

IDADE E CRESCIMENTO DA GAROUPA-VERDADEIRA, *Epinephelus marginatus* (LOWE, 1834) (PISCES: EPINEPHELIDAE), NO SUDESTE DO BRASIL

Age and growth of the dusky grouper, *Epinephelus marginatus* (Lowe, 1834) (Pisces: Epinephelidae), off Southeast Brazil

Maria Odete Ximenes-Carvalho¹, Antonio Aduauto Fonteles-Filho², Melquíades Pinto Paiva³

RESUMO

A garoupa-verdadeira, *Epinephelus marginatus* (Lowe, 1834) é um peixe demersal de mediana importância na região sudeste do Brasil, habitando fundos rochosos e arenosos da plataforma e talude continentais. Idade e crescimento foram estudados com base na leitura de escamas coletadas em 135 exemplares de ambos os sexos, com comprimento total na faixa de 11,5 – 70,5 cm, no período de junho/1999 a maio/2000. A escama (S) cresce numa proporção alométrica com o comprimento individual (L) segundo a equação $S = 0,0199.L^{0,958}$ ($r = 0,979$; $P < 0,01$), havendo periodicidade anual na formação dos anéis etários, com mudança de idade em março. O valor médio dos comprimentos retrocalculados variou de 15,2 cm CT (grupo-de-idade I) a 68,5 cm CT (grupo-de-idade XIV). A equação de crescimento em comprimento (cm) é $L_t = 101,0 [1 - e^{-0,075(t+2,2)}]$, cuja equação em peso (kg) é dada por $W_t = 22,6 [1 - e^{-0,075(t+2,2)}]^{3,221}$, ajustada através da regressão peso/comprimento: $\ln W = -11,76 + 3,221 \ln L$ ($r = 0,995$; $P < 0,01$). O coeficiente anual de mortalidade natural foi estimado em $M = 0,204$. A garoupa-verdadeira tem baixo coeficiente de crescimento ($K = 0,075$) e elevada expectativa de vida na captura ($t_{max} = 37,7$ anos), com valores de $M/K = 2,72$ e coeficiente de desempenho do crescimento, $\phi = 2,881$, características típicas de espécies carnívoras do 5º nível trófico.

Palavras-chaves: garoupa-verdadeira, *Epinephelus marginatus*, idade, crescimento, mortalidade natural, Sudeste do Brasil.

ABSTRACT

The dusky grouper, *Epinephelus marginatus* (Lowe, 1834), is a commercially-important demersal fish in Southeast Brazil, inhabiting rocky and sandy substrates of the outer shelf and upper continental slope. Age, growth and natural mortality were studied by means of the scale-reading in 135 specimens of both sexes, with total length ranging from 11.5 to 70.5 cm, in the period from June, 1999 through May, 2000. The scale was found to grow on an allometric proportion with fish length after the equation $S = 0.0199 L^{0.958}$ ($r = 0.979$; $P < 0.01$), there being an annual periodicity in age ring formation, which takes place every year in March on November-December. Back-calculated mean total lengths ranged from 15.2 cm (age group I) to 68.5 cm (age group XIV). The growth equation in length (cm) is $L_t = 101.1 [1 - e^{-0.075(t+2.2)}]$ which was represented as weight (kg) by $W_t = 22.6 [1 - e^{-0.075(t+2.2)}]^{3.221}$ obtained through the weight/length regression equation $\ln W = -11.76 + 3.221 \ln L$ ($r = 0.995$; $P < 0.01$). The annual natural mortality coefficient was estimated as $M = 0.204$. The dusky grouper has a low growth coefficient ($K = 0.075$) and a high a high longevity age at the fishery ($t_{max} = 37.7$ years), with values of $M/K = 2.72$ and coefficient of growth performance, $\phi = 2.881$, biological features that are typical of fifth trophic-level carnivorous fishes.

Keywords: dusky grouper, *Epinephelus marginatus*, age, growth, natural mortality, Southeast Brazil.

¹ Pesquisadora do Instituto de Ciências do Mar, Universidade Federal do Ceará, Av. da Abolição, 3207, Fortaleza, CE 60165-081. E-mail: ximenes@labomar.ufc.br

² Professor Aposentado do Instituto de Ciências do Mar, Universidade Federal do Ceará. E-mail: afontele@labomar.ufc.br

³ Diretor-Emérito do Instituto de Ciências do Mar, Universidade Federal do Ceará. E-mail: mappaixa@uol.com.br

INTRODUÇÃO

As espécies aquáticas têm capacidade para crescer indefinidamente em função de dois aspectos básicos: pequena influência da força da gravidade no meio aquático e baixas perdas de energia por locomoção, principalmente nas espécies dotadas de bexiga natatória; daí a justificativa para a estimação comprimento máximo teórico (L_{∞}). Em populações exploradas, um aspecto fundamental é determinar a variação do comprimento e peso individuais em função da idade, pois somente através da estrutura etária é possível avaliar as modificações dinâmicas por que passam as coortes ao longo de sua permanência no estoque capturável.

Os dois parâmetros do crescimento individual (L e K) têm tendências inversas e, de certo modo, se complementam, isto é, se uma espécie crescer muito rapidamente, atingirá também mais rapidamente o comprimento máximo, que terá um valor menor do que se ela tivesse crescido lentamente. Portanto, enquanto o valor de L_{∞} em peixes é determinado principalmente pelas interações entre suprimento e demanda de oxigênio, o coeficiente de crescimento (K) tem uma interpretação fisiológica, pois varia numa proporção direta com os fatores que causam *stress* e acréscimo no consumo de oxigênio. Por esse motivo, a longevidade de qualquer espécie é inversamente correlacionada com as taxas de atividade corporal promovidas pela temperatura ambiental e pelo suprimento alimentar, fatores que regulam o crescimento e o envelhecimento fisiológico (Pauly, 1980; Longhurst & Pauly, 2007).

A garoupa-verdadeira, *Epinephelus marginatus* (Lowe, 1834), ocorre no Mediterrâneo e Atlântico Ocidental, e sua distribuição geográfica se restringe à costa meridional da América do Sul, do Rio de Janeiro à Argentina (Heemstra & Randall, 1993), tendo como habitat preferido os fundos rochosos e arenosos, ao redor de ilhas, sendo os jovens muito comuns em lagoas próximas a manguezais. Portanto, trata-se de um dos componentes da biocenose bentônica, de elevado valor econômico, capturada por barcos linheiros na plataforma externa e talude superior da região Sudeste do Brasil. Tem fácil identificação dentro da família Serranidae devido ao elevado número de branquispinas no primeiro arco, não comparável a nenhuma ou-

tra espécie, mas com menor número de escamas na linha lateral. O corpo é fortemente comprimido lateralmente e muito elevado, com coloração marrom-escuro e nadadeiras dorsal e anal angulosas (Figura 1).

