



UNIVERSIDADE FEDERAL DE PERNAMBUCO
CENTRO DE TECNOLOGIA E GEOCIÊNCIAS
DEPARTAMENTO DE OCEANOGRAFIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM OCEANOGRAFIA

JÉSSICA BORBA QUINTELA DOS SANTOS

**IDENTIFICAÇÃO DE ESTOQUES DO ARIOCÓ (*LUTJANUS SYNAGRIS*) NO
OCEANO ATLÂNTICO SUL OCIDENTAL**

Recife
2021

Jéssica Borba Quintela dos Santos

**IDENTIFICAÇÃO DE ESTOQUES DO ARIOCÓ (*LUTJANUS SYNAGRIS*) NO
OCEANO ATLÂNTICO SUL OCIDENTAL**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Oceanografia da Universidade Federal de Pernambuco, Centro de Tecnologia e Geociências, como requisito parcial para obtenção do título de mestre em Oceanografia.

Área de concentração: Oceanografia Biológica.

Orientadora: Profa. Dra. Beatrice Padovani Ferreira.

Recife

2021

Catálogo na fonte:
Bibliotecária Sandra Maria Neri Santiago, CRB-4 / 1267

S237i Santos, Jéssica Borba Quintela dos.
Identificação de estoques do Ariocó (*Lutjanus Synagris*) no Oceano Atlântico Sul Ocidental / Jéssica Borba Quintela dos Santos. – 2021.
81 f.: il., fig., tabs.

Orientadora: Profa. Dra. Beatrice Padovani Ferreira.
Dissertação (Mestrado) – Universidade Federal de Pernambuco. CTG. Departamento de Oceanografia, Recife, 2021.
Inclui referências e apêndices.

1. Oceanografia. 2. Análise de Fourier Elíptica. 3. Grandes ecossistemas marinhos. 4. Ecorregiões marinhas. 5. Gestão pesqueira. 6. Lutjanidae. I. Ferreira, Beatrice Padovani (Orientadora). II. Título.

UFPE

551.46 CDD (22. ed.)

BCTG/2021-219

JÉSSICA BORBA QUINTELA DOS SANTOS

**IDENTIFICAÇÃO DE ESTOQUES DO ARIOCÓ (*LUTJANUS SYNAGRIS*) NO
OCEANO ATLÂNTICO SUL OCIDENTAL**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Oceanografia da Universidade Federal de Pernambuco, Centro de Tecnologia e Geociências, como requisito parcial para obtenção do título de mestre em Oceanografia. Área de concentração: Oceanografia Biológica

Aprovada em: 17/06/2021.

BANCA EXAMINADORA

Profa. Dra. Beatrice Padovani Ferreira (Orientadora)
Universidade Federal de Pernambuco

Prof. Dr. Moacyr Cunha de Araújo Filho (Examinador Interno)
Universidade Federal de Pernambuco

Prof. Dr. Paulo José Duarte Neto (Examinador Externo)
Universidade Federal Rural de Pernambuco

AGRADECIMENTOS

Agradeço aos meus pais e a minha família, por todo o cuidado, amor e proteção que permitiram que eu chegasse até aqui.

A Rafael, pela parceria, paciência e apoio ao longo de toda essa fase, pela calma nos dias difíceis, e por me ouvir falar tantas vezes sobre o trabalho (mesmo que isso significasse ouvir mil vezes a mesma coisa).

A minha orientadora, Profa. Beatrice Padovani, por todo o apoio e confiança depositados durante esses anos, por todo o conhecimento passado e por sempre me inspirar e incentivar a ir além.

A todos da família LECOR, pelas muitas risadas, figurinhas e almoços compartilhados, que tornaram os dias de trabalho infinitamente mais leves. Vocês foram essenciais!

A todos os meus amigos por estarem sempre do meu lado, me incentivando e me apoiando em todos os momentos.

A Jonas Vasconcelos, pela paciência e disponibilidade de me ajudar nos dias em que o R não ajudava.

A Matheus Freitas, pela coleta e envio das amostras de Abrolhos, São Paulo e Paraná, que agregaram imenso valor ao trabalho.

Ao prof. Cristiano Chiessi, prof. Natan Pereira e Stefano Crivellari, por toda a ajuda e pelas valiosas contribuições feitas nas análises e interpretações dos dados isotópicos.

Ao prof. Alcides Sial e a equipe do LABISE, por cederem o espaço e prestarem apoio no processamento das amostras.

Ao Projeto RepensaPesca, PELD-TAMS, ao Programa de Pós-Graduação em Oceanografia da UFPE e ao CNPQ, pelo apoio financeiro, logístico e material fornecido ao longo de todo o mestrado.

A todos que contribuíram direta e indiretamente para que esse trabalho pudesse acontecer, e que lutam diariamente pela valorização da ciência e dos oceanos. Muito obrigada!

RESUMO

Avaliações de estoque formam a base para o manejo pesqueiro eficiente. Em muitas regiões, entretanto, essas avaliações esbarram na falta de dados sobre a estrutura dos estoques pesqueiros das principais espécies exploradas comercialmente. No Oceano Atlântico Sul Ocidental, a pescaria do Ariocó (*Lutjanus synagris*) tem se intensificado ao longo das últimas quatro décadas, como resultado do declínio de outras pescarias de lutjanídeos desde o final da década de 1970. Essa intensificação tem se refletido no acúmulo de evidências de sobrepesca desde a metade dos anos 2000. Ao longo de sua distribuição na costa brasileira, o Ariocó está exposto a diferentes condições ambientais e oceanográficas que podem atuar separando a população em unidades de manejo distintas. Apesar disso, não existem estudos de identificação de estoques baseados em métodos fenotípicos para a espécie na região. Nesse cenário, o presente trabalho se propôs a investigar a existência de diferentes estoques pesqueiros de *L. synagris* na costa do Oceano Atlântico Sul Ocidental, utilizando métodos de identificação baseados na forma e composição isotópica ($\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{18}\text{O}$) de otólitos. Além disso, buscou-se também testar a aplicabilidade dos limites geográficos propostos para os Grandes Ecossistemas Marinhos e as Ecorregiões Marinhas como alternativas para estimar fronteiras de estoques, o que poderia representar uma abordagem prática para possibilitar avaliações de estoques cujos limites sejam desconhecidos. A heterogeneidade espacial evidenciada pelos indicadores utilizados aponta para a existência de diferentes estoques pesqueiros do Ariocó na região, indo de encontro a resultados anteriores obtidos através de métodos genéticos. Os resultados sugerem uma grande influência de condições ambientais e oceanográficas como agentes de separação de estoques. Os limites das Ecorregiões Marinhas foram considerados mais apropriados para estimar fronteiras de estoques, representando uma abordagem rápida e viável para facilitar avaliações em pescarias com baixa disponibilidade de dados.

Palavras-chave: Análise de Fourier Elíptica; grandes ecossistemas marinhos; ecorregiões marinhas; gestão pesqueira; Lutjanidae.

ABSTRACT

Accurate stock assessments are the basis of adequate fisheries management. However, in many regions these assessments are hampered by the lack of data on stock structure of the main commercially exploited species. In the Southwest Atlantic, fisheries of the Lane snapper (*Lutjanus synagris*) have been intensifying over the last four decades, following declines in other snapper fisheries since the late 1970s. Such intensification is reflected in the signs of overfishing which have been accumulating since the mid-2000s. Throughout its distribution along the Brazilian coast, the Lane snapper is exposed to contrasting environmental conditions that represent potential drivers of stock separation, yet no phenotypic approach has ever been applied to the stock identification of the species in the area. The present study aims to investigate the existence of distinct Lane snapper stocks in the Southwest Atlantic, by employing a multi-proxy approach based on otolith shape and isotopic composition ($\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{18}\text{O}$). Additionally, the proposed geographical limits of Large Marine Ecosystems and Marine Ecoregions were investigated as suitable surrogates for estimating stock boundaries, which could be useful for application in stock assessments when stock boundaries are unknown. The spatial heterogeneity evidenced by all proxies used supported the existence of distinct Lane snapper stocks, contrasting to previous genetic-based studies. The results reveal a strong influence of environmental and oceanographic conditions as drivers of stock separation. The Marine Ecoregions system was considered a more appropriate surrogate for delineating stock boundaries, representing a fast and feasible approach to facilitate stock assessments in other data-limited fisheries.

Keywords: Elliptical Fourier Analysis; fisheries management; large marine ecosystems; Lutjanidae; marine ecoregions; stable isotopes.

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO	9
2	OBJETIVOS	12
2.1	Objetivo geral.....	12
2.1	Objetivos Específicos	12
3	FUNDAMENTAÇÃO TEÓRICA	13
3.1	Estoques pesqueiros	13
3.1.1	Histórico	13
3.1.2	Definições	14
3.2	Identificação de estoques pesqueiros	16
3.2.1	Morfometria de otólitos	18
3.2.2	Composição isotópica de otólitos	21
3.3	Família Lutjanidae	25
3.3.1	<i>Lutjanus synagris</i>	27
3.4	Grandes Ecosistemas Marinhos	34
3.5	Ecorregiões Marinhas	35
4	IDENTIFICATION OF WESTERN SOUTH ATLANTIC STOCKS OF THE LANE SNAPPER (<i>LUTJANUS SYNAGRIS</i>) FROM AN OTOLITH-BASED MULTI-PROXY APPROACH	36
4.1	Introduction	36
4.2	Materials and methods	39
4.2.1	Study area	39
4.2.2	Specimen collection and processing	42
4.2.3	Statistical analyses	43
4.3	Results	44
4.3.1	Otolith shape	44
4.3.2	Otolith isotopic composition	47
4.4	Discussion	53
4.4.1	Otolith shape	53
4.4.2	Otolith isotopic composition	55
4.4.3	Inferences on stock boundaries	56
4.4.4	Final considerations	58

5	CONCLUSÃO	60
	REFERÊNCIAS	61
	APÊNDICE A – MATERIAL SUPLEMENTAR 1	77
	APÊNDICE B – MATERIAL SUPLEMENTAR 2	80

1 INTRODUÇÃO

A produtividade pesqueira marinha cresceu consideravelmente entre as décadas de 1950 e 1990, mantendo-se relativamente estável nos últimos 30 anos (FAO, 2020). Apesar disso, o número de estoques pesqueiros explorados em níveis considerados sustentáveis vem caindo a cada ano (FAO, 2020). Essa situação é especialmente alarmante em países de baixa renda que, em sua maioria, não dispõem de dados representativos que possam guiar a criação de medidas de manejo eficientes (COSTELLO e OVANDO, 2019; WORM e BRANCH, 2012). Nesses locais, uma das principais urgências corresponde à avaliação do estado dos estoques das principais espécies exploradas comercialmente, que por sua vez depende da obtenção de informações sobre a identidade e os limites geográficos desses estoques (BEGG et al. 1999; COSTELLO e OVANDO, 2019; FAO, 2020; CADRIN et al. 2014).

Em termos gerais, um estoque pesqueiro pode ser definido como uma unidade homogênea do ponto de vista do manejo, composta por indivíduos que respondem de maneira similar à pressão pesqueira (BEGG e WALDMAN, 1999). Essa homogeneidade reflete semelhança em parâmetros de história de vida, na resposta às condições ambientais, além de um isolamento reprodutivo parcial ou total, que pode, em alguns casos, se refletir na diferenciação genética em relação a outros estoques (IHSEN et al. 1981, BOOKE, 1981, CASSELMAN et al. 1981). Considerando que estoques distintos respondem de maneiras distintas à pressão pesqueira, a avaliação e a gestão de estoques devem ser feitas de forma individualizada, considerando as especificidades de cada um (BEGG et al., 1999). A implementação de medidas de manejo desconsiderando a existência e distribuição dessas unidades pode gerar resultados insatisfatórios, aumentando riscos de sobrepesca (BERGER et al. 2021).

No Atlântico Sul, a estrutura dos estoques de boa parte das espécies exploradas comercialmente é desconhecida, dentre as quais se incluem membros da família Lutjanidae, que representam importantes recursos pesqueiros (AMORIM et al. 2019; REZENDE et al. 2003; PREVIERO & GASALLA, 2018; FRÉDOU et al. 2006). A captura de lutjanídeos no Brasil é registrada desde a década de 1960, tendo se intensificado na década de 1970 (REZENDE et al. 2003; SILVA, 1967). Como resultado dessa intensificação, evidências de sobrepesca começaram a

aparecer já nos anos seguintes, incluindo reduções significativas nas capturas das principais espécies comercializadas (REZENDE et al. 2003). Mesmo diante dessas evidências, e em meio à falta de dados e medidas que visem a gestão sustentável dessas espécies, o Brasil hoje figura como o segundo maior exportador de lutjanídeos do mundo (CAWTHORNE e MARIANI, 2017).

Enquanto a captura de outras espécies de lutjanídeos declinava, o Ariocó, *Lutjanus synagris*, se tornou mais visado por pescadores, figurando como um importante recurso pesqueiro a partir do final da década de 1970 (REZENDE et al. 2003). Ao longo das últimas quatro décadas, estima-se que a captura anual total do Ariocó no Brasil aumentou cerca de 4 vezes, movimentando mais de US\$ 4 milhões (PAULY et al. 2020). Assim como ocorreu com outros lutjanídeos em décadas anteriores, a intensificação do esforço pesqueiro já causou impactos perceptíveis, sugestivos de sobrepesca, que vem sendo apontados desde o início dos anos 2000 (p.ex. KLIPPEL et al. 2005; FRÉDOU et al. 2009; BARBOSA-FILHO et al. 2020). Nesse cenário, se maneira semelhante a outras espécies capturadas na região, a gestão pesqueira eficiente de *L. synagris* esbarra na falta de informações e dados representativos sobre a estrutura de estoques ao longo do Oceano Atlântico Sul.

Evidências de separação de estoques do Ariocó foram encontradas no Golfo do México e na costa da Colômbia através do uso de marcadores de microsatélite e da análise da forma do corpo (KARLSSON et al. 2009; CANCHONG, 2002; LANDÍNEZ-GARCIA et al. 2009). No Brasil, um estudo baseado em técnicas genéticas apontou que a população de *L. synagris* ao longo da costa do Brasil é geneticamente homogênea (SILVA et al. 2018). No contexto de estoques pesqueiros, entretanto, a homogeneidade genética por si só nem sempre é suficiente para suportar a existência de um único estoque, já que mesmo um nível pequeno de mistura larval entre estoques distintos pode ser suficiente para homogeneizar o material genético (CADRIN, 2010). Entretanto, a exposição a diferentes condições ambientais e o isolamento reprodutivo – ainda que parcial – são muitas vezes suficientes para caracterizar a existência de estoques distintos (CAMPANA, 2005; CADRIN, 2010). Nesses casos, métodos de identificação de estoques baseados em características fenotípicas são recomendados para identificar diferenças não-detectáveis por técnicas genéticas (WALDMAN, 2005).

Fatores ambientais que podem levar à separação de estoques incluem variações em padrões climáticos e condições oceanográficas, além de variações na

direção de correntes, produtividade e geomorfologia ao longo da costa, que influenciam no desenvolvimento de traços fenotípicos específicos, associados ao ambiente físico no qual o indivíduo se encontra (WARNER, 1991). Alguns desses fatores se sobrepõem aos usados na definição e delimitação de áreas oceânicas de importância ecológica, como os Grandes Ecossistemas Marinhos (GEMs) e as Ecorregiões Marinhas (EMs) (ALEXANDER, 1993; SHERMAN et al. 2005; SPALDING et al. 2007). Esses sistemas são usados como base para o manejo e planejamento marinho (SHERMAN et al. 2005; SPALDING et al. 2007). Além disso, dados de estatística pesqueira são comumente agrupados e reportados de acordo com essas divisões espaciais (FAO, 2020; PAULY et al. 2020; PALOMARES et al. 2020). Como resultado, essas áreas comumente ocupam a posição de unidades de manejo, e as fronteiras de alguns estoques pesqueiros de fato se alinham aos limites geográficos propostos para esses sistemas (SHERMAN, 1991; BIOLÉ et al. 2019).

Considerando a falta de informações sobre a estrutura e limite de estoques de muitas espécies costeiras, o uso dos limites geográficos dos GEMs e EMs em representaria uma abordagem prática para facilitar a avaliação de estoques de espécies pobres em dados. De hábito majoritariamente marinho, o Ariocó é uma espécie costeira que vive associada à plataforma continental, sendo encontrada principalmente em profundidades de 20 a 50 metros (GARCIA-JÚNIOR et al. 2010; D'ALESSANDRO et al. 2010; FRÉDOU e FERREIRA, 2005; LESSA et al. 2004; COSTA et al. 2005). Ao longo da costa brasileira, a espécie está exposta a diferentes condições ambientais, influenciadas pela direção de correntes, pela batimetria e hidrografia locais, além do aporte de sedimentos e de água doce nas saídas de rios. Devido a esse padrão de ocupação espacial, *L. synagris* representa um modelo adequado para testar a aplicabilidade dos limites de GEMs e EMs, especialmente considerando a falta de dados e a necessidade urgente de criação de medidas de manejo pesqueiro para a espécie. A definição de uma escala espacial apropriada para a avaliação de estoques é uma etapa essencial na adoção de medidas de manejo efetivas. Considerando que a identificação de estoques é o primeiro passo desse processo, o presente estudo emprega, pela primeira vez, uma abordagem fenotípica baseada na forma e composição isotópica de otólitos para identificar estoques do Ariocó (*Lutjanus synagris*) no Oceano Atlântico Sul Ocidental, de forma a contribuir para o manejo deste importante recurso pesqueiro.

2 OBJETIVOS

A partir do exposto, o presente trabalho se propôs a cumprir os seguintes objetivos elencados abaixo.

2.1 Objetivo geral

Investigar a existência de diferentes estoques pesqueiros do Ariocó, *Lutjanus synagris*, ao longo da costa brasileira.

2.2 Objetivos específicos

- a) Testar a sensibilidade da Análise de Fourier Elíptica baseada na forma de otólitos para a identificação de estoques pesqueiros de *Lutjanus synagris*;
- b) Testar a sensibilidade de técnicas de análise de isótopos estáveis ($\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{18}\text{O}$) em otólitos para a identificação de estoques pesqueiros de *Lutjanus synagris*;
- c) Investigar a adequação dos limites geográficos de Grandes Ecossistemas Marinhos e Ecorregiões Marinhas para estimar fronteiras de(s) estoque(s) de *Lutjanus synagris* no Atlântico Sul Ocidental;
- d) Relacionar os resultados obtidos às principais condições ambientais atuantes na área de estudo.

3 FUNDAMENTAÇÃO TEÓRICA

3.1 Estoques pesqueiros

3.1.1 Histórico

Durante os séculos XVIII e XIX, as capturas das principais espécies de interesse comercial exibiam flutuações significativas, alternando entre anos de grande abundância e anos em que poucos indivíduos eram capturados (SINCLAIR e SMITH, 2002). Ao longo de décadas, diversos estudos foram desenvolvidos com o intuito de entender as causas por trás desse fenômeno, e por que essas espécies “desapareciam” de alguns locais de pesca em determinados anos (HJORT, 1914). Esses estudos fomentaram o desenvolvimento da percepção – hoje bem difundida – de que peixes marinhos podem formar estoques, através de um processo que envolveu a mudança de um pensamento centrado em processos *migratórios* para um pensamento centrado em processos *populacionais* como principais reguladores da abundância de espécies de peixes marinhos (SINCLAIR, 1997; SINCLAIR e SMITH, 2002).

Quando imperava o pensamento centrado em processos migratórios, acreditava-se que espécies apresentavam abundâncias constantes e se renovavam de forma regular de ano a ano, de forma que a possibilidade de sobrepesca não era considerada (SINCLAIR, 1997). Flutuações nas capturas eram então atribuídas a variações nas rotas migratórias de espécie, bem como a variações nas taxas de predação ao longo dessa rota, que influenciavam no número final de indivíduos que chegavam a um determinado local (SINCLAIR e SMITH, 2002). Além disso, a variabilidade morfológica observada entre indivíduos encontrados em diferentes locais era atribuída à ação das diferentes condições ambientais encontradas ao longo da rota migratória, que influenciavam a forma final do corpo dependendo da região onde cada indivíduo havia crescido (WEGNER, 1993 apud SINCLAIR, 1997).

Os estudos feitos por Friedrich Heincke (resumidos em SINCLAIR, 1997) com populações do Arenque (*Clupea harengus*) no Atlântico forneceram alguns dos primeiros indícios de que espécies de peixes marinhos estavam distribuídas e organizadas em populações locais distintas (às quais ele deu o nome de *raças*) ao longo de sua área de distribuição. A partir dessa noção, flutuações nas capturas poderiam ser atribuídas à maneira diferencial que cada população respondia às

condições ambientais e à pressão pesqueira locais. Heincke sugere ainda que as diferenças morfológicas entre essas “raças” eram resultado da exposição de cada população às condições ambientais predominantes em sua área de ocupação.

Uma das principais implicações desse e de outros estudos resumidos em Hjort (1914) foi que a ciência pesqueira passou a focar em *populações*, e não *espécies*, como unidades de manejo. Flutuações nas capturas passaram a ser relacionadas a processos locais que influenciavam a abundância de populações, e não mais a variações em processos migratórios de larga escala. Outro importante avanço foi a descoberta de que a abundância dessas populações era altamente variável ao longo do tempo, influenciada por processos de recrutamento e pela própria pressão pesqueira sofrida, o que abriu espaço para discussões sobre o risco de sobrepesca (SINCLAIR, 1997). O estudo de Heincke é considerado o primeiro a apresentar o conceito do que hoje se conhece como estoque, e por isso é considerado por muitos como o marco inicial de estudos na área (BOOKE, 1999; SINCLAIR e SMITH, 2002).

3.1.2 Definições

A definição do termo “estoque pesqueiro” foi revisitada múltiplas vezes ao longo dos anos, em virtude do surgimento de novas metodologias e critérios para a identificação de estoques (CADRIN et al. 2005; SECOR, 2014). De definições iniciais baseadas em aspectos operacionais e demográficos, a ciência pesqueira passou a adotar critérios genéticos, baseados em isolamento reprodutivo e auto recrutamento, para caracterizar e definir estoques (WALDMAN, 2005; CADRIN et al., 2014a). Ao longo dos anos, inúmeras definições surgiram, incluindo fatores comuns e outros contrastantes, e muitas vezes discordando da importância relativa de cada fator na definição e delimitação do que seria um estoque pesqueiro.

Em uma das primeiras menções, feita por Knut Dahl, o termo estoque pesqueiro assume um cunho puramente operacional. Dahl trata um estoque como uma porção de uma população que está diretamente disponível e sob o efeito de uma determinada pescaria (o termo “*fish supply*”, ou “fonte de peixes”, é utilizado), desconsiderando, portanto, processos naturais de isolamento e diferenciação (DAHL, 1909). Esses processos foram considerados anos depois, no início da década de 1970, em uma definição dada por Peter A. Larkin, que atrelava à

definição de estoque aspectos biológicos, como a presença de um patrimônio genético comum e a característica de se comportar como uma unidade de manejo auto-sustentável (WALDMAN, 2005).

No início da década de 1980, Booke (1981) também enfatiza a importância do componente genético na definição de estoques, e fornece critérios que diferenciam estoques genotípicos (grupos de peixes em equilíbrio de Castly-Hardy-Weinberg), e estoques fenotípicos (indivíduos com características similares, sejam elas controladas pelo genótipo ou por condições ambientais). No mesmo ano, Ihssen et al. (1981) definem estoque como um grupo intraespecífico de indivíduos, com integridade espacial ou temporal, isolados reprodutivamente. A integridade espacial também é citada como fator importante na definição dada por Casselman et al. (1981), mas os autores flexibilizam a definição ao incluir grupos reprodutivamente isolados ou não, e listam ainda como fator a homogeneidade na forma que indivíduos respondem a condições ambientais. MacLean e Evans (1981) sugerem como pré-requisito que estoques distintos devam ser geneticamente distintos, suposição que tem se mostrado inaplicável para muitos estoques atualmente (p.ex. CADRIN, 2010; DeVRIES et al. 2002). Definições mais recentes passaram a mencionar ainda a semelhança em parâmetros de história de vida, incluindo taxas de crescimento e de mortalidade (FAO, 1998).

Uma questão importante a se pontuar é que, ao longo dos anos, muitos termos foram utilizados para se referir a grupos de peixes que poderiam representar estoques pesqueiros, incluindo “populações”, “subpopulações”, “raças” e “tribos” (IHSEN et al. 1981). Muitos desses, entretanto, caíram em desuso dentro da ciência pesqueira, como é o caso de raças, subpopulações e tribos (WALDMAN, 2005). Da mesma forma, o termo “estoque” também já foi utilizado para se referir ao que hoje denominamos “espécie” (MURRAY, 1961). Sobreposições no uso dos termos “estoques” e “populações” ainda são comuns em estudos na área, o que pode gerar confusão sobre o significado e aplicação de cada um (BEGG e WALDMAN, 1999). A principal diferença está no contexto e escala em que cada termo é utilizado: o conceito de estoque pesqueiro deve estar sempre atrelado à gestão pesqueira, enquanto o conceito de população é mais empregado em estudos evolutivos e de conservação de espécies (BEGG e WALDMAN, 1999; DIZION et al. 1992). Um único estoque pesqueiro pode englobar toda a população de uma espécie em determinada região, ao mesmo tempo em que uma mesma população

pode estar subdividida em vários estoques distintos, não havendo necessariamente equivalência entre ambos.

