

BIOLOGIA PESQUEIRA E DINÂMICA POPULACIONAL DA LAGOSTA PANULIRUS LAEVICAUDA (LATREILLE), NO NORDESTE SETENTRIONAL DO BRASIL (1)

Antônio Adauto Fonteles-Filho(2)

Laboratório de Ciências do Mar
Universidade Federal do Ceará
Fortaleza — Ceará — Brasil

INTRODUÇÃO

A lagosta *Panulirus laevicauda* (Latreille) é uma das duas principais espécies do gênero *Panulirus* White que ocorrem nas águas do Nordeste brasileiro. Tem uma distribuição geográfica semelhante à da espécie *Panulirus argus* (Latreille), abrangendo a área desde Cuba até o Rio de Janeiro (Chace Jr. & Dumont, 1949), e ocorre em grande abundância apenas no Nordeste, especialmente no Estado do Ceará.

A exploração pesqueira das lagostas se iniciou em 1955, com uma crescente importância determinada pelo alto valor comercial alcançado no mercado internacional. Este fato tem justificado a investigação científica ininterrupta da sua biologia pesqueira e dinâmica populacional, desde 1958 (Paiva, 1958), em decorrência da qual já existe uma grande quantidade de informações sobre as mesmas. A lagosta *P. laevicauda* é a menor das duas espécies e ocorre em menor abundância.

A principal fonte de dados tem sido a amostragem das características biológicas e biométricas dos indivíduos capturados e o controle da produção e esforço de pesca, bem como as estatísticas de exportação. Este sistema de amostragem e controle foi estabelecido em 1961, mas o período do nosso estudo começa em 1965, principalmente porque somente a partir deste ano existem dados de esforço de pesca e sua correspondente produção. Escolhemos a espécie *P. laevicauda* porque, apesar de sua menor importância econômica, os dados obtidos sobre a biologia populacional são mais fidedignos do que os da espécie *P. argus*. Esta afirmativa se baseia em que no período 1965/71 a amostragem atingia principalmente as capturas efetuadas na região mais costeira da área total da distribuição, onde *P. laevicauda* é mais abundante (Paiva, 1967).

A elevada taxa de exploração do estoque a partir de 1972 tem colocado em perigo sua capacidade de renovação, e estudos de dinâmica populacional visam exatamente a permitir a obtenção de parâmetros que indiquem os reflexos desta situação e a maneira de corrigí-los. Uma das conseqüências do aumento exagerado do esforço de pesca é a elevação da taxa de mortalidade e o desequilíbrio na estrutura etária, favorecendo uma participação predominante dos

(1) Trabalho realizado em decorrência de convênios firmados com a Superintendência do Desenvolvimento do Nordeste (SUDENE) e Superintendência do Desenvolvimento da Pesca (SUDEPE).

(2) Pesquisador do Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq).

indivíduos jovens e decréscimo relativo dos indivíduos adultos e reprodutores, na população. Estes fatos se evidenciam pela diminuição drástica do índice de abundância (CPUE) e do nível ótimo de produção máxima sustentável.

Em 1976 foram implantadas medidas de regulamentação da pesca, estabelecendo um tamanho mínimo de captura, a proibição da pesca de fêmeas ovas e a paralisação total da atividade por dois meses, cada ano.

Com o presente trabalho pretendemos englobar, pela primeira vez, todos os dados coletados ao longo do período de 1965 a 1979, e analisá-los de modo a mostrar como a população de *P. laeviscauda* tem reagido à introdução de um novo predador (a pesca) no ecossistema. Inicialmente apresentamos os principais aspectos da sua biologia populacional, isto é, alguns parâmetros biológicos do indivíduo tomados para a população como um todo e variando em função das diferenças individuais. Para avaliar as variações que se verificaram no tamanho do estoque capturável, estimamos as taxas de mortalidade, exploração e recrutamento e estabelecemos a relação entre estoque reprodutor e número de recrutas que dele se originam. As estimativas destes parâmetros da dinâ-

mica da população foram utilizadas no cálculo da produção máxima sustentável em função do esforço ótimo de pesca, e como indicadores da reação favorável do estoque às medidas de regulamentação. Finalmente, todas estas informações são sumariadas sob a forma de itens, apresentados como conclusões do estudo.

BIOLOGIA POPULACIONAL

Neste capítulo, utilizaremos as informações contidas nos inúmeros trabalhos sobre *P. laeviscauda*, acrescentando aquelas provenientes da análise dos dados disponíveis. Consideramos a biologia populacional sob os seguintes aspectos: reprodução, alimentação, biometria, crescimento e estrutura etária.

Reprodução

A reprodução da lagosta *P. laeviscauda* ocorre por acasalamento do macho com a fêmea e deposição, sobre o esterno desta, da massa espermatofórica (espermoteca), um pouco atrás da implantação do terceiro par de pereiópodos (Mota Alves & Tomé, 1966). Em contato com a água a espermoteca, inicialmente de consistência gelatinosa e incolor, endurece e torna-se escura

TABELA I

Distribuição mensal de fêmeas "com espermoteca" (CE), "ovadas" (OV) e "com restos de espermoteca" (CR), da lagosta *Panulirus laeviscauda* (Latreille), no período de 1965 a 1979.

Mês	Frequência absoluta			Frequência relativa (%)		
	CE	OV	CR	CE	OV	CR
Janeiro	208	1.112	458	11,7	62,5	25,8
Fevereiro	221	1.451	306	11,2	73,4	15,4
Março	158	1.048	286	10,6	70,2	19,2
Abril	125	929	338	9,0	66,7	24,3
Mai	95	435	537	8,9	40,8	50,3
Junho	164	348	782	12,7	26,9	60,4
Julho	89	238	755	8,2	22,0	69,8
Agosto	89	179	651	9,7	19,5	70,8
Setembro	102	185	445	13,9	25,3	60,8
Outubro	160	404	360	17,3	43,7	39,0
Novembro	127	469	357	13,3	49,0	37,3
Dezembro	183	712	432	13,8	53,7	32,5
Total	1.721	7.510	5.707	11,5	50,3	38,2

(Mota Alves & Paiva, 1976). Podemos encontrar fêmeas com espermoteca durante todo o ano, com freqüência de ocorrência mais ou menos uniforme, mas com ligeiro máximo em outubro (tabela I; figura 1). Isto é decorrência do fato de que a presença de espermoteca na fêmea não significa necessariamente que esta se encontre na época de reprodução, já que existem machos capazes de copular durante todo o ano (Buesa Más, 1965). Mota Alves & Paiva (1976) observaram que fêmeas maiores precisam acasalar-se mais de uma vez para assegurar a fecundação dos óvulos liberados.

Os óvulos, após serem expelidos, são fertilizados externamente pelo esperma contido na espermoteca, que a fêmea libera arranhando-a com pequenas unhas da quinta pata. A superfície esbranquiçada da espermoteca usada logo assume o aspecto endurecido e a cor preto-acinzentada, característicos da condição original (Walton Smith, 1958). Os ovos fertilizados tornam-se marrom-escuros, depois marrons e, finalmente, quase incolores, pouco antes de eclodir (Sutcliffe Jr., 1952). Após ser utilizada várias vezes, a espermoteca se reduz a, apenas, restos que não mais servirão para futuras fertilizações.

A fecundidade média individual da espécie, segundo amostragem realizada no período agosto/71 - agosto/72, variou de 117.547 a 458.984 ovos, com média de 239.689 ovos por fêmeas. A fecun-

didade aumenta em relação direta com o comprimento, mas não com o peso do indivíduo (Nascimento, 1974 a).

A freqüência de ocorrência de fêmeas ovadas é um índice representativo da intensidade reprodutiva, sendo utilizada para a determinação da época de desova, juntamente com a curva de maturação, que relaciona o peso dos ovários ao comprimento do indivíduo (Santos, 1972). A julgar pela freqüência de ocorrência de fêmeas ovadas nas amostras, *P. laevicauda* desenvolve atividade reprodutiva durante todo o ano. O estágio pré-reprodutivo (com espermoteca) não apresenta nenhuma tendência de variação temporal, por razões explicadas acima, mas os estágios reprodutivo (ovada) e pós-reprodutivo (com restos de espermoteca) mostram tendências de variação bem marcantes e perfeitamente simétricas. O período de maior freqüência de fêmeas ovadas (janeiro-abril) coincide com o de menor freqüência de fêmeas "com restos de espermoteca" (tabela I; figura 1); utilizando dados de peso médio mensal dos ovários, Mesquita & Gesteira (1975) determinaram que a época de maior intensidade reprodutiva ocorre de fevereiro a maio (figura 2). Verifica-se, portanto, uma grande concordância entre os períodos de desova determinados pelos dois métodos.

O número de meses (n) necessário para que a totalidade das fêmeas de uma classe etária desove é igual a $100/x$, onde x é a média mensal de fêmeas ova-

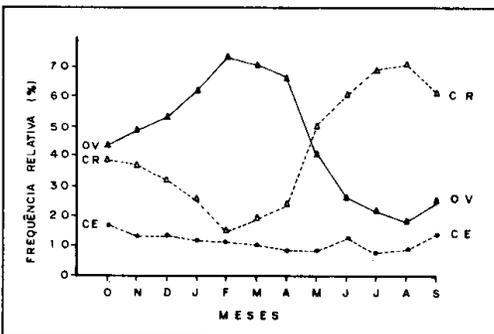


Figura 1 - Distribuição mensal de fêmeas "com espermoteca" (CE), "ovadas" (OV), e "com restos de espermoteca" (CR), da lagosta *Panulirus laevicauda* (Latreille).

