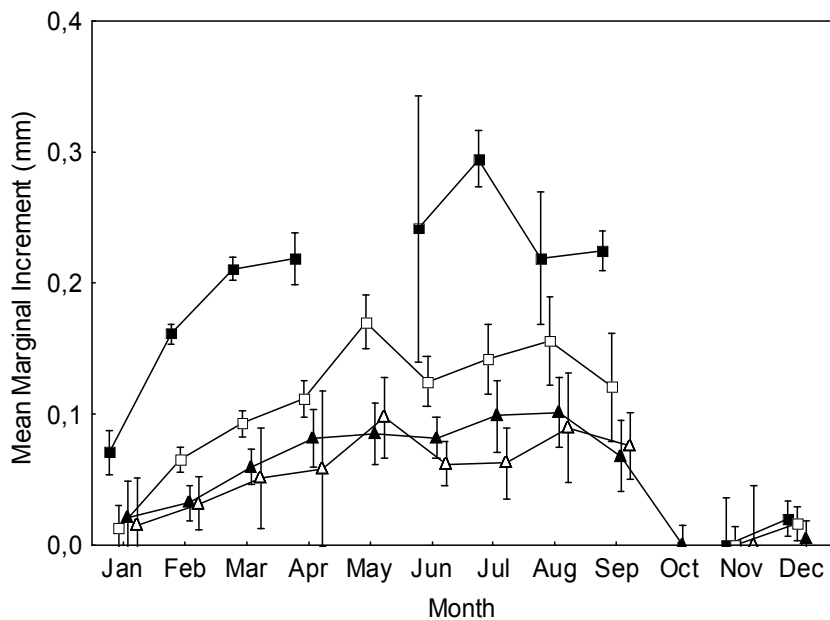


Figure 4. Monthly mean marginal increment on sectioned otoliths *Macrodon atricauda* at ages: 1 (-■-); 2 (-□-); 3 (-▲-) and 4 to 7 (-△-). Vertical bars indicate the confidence interval ($\alpha = 0.05$).

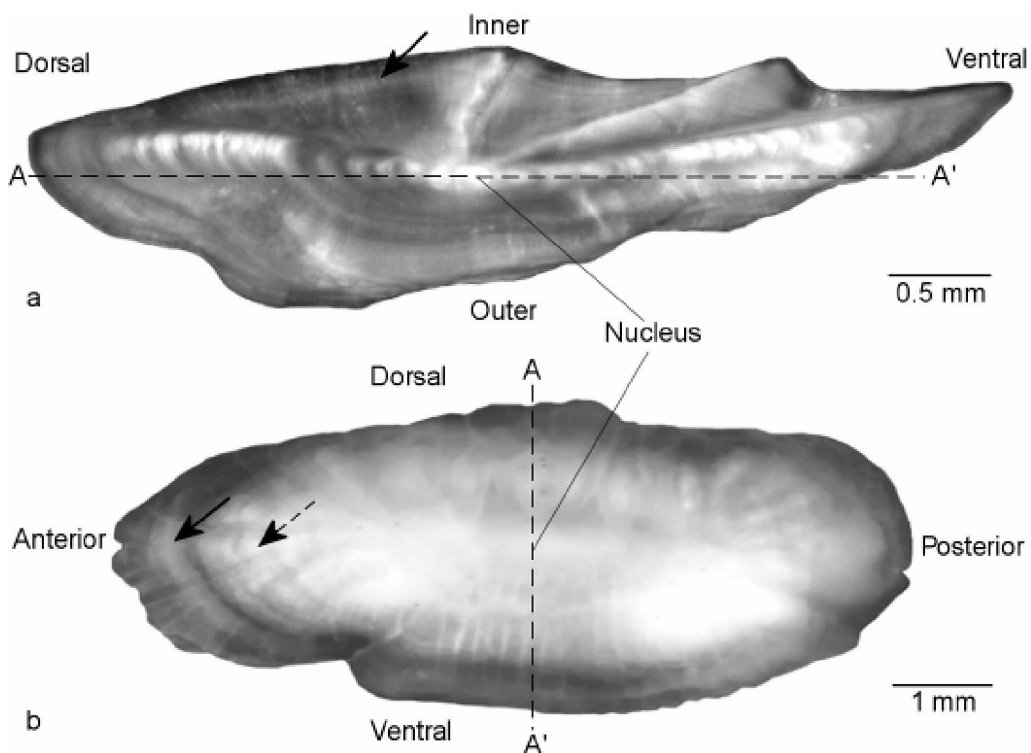


Figure 5. Posterior surface of a thin section (a) and outer surface (b) of otoliths of a 208 mm male *Macrodon atricauda* from southern Brazil examined with reflected light over a black background. Black arrows indicate an annual opaque band and a dotted arrow a false opaque band following a translucent check. A-A' indicates the line of the section on otoliths.