Definições de estoques pesqueiros levam em consideração uma série de fatores e suposições, que incluem semelhança genética entre seus membros, integridade espacial e/ou temporal, isolamento reprodutivo parcial ou total, e semelhança na exposição e resposta a condições ambientais. Além disso, fatores de interesse e que influenciam no surgimento e comportamento de um estoque incluem a capacidade de dispersão larval, migração de adultos para áreas de alimentação e/ou desova, conectividade espacial, disponibilidade de habitat, existência de barreiras geográficas que limitam a movimentação, e até mesmo mudanças climáticas, que atuam alterando a área de ocupação ótima dos indivíduos (SECOR, 2014). Por esse motivo, a delimitação de um estoque depende em grande parte de quais fatores serão considerados em sua definição (IHSEN et al. 1981). Independentemente do(s) critério(s) utilizado(s), um fator comum e essencial é que o conceito de estoque está diretamente atrelado à gestão pesqueira. Sendo assim, estoques podem ser definidos de maneira simplista como unidades homogêneas do ponto de vista do manejo (BEGG e WALDMAN, 1999).

3.2 Identificação de estoques pesqueiros

O conceito de estoque pesqueiro foi desenvolvido tendo em vista o manejo eficiente dessas unidades (BOOKE, 1999). No entanto, para garantir essa eficiência, é necessário que a estrutura do estoque seja caracterizada, o que envolve três etapas principais: 1) identificação do estoque, 2) delimitação da área de ocupação do estoque, e 3) avaliação da integridade temporal do estoque e de seus limites geográficos, sendo este último de especial importância no contexto de mudanças climáticas e possíveis deslocamentos de fronteiras de estoques em decorrência de alterações em parâmetros ambientais (BEGG et al. 1999; SECOR, 2014; WALDMAN, 2005). Sendo assim, a identificação de estoques é o passo inicial para entender como um estoque está estruturado, quais suas características, como se comporta e, enfim, qual o estado desse estoque diante da pressão pesqueira exercida sobre ele. A identificação e separação de subcomponentes dentro de uma população é feita para se assegurar a efetividade de medidas de manejo, levando em consideração aspectos individuais de cada um, já que estoques distintos

respondem de maneiras distintas à exploração (BEGG et al., 1999; WALDMAN, 2005; CARVALHO e HAUSER, 1994). Isso pode impedir, por exemplo, que estoques menos produtivos ou mais vulneráveis sejam sobrepescados (RICKER, 1981).

As definições de estoques pesqueiros lidam com os atributos biológicos e populacionais que um grupo de indivíduos possui que o tornam homogêneo do ponto de vista do manejo, e é nesses atributos que se baseiam os métodos de identificação hoje existentes. A exemplo do estudo de Heincke, em 1898, um dos primeiros métodos de identificação de estoques utilizados se baseia na comparação da forma do corpo de indivíduos encontrados em diferentes locais (SINCLAIR, 1997). Durante a década de 1980, com o surgimento e aperfeiçoamento de métodos de eletroforese, a identificação de estoques baseada em diferenças genéticas tornou-se altamente popular (BOOKE, 1999; CADRIN e SECOR, 2009). Essa popularidade se deve também à ênfase dada ao genótipo em algumas das definições de estoque mais difundidas (p.e.x. BOOKE, 1981; MacLEANS e EVANS, 1981).

Essas técnicas incluem o uso de aloenzimas, marcadores de regiões microsatélite, marcadores de DNA nuclear e mitocondrial, e são de especial importância na investigação de isolamento reprodutivo entre estoques pesqueiros (CARVALHO e HAUSER, 1994). Entretanto, algumas limitações existem, como em casos em que a divergência entre estoques é recente e ainda não se reflete em alterações a nível de genes (BEGG E WALDMANN, 1999; WALDMAN, 2005). Existem ainda situações em que um pequeno grau de mistura de larvas e adultos entre estoques distintos é suficiente para que ocorra mistura de material genético e ausência de variabilidade suficiente para ser detectada (COYLE, 1998; CARVALHO e HAUSER, 1994). Muitas definições consideravam que estoques distintos deveriam necessariamente ser geneticamente distintos (p.ex. MacLEANS e EVANS, 1981). Atualmente, sabe-se que muitos estoques no ambiente marinho representam grupos geneticamente idênticos, mas que constituem unidades de manejo distintas por diferirem em relação a outros atributos biológicos e populacionais (p.ex. BAIBAI et al. 2012; CADRIN, 2010).

Em casos em que diferenças entre estoques não são detectadas por métodos genéticos, são utilizados então métodos baseados em diferenças em características fenotípicas. Inicialmente, acreditava-se que a variabilidade morfológica entre estoques resultava apenas de diferenças genéticas entre eles. Hoje, sabe-se que

essas características podem ser determinadas pelo patrimônio genético do estoque e/ou pela exposição de seus indivíduos a diferentes condições ambientais (COYLE, 1998; WALDMAN, 2005). Sendo assim, diferenças podem surgir em decorrência da exposição de indivíduos a condições ambientais distintas, mesmo que estes compartilhem de um mesmo genótipo, ou podem ser de origem puramente genética, ainda que indivíduos estejam expostos às mesmas condições ambientais (SWAIN e FOOTE, 1999; LINDSEY, 1981). Independentemente da fonte de variação predominante (genética vs ambiental), qualquer diferença detectada por um método de identificação pode ser útil e deve ser considerada na discriminação de um estoque (WALDMAN, 2005).

Métodos de identificação de estoques baseados em características fenotípicas incluem análises merísticas e morfológicas, comparação da composição de parasitas, comparação de parâmetros de história de vida (estrutura etária, crescimento, recrutamento, mortalidade), estudos de marcação e recaptura, assim como análises da forma e composição química de estruturas calcificadas, como vértebras, escamas, ossos e otólitos (IHSEN et al. 1981; COYLE, 1998). Considerando as peculiaridades de cada método, como estes se aplicam às diferentes suposições da definição de estoque, e a sensibilidade deles em detectar variações em características de interesse, não existe, ainda, um único método capaz de identificar efetivamente todo e qualquer estoque (CADRIN e SECOR, 2009). Cada método tem níveis de sensibilidade diferentes, que variam conforme a espécie ou estoque em questão. Como sugerido por Waldman (2005), ausência de diferença nem sempre significa semelhança, podendo indicar apenas que o método escolhido não era sensível o suficiente para detectar diferenças em um determinado traço. Por isso, abordagens multidisciplinares, que empreguem mais de uma técnica de identificação, são geralmente recomendadas (BEGG e WALDMAN, 1999). Essa abordagem maximiza as chances de que estoques distintos sejam efetivamente identificados (HOHN, 1997).

3.2.1 Morfometria de otólitos

Dentre os métodos de identificação de estoques citados, destaca-se aqui aqueles que envolvem o uso de otólitos. Otólitos são estruturas calcárias pareadas, localizadas dentro do ouvido interno de peixes ósseos, que crescem continuamente

através da deposição periódica de camadas de carbonato de cálcio ao redor de um primórdio (CAMPANA, 1999). Uma vez depositado, o material não é reabsorvido ou novamente metabolizado, caracterizando uma estrutura metabolicamente inerte (CAMPANA e NEILSON, 1985; GREEN et al. 2009). Devido a essa característica, otólitos funcionam como um registro histórico de toda a vida do indivíduo, guardando informações sobre hábitos alimentares, estado fisiológico, além dos ambientes pelos quais o indivíduo passou (CAMPANA, 1999). Essa propriedade é de interesse para a identificação de estoques pois permite fazer inferências sobre isolamento, diferenciação, e ocupação de áreas por estoques pesqueiros distintos (STRANSKY et al. 2008; CAMPANA e CASSELMAN, 1993; DeVRIES et al. 2002).

Uma das características do otólito útil para a identificação de estoques é sua morfologia. Ao contrário da forma do corpo, que pode ser alterada por eventos externos que afetem a fisiologia e o metabolismo, a forma do otólito tende a se manter estável a longo prazo (STRANSKY, 2014). Sabe-se ainda que a forma do otólito é espécie-específica, sendo um caractere importante para estudos taxonômicos (PONTON, 2006). Mesmo dentro de uma mesma espécie, a forma também pode variar entre estoques, devido a inúmeros fatores que serão mencionados mais adiante (CAMPANA e CASSELMAN, 1993). A partir do grau de variação na forma do otólito de indivíduos de diferentes locais, inferências podem ser feitas sobre variabilidade genética e exposição a diferentes condições ambientais (HÜSSY et al., 2016; DUARTE-NETO et al., 2008).

Esse método tem sido utilizado desde a década de 1970, desenvolvendo-se, portanto, em paralelo à evolução da própria definição de estoque (MESSIEH, 1972). Assim como o conceito de estoque, a forma do otólito de peixes pode ser determinada por fatores genéticos e ambientais (VIGNON e MORAT, 2010). A contribuição relativa de cada fator foi elucidada por Vignon e Morat (2010), ao analisar otólitos de *Lutjanus kasmira*, concluindo que a forma geral do otólito seria determinada por fatores ambientais, mas que diferenças a nível de gene podem gerar variações em pontos específicos do otólito (no caso da espécie em questão, esses pontos foram o *rostrum* e o *anti rostrum*). Tanto fatores genéticos quanto fatores ambientais atuam modificando as taxas de crescimento dos indivíduos e do próprio otólito, alterando o processo de formação de cristais de carbonato de cálcio e, conseqüentemente, a forma final do otólito (DENECHAUD et al. 2020; STRANSKY et al. 2008; CAMPANA e CASSELMAN, 1993; PONTON, 2006). Como

variações nas taxas de crescimento tendem a ser maiores entre, e não dentro de, estoques, o uso de análises morfométricas em otólitos mostra-se apropriado para a discriminação de estoques pesqueiros (CAMPANA e CASSELMAN, 1993).

Fatores de origem ambiental que afetam taxas de crescimento de peixes ósseos, sendo, portanto, importantes para a análise da forma, incluem temperatura, salinidade e disponibilidade de alimento (CAMPANA e CASSELMAN, 1993; STRANSKY et al. 2008). A genética do indivíduo também tem grande influência, estando relacionada, por exemplo, ao nível de expressão de genes que modulam o processo de biomineralização (p.ex.: gene *starmaker*; SÖLLNER et al. 2003). Sendo assim, variações na forma de otólitos indicam diferenças em taxas de crescimento, que por sua vez são mediadas por diferentes fatores, fornecendo indícios sobre isolamento reprodutivo (refletido em diferenças genéticas), e/ou exposição de diferentes estoques a diferentes condições ambientais (CAMPANA e CASSELMAN, 1993; STRANSKY et al. 2008; BEGG et al. 2001).

Além dos fatores já mencionados, existem outros que merecem atenção, por causarem variações intra-estoques na forma do otólito, ou seja, diferenças entre indivíduos que pertencem a um mesmo estoque. Esses fatores incluem características como sexo (macho vs fêmea), idade (juvenis vs adultos), e ano (CASTONGUAY et al. 1991; CAMPANA e CASSELMAN, 1993; CARDINALE et al. 2004; IDER et al. 2017; VIGNON, 2012). Todos estes fatores podem alterar taxas de crescimento e, portanto, a forma final do otólito. Em alguns casos, até mesmo a escolha entre os otólitos direito e esquerdo pode influenciar nos resultados obtidos (MAHÉ et al. 2019). Por essa razão, em estudos utilizando morfometria de otólitos para identificação de estoques, a influência desses “fatores de confusão” deve ser minimizada e/ou avaliada antes que qualquer resultado seja interpretado (CASTONGUAY et al. 1991).

A morfometria de otólitos pode ser dividida em dois tipos: linear e geométrica. A morfometria linear lida com medidas mais simples do otólito como, por exemplo, circunferência e comprimento. Já a morfometria geométrica envolve técnicas mais complexas que se baseiam em descritores de forma, desenvolvendo-se a partir do surgimento de ferramentas mais avançadas de processamento de imagens (CADRIN e FRIEDLAND, 1999). Técnicas geométricas podem ser classificadas em dois grandes grupos. Técnicas baseadas em *landmarks* se baseiam na demarcação de pontos homólogos de interesse anatômico ou morfológico, a partir dos quais são

analisados atributos como a distância e as relações geométricas entre pontos (CADRIN, 2005). O segundo grupo de técnicas de morfometria geométrica se propõem a analisar e descrever o contorno do otólito como um todo, sendo as mais utilizadas em estudos de identificação de estoques (CADRIN e FRIEDLAND, 1999; STRANSKY, 2014).

Dentre os métodos de morfometria geométrica baseados na análise do contorno, um dos mais recomendados para a identificação e discriminação de estoques é a Análise de Fourier Elíptica (AFE; TRACEY et al. 2006). Como sugerido por Stransky (2014), a aplicação da morfometria geométrica nesses estudos envolve 3 passos principais: 1) capturar o contorno da estrutura; 2) ajustar um modelo que descreva esse contorno; 3) realizar uma análise multivariada para encontrar padrões de variação e discriminar entre grupos distintos. No primeiro passo, o contorno do otólito é convertido em coordenadas x,y . No segundo, essas coordenadas são utilizadas para ajustar o modelo utilizado. No caso da AFE, as coordenadas são decompostas em funções trigonométricas chamadas harmônicas, que descrevem a forma do otólito. Quanto maior o número de harmônicas incluídas na análise, maior será o detalhamento (STRANSKY, 2014). Recentemente, outros modelos descritores de forma têm sido testados e sugeridos para a identificação de estoques, como é o caso do uso de *wavelets* (p.ex. SADIGHZADEH et al. 2014). Entretanto, a aplicação e adequação dessas técnicas ainda vem sendo investigada (STRANSKY, 2014). Sendo assim, até o momento, a AFE continua sendo a técnica mais amplamente empregada, tendo demonstrado sucesso em identificar e discriminar estoques pesqueiros em diversas regiões do mundo (p.ex. TRACEY et al. 2006; BROPHY et al. 2016; CASTONGUAY et al. 1991; FARIAS et al. 2009; CARDINALE et al. 2004).

3.2.2 Composição isotópica de otólitos

A composição isotópica de otólitos tem sido uma ferramenta importante na identificação de estoques pesqueiros. Como explicado anteriormente, o otólito cresce continuamente através da deposição de camadas sucessivas de material carbonático na forma de aragonita (CAMPANA e THORROLD, 2001). Além do carbonato, são incorporados também elementos provenientes da água do mar e da dieta (KERR e CAMPANA, 2014). Toda essa informação química permanece

armazenada no otólito ao longo de toda a vida do indivíduo, e sua análise fornece indícios sobre o ambiente físico e químico pelo qual ele passou, possibilitando inferências sobre hábitos alimentares, migratórios e de conectividade (ELSDON et al. 2008; KERR e CAMPANA, 2014; CAMPANA e THORROLD, 2001). No contexto de estoques pesqueiros, essa ferramenta é útil para identificar a ocorrência de processos de isolamento e diferenciação entre estoques, identificando grupos de indivíduos que viveram toda ou parte de suas vidas em ambientes distintos (CAMPANA et al. 2000).

Um ponto importante no uso da composição química do otólito como marcador da identidade de estoques é a escolha de se analisar apenas camadas específicas do otólito, que refletiriam o ambiente em um determinado momento (dias ou anos, dependendo da região escolhida), ou analisar o otólito inteiro, o que fornece uma visão integrada de toda a vida do indivíduo (ELSDON et al. 2008). O primeiro caso é comumente utilizado na identificação de estoques desovantes em áreas de mistura de estoques, analisando-se a região do primórdio (p.ex. BROPHY et al. 2020), e na identificação de mudanças na ocupação de habitat ao longo da vida, comparando a assinatura química de cada anel de crescimento (ELSDON et al. 2008). O segundo caso é geralmente utilizado quando se objetiva fornecer indícios gerais da separação entre estoques (ELSDON et al. 2008). Nesse caso, mesmo que haja mistura durante um determinado período, a composição média ainda seria suficientemente diferente para separar grupos que viveram a maior parte do tempo em locais distintos (KERR e CAMPANA, 2014). Isso porque a quantidade de material depositado no otólito durante o período de mistura de estoques seria mínima comparada ao restante já incorporado durante o restante da vida, de forma que a identidade do estoque em termos de composição química do otólito pode se manter estável durante meses, estações e até mesmo anos (CAMPANA et al. 2000; ELSDON et al. 2008).

O processo de incorporação de elementos ao otólito depende da via principal de assimilação desse elemento. No caso de elementos provenientes da água, esse processo envolve sua passagem da água para o plasma, através das brânquias ou do intestino, do plasma à endolinfa, e da endolinfa à matriz orgânica do otólito (PAYAN et al. 2004). Em outros casos, como o de elementos incorporados também através da dieta, o elemento é absorvido do alimento e cai na corrente sanguínea, eventualmente chegando à matriz extracelular e sendo depositado no otólito

(SOLOMON et al. 2006). A depender do elemento, fatores ambientais, fisiológicos e metabólicos promovem fracionamento, modificando a concentração final daquele elemento no otólito (STURROCK et al. 2012). Esse fracionamento pode se dar em qualquer das etapas de assimilação: na captação do elemento da água ou alimento, na passagem do elemento para o plasma/sangue, do plasma/sangue para a endolinfa, e da endolinfa para a matriz orgânica (AMANO et al. 2015).

Fatores que influenciam a concentração de elementos no otólito incluem a concentração desse elemento na água (e os fenômenos que influenciam nessa concentração), condições ambientais como temperatura e salinidade, assim como fatores fisiológicos do indivíduo, como hábitos alimentares, taxas metabólicas, estágio reprodutivo e taxas de crescimento (AMANO et al. 2015; ELSDON et al. 2008; KERR e CAMPANA, 2014). Recentemente, tem se sugerido ainda a influência de fatores genéticos, possivelmente por serem determinantes das condições fisiológicas (CLARKE et al. 2011). A contribuição relativa de cada um desses fatores varia de acordo com o elemento e a espécie em questão (SOLOMON et al. 2006). Apesar da ideia central do método ser de identificar grupos vivendo em ambientes distintos, mesmo elementos altamente influenciados por fatores fisiológicos, que não necessariamente indicam ocupação de ambientes diferentes, podem fornecer informações úteis para a discriminação de estoques (KERR e CAMPANA, 2014). Isso porque diferenças em aspectos fisiológicos e taxas vitais também são consideradas indicativas da separação de estoques (COYLE, 1998).

Existem, entretanto, fatores que devem ser investigados e minimizados durante a interpretação de resultados de composição química de otólitos para identificação de estoques. Esses fatores geram diferenças que não necessariamente refletem a existência de estoques distintos. Por exemplo, a variabilidade temporal em características físicas e químicas da água pode gerar diferenças na composição de otólitos de indivíduos de diferentes anos e coortes, ainda que estes pertençam a um mesmo estoque (KERR e CAMPANA, 2014). Por esse motivo, em estudos de estrutura de estoques, a influência desses fatores deve ser testada e, sempre que possível, minimizada através do uso de amostras coletadas em um intervalo de tempo curto, de indivíduos de tamanhos e idades próximas (ELSDON et al. 2008).

A utilização desse método depende em grande parte que a composição química da água de áreas ocupadas por estoques diferentes seja diferente (KERR e CAMPANA, 2014). Essa composição depende de fatores geológicos, climáticos,

sedimentares, e até mesmo da influência antrópica, que determinam a concentração de cada elemento na água (KERR e CAMPANA, 2014; CAMPANA, 1999; ELSDON et al. 2008). Resultados negativos (ou seja, ausência de diferença) não necessariamente significam que os indivíduos pertencem a um mesmo estoque, mas apenas que não há diferença ambiental suficiente que gere variação detectável a nível de otólito (KERR e CAMPANA, 2014). Havendo diferença significativa, é possível fazer inferências em termos de estrutura de estoques ainda que não seja possível identificar a fonte da variação (CAMPANA e THORROLD, 2001).

Diferentes elementos podem ser usados como marcadores naturais para identificar estoques, que vão desde elementos encontrados em baixas concentrações e elementos-traço (p.ex. Sr, Ba, Mn, Pb), até isótopos presentes em maiores concentrações, como o oxigênio ($\delta_{18}\text{O}$) e o carbono ($\delta_{13}\text{C}$) (STURROCK et al. 2012; CAMPANA, 2005; DUFOUR et al., 2008; CORREIA et al., 2011). No caso de elementos presentes em maiores concentrações, como isótopos, a preparação de amostras em geral requer menos precauções e rigor, já que o risco de contaminação é menor (KERR e CAMPANA, 2014). Apesar da interpretação desses elementos ser desafiadora devido a uma série de fenômenos ambientais e fisiológicos que atuam no fracionamento isotópico, eles permitem visualizar aspectos fisiológicos, metabólicos e alimentares dos indivíduos, que podem ser úteis para caracterizar estoques. Alguns dos isótopos mais amplamente utilizados na identificação e discriminação de estoques incluem os isótopos de carbono ($\delta_{13}\text{C}$) e oxigênio ($\delta_{18}\text{O}$) (p.ex. ROOKER et al. 2008; CORREIA et al. 2011; LEMOS et al. 2017; GAO et al. 2001; WANG et al. 2016). O $\delta_{13}\text{C}$ corresponde à abundância relativa entre o $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$, enquanto o $\delta_{18}\text{O}$ representa a abundância relativa entre o $^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$ (AMANO et al. 2015).

O Carbono depositado em otólitos pode ser de origem ambiental ou alimentar. Devido a essa dupla regulação, interpretações da composição isotópica de $\delta_{13}\text{C}$ devem considerar todas as possíveis fontes de incorporação (KERR e CAMPANA, 2014). Além do carbono absorvido diretamente da água, durante a passagem desse elemento da água para a endolinfa, é adicionado o carbono obtido pela via alimentar/metabólica, de forma que a assinatura isotópica de $\delta_{13}\text{C}$ no otólito não pode ser usada como medida direta da concentração desse elemento na água (AMANO et al. 2015). Solomon et al. (2006) e Kalish (1991) comparam essas possíveis fontes e sugerem que a maior parte do Carbono existente nos otólitos é de

origem ambiental, sendo a dieta responsável por cerca de 20% da composição. Um fator com influência considerável na incorporação de Carbono ao otólito é a taxa metabólica (KALISH, 1991). De maneira geral, indivíduos com menores taxas metabólicas apresentam uma maior concentração de $\delta_{13}\text{C}$ em seus otólitos, sendo importante ressaltar que a idade do indivíduo e a temperatura podem atuar diretamente na taxa metabólica e, portanto, influenciar a concentração final de $\delta_{13}\text{C}$ (KALISH, 1991). Além destes, existe ainda a influência da dieta, que reflete variações geográficas na disponibilidade de presas (AMANO et al. 2015). O uso desse isótopo na identificação de estoques possibilita inferências sobre aspectos ambientais, fisiológicos, alimentares e metabólicos dos indivíduos e dos estoques (SOLOMON et al. 2006).

Ao contrário do $\delta_{13}\text{C}$, o processo de incorporação e deposição do Oxigênio ao otólito acontece em equilíbrio com a água, e não é influenciado de forma significativa por processos fisiológicos (THORROLD et al. 1997; HOIE et al. 2004; AMANO et al. 2015). Isso significa dizer que a concentração de $\delta_{18}\text{O}$ no otólito é quase equivalente, em termos proporcionais, à concentração de oxigênio na água, possibilitando inferências mais diretas sobre o ambiente ocupado por um indivíduo ou estoque (KALISH, 1991; AMANO et al. 2015; HOIE et al. 2004). Outros dois fatores de origem ambiental determinantes para a concentração de $\delta_{18}\text{O}$ no otólito são a temperatura e a salinidade (AMANO et al. 2015; THORROLD et al. 1997). Em temperaturas mais altas, a concentração de ^{16}O no otólito é maior, o que leva a uma redução nos valores de $\delta_{18}\text{O}$ (HOIE et al. 2004). Essa redução também é observada em baixas salinidades (ELSDON e GILLANDERS, 2002). A contribuição relativa de cada um desses fatores varia conforme a espécie em questão, mas é importante ressaltar a ocorrência de um efeito sinérgico, em que o efeito da salinidade na incorporação do oxigênio ao otólito é maior em maiores temperaturas (ELSDON e GILLANDERS, 2002).

3.3 Família Lutjanidae

A família Lutjanidae compreende um grupo diverso de peixes majoritariamente marinhos, raramente encontrados em ambientes estuarinos ou de água doce, com representantes nos oceanos Atlântico, Índico e Pacífico. As aproximadamente 110

espécies de lutjanídeos estão distribuídas em 4 subfamílias e 17 gêneros, sendo estas: Etelinae (gêneros *Aphareus*, *Aprion*, *Etelis*, *Pristipomoides* e *Randallichthys*), Lutjaninae (gêneros *Hoplopagrus*, *Lutjanus*, *Macolor*, *Pinjalo*, *Ocyurus* e *Rhomboplites*), Paradicichthyinae (gêneros *Symphorichthys* e *Symphorus*), e Apsilinae (gêneros *Apsilus*, *Lipocheilus*, *Paracaesio* e *Parapristipomoides*) (NELSON et al. 2016).

Representantes da família, popularmente conhecidos como Vermelhos, Pargos ou *Snappers*, são considerados importantes recursos pesqueiros em regiões tropicais e subtropicais, onde são capturados por frotas artesanais e industriais, utilizando-se de diferentes petrechos (GRANDCOURT et al., 2008; PREVIERO et al., 2011; PREVIERO e GASALLA, 2018). No mundo todo, a captura de lutjanídeos aumentou consideravelmente desde a década de 1950 (AMORIM et al. 2018). No Brasil, a família já figurava como componente da captura nas costas norte e nordeste desde a década de 1960, com um aumento significativo no esforço durante a década de 1970 (REZENDE et al. 2003; SILVA, 1967). As primeiras consequências desse intenso esforço pesqueiro foram observadas já nas décadas seguintes, que incluiu a diminuição nas capturas e no tamanho médio de indivíduos capturados (REZENDE et al. 2003).