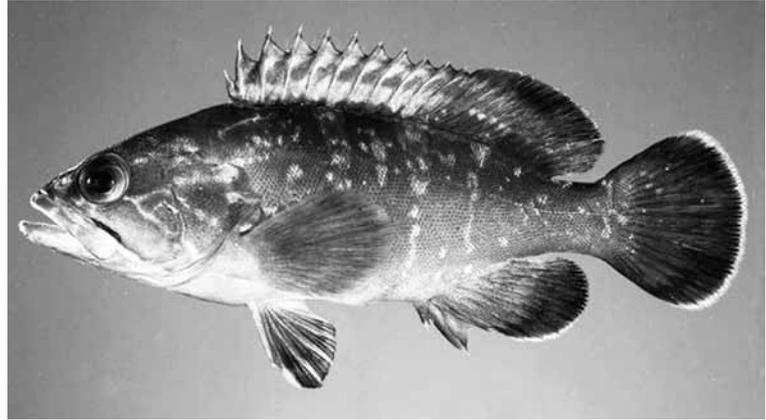


Figura 1 – Garoupa-verdadeira, *Epinephelus marginatus* (Lowe, 1834).

Como outras espécies de serranídeos, a garoupa-verdadeira é caracterizada por ter crescimento lento, maturidade retardada, comportamento territorialista sedentário e uma complexa estratégia reprodutiva de hermafroditismo protógino, com fertilização externa (Heemstra & Randall, 1993). Sendo um habitante de águas rasas na fase jovem e de maiores profundidades na fase adulta, esta espécie é um carnívoro voraz, não-especializado, mas com dieta preferencial constituída de peixes, moluscos (principalmente lulas e sibas), crustáceos e zoobentos. Apresenta um comportamento solitário, mas a captura de muitos indivíduos num só local indica esta espécie pode eventualmente tornar-se gregária, com tendência à formação de cardumes (Machado *et al.*, 2008 *apud* Seyboth *et al.*, 2011).

Este trabalho representa mais uma contribuição ao estudo da dinâmica populacional da garoupa-verdadeira quanto a seus parâmetros de idade e crescimento, pelos quais se possa avaliar importantes fatores denso-dependentes que a população utiliza sob o impacto da exploração pesqueira. O fato de que comprimento máximo teórico é elevado e sua taxa de crescimento é baixa coloca esta espécie num elevado nível trófico, sujeita a pequena predação natural, mas potencialmente vulnerável à pesca indiscriminada, motivo por que tem sido colocada na lista de espécies “ameaçadas”, em âmbito mundial, e de sobrepesca, no Brasil (Seyboth *et al.*, 2011).

MATERIAL E MÉTODOS

O material que serve base para este trabalho consiste de escamas do tipo ctenóide retiradas de 135 exemplares da garoupa-verdadeira capturados por barcos linheiros que operaram na plataforma continental da região Sudeste do Brasil, entre junho de 1999 e maio de 2000. Os indivíduos de ambos os sexos foram para registro do comprimento total (cm), correspondente à distância entre a ponta da mandíbula e a extremidade posterior da nadadeira caudal, e do peso total (kg).

As escamas foram retiradas da área do corpo localizada sob a nadadeira peitoral, selecionadas para leitura em função da nitidez do foco e, em seguida, montadas em duas lâminas de vidro devidamente etiquetadas. Com duas leituras independentes de cada lâmina na tela de um Projetor Eberbach (aumento de 40X), procedeu-se à medição da largura dos anéis de crescimento e do tamanho da escama, correspondentes, respectivamente, às distâncias entre os anéis etários e o foco, e deste à borda da escama.

Um fato comum a todas as escamas é que a largura das zonas de crescimento vai diminuindo com o tamanho do indivíduo, indicativo de crescimento assintótico, sendo estas delimitadas pelos anéis etários. A utilização das marcas de crescimento para determinação da idade e, portanto, da taxa de crescimento, exige o cumprimento de duas condições básicas: (1) periodicidade na formação dos anéis e (2) proporcionalidade no crescimento da escama e do indivíduo.

O método mais adequado para se confirmar a premissa de periodicidade na formação dos anéis etários consiste em determinar a tendência de variação mensal da largura média da margem externa da estrutura rígida após a formação do último anel, denominada Incremento Marginal (IM), que é calculado pela seguinte fórmula:

$$IM = \frac{R - r_n}{R - r_{n-1}} \quad (1)$$

onde, **R** é o comprimento da estrutura rígida, e r_n e r_{n-1} são as larguras do último e penúltimo anéis, respectivamente, determinados por meio de leitura dos anéis etários. O gráfico de dispersão do Incremento Marginal contra os meses vai indicar a época em que seu valor tende para um mínimo, evidenciando a formação recente de um novo anel.

A premissa de proporcionalidade no crescimento se baseia numa relação isométrica entre os comprimentos da escama (S) e do peixe (L), representada pela equação de regressão $L = a + bS$, e foi

inicialmente estabelecida por van Oosten (1929) através da fórmula:

$$\frac{L'}{S'} = \frac{L}{S} \quad (2)$$

que permite determinar a idade do indivíduo por ocasião da formação de cada anel etário através da técnica denominada retrocálculo, conforme a fórmula deduzida a partir da Equação 2:

$$L' = \left(\frac{S'}{S} \right) L \quad (3)$$

onde, L = comprimento do indivíduo examinado; S' = comprimento da zona de crescimento desde o foco até anel etário; S = comprimento total da escama.

A validade do uso da Equação 3 depende de que a razão L/S seja constante, condição que é satisfeita quando a reta de regressão passa pela origem, isto é, $L = bS$. No entanto, quando a reta apresenta uma intersecção diferente de zero, que pode ser positiva ou negativa no eixo dos Y, deve-se usar uma regressão potencial do tipo $L = A.S^b$, sob a premissa de regressão alométrica, pois é estatisticamente improvável que a proporcionalidade se mantenha constante em toda a amplitude de comprimento do peixe.

Portanto, foram testados quatro tipos de metodologia:

Método de van Oosten - baseia-se na aplicação da fórmula original do retrocálculo (Equação 3), sob a premissa de regressão isométrica entre os comprimentos do peixe e da escama.

Método BPH linear - baseia-se na hipótese de proporcionalidade linear do corpo do peixe em relação ao seu valor médio em qualquer tamanho da escama (Francis, 1990). Assim, substituindo-se S' e S da Equação 3 por valores proporcionais do comprimento do peixe na regressão linear, tem-se:

$$L' = \left(\frac{a + bS'}{a + bS} \right) L \quad (4)$$

Método BPH potencial - baseia-se na hipótese de proporcionalidade exponencial do corpo do peixe em relação ao seu valor médio em qualquer tamanho da escama (Francis, 1990). Assim, substituindo-se S' e S da Equação 3 por valores proporcionais do comprimento do peixe na regressão potencial, tem-se:

$$L' = \left(\frac{(A.S')^b}{(A.S)^b} \right) L$$

$$L' = \left(\frac{S'}{S}\right)^b L$$

ou, na forma log-transformada:

$$L' = \exp \left[b \cdot \ln \left(\frac{S'}{S} \right) + \ln L \right] \quad (5)$$