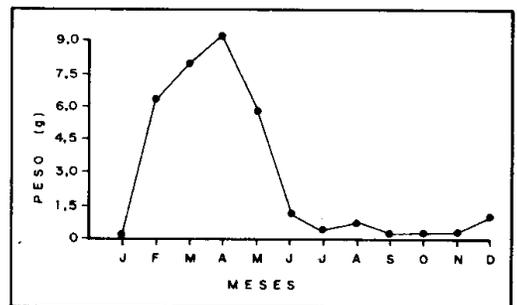


Figura 2 - Variação mensal do peso médio dos ovários da lagosta *Panulirus laevicauda* (Latreille) - segundo Mesquita & Gesteira (1975).

das. Utilizando os dados de 132 meses, encontramos a média $x = 30,5\%$ de fêmeas ovadas e n igual a 3,3 meses, resultado que reforça o caráter de desova total e periódica de *P. laevicauda*, que produz classes anuais de idade.

A primeira maturação sexual ocorre entre 13,7 e 15,8 cm de comprimento total (Mesquita & Gesteira, *op. cit.*). O valor encontrado para esta característica biológica, por Nascimento (1974b), foi de 18,6 cm de comprimento total.

Analisando a participação relativa de machos e fêmeas na população (tabela II), por intermédio do teste - χ^2 , verifica-se uma predominância numérica dos machos, com significância estatística em todos os anos do período considerado, com exceção de 1977. Podemos, ainda, ressaltar o grande desequilíbrio na proporção sexual nos anos de 1965/68 e 1971, com média de 0,7125 M: 0,2875 F, e sua estabilização nos anos restantes, em torno da média de 0,5535 M: 0,4465 F.

Apesar do maior equilíbrio verificado na proporção sexual a partir de 1972, consequência da melhoria do sistema de amostragem, que passou a abranger o universo populacional em toda a área, é

possível que exista, realmente, um maior número de machos do que de fêmeas na população, contrariando a expectativa estatística de 50% dos indivíduos para cada sexo.

Durante a época da desova as fêmeas se tornam menos vulneráveis ao aparelho-de-pesca, pela diminuição do apetite (Paiva, 1967). As proporções sexuais calculadas para os meses de fevereiro a maio (época da desova), apresentaram médias de 0,5762 M: 0,4238 F contra 0,5483 M: 0,4517 F, para os meses restantes do ano (tabela III), o que vem corroborar o fato acima mencionado. Por outro lado, este fenômeno biológico representa uma auto-defesa das fêmeas em reprodução contra a atividade predatória da pesca.

Alimentação

A distribuição e abundância do alimento é um dos fatores principais responsáveis pela distribuição e deslocamento dos indivíduos de uma espécie dentro da área de ocorrência (Nikolskii, 1969).

Sendo a lagosta *P. laevicauda* uma espécie bentônica, em direta relação com a

TABELA II

Dados relativos à proporção sexual da lagosta *Panulirus laevicauda* (Latreille), no período de 1965 a 1979.

Ano	Número de indivíduos		Proporção sexual		χ^2	P
	macho	fêmea	macho	fêmea		
1965	3.155	1.329	0,7036*	0,2964*	743,59	<0,01
1966	3.108	1.138	0,7320*	0,2680*	914,01	<0,01
1967	3.041	660	0,8217*	0,1783*	1.709,06	<0,01
1968	5.570	2.490	0,6911*	0,3089*	1.176,98	<0,01
1969	1.703	1.189	0,5889	0,4111	91,35	<0,01
1970	2.592	2.149	0,5467	0,4533	41,39	<0,01
1971	4.388	2.758	0,6140*	0,3860*	371,80	<0,01
1972	4.259	3.598	0,5421	0,4579	55,61	<0,01
1973	4.631	3.720	0,5545	0,4455	99,38	<0,01
1974	6.273	4.883	0,5623	0,4377	173,19	<0,01
1975	9.499	6.485	0,5943	0,4057	568,33	<0,01
1976	8.666	7.899	0,5232	0,4768	35,51	<0,01
1977	4.310	4.027	0,5170	0,4830	9,61	>0,05
1978	5.651	4.275	0,5693	0,4307	190,75	<0,01
1979	6.696	5.774	0,5370	0,4630	68,17	<0,01

(*) Valores substituídos pela proporção 0,5535 : 0,4465, média dos anos 1969/70 e 1972/79.

comunidade ou biocenose do fundo, sua alimentação depende diretamente dos organismos e material orgânico existentes no fundo do mar. A lagosta é um comedor de detritos, embora não haja evidência direta deste fato, já que covos com iscas podres têm voltado vazios, enquanto aqueles iscados com carne fresca fornecem grandes capturas (Buesa Más, 1965).

Como não temos informações sobre os hábitos alimentares de *P. laevicauda*, utilizaremos dados obtidos para a espécie *P. argus* (Fernandes, 1974), com a premissa de que não há grande diferença neste aspecto entre as duas espécies. Na fase adulta, os Equinodermos são o tipo de alimento mais importante, seguidos por Moluscos, Crustáceos e Vegetais (Famerógamas e Algas), sendo os Gastrópodes e Equinóides os elementos mais representativos do regime alimentar.

Os hábitos da espécie são noturnos, sendo sua captura feita somente à noite. Seu refúgio natural se constitui nas diferentes irregularidades do chão da plataforma continental. Esse comportamento determina que as lagostas se refugiem nos covos à procura de alimento durante a noite, já que durante o dia a entrada nos covos é determinada, também, pela sombra e proteção que eles propiciam (Buesa Más, 1965).

Biometria

Com base na análise da distribuição do comprimento total da lagosta *P. laevicauda*, no período de 1965 a 1979, podemos observar que o tamanho individual variou de 11,1 a 33,0 cm com valores modais nas classes de 16,1 - 17,0 cm em 1979, 17,1 - 18,0 cm nos anos de 1966/67, 1970, 1974 e 1978, e 18,1 - 19,0 cm nos anos de 1965/67, 1971/73, 1975 e 1977, para machos e fêmeas, indistintamente.

A distribuição de comprimento apresentou maior amplitude a partir de 1972, ano em que a amostragem passou a abranger os desembarques da captura realizada em toda a área de distribuição da espécie. Apesar da média de comprimento ter permanecido praticamente constante em todo o período estudado, com exceção dos anos de 1977 e 1979, os valores do desvio padrão e coeficiente de variação confirmam que o período 1972/79 abrange a totalidade da distribuição do estoque capturável. Por outro lado, os estreitos limites de confiança para a média indicam que esta tem pequena variância e pode ser considerada uma boa estimativa da média populacional (tabela IV).

Um aspecto importante para estudos de biologia pesqueira é o conhecimento

TABELA III

Dados relativos à proporção sexual da lagosta *Panulirus laevicauda* (Latreille), no período de 1971 a 1979.

Ano	Número de indivíduos				Proporção sexual			
	época de desova		resto do ano		época de desova		resto do ano	
	M	F	M	F	M	F	M	F
1971	1.313	699	3.025	2.059	0,6526	0,3474	0,5950	0,4050
1972	1.026	795	2.996	2.542	0,5634	0,4366	0,5410	0,4590
1973	1.421	1.084	3.210	2.636	0,5673	0,4327	0,5491	0,4509
1974	1.854	1.578	4.346	3.386	0,5402	0,4598	0,5621	0,4379
1975	2.953	1.940	6.543	4.555	0,6035	0,3965	0,5896	0,4104
1976	1.316	1.203	7.350	6.696	0,5224	0,4776	0,5233	0,4767
1977	747	754	3.563	3.273	0,4977	0,5023	0,5212	0,4788
1978	1.639	904	2.543	3.371	0,6445	0,3555	0,5436	0,4564
1979	2.391	1.634	4.305	4.140	0,5940	0,4060	0,5098	0,4902
Média	1.629	1.359	4.372	3.629	0,5762	0,4238	0,5483	0,4517

das relações biométricas entre peso e comprimento de diferentes partes do corpo do indivíduo, pois a conversão de uma das variáveis em outra facilita a amostragem e possibilita a estimação de parâmetros que nem sempre são obtidos diretamente.

De acordo com o trabalho de Borges (1965) e com as equações que relacionam peso total (Y) a comprimento total (X) — segundo Xavier & Rocha (MS):

$$\text{macho: } \ln Y = - 8,57 + 2,71 \ln X \quad (1)$$

$$\text{fêmeas: } \ln Y = - 8,52 + 2,68 \ln X \quad (2)$$

podemos chegar às seguintes conclusões sobre as principais relações biométricas para a espécie:

- para um mesmo comprimento total, as fêmeas têm maior abdômen (cauda) do que os machos;
- para um mesmo comprimento total, os machos têm maior peso do que as fêmeas;
- para um mesmo comprimento total, o abdômen (cauda) das fêmeas pesa mais que o dos machos.

Crescimento

O crescimento da lagosta *P. laeviscauda*, como dos crustáceos em geral, devido à presença de um exoesqueleto quitinoso, se efetua por etapas, através do processo conhecido como *muda* ou *ecdise*. O ato de o indivíduo se libertar deste exoesqueleto ocorre num curto espaço de tempo, após o qual o corpo se expande graças à absorção de água, atingindo um novo tamanho, que será mantido até a próxima muda (Bauchau, 1966). A nova "casca" leva algum tempo para endurecer e, desta maneira, é possível capturar lagostas em "muda recente", apesar destas praticamente não se alimentarem logo após a ocorrência do processo (Fernandes, 1974).