Dentre as características da família que a tornam particularmente suscetíveis à sobrepesca estão o crescimento lento, a maturação tardia, uma alta longevidade aliada a baixas taxas de mortalidade natural, além da formação de agregações reprodutivas (COLEMAN et al. 2000; GRANDCOURT et al. 2008; WILLIAMS et al., 2013). Em busca de altas capturas, muitas pescarias focam suas atividades em áreas e épocas em que indivíduos maduros se concentram para se reproduzir, o que pode ser prejudicial para as populações de espécies pescadas devido à alta captura de indivíduos maduros, que são retirados da população antes mesmo de desovarem (CLARO e LINDEMAN, 2003; GUARDIA et al. 2018). Outro fator agravante é a natureza previsível (tanto no tempo quanto no espaço) dessas agregações, que são facilmente localizadas e acessadas por pescadores (COLEMAN et al. 2000). Mesmo a atividade pesqueira de pequena escala pode levar uma agregação reprodutiva ao colapso, se não manejada de forma sustentável e eficiente (SADOVY e DOMEIER, 2005).

Além da sobrepesca, outras ameaças à família incluem o desenvolvimento costeiro e o turismo desordenados, os efeitos das mudanças climáticas e a poluição.

Atualmente, duas espécies de Lutjanidae são classificadas como Quase Ameaçadas (*Lutjanus analis* e *L. synagris*) e três são classificadas como Vulneráveis (*L. cyanopterus*, *L. campechanus* e *Rhomboplites aurorubens*) de acordo com a Lista Vermelha de Espécies Ameaçadas (LINDEMAN et al. 2016a; 2016b; 2016c; ANDERSON et al. 2015; LINDEMAN et al. 2016d). Outras 14 espécies são classificadas como Deficientes em Dados, dentre as quais se incluem *Lutjanus jocu* e *Ocyurus chrysurus*, que apresentam tendência de declínio populacional. As demais espécies de lutjanídeos avaliadas são classificadas como Pouco Preocupantes (IUCN, 2016).

Considerando que as características de história de vida dos lutjanídeos os tornam particularmente suscetíveis à sobrepesca, o manejo desses estoques deve ser feito de forma cautelosa e conservadora (COLEMAN et al., 2000). A estimativa dos impactos da sobrepesca e a criação de medidas de manejo eficientes dependem em grande parte da obtenção de informações acerca da estrutura dos estoques pesqueiros, bem como dos parâmetros de história de vida referentes a cada um desses estoques. No caso dos lutjanídeos, informações sobre a estrutura dos estoques não existem ou são escassas para grande parte das espécies exploradas comercialmente (AMORIM et al. 2019). Em países subdesenvolvidos, onde a atividade pesqueira é feita majoritariamente por frotas de pequena escala, essa escassez é ainda maior, devido ao alto custo e à complicada logística envolvida na manutenção de programas de monitoramento a longo prazo (VASCONCELLOS e COCHRANE, 2005). Informações sobre o estado dos estoques pesqueiros de Lutjanidae são escassas nos 10 principais países produtores, dentre os quais está incluído o Brasil, que lida com uma deficiência histórica de dados de estatística pesqueira (AMORIM et al. 2019; REZENDE et al. 2003). Estudos sobre os estoques de lutjanídeos no Brasil incluem o de Frédou et al. (2009), que avaliou os estoques de 5 espécies exploradas comercialmente na região Nordeste, e concluiu que quatro dessas espécies (*Lutjanus analis*, *L. jocu*, *L. synagris* e *L. chrysurus*) estão sobre-explotadas.

3.3.1 *Lutjanus synagris*

Das cerca de 14 espécies de lutjanídeos encontradas no Brasil, 12 são exploradas comercialmente, principalmente nas regiões Norte e Nordeste

(MENEZES et al. 2003; REZENDE et al. 2003). Dentre elas está o Ariocó (ou Ariacó), nome comum dado à espécie *Lutjanus synagris*. Encontrada desde a Carolina do Norte, nos Estados Unidos, até Santa Catarina, no Brasil, a espécie habita principalmente regiões costeiras, sendo encontrada em ambientes recifais, prados de fanerógamas, e solos lamosos (GARCIA-JÚNIOR et al., 2010; AIKEN, 2001). Ocasionalmente, *L. synagris* também pode ocupar áreas estuarinas e de manguezais, mas esses ambientes não são considerados obrigatórios ao seu ciclo de vida, e nem estão associados a estágios de vida específicos (LINDEMAN et al. 2000; PAIVA et al. 2009). A profundidade máxima registrada para a espécie é de 400 m, mas ela é encontrada em maior abundância e com maior frequência nos primeiros 50 m da coluna d'água, tanto no estágio larval quanto no estágio adulto, estando em geral associada à zona da plataforma continental (ALLEN, 1985; D'ALESSANDRO et al. 2010; FRÉDOU e FERREIRA, 2005; RODRÍGUEZ e PÁRAMO, 2012; LESSA et al. 2004; COSTA et al. 2005).

Na costa brasileira, o primeiro trabalho sobre a biologia e estrutura populacional do Ariocó foi desenvolvido na década de 1970, e resultou na criação da primeira curva de crescimento para a espécie no Brasil, com base em indivíduos coletados no estado do Ceará (ALEGRÍA e DE-MENEZES, 1970). Atualmente, no Atlântico Sul, os aspectos mais estudados da espécie incluem sua biologia reprodutiva, ecologia trófica, idade e crescimento, em especial nas costas Norte e Nordeste, onde a espécie é mais abundante e visada pela pesca (LESSA et al. 2004). Nas regiões Sudeste e Sul, grande parte da informação disponível é oriunda de estudos etnobiológicos e etnoecológicos (p.ex. SILVANO et al. 2006; BEGOSSI et al. 2011; BEGOSSI et al. 2012; MORAES e SILVANO, 2009). A obtenção de informações precisas sobre aspectos biológicos a partir de pescadores é dificultada pela baixa abundância e frequência de avistamento dos Ariocós nessa região (MORAES e SILVANO, 2009).

3.3.1.1 Biologia populacional

No sudoeste do Atlântico, a atividade reprodutiva de *Lutjanus synagris* pode ocorrer ao longo de todo o ano, com variações regionais em relação ao pico de desova. No Arquipélago de Abrolhos (FREITAS et al. 2014) e na costa dos estados de Pernambuco e Ceará (VIANA et al. 2015; SILVA-JÚNIOR, 2009; SOUSA-JÚNIOR

et al. 2008), picos mais intensos ocorrem entre os meses de setembro e abril. Já na costa do Maranhão, os principais picos acontecem entre maio e agosto (SOUSA et al. 2017). Na região sudeste do Brasil, a atividade reprodutiva foi registrada no mês de dezembro, na costa de São Paulo (BEGOSSI et al. 2011), e de março a setembro, na costa do Rio de Janeiro (BEGOSSI et al. 2012). Nesses estados, porém, não há informação sobre o período de pico da atividade reprodutiva. Em outras localidades da América Central e do Sul, a época de reprodução se assemelha àquela encontrada no estado do Maranhão, com picos entre maio e agosto (LUCKHURST et al. 2000; CLARO e LINDEMAN, 2003; GÓMEZ et al. 2001; AIKEN, 2001).

Os parâmetros reprodutivos do Ariocó podem variar consideravelmente ao longo da área de distribuição. A idade de primeira maturação foi estimada em 1 ano, nas Bermudas (LUCKHURST et al. 2000), 2 anos, em Trindade e Tobago (MANICKHAND-DASS, 1987), e 2.8 anos, no Nordeste do Brasil (ASCHENBRENNER et al. 2017). Os menores indivíduos sexualmente maduros já encontrados foram registrados em Cuba, medindo entre 11 e 13 cm de comprimento zoológico (GUARDIA et al. 2018). Valores de L50 entre 16 e 20 cm foram estimados por diferentes estudos para localidades que vão desde a costa do Ceará até o extremo-sul da Bahia, no Arquipélago de Abrolhos (LESSA et al. 2004; VIANA et al. 2015; SILVA-JÚNIOR, 2009; FREITAS et al. 2011). Outros estudos reportam também valores maiores de L50, que vão de 23 até 24,2 cm, para o estado do Ceará e da Bahia (SOUSA-JÚNIOR, 2008; FREITAS et al. 2014), sendo similares aos tamanhos de primeira maturação estimados para indivíduos do Maranhão (24,02 cm para fêmeas e 23,59 cm para machos; SOUSA et al. 2017). Dados sobre parâmetros reprodutivos da espécie ainda são escassos para as regiões Sul e Sudeste do Brasil.

Assim como observado em outras espécies de lutjanídeos, para esta espécie também foi registrada a formação de agregações reprodutivas, ocorrendo na borda externa da plataforma continental (DONAHUE et al. 2015; CLARO e LINDEMAN, 2003). Durante essa época, indivíduos podem realizar pequenas migrações ao longo de dias, deslocando-se entre regiões de águas rasas e águas mais profundas, entre recifes próximos, e do recife de residência para a borda da plataforma (CLARO e LINDEMAN, 2003; SILVANO et al. 2006; DONAHUE et al. 2015). Essas pequenas rotas migratórias de desova são geralmente previsíveis, o que torna as populações

do Ariocó mais acessíveis por pescadores e, consequentemente, mais suscetíveis à pesca (GUARDIA et al. 2018). Assim como a maioria das espécies de peixes recifais, *Lutjanus synagris* apresenta um estágio larval pelágico, ao qual é atribuída grande parte da manutenção da conectividade entre populações (COWEN e SPONAUGLE, 2009). A duração pelágica larval em membros da família Lutjanidae varia entre 25-30 dias, e a sobrevivência de larvas está associada principalmente à época reprodutiva, com maiores mortalidades sendo registradas em larvas liberadas fora do pico principal de desova (MIKULAS, 2007; ZAPATA e HERRÓN, 2002; LINDEMAN et al. 2000; DONAHUE et al. 2015). Altas taxas de auto-recrutamento foram registradas ao longo da plataforma de Cuba, indicando que larvas de *Lutjanus synagris* em geral não viajam para muito longe do seu local de desova (PARIS et al. 2005).

Os padrões de recrutamento da espécie e as taxas de sobrevivência larval são fortemente influenciados por fenômenos oceanográficos de meso e larga escala, em especial correntes oceânicas, que podem atuar como barreiras, corredores ou pontos de retenção larval (PARIS et al. 2005; DONAHUE et al. 2015). Essa influência é sugerida por Silva et al. (2018) para explicar a semelhança genética entre Ariocós da Colômbia e da Flórida, que seria atribuída à dispersão larval através do “corredor” criado pela corrente do Caribe e a corrente de Loop, transportando larvas desde o Caribe Colombiano até porção leste do Golfo do México. Dessa forma, a ação de correntes pode levar a maiores ou menores taxas de sobrevivência larval e recrutamento, a depender de sua ação afastando ou aproximando larvas de locais favoráveis ao assentamento (DONAHUE et al. 2015). A disponibilidade de habitats favoráveis desempenha um papel importante no sucesso do recrutamento. Larvas de *Lutjanus synagris* podem assentar em diferentes tipos de habitats, incluindo solos lamosos, arenosos e cobertos por cascalhos, além de recifes e áreas de vegetação marinha como algas e gramíneas (LINDEMAN et al. 2000; MIKULAS, 2008). Representantes da subfamília Lutjaninae assentam em ambientes recifais medindo entre 13 e 25 mm de comprimento padrão (D’ALESSANDRO et al. 2010). Assim como outros representantes da família Lutjanidae, o Ariocó apresenta crescimento lento e baixas taxas de mortalidade natural (REZENDE et al. 2003). Indivíduos adultos podem atingir até 65 cm de comprimento, e idades próximas a 20 anos (LUCKHURST et al. 2000; ASCHENBRENNER et al. 2017; LESSA et al. 2004).

3.3.1.2 Dieta

O Ariocó é considerado um predador carnívoro noturno, alimentando-se principalmente de itens associados ao substrato (FONSECA, 2009; JUARÉZ-CAMARGO et al. 2020). Os principais itens alimentares da espécie incluem camarões, caranguejos e outros peixes teleósteos, tanto na fase juvenil (SIERRA, 1997; FRANKS e VANDERKOOY, 2000), quanto na fase adulta (FONSECA, 2009; JUARÉZ-CAMARGO et al. 2020; BEGOSSI et al. 2011). Ao longo do crescimento, a importância relativa de cada um desses grupos tende a variar, de forma que peixes maiores consomem uma maior proporção de caranguejos e outros peixes, ao passo que juvenis consomem principalmente camarões (FONSECA, 2009). Sendo assim, crustáceos constituem o principal item alimentar na dieta, independente do estágio de vida. A dieta de *L. synagris* pode variar em função da estação climática e do local onde os indivíduos se encontram, mas em geral não há variação na dieta entre machos e fêmeas (JUÁREZ-CAMARGO et al. 2020; FONSECA, 2009).

3.3.1.3 Pesca e estoques

O Ariocó representa um importante recurso pesqueiro ao longo de toda a sua área de distribuição. Entre 1970 e 2016, a captura de *Lutjanus synagris* no Brasil cresceu 4 vezes, movimentando mais de U\$4,0 milhões (Sea Around Us, 2016). Esse aumento está fortemente relacionado à crescente importância pesqueira da espécie desde o final da década de 1970, em substituição a outras espécies de lutjanídeos que apresentaram declínios em suas capturas resultantes da forte pressão pesqueira sofrida em décadas anteriores (REZENDE et al. 2003). A espécie é considerada o lutjanídeo de maior importância pesqueira em locais como Cuba (CLARO et al. 2001; MANICKCHAND-DASS, 1987; AIKEN, 2001), a Reserva Marinha Extrativista de Corumbau (BARBOSA-FILHO et al. 2020) e o Banco de Abrolhos (FONSECA, 2009), sendo estes dois últimos localizados no sul do estado da Bahia.

Ao longo da costa brasileira, a pesca do Ariocó é feita principalmente pela frota artesanal de pequena escala, que se concentra na zona da plataforma continental (REZENDE et al. 2003; MESSIAS et al. 2019; BEGOSSI et al. 2012; BARBOSA-FILHO et al. 2020; SILVA-JÚNIOR, 2009). Diferentes petrechos são utilizados,

sendo o mais comum deles a linha de mão (PREVIERO e GASALLA, 2018; FONSECA, 2009; LESSA et al. 2004; OLAVO et al. 2005). Nas regiões sul e sudeste, apesar da espécie também ser capturada pela frota artesanal, lutjanídeos em geral não são considerados alvos principais dos pescadores, e as capturas tendem a ser pouco expressivas se comparadas a outras espécies e outras regiões brasileiras (ANDREOLI et al. 2014; FERREIRA et al. 2004; BEGOSSI et al. 2011; BEGOSSI et al. 2012). O tamanho médio de indivíduos capturados pode variar consideravelmente entre regiões brasileiras, como reportado por Begossi et al. (2011), onde indivíduos capturados em Maceió (AL) mediam 28 cm, em média, e aqueles capturados em Paraty e Bertioga (RJ e SP, respectivamente) mediam cerca de 40 cm.

A captura de *L. synagris* por pescadores pode ocorrer desde comprimentos pequenos, incluindo indivíduos jovens e abaixo do tamanho de primeira maturação (ASCHENBRENNER et al., 2017; BEGOSSI et al., 2011; CAVALCANTE et al., 2012; BEGOSSI et al. 2012). No Arquipélago de Abrolhos, pescadores afirmam que as melhores épocas para a pesca do Ariocó se concentram entre os meses de Junho a Agosto e de Dezembro a Fevereiro (PREVIERO e GASALLA, 2018). Esse período engloba a estação reprodutiva de *L. synagris*, o que sugere que muitas pescarias são direcionadas a agregações reprodutivas, devido à alta concentração de indivíduos nesses locais, o que gera um alto retorno para os pescadores. O direcionamento de pescarias a indivíduos jovens e agregações reprodutivas representam uma ameaça para a espécie e seus estoques, ao limitar sua capacidade de renovação. Evidências da sobrepesca do Ariocó na costa leste do Brasil foram reportadas já na última década (FRÉDOU et al. 2009; KLIPPEL et al. 2005), assim como em Cuba e em Honduras, mais recentemente (GUARDIA et al. 2018; CASTILLO e FUJIWARA, 2021). Na RESEX Corumbau, evidências de diminuição na abundância e tamanho de indivíduos capturados foram registradas a partir de entrevistas com pescadores, onde 52.3% dos entrevistados reportaram uma diminuição na captura de *L. synagris* em anos recentes, sendo este considerado um indício de sobrepesca (BARBOSA-FILHO et al. 2020). De maneira geral, dados recentes e precisos sobre a pesca e a situação dos estoques do Ariocó e de outros representantes da família Lutjanidae são escassos, especialmente em países em desenvolvimento, como é o caso do Brasil (AMORIM et al. 2018).

Alguns estudos se propuseram a identificar estoques de *Lutjanus synagris* ao longo de sua área de distribuição, utilizando principalmente técnicas genéticas. Esses incluem o trabalho de Silva et al. (2018), comparando espécimes do Brasil, Porto Rico, Colômbia, Golfo do México e Flórida; o de Karlsson et al. (2009), comparando populações do México e da Flórida; e os de Landínez-García et al. (2009) e de Canchong (2002), que utilizaram de técnicas genéticas e morfométricas, respectivamente, para identificar estoques do Ariocó na Colômbia. Todos esses trabalhos encontraram indícios da separação de estoques, sejam eles genotípicos ou fenotípicos. Dentre os principais fatores citados como causa para a diferenciação e separação de estoques encontradas está a ação de correntes oceânicas (que podem isolar ou conectar populações, independentemente da distância entre elas), e diferenças nas condições ambientais de cada região (SILVA et al. 2018).

O primeiro trabalho de identificação de estoques do Ariocó comparou a forma do corpo de indivíduos habitando diferentes locais nas costas central e norte da Colômbia, e registrou diferenças indicativas da separação de estoques, atribuída a diferenças na complexidade topográfica de cada local e ao isolamento ocasionado pela ação de correntes (CANCHONG, 2002). Também na Colômbia, mas numa região ao sul da estudada por Canchong (2002), evidências de divergência genética sugeriram a separação de dois estoques separados por 400km, sendo um localizado próximo ao Panamá e outro na região central da costa colombiana (LANDÍNEZ-GARCIA et al. 2009). Para os autores, essa separação reflete a ação de condições oceanográficas locais e de parâmetros de história de vida específicos a cada estoque, além de diferenças na plataforma continental entre as regiões (LANDÍNEZ-GARCIA et al. 2009).

No Golfo do México, dois estoques geneticamente distintos foram identificados: um ocupando a região noroeste e centro-norte do golfo, e um abrangendo a porção leste do golfo, além da região da Flórida banhada pelo Atlântico (KARLSSON et al. 2009). Uma das hipóteses dada pelos autores para essa heterogeneidade genética é que o estoque leste do Golfo receberia indivíduos provenientes do Mar do Caribe, transportados através das Correntes de Yucatán e de Loop, que contribuiriam para a diversidade de haplótipos de *L. synagris* nessa região. Essa hipótese foi apoiada também por Silva et al. (2018), ao encontrarem haplótipos comuns entre indivíduos da Flórida e da Colômbia, indicando algum nível de conectividade genética entre essas regiões. De maneira contrária, a população

brasileira de *L. synagris* se mostrou geneticamente distinta da Colômbia, sugerindo que a foz do Rio Amazonas pode atuar como uma barreira à passagem de indivíduos (SILVA et al. 2018). Ao longo da costa brasileira, os métodos empregados não detectaram diferenças genéticas, sugerindo se tratar de um único estoque genotípico, que se estende do estado do Amapá até o Espírito Santo, limite sul da amostragem (SILVA et al. 2018). Os autores atribuem essa homogeneidade ao grande tamanho populacional da espécie no Brasil, que a torna mais estável geneticamente; à alta capacidade de dispersão das larvas e ausência de barreiras geográficas que limitem essa dispersão; e ao processo recente de expansão demográfica da espécie na região, que teria se iniciado no último máximo glacial, e se reflete na baixa diversidade genética entre os indivíduos brasileiros analisados.

3.4 Grandes Ecossistemas Marinhos

O zoneamento dos oceanos em regiões menores, de diferentes escalas, é feito com o intuito de direcionar ações de pesquisa, monitoramento e manejo, com o objetivo central de direcionar essas ações de maneira mais eficiente e holística, e garantir a sustentabilidade a longo-prazo dos recursos marinhos. A delimitação de áreas correspondentes a Grandes Ecossistemas Marinhos (GEMs) se baseia na topografia, batimetria e produtividade dessas áreas, além das relações tróficas entre populações incluídas em suas fronteiras (SHERMAN e DUDA, 1999). Essas áreas englobam grandes extensões, de mais de 200.000km², e concentram a maior parte da produtividade dos oceanos ao incluírem os limites da Zona Econômica Exclusiva (ZEE) de nações costeiras (SHERMAN, 1991; SHERMAN e DUDA, 1999). A criação do sistema de GEMs está ligada à perspectiva ecossistêmica de manejo, que no contexto de estoques pesqueiros se baseia na sugestão de que o manejo deve considerar não apenas o estoque em si, como também seus competidores, predadores, presas, e a relação com o ambiente, a pesca, e as fontes de poluição presentes (SHERMAN e DUDA, 1999; HEMPEL, 1978). Sob essa perspectiva, as áreas definidas pelo sistema de GEMs são sugeridas como unidades de manejo (SHERMAN, 1991; ALEXANDER, 1993), e dados de captura de espécies e outras informações sobre a dinâmica pesqueira são comumente agrupados e reportados de acordo com essas áreas (p.ex. FAO, 2020; PAULY et al. 2020).

3.5 Ecorregiões Marinhas

As Ecorregiões Marinhas (EMs) são definidas por um sistema de zoneamento baseado em processos biogeográficos (SPALDING et al. 2007). As EMs servem como base para direcionar medidas de manejo e conservação de recursos marinhos, especificamente em águas costeiras e da plataforma continental (SPALDING et al. 2007). Assim como os GEMs, são também comumente utilizadas como base para agrupar e reportar dados de captura e estatística pesqueira (p.ex. PAULY et al. 2020). O conceito das EMs está incluído dentro de um sistema hierárquico desenvolvido por Spalding et al. (2007), que engloba ainda Reinos e Províncias marinhas, sendo as EMs a menor escala desse sistema, sendo, portanto, utilizadas para embasar medidas locais de manejo (SPALDING et al. 2007). A delimitação das EMs é muito baseada na composição homogênea de espécies, que por sua vez é influenciada por atributos oceanográficos e topográficos. Alguns agentes biogeográficos que definem as EMs incluem isolamento, ressurgência, aporte de nutrientes e de água doce, regimes de temperatura, correntes, complexidade batimétrica (SPALDING et al. 2007).

4 IDENTIFICATION OF WESTERN SOUTH ATLANTIC STOCKS OF THE LANE SNAPPER (*LUTJANUS SYNAGRIS*) FROM AN OTOLITH-BASED MULTI-PROXY APPROACH

Artigo submetido para publicação na revista ICES Journal of Marine Science.

Jéssica Borba Quintela Dos Santos; Cristiano Mazur Chiessi; Jonas Eloí de Vasconcelos Filho; Matheus Oliveira Freitas; Natan Silva Pereira; Stefano Crivellari; Beatrice Padovani Ferreira.

4.1 Introduction

Marine capture fisheries have grown considerably over the past 50 years (FAO, 2020). While wealthy nations may have been more prepared to deal with this increased fishing pressure and capable of sustainably managing their fisheries resources, the same may not be feasible for developing nations with limited management capacity, where fisheries management may not be seen as a priority (Worm & Branch, 2012; Costello & Ovando, 2019). To sustainably manage fisheries resources in these data-limited regions, essential steps include generating reliable information and assessing individual fish stocks at relevant geographical scales (FAO, 2020). One of the main requirements to ensure that assessments are accurate is that individual stock units are identified, and their geographical boundaries are determined (Begg *et al.*, 1999; Cadrin *et al.*, 2014b; Berger *et al.*, 2021). Because different stocks respond differently to fishing pressure and fisheries regulations, failure in identifying stock units may lead to poor management outcomes and increased risks of overfishing (Begg *et al.*, 1999).

In the Southwest Atlantic (SWA), data on stock structure and status are lacking for many commercially exploited species including snappers (Lutjanidae), which comprise a large share of annual catches from both artisanal and industrial fleets (Amorim *et al.*, 2019; Rezende *et al.*, 2003; Frédou *et al.*, 2006; Amorim *et al.*, 2018; Pauly *et al.*, 2020; Previero & Gasalla, 2018). Despite this lack of data and of management measures, Brazil occupies the second position among world snapper exporters (Cawthorne & Mariani, 2017). Snapper capture production in the SWA increased considerably throughout the 1970s and, in the 1980s, populations of some of the most targeted species started showing the first signs of collapse (Rezende *et al.*, 2003). As catches of other snappers dwindled, the Lane snapper (*Lutjanus*

synagris) started to gain notoriety among fishers and became an important fisheries resource (Rezende *et al.*, 2003). Total annual Lane snapper catches in Brazil rose from 1,180 tonnes in the early 1980s to an estimated 2,036 tonnes in 2007 (Pauly *et al.*, 2020; Freire *et al.*, 2014). Evidence of overexploitation started to accumulate in the mid-late 2000s, which included reductions in the abundance and in the size of individuals (Frédou *et al.*, 2009; Klippel *et al.*, 2005; Barbosa-Filho *et al.*, 2020).

The Lane snapper is a coastal species living in close association with the continental shelf, usually occupying the upper 50 m of the water column both in its larval and adult stages (Frédou & Ferreira, 2005; D'Alessandro *et al.*, 2010). Because of this pattern of habitat occupation, in the SWA the species is exposed to coastal processes which may act as barriers and therefore drivers of isolation within the population. These processes may include river discharges and consequent freshwater and sediment input, as well as the varying bathymetric and geomorphological conditions of the continental shelf. The direction of surface currents along the SWA coast may further contribute to spatial isolation between some areas (D'Agostini *et al.*, 2015). All these processes may act synergistically to separate the population into discrete stocks with different population dynamics and life history parameters.