Método de Lee - dependendo da ocorrência de alometria positiva ou negativa na proporcionalidade, a escama pode ser relativamente maior ou menor em função do comprimento do peixe, de modo que ocorre uma mudança aparente da taxa de crescimento quando o comprimento médio no primeiro anel etário (L'_1) é retrocalculado com base em peixes cada vez maiores. A correção desse vício é feita deduzindo-se o valor de a da regressão $L = a + bS$ dos comprimentos L e L' , de modo que a Equação 3 passa a ser representada pela seguinte fórmula:

$$L' - a = \frac{S'}{S} (L - a)$$

$$L' = \frac{S' (L - a)}{S} + a \quad (6)$$

Para se ajustar a equação de crescimento em comprimento, utiliza-se a fórmula de von Bertalanffy (1938):

$$L_t = L_\infty [1 - e^{-K(t-t_0)}] \quad (7)$$

a partir da qual se chega à equação de crescimento em peso, elevando-se (7) a uma potência equivalente ao valor do coeficiente angular da regressão (b), chegando-se à seguinte fórmula de cálculo:

$$W_t = W_\infty [1 - e^{-K(t-t_0)}]^b \quad (8)$$

onde, L_t e W_t são o comprimento e o peso na idade t ; L_∞ e W_∞ são o comprimento e o peso máximos teóricos; K é o coeficiente de crescimento; t_0 é a idade teórica em que o indivíduo teria comprimento zero se tivesse crescido sempre de acordo com a Equação 3; e b é o coeficiente angular da regressão peso/comprimento.

Considerando-se $\Delta t = 1$ ano, sob a premissa de que os anéis etários têm periodicidade anual, a relação Ford-Walford, que correlaciona os compri-

mentos do indivíduo em grupos-de-idade sucessivos, está descrita pela equação:

$$L_{t+1} = L_\infty (1 - e^{-K}) + e^{-K} L_t \quad (9)$$

No ponto em que uma bissetriz intercepta a reta de regressão, registra-se a igualdade $L_t = L_{t+1} = L_{\infty}$, já que a taxa de crescimento de um peixe que atingiu seu tamanho máximo teórico é igual a zero. Desse modo, substituindo-se L_t e L_{t+1} por L , a Equação 9 passa a ser representada simplesmente pela reta de regressão $L_\infty = a + b L$, a partir da qual são obtidas as estimativas de L_∞ e K pelas fórmulas:

$$L_\infty = \frac{a}{1 - b} \quad (10)$$

$$K = -\ln b \quad (11)$$

A idade t_0 foi calculada pela fórmula:

$$t_0 = t + \frac{1}{K} \ln \frac{L_\infty - L_t}{L_\infty} \quad (12)$$

Atribuindo-se valores médios a t nos grupos-de-idade 0 (0,5 ano) a XXX (30,5 anos), foram determinados os valores do comprimento e do peso individuais, a partir dos quais foram estimadas as respectivas taxas de crescimento.

O coeficiente de mortalidade natural (M) foi determinado a partir da seguinte fórmula (Pauly, 1983):

$$\log M = -0,0066 - 0,279 \log L_\infty + 0,6543 \log K + 0,4627 \log T \quad (13)$$

onde T é a temperatura média do habitat, correspondente a 21°C. Este parâmetro se relaciona com o coeficiente de crescimento, através da razão M/K e, juntamente com o coeficiente de desempenho do crescimento, $\phi' = \log K + 2 \log L_\infty$ (Pauly & Munro, 1984), baliza a posição da espécie no âmbito da família Serranidae.

RESULTADOS E DISCUSSÃO

A determinação da época (periodicidade) de formação dos anéis etários é fundamental no estudo do crescimento pois, com o estabelecimento de uma data de aniversário da coorte, foi possível inferir que a desova da garoupa-verdadeira é total e periódica, com formação de gerações anuais de coortes que se

recrutam sempre na mesma época, provavelmente no outono (abril-junho).

A distribuição de frequência do incremento marginal (IM) apresentou-se multimodal, mas conformando-se a uma tendência geral dos valores para a normalidade em torno da moda de 0,32, e maior concentração destes na faixa de 0,21 - 0,47 (Figura 2). A variação mensal do seu valor médio mostra uma tendência de decréscimo de janeiro a março, mês em que se registra o valor mínimo, a partir do qual cresce até maio e em seguida se estabiliza no período junho-dezembro (Figura 3). A redução brusca de IM, evidenciada pela pequena margem da escama, significa que o último anel foi completado e um novo passa a se formar, podendo-se concluir que a "data de aniversário" das diversas coortes deve ocorrer no mês de março, portanto diferente do período novembro-dezembro registrado para o cherne, *Epinephelus niveatus* (Ximenes-Carvalho *et al.*, 1999), e o badejo-mira, *Mycteroperca rubra* (Paiva *et al.*, 2004), espécies que também habi-

tam a plataforma continental e o talude superior da região Sudeste do Brasil.

A formação de anéis etários geralmente é condicionada por variações estacionais nos fatores oceanográficos, com destaque para a temperatura devido à sua influência sobre importantes aspectos da fisiologia dos animais. No entanto, como a data de aniversário ocorre no mês de março, portanto no verão da região Sudeste, esta não pode ser considerada um fator de *stress* suficientemente forte para determinar uma parada nos crescimentos do indivíduo e da escama, de modo que a mudança de idade deve ter a atividade reprodutiva como principal fator causal, condição já identificada para outras espécies das Zonas Tropical e Subtropical, por exemplo, cavala (Ximenes *et al.*, 1978), serra (Ximenes, 1981), pargo (Ximenes & Fonteles-Filho, 1988) e cherne (Ximenes-Carvalho *et al.*, 1999). Além disso, sob condições estáveis de temperatura, muitas espécies apresentam taxa de crescimento mais lento que, geralmente, acarreta tamanhos máximos teóricos menores por-

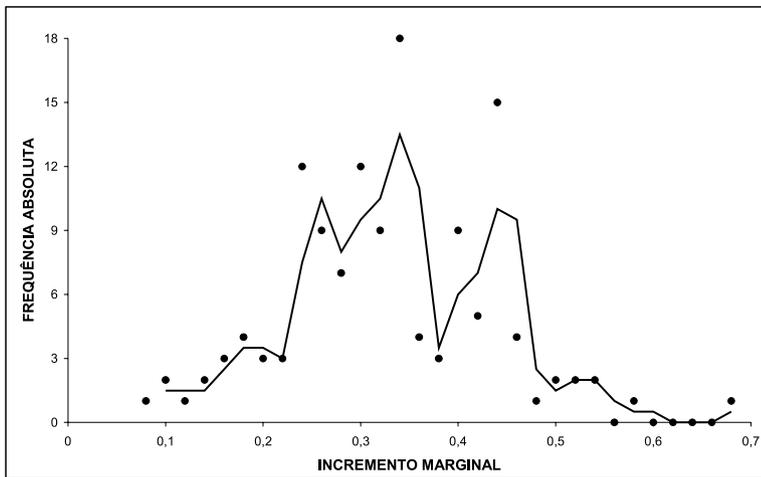
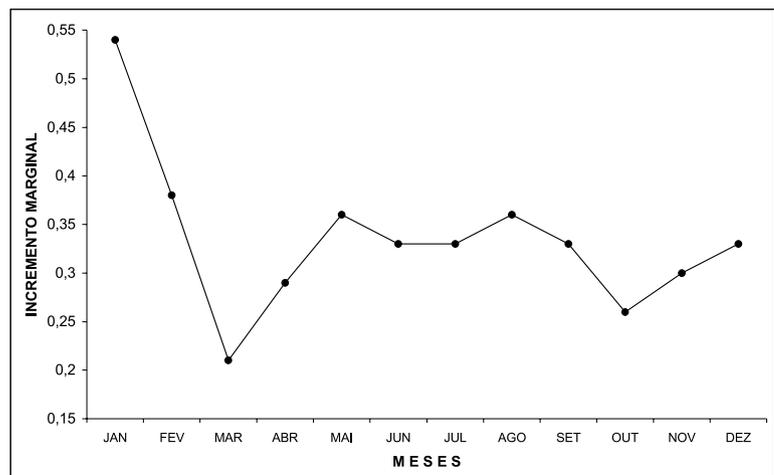