Embora se encontrem lagostas em muda recente durante todo ano, evidência de que os indivíduos da população não realizam a ecdise todos ao mesmo tempo, existem períodos no ano em que a frequência de lagostas em muda recente é bem maior: para os machos, estes corresponderam aos meses de janeiro e julho; para as fêmeas, aos meses

TABELA IV

Estimativas da média (\bar{x}), desvio padrão (s), erro da média ($s_{\bar{x}}$), limites de confiança da média ($\bar{x} \pm 2s_{\bar{x}}$) e coeficiente de variação (C.V.), relativas à distribuição de comprimento total da lagosta *Panulirus laeviscauda* (Latreille).

Ano	Macho					Fêmea				
	\bar{x}	s	$s_{\bar{x}}$	$\bar{x} \pm 2s_{\bar{x}}$	C.V. (%)	\bar{x}	s	$s_{\bar{x}}$	$\bar{x} \pm 2s_{\bar{x}}$	C.V. (%)
1965	18,1	1,54	0,028	18,54 – 18,66	8,3	18,8	1,52	0,023	18,75 – 18,85	8,1
1966	18,6	1,53	0,018	18,56 – 18,64	8,2	18,6	1,54	0,016	18,63 – 18,63	8,3
1967	18,6	1,53	0,014	18,57 – 18,63	8,2	18,6	1,53	0,014	18,57 – 18,63	8,2
1968	18,4	1,55	0,013	18,37 – 18,43	8,4	18,4	1,56	0,011	18,38 – 18,42	8,5
1969	18,3	1,59	0,011	18,28 – 18,32	8,7	18,3	1,60	0,010	18,28 – 18,32	8,7
1970	18,3	1,59	0,010	18,28 – 18,32	8,7	18,3	1,58	0,009	18,28 – 18,32	8,6
1971	18,3	1,55	0,009	18,28 – 18,32	8,5	18,3	1,53	0,008	18,28 – 18,32	8,4
1972	18,7	2,46	0,011	18,68 – 18,72	13,1	19,4	1,88	0,031	19,34 – 19,43	9,7
1973	18,9	1,90	0,022	18,86 – 18,94	10,0	19,0	1,91	0,018	18,96 – 19,07	10,0
1974	18,4	2,15	0,016	18,37 – 18,43	11,7	19,1	2,24	0,013	19,07 – 19,13	12,4
1975	18,0	2,28	0,012	17,98 – 18,02	12,6	18,0	2,28	0,011	17,98 – 18,02	12,7
1976	18,1	2,27	0,010	18,08 – 18,12	12,5	18,1	2,22	0,009	18,08 – 18,12	12,2
1977	19,2	2,17	0,034	19,13 – 19,27	11,3	19,0	1,86	0,029	18,94 – 19,06	9,8
1978	18,3	2,52	0,034	18,23 – 18,37	13,8	18,3	2,30	0,035	18,23 – 18,37	12,6
1979	17,6	2,30	0,028	17,54 – 17,66	13,1	17,8	2,28	0,030	17,74 – 17,86	12,8

de maio e julho-agosto (tabela V; figura 3). O ciclo anual de crescimento é composto de duas etapas, admitindo-se que as lagostas adultas mudam duas vezes por ano: uma fase curta, a de muda, em que há um rápido crescimento determinado pela mudança do exoesqueleto e outra, estacionária, em que não há qualquer aumento de tamanho, já que a existência do exoesqueleto não o permite.

Considerando que a fecundação é externa, verifica-se uma nítida demarcação dos períodos de reprodução e crescimento, os quais se alternam regularmente: durante a época de maior intensidade reprodutiva (figuras 1 e 2), se verificam baixas freqüências de fêmeas em muda, e após a mesma, de maio a agosto, ocorre a fase de mais rápido crescimento (figura 3). Existem, portanto, dois períodos de crescimento com intervalos de 4 a 5 meses, cuja ocorrência é ainda reforçada pela maior incidência de cracas (cirrípides) incrustadas no exoesqueleto nos meses de fevereiro e setembro - dezembro (Paiva & Costa, 1968).

Apesar da dificuldade de se aplicar modelos matemáticos que relacionam idade ao comprimento, tendo em vista que a lagosta não apresenta crescimento

contínuo, o fato de que foram encontrados indivíduos em muda em todos os meses do ano permitiu a utilização do modelo de crescimento de von Bertalanffy (1938):

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

Ivo (1975) obteve a relação entre comprimento do abdômen e a idade (t) que, transformado em comprimento total (cm), resulta na seguinte equação de crescimento:

$$L_t = 38,0 \left(1 - e^{-0,171 t} \right) \quad (3)$$

O comprimento máximo dos indivíduos capturados no período 1965/79 chegou a 86,8% do comprimento máximo teórico (38,0 cm), de modo que uma classe etária, praticamente, se extingue quando atinge 12 anos de idade (tabela VI). A taxa média absoluta de 2,7 cm/ano revela que a lagosta *P. laevicauda* tem crescimento lento, apresentando, por outro lado, a vantagem de ser mais resistente a variações no suprimento alimentar. O coeficiente de crescimento ($K = 0,171$) se apresenta bastante inferior ao calculado para outras

TABELA V

Distribuição mensal de machos e fêmeas da espécie *Panulirus laevicauda* (Latreille), em processo de muda, no período de 1965 a 1979.

Mês	Macho		Fêmea		Total	
	n.º	%	n.º	%	n.º	%
Janeiro	102	16,0	23	8,8	125	13,9
Fevereiro	39	6,1	9	3,5	48	5,3
Março	40	6,2	7	2,7	47	5,2
Abril	67	10,4	7	2,7	74	8,2
Maio	56	8,7	32	12,3	88	9,8
Junho	57	8,9	23	8,8	80	8,9
Julho	109	17,1	71	27,3	180	19,9
Agosto	58	9,0	34	13,2	92	10,2
Setembro	26	4,0	19	7,3	45	5,0
Outubro	36	5,6	26	10,0	62	6,9
Novembro	26	4,0	4	1,5	30	3,3
Dezembro	26	4,0	5	1,9	31	3,4
Total	642	100,0	260	100,0	902	100,0

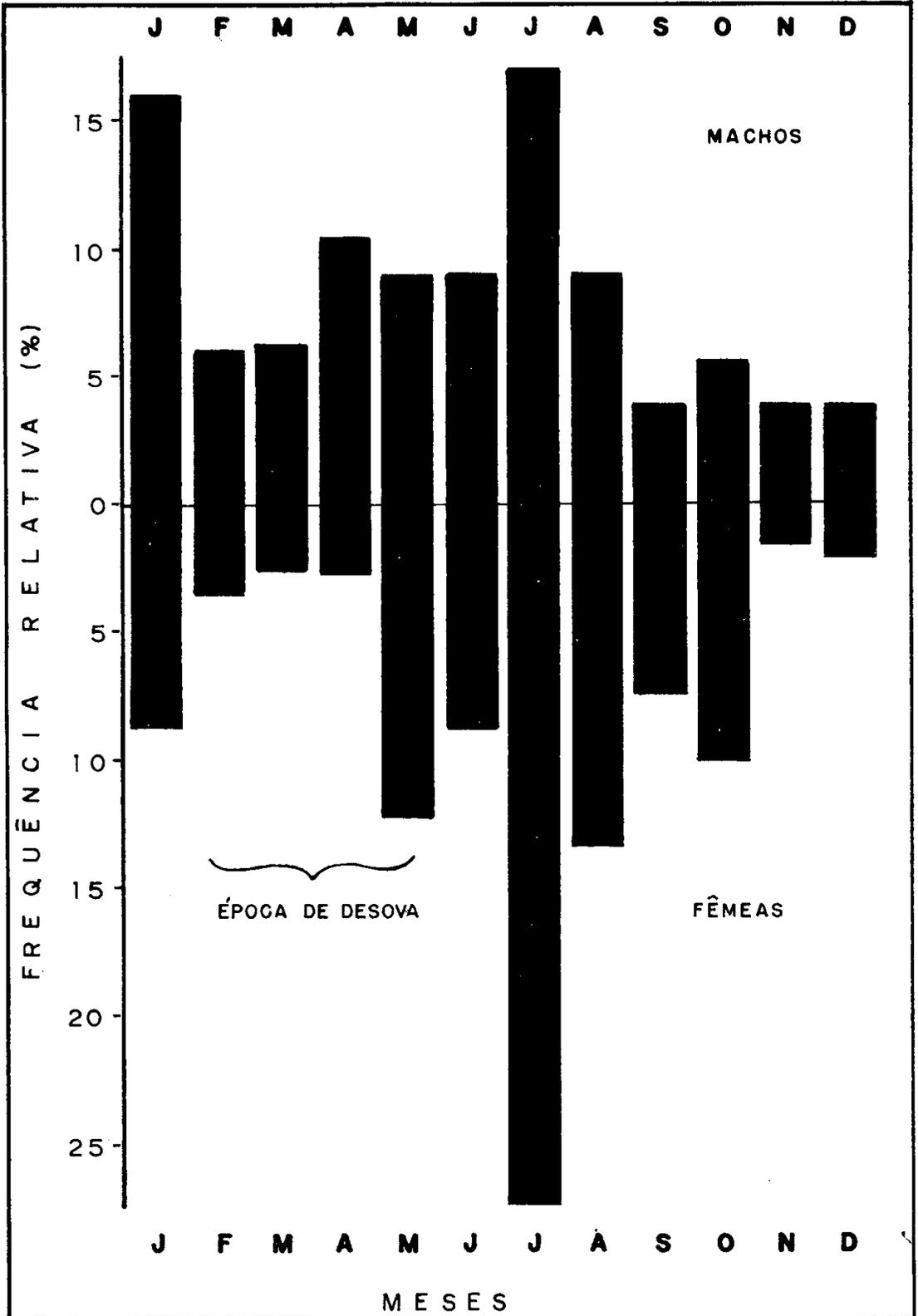


Figura 3 — Frequência média mensal de indivíduos em muda recente, da lagosta *Panulirus laevicauda* (Latreille), no período de 1965 a 1979.

espécies da classe Crustacea, por exemplo, os camarões *Penaeus schmitti* (Neiva et al., 1971), *Penaeus brasiliensis* e *Penaeus paulensis* (Mello, 1973).