Genetic techniques have unveiled evidence of stock separation within Lane snapper populations in the Gulf of Mexico and Colombia (Karlsson *et al.*, 2009; Landínez-García *et al.*, 2009). Yet, these techniques found no evidence of genetic differentiation along the SWA coast (Silva *et al.*, 2018). A similar pattern was found for other Lutjanidae species in the same area (e.g. *Ocyurus chrysurus*, Da-Silva *et al.*, 2015, Vasconcellos *et al.*, 2008; *Lutjanus purpureus*, Da-Silva *et al.*, 2016). In the context of fish stocks, genetic homogeneity does not necessarily equal homogeneity in terms of management, since gene flow may be sustained even in cases where minor larval exchange occurs between distinct stocks (Cadrin, 2010; Begg *et al.*, 1999). In these cases, phenotypic-based stock identification methods can be employed to look for differences undetectable by genetic techniques (Waldman, 2005).

Different approaches to stock identification were developed as new technologies emerged over the last decades. Because each method has advantages and disadvantages, mostly related to their sensitivity in detecting differences in a certain trait, a multidisciplinary approach is often recommended (Waldman, 2005;

Cadrin & Secor, 2009; Begg & Waldman, 1999). Otolith-based methods are advantageous due to the ease in collecting and storing samples, especially compared to other methods which require tissue preservation (i.e., genetic-based techniques) (Schade *et al.*, 2019). Otoliths are long-lived, metabolically-inert structures often regarded as natural archives, meaning that past environmental and climatic information, as well as the life history of an individual, are permanently stored (Campana & Neilson, 1985; Campana, 1999).

Otolith morphometrics and isotopic composition are widely used tools in stock identification and discrimination worldwide, employed either separately (e.g., Castonguay *et al.* 1991; Sadighzadeh *et al.* 2014; Correia *et al.* 2011; Ider *et al.* 2017) or combined (e.g., Neves *et al.* 2019; Schade *et al.* 2019). Shape variation between stocks has been attributed to differences in somatic and otolith growth rates, which in turn may arise from exposure to different temperature regimes, among other genetic and environmental factors (Campana & Casselman, 1993; Begg *et al.*, 2001; Vignon & Morat, 2010). Otolith isotopic composition is also regulated by a suite of factors which may be of environmental, physiological, or metabolic origin (Solomon *et al.*, 2006; Sturrock *et al.*, 2012). Since most elements deposited in otoliths reflect their concentrations in the surrounding seawater or in dietary items, quantifying and comparing isotopic compositions in otoliths of different regions may provide indication of whether individuals have lived in separate environments throughout most of their lives (Campana, 2005).

Environmental drivers of stock separation include variability in climatic and oceanographic conditions, hydrology, currents, productivity, and geomorphology, which influence the development of specific phenotypic traits associated with the physical environment (Warner, 1991). These environmental features may overlap with those used to define ocean areas of ecological and conservation importance, such as Large Marine Ecosystems (LMEs) and Marine Ecoregions (MEs) (Alexander, 1993; Sherman *et al.*, 2005; Spalding *et al.*, 2007). These concepts are considered frameworks upon which marine management and planning may be based and by which fisheries data are often grouped and reported (Sherman *et al.*, 2005; Spalding *et al.*, 2007; FAO, 2020; Pauly *et al.*, 2020; Palomares *et al.*, 2020). As such, they are often perceived and suggested as management units, and the boundaries of some fish stocks may indeed fit well within their geographical limits (Sherman, 1991; Biolé *et al.*, 2019).

Defining an appropriate spatial scale for stock assessments is essential to guide effective management decisions, and yet many stocks worldwide lack information on stock boundaries. As such, the identification of a pre-defined spatial scale which may be closer to reflecting the stock limits of a coastal species may facilitate such assessments in other data-limited fisheries with no prior information on stock structure. Here we test whether geographical limits of MEs and LMEs in the SWA are adequate proxies for identifying and estimating stock boundaries of *L. synagris*. Considering its ecology and distribution pattern along the coast, as well as current data gaps and fisheries management needs (Aschenbrenner *et al.*, 2017; Freitas *et al.*, 2014), the Lane snapper represents a good model to test this proposition. In the SWA, no stock identification study based on phenotypic methods has ever been carried out for the species, which makes its stock structure highly unknown. Considering that stock identification is the first step towards effective stock assessment and fisheries management, we employ a multidisciplinary approach based on otolith shape and isotopic composition to identify *L. synagris* stocks in the SWA, aiming to contribute to the management of this and other increasingly important fisheries resources.

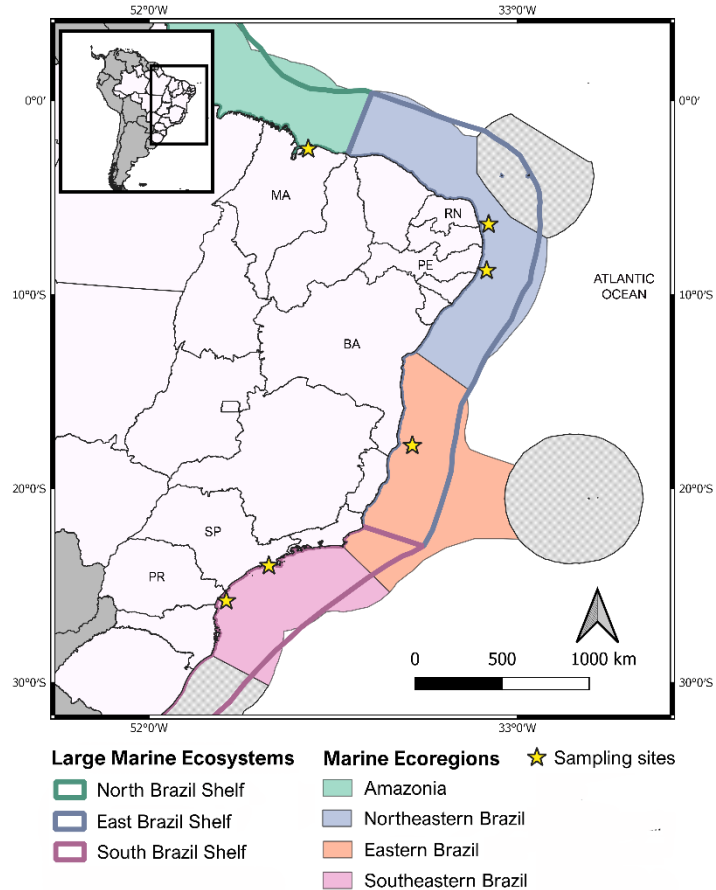
4.2 Materials and methods

4.2.1 Study area

The study area included six sites along the SWA coast, comprising four Marine Ecoregions (ME) and three Large Marine Ecosystems (LME) as per the limits proposed by Spalding *et al.* (2007) and Ekau & Knoppers (2003), respectively (figure 1). The choice of sampling sites was made considering important features that may influence the distribution and structure of potential Lane snapper stocks. Among these, the distribution of surface currents is one of the most important oceanographic features acting in the area. As the southern branch of the South Equatorial Current (S-SEC) meets the Brazilian continental margin at approximately 10°S, it splits originating the two predominant surface currents in the SWA: the North Brazil Current (NBC), which flows northwestward, and the Brazil Current (BC), which runs southward along Brazil's eastern coast. Concurrently, as the central branch of the

South Equatorial Current (C-SEC) flows through the area at latitudes 5°S-6°S, it splits into two other branches which also join the NBC (Da-Silveira *et al.* 1994).

Figure 1. Map of the study area. Oceanic grey-shaded areas represent Marine Ecoregions where *Lutjanus synagris* is not found and were therefore excluded from the sampling design.



On Brazil's northern coast, samples were collected off Maranhão state (MA), located within the Amazonia ME and the southernmost section of the North Brazil Shelf (NBS) LME. Specimens in this area are exposed to a high freshwater input represented by the outflow of large rivers, and to the highest average temperatures recorded in the study area. The continental shelf is wide, reaching as far as 350km, oligotrophic, and characterized by a seabed formed by a combination of mud, sand, and gravel (Knoppers *et al.* 1999; Isaac & Ferrari, 2017). Significant reef formations exist, which include the Manuel Luís and Amazon reefs.

Samples from the East Brazil Shelf (EBS) LME were collected at three sites: Rio Grande do Norte (RN) and Pernambuco (PE) states, which belong to the Northeastern Brazil ME, and in the southern portion of Bahia (BA) state, which belongs to the Eastern Brazil ME. The continental shelf in this LME is mostly narrow,

averaging 20-50 km, but it may reach as little as 8 km at the point where the continental margin is constantly eroded by the S-SEC, and up to 245km in its southernmost limit, at the Abrolhos reef bank (Knoppers *et al.* 1999). The EBS receives minimal input from freshwater systems compared to other LMEs. As a result, its seabed is largely formed by carbonate sediments and characterized by a low primary production (Milliman, 1975). The RN sampling site, at its eastern coast, marks the start of the extensive coral reef formations found along the coast of the EBS. This site is characterized by the occurrence of eddies and is under the direct impact of the C-SEC (Krelling *et al.*, 2020). The PE sampling site is under the influence of the northward flow of the NBC and is home to Brazil's largest Marine Protected Area, which includes no-take zones and the first reef recovery zone in northeastern Brazil.

Further to the south of the EBS, the BA sampling site comprises a mosaic of benthic habitats, including extensive mangroves and the largest coral reefs and rhodolith beds in the South Atlantic, in the Abrolhos Marine National Park (ABMNP) (Bastos *et al.*, 2013; Moura *et al.*, 2013). Small-scale reef fisheries predominate across the region (Costa *et al.*, 2003). The area between the ABMNP up to Cape São Tomé, which marks the southernmost limit of the EBS, is characterized by a higher primary production compared to the rest of the EBS, mainly due to the higher freshwater input and upwelling cells characterized by seasonal intrusions of South Atlantic Central Water (SACW) (Knoppers *et al.*, 1999).

Lastly, the South Brazil Shelf (SBS) LME and Southeastern Brazil ME, where specimens were collected at São Paulo (SP) and Paraná (PR) states, mark the southernmost limit of the Lane snapper distribution. In this area, the continental shelf is generally wide, extending to as much as 200 km, and includes the deepest shelf breaks of the Brazilian coast, at 100-160 m (Knoppers *et al.*, 1999). Areas closer to the coast may be influenced by continental freshwater discharge. Important oceanographic features include the seasonal intrusion of the SACW in the shallow tropical waters of the continental shelf. Additionally, temperatures in the region are considerably lower than in other parts of the coast, especially during winter.

4.2.2 Specimen collection and processing

Lane snapper specimens were collected by artisanal fishers or obtained at fisheries landing sites from November 2019 to December 2020. Specimens were measured for total length, fork length and standard length to the nearest mm, weighed for total weight to the nearest mg using a hanging weighing scale and, whenever possible, sexed based on the macroscopic aspect of gonads as described by Freitas *et al.*, 2014. Each specimen had its pair of sagittal otoliths removed, cleansed of adhering tissue, and stored for future processing. For otolith shape analysis, 125 unbroken right sagittal otoliths were used (table 1). Otoliths were photographed with the *sulcus acusticus* facing down and the *rostrum* pointing to the left of the observer, using a Leica MC190 HD camera coupled to a Leica S9D stereo microscope.

For otolith isotopic composition analysis, a subsample of 15 right sagittal otoliths was selected from each sampling site. For localities with less than 15 samples, the maximum number available was used (table 1). Otoliths were cleaned through a 15-minute sonication and triple-rinsed with deionized water. Clean samples were oven-dried at 60°C for 6 hours. Otoliths were ground to a fine powder using an agate mortar and pestle and stored in dry Eppendorf tubes. All instruments were rinsed with ethanol in-between samples to avoid cross-contamination. Powdered samples were sent to the Paleoceanography and Paleoclimatology Laboratory of the School of Arts, Sciences and Humanities at the University of São Paulo (Brazil), where otolith $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{18}\text{O}$ isotopic compositions were determined using a Thermo™ MAT253 isotope ratio mass spectrometer (IRMS) coupled with a Thermo™ Kiel IV carbonate preparation device. The details on the laboratory analytical setup and performance are described in Crivellari *et al.*, (2021). The IRMS measures the isotopic composition of the CO_2 developed by the reaction between the sample carbonate and orthophosphoric acid at 70°C. Measurements were calibrated against repeated measurements of the SHP2L reference material which is used as internal working standard (Crivellari *et al.*, 2021). SHP2L is in turn calibrated against the international reference material NBS19 and values are anchored to the Vienna Pee Dee Belemnite (VPDB) scale. Analytical precision was better than $\pm 0.033\text{‰}$ for $\delta^{13}\text{C}$ and $\pm 0.062\text{‰}$ for $\delta^{18}\text{O}$ ($\pm 1\text{ s}$, $n = 30$).

Table 1. Number of samples used in each stock identification method by sampling site, Marine Ecoregion (ME) and Large Marine Ecosystem (LME). Total length (TL) values are presented as mean $\pm$ standard deviation (min. – max.).

LME	ME	SITE	Otolith shape (N)	TL (cm)	Otolith isotopic composition (N)	TL (cm)
North Brazil Shelf	Amazonia	MA	28	30.3 ± 2.63 (26 – 38)	15	29.5 ± 1.78 (26 – 32.6)
East Brazil Shelf	Northeastern Brasil	RN	38	31.2 ± 3.51 (21 – 39.5)	15	29.9 ± 1.73 (27 – 32.5)
		PE	24	24.8 ± 1.69 (22 – 28)	15	26.4 ± 1.21 (24.2 – 29)
	Eastern Brazil	BA	19	27.8 ± 4.84 (21.3 – 37.8)	15	28.3 ± 4.13 (23 – 35.4)
South Brazil Shelf	Southeastern Brazil	SP	5	23.2 ± 1.79 (20.0 – 24.1)	3	24 ± 0.10 (23.9 – 24.1)
		PR	11	30.69 ± 5.73 (21.8 – 39)	10	29.8 ± 4.11 (21.8 – 34.5)
Total			125		73	

4.2.3 Statistical analyses

For otolith shape analysis, images were converted to binary, and outlines were traced and converted into x and y coordinates. An Elliptical Fourier Analysis was carried out to decompose coordinates into harmonics, with four coefficients per harmonic (a_n , b_n , c_n , d_n) and a total of eight harmonics. This analysis was performed in the R environment, using the functions available in the *Momocs* package (R Core Team, 2020; Bonhomme *et al.*, 2014). The first three coefficients of the first harmonic are consumed during the normalization process and were therefore excluded from subsequent steps. Therefore, 29 coefficients were assigned to each sample, one from the first harmonic, and four from the remaining seven harmonics. A Principal Component Analysis was performed based on these coefficients to reduce the number of dimensions and summarize the observed variability in otolith shape. A cumulative variance curve was plotted to identify and select the Principal Components (PCs) that explained approximately 90% of the observed variance.

A Multivariate Analysis of Variance (MANOVA) with a Lawley-Hotelling t^2 -test was used to test for significant differences in PCs between localities at each of the three spatial scales (sampling site, ME and LME). Lastly, a Univariate Analysis of Variance (ANOVA) together with a post-hoc Tukey test was carried out to identify which of the selected PCs varied significantly between groups and which pairs of localities contributed to the significant differences found. To minimize the influence of confounding factors on otolith shape results, only right otoliths from individuals of similar size ranges collected during a 1-year period were used. The influence of sex in otolith shape was tested through a MANOVA.

For otolith isotopic composition analysis, $\delta^{18}\text{O}$ and $\delta^{13}\text{C}$ isotopic signatures were tested for normality through the Shapiro-Wilk test, and later compared through an ANOVA or Kruskal-Wallis to identify spatial differences in isotopic composition at the three spatial scales. A post-hoc test was then performed to identify which pairs of localities differed from each other. The Tukey HSD test was used as the post-hoc after ANOVA, while the Wilcoxon rank sum test with a Bonferroni adjustment for multiple comparisons was used as the post-hoc for the Kruskal-Wallis test. These steps were also performed in the R Environment (R Core Team, 2020). Afterwards, a Quadratic Function Discriminant Analysis (QFDA) was carried out to classify the observations into sampling sites, MEs and LMEs based on $\delta^{18}\text{O}$ and $\delta^{13}\text{C}$ isotopic signatures using the MYSTAT 12 software. For all statistical analyses, results were considered significant when $p < 0.05$.

4.3 Results

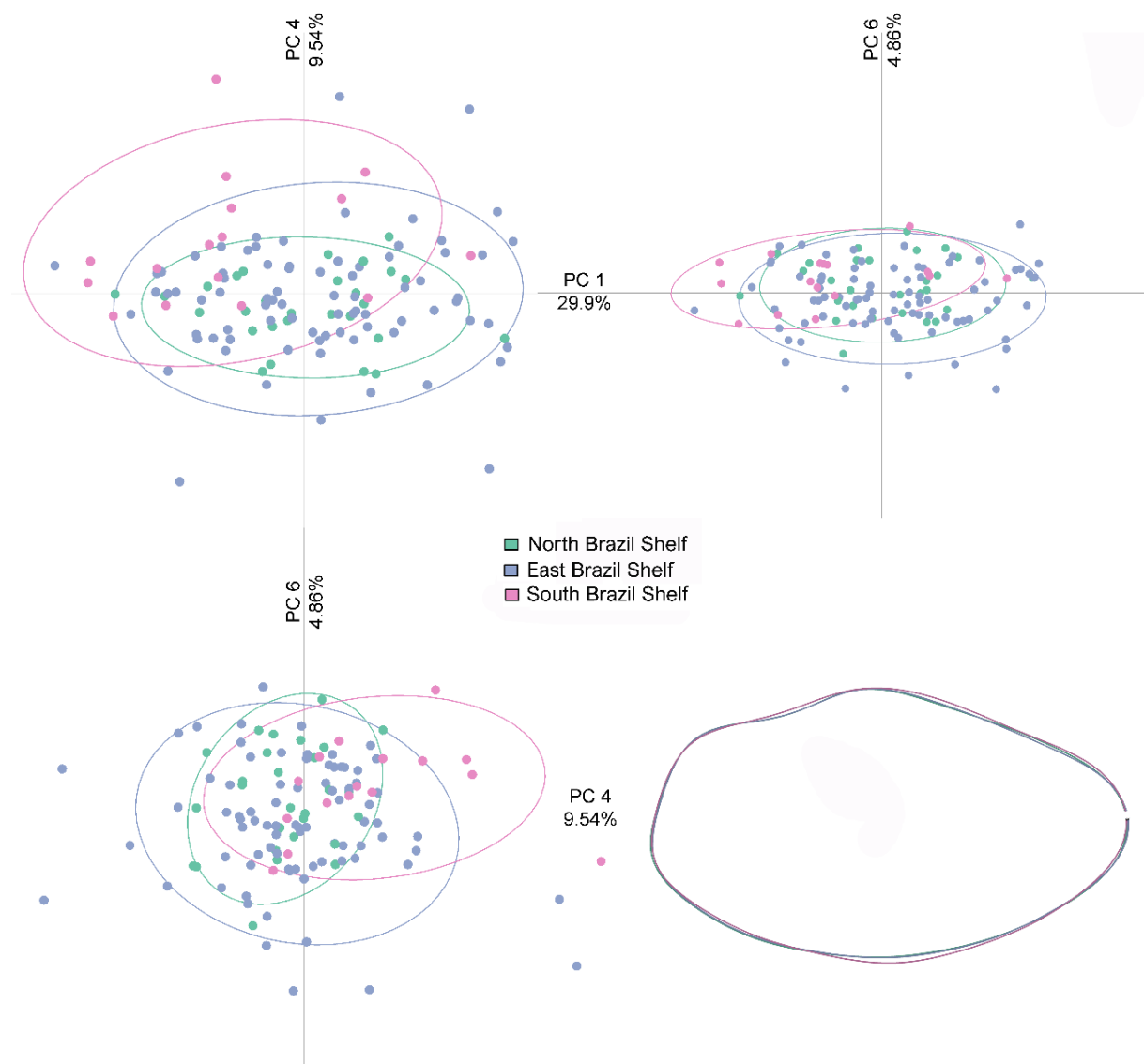
4.3.1 *Otolith shape*

The comparison of otolith outlines between localities pointed to significant differences at all three spatial scales, between sampling sites (MANOVA, Hotelling-Lawley's T^2 -test = 1.57, Df = 5, $p = 0.00$), Marine Ecoregions (MEs; MANOVA, Hotelling-Lawley's T^2 -test = 1.18, Df = 3, $p = 0.00$) and Large Marine Ecosystems (LMEs; MANOVA, Hotelling-Lawley's T^2 -test = 0.73, Df = 2, $p = 0.00$). The first 10 Principal Components (PCs) explained 89.5% of the observed variance and were therefore the only PCs considered in subsequent comparisons and discussions. No

sex-based differences in otolith shape were found (MANOVA, Hotelling-Lawley's T^2 -test = 0.14, Df = 2, p = 0.75).

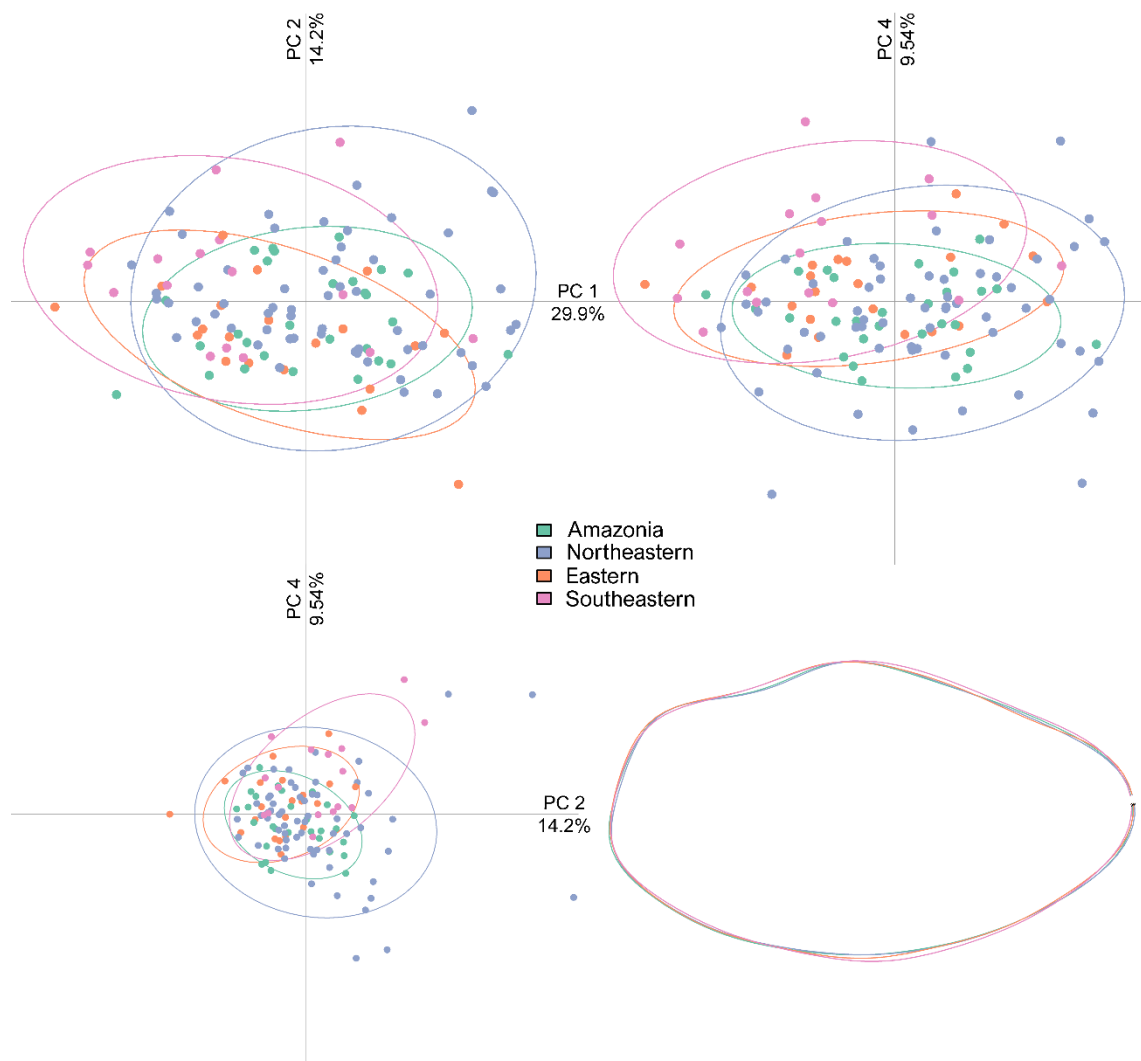
Differences between LMEs were detected by PCs 1 (p = 0.01), 4 (p = 0.00), 6 (p = 0.03) and 9 (p = 0.00). While the NBS and EBS differed only in relation to one PC (PC9), the SBS differed from the EBS according to PCs 1 and 4, and from the NBS according to PCs 4 and 9 (table 2). The pairwise Tukey test did not identify which pair of LMEs contributed to the significant difference found in relation to PC6. Dispersion values with a 95% confidence interval ellipse for the first three significant PCs are shown in figure 2, together with the mean shape of all LMEs.

Figure 2. Results from the Principal Component analysis by Large Marine Ecosystem according to the first three significant Principal Components.



At the ME spatial scale, significant differences were detected by PCs 1 ($p = 0.00$), 2 ($p = 0.01$), 4 ($p = 0.00$), 6 ($p = 0.01$), 8 ($p = 0.02$) and 9 ($p = 0.00$). All pairs of ecoregions differed significantly according to at least one PC (table 2). Dispersion values with a 95% confidence interval ellipse for the first three significant PCs are shown in figure 3, together with the mean shape of all MEs.