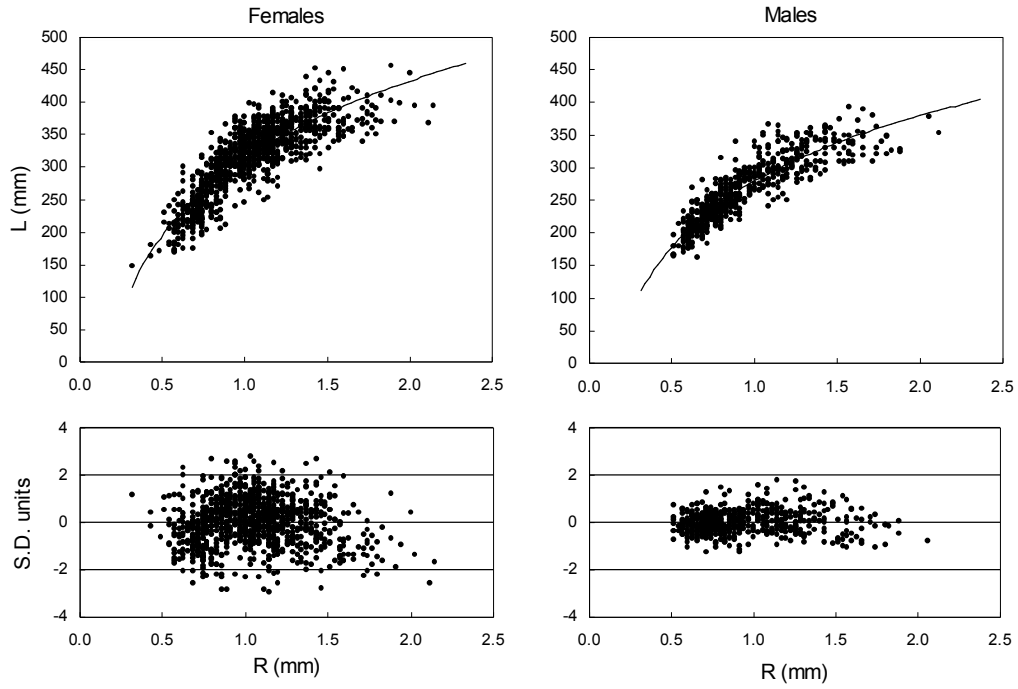


Figure 6. Relationship between total length L (mm) and the distance from the nucleus to the inner surface of the otoliths R (mm) of *Macrodon atricauda*. Lower panels: error distributions in standard deviation units.