Estrutura etária

Considerando que a lagosta *P. laevicauda* tem reprodução total e periódica, para a determinação dos fatores da dinâmica populacional utilizaremos a distribuição anual de idade do estoque durante a fase de exploração, isto é, desde a idade em que se torna vulnerável ao covo até a idade máxima capturável. A estrutura etária é representada em termos de índices de abundância, proporcionais à verdadeira abundância do estoque nas áreas de pesca, em duas etapas: (a) cálculo da distribuição de comprimento do estoque; (b) cálculo do índice de abundância (CPUE) do estoque, por grupo-de-idade.

(a) Cálculo da distribuição de comprimento do estoque

A composição de comprimento do estoque presente nas áreas de pesca, num certo período anual, é representada pela distribuição de frequência de comprimento obtida por amostragem dos desembarques de lagostas, de modo que o

agrupamento de todas as amostras obtidas num ano representa a composição do estoque naquele ano. A relação entre o peso total capturado (P) e o peso dos indivíduos amostrados (p), num certo período de tempo, admitindo-se que o peso médio dos indivíduos amostrados representa o do estoque como um todo, pode ser usada como um fator de ajuste (A) entre a amostra e o universo. Portanto,

$$A = \frac{P}{p} = \frac{N}{n}$$

O número total de indivíduos capturados durante o ano, por classe de comprimento (N_i), é obtido multiplicando-se a frequência absoluta em cada classe (n_i) pelo fator de ajuste.

Na ausência de dados sobre o peso total dos indivíduos amostrados (P), este foi obtido multiplicando-se o peso (w_i) correspondente a cada centro de classe de comprimento total (calculado através das equações 1 e 2) pela frequência absoluta (n_i), de modo que

$$p = \sum w_i n_i$$

A produção total anual (P) foi estimada a partir da produção conjunta das duas espécies de lagosta, considerando-se

TABELA VI

Dados relativos à distribuição etária e taxa de crescimento da lagosta *Panulirus laevicauda* (Latreille), no período de 1965 a 1979.

Grupo-de-idade	Idade (ano)	Faixa de comprimento total (cm)	Comprimento médio (cm)	Taxa de crescimento	
				absoluta (cm)	relativa (%)
0	0 → 1	0 - 5,9	2,95	5,55	188,1
I	1 → 2	6,0 - 11,0	8,50	4,60	54,1
II	2 → 3	11,1 - 15,1	13,10	3,85	29,4
III	3 → 4	15,2 - 18,7	16,95	3,30	19,5
IV	4 → 5	18,8 - 21,7	20,25	2,80	13,8
V	5 → 6	21,8 - 24,3	23,05	2,35	10,2
VI	6 → 7	24,4 - 26,4	25,40	1,95	7,7
VII	7 → 8	26,5 - 28,2	27,35	1,65	6,0
VIII	8 → 9	28,3 - 29,7	29,00	1,40	4,8
IX	9 → 10	29,8 - 31,0	30,40	1,20	3,9
X	10 → 11	31,1 - 32,1	31,60	1,00	3,1
XI	11 → 12	32,2 - 33,0	32,60		

TABELA VII
 Estoque capturado e captura por unidade de esforço de pesca da lagosta *Panulirus laeviscauda* (Latreille), por grupo-de-idade, no período de 1965 a 1979.

Grupo de-idade	1965	1966	1967	1968	1969	1970	1971	1972	1973	1974	1975	1976	1977	1978	1979
Estoque capturado (Número de lagostas)															
II	9.068	25.029	20.380	129.256	265.279	135.767	47.249	80.890	119.649	1.034.448	809.326	144.834	107.135	507.503	1.611.974
III	1.475.882	2.177.872	1.789.783	3.759.703	4.198.002	4.626.475	3.594.993	2.756.664	3.164.303	4.198.185	3.279.221	3.600.199	2.748.611	4.752.263	5.706.218
IV	1.281.937	1.445.162	1.457.904	1.537.301	1.942.405	2.191.657	1.570.560	2.953.241	2.731.446	1.506.047	1.664.989	2.588.957	2.850.583	2.471.347	1.870.467
V	117.602	111.677	96.899	89.399	237.546	129.323	41.934	480.331	430.525	214.850	217.243	363.210	506.473	581.172	263.021
VI	11.213	10.312	9.266	7.793	11.615	9.427	2.862	61.398	47.492	26.888	28.602	53.178	72.328	152.607	64.148
VII	599	-	952	948	-	2.419	2.068	12.537	11.911	8.870	9.474	14.048	16.295	32.946	31.138
VIII	399	-	-	-	-	-	1.829	3.134	2.867	3.387	2.202	3.544	6.383	15.488	9.148
IX	-	-	-	-	-	-	-	1.037	1.193	981	3.125	3.302	949	5.016	5.342
X	-	-	-	-	-	-	-	791	-	674	734	-	-	-	752
XI	-	-	-	-	-	-	-	-	-	552	367	-	-	-	-
Captura por unidade de esforço (n.º de lagostas/100 covos-dia)															
II	0,132	0,218	0,154	0,591	0,693	0,380	0,118	0,106	0,155	1,840	1,198	0,220	0,144	0,594	1,853
III	21,557	18,950	13,518	17,187	10,970	12,951	9,005	4,778	4,098	7,466	4,852	5,482	3,702	5,566	6,581
IV	18,724	12,574	11,012	7,028	5,076	6,135	3,934	5,119	3,537	2,678	2,464	3,942	3,839	2,895	2,151
V	4,008	2,267	1,707	0,953	1,448	0,845	0,245	1,942	1,301	0,892	0,750	1,290	1,592	1,588	0,706
VI	0,381	0,209	0,163	0,083	0,071	0,062	0,017	0,248	0,144	0,111	0,099	0,189	0,228	0,417	0,172
VII	0,020	-	0,017	0,010	-	0,016	0,012	0,050	0,036	0,036	0,033	0,050	0,051	0,202	0,083
VIII	0,013	-	-	-	-	-	0,010	0,013	0,008	0,014	0,008	0,013	0,020	0,042	0,024
IX	-	-	-	-	-	-	-	0,004	0,004	0,004	0,010	0,012	0,003	0,014	0,014
X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,001	0,003	-	-	-	-
XI	-	-	-	-	-	-	-	0,004	-	0,001	0,001	-	-	-	-

que a participação de *P. laevicauda* foi, em média, de 32,0%. A produção para cada sexo foi obtida multiplicando-se a produção total pela proporção sexual (tabela II). A partir dos valores de P e p , foi estimado o fator anual de ajuste para cada sexo que, multiplicado pelas frequências absolutas em cada classe, produziu a distribuição de comprimento do estoque, em cada ano do período 1965/79.

(b) *Cálculo do índice de abundância (CPUE) por grupo-de-idade*

A distribuição de comprimento do estoque deve ser obtida através de uma tabela idade/comprimento, que determina a participação relativa dos grupos-de-idade nas classes de comprimento. Como não foi possível empregar esta metodologia, os indivíduos do estoque capturado foram distribuídos, sexos em conjunto, nos diversos grupos-de-idade de acordo com os intervalos de comprimento apresentados na tabela VI. Os resultados, em número de indivíduos e CPUE por grupo-de-idade, encontram-se na tabela VII.

A estrutura etária está representada em termos de número de indivíduos capturados por unidade de esforço, em cada grupo-de-idade, sendo este índice corrigido para os grupos de II a IV anos e V a XI anos pelos fatores multiplicativos 0,3 e 0,7, respectivamente. Esta correção se baseia no fato de que o esforço de pesca se concentra na metade externa da plataforma continental, a partir da isobata de 20 metros (Paiva, 1974) e a distribuição de *P. laevicauda* é, principalmente, costeira.

O estoque capturável da lagosta se distribui nos grupos-de-idade II a XI anos, com 85,08% dos indivíduos concentrados nos grupos III e IV (de 15,2 a 21,7 cm de comprimento total). No período de 1965 a 1979, o grupo III foi predominante em quase todos os anos, exceção feita a 1972 e 1977, em que o grupo IV mostrou-se ligeiramente mais

abundante. Isto significa que os indivíduos entram para a fase exploratória com 15,2 cm de comprimento total, apenas ligeiramente inferior ao tamanho médio de primeira maturação sexual; em média, somente 4,28% dos indivíduos são capturados abaixo daquele comprimento (tabela VIII; figura 4).