Figure 3. Principal Component Analysis for Marine Ecoregions according to the first three significant Principal Components, and mean shape of each Marine Ecoregion.



Lastly, between individual sampling sites, significant differences were observed for seven out of the ten PCs (PC1, $p = 0.00$; PC2, $p = 0.00$; PC3, $p = 0.04$; PC4, $p = 0.00$; PC6, $p = 0.01$; PC8, $p = 0.04$; and PC9, $p = 0.00$). Although PC3 indicated a significant difference in shape, the pairwise comparison performed through the Tukey

test could not identify which pair of sampling sites contributed to this difference (table 2).

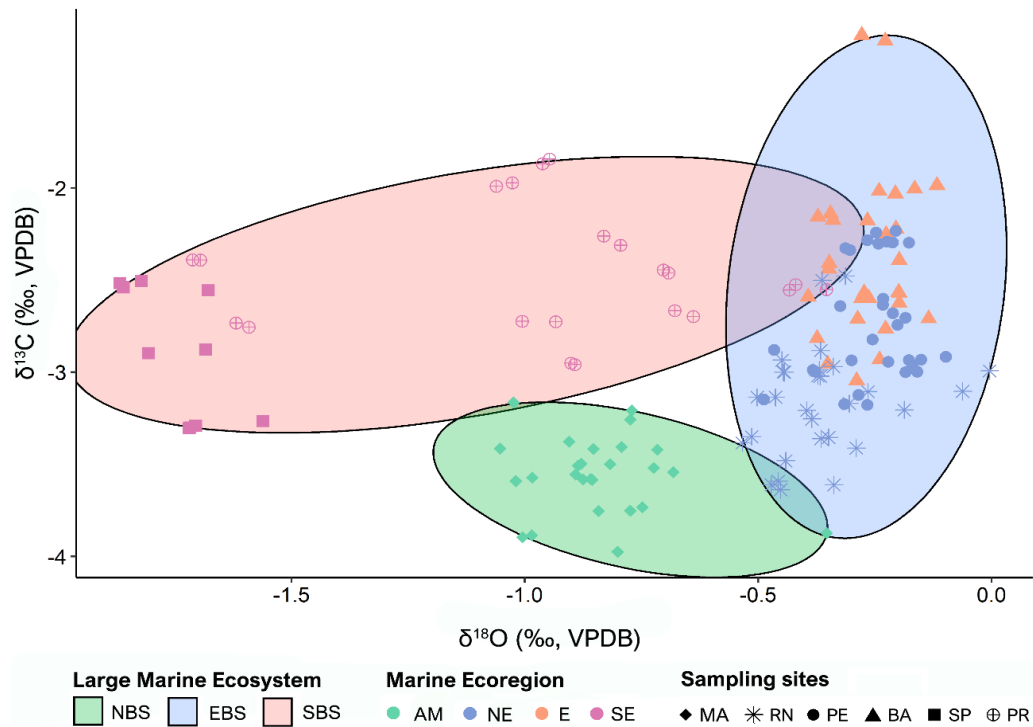
Table 2. ANOVA results for differences in otolith shape between Large Marine Ecosystems, Marine Ecoregions, and sampling sites according to significant principal components. P-values are presented in parentheses. NBS – North Brazil Shelf; EBS – East Brazil Shelf; SBS – South Brazil Shelf; AM – Amazonia; NE – Northeastern Brazil; E – Eastern Brazil; SE – Southeastern Brazil.

Large Marine Ecosystems						
	NBS		EBS		SBS	
NBS	-					
EBS	PC9 (0.00)		-			
SBS	PC4 (0.00)		PC1 (0.01)		-	
	PC9 (0.00)		PC4 (0.00)			
Marine Ecoregions						
	AM		NE		E	
AM	-					
NE	PC9 (0.01)		-			
E	PC6 (0.03)		PC2 (0.01)		-	
	PC9 (0.00)		PC8 (0.03)			
SE	PC4 (0.00)		PC1 (0.00)		PC6 (0.02)	
	PC9 (0.00)		PC4 (0.00)			-
Sampling sites						
	MA	RN	PE	BA	SP	PR
MA	-					
RN	ns	-				
PE	ns	ns	-			
BA	PC9 (0.01)	ns	PC2 (0.00)	-		
			PC8 (0.03)			
SP	PC9 (0.00)	PC1 (0.01)	PC1 (0.04)	ns	-	
PR	PC4 (0.03)	PC4 (0.02)	ns	PC6 (0.01)	ns	-
	PC9 (0.03)					

4.3.2 Otolith isotopic composition

Otolith carbon isotopic composition ranged from -3.975‰ to -1.169‰ VPDB, while oxygen varied between -1.868‰ and -0.004‰ VPDB (Supplementary Material 1; figure 4). Significant differences in the isotopic ratios of both elements were found between localities along the SWA coast at the sampling site, ME, and LME levels (ANOVA and Kruskal-Wallis; $p = 0.00$ in all cases).

Figure 4. Standard ellipses with a 95%-confidence interval for stable oxygen ($\delta^{18}\text{O}$) and carbon ($\delta^{13}\text{C}$) isotopic signatures among localities. NBS – North Brazil Shelf; EBS – East Brazil Shelf; SBS – South Brazil Shelf. AM – Amazonia, NE – Northeastern Brazil; E – Eastern Brazil; SE – Southeastern Brazil.



Otolith $\delta^{13}\text{C}$ values exhibited a normal distribution (Shapiro-Wilk, $p = 0.09$) and were analyzed through an ANOVA. A latitudinal gradient was observed along most of the coast, with $\delta^{13}\text{C}$ values increasing in a north-to-south direction (fig. 5). Samples from the northern SWA coast (NBS LME/ AM ME/ MA site) yielded the lowest carbon isotopic signatures, which differed significantly ($p=0.00$) from other localities at all three spatial scales (table 3). A considerable overlap was only observed in relation to the RN site, albeit not sufficient to characterize them as statistically similar. At the LME scale, the eastern and southeastern coasts produced similar carbon isotopic signatures (EBS vs SBS LMEs, $p=0.22$). At the ME scale, however, this similarity was limited to the Eastern and Southeastern Brazil MEs ($p=0.07$), as the Northeastern Brazil ME was significantly different from both ($p=0.00$). At the sampling site level, no clear overall pattern was seen. While the SP site (Southeastern Brazil ME) produced similar values to the RN and PE sites of Northeastern Brazil ME ($p=0.26$ and $p=0.68$, respectively), the carbon isotopic composition of PR samples were similar to the PE (Northeastern Brazil ME) and BA (Eastern Brazil ME) sites ($p=0.07$ and $p=0.92$, respectively). Significant differences in $\delta^{13}\text{C}$ were found

between sites within the eastern coast (RN vs PE, RN vs BA, PE vs BA, $p=0.00$ in all cases).

Figure 5. Otolith stable carbon isotopic composition among Large Marine Ecosystems (LMEs), Marine Ecoregions and sampling sites.

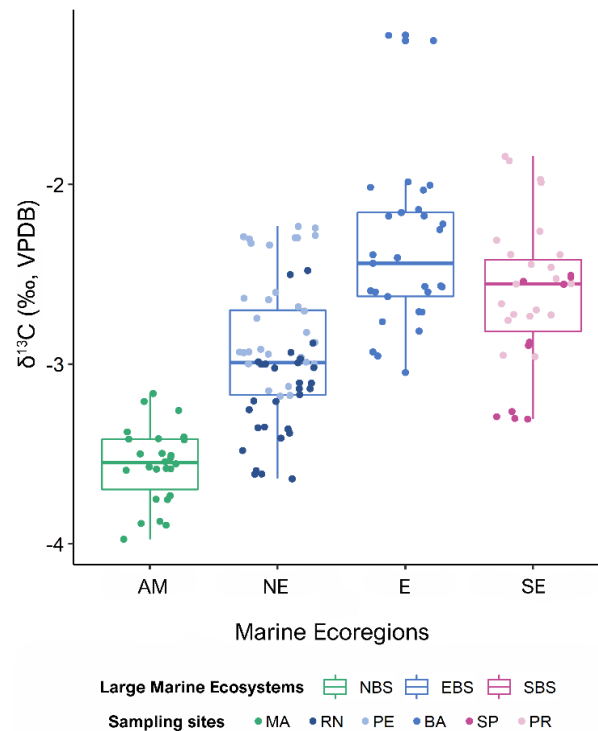


Table 3. Tukey pairwise comparison of otolith $\delta^{13}\text{C}$ composition between Large Marine Ecosystems, Marine Ecoregions and sampling sites. NBS – North Brazil Shelf; EBS – East Brazil Shelf; SBS – South Brazil Shelf; AM – Amazonia; NE – Northeastern Brazil; E – Eastern Brazil; SE – Southeastern Brazil. Significant p-values are highlighted in bold.

Large Marine Ecosystems						
	NBS		EBS		SBS	
NBS	-					
EBS	0.00		-			
SBS	0.00		0.221		-	
Marine Ecoregions						
	AM		NE		E	SE
AM	-					
NE	0.00		-			
E	0.00		0.00		-	
SE	0.00		0.00		0.07	-
Sampling sites						
	MA	RN	PE	BA	SP	PR
MA	-					
RN	0.00	-				

PE	0.00	0.00	-			
BA	0.00	0.00	0.00	-		
SP	0.00	0.26	0.68	0.00	-	
PR	0.00	0.00	0.07	0.92	0.01	-

Oxygen isotopic values exhibited a non-normal distribution (Shapiro-Wilk; $p < 0.05$) and were analyzed through a Kruskal-Wallis. Pairwise comparisons revealed differences between all pairs of LMEs (table 4). Zooming in on the ME scale, the Amazonia differed from the Northeastern and Eastern Brazil MEs ($p = 0.00$ in both cases, table 4), but these two adjacent MEs did not differ between themselves ($p = 0.61$). All other pairwise comparisons yielded significant differences, except for the two farthestmost MEs, the Amazonia and the Southeastern Brazil MEs ($p = 0.99$). Pairwise comparisons between individual sampling sites revealed differences among sites located within the EBS LME and Northeastern Brazil ME, as otolith oxygen composition varied significantly between the RN site and both the PE and BA sites ($p = 0.00$ in both cases). Contrarily, $\delta^{18}\text{O}$ were similar among PE and BA samples ($p = 0.99$). Overall, RN samples were significantly enriched in $\delta^{18}\text{O}$ compared to MA, SP and PR samples (Amazonia and Southeastern Brazil MEs, respectively; $p = 0.00$), but were depleted of $\delta^{18}\text{O}$ compared to BA and PE samples (Eastern and Northeastern Brazil ME, respectively; $p = 0.00$). At the SBS LME/ Southeastern Brazil ME, a striking difference between sampling sites (SP and PR) was detected for $\delta^{18}\text{O}$ values ($p = 0.00$), which was caused by differences among sites (SP and PR) and also individual samples within the PR site. Examination of the exact location within those sites revealed that all samples from the SP site and two samples from the PR sites were from areas under high estuarine influence (Santos and Paranaguá bays, respectively), while the remaining samples were from fisheries operating at more offshore areas. Samples were then regrouped into SE 1 (estuarine) and SE 2 (marine) (Figure 6).

Figure 6. Distribution of otolith $\delta^{18}\text{O}$ isotopic signatures among Large Marine Ecosystems, Marine Ecoregions, and sampling sites. The SE 1 group includes samples from the SP site along with two samples from the PR site. The SE 2 group comprises the remaining PR samples.

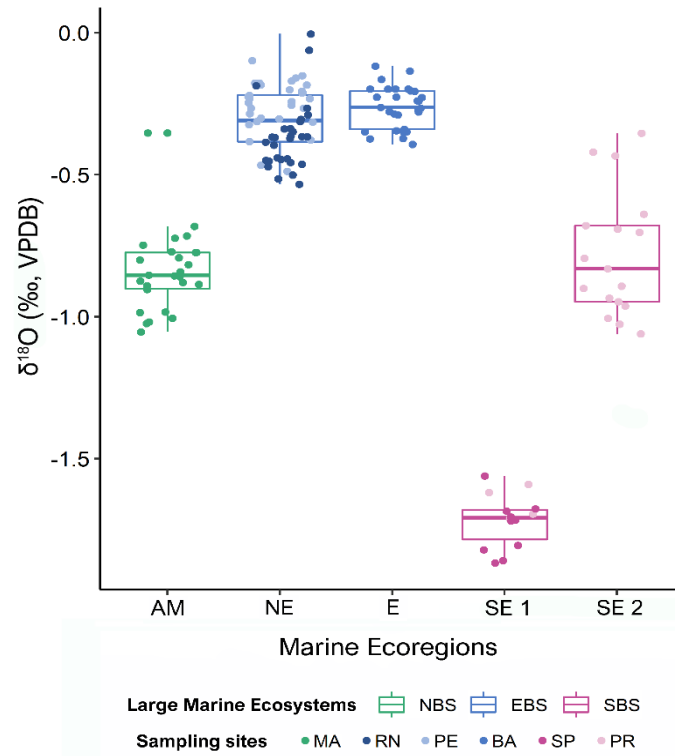


Table 4. Wilcoxon rank sum test pairwise comparison of otolith $\delta^{18}\text{O}$ composition between Large Marine Ecosystems, Marine Ecoregions, and sampling sites. NBS – North Brazil Shelf; EBS – East Brazil Shelf; SBS – South Brazil Shelf; AM – Amazonia; NE – Northeastern Brazil; E – Eastern Brazil; SE – Southeastern Brazil. Significant p-values are highlighted in bold.

Large Marine Ecosystems						
	NBS		EBS		SBS	
NBS	-					
EBS	0.00		-			
SBS	0.03		0.00		-	
Marine Ecoregions						
	AM		NE		E	
AM	-					
NE	0.00		-			
E	0.00		0.36		-	
SE	0.06		0.00		0.00	
					-	
Sampling sites						
	MA	RN	PE	BA	SP	PR
MA	-					
RN	0.00	-				
PE	0.00	0.00	-			
BA	0.00	0.00	0.99	-		
SP	0.00	0.00	0.00	0.00	-	
PR	0.99	0.00	0.00	0.00	0.00	-

Overall, the QFDA was able to successfully discriminate between localities, especially when considering both $\delta^{18}\text{O}$ and $\delta^{13}\text{C}$ values together. Classification success was lower at all spatial scales when only $\delta^{13}\text{C}$ values were included, and slightly higher when considering only $\delta^{18}\text{O}$ values (Supplementary Material 2). The highest accuracy was obtained using both $\delta^{18}\text{O}$ and $\delta^{13}\text{C}$ at the LME spatial scale, with a 97% cumulative percentage of correct classifications (table 5). Only four misclassifications occurred, in which NBS and SBS samples were placed in the EBS group. At the ME and sampling site scales, total correct classification percentages were 81% and 71%, respectively. Misclassifications at the ME scale were mostly between the Northeastern and Eastern Brazil MEs, as well as the same four samples from the northern and southern coasts which were classified into the Northeastern Brazil ME (table 6). At the sampling site scale, most misclassifications occurred between consecutive sites (MA and RN; RN and PE; PE and BA; PR and SP; table 7).

Table 5. Jackknifed Classification Matrix of the quadratic function discriminant analysis based on $\delta^{18}\text{O}$ and $\delta^{13}\text{C}$ values for Large Marine Ecosystems. Values highlighted in bold represent the number of samples classified into their correct locations. NBS – North Brazil Shelf; EBS – East Brazil Shelf; SBS – South Brazil Shelf. Wilks's Lambda = 0.049; Approx. F-ratio = 166.15, p-value=0.000.

		Predicted location			%correct
		NBS	EBS	SBS	
Real location	NBS	25	1	0	96
	EBS	0	89	0	100
	SBS	0	3	28	90
Total		25	93	28	97

Table 6. Jackknifed Classification Matrix of the quadratic function discriminant analysis based on $\delta^{18}\text{O}$ and $\delta^{13}\text{C}$ values for Marine Ecoregions. Values highlighted in bold represent the number of samples classified into their correct locations. AM – Amazonia; NE – Northeastern Brazil; E – Eastern; SE – Southeastern Brazil. Wilks's Lambda = 0.036; Approx. F-ratio= 149, p-value=0.000.

		Predicted location				%correct
		AM	NE	E	SE	
Real location	AM	25	1	0	0	96
	NE	0	50	10	0	83
	E	0	14	15	0	52
	SE	0	3	0	28	90
Total		25	68	25	28	81

Table 7. Jackknifed Classification Matrix of the quadratic function discriminant analysis based on $\delta^{18}\text{O}$ and $\delta^{13}\text{C}$ values for sampling sites. Values highlighted in bold represent the number of samples classified into their correct locations. Wilks's Lambda= 0.027; Approx. F-ratio=115; p-value=0.000.

		Predicted location						%correct
		MA	RN	PE	BA	SP	PR	
Real location	MA	25	1	0	0	0	0	96
	RN	0	25	2	2	0	0	86
	PE	0	7	15	9	0	0	48
	BA	0	2	12	15	0	0	52
	SP	0	0	0	0	9	1	90
	PR	0	0	3	0	3	15	71
Total		25	35	32	26	12	16	71

4.4 Discussion

The spatial heterogeneity evidenced by both otolith-based identification methods reveals the existence of distinct Lane snapper stocks along the SWA coast. These results contrast to previous genetic-based studies which pointed to a significant homogeneity in the area (Silva *et al.*, 2018). Discrepancies between genotypic and phenotypic-based methods are possible when even a minimal gene flow exists between separate stocks, which is enough to cause genetic homogenization (Cadrin, 2010; DeVries *et al.*, 2002). Despite genetic mixing, exposure to different environmental conditions and even a partial reproductive isolation may be sufficient to separate the population into discrete phenotypic stocks (Cadrin, 2010). This study is the first to use both otolith shape and isotopic composition in the stock identification of snappers in the SWA. The results found here could indicate that other Lutjanidae populations in the area may also be composed of distinct stock units, despite existing evidence of genetic homogeneity (e.g., *Ocyurus chrysurus* and *Lutjanus purpureus*, Da-Silva *et al.*, 2015, Da-Silva *et al.*, 2016, Silva *et al.*, 2018). In addition to this study, phenotypic evidence of stock separation in SWA snappers has also been obtained for *O. chrysurus* based on body morphometrics (Vasconcellos *et al.*, 2008).

4.4.1 Otolith shape

An important point pertaining to otolith shape results is that discrimination between localities was often detected by high-order, low-variance Principal Components (PCs). This was the case of the NBS LME/ Amazonia ME/ MA site

samples, for instance, which differed from other localities mostly in relation to PC9. Although high-order, low-variance PCs explain very little of the observed variance, they may often have a higher discriminatory power than low-order, high-variance ones (Jolliffe, 2002). While differences in the latter indicate that the variability in shape is related to the overall otolith shape, variability in the former suggests finer differences in specific areas of the otolith. For instance, at the LME scale, the EBS and NBS varied according to PC9, which indicates a subtle but significant difference in otolith shape. Contrastingly, EBS samples differed from those of the SBS in relation to three PCs, including a low-order one (PC1), indicating there is also variability in the overall otolith shape.

Both genetic and environmental factors affect otolith shape variability, and much attention has been given to assessing the relative contribution of each (Vignon & Morat, 2010; Sadighzadeh *et al.*, 2014; Berg *et al.*, 2018). Because the SWA Lane snapper population is genetically homogeneous (Silva *et al.*, 2018), contrasting environmental conditions along the coast are likely the main drivers of the otolith shape variability detected here. Several studies state that somatic and otolith growth rates are the main determinants of otolith shape, and because growth rates are directly affected by environmental conditions, shape variability may help identifying individuals living under different environmental conditions (Campana & Casselman, 1993, Stransky *et al.*, 2008, Begg *et al.*, 2001). Growth rate variability has also been linked to differential prey availability, which has been reported for Lane snappers (Begg *et al.*, 2001; D'Alessandro *et al.*, 2010). Moreover, differential fishing effort can lead to the selection of specific size classes and favor the predominance of either faster- or slower-growing individuals (Ricker, 1981). Lane snappers are heavily targeted in Northern and Northeastern Brazil (Rezende *et al.*, 2003; Freitas *et al.*, 2014; Aschenbrenner *et al.*, 2017), where their abundances are higher, but are not considered important commercial fishery targets in the Southeastern coast (M.O. Freitas, pers. obs.), a difference which could further contribute to growth rate and, consequently, otolith shape variability.

4.4.2 Otolith isotopic composition

Isotopic analyses were based on whole-otolith samples and therefore represent an average of an individual's entire life. As such, they provide a general indication of spatial isolation by showcasing whether individuals have spent most of their lives in significantly different environments. Even if stock mixing briefly occurs at some point in time, the average composition would still be enough to separate stocks, since the amount of carbonate material incorporated during mixing would be minimal compared to the material previously deposited (Kerr & Campana, 2014).

Otolith carbon isotopic signature is often challenging to interpret due to its dual regulation by metabolic and environmental conditions, reflecting carbon content in dietary items and ambient seawater (Kalish, 1991; Solomon *et al.*, 2006; Tohse & Mugiya, 2008). Higher $\delta^{13}\text{C}$ in otoliths is often associated with a lower metabolic rate, which in turn may be associated with a fish's older age and/or exposure to lower temperatures (Kalish, 1991). Additionally, differences in prey availability across areas may lead to site-specific differences in otolith $\delta^{13}\text{C}$. For *L. synagris*, spatial variability in diet and $\delta^{13}\text{C}$ signature has been reported for adult individuals, which is linked to variability in the diversity of prey such as crustaceans and other epibenthic and demersal taxa (Juaréz-Camargo *et al.*, 2020; Pimentel & Joyeux, 2010). Because the community of bottom-dwelling taxa varies according to the predominant substrate type, the different sea bottoms found along the SWA coast may lead to different prey availability for Lane snappers, which may thus be reflected in the contrasting carbon isotopic signatures. Regarding direct environmental influence, $\delta^{13}\text{C}$ may vary according to temperature, salinity, and DIC content in seawater (Elsdon & Gillanders, 2002; Solomon *et al.*, 2006). As such, the lower $\delta^{13}\text{C}$ values in the NBS and the higher $\delta^{13}\text{C}$ values in the SBS may reflect higher and lower temperatures, respectively.

Regarding $\delta^{18}\text{O}$, the latitudinal gradient found in the present study does not behave according to the one predicted for open-ocean areas (i.e., $\delta^{18}\text{O}$ values increasing southwards). Instead, $\delta^{18}\text{O}$ results reflect the influence of coastal features, which was expected considering the Lane snapper's close association to the continental shelf. $\delta^{18}\text{O}$ values can be interpreted based on variations in salinity and temperature, with a general trend of decreasing $\delta^{18}\text{O}$ in higher temperatures and lower salinities, and vice-versa (Elsdon & Gillanders, 2002). Since oxygen deposition

in otoliths occurs in near equilibrium with seawater, it provides direct insight into the different environmental conditions individuals are exposed to (Kalish, 1991). Highest $\delta^{18}\text{O}$ values were found in individuals of the EBS LME, which are likely associated with the high salinities characteristic of this LME, reflecting the high salinity of the S-SEC (Da-Silveira, 1994), as well as the absence of major freshwater input compared to other LMEs. Contrarily, the lower $\delta^{18}\text{O}$ values in individuals of the NBS LME may reflect both the low salinity resulting from the freshwater influence in the north Amazonian shelf, and the high sea surface temperatures recorded in the area.

As whole otoliths integrate an individual's entire life and thus encompass ontogenetic movements, samples were taken from individuals of similar sizes in order to maintain homogeneity. Even so, individual variation may occur and some individuals may remain more time in inshore or offshore areas. Within the SBS LME/ Southeastern Brazil ME, a strong heterogeneity was found in otolith $\delta^{18}\text{O}$ isotopic signature. Although sample collection was kept as even as possible, further investigation of fishing points revealed that this separation is most likely a reflection of inshore and offshore groups inhabiting the region, since lowest values were associated with samples collected near low-salinity areas – the Santos (SP) and Paranaguá (PR) bays – associated with a large freshwater input. Higher $\delta^{18}\text{O}$ values were found in the remaining PR samples, collected 30km off the coast in the continental shelf, far from the freshwater influence of these large bay systems. An interesting point of discussion pertaining to oxygen results is the similarity found between samples of the PR and MA sites, located at opposite extremes of the study area. The dual regulation by salinity and temperature in each of these areas may have produced similar $\delta^{18}\text{O}$ values, but such similarity does not necessarily suggest same-stock origin, especially considering the distance between both sites. Considering that differentiation by the proxies here proposed are based on few parameters, a combination of significant average values and distance between locations must be used to derive conclusions of stock units.

4.4.3 *Inferences on stock boundaries*

At the northern limit of the study area, strong evidence of stock separation was found for the Amazonia ME/ North Brazil Shelf LME, whose samples differed from every other ME and LME according to the three proxies used. At the sampling site

level, similarities in otolith shape were found in relation to the RN and PE sites. Because these sites are all under the influence of the North Brazil Current and relatively similar environmental conditions, a certain level of similarity is not surprising, which was also seen in the overlapping $\delta^{13}\text{C}$ values between MA and RN samples. Considering the overall results found at the ME and LME levels, as well as the mismatch in the timing of reproduction of *L. synagris* in each of these areas (September to April in the Northeastern Brazil ME, Viana *et al.*, 2015; Sousa-Júnior *et al.*, 2008; May to August in the Amazonia ME, Sousa *et al.*, 2017), we suggest that the Lane snapper stock within this area should be assessed and managed separately from the rest of the Brazilian coast. The NBS LME extends north up to Venezuela, so it is important to note that samples obtained in the present study were collected in its southernmost part, within the boundaries of the Amazonia ME. As such, further studies are necessary to investigate whether stock separation exists within this LME, by comparing individuals of the Amazonia ME with those of the Guianan and part of the Eastern and Southern Caribbean MEs.