Figura 2 - Distribuição de frequência do incremento marginal em escamas da garoupa-verdadeira, *Epinephelus marginatus*.

Figura 3 - Variação mensal do incremento marginal em escamas da garoupa-verdadeira, *Epinephelus marginatus*.



que os indivíduos deixam de crescer na fase final de seus respectivos ciclos vitais.

O material básico para a estimação dos parâmetros do crescimento da garoupa-verdadeira está constituído por indivíduos com tamanhos de 25,1 cm a 79,6 cm em comprimento total (CT), cujos valores retrocalculados se distribuíram entre o comprimento médio de 15,2 cm CT (grupo-de-idade I), referente a 135 escamas e o

comprimento médio de 68,5 cm CT (grupo-de-idade XIV), referente a cinco escamas (Tabela I). Esta redução do número de observações está relacionada com o natural decréscimo da taxa de crescimento em função da idade, gerando subdistribuições de comprimento com tendência crescente de superposição ao longo dos grupos-de-idade de I a IX anos, aqueles para os quais estas se mostraram razoavelmente discriminadas (Fi-

Tabela I - Valores retrocalculados do comprimento total da garoupa-verdadeira, *Epinephelus marginatus*, por grupo-idade, em função do comprimento na captura.

Grupo-de-Idade (ano)	Comp. na captura (cm)	N	Comprimento retrocalculado/grupo-de-idade															
			I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	XIII	XIV		
II	27,4	7	16,9	24,1														
III	30,6	5	15,8	23,0	28,7													
IV	34,4	8	15,5	23,1	28,7	32,6												
V	37,6	21	15,5	22,7	28,2	32,7	36,0											
VI	39,9	11	15,1	22,2	27,9	32,5	36,1	38,9										
VII	42,8	17	15,0	22,0	27,6	32,4	36,2	39,4	41,6									
VIII	44,9	17	14,4	21,7	27,2	31,9	36,0	39,4	41,9	43,8								
IX	49,7	18	14,4	21,6	27,5	32,7	37,0	41,0	44,4	46,9	48,7							
X	53,4	6	15,1	22,2	27,8	32,7	37,2	41,4	45,0	48,2	50,8	52,6						
XI	61,3	7	16,1	23,7	30,3	36,2	41,2	45,7	49,9	53,6	56,6	58,9	60,5					
XII	62,1	5	16,1	22,9	28,7	34,0	38,9	43,4	47,7	51,5	54,7	57,4	59,3	61,2				
XIII	67,0	8	14,9	22,1	28,0	33,3	38,7	43,2	47,6	51,5	55,3	58,8	61,8	64,4	66,1			
XIV	69,4	5	15,8	23,1	29,5	35,1	40,2	44,9	49,3	53,0	56,4	59,2	62,1	64,4	66,9	68,5		
Comprimento médio (cm)			15,2	22,4	28,1	32,9	37,1	41,1	44,6	48,3	52,6	57,5	61,0	63,5	66,4	68,5		

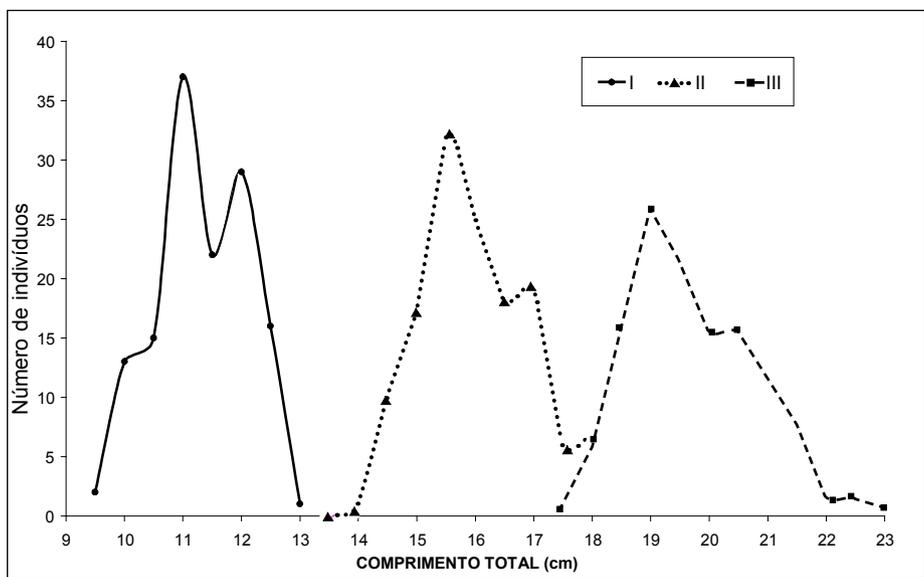


Figura 4 - Distribuição de frequência dos comprimentos retrocalculados da garoupa-verdadeira, *Epinephelus marginatus*, nos grupos-de-idade anuais I, II e III.