A estrutura etária do estoque capturável da lagosta *P. laevicauda* revela que este se encontra em equilíbrio estável, havendo pequena participação de indivíduos jovens, e que o estoque adulto é constituído, em 94%, de indivíduos com 3 a 5 anos de idade (de 15,2 a 24,3 cm de comprimento total).

PARÂMETROS DA DINÂMICA POPULACIONAL

Uma população de organismos aquáticos é uma entidade dinâmica cujo tamanho e estrutura variam constantemente, através das relações inter e intra-específicas que a mantém em equilíbrio estável dentro da comunidade a que pertence no ecossistema. Pode ser subdividida em cinco grupos, no que diz respeito às taxas de crescimento, mortalidade e sobrevivência de um estágio para outro: (1) *ovos*, que estão sujeitos a certos fatores físicos e químicos e a um grupo especial de predadores; (2) *larvas*, também sujeitas a diversos fatores, dentre os quais se destaca o suprimento alimentar; (3) *pós-larvas*, que podem mudar a dieta alimentar, apesar de permanecer no mesmo habitat; (4) *jovens*, que constituem o grupo de onde saem os recrutas para o estoque adulto e podem ser capturados, embora não sejam normalmente incluídos nas operações de pesca; (5) *estoque capturável*, constituído de indivíduos vulneráveis à pesca e que já atingiram a idade de captura.

O estudo da dinâmica populacional visa a determinar o tamanho e estrutura do estoque capturável e explicar as variações que os mesmos sofrem estacional e anualmente, em função dos fatores responsáveis pelos ganhos e perdas de biomassa: o peso do estoque é aumentado

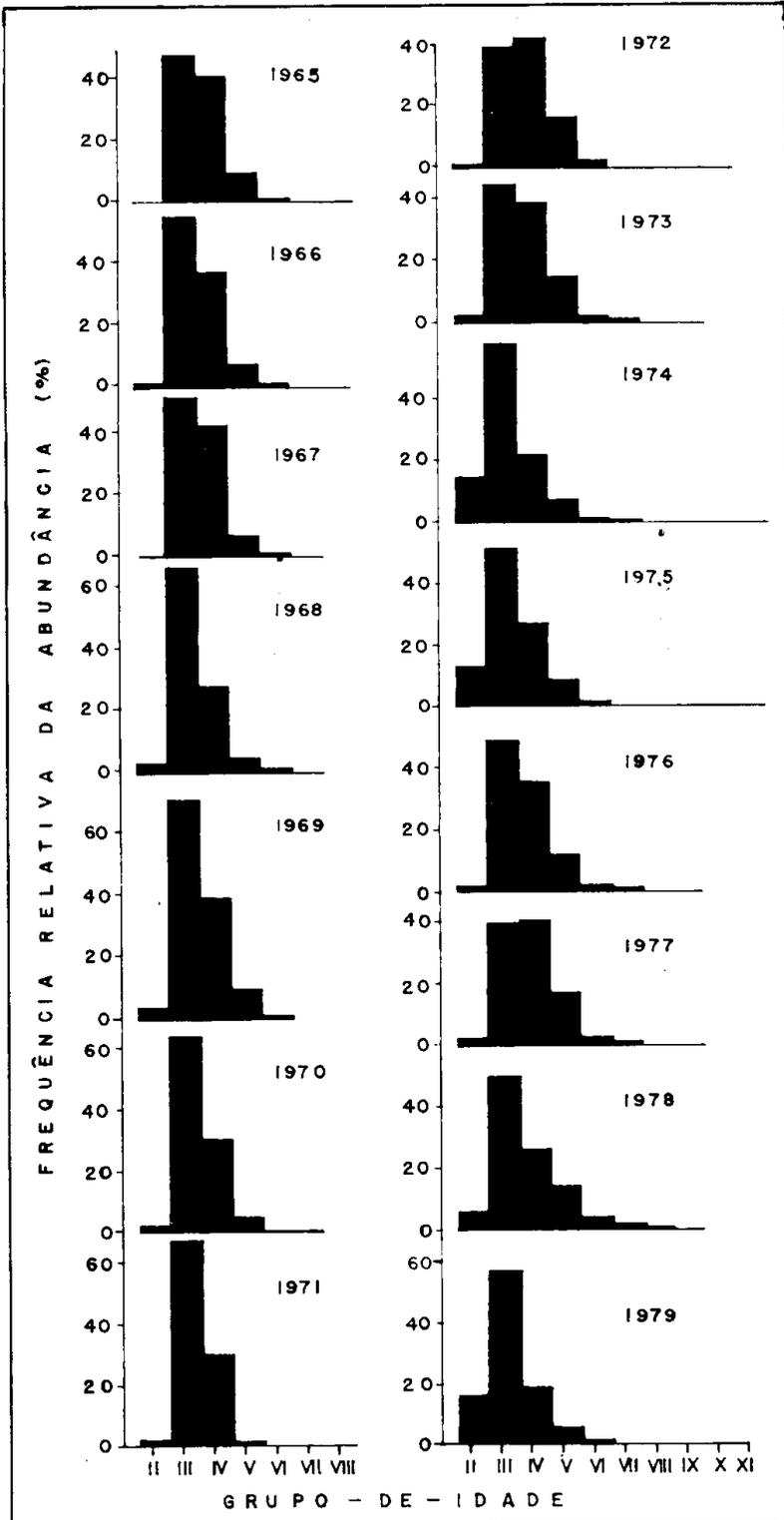


Figura 4 — Estrutura etária da lagosta *Panulirus laeviscauda* (Latreille).

pela adição de recrutas e crescimento dos indivíduos adultos e, ao mesmo tempo, é diminuído por morte natural e pesca.

Quando a população está em equilíbrio estável, os acréscimos por recrutamento e crescimento compensam os decréscimos por mortalidade, de modo que deve haver algum mecanismo homeostático que regula os valores relativos destes fatores. Caso contrário, a população poderia crescer sem limite ou fonte exógena de mortalidade (a pesca, por exemplo) poderia levá-la à extinção.

Os fatores da dinâmica populacional têm componentes direta e indireta de interdependência: a componente direta pode ser eliminada expressando-se o recrutamento, crescimento e mortalidade em termos de taxas ou coeficientes; a componente indireta mede o grau de influência desses fatores sobre o tamanho da população, e quanto estes, por sua vez, são afetados pela variação na densidade populacional.

Como elementos para a análise da dinâmica populacional de *P. laevicauda* calculamos os coeficientes e taxas de mortalidade, a idade média de captura (t_c), o número absoluto de recrutas e a relação entre estoque reprodutor e recrutamento.

Recrutamento e mortalidade

Os indivíduos que compõem uma determinada classe etária entram para a fase exploratória somente alguns anos depois do seu nascimento, já que o aparelho-de-pesca (covo), sendo seletivo, passa a capturar as lagostas somente a partir de um certo tamanho, com probabilidade de retenção crescente até atingir a máxima vulnerabilidade. Deste modo, para efeito de estudo da dinâmica populacional, não levamos em conta o número de indivíduos que nascem, mas o número de indivíduos que se tornam

TABELA VIII

Estrutura etária, em valores relativos, da lagosta *Panulirus laevicauda* (Latreille), no período de 1965 a 1979.

Grupo de idade	Frequência relativa da abundância (%)							
	1965	1966	1967	1968	1969	1970	1971	1972
II	0,29	0,64	0,58	2,29	3,80	1,86	0,88	0,86
III	48,08	55,38	50,87	66,48	60,08	63,52	64,50	38,96
IV	41,76	36,75	41,44	27,18	27,80	30,09	29,49	41,74
V	8,94	6,62	6,42	3,69	7,93	4,14	1,34	15,83
VI	0,85	0,61	0,61	0,32	0,39	0,30	0,13	2,02
VII	0,04	—	0,06	0,04	—	0,08	0,09	0,41
VIII	0,03	—	—	—	—	—	0,07	0,10
IX	—	—	—	—	—	—	—	0,03
X	—	—	—	—	—	—	—	0,03
	1973	1974	1975	1976	1977	1978	1979	Média
II	1,67	14,11	12,72	1,96	1,50	5,25	16,02	4,28
III	44,14	57,24	51,52	48,96	38,65	49,18	56,73	53,08
IV	38,01	20,53	26,16	35,20	40,08	25,58	18,60	32,00
V	14,01	6,84	7,96	11,52	16,62	14,03	6,10	8,82
VI	1,55	0,85	1,05	1,69	2,38	3,68	1,49	1,18
VII	0,39	0,28	0,35	0,45	0,53	1,78	0,72	0,40
VIII	0,09	0,11	0,08	0,12	0,21	0,37	0,21	0,14
IX	0,04	0,03	0,11	0,11	0,03	0,12	0,12	0,07
X	—	0,01	0,03	—	—	—	0,02	0,02
XI	—	0,01	0,01	—	—	—	—	0,01

disponíveis à pesca (recrutamento), quando atingem uma certa idade média de captura.

Recrutamento é o processo pelo qual as lagostas jovens se tornam vulneráveis à ação dos covos nas áreas de pesca, o que implica no aumento da probabilidade de captura à medida que o indivíduo cresce, até atingir o tamanho em que qualquer lagosta fique retida no covo, uma vez tenha nele penetrado.