Further south, the East Brazil Shelf is the SWA's largest LME, covering nearly 3,000 km of coastline. It is influenced by two contrasting surface current systems: the north-westward-flowing NBC, and the southward-flowing BC. Contrasting environmental and oceanographic conditions are found along the area, which were reflected in the stock structure heterogeneity evidenced within its limits by the three proxies used. The significant variability in otolith shape and carbon composition detected between the Northeastern and Eastern Brazil MEs – also reflected at the sampling site level – suggests these areas should be assessed and managed as separate units. This variability may reflect the bifurcation of the S-SEC, which splits near the limit separating these two MEs, as the resulting northward and southward flows could reduce larval dispersal and mixing between these areas. As such, in terms of stock boundaries, Lane snapper stocks in Brazil's eastern coast do not appear to conform to the geographical limits of LMEs, and basing fisheries statistics and assessments on this larger scale may produce poor outcomes.

Within the Northeastern Brazil ME, otolith shape was homogeneous but isotopic signatures differed significantly among sites (RN and PE). While similarity in the former indicates similar growth rates of individuals (Campana & Casselman, 1993), the latter suggests occupation of environments with different water chemistry, indicating a certain level of spatial isolation. The most probable explanation for this

may lie in the formation of vortices and eddies, a phenomena observed at the RN coast (Krelling *et al.*, 2020), which may result in high rates of larval retention as well as a distinct water chemistry. To further investigate how these patterns are reflected in population parameters, a comparison of life history characteristics and reproductive parameters between sites within this ME is recommended, since these attributes are highly important for fisheries management.

Regarding the southeastern Brazilian coast, results at the LME and ME scales suggest this area should also be managed separately from other localities. Similarities with some sites of the eastern coast in terms of otolith shape and carbon composition could indicate a certain level of mixing, but the overall patterns observed at larger spatial scales suggest this area should be considered a separate unit. However, as with the Northeastern Brazil ME, differences found among sites (in this case, in terms of $\delta^{18}\text{O}$ composition) may indicate an intra-region variability associated with the existence of two groups: one living in closer association with the coastal zone (estuarine/inshore group), and the other in the mid- to outer-continental shelf (marine/offshore group). Whether the offshore group is resident or a transitory group that migrates across offshore areas (which could explain the similarities with sites from the EBS) is unknown. However, considering that Lane snappers are not known to undertake large-scale migrations, the latter option seems unlikely. Determining rates of large-scale connectivity was out of the scope of this study.

4.4.4 Final considerations

The spatial heterogeneity evidenced by all stock identification methods used suggests that the *Lutjanus synagris* stocks found along the Southwest Atlantic coast are exposed to contrasting environmental conditions and possibly feed on a different variety of prey items. All these differences may directly impact life history characteristics associated with each locality and characterize the existence of distinct stocks. Mixing is more likely to occur within MEs or at their boundaries, which may explain why most QFDA misclassifications occurred between successive sites (e.g., MA vs RN, RN vs PE, PE vs BA, SP vs PR).

Our results suggest that using ME's limits may be the most appropriate proxy for inferring stock boundaries in the Southwest Atlantic, rendering more accurate and finer results when compared to the LME system. Further attention must be given to

within-region variability, mediated for instance by localized freshwater input, upwellings and the occurrence of eddies (Krelling *et al.*, 2020), which at the site level may confound the dominant regional patterns, as observed for the Northeastern and Southeastern Brazil MEs. To better characterize each stock and identify important stock-specific characteristics, a large-scale study comparing parameters such as age, growth, mortality, and reproduction along a latitudinal gradient is needed. Additionally, modelling of larval dispersal could be useful for estimating rates of connectivity and stock mixing. Previous studies on Lane snapper larval transport in the Cuban shelf found high rates of local retention and self-recruitment (Kough *et al.*, 2016; Paris *et al.*, 2005). Recruitment patterns are mostly influenced by large-scale oceanographic events, with currents potentially acting as barriers to dispersal (Paris *et al.*, 2005). In the Southwest Atlantic, a study on larval dispersal and connectivity found an overall low connectivity between Brazilian Marine Protected Areas (Endo *et al.*, 2019). The high levels of self-recruitment characteristic of the species, together with the low levels of connectivity in the SWA coast, possibly resulting from the influence of surface currents, can lead to spatial isolation and therefore drive stock separation.

The information produced in the present study may be relevant for regional management initiatives, including those at state level, particularly considering the limitations at the federal level and the importance of effective fisheries management measures for food security of coastal communities in the western South Atlantic (Cardoso *et al.*, 2021). In the last decade, several studies have shown climate change induced alterations in fish distribution, size, growth and diversity (Pinsky *et al.*, 2018; Audzijonyte *et al.*, 2020), with trends of marine species moving away from tropical regions (Chaudhary *et al.*, 2021). Management systems will need to be able to rapidly adapt in response to these climate-driven geographic shifts over the coming decades (Pinsky *et al.*, 2018). Approaches such as the ones presented here, that incorporate oceanographic variables such as temperature, salinity and biological features, may be a fast and feasible option to assess those changes in a timely manner and thus help in the establishment of more effective local fisheries management initiatives.

5 CONCLUSÃO

O uso de técnicas morfométricas e de análise da composição isotópica de otólitos se mostrou adequado para a identificação de estoques do Ariocó (*Lutjanus synagris*), representando uma abordagem em potencial para outras espécies de lutjanídeos. Os dois métodos evidenciaram uma heterogeneidade espacial significativa ao longo da costa brasileira, que suporta a hipótese da existência de diferentes estoques pesqueiros na área. Os resultados também sugerem a ocorrência de mistura entre esses estoques, que explicaria as similaridades observadas entre indivíduos de estoques adjacentes. Para obter uma visão mais detalhada e representativa de como esses estoques se comportam no tempo e no espaço, estudos futuros devem dar especial atenção à comparação de parâmetros populacionais ao longo de um gradiente latitudinal. Além disso, estudos de dispersão larval podem gerar dados robustos que ilustrem os padrões de conectividade de estoques pesqueiros associados à plataforma continental.

Uma das mais importantes contribuições do presente trabalho diz respeito à identificação de um sistema de áreas pré-estabelecidas e bem difundidas, e que possa ser usado como base em avaliações de estoques de espécies costeiras, de especial importância em regiões com limitações na disponibilidade de dados. O padrão espacial de distribuição dos estoques sugere que o uso dos limites geográficos de Grandes Ecossistemas Marinhos pode não ser apropriado nesse caso, já que essas áreas extensas podem englobar grupos de indivíduos significativamente heterogêneos. Por outro lado, as áreas definidas pelos limites das Ecorregiões Marinhas se mostraram mais homogêneas, representando uma alternativa prática e viável para guiar avaliações e medidas de manejo de espécies para as quais não existam informações prévias sobre estrutura de estoques, contribuindo para o manejo sustentável desses recursos pesqueiros.

REFERÊNCIAS

- AIKEN, K.A. (2001). Aspects of reproduction, age and growth of the Lane Snapper, *Lutjanus synagris* (Linnaeus, 1758) in Jamaican Coastal Waters. **Proceedings of the 52nd Guld and Caribbean Fisheries Institute**.
- ALEGRÍA, J.R.; & DE MENEZES, M.F. (1970). Edad y crecimiento del Ariacó, *Lutjanus synagris* (Linnaeus), en el nordeste del Brasil. **Arq. Ciên. Mar**, v.10, n1., pp.65-68.
- ALEXANDER, L.M. (1993). Large marine ecosystems: a new focus for marine resources management. **Marine Policy**, v.17, n.3, pp.186-198.
- ALLEN, G.R. (1985) FAO species catalog. Snappers of the world: An annotated and illustrated catalogue of lutjanid species known to date. **FAO Fisheries Synopsis**, v.6, n.125. 208p.
- AMANO, Y.; SHIAO, J. C.; ISHIMURA, T.; YOKOUCHI, K.; e SHIRAI, K. (2015). Otolith geochemical analysis for stock discrimination and migratory ecology of tunas. Em: **Biology and Ecology of Bluefin Tuna**. Boca Raton: CRC Press, pp.225–257.
- AMORIM, Patrícia; SOUSA, P.; WESTMEYER, M.; & MENEZES, G.M. (2018). Generic Knowledge Indicator (GKI): A tool to evaluate the state of knowledge of fisheries applied to snapper and grouper. **Marine Policy**, v. 89, pp.40-49.
- AMORIM, Patrícia; SOUSA, P.; JARDIM, Ernesto; & MENEZES, G.M. (2019). Sustainability status of data-limited fisheries: global challenges for snapper and grouper. **Frontiers in Marine Science**, v.6, 654.
- ANDERSON, W., CLARO, R., COWAN, J., LINDEMAN, K., PADOVANI-FERREIRA, B. & Rocha, L.A. (2015). *Lutjanus campechanus* (errata version published in 2017). **The IUCN Red List of Threatened Species 2015**: e.T194365A115334224. Acesso em: 28 de setembro de 2020.
- ANDREOLI, T.B.; BEGOSSI, A.; e CLAUZET, M. (2014). Etnoecologia de Lutjanidae (vermelhos) em uma comunidade de pescadores artesanais (Bertioga – SP). **UNISANTA BioScience**, v.3, n.1, pp.15-20.
- ASCHENBRENNER, A.; FREITAS, M.O.; ROCHA, G.R.A.; MOURA, R.L.; FRANCINIFILHO, R.B.; MINTE-VERA, C.; & FERREIRA, B.P. (2017). Age, growth parameters and fisheries indices for the lane snapper in the Abrolhos Bank, SW Atlantic. **Fisheries Research**, v.194, pp.155-163.
- AUDZIJONYTE, A.; RICHARDS, S.A.; STUART-SMITH, R.D.; PECL, G.; EDGAR, G.J.; BARRETT, N.S.; PAYNE, N.; e BLANCHARD, J.L. (2020). Fish body sizes change with temperature but not all species shrink with warming. **Nature Ecology & Evolution**, v.4, pp.809–814.
- BAIBAI, T.; OUKHATTAR, L.; QUINTEIRO, J.V.; MESFIOUI, A.; REY-MENDEZ, M.; e SOUKRI, A. (2012). First global approach: morphological and biological variability in a genetically homogeneous population of the European pilchard, *Sardina*

pilchardus (Walbaum, 1792) in the North Atlantic coast. **Rev. Fish. Biol. Fisheries**, v.22, pp.63-80.

BARBOSA-FILHO, M.L.V.; SOUZA, G.B.G.; LOPES, S.F.; SICILIANO, S.; DAVIS, R.A.H.; & MOURÃO, J.S. (2020). Evidence of shifting baseline and fisher judgment on lane snapper (*Lutjanus synagris*) management in a Brazilian marine protected area. **Ocean and Coastal Management**, v.183, p.105025.

BASTOS, A. C., MOURA, R. L., AMADO-FILHO, G. M., D'AGOSTINI, D. P., SECCHIN, N. A., FRANCINI-FILHO, R. B., GÜTH, A. Z.; SUMIDA, P.Y.G.; MAHIQUES, M.M.; e THOMPSON, F.L. (2013). Buracas: Novel and unusual sinkhole-like features in the Abrolhos Bank. **Continental Shelf Research**, v.1, pp.1-8.

BEGG, G.A.; FRIEDLAND, K.D.; e PEARCE, J. B. (1999). Stock identification and its role in stock assessment and management: an overview. **Fisheries Research**, v.43, pp. 1-8.

BEGG, G.A.; e WALDMAN, J.R. (1999). An holistic approach to fish stock identification. **Fisheries Research**, v.43, pp. 35-44.

BEGG, G.A.; OVERHOLTZ, W.J.; & MUNROE, N.J. (2001). The use of internal otolith morphometrics for identification of haddock (*Melanogrammus aeglefinus*) stocks on Georges Bank. **Fishery Bulletin**, v.99, n.1, pp.1-14.

BEGOSSI, A.; SALYVONCHYK, S.V.; ARAÚJO, L.G; ANDREOLI, T.B.; CLAUZET, M.; MARTINELLI, C.M.; FERREIRA, A.G.L.; OLIVEIRA, L.E.C.; SILVANO, A.M. (2011). Ethnobiology of snappers (Lutjanidae): target species and suggestions for management. **Journal of Ethnobiology and Ethnomedicine**, v.7, n.1, pp.1.

BEGOSSI, A.; SALYVONCHYK, S.; NORA, V.; LOPES, P.F.; e SILVANO, R.A.M. (2012). The paraty artisanal fishery (southeastern Brazilian coast): ethnoecology and management of a social-ecological system (SES). **Journal of Ethnobiology and Ethnomedicine**, v.8, n.22, pp.1-18.

BERG, F.; ALMELAND, O.W.; SKADAL, J.; SLOTTE, A.; ANDERSSON, L.; e FOLKVORD, A. (2018). Genetic factors have a major effect on growth, number of vertebrae and otolith shape in Atlantic herring (*Clupea harengus*). **PLoS ONE**, v.13, n.1, e0190995.

BERGER, A.M.; DERObA, J.J.; BOSLEY, K.M.; GOETHEL, D.R.; LANGSETH, B.J.; SCHUELLER, A.M.; e HANSELMAN, D. (2021). Incoherent dimensionality in fisheries management: consequences of misaligned stock assessment and population boundaries. **ICES Journal of Marine Science**, v.78, n.1, pp.155-171.

BIOLÉ, F.G.; THOMPSON, G.A.; VARGAS, C.V.; LEISEN, M.; BARRA, F.; VOLPEDO, A.V.; e AVIGLIANO, E. (2019). Fish stocks of *Urophycis brasiliensis* revealed by otolith fingerprint and shape in the Southwestern Atlantic Ocean. **Estuarine, Coastal and Shelf Science**, v.229, 106406.

BONHOMME, V.; PICQ, S.; GAUCHEREL, C.; e CLAUDE, J. (2014). Momocs: Outline Analysis Using R. **Journal of Statistical Software**, v. 56, n.13, pp.1-24.

BOOKE, H.E. (1981). The Conundrum of the stock concept – are nature and nurture definable in fishery science?. **Canadian Journal of Fish and Aquatic Sciences**, v.38, pp.1479-1480.

BOOKE, H.E. (1999). The stock concept revisited: perspectives on its history in fisheries. **Fisheries Research**, v.43, pp.9-11.

BROPHY, D.; HAYNES, P.; ARRIZABALAGA, H.; FRAILE, I.; FROMENTIN, J.M.; GARIBALDI, F.; KATAVIC, I.; TINTI, F.; KARAKULAK, F.S.; MACÍAS, D.; BUSAWON, D.; HANKE, A.; KIMOTO, A.; SAKAI, O.; DEGUARA, S.; ABID, N.; e SANTOS, M.N. (2016). Otolith shape variation provides a marker of stock origin for north Atlantic bluefin tuna (*Thunnus thynnus*). **Marine and Freshwater Research**, v.67, pp.1023-1036.

BROPHY, D.; RODRÍGUEZ-EZPELETA, N.; FRAILE, I.; e ARRIZABALAGA, H. (2020). Combining genetic markers with stable isotopes in otoliths reveals complexity in the stock structure of Atlantic bluefin tuna (*Thunnus thynnus*). **Scientific Reports**, v.10, 14675.

CADRIN, S.E. (2005). Morphometric Landmarks. Em: **Stock Identification Methods**. (1ªed). Elsevier Academic Press, San Diego, CA. pp.153-172.

CADRIN, S.X. (2010). Interdisciplinary analysis of Yellowtail Flounder stock structure off New England. **Reviews in Fisheries Science**, v.18, n.3, pp.281-299.

CADRIN, S.X.; e FRIEDLAND, K.D. (1999). The utility of image processing techniques for morphometric analysis and stock identification. **Fish. Res.**, v.43, pp.129-139.

CADRIN, Steven X.; FRIEDLAND, K.D.; e WALDMAN, J. (2005). **Stock identification methods: applications in fishery science**. Elsevier Academic Press, San Diego, CA.

CADRIN, Steven X.; KERR, Lisa A.; e MARIANI, Stefano. (2014a). Interdisciplinary evaluation of spatial population structure for definition of fishery management units. pp. 535-552. Em: **Stock identification methods: applications in fishery science**. (2ª Ed). Elsevier Academic Press, San Diego, CA, p.535-552.

CADRIN, S.X.; KERR, L.A.; e MARIANI, S. (2014b). Stock Identification Methods: an Overview. In: Steven X. Cadrin, Lisa A. Kerr, Stefano Mariani. **Stock Identification Methods**. 2nd ed. Academic Press, pp.1-5.

CADRIN, S.X., & SECOR, D.H. (2009). Accounting for Spatial Population Structure in Stock Assessment: Past, Present, and Future. Em: Beamish R.J., Rothschild B.J. (eds). **The Future of Fisheries Science in North America**. Fish & Fisheries Series, V. 31. Springer, Dordrecht.

CAMPANA, S. E. (1999). Chemistry and composition of fish otoliths: pathways, mechanisms and applications. **Marine Ecology Progress Series**, v.188, pp. 263-297.

- CAMPANA, S.E. (2005). Otolith Elemental Composition as a Natural Marker of Fish Stocks. In: Steven X. Cadrin, Kevin D. Friedland, John R. Waldman. **Stock Identification Methods**. 1st ed. Academic Press, pp.227-245.
- CAMPANA, S.E.; e CASSELMAN, J.M. (1993). Stock discrimination using otolith shape analysis. **Can. J. Fish. Aquat. Sci.**, v.50, pp.1062-1083.
- CAMPANA, S.E.; CHOUINARD, G.A.; HANSON, J.M.; FRÉCHET, A.; e BRATTEY, J. (2000). Otolith elemental fingerprints as biological tracers of fish stocks. **Fisheries Research**, v.46, pp.343-357.
- CAMPANA, S.E.; e NEILSON, J.D. (1985). Microstructure of fish otoliths. **Can. J. Fish. Aquat. Sci.**, v.42, p.1014-1032.
- CAMPANA, S.E.; e THORROLD, S.R. (2001). Otoliths, increments, and elements: keys to a comprehensive understanding of fish populations?. **Can. J. Fish. Aquat. Sci.**, v.58, pp.30-38.
- CANCHONG, P.G.G. (2002). Identificación de stocks de Pargo Rayado, *Lutjanus synagris* (Linnaeus, 1758) en el Área Norte del Caribe Colombiano. **Dissertação de Mestrado**. Universidad de Bogotá Jorge Tadeo Lozano, 146 pp.
- CARDINALE, M.; DOERING-ARJES, P.; KASTOWSKY, M.; e MOSEGAARD, H. (2004). Effects of sex, stock, and environment on the shape of known-age Atlantic cod (*Gadus morhua*) otoliths. **Can. J. Fish. Aquat. Sci.**, v.61, pp.158-167.
- CARDOSO, L.G.; HAIMOVICI, M.; ABDALLAH, P.R.; SECCHI, E.R.; e KINAS, P.G. (2021). Prevent bottom trawling in southern Brazil. **Science**, v.372, n.6538, pp.138.
- CARVALHO, G.R.; e HAUSER, L. (1994). Molecular genetics and the stock concept in fisheries. **Reviews in Fish Biology and Fisheries**, v.4, pp.326-350.
- CASSELMAN, J.M.; COLLINS, J.J.; CROSSMAN, E.J.; IHSEN, P.E.; e SPANGLER, G.R. (1981). Lake Whitefish (*Coregonus clupeaformis*) stocks of the Ontario waters of Lake Huron. **Canadian Journal of Fish and Aquatic Sciences**, v.38, pp.1772-1789.
- CASTILLO, L.S.; e FUJIWARA, M. (2021). Assessment of a small-scale fishery: Lane Snapper (*Lutjanus synagris*) using a length metric method. **PLoS ONE**, v.16, n.2, e0233479.
- CASTONGUAY, M.; SIMARD, P.; & GAGNON, P. (1991). Usefulness of Fourier Analysis of Otolith Shape for Atlantic Mackerel (*Scomber scombrus*) stock discrimination. **Can. J. Fish. Aquat. Sci.**, v.48, pp.296-302.
- CAVALCANTE, L.F.M.; OLIVEIRA, M.R.; & CHELLAPPA, S. (2012). Aspectos reprodutivos do Ariacó, *Lutjanus synagris*, nas águas costeiras do Rio Grande do Norte. **Biota Amazônia**, v.2, n.1, pp.45-50.
- CAWTHORNE, D.M.; & MARIANI, S. (2017). Global trade statistics lack granularity to inform traceability and management of diverse and high-value fishes. **Scientific Reports**, v.7, 12852.

CHAUDHARY, C.; RICHARDSON, A.J.; SCHOEMAN, D.S.; e COSTELLO, M.J. (2021). **PNAS**, v.118, n.15, e2015094118.

CLARKE, L.M., THORROLD, S.R., CONOVER, D.O. (2011). Population differences in otolith chemistry have a genetic basis in *Menidia menidia*. **Can. J. Fish. Aquat. Sci.**, v.68, n.1, 105e114.

CLARO, R., BAISRE, J. A.; LINDEMAN, K.C.; & GARCÍA-ATEAGA, J.P. (2001). Cuban fisheries: historical trends and current status. Em: Claro R, Lindeman KC, Parenti LR (eds) **Ecology of the Marine Fishes of Cuba**. Smithsonian Institution Press, Washington, DC, pp.194–218.

CLARO, R.; LINDEMAN, K. C. (2003). Spawning aggregation sites of snapper and grouper species (Lutjanidae and Serranidae) on the Insular Shelf of Cuba. **Gulf and Caribbean Research**, v.14, n.2, pp.91-106.

COLEMAN, F.C.; KOENIG, C.C.; HUNTSMAN, G.R.; MUSICK, J.A.; EKLIND, A.M.; McGOVERN, J.C.; CHAPMAN, R.W.; SEDBERRY, G.R.; & GRIMES, C.B. (2000). **Long-lived reef fishes: the grouper-snapper complex**. AFS Policy Statement, Fisheries, v.25, n.3.

CORREIA, A.T.; BARROS, F.; e SIAL, A.N. (2011). Stock discrimination of European conger eel (*Conger conger* L.) using otolith stable isotope ratios. **Fisheries Research**, v.108, pp.88-94.

COSTA, P. A. S., BRAGA, A. C. e ROCHA, L. O. F. (2003). Reef fisheries in Porto Seguro, eastern Brazilian coast. **Fisheries Research**, 60: 577-583.

COSTA, P.A.S.; OLAVO, G.; e MARTINS, A.S. (2005). Áreas de pesca e rendimentos da frota de linheiros na região central da costa brasileira entre Salvador-BA e o Cabo de São Tomé-RJ. Em: COSTA, P.A.S.; MARTINS, A.S.; OLAVO, G. (Eds.) **Pesca e potenciais de exploração de recursos vivos na região central da Zona Econômica Exclusiva brasileira**. Rio de Janeiro: Museu Nacional. pp.57-70.

COSTELLO, C.; e OVANDO, D. (2019). Status, Institutions, and Prospects for Global Capture Fisheries. **Annu. Rev. Environ. Resour.**, v.44, pp.177-200.

COWEN, R.K.; e SPONAUGLE, S. (2009). Larval dispersal and marine population connectivity. **Annual Review of Marine Science**, v.1, pp. 443-466.

COYLE, T. (1998) Stock identification and fisheries management: the importance of using several methods in a stock identification study. Em: Hancock, D.A. (ed.). **Taking stock: defining and managing shared resources**. Australian Society for Fishery Biology: Sydney, pp. 173–182.

CRIVELLARI, S.; VIANA, P.J.; CAMPOS, M.C.; KUHNERT, H.; BARROS, A.; CRUZ JÚNIOR, F.W.; e CHIESSI, C.M. (2021). Development and characterization of a new in-house reference material for stable carbon and oxygen isotopes analyses. **Journal of Analytical Atomic Spectrometry**.

D'AGOSTINI, A.; GHERARDI, D. F. M.; e PEZZI, L. P. (2015). Connectivity of marine protected areas and its relation with total kinetic energy. **PLoS One**, v.10, pp.1–19.

D'ALESSANDRO, E. K.; SPONAUGLE, S.; & SERAFY, J. E. (2010). Larval ecology of a suite of snappers (family: Lutjanidae) in the Straits of Florida, western Atlantic Ocean. **Marine Ecology Progress Series**, v. 410, pp.159-175.

DAHL, K. (1909). The problem of sea fish hatching. Em: J. Hjort (Ed). **Rapport sur les Travaux de Commission A, Dans La Période 1902-1907**. Special Part B, n.5, Conseil Permanent International pour l'Exploration de La Mer. Rapports et Procès-Verbaux, Vol. X.

DA-SILVA R.; VENEZA, I.; SAMPAIO, I.; ARARIPE, J.; SCHNEIDER, H.; e GOMES, G. (2015) High Levels of Genetic Connectivity among Populations of Yellowtail Snapper, *Ocyurus chrysurus* (Lutjanidae – Perciformes), in the Western South Atlantic Revealed through Multilocus Analysis. **PLoS ONE**, v.10, n.3, e0122173.

DA-SILVA, R.; SAMPAIO, I.; SCHNEIDER, H.; e GOMES, G. (2016). Lack of Spatial Subdivision for the Snapper *Lutjanus purpureus* (Lutjanidae – Perciformes) from Southwest Atlantic Based on Multi-Locus Analyses. **PLoS ONE**, v.11, n.8, e0161617.

DA-SILVEIRA, L.C.A.; DE-MIRANDA, L.B.; e BROWN, W.S. (1994). On the origins of the North Brazil Current. **Journal of Geophysical Research**, v.99, n.C11, pp. 22.501-22.512.