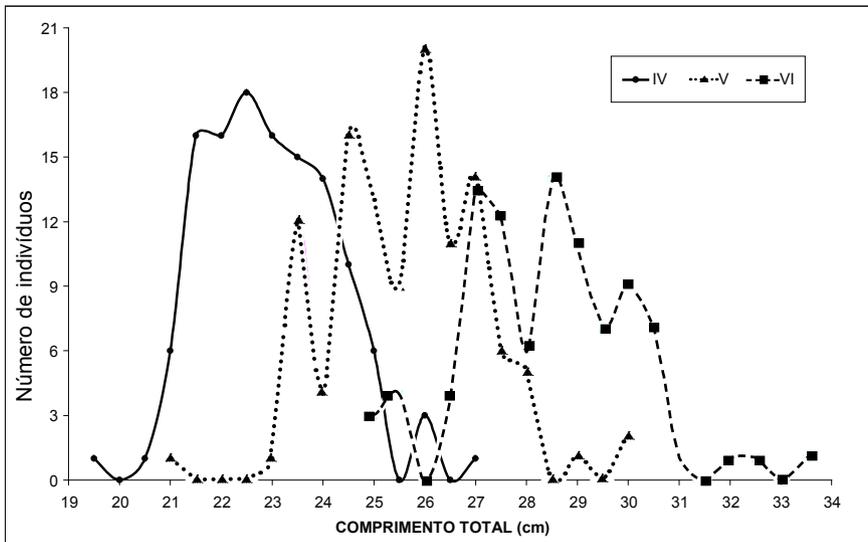
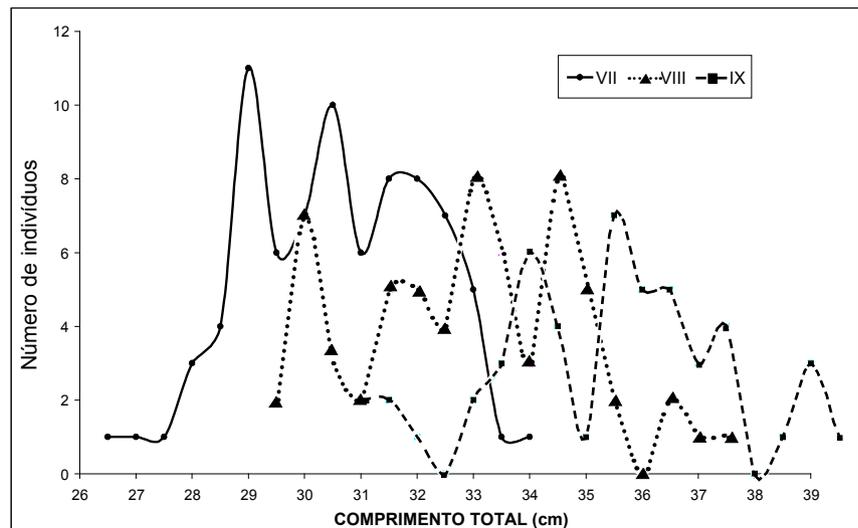


Figura 5 - Distribuição de frequência dos comprimentos retrocalculados da garoupa-verdadeira, *Epinephelus marginatus*, nos grupos-de-idade anuais IV, V e VI.

Figura 6 - Distribuição de frequência dos comprimentos retrocalculados da garoupa-verdadeira, *Epinephelus marginatus*, nos grupos-de-idade anuais VII, VIII e IX.



guras 4 - 6), e introduzem vícios na medição da zona de crescimento.

O processo de decisão sobre a escolha da metodologia mais adequada se baseou nos seguintes resultados:

- A premissa original de isometria na proporcionalidade entre os comprimentos do peixe e da escama foi rejeitada com a estimação de um valor $b < 1$, com alometria negativa, através da equação de regressão potencial $S = 58,4.S^{0,958}$ ($t = -2,409$; $P < 0,05$).
- Os testes com as quatro técnicas de retrocálculo mostram a consecução de resultados muito semelhantes para dois conjuntos: (1) van Oosten/BPH linear, que se ba-

seia na premissa de isometria na proporcionalidade do crescimento “escama/peixe” e sem uso de correção dos vícios envolvidos no processo de retrocálculo, e (2) Lee/BPH potencial, que se baseia na premissa de alometria na proporcionalidade do crescimento “escama/peixe” e com uso de correção dos vícios envolvidos no processo de retrocálculo (Tabela II). Estas semelhanças se devem ao fato de que os métodos do Conjunto 2 corrigem o vício da falta de proporcionalidade da escama ao longo da amplitude de comprimento, evidenciada pela presença de um coeficiente linear (a)

na relação “escama/peixe” e pela alometria negativa no crescimento da escama.

Tabela II - Valores retrocalculados do comprimento total da garoupa-verdadeira, *Epinephelus marginatus*, por grupo-de-idade, obtidos por meio de quatro métodos de estudo do crescimento.

Grupo-de-idade (ano)	Comprimento retrocalculado (cm)			
	Van Oosten	BPH-lin	Lee	BPH-pot
I	16,5	16,5	15,2	16,5
II	23,4	23,4	22,4	23,4
III	28,9	28,8	28,1	28,9
IV	33,5	33,2	32,9	33,5
V	37,5	37,2	37,1	37,5
VI	41,4	41,4	41,1	41,4
VII	44,9	44,9	44,6	44,9
VIII	48,5	48,1	48,3	48,5
IX	52,7	52,7	52,6	52,7
X	57,6	57,6	57,5	57,6
XI	61,1	61,1	61,0	61,1
XII	63,8	63,6	63,5	63,6
XIII	66,5	66,5	66,4	66,5
XIV	68,9	68,9	68,5	68,3

A relação entre os comprimentos do peixe (L), na faixa de 25,0 - 74,3 cm CT, e da escama (S), na faixa de 0,35 - 0,98 cm, foi ajustada através da equação de regressão $L = -2,15 + 61,7 S$ ($r = 0,975$; $P < 0,01$), cuja elevada significância estatística indica a existência de proporcionalidade na relação L/S, mas com dependência alométrica, de modo que a escama tende a ser

relativamente menor em peixes de maior porte, fazendo com que a razão L/S aumente em função do comprimento individual. Por esse motivo, dentre os quatro métodos apresentados a técnica de Lee (1920) produziu os valores mais coerentes, pois a tendência de sobrestimação do comprimento médio (L'_1) do grupo-de-idade I foi corrigida através da Equação 6. Por exemplo, as estimativas de L'_1 a partir de indivíduos com 27,4 cm (escamas com 2 anéis etários) e 69,6 cm (escamas com 14 anéis etários) foram, respectivamente, 16,9 cm e 15,8 cm (valores corrigidos), e 18,4 cm e 17,2 cm (valores não-corrigidos). Assim, as estimativas de L'_1 são muito mais próximas quando o comprimento é retrocalculado com base na fórmula corrigida por meio da eliminação de um vício positivo de 8,6%, resultando na melhor qualidade das estimativas dos parâmetros de crescimento (Figura 7).

O processo de eliminação do fenômeno de Lee foi também confirmado pela análise da Figura 8, em que se observa uma grande estabilidade dos valores de L'_1 ao longo da amplitude do comprimento na captura, entre 25,1 cm CT e 79,6 cm CT, evidenciada pela total ausência de tendência de variação ($b = -0,0096$; $R^2 = 0,0007$), fato que não acontece com os valores de L'_2 a L'_{10} , pois estes apresentam uma tendência crescente que se acentua com o aumento da idade. Deve-se também levar em conta que o número de escamas examinadas se reduz bastante para indivíduos de maior porte (Tabela I), determinando um vício amostral inversamente relacionado com o