A mortalidade é responsável pela redução na abundância da população de modo que o decréscimo de uma classe etária, a partir do nascimento dos seus indivíduos, é causado inicialmente por fatores naturais (predação, senectude, condições ambientais adversas etc.) e, posteriormente, quando os indivíduos se tornam vulneráveis à pesca, por uma combinação de fatores naturais e esforço de pesca.

Durante as primeiras fases do ciclo vital a taxa de mortalidade é muito elevada. A partir do estágio de jovem, os indivíduos vão-se tornando vulneráveis aos aparelhos-de-pesca, de modo que a mortalidade natural (M) passa a ser substituída pela mortalidade por pesca (F), sendo esta o maior fator de redução do estoque a partir da idade média de captura.

O decréscimo do número de indivíduos de uma classe etária, com base na teoria do crescimento das populações biológicas, segue um modelo exponencial, de modo que:

$$N_t = N_0 e^{-Zt} \quad (4)$$

onde

N_t = abundância no instante de tempo t
 N_0 = abundância inicial
 Z = coeficiente instantâneo de mortalidade total (= $M + F$).

Derivando-se a equação 4,

$$\frac{dN_t}{dt} = N_0 e^{-Zt} - Z = -ZN_t \quad (5)$$

onde dN_t/dt representa a taxa instantânea de variação quando a abundância da classe etária (ΔN) num pequeno intervalo de tempo (Δt) tende para um valor infinitamente pequeno, de modo que $\Delta N/\Delta t$ se aproxima da inclinação da reta tangente à curva no ponto t , que é a derivada dN/dt .

Escrevendo-se a equação 5, como

$$\frac{dN_t}{N_t} = -Zdt$$

e integrando para os intervalos ($N_t - N_0$) e ($t - t_0$) temos,

$$\ln N_t - \ln N_0 = -Z(t - t_0)$$

Para $t_0 = 0$ e fazendo-se uma transposição, fica

$$\ln N_t = \ln N_0 - Zt \quad (6)$$

Esta equação mostra o decréscimo na abundância das diversas classes etárias que compõem o estoque capturável num determinado ano. A estimação de Z é feita ajustando-se uma reta de regressão aos valores da CPUE nos diversos grupos-de-idade contra a variável *tempo*, a partir do primeiro grupo-de-idade totalmente recrutado para a pesca (*método da curva de captura*).

A equação 6 pode ser re-escrita, como

$$\ln \frac{N_t}{N_0} = -Zt$$

ou

$$\frac{N_t}{N_0} = e^{-Zt} = s \quad (7)$$

onde N_t/N_0 equivale à taxa de sobrevivência (s).

Sendo

$$s = e^{-Zt}$$

$$Zt = -\ln s \quad (8)$$

$$m = 1 - s = 1 - e^{-Zt} \quad (9)$$

onde m é a taxa de mortalidade total.

O coeficiente e a taxa de mortalidade total podem ser calculados, também, a partir de cada classe etária, considerando-se a taxa de sobrevivência entre os diversos grupos-de-idade em diferentes anos de vida na fase exploratória (*método da taxa de sobrevivência*).

O número absoluto de recrutas produzido por uma classe etária pode ser considerado como: (1) o número total de indivíduos na classe etária, no início do ano em que ela começa a se recrutar; (2) a soma dos indivíduos que primeiro se tornam vulneráveis durante cada um dos anos de recrutamento. Para se estimar um ou outro é preciso dispor de dados sobre o tamanho do estoque de indivíduos totalmente recrutados e da taxa de exploração (E).

Nos primeiros grupos-de-idade, a abundância de indivíduos capturados é uma subestimativa do estoque, devido à seletividade e à subrepresentação da fase jovem nas áreas de pesca. Deste modo, para a lagosta *P. laevicauda* calculamos o recrutamento a partir da idade t_c , que corresponde a 16,0 cm, ou seja, o comprimento médio de primeira maturação sexual.

Partindo-se da equação que relaciona o número de indivíduos (N_t), num dado tempo t , ao número inicial de recrutas (R), temos:

$$N_t = R e^{-(F + M)(t - t_c)}$$

Integrando-se para o intervalo de tempo entre t_c e t_L (idades média e máxima da captura, respectivamente) o número de indivíduos capturados (C), proporcional à abundância do estoque, temos:

$$C = \frac{\int_{t_c}^{t_L} \frac{dC}{dt} dt = \int_{t_c}^{t_L} FR e^{-(F+M)(t-t_c)} dt}{F + M} = \frac{FR [1 - e^{-(F+M)(t_L - t_c)}]}{F + M}$$

$$R = \frac{C (F + M)}{F [1 - e^{-(F+M)(t_L - t_c)}]} \quad (10)$$

(a) *Época do recrutamento*

A lagosta *P. laevicauda* realiza recrutamento espacial contínuo, significando que os indivíduos jovens, à medida que crescem, se dispersam gradualmente a partir das áreas costeiras para as áreas de pesca propriamente ditas, mais afastadas da costa (ocorre pesca também nas áreas costeiras).

O aparecimento de uma classe etária no estoque capturado ocorre em períodos definidos do ano e está relacionado com as épocas de desova e de alimentação. Assim, a época do recrutamento pode ser inferida através dos seguintes indicadores:

- 1) *Tamanho ou peso médio dos indivíduos* – o peso médio trimestral da cauda da lagosta *P. laevicauda* (proporcional ao peso do indivíduo e, portanto, ao seu comprimento total), calculado para o período 1965/79 apresenta seu mais baixo valor no terceiro trimestre do ano (tabela IX). A *Análise de Variância* aplicada a estes dados comprovou a existência de variação significativa dos pesos médios de cauda, mas a comparação um a um pelo teste de Tukey revela que existe diferença estatisticamente significativa somente entre o primeiro e terceiro trimestres (tabela X).
- 2) *Localização da época de desova* – as maiores participações mensais de fêmeas ovadas ocorrem no primeiro trimestre (tabela I; figura 1), o que deve determinar a ocorrência de indivíduos de grande porte e, portanto, com grande peso médio de cauda.
- 3) *Variação estacional na ocorrência de jovens nas áreas de criação* – as lagostas jovens são encontradas nas formações rochosas da zona intertidal, com maior abundância durante o quarto trimestre (figura 5). Como deve haver uma gradual dispersão dos indivíduos para as áreas de pesca, a

chegada nestas áreas ocorre alguns meses depois. Sendo a última moda de comprimento dos indivíduos jovens igual a 12,0 cm (2,2 anos) – Paiva & Costa (1968) – para alcançar 15,0 cm (2,9 anos) quando estão entrando para o estoque capturável, estes levam 0,7 ano, ou cerca de 9 meses, de modo que o recrutamento será efetuado no terceiro trimestre do ano seguinte.

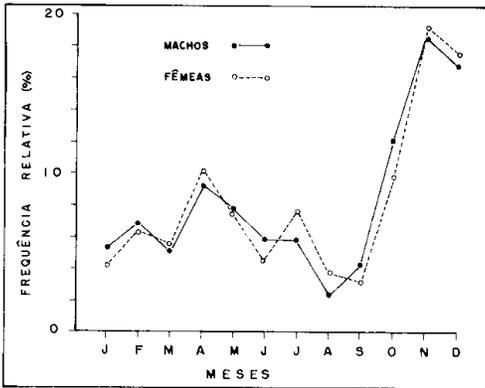


Figura 5 — Ocorrência mensal de jovens da lagosta *Panulirus laeviscauda* (Latreille), nas formações rochosas em frente a Fortaleza (segundo Paiva & Costa, 1968).

TABELA IX

Peso médio da cauda da lagosta *Panulirus laeviscauda* (Latreille), por trimestres do período de 1965 a 1979.

Ano	Trimestre			
	Peso médio da cauda (g)			
	1.º	2.º	3.º	4.º
1965	101	108	94	88
1966	89	94	69	78
1967	114	111	81	89
1968	113	103	78	90
1969	109	102	94	88
1970	93	91	91	98
1971	119	125	101	98
1972	115	114	103	111
1973	124	102	110	104
1974	127	107	94	105
1975	108	94	105	96
1976	83	86	87	91
1977	91	94	94	99
1978	100	98	106	102
1979	95	100	102	110
Média	105,4	101,9	93,9	96,5

Em decorrência das informações e resultados acima discutidos, podemos concluir que a época de maior intensidade do recrutamento se verifica no terceiro trimestre do ano.

(b) Relação estoque reprodutor/recrutamento

O recrutamento representa o meio pelo qual o estoque capturável se renova anualmente e, de sua abundância numérica, vai depender o volume de captura que será retirado desse estoque, em função de uma determinada quantidade de esforço de pesca. Um dos aspectos mais importantes do estudo do recrutamento é investigar se existe relação entre o estoque e o número de recrutas por ele produzido, a qual pode ser considerada em dois níveis: (a) se existe relação entre

TABELA X

Análise de variância e teste de Tukey utilizados na comparação das médias trimestrais do peso da cauda da lagosta *Panulirus laeviscauda* (Latreille).