DENECHAUD, C.; SMOLINSKI, S.; GEFFEN, A.J.; e GODIKSEN, J.A (2020). Long-term temporal stability of Northeast Arctic cod (*Gadus morhua*) otolith morphology. **ICES Journal of Marine Science**, v.77, n.3, pp.1043-1054.

DEVRIES, D.A.; GRIMES, C.B.; e PRAGER, M.H. (2002). Using otolith shape analysis to distinguish eastern Gulf of Mexico and Atlantic Ocean stocks of king mackerel. **Fisheries Research**, v.57, pp.51-62.

DIZION, A.E.; LOCKYER, C.; PERRIN, W.F.; DEMASTER, D.P.; SISSON, J. (1992). Rethinking the stock concept: A phylogeographic approach. **Conservation Biology**, v.6, n.1, pp.24-36.

DONAHUE, M.J.; KARNAUSKAS, M.; TOEWS, C.; e PARIS, C.B. (2015). Location isn't everything: timing of spawning aggregation optimizes larval replenishment. **PLoS ONE**, v.10, n.6, e0130694.

EKAU, W.; e KNOPPERS, B. A. (2003). A review and re-definition of the large marine ecosystems of Brazil. In: **Large Marine Ecosystems of the World**, G.Hempel and K. Sherman (eds.), Amsterdam, Elsevier Science, pp.234–248.

ELSDON, T.S.; e GILLANDERS, B.M. (2002). Interactive effects of temperature and salinity on otolith chemistry: challenges for determining environmental histories of fish. **Can. J. Fish. Aquat. Sci.**, v.59, pp.1796-1808.

ELSDON, T.S.; WELLS, B.K.; CAMPANA, S.E.; GILLANDERS, B.M.; JONES, C.M.; LIMBURG, K.E.; SECOR, D.H.; THORROLD, S.R.; e WALTHER, B.D. (2008). Otolith chemistry to describe movements and life-history parameters of fishes: hypotheses,

assumptions, limitations and inferences. **Oceanography and Marine Biology: An Annual Review**, v.46, pp.297-330.

ENDO, C.A.K.; GHERARDI, D.F.M.; PEZZI, L.P.; e LIMA, L.N. (2019). Low connectivity compromises the conservation of reef fishes by marine protected areas in the tropical South Atlantic. **Scientific Reports**, 9:8634.

FAO. (1998). Introduction to tropical fish stock assessment - Part 1. Em: Sparre, P.; Venema, S.C (authors). **FAO Fisheries Technical Paper**, v.306, rev. 2, Roma.

FAO. (2020). **The State of World Fisheries and Aquaculture 2020. Sustainability in action**. Rome. 224 p.

FARIAS, I.; VIEIRA, A.R.; GORDO, L.S.; e FIGUEIREDO, I. (2009). Otolith shape analysis as a tool for stock discrimination of the black scabbardfish, *Aphanopus carbo* Lowe, 1839 (Pisces: Trichiuidae), in Portuguese waters. **Scientia Marina**, 73S2, pp.47-53.

FERREIRA, C.E.L.; FLOETER, S.R.; GASPARINI, J.L.; FERREIRA, B.P.; e JOYEUX, J.C. (2004). Trophic structure patterns of Brazilian reef fishes: a latitudinal comparison. **Journal of Biogeography**, v.31, pp.1093-1106.

FONSECA, J.F. (2009). Estudo da dieta do *Lutjanus synagris* (Linnaeus, 1758) e *Ocyurus chrysurus* (Bloch, 1791), Teleostei: Perciformes: Lutjanidae, no Banco dos Abrolhos, Bahia, Brasil e pesca das principais espécies de lutjanídeos e serranídeos na região. **Dissertação de Mestrado**. Rio Claro. Universidade Estadual Paulista. 145p.

FRANKS, J.S.; e VANDERKOOY, K.E. (2000). Feeding habits of juvenile lane snapper *Lutjanus synagris* from Mississippi coastal waters, with comments on the diet of gray snapper *Lutjanus griseus*, **Gulf and Caribbean Research**, v.12, pp.11-17.

FRÉDOU, T.; e FERREIRA, B.P. (2005). Bathymetric trends of Northeastern Brazilian snappers (Pisces: Lutjanidae): Implications for the Reef Fishery Dynamic. **Brazilian Archives of Biology and Technology**, v.48, n.5., pp.787-800.

FRÉDOU, T.; FERREIRA, B.P.; e LETOURNEUR, Y. (2006). A univariate and multivariate study of reef fisheries off northeastern Brazil. **ICES Journal of Marine Science**, v.63, pp.883-896.

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

FREIRE, K.M.F.; ARAGÃO, J.A.N.; ARAÚJO, A.R.R.; ÁVILA-DA-SILVA, A.O.; BISPO, M.C.S.; VELASCO, G.; CARNEIRO, M.H.; GONÇALVES, F.D.S.; KEUNECKE, K.A.; MENDONÇA, J.T.; MORO, P.S.; MOTTA, F.S.; OLAVO, G.; PEZZUTO, P.R.; SANTANA, R.F.; SANTOS, R.A.; TRINDADE-SANTOS, I.; VASCONCELOS, J.A.; VIANNA, M.; e DIVOVICH, E. (2014). Reconstruction of catch statistics for Brazilian marine waters (1950-2010), pp.3-30. In: Freire, KMF and Pauly, D. (Eds.). **Fisheries catch reconstructions for Brazil's mainland and**

oceanic islands. Fisheries Centre Research Reports, v.23, n.4. Fisheries Centre, University of British Columbia.

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

FREITAS, M. O.; ROCHA, G.R.A.; CHAVES, P.T.C.; & MOURA, R.L. (2014). Reproductive biology of the lane snapper, *Lutjanus synagris*, and recommendations for its management on the Abrolhos Shelf, Brazil. **Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom**, v.94, n.8, pp.1711-1720.

GAO, Y.W.; JONER, S.H.; e BARGMANN, G.G. (2001). Stable isotopic composition of otoliths in identification of spawning stocks of Pacific herring (*Clupea pallasii*) in Puget Sound. **Can. J. Fish. Aquat. Sci.**, v.58, pp.2113-2120.

GARCIA-JÚNIOR, J.; MENDES, L.F.; SAMPAIO, G.L.S.; LINS, J.E. (2010). **Biodiversidade marinha da Bacia Potiguar: ictiofauna.** Rio de Janeiro: Museu Nacional. 195p.

GÓMEZ, G.; GUZMÁN, R.; & CHACÓN, R. (2001). Parámetros reproductivos y poblacionales de *Lutjanus synagris* en el Golfo de Paria, Venezuela. **Zootecnia Tropical**, v.19, n.3, pp.335-357.

GRANDCOURT, E. M., HECHT, T., BOOTH, A. J., & ROBINSON, J. (2008). Retrospective stock assessment of the Emperor red snapper (*Lutjanus sebae*) on the Seychelles Bank between 1977 and 2006. **ICES Journal of Marine Science**, v.65, p.889–898.

GREEN, B.S; MAPSTONE, B.D.; CARLOS, G.; BEGG, G.A. (2009). Introduction to otoliths and fisheries in the tropics. Em: Bridget S. Green, Bruce D. Mapstone, Gary Carlos e Gavin A. Begg (eds.). **Tropical Fish Otoliths: Information for Assessment, Management and Ecology.** New York: Springer. p.93-132.

GUARDIA, E.D.L.; GIMÉNEZ-HURTADO, E.; DEFEO, O.; ANGULO-VALDES, J.; HERNÁNDEZ-GONZÁLEZ, Z.; ESPINOSA-PANTOJA, L.; GRACÍA-LÓPEZ, L.; & ARIAS-GONZÁLEZ, J.E. (2018). Indicators of overfishing of snapper (Lutjanidae) populations on the southwest shelf of Cuba. **Ocean and Coastal Management**, v.153, p.116-123.

HOIE, H.; OTTERLEI, E.; e FOLKVORD, A. (2004). Temperature-dependent fractionation of stable oxygen isotopes in otoliths of juvenile cod (*Gadus morhua* L.). **ICES Journal of Marine Science**, v.61, pp.243-251.

HJORT, J. (1914). Review of the present position of the investigations. Em: J. Hjort (ed.). **Fluctuations in the great fisheries of northern Europe: Viewed in the light of biological research.** Rapports et Proces - verbaux des Reunions, Conseil Permanent International pour l'Exploration de la Mer. Andr. Fred. Host & Fils: Copenhagen. v.20, pp.202-227.

HOHN, A.A. (1997) Design for a multiple-method approach to determine stock structure of bottlenose dolphins in the mid-Atlantic. **NOAA Technical Memorandum**, NMFS-SEFSC, v.401, 22 p.

IDER, D.; RAMDANE, Z.; MAHÉ, K.; DUFFOUR, J.L.; BACHA, M.; e AMARA, R. (2017). Use of otolith-shape analysis for stock discrimination of *Boops boops* along the Algerian coast (southwestern Mediterranean Sea). **African Journal of Marine Science**, v.39, n.3, pp.251-258.

IHSSEN, P.E.; BOOKE, H.E.; CASSELMAN, J.M.; McGLADE, J.M.; PAYNE, N.R.; & UTTER, F.M. (1981). Stock identification: materials and methods. **Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences**, v.38, p. 1838-1855.

ISAAC, V.J.; e FERRARI, S.F. (2017). Assessment and management of the North Brazil Shelf Large Marine Ecosystem. **Environmental Development**, v.22, p.97-110.

JOLLIFFE, I.T. (2002). Principal Components Used with Other Multivariate Techniques. In: Jolliffe, I.T. (Ed). **Principal Component Analysis**, 2nd ed. New York, Springer, pp.199-231.

JUARÉZ-CAMARGO, P.G.; SOSA-LÓPEZ, A.; TORRES-ROJAS, Y.E.; MENDOZA-FRANCO, E.F.; e GARCIA, S.A. (2020). Feeding habits variability of *Lutjanus synagris* and *Lutjanus griseus* in the littoral of Campeche, Mexico: an approach of food web trophic interactions between two snapper species. **Latin American Journal of Aquatic Research**, v.48, n.4, pp.552-569.

KALISH, J.M. (1991). ^{13}C and ^{18}O disequilibria in fish otoliths: metabolic and kinetic effects. **Mar. Ecol. Prog. Ser.**, v.75, pp.191-203.

KARLSSON, S.; SAILLANT, E.; e GOLD, J.R. (2009). Population structure and genetic variation of lane snapper (*Lutjanus synagris*) in the northern Gulf of Mexico. **Mar Biol**, v.159, p.1841-1855.

KERR, L.A.; e CAMPANA, S.E. (2014). Chemical composition of fish hard parts as a natural marker of fish stocks. Em: **Stock Identification Methods: applications in fishery science**. (2^a Ed). Elsevier Academic Press, San Diego, CA, pp.205-234.

KLIPPEL, S.; OLAVO, G.; COSTA, P.A.S.; MARTINS, A.S.; e PERES, M.B. (2005). Avaliação dos estoques de lutjanídeos da costa central do Brasil: análise de coortes e modelo preditivo de Thompson e Bell para comprimentos. Em: COSTA, P.A.S.; MARTINS, A.S.; OLAVO, G. (Eds.). **Pesca e potenciais de exploração de recursos vivos na região central da Zona Econômica Exclusiva brasileira**. Rio de Janeiro: Museu Nacional. pp.83-98.

KNOPPERS, B.; EKAU, W.; e FIGUEIREDO, A.G. (1999). The coast and shelf of east and northeast Brazil and material transport. **Geo-Marine Letters**, v.19, p.171-178.

KOUGH, A.S.; CLARO, R.; LINDEMAN, K.C.; e PARIS, C.B. (2016). Decadal analysis of larval connectivity from Cuban snapper (Lutjanidae) spawning aggregations based on biophysical modeling. **Marine Ecology Progress Series**, v.550, pp.175-190.

KRELLING, A.P.M.; DA-SILVEIRA, I.C.A.; POLITO, P.S.; GANGOPADHYAY, A.; MARTINS, R.P.; LIMA, J.A.M.; e MARIN, F. DE O. (2020). A newly observed quasi-stationary subsurface anticyclone of the North Brazil undercurrent at 4°S: The Potiguar Eddy. **Journal of Geophysical Research: Oceans**, v.125, e2020JC016268.

LANDÍNEZ-GARCÍA, R.M.; OSPINA-GUERRERO, S.P.; RODRÍGUEZ-CASTRO, D.J.; ARANGO, R.; & MÁRQUEZ, E. (2009). Genetic analysis of *Lutjanus synagris* populations in the Colombian Caribbean. **Ciencias Marinas**, v.35, n.4, pp.321-331.

LEMO, V.M.; MONTEIRO-NETO, C.; CABRAL, H.; e VIEIRA, J.P. (2017). Stock identification of tainha (*Mugil liza*) by analyzing stable carbon and oxygen isotopes in otoliths. **Fishery Bulletin**, v.115, pp.201-205.

LESSA, R.P.; NÓBREGA, M.F.; e BEZERRA-JÚNIOR, J.L. (2004). Dinâmica de populações e avaliação de estoques dos recursos pesqueiros da região Nordeste. Volume II. **Programa de Avaliação do Potencial Sustentável dos Recursos Vivos da Zona Econômica Exclusiva – REVIZEE**. Sub-comitê Regional Nordeste – SCORE – NE.

LINDEMAN, K., ANDERSON, W., CARPENTER, K.E., CLARO, R., COWAN, J., PADOVANI-FERREIRA, B., ROCHA, L.A., SEDBERRY, G.; & ZAPP-SLUIS, M. (2016a). *Lutjanus analis* (errata version published in 2019). **The IUCN Red List of Threatened Species**. 2016: e.T12416A161245983. Acesso em: 28 de setembro de 2020.

LINDEMAN, K., ANDERSON, W., CARPENTER, K.E., CLARO, R., COWAN, J., PADOVANI-FERREIRA, B., ROCHA, L.A., SEDBERRY, G. & ZAPP-SLUIS, M. (2016b). *Lutjanus synagris*. **The IUCN Red List of Threatened Species**. 2016: e.T194344A2317059. Acesso em: 28 de setembro de 2020.

LINDEMAN, K., ANDERSON, W., CARPENTER, K.E., CLARO, R., COWAN, J., PADOVANI-FERREIRA, B., Rocha, L.A., Sedberry, G. & Zapp-Sluis, M. (2016c). *Lutjanus cyanopterus*. **The IUCN Red List of Threatened Species**. 2016: e.T12417A506633. Acesso em: 28 de setembro de 2020.

LINDEMAN, K., ANDERSON, W., CLARO, R., COWAN, J., PADOVANI-FERREIRA, B., ROCHA, L.A. & SEDBERRY, G. (2016d). *Rhomboplites aurorubens*. **The IUCN Red List of Threatened Species**. 2016: e.T190138A1941553. Acesso em: 28 de setembro de 2020.

LINDEMAN, K.C.; PUGLIESE, R.; WAUGH, G.T.; e AULT, J.S. (2000). Developmental patterns within a multispecies reef fishery: management applications for essential fish habitats and protected areas. **Bulletin of Marine Science**, v.66, n.3, pp.929-956.

LUCKHURST, B.E.; DEAN, J.M.; & REICHERT, M. (2000). Age, growth and reproduction of the lane snapper *Lutjanus synagris* (Pisces: Lutjanidae) at Bermuda. **Marine Ecology Progress Series**, v.203, pp.255-261.

MACLEAN, J.A.; & EVANS, D.O. (1981). The stock concept, discreteness of fish stocks, and fisheries management. **Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences**, v.38, p.1889-1898.

MAHÉ, K.; IDER, D.; MASSARO, A.; HAMED, O.; JURADO-RUZAFÁ, A.; GONÇALVES, P.; ANASTASOPOULOU, A.; JADAUD, A.; MYTILINEOU, C.; ELLEBOODE, R.; RAMDANE, Z.; BACHA, M.; AMARA, R.; PONTUAL, H.; e ERNANDE, B. (2019). Directional bilateral asymmetry in otolith morphology may affect fish stock discrimination based on otolith shape analysis. **ICES Journal of Marine Science**, v.76, n.1, pp.232-243.

MANICKHAND-DASS, S. (1987). Reproduction, age and growth of the Lane snapper, *Lutjanus synagris* (Linnaeus), in Trinidad, West Indies. **Bulletin of Marine Science**, v.40, n.1, pp.22-28.

MENEZES, N.A.; BUCKUP, P.A.; FIGUEIREDO, J.L. & MOURA, R.L. (2003). **Catálogo das espécies de peixes marinhos do Brasil**. São Paulo: Museu de Zoologia Universidade de São Paulo.

MESSIAS, M.A.; ALVES, T.I.P.; MELO, C.M.; LIMA, M.; RIVERA-REBELLA, C.; RODRIGUES, D.F.; e MADI, R.R. (2019). Ethnoecology of Lutjanidae (snappers) in communities of artisanal fisheries in northeast Brazil. **Ocean and Coastal Management**, v.181, 104866.

MESSIEH, S.N. (1972). Use of Otoliths in Identifying Herring Stocks in the Southern Gulf of St. Lawrence and Adjacent Waters. **J. Fish. Res. Bd. Can.**, v.29, n.8, p.1113-1118.

MIKULAS, J.J. (2007). Habitat use, growth, and mortality of post-settlement Lane snapper (*Lutjanus synagris*) on natural banks in the Northwestern Gulf of Mexico. **Dissertação de Mestrado**, Texas A&M University, Galveston, Texas. 133 pp.

MIKULAS, J.J.; e ROOKER, J.R. (2008). Habitat use, growth, and mortality of post-settlement lane snapper (*Lutjanus synagris*) on natural banks in the northwestern Gulf of Mexico. **Fisheries Research**, v.93, pp.77-84.

MILLIMAN, J.D. (1975) A Synthesis. In: John D. Milliman e Colin P. Summerhayes (eds.). Upper Continental Margin sedimentation off Brazil. **Contribution to Sedimentology**, v.4, pp.151-175.

MORAES, A.C.; e SILVANO, R.A.M. (2009). Etnoecologia dos peixes recifais *Lutjanus synagris* e *Epinephelus marginatus* em Parati, litoral sudeste do Brasil. **Anais do IX Congresso de Ecologia do Brasil**, 13 – 17 de setembro de 2009, São Lourenço – MG.

MOURA, R. L., SECCHIN, N. A., AMADO-FILHO, G. M., FRANCINI-FILHO, R. B., FREITAS, M. O., MINTE-VERA, C. V., TEIXEIRA, J. B.; THOMPSON, F. L., DUTRA, G. F., SUMIDA, P. Y. G., GUTH, A. Z., LOPES, R. M.; e BASTOS, A. C. (2013). Spatial patterns of benthic megahabitats and conservation planning in the Abrolhos Bank. **Continental Shelf Research**, v.70, pp.109-117.

NELSON, Joseph S.; GRANDE, Terry C.; WILSON, Mark V.H. **Fishes of the World**. 5 ed. New Jersey: John Wiley & Sons, 2016.

NEVES, A.; VIEIRA, A.R.; SEQUEIRA, V.; PAIVA, R.B.; JANEIRO, A.I.; GASPAR, L.M.; e GORDO, L.S. (2019). Otolith shape and isotopic ratio analyses as a tool to study *Spondyllosoma cantharus* population structure. **Marine Environmental Research**, v.143, p.93-100.

OLAVO, G.E.; COSTA, P.A.S.; e MARTINS, A.S. (2005). Caracterização da pesca de linha e dinâmica das frotas lineiras da Bahia, Brasil. Em: COSTA, P.A.S.; MARTINS, A.S.; OLAVO, G. (Eds.). **Pesca e potenciais de exploração de recursos vivos na região central da Zona Econômica Exclusiva brasileira**. Rio de Janeiro: Museu Nacional. pp.83-98.

PAIVA, A.C.G.; LIMA, M.F.V.; SOUZA, J.R.B.; e ARAÚJO, M.E. (2009). Spatial distribution of the estuarine ichthyofauna of the Rio Formoso (Pernambuco, Brazil), with emphasis on reef fish. **Zoologia**, v.26, n.2, pp.266-278.

PALOMARES, M.L.D.; FROESE, R.; DERRICK, B.; MEEUWIG, J.J.; NÖEL, S.-L.; TSUI, G.; WORONIAK, J.; ZELLER, D.; e PAULY, D. (2020). Fishery biomass trends of exploited fish populations in marine ecoregions, climatic zones and ocean basins. **Estuarine, Coastal and Shelf Science**, v.243, 106896.

PARIS, Claire B.; COWEN, Robert K.; CLARO, Rodolfo; & LINDEMAN, Kenyon C. (2005). Larval transport pathways from Cuban snapper (Lutjanidae) spawning aggregations based on biophysical modeling. **Marine Ecology Progress Series**, v. 296, p.96-103.

PAULY D.; ZELLER D.; e PALOMARES M.L.D. (2020). **Sea Around Us Concepts, Design and Data**. Available at: <<http://www.seaaroundus.org>>.

PAYAN, P.; DE PONTUAL, H.; BOEUF, G.; e MAYER-GOSTAN, N. (2004). Endolymph chemistry and otolith growth in fish. **Comptes Rendus Palevol**, v.3, n.6-7, pp.535–547.

PIMENTEL, C.R.; e JOYEUX, J.-C. (2010). Diet and food partitioning between juveniles of mutton *Lutjanus analis*, dog *Lutjanus jocu* and lane *Lutjanus synagris* snappers (Perciformes: Lutjanidae) in a mangrove-fringed estuarine environment. **Journal of Fish Biology**, v.76, pp.2299-2317.

PINSKY, M.L.; REYGONDEAU, G.; CADDELL, R.; PALACIOS-ABRANTES, J.; SPIJKERS, J.; e CHEUNG, W.W.L. (2018). **Science**, v.360, n.6394, pp.1189-1191.

PREVIERO, M.; & GASALLA, M.A. (2018). Mapping fishing grounds, resource and fleet patterns to enhance management units in data-poor fisheries: The case of snappers and groupers in the Abrolhos Bank coral-reefs (South Atlantic). **Ocean and Coastal Management**, v.154, pp.83-95.

PREVIERO, M.; MINTE-VERA, C.V.; FREITAS, M.O.; LEÃO DE MOURA, R.; DEI TOS, C. (2011). Age and growth of the dog snapper *Lutjanus jocu* (Bloch and Schneider, 1801) in Abrolhos Bank, Northeastern Brazil. **Neotropical Ichthyology**, v.9, pp.393–401.

R CORE TEAM. (2020). **R: A language and environment for statistical computing**. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.

REZENDE, S.M.; FERREIRA, B.P.; FREDOU, T. (2003). A pesca de lutjanídeos no Nordeste do Brasil: histórico das pescarias, características das espécies e relevância para o manejo. **Bol. Técn. Cient. CEPENE**, v.11, n.1, p.257-270.

RICKER, W.E. (1981). Changes in the average size and average age of Pacific Salmon. **Can. J. Fish. Aquat. Sci.**, v.38, pp.1636-1656.

RODRÍGUEZ, A.; & PÁRAMO, J. (2012). Distribución espacial del Pargo Rayado *Lutjanus synagris* (Pisces: Lutjanidae) y su relación con las variables ambientales en el Caribe Colombiano. **Actual Biol**, v.34, n.96, pp.55-66.

SADOVY, Y.; & DOMEIER, M. (2005). Are aggregation-fisheries sustainable? Reef fish fisheries as a case study. **Coral Reefs**, v.24, pp.254-262.

SADIGHZADEH, Z.; VALINASSAB, T.; VOSUGI, G.; MOTALLEBI, A.A.; FATEMI, M.R.; LOMBARTE, A.; e TUSET, V.M. (2014). Use of otolith shape for stock discrimination of John's snapper, *Lutjanus johnii* (Pisces: Lutjanidae), from the Persian Gulf and the Oman Sea. **Fisheries Research**, v.155, pp.59-63.

SCHADE, F.M.; WEIST, P.; e KRUMME, U. (2019). Evaluation of four stock discrimination methods to assign individuals from mixed-stock fisheries using genetically validated baseline samples. **Marine Ecology Progress Series**, v.627, pp.125-139.

SECOR, D. H. (2014). The unit stock concept: bounded fish and fisheries. Em: **Stock Identification Methods: applications in fishery science**. (2ª Ed). Elsevier Academic Press, San Diego, CA. p. 7-27.

SHERMAN, K. (1991). The Large Marine Ecosystem concept: research and management strategy for living marine resources. **Ecological Applications**, v.1, n.4, pp.349-360.

SHERMAN, K.; e DUDA, A.M. (1999). Large Marine Ecosystems: An emerging paradigm for fishery sustainability. **Fisheries**, v.24, n.12, pp.15-26.

SHERMAN, K.; SISSEWINE, M.; CHRISTENSEN, V.; DUDA, A.; HEMPEL, G.; IBE, C.; LEVIN, S.; LLUCH-BELDA, D.; MATISHOV, G.; MCGLADE, J.; O'TOOLE, M.; SEITZINGER, S.; SERRA, R.; SKJOLDAL, H.-R.; TANG, Q.; THULIN, J.; VANDEWEERD, V.; e ZWANENBURG, K. (2005). A global movement toward an ecosystem approach to management of marine resources. **Marine Ecology Progress Series**, v.300, p. 241-296.

SIERRA, L.M. (1997). Relaciones tróficas de los juveniles de cinco especies de pargo (Pisces: Lutjanidae) en Cuba. **Rev. Biol. Trop.**, v.44, n.3, pp.499-506.

SILVA, D.; MARTINS, K.; OLIVEIRA, J.; SILVA, R. da; SAMPAIO, I.; SCHNEIDER, H.; & GOMES, G. (2018). Genetic differentiation in populations of lane snapper (*Lutjanus synagris* – Lutjanidae) from Western Atlantic as revealed by multilocus analysis. **Fisheries Research**, v.198, pp.138-149.