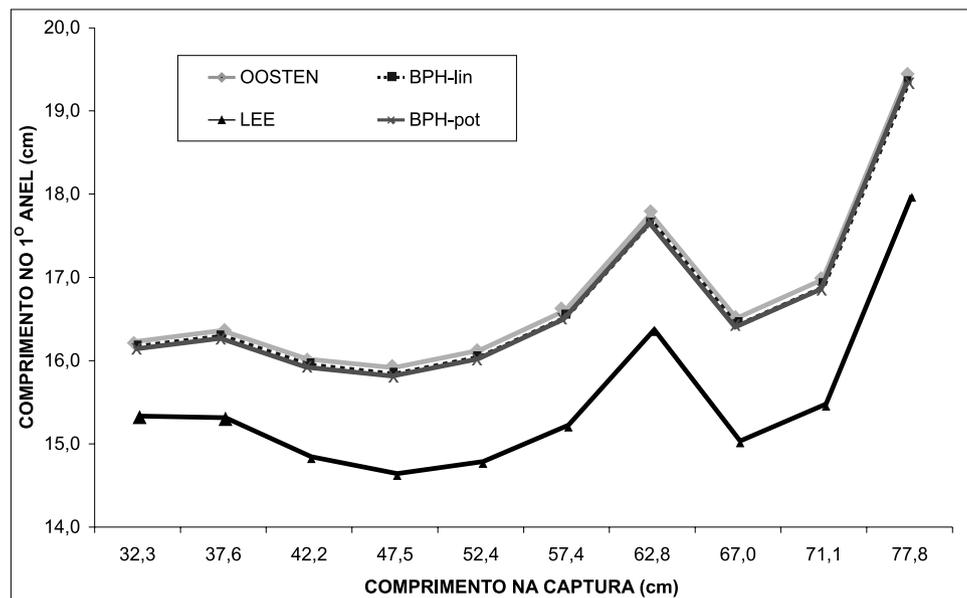


Figura 7 - Valores retrocalculados do comprimento total da garoupa-verdadeira, *Epinephelus marginatus*, correspondentes ao primeiro anel etário (L'_1), por meio dos quatro métodos de ajuste da equação de crescimento.

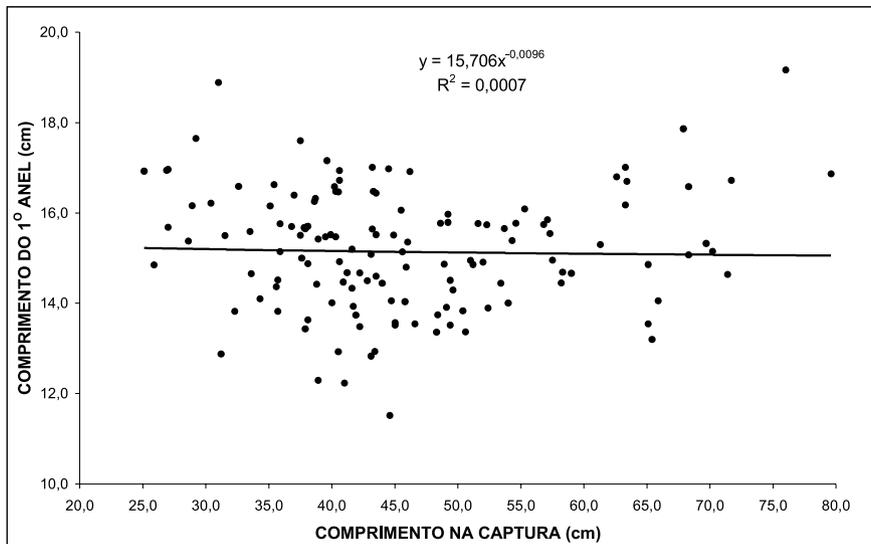


Figura 8 - Aderência entre os valores dos comprimentos no 1º. anel etário e na captura, referentes à garoupa-verdadeira, *Epinephelus marginatus*.

número de observações que pode ter contribuído para esse comportamento anômalo.

Os resultados da aplicação das técnicas de retrocálculo se encontram na Tabela II, os quais foram utilizados no ajuste da relação Ford-Walford por meio de regressão linear entre os valores do comprimento em grupos-de-idade anuais sucessivos, resultando nas equações e respectivas estimativas dos parâmetros do crescimento em função das quatro metodologias acima descritas (Tabela III). Com a confirmação da premissa de proporcionalidade estatisticamente significativa através da relação alométrica negativa ($b = 0,958$) entre os comprimento da escama e do peixe, foi escolhida o método de Lee como aquele capaz de permitir a estimação mais precisa dos parâmetros do crescimento, fornecidos pela seguinte equação de regressão Ford-Walford:

$$L_{t+1} = 7,273 + 0,928 L_t \quad (r = 0,999; P < 0,01)$$

cujos coeficientes a e b , foram introduzidos nas Equações 10 e 11 para estimação dos parâmetros $L_\infty = 101,0$ cm e $K = 0,075$. O valor de $t_0 = -2,2$ anos,

obtido com a introdução desses parâmetros na Equação 12, indica a ocorrência de longos períodos embrionário e larval, com o conseqüente retardamento na formação das escamas nos alevinos. Para efeito de comparação pode-se citar as seguintes estimativas dos parâmetros do crescimento: (1) região Sudeste: $K = 0,069$ e $t_0 = -1,49$ ano (Seyboth *et al.*, 2011); (2) Mar Mediterrâneo: $L_\infty = 135,9$ cm; $K = 0,08$; $t_0 = -0,8$ ano (Bouchereau *et al.*, 1999); $L_\infty = 95,5$ cm; $K = 0,087$; $t_0 = -1,12$ ano (Reñones *et al.*, 2007).

A equação de crescimento em comprimento total (cm) é a seguinte:

$$L_t = 101,0 [1 - e^{-0,075(t+2,2)}]$$

O coeficiente angular da regressão peso/comprimento, $\ln W = -11,76 + 3,221 \ln L$ ($r = 0,995$; $P < 0,01$), que determina uma relação alométrica positiva entre peso e comprimento da garoupa-verdadeira (Tabela IV) foi utilizado no ajuste da equação de crescimento em peso (kg):

$$W_t = 22,3 [1 - e^{-0,075(t+2,2)}]^{3,221}$$

Tabela III - Equações de regressão correspondentes à Relação Ford-Walford e estimativas dos parâmetros do crescimento por aplicação de diferentes métodos.

Método	Regressão L/S	Ford-Walford	L_∞ (cm)	K	t_0 (ano)
Van Oosten	--	$Y = 6,934 + 0,934 X$ ($R^2 = 0,998$)	105,9	0,068	-2,5
BPH-lin	$Y = -2,15 + 1,543 X$ ($R^2 = 0,9504$)	$Y = 6,890 + 0,935 X$ ($R^2 = 0,998$)	106,4	0,067	-2,5
Lee	$Y = -2,15 + 61,7 X$ ($R^2 = 0,9504$)	$Y = 7,273 + 0,928 X$ ($R^2 = 0,998$)	101,0	0,075	-2,2
BPH-pot	$Y = 1,471 X^{0,999}$ ($R^2 = 0,9581$)	$Y = 7,091 + 0,930 X$ ($R^2 = 0,998$)	101,3	0,073	-2,4

Tabela IV – Dados relativos à verificação da existência de regressão alométrica através do teste t, nas relações escama/peixe e peso/comprimento da garoupa-verdadeira, *Epinephelus marginatus*.