Fonte de variação	Grau de liberdade	Soma dos quadrados	Estimativa da variância	F
Entre	3	1.213	404,33	3,26 *
Dentro	56	6.936	123,86	
Total	59	8.149	—	

Teste de Tukey

	x ₁	x ₂	x ₃	x ₄
x ₁ = 105,4	—	3,5	11,5 *	8,9
x ₂ = 101,9	—	—	8,0	5,4
x ₃ = 93,9	—	—	—	2,6
x ₄ = 96,5	—	—	—	—

$$HSD = 9_{\alpha} \sqrt{\frac{s_w^2}{n}}$$

$$HSD = 3,74 \sqrt{\frac{123,86}{15}}$$

$$HSD = 10,8$$

$$x_1 = x_2$$

$$x_1 \neq x_3$$

$$x_1 = x_4$$

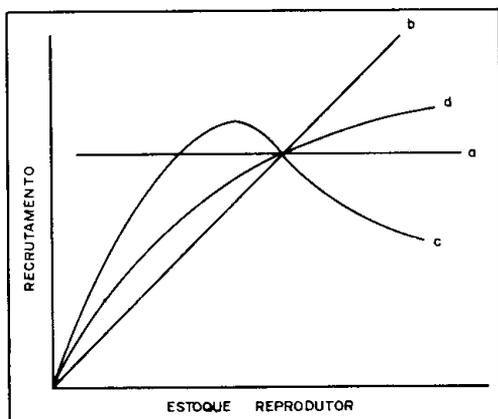
$$x_2 = x_3$$

$$x_2 = x_4$$

$$x_3 = x_4$$

o tamanho do estoque reprodutor e o número de recrutas e (b) se existe relação entre o potencial reprodutivo e o número de recrutas. Neste trabalho, apenas a primeira hipótese será investigada, já que não dispomos de dados anuais sobre a fecundidade média absoluta, pela qual seria possível determinar o potencial reprodutivo em cada ano.

Nas formas mais simples do modelo analítico, o número de recrutas é considerado constante, independente do tamanho do estoque reprodutor. No entanto, a relação entre ambos é extremamente variável e pode ser descrita através do diagrama abaixo.



As hipóteses mais simples são representadas pelas curvas *a* (de recrutamento constante, exceto nos níveis mais baixos de abundância) e *b* (de recrutamento proporcional). As relações mais prováveis são as da curva *c*, com a parte direita decrescente, e da curva *d* que, embora curvilínea, está sempre crescendo.

Cálculo do estoque reprodutor

Consideramos como estoque reprodutor o número de fêmeas ovadas no estoque capturado, durante um ano. Chamando-se de n_i o número de fêmeas amostradas por classe de comprimento

total, de a_i o número de fêmeas ovadas e de t_i o número de fêmeas no estoque capturado, o estoque reprodutor (N) será igual a

$$N = \sum N_i = \sum \frac{a_i}{n_i} \cdot T_i \quad (11)$$

Os valores anuais sobre o estoque reprodutor de *P. laevicauda*, no período 1965/79, se encontram na tabela XI.

Determinação do número de recrutas

O recrutamento absoluto (número de recrutas que se tornam disponíveis à pesca num determinado ano) dificilmente pode ser calculado, devido à seletividade do aparelho-de-pesca, que captura apenas uma parte dos indivíduos disponíveis em cada grupo-de-idade. No entanto, segundo Ricker (1975), um índice do recrutamento absoluto pode ser tomado como o número de indivíduos no primeiro grupo-de-idade totalmente recrutado para a fase exploratória, que se inicia quando as lagostas têm, em média, 16,0 cm de comprimento total ou 3,2 anos de idade.

Para a lagosta *P. laevicauda*, consideramos que os indivíduos se tornam totalmente capturáveis com 3+ anos de idade, entre 15,2 e 18,7 cm de comprimento total. Para cálculo do número de recrutas consideramos o período de 1969 a 1979, proveniente do estoque reprodutor de 1966 a 1976. Tendo em vista que a relação é feita entre anos diferentes, os valores de N e R foram divididos pelo esforço de pesca nestes anos, obtendo-se índices proporcionais a estas quantidades, que têm as notações \tilde{N} e \tilde{R} (tabela XII).

(c) Mortalidade na fase pré-exploratória

A fase pré-exploratória pode ser considerada aquela que vai desde o instante em que os indivíduos nascem, até atingirem a idade média da captura, t_c (3,2 anos para a lagosta *P. laevicauda*).

Para efeito de cálculo do coeficiente de mortalidade total, a partir da taxa de sobrevivência (equações 7 e 8), consideramos a abundância (n.º de indivíduos) nos grupos-de-idade O (fase de ovo) e III. A abundância no grupo O foi obtida como o número de ovos produzidos pelo estoque reprodutor, em cada ano, resultante da multiplicação do número de fêmeas ovadas pela fecundidade média absoluta.

A equação que relaciona a fecundidade ao comprimento é a seguinte (Nascimento, 1974a):

$$F = - 427.485 + 8.818 L$$

sendo *F* o número de ovos produzidos por uma fêmea e *L* o comprimento do

cefalotórax, em milímetros. O comprimento total (*X*) foi convertido em comprimento do cefalotórax (*Y*) através da seguinte equação (Borges, 1965):

$$Y = 3,603 + 0,337 X$$

O número de ovos correspondente a cada classe de comprimento total foi multiplicado pelo número de fêmeas ovadas no estoque, cujo somatório forneceu o número total de ovos produzidos anualmente, de 1965 a 1976. Os números de sobreviventes no grupo-de-idade III, três anos depois, se referem ao período de 1968 a 1979 (tabela XIII).

Como era de se esperar, a mortalidade na fase pré-exploratória foi bastante elevada, os valores de *Z* variando entre

TABELA XI
Estoque reprodutor da lagosta *Panulirus laeviscauda* (Latreille), por classe de comprimento total, no período de 1965 a 1979.

Classe de comprimento total (m)	Número de indivíduos														
	1965	1966	1967	1968	1969	1970	1971	1972	1973	1974	1975	1976	1977	1978	1979
14,1 - 15,0	292	448	669	4.289	2.420	6.208	1.572	1.848	798	2.072	15.326	2.906	3.338	16.248	64.155
15,1 - 16,0	975	7.041	2.662	22.757	38.486	23.161	19.637	2.449	1.601	15.466	34.889	11.781	13.057	45.149	119.419
16,1 - 17,0	16.800	45.318	31.148	125.515	134.568	94.644	95.027	28.779	32.246	78.010	85.897	102.291	64.173	182.280	195.395
17,1 - 18,0	84.306	152.248	134.562	267.565	353.505	328.716	266.393	136.862	117.359	179.984	154.978	289.247	225.653	275.049	245.408
18,1 - 19,0	180.246	191.494	199.468	244.278	343.569	425.938	320.084	318.973	249.833	290.947	216.623	378.457	330.557	283.543	209.206
19,1 - 20,0	158.802	148.718	147.412	156.325	208.869	225.971	141.526	333.493	267.678	162.540	157.922	279.336	307.317	216.432	155.157
20,1 - 21,0	71.962	96.108	83.860	79.497	93.688	77.524	33.837	201.783	175.497	83.150	91.155	143.246	162.731	138.202	102.340
21,1 - 22,0	29.498	35.552	27.725	26.840	48.012	27.913	11.790	111.419	125.678	47.125	50.038	101.710	156.870	114.671	44.580
22,1 - 23,0	12.081	9.252	7.770	5.839	16.821	18.569	2.358	74.802	36.435	19.365	17.484	24.841	41.429	51.708	18.609
23,1 - 24,0	3.594	4.718	3.680	5.377	8.002	9.292	1.573	32.406	28.762	11.599	10.263	17.098	39.788	47.842	11.377
24,1 - 25,0	-	5.265	3.285	2.880	2.403	-	786	16.460	23.777	3.228	5.120	6.327	5.061	25.012	12.230
25,1 - 26,0	3.725	-	1.483	1.300	-	1.547	-	12.345	-	4.511	3.894	3.809	5.404	12.142	9.796
26,1 - 27,0	-	-	-	-	-	-	786	2.058	767	2.580	2.599	4.721	1.622	8.199	5.488
27,1 - 28,0	-	-	-	-	-	1.549	-	2.469	3.835	3.870	3.120	2.616	2.433	3.644	3.920
28,1 - 29,0	-	-	-	-	-	-	1.572	-	1.634	1.936	390	1.744	1.822	4.555	1.568
29,1 - 30,0	-	-	-	-	-	-	-	823	-	-	390	-	811	911	-
Total	562.281	696.162	643.754	942.462	1.250.343	1.241.032	896.941	1.276.769	1.064.800	906.382	850.088	1.370.130	1.361.866	1.425.587	1.198.648

TABELA XII

Dados sobre o estoque reprodutor (1966-1976) e número de recrutas (1969-1979) da lagosta *Panulirus laeviscauda* (Latreille).

Estoque reprodutor		Número de recrutas		$\frac{\tilde{R}}{\tilde{N}}$	$-\ln \frac{\tilde{R}}{\tilde{N}}$
N	\tilde{N}	R	\tilde{R}		
696.162	0,2019	4.198.002	1,8284	9,0560	2,2034
643.754	0,1621	4.626.475	2,5902	15,9790	2,7713
942.462	0,1436	3.594.993	2,1013	14,6330	2,6833
1.250.343	0,1089	4.473.450	2,3263	21,3618	3,0616
1.241.032	0,1158	4.745.288	1,6388	14,1520	2,6499
896.941	0,0749	4.198.185	2,4888	33,2283	3,5034
1.276.769	0,0738	3.279.221	1,6174	21,9160	3,0872
1.064.800	0,0460	3.600.199	1,4618	31,7783	3,4588
906.382	0,0537	4.427.139	1,5899	29,6071	3,3880
850.088	0,0419	4.752.263	1,4844	35,4272	3,5675
1.370.130	0,0695	5.706.218	1,9682	28,3194	3,3436

10,03 e 11,18. As taxas de sobrevivência revelam que dentre 1.000.000 de ovos apenas de 14 a 39 lagostas, com média de 25, sobrevivem para atingir 3 anos de idade.