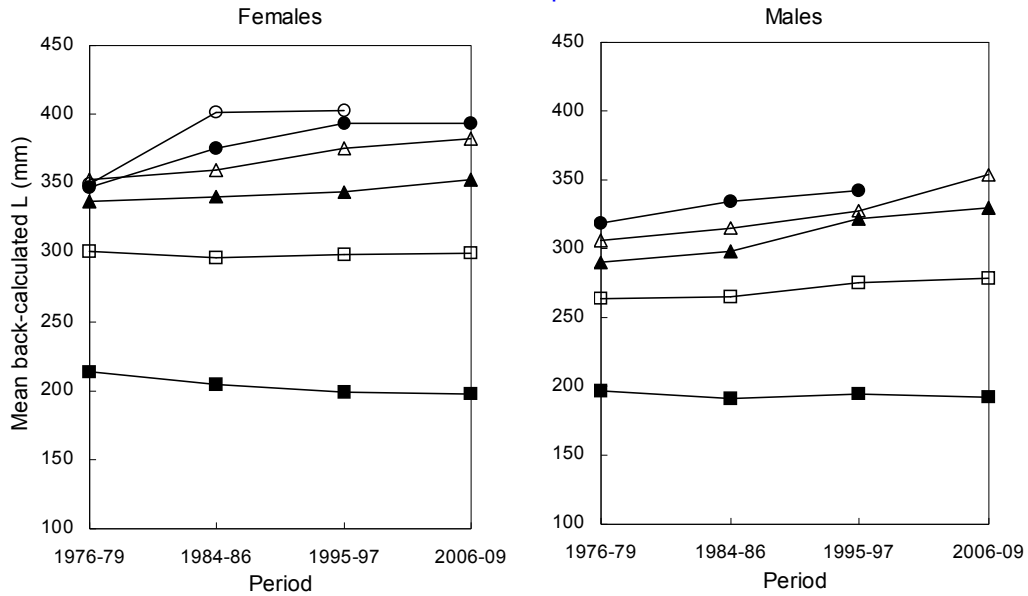


Figure 7. Mean back-calculated length by periods at ages: 1 (■); 2 (□); 3 (▲); 4 (△); 5 (●) and 6 (○) for females and 1 to 5 for males of *Macrodon atricauda* caught in southern Brazil.

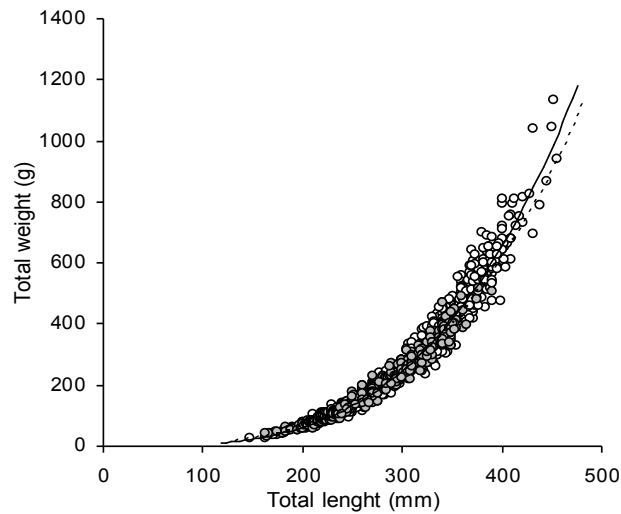


Figure 8. Weight-length relationship of *M. atricauda* caught in southern Brazil. White circles: females; grey circles: males. Continuous line: regression line of females. Dashed line: regression line of males.