Operação	Relação escama/peixe	Relação peso/comprimento
SQ (X)	8,027	8,027
SQ (Y)	7,691	84,753
SQ (XY)	7,691	25,857
SQres	0,3224	1,4608
GL	133	133
(S _{yx}) ²	0,00242	0,01098
S _(b-1)	0,01738	-
S _(b-3)	-	0,03699
b	0,958	3,221
t	- 2,409*	5,974*
Alometria	negativa	positiva

Ambas as curvas de crescimento são assintóticas (Figura 10), mas com a diferença de que a curva do peso apresenta um ponto de inflexão e uma forma sigmóide provavelmente porque a taxa de crescimento em peso evidencia uma forma semi-parabó-

lica, ao contrário da tendência sempre decrescente da taxa de crescimento em comprimento (Figura 11). Esse padrão decorre do fato de que o peso individual tem uma distribuição assimétrica e resulta da interação entre anabolismo e catabolismo num ponto correspondente a 1/3 de W_{∞} , o que confirma a teoria desenvolvida por Bertalanffy (1938 *apud* Beverton & Holt, 1957) de que o coeficiente de crescimento equivale a 1/3 da taxa de catabolismo que, por sua vez, é diretamente proporcional à biomassa do material sob decomposição. Os dados obtidos para *E. marginatus* mostram que a taxa máxima de crescimento foi atingida quando esta espécie tem 15 anos, comprimento de 69,1 cm (68,4% de L_{∞}) e peso de 6,4 kg (28,3% de W_{∞}), confirmando que não é o comprimento, apesar de sua conotação genotípica, e sim o peso (de conotação fenotípica) que explica as variações dinâmicas que ocorrem com o estoque por ser esta a variável que mais diretamente explica a manutenção do status de equilíbrio da população.

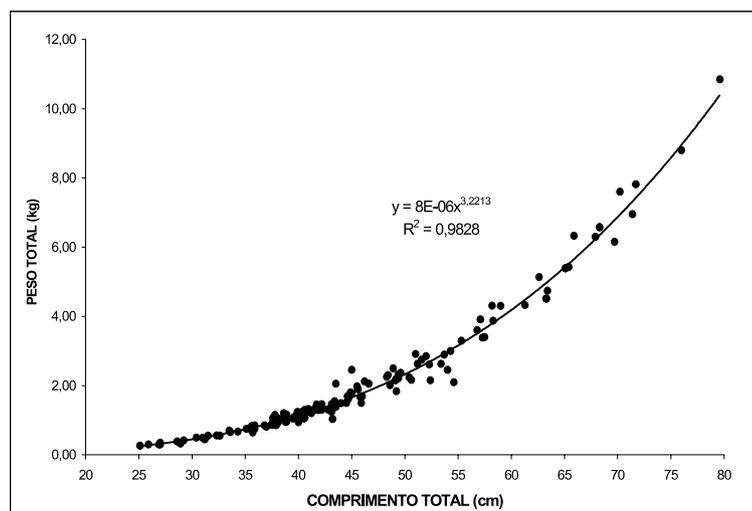
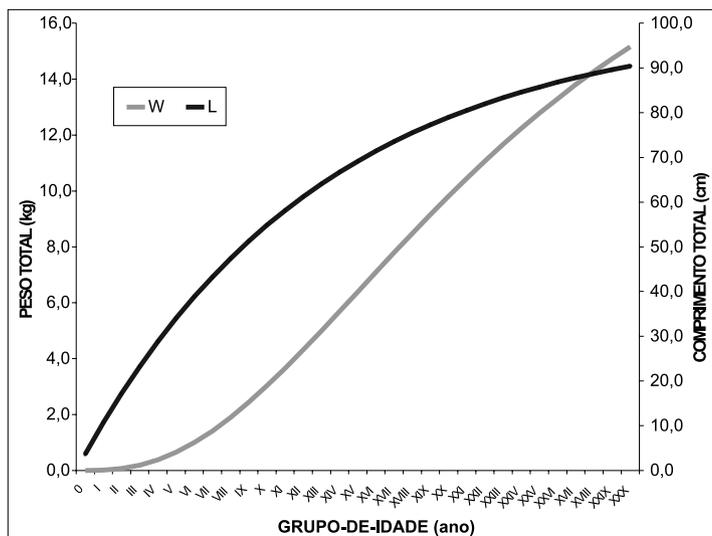


Figura 9 - Relação peso/comprimento total da garoupa-verdadeira, *Epinephelus marginatus*.

Figura 10 - Curvas de crescimento em comprimento total (L) e peso (W) da garoupa-verdadeira, *Epinephelus marginatus*.



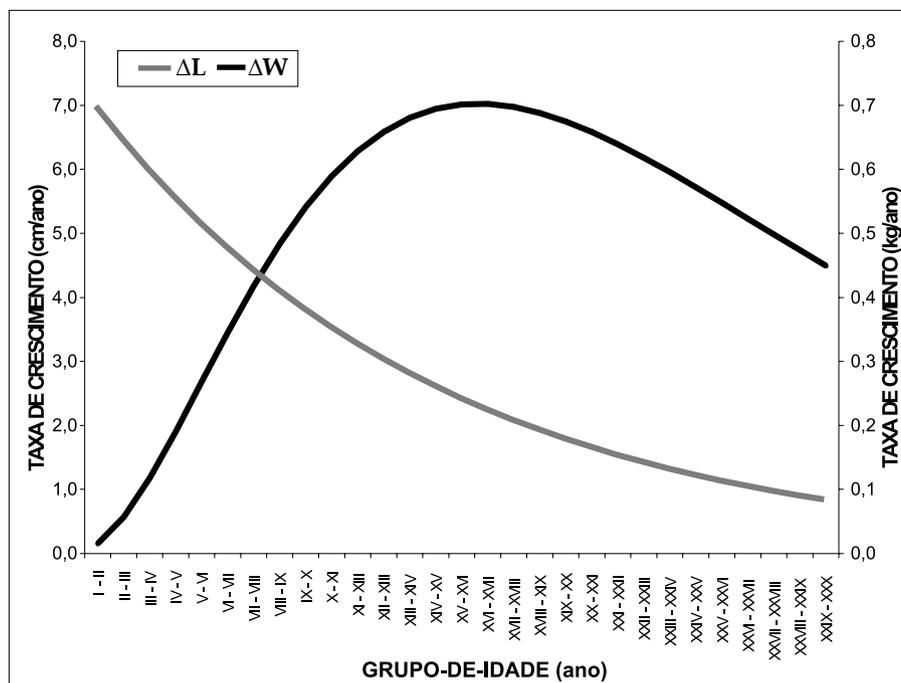


Figura 11 - Variação das taxas de crescimento em comprimento (ΔL) e peso (ΔW) da garoupa-verdadeira, *Epinephelus marginatus*, em função da idade.

A curva de crescimento em comprimento mostra que a garoupa-verdadeira cresce rapidamente no início do ciclo vital, atingindo a taxa de 3,6 cm/ano no grupo-de-idade IX, que corresponde aproximadamente à metade daquela atingida no primeiro ano de vida (7,0 cm/ano) e, provavelmente, ao comprimento de 47 cm alcançado pela espécie em sua primeira maturidade sexual (Andrade *et al.*, 2003). Em seguida, a taxa de crescimento decresce rapidamente, tendendo para uma estabilização a partir de 27 anos de idade (71,6% da expectativa de vida), com taxa de 0,9 cm/ano (Figura 11).