SILVA, O.C. (1967). Estudos das pescarias dos botes à vela da Praia do Pina (Recife, Brasil). **Trab. Oceanogr. Univ. Fed. Pe**, v.9, p.305-316.

SILVA-JÚNIOR, L.A.D. (2009). Pesca com covo e reprodução do Ariocó *Lutjanus synagris* (PERCIFORMES: LUTJANIDAE) na costa de Pernambuco. **Dissertação (Mestrado) – Universidade Federal de Pernambuco**. CTG. Programa de Pós-graduação em Oceanografia.

SILVANO, R.A.M.; MACCORD, P.F.L.; LIMA, R.V.; e BEGOSSI, A. (2006). When does this fish spawn? Fishermen's local knowledge of migration and reproduction of Brazilian coastal fishes. **Environ Biol Fish**, v.76, pp.371-386.

SINCLAIR, M. (1997). Prologue. Recruitment in fish populations: the paradigm shift generated by ICES Committee A. Em: Chambers, C. & Trippel, E (eds.) **Early Life History and Recruitment in Fish Populations**. Chapman & Hall: Londres. pp.1-27.

SINCLAIR, M. M. & SMITH, T. D. (2002). The notion that fish species form stocks. **ICES Marine Science Symposia**, v.215, pp.297-304.

SÖLLNER, C.; BURGHAMMER, M.; BUSCH-NENTWICH, E.; BERGER, J.; SCHWARZ, H.; RIEKEL, C.; & NICOLSON, T. (2003). Control of crystal size and lattice formation by starmaker in otolith biomineralization. **Science**, v.302, pp.282-286.

SOLOMON, C.T.; WEBER, P.K.; CECH, J.J.; INGRAM, B.L.; CONRAD, M.E.; MACHAVARAM, M.V.; POGODINA, A.R.; e FRANKLIN, R.L. (2006). Experimental determination of the sources of otolith carbon and associated isotopic fractionation. **Can. J. Fish. Aquat. Sci.**, v.63, pp.79-89.

SOUSA, A.F.R.; SANTOS, N.B.; CARVALHO-NETA, R.N.F.; & ALMEIDA, Z.S. (2017). Aspectos reprodutivos do peixe *Lutjanus synagris* (Perciformes, Lutjanidae) capturado na costa Nordeste do Brasil. **Revista Brasileira de Engenharia de Pesca**, v.10, n.1, pp.106-120.

SOUSA-JÚNIOR, V.B.; SILVA, J.R.F.; e SALLES, R. (2008). Análise ovariana do Ariacó, *Lutjanus synagris* (Actinopterygii: Lutjanidae), e considerações sobre sua reprodução no estado do Ceará. **Arquivo de Ciências do Mar**, Fortaleza, v.41, n.1, pp.90-97.

SPALDING, Mark D.; FOX, Helen E.; Allen, Gerald R.; DAVIDSON, Nick; FERDAÑA, Zach A.; FINLAYSON, Max; HALPERN, Benjamin S.; JORGE, Miguel A.; LOMBANA, Al; LOURIE, Sara A.; MARTIN, Kirsten D.; McMANNUS, Edmund.; MOLNAR, Jennifer; RECCHIA, Cheri A.; & ROBERTSON, James. (2007). Marine Ecoregions of the World: A Bioregionalization of Coastal and Shelf Areas. **BioScience**, v.57, n.7, pp.573-583.

STRANSKY, C. (2014). Morphometric Outlines. Em: **Stock Identification Methods: applications in fishery science**. (2ª Ed). Elsevier Academic Press, San Diego, CA., pp.129-140

STRANSKY, C.; BAUMANN, H.; FEVOLDEN, S.E.; HARBITZ, A.; HOIE, H.; NEDREAAS, K.H.; SALBERG, A-B.; e SKARSTEIN, T.H. (2008). Separation of

Norwegian coastal cod and Northeast Arctic cod by outer otolith shape analysis. **Fisheries Research**, v.90, pp.26-35.

STURROCK, A.M.; TRUEMAN, C.N.; DARNAUDE, A.M.; e HUNTER, E. (2012). Can otolith elemental chemistry retrospectively track migrations in fully marine fishes?. **Journal of Fish Biology**, v.81, pp.766-795.

SWAIN, D.P.; e FOOTE, C.J. (1999). Stocks and chameleons: the use of phenotypic variation in stock identification. **Fisheries Research**, v.43, pp.113-128.

THORROLD, S.R.; CAMPANA, S.E.; JONES, C.M.; e SWART, P.K. (1997). Factors determining $\delta_{13}\text{C}$ and $\delta_{18}\text{O}$ fractionation in aragonitic otoliths of marine fish. **Geochimica et Cosmochimica Acta**, v.61, n.14, pp.2909-2919.

TOHSE, H.; e MUGIYA, Y. (2008). Sources of otolith carbonate: experimental determination of carbon incorporation rates from water and metabolic CO_2 , and their diel variations. **Aquatic Biology**, v.1, pp.259–268.

TRACEY, S.R.; LYLE, J.M.; e DUHAMEL, G. (2006). Application of elliptical Fourier analysis of otolith form as a tool for stock identification. **Fisheries Research**, v.77, pp.138-147.

VASCONCELLOS, A.V.; VIANNA, P.; PAIVA, P.C.; SCHAMA, R.; e SOLÉ-CAVA, A. (2008). Genetic and morphometric differences between yellowtail snapper (*Ocyurus chrysurus*, Lutjanidae) populations of the tropical West Atlantic. **Genet. Mol. Biol.** (online), v.31, n.1, pp.308-316.

VASCONCELLOS, M.; & COCHRANE, K. (2005). Overview of world status of data-limited fisheries: inferences from landings statistics. Em: **Fisheries Assessment and Management in Data-Limited Situations**, eds G. H. Kruse, V. F. Gallucci, D. E. Hay, R. I. Perry, R. M. Peterman, T. C. Shirley, et al. (Fairbanks, AK: Alaska Sea Grant), pp.1–20.

VIANA, D.F.; HAZIN, F.H.V.; & OLIVEIRA, P.G. (2015). Reproductive biology of lane snapper, *Lutjanus synagris* (Perciformes: Lutjanidae), off Northern Pernambuco state, Brazil. **Arquivo de Ciências do Mar**, Fortaleza, v.48, n.2, pp.67-73.

VIGNON, M. (2012). Ontogenetic trajectories of otolith shape during shift in habitat use: Interaction between otolith growth and environment. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, v.420-421, pp.26-32.

VIGNON, M.; & MORAT, F. (2010). Environmental and genetic determinant of otolith shape revealed by a non-indigenous tropical fish. **Marine Ecology Progress Series**, v. 411, p. 231-241.

WALDMAN, J.R. (2005). Definition of stocks: an evolving concept. Em: **Stock Identification Methods**, 1st ed. pp. 5–14. S. X. Cadrin, K. Friedland, and J.R.Waldman. Elsevier, San Diego. 736pp.

WANG, Y.; JANSHEG, H.; XUEXI, T.; XIANSI, J.; e YAO, S. (2016). Stable isotopic composition of otoliths in identification of stock structure of small yellow croaker (*Larimichthys polyactis*) in China. **Acta Oceanol. Sin.**, v.35, n.6, pp.29-33.

WARNER, R. (1991). The use of phenotypic plasticity in Coral Reef Fishes as tests of theory in evolutionary ecology. Em: Sale, P. (ed.). **The Ecology of Fishes on Coral Reefs**. Academic Press, San Diego, 754p.

WEGNER, G. (1993). Ein Hamburger bürgermeister und eine heringstheorie (1746) (A Mayor of Hamburg and a theory concerning herring. 1746). Deutsche Hydrographische Zeitschrift, Ergänzungsheft B, **German Journal O F Hydrography, Supplement B**, v.25, pp.14.

WILLIAMS, A.J.; LOEUNN, K.; NICOL, S.J.; CHAVANCE, P.; DUCROCQ, M.; HARLEY, S.J.; PILLING, G.M.; ALLAIN, V.; MELLIN, C.; & BRADSHAW, C.J.A. (2013). Population biology and vulnerability to fishing of deep-water Eteline snappers. **Journal of Applied Ichthyology**, v.29, p.395-403.

WORM, B.; e BRANCH, T.A. (2012). The future of fish. **Trends in Ecology and Evolution**, v.7, n.11, pp.594-599.

ZAPATA, F.A.; e HERRÓN, P.A. (2002). Pelagic larval duration and geographic distribution of tropical eastern Pacific snappers (Pisces: Lutjanidae). **Marine Ecology Progress Series**, v.230, pp.295-300.

APÊNDICE A – MATERIAL SUPLEMENTAR 1

Tabela de dados submetida como material suplementar para a revista ICES Journal of Marine Science.

Sample ID	Large Marine Ecosystem	Marine Ecoregion	Sampling site	d13C (‰, VPDB)	d18O (‰, VPDB)
BA03_1	East Brazil Shelf	Eastern Brazil	BA	-2.030	-0.206
BA03_2	East Brazil Shelf	Eastern Brazil	BA	-1.985	-0.117
BA05_1	East Brazil Shelf	Eastern Brazil	BA	-2.016	-0.241
BA05_2	East Brazil Shelf	Eastern Brazil	BA	-2.004	-0.165
BA06_1	East Brazil Shelf	Eastern Brazil	BA	-2.598	-0.263
BA06_2	East Brazil Shelf	Eastern Brazil	BA	-2.599	-0.279
BA07_1	East Brazil Shelf	Eastern Brazil	BA	-2.710	-0.287
BA07_2	East Brazil Shelf	Eastern Brazil	BA	-2.709	-0.135
BA08_1	East Brazil Shelf	Eastern Brazil	BA	-2.175	-0.340
BA08_2	East Brazil Shelf	Eastern Brazil	BA	-2.176	-0.266
BA09_1	East Brazil Shelf	Eastern Brazil	BA	-2.623	-0.198
BA10_1	East Brazil Shelf	Eastern Brazil	BA	-2.816	-0.374
BA10_2	East Brazil Shelf	Eastern Brazil	BA	-2.764	-0.227
BA11_1	East Brazil Shelf	Eastern Brazil	BA	-2.156	-0.372
BA11_2	East Brazil Shelf	Eastern Brazil	BA	-2.139	-0.345
BA12_1	East Brazil Shelf	Eastern Brazil	BA	-1.169	-0.278
BA12_2	East Brazil Shelf	Eastern Brazil	BA	-1.200	-0.228
BA13_1	East Brazil Shelf	Eastern Brazil	BA	-2.591	-0.393
BA13_2	East Brazil Shelf	Eastern Brazil	BA	-2.570	-0.198
BA14_1	East Brazil Shelf	Eastern Brazil	BA	-2.221	-0.205
BA14_2	East Brazil Shelf	Eastern Brazil	BA	-2.252	-0.226
BA15_1	East Brazil Shelf	Eastern Brazil	BA	-2.568	-0.273
BA15_2	East Brazil Shelf	Eastern Brazil	BA	-2.565	-0.199
BA16_1	East Brazil Shelf	Eastern Brazil	BA	-3.046	-0.289
BA19_1	East Brazil Shelf	Eastern Brazil	BA	-2.955	-0.351
BA19_2	East Brazil Shelf	Eastern Brazil	BA	-2.932	-0.240
BA20_1	East Brazil Shelf	Eastern Brazil	BA	-2.391	-0.198
BA20_2	East Brazil Shelf	Eastern Brazil	BA	-2.439	-0.349
BA20_3	East Brazil Shelf	Eastern Brazil	BA	-2.407	-0.348
MA06_1	North Brazil Shelf	Amazonia	MA	-3.543	-0.682
MA06_2	North Brazil Shelf	Amazonia	MA	-3.584	-0.856
MA08_1	North Brazil Shelf	Amazonia	MA	-3.421	-0.716
MA09_1	North Brazil Shelf	Amazonia	MA	-3.752	-0.774
MA09_2	North Brazil Shelf	Amazonia	MA	-3.754	-0.842
MA10_1	North Brazil Shelf	Amazonia	MA	-3.591	-1.019
MA10_2	North Brazil Shelf	Amazonia	MA	-3.572	-0.984
MA15_1	North Brazil Shelf	Amazonia	MA	-3.874	-0.353
MA15_2	North Brazil Shelf	Amazonia	MA	-3.975	-0.801
MA17_1	North Brazil Shelf	Amazonia	MA	-3.508	-0.886
MA17_2	North Brazil Shelf	Amazonia	MA	-3.555	-0.891
MA19_1	North Brazil Shelf	Amazonia	MA	-3.520	-0.724
MA21_1	North Brazil Shelf	Amazonia	MA	-3.580	-0.859
MA21_2	North Brazil Shelf	Amazonia	MA	-3.583	-0.875
MA22_1	North Brazil Shelf	Amazonia	MA	-3.406	-0.793

MA22_2	North Brazil Shelf	Amazonia	MA	-3.417	-0.853
MA23_1	North Brazil Shelf	Amazonia	MA	-3.886	-0.985
MA23_2	North Brazil Shelf	Amazonia	MA	-3.896	-1.005
MA26_1	North Brazil Shelf	Amazonia	MA	-3.414	-1.053
MA26_2	North Brazil Shelf	Amazonia	MA	-3.377	-0.905
MA27_1	North Brazil Shelf	Amazonia	MA	-3.500	-0.817
MA27_2	North Brazil Shelf	Amazonia	MA	-3.497	-0.879
MA29_1	North Brazil Shelf	Amazonia	MA	-3.258	-0.774
MA29_2	North Brazil Shelf	Amazonia	MA	-3.207	-0.771
MA30_1	North Brazil Shelf	Amazonia	MA	-3.164	-1.024
MA31_1	North Brazil Shelf	Amazonia	MA	-3.733	-0.748
PE02_1	East Brazil Shelf	Northeastern Brazil	PE	-2.326	-0.313
PE02_2	East Brazil Shelf	Northeastern Brazil	PE	-2.291	-0.224
PE07_1	East Brazil Shelf	Northeastern Brazil	PE	-2.642	-0.324
PE07_2	East Brazil Shelf	Northeastern Brazil	PE	-2.634	-0.233
PE08_1	East Brazil Shelf	Northeastern Brazil	PE	-2.744	-0.201
PE10_1	East Brazil Shelf	Northeastern Brazil	PE	-2.302	-0.242
PE10_2	East Brazil Shelf	Northeastern Brazil	PE	-2.297	-0.177
PE11_1	East Brazil Shelf	Northeastern Brazil	PE	-2.284	-0.266
PE11_2	East Brazil Shelf	Northeastern Brazil	PE	-2.337	-0.303
PE11_3	East Brazil Shelf	Northeastern Brazil	PE	-2.296	-0.212
PE12_1	East Brazil Shelf	Northeastern Brazil	PE	-2.242	-0.247
PE12_2	East Brazil Shelf	Northeastern Brazil	PE	-2.233	-0.205
PE13_1	East Brazil Shelf	Northeastern Brazil	PE	-2.917	-0.098
PE13_2	East Brazil Shelf	Northeastern Brazil	PE	-2.936	-0.300
PE14_1	East Brazil Shelf	Northeastern Brazil	PE	-2.944	-0.221
PE14_2	East Brazil Shelf	Northeastern Brazil	PE	-2.932	-0.151
PE14_3	East Brazil Shelf	Northeastern Brazil	PE	-2.934	-0.177
PE17_1	East Brazil Shelf	Northeastern Brazil	PE	-3.000	-0.184
PE17_2	East Brazil Shelf	Northeastern Brazil	PE	-2.988	-0.383
PE17_3	East Brazil Shelf	Northeastern Brazil	PE	-2.998	-0.378
PE22_1	East Brazil Shelf	Northeastern Brazil	PE	-3.124	-0.285
PE22_2	East Brazil Shelf	Northeastern Brazil	PE	-3.148	-0.488
PE23_1	East Brazil Shelf	Northeastern Brazil	PE	-3.174	-0.315
PE23_2	East Brazil Shelf	Northeastern Brazil	PE	-3.178	-0.266
PE24_1	East Brazil Shelf	Northeastern Brazil	PE	-2.880	-0.466
PE24_2	East Brazil Shelf	Northeastern Brazil	PE	-2.823	-0.255
PE28_1	East Brazil Shelf	Northeastern Brazil	PE	-2.601	-0.232
PE29_1	East Brazil Shelf	Northeastern Brazil	PE	-2.680	-0.211
PE29_2	East Brazil Shelf	Northeastern Brazil	PE	-2.705	-0.184
PE30_1	East Brazil Shelf	Northeastern Brazil	PE	-2.998	-0.159
PE30_2	East Brazil Shelf	Northeastern Brazil	PE	-2.961	-0.170
PR02_1	South Brazil Shelf	Southeastern Brazil	PR	-1.972	-1.027
PR02_2	South Brazil Shelf	Southeastern Brazil	PR	-1.990	-1.061
PR03_1	South Brazil Shelf	Southeastern Brazil	PR	-2.554	-0.433
PR03_2	South Brazil Shelf	Southeastern Brazil	PR	-2.525	-0.420
PR03_3	South Brazil Shelf	Southeastern Brazil	PR	-2.551	-0.354
PR04_1	South Brazil Shelf	Southeastern Brazil	PR	-2.445	-0.703
PR04_2	South Brazil Shelf	Southeastern Brazil	PR	-2.461	-0.692
PR05_1	South Brazil Shelf	Southeastern Brazil	PR	-1.868	-0.962
PR05_2	South Brazil Shelf	Southeastern Brazil	PR	-1.843	-0.947
PR06_1	South Brazil Shelf	Southeastern Brazil	PR	-2.391	-1.695
PR06_2	South Brazil Shelf	Southeastern Brazil	PR	-2.390	-1.712

PR07_1	South Brazil Shelf	Southeastern Brazil	PR	-2.733	-1.619
PR07_2	South Brazil Shelf	Southeastern Brazil	PR	-2.756	-1.591
PR12_1	South Brazil Shelf	Southeastern Brazil	PR	-2.726	-0.934
PR12_2	South Brazil Shelf	Southeastern Brazil	PR	-2.724	-1.006
PR13_1	South Brazil Shelf	Southeastern Brazil	PR	-2.959	-0.893
PR13_2	South Brazil Shelf	Southeastern Brazil	PR	-2.951	-0.901
PR14_1	South Brazil Shelf	Southeastern Brazil	PR	-2.310	-0.795
PR14_2	South Brazil Shelf	Southeastern Brazil	PR	-2.261	-0.831
PR15_1	South Brazil Shelf	Southeastern Brazil	PR	-2.665	-0.679
PR15_2	South Brazil Shelf	Southeastern Brazil	PR	-2.698	-0.639
RN02_1	East Brazil Shelf	Northeastern Brazil	RN	-3.000	-0.444
RN02_2	East Brazil Shelf	Northeastern Brazil	RN	-3.000	-0.446
RN03_1	East Brazil Shelf	Northeastern Brazil	RN	-3.022	-0.367
RN03_2	East Brazil Shelf	Northeastern Brazil	RN	-3.020	-0.372
RN05_1	East Brazil Shelf	Northeastern Brazil	RN	-3.170	-0.305
RN05_2	East Brazil Shelf	Northeastern Brazil	RN	-3.205	-0.187
RN11_1	East Brazil Shelf	Northeastern Brazil	RN	-3.104	-0.062
RN11_2	East Brazil Shelf	Northeastern Brazil	RN	-3.106	-0.265
RN23_1	East Brazil Shelf	Northeastern Brazil	RN	-3.481	-0.441
RN23_2	East Brazil Shelf	Northeastern Brazil	RN	-3.412	-0.290
RN24_1	East Brazil Shelf	Northeastern Brazil	RN	-3.207	-0.396
RN24_2	East Brazil Shelf	Northeastern Brazil	RN	-3.254	-0.385
RN26_1	East Brazil Shelf	Northeastern Brazil	RN	-2.501	-0.363
RN26_2	East Brazil Shelf	Northeastern Brazil	RN	-2.478	-0.313
RN28_1	East Brazil Shelf	Northeastern Brazil	RN	-2.987	-0.369
RN28_2	East Brazil Shelf	Northeastern Brazil	RN	-2.970	-0.339
RN31_1	East Brazil Shelf	Northeastern Brazil	RN	-2.883	-0.366
RN31_2	East Brazil Shelf	Northeastern Brazil	RN	-2.935	-0.449
RN35_1	East Brazil Shelf	Northeastern Brazil	RN	-2.993	-0.004
RN37_1	East Brazil Shelf	Northeastern Brazil	RN	-3.136	-0.463
RN37_2	East Brazil Shelf	Northeastern Brazil	RN	-3.136	-0.502
RN39_1	East Brazil Shelf	Northeastern Brazil	RN	-3.354	-0.349
RN39_2	East Brazil Shelf	Northeastern Brazil	RN	-3.361	-0.365
RN45_1	East Brazil Shelf	Northeastern Brazil	RN	-3.611	-0.472
RN45_2	East Brazil Shelf	Northeastern Brazil	RN	-3.592	-0.457
RN49_1	East Brazil Shelf	Northeastern Brazil	RN	-3.638	-0.452
RN49_2	East Brazil Shelf	Northeastern Brazil	RN	-3.612	-0.338
RN50_1	East Brazil Shelf	Northeastern Brazil	RN	-3.350	-0.514
RN50_2	East Brazil Shelf	Northeastern Brazil	RN	-3.384	-0.534
SP01_1	South Brazil Shelf	Southeastern Brazil	SP	-2.896	-1.806
SP01_2	South Brazil Shelf	Southeastern Brazil	SP	-2.878	-1.684
SP03_1	South Brazil Shelf	Southeastern Brazil	SP	-3.301	-1.717
SP03_2	South Brazil Shelf	Southeastern Brazil	SP	-3.305	-1.719
SP03_3	South Brazil Shelf	Southeastern Brazil	SP	-3.292	-1.705
SP03_4	South Brazil Shelf	Southeastern Brazil	SP	-3.265	-1.561
SP04_1	South Brazil Shelf	Southeastern Brazil	SP	-2.516	-1.868
SP04_2	South Brazil Shelf	Southeastern Brazil	SP	-2.506	-1.821
SP04_3	South Brazil Shelf	Southeastern Brazil	SP	-2.539	-1.860
SP04_4	South Brazil Shelf	Southeastern Brazil	SP	-2.556	-1.678

APÊNDICE B – MATERIAL SUPLEMENTAR 2

Detalhamento de resultados da Análise Discriminante submetido como material suplementar para a revista ICES Journal of Marine Science.

Results of the Quadratic Function Discriminant Analysis based on otolith $\delta^{18}\text{O}$ and $\delta^{13}\text{C}$ isotopic signatures for each of the analysed spatial scales

- **Large Marine Ecosystems ($\delta^{18}\text{O}$ and $\delta^{13}\text{C}$)**

		Predicted location			%correct
		NBS	EBS	SBS	
Real location	NBS	25	1	0	96
	EBS	0	89	0	100
	SBS	0	3	28	90
Total		25	93	28	97

- **Large Marine Ecosystems ($\delta^{13}\text{C}$ only)**

		Predicted location			%correct
		NBS	EBS	SBS	
Real location	NBS	23	3	0	88
	EBS	7	82	0	92
	SBS	0	31	0	0
Total		30	116	0	72

- **Large Marine Ecosystems ($\delta^{18}\text{O}$ only)**

		Predicted location			%correct
		NBS	EBS	SBS	
Real location	NBS	24	1	1	77
	EBS	0	89	0	100
	SBS	13	3	15	48
Total		37	93	16	88

- **Marine Ecoregions ($\delta^{18}\text{O}$ and $\delta^{13}\text{C}$)**

		Predicted location				%correct
		AM	NE	E	SE	
Real location	AM	25	1	0	0	96
	NE	0	50	10	0	83
	E	0	14	15	0	52
	SE	0	3	0	28	90
Total		25	68	25	28	81

- **Marine Ecoregions ($\delta^{13}\text{C}$ only)**

		Predicted location				%correct
		AM	NE	E	SE	
Real location	AM	23	3	0	0	88
	NE	7	43	9	1	72
	E	0	14	12	3	41
	SE	0	21	6	4	13
Total		30	81	27	8	56

- **Marine Ecoregions ($\delta^{13}\text{O}$ only)**

		Predicted location				%correct
		AM	NE	E	SE	
Real location	AM	24	1	0	1	92
	NE	0	60	0	0	100
	E	0	29	0	0	0
	SE	13	3	0	15	48
Total		37	93	0	16	68

- **Sampling sites ($\delta^{18}\text{O}$ and $\delta^{13}\text{C}$)**

		Predicted location						%correct
		MA	RN	PE	BA	SP	PR	
Real location	MA	25	1	0	0	0	0	96
	RN	0	25	2	2	0	0	86
	PE	0	7	15	9	0	0	48
	BA	0	2	12	15	0	0	52
	SP	0	0	0	0	9	1	90
	PR	0	0	3	0	3	15	71
Total		25	35	32	27	14	13	71

- **Sampling sites ($\delta^{13}\text{C}$ only)**

		Predicted location						%correct
		MA	RN	PE	BA	SP	PR	
Real location	MA	23	3	0	0	0	0	88
	RN	7	18	4	2	0	0	62
	PE	0	9	13	9	0	0	42
	BA	0	2	13	14	0	0	48
	SP	0	4	6	0	0	0	0
	PR	0	1	12	8	0	0	0
Total		30	37	48	31	0	0	47

- **Sampling sites ($\delta^{18}\text{O}$ only)**

		Predicted location						%correct
		MA	RN	PE	BA	SP	PR	
Real location	MA	25	1	0	0	0	0	96
	RN	0	22	3	4	0	0	76
	PE	0	4	12	15	0	0	39
	BA	0	8	9	12	0	0	41
	SP	0	0	0	0	10	0	100
	PR	14	3	0	0	4	0	0
Total		39	38	24	31	14	0	55