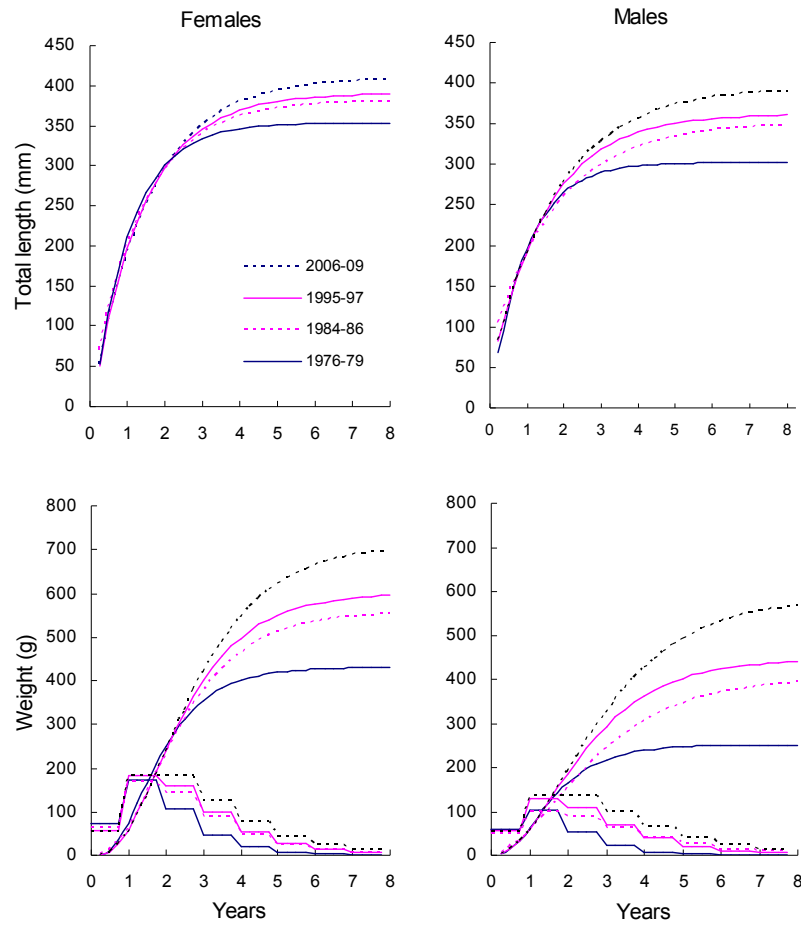


Figure 9. Growth curves in length and weight and absolute yearly growth in weight of *M. atricauda* fished along southern Brazil between 1976 and 2009.

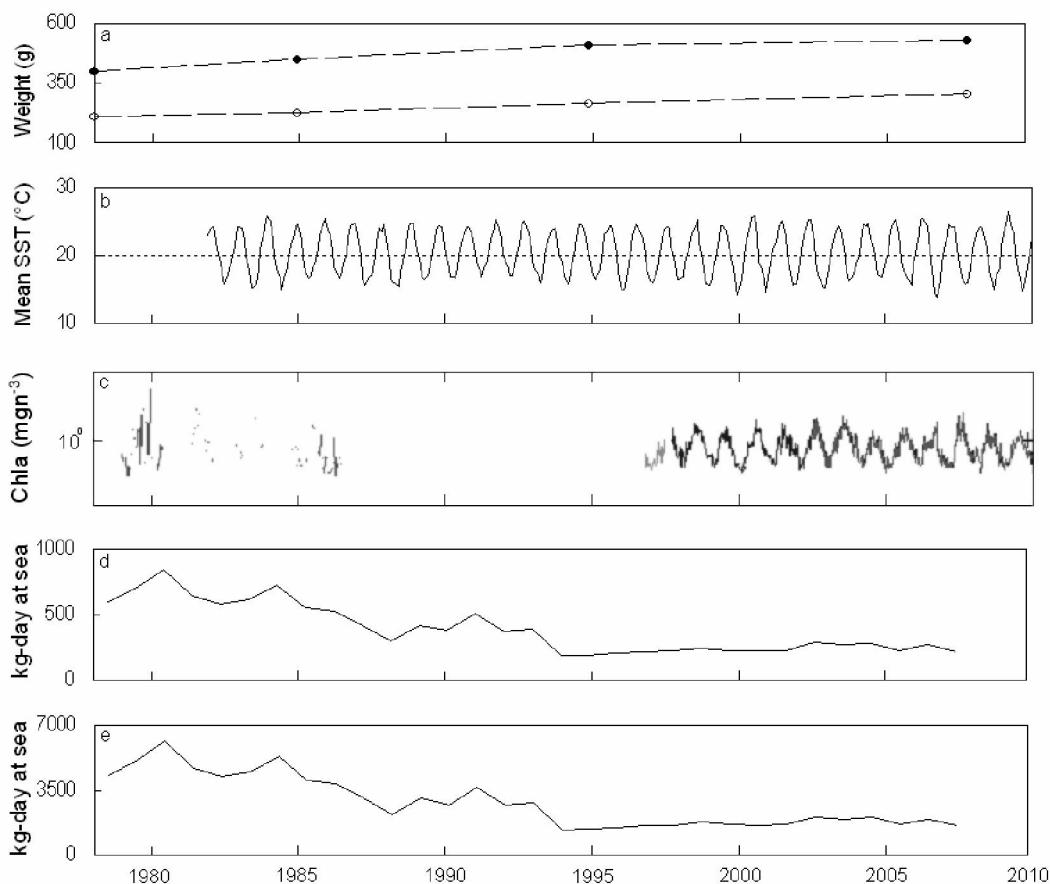


Figure 10. Changes in growth of *Macrodon atricauda* and potentially related factors from 1978 to 2010. A: mean weight of females aged 3-5 (●) and males aged 2 to 4 (○); B: mean sea surface temperature; (c) chlorophyll-a (Ciotti et al. 2010); (d) CPUE of *Macrodon atricauda* in the trawl fishery. (e) CPUE of all species in the trawl fishery.