O coeficiente de mortalidade natural, calculado pela Equação 9, considerando-se que a temperatura ambiental seja $T = 21^{\circ}\text{C}$, apresentou um valor de $M = 0,204$. A garoupa-verdadeira tem uma longevidade de 37,7 anos, calculada segundo a fórmula $t_{\max} = -2,2 + 2,995/0,075$ (Pauly, 1980), característica que mantém uma relação inversa com a taxa de crescimento, de modo que na Zona Subtropical, onde ocorre com maior frequência, a população desta espécie teria maior longevidade devido ao menor desgaste fisiológico provocado pela temperatura ambiental do seu habitat. Por analogia, é provável a existência de uma relação direta entre as taxas de crescimento e mortalidade natural pelo fato de que as espécies de grande porte são sujeitas a menor nível de predação e, portanto, podem crescer mais lentamente para atingir um maior comprimento.

A razão M/K é um parâmetro relacionado com a posição da espécie na cadeia alimentar (Cushing, 1968), sendo estimada em 2,74 para espécies das famílias Serranidae e Lutjanidae, que pertencem ao 4º. nível trófico (Pauly, 1983). A propósito, segundo o Programa Fishbase.org, o nível trófico médio da garoupa-verdadeira é 3,7 e O valor calculado para a razão $M/K = 2,72$, a partir das estimativas de $M = 0,204$ e $K = 0,075$, ficou bem próximo do valor paramétrico acima apresentado, confirmando sua condição de espécie predadora e demonstrando que a baixa taxa de crescimento é compensada por uma taxa de mortalidade proporcionalmente pequena, de modo a sustentar o equilíbrio da população no âmbito da biocenose.

O coeficiente de desempenho (ϕ'), cuja distribuição é normal para espécies de uma mesma família, é um parâmetro que permite a comparação de estratégias de crescimento entre espécies através da relatividade que existe entre seus parâmetros, que apresentam tendências inversas de variação, ou seja, quanto maior o valor de K menor o de L_{∞} , e vice-versa. Além disso, a partir de uma série de estimativas de ϕ' , torna-se possível avaliar a confiabilidade do ajuste da equação de crescimento para diversas espécies, em diferentes épocas e locais das respectivas áreas de distribuição. O valor estimado de $\phi' = 2,881$, ligeiramente inferior ao registrado para o badejo-mira, $\phi' = 3,068$ (Paiva *et al.*, 2004), confirma que

a garoupa-verdadeira mantém uma estratégia de crescimento compatível com espécies de grande porte, predadoras, que crescem lentamente devido ao elevado dispêndio de energia nos processos de alimentação e reprodução.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Andrade, A.B.; Machado, L.F.; Hostim-Silva, M. & Barreiros, J.P. Reproductive biology of the dusky grouper, *Epinephelus marginatus* (Lowe, 1834). *Braz. Arch. Biol. Technol.*, v.46, p.373-381, 2003.
- Bertalanffy, L.v. A quantitative theory of organic growth. (Inquiries on growth laws, II). *Hum. Biol.*, Baltimore, v.10, p. 181-213, 1938.
- Beverton, R.J.H. & Holt, S.J. On the dynamics of exploited fish populations. *Fish. Invest. ser. 2*, London, n.19, p.1-533, 1957.
- Cushing, D.H. *Fisheries biology. A study in population dynamics*. The University of Wisconsin Press, XII + 200 p., Madison, 1968.
- Francis, R.I.C.C. Back-calculation of fish lengths: a critical review. *J. Fish. Biol.*, v.36, n.6, p.883-892, 1990.
- Heemstra, P.C. & Randall, J.E. FAO species catalogue. Vol. 16 - groupers of the world (family Serranidae, subfamily Epinephelinae). *FAO Fish. Syn.*, Roma, n.125, p.1-382, 1993.
- Lee, R. A review of the methods of age and growth determination in fishes by means of scales. *Fish. Invest., ser. 2*, London, n.4, p.1-32, 1920.
- Longhurst, A.R & Pauly, D. *Ecologia dos oceanos tropicais*. Editora da Universidade de São Paulo, 419 p., São Paulo, 2007 (tradução do Inglês por S.A. Saccardo, N. Yamaguti, A.E.A.M. Vazzoler, L.S. Soares e I.D. Tavares).
- Paiva, M.P.; Ximenes-Carvalho, M.O. & Fonteles-Filho, A.A. Idade e crescimento do badejo-mira, *Mycteroperca rubra* (Bloch, 1793) no Sudeste do Brasil. *Arq. Ciên. Mar*, Fortaleza, v.37, p.7-14, 2004.
- Pauly, D. Some simple methods for the assessment of tropical fish stocks. *FAO Fish. Tech. Pap.*, Roma, n.234, p.1-152, 1980.
- Pauly, D. On the interrelationships between natural mortality, growth parameters, and environmental temperature in 175 fish stocks. *J. Cons. Perm. Int. Explor. Mer*, Copenhagen, v.29, n.2, p.175-192, 1983.
- Pauly, D. & Munro, J.B. Once more growth comparison in fish and invertebrates. *Fishbyte*, Manila, n.2, p.21, 1984.
- Seyboth, E.; Condini, M.V.; Garcia, A.M.; Albuquerque, C.Q.; Varela Jr., A.S.; Velasco, G. & Vieira, J.P. Age, growth and reproductive aspects of the dusky grouper *Mycteroperca marginata* (Actinopterygii, Epinephelidae) in a man-made rocky habitat in southern Brazil. *Neotrop. Ichthyol.*, v.9, n.4, p.849-856, 2011.
- Van Oosten, J. Life history of the lake herring (*Leucichthys artedii*) of Lake Huron as revealed by scales, with a critique of the scale method. *Bull. Bur. Fish.*, Washington, v.44, p. 265-428, 1929.
- Ximenes, M.O.C. Idade e crescimento da serra, *Scomberomorus brasiliensis*, no Estado do Ceará. *Arq. Ciên. Mar*, Fortaleza, v.21, p.47-54, 1981.
- Ximenes, M.O.C. & Fonteles-Filho, A.A. Estudo da idade e crescimento do pargo, *Lutjanus purpureus* Poey (Pisces: Lutjanidae), no Norte e Nordeste do Brasil. *Arq. Ciên. Mar*, Fortaleza, v.27, p.69-81, 1988.
- Ximenes, M.O.C.; Menezes, M.F. & Fonteles-Filho, A.A. Idade e crescimento da cavala, *Scomberomorus cavalla* (Cuvier), no Estado do Ceará. *Arq. Ciên. Mar*, Fortaleza, v.18, p.73-81, 1978.
- Ximenes-Carvalho, M.O.; Fonteles-Filho, A.A.; Tubino, R.A.; Andrade-Tubino, M.F. & Paiva, M.P. Parâmetros de crescimento e mortalidade do cherne, *Epinephelus niveatus* (Valenciennes) (Osteichthyes: Serranidae), no Sudeste do Brasil. *Arq. Ciên. Mar*, Fortaleza, v.32, p.111-117, 1999.