A maior componente desta enorme mortalidade se encontra nos primeiros meses de vida da lagosta quando os ovos e larvas compõem o nível trófico O (plâncton) da cadeia alimentar e, portanto, estão sujeitos a intensa predação, e morte ocasionada por variações climáticas e oceanográficas.

A equação de regressão ajustada a pares de valores do potencial reprodutivo (n.º de ovos) e coeficiente de mortalidade total (tabela XIII; figura 6) mostra que existe uma correlação direta, estatisticamente significativa, entre as duas variáveis, isto é, quanto maior o potencial reprodutivo, maior a taxa de mortalidade, principalmente de ovos e larvas. A grande fecundidade das lagostas é um mecanismo compensatório à baixa taxa de sobrevivência nestas fases do ciclo vital, de modo que, como já verificado anteriormente, o nível do recrutamento vai depender mais da taxa de sobrevivência na fase pré-exploratória do que do potencial reprodutivo da população.

(d) Mortalidade na fase exploratória

A fase exploratória, na qual as lagostas entram quando atingem o grupo-de-idade III, se caracteriza pelo aumento da taxa de mortalidade por pesca F , em consequência da maior vulnerabilidade dos indivíduos e do aumento na intensidade do esforço nas áreas de pesca propriamente ditas. Verifica-se, nesta fase, uma substituição relativa de M por F , já que os indivíduos são capturados em grande quantidade antes de atingirem idades mais avançadas.

Estimação de Z

Para cálculo de Z utilizamos dois métodos: o da curva de captura (equação 6)

e da taxa de sobrevivência (equações 7 e 8). Estes métodos têm premissas diferentes e dependem da disponibilidade de dados numa série de anos que abranja, pelo menos, a amplitude de vida da espécie. No caso em estudo, dispomos de dados para 15 anos, de modo que o método da taxa de sobrevivência pode ser aplicado, já que a redução de cada classe etária deve ser acompanhada de III a XI

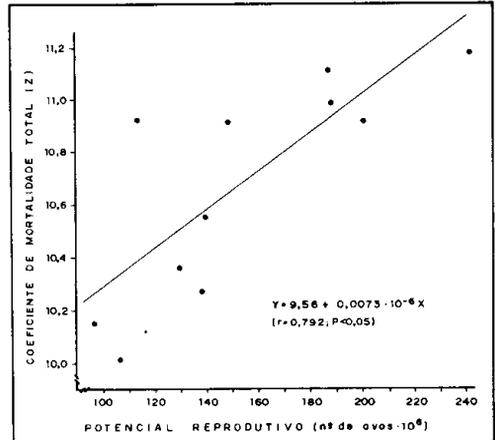


Figura 6 — Reta de regressão entre mortalidade na fase pré-exploratória e potencial reprodutivo da lagosta *Panulirus laevicauda* (Latreille).

TABELA XIII

Taxa de sobrevivência (s) e coeficiente de mortalidade total (Z) entre os grupos-de-idade 0 e III da lagosta *Panulirus laevicauda* (Latreille), no período de 1965 a 1979.

Grupo-de-idade 0 (n.º de ovos)	Grupo-de-idade III (n.º de indivíduos)	s	Z
96.697.432.705	3.759.703	0,000039	10,15
114.413.454.702	2.048.318	0,000018	10,92
106.328.306.066	4.626.475	0,000044	10,03
139.559.552.388	3.594.993	0,000026	10,56
187.807.826.061	2.756.664	0,000015	11,11
188.981.157.864	3.164.303	0,000017	10,98
129.725.129.417	4.198.185	0,000032	10,35
242.115.274.883	3.279.221	0,000014	11,18
201.518.766.306	3.600.199	0,000018	10,92
149.060.122.410	2.748.611	0,000018	10,92
137.298.724.688	4.752.263	0,000035	10,26
229.591.370.552*	5.706.218	0,000025	10,60*

(*) Valores não incluídos no cálculo da regressão entre N e Z .

anos. O método da curva de captura é menos dependente desta característica, pois é possível utilizar-se dados de apenas um ano para medir o declínio da abundância entre grupos-de-idade pertencentes a várias classes etárias (figura 7).

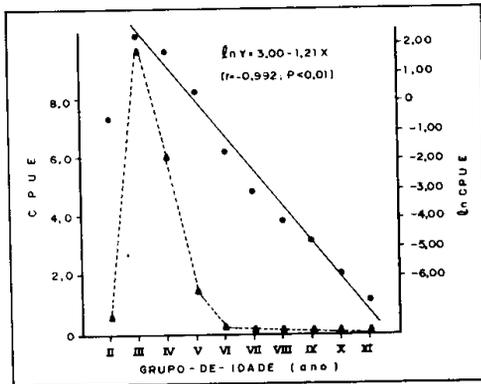


Figura 7 — Curvas de captura da lagosta *Panulirus laevicauda* (Latreille).

TABELA XIV

Estimativas do coeficiente de mortalidade total (Z) pela "curva de captura" e respectivos coeficientes de correlação (r). Os valores do esforço de pesca são também apresentados.

Ano	Z	r	Esforço de pesca (10^6 covo-dia)
1965	1,71	- 0,903	2,0
1966	1,52	- 0,960	3,4
1967	1,76	- 0,972	4,0
1968	1,93	- 0,989	6,6
1969	1,64	- 0,953	11,5
1970	1,80	- 0,987	10,7
1971	1,54	- 0,951	12,0
1972	1,50	- 0,996	17,3
1973	1,31	- 0,984	23,2
1974	1,29	- 0,997	16,9
1975	1,09	- 0,985	20,3
1976	1,18	- 0,982	19,7
1977	1,44	- 0,995	22,3
1978	1,02	- 0,990	25,6
1979	1,10	- 0,996	26,1
1965/71	1,62	- 0,979	7,2
1972/79	1,14	- 0,996	21,4
1965/79	1,21	- 0,990	14,8

As equações de regressão entre o logaritmo da CPUE e idade (tempo) apresentaram elevados coeficientes de correlação (tabela XIV), de modo que os coeficientes b da regressão equivalem aos coeficientes de mortalidade total Z , que apresentaram os seguintes valores médios: 1965/71 = 1,62; 1972/79 = 1,14 e 1965/79 = 1,21.

Pelo método da taxa de sobrevivência é possível determinar Z para cada grupo-de-idade, podendo-se observar que o grupo III apresenta a menor mortalidade, com médias de 0,78 (1965/70) e 0,48 (1971/78). Dividindo-se o estoque em duas partes, verifica-se, também, que a mortalidade nos grupos III-IV é bastante inferior à que ocorre nos grupos V-IX. Independente de grupo-de-idade, os valores de Z foram os seguintes: 1965/70 = 1,53; 1971/78 = 0,94; e 1965/78 = 1,07 (tabela XV).

Estimação de M e F

A mortalidade tem causas que podem ser colocadas em duas categorias: fatores naturais, representados pelo coeficiente de mortalidade natural, M e pesca, representada pelo coeficiente de mortalidade por pesca, F , de modo que

$$Z = M + F \quad (12)$$

Segundo Beverton & Holt (1957),

$$F = qf \quad (13)$$

onde q é o coeficiente de capturabilidade, que define a probabilidade de o encontro entre um indivíduo e o aparelho-de-pesca resultar em captura, e f é o esforço de pesca.

Substituindo (13) em (12), temos:

$$Z = M + qf \quad (14)$$

Esta equação mostra que o coeficiente de mortalidade total varia linearmente com o esforço de pesca, sendo M a interseção da reta no eixo dos Y e q a

inclinação desta reta. Conhecendo-se o esforço, F seria obtido pela relação $F = qf$.

Este método tem certos problemas teóricos já que os valores de Z e f não são independentes, pois à medida que f aumenta a mortalidade natural diminui. O valor de M quando $f = 0$ (interseção em Y), portanto, não pode ser igual àquele quando o esforço de pesca é muito mais elevado.

A tabela XIV mostra que para *P. laevicauda* não existe relação entre Z e f , já que o maior valor médio de Z (1,62) ocorreu justamente no período 1965/71, quando a média do esforço de pesca foi igual a $7,2 \cdot 10^6$ covos-dia, diminuindo em 1972/79 (1,14) quando o esforço médio foi de $21,4 \cdot 10^6$ covos-dia.

Na impossibilidade de aplicar o modelo da equação 14, utilizamos uma relação desenvolvida por Beverton & Holt (1959), segundo a qual o valor de M é de uma a duas vezes o valor do coeficiente de crescimento, K . Considerando M como sendo 1,5 vezes o valor de $K = 0,171$ (equação 3), temos:

$$M = 0,171 \times 1,5 \therefore M = 0,26$$

A melhor estimativa de Z foi obtida pelo método da taxa de sobrevivência, tomando-se o período 1972/79, em que o esforço de pesca apresenta maior estabilidade. Portanto, segundo a tabela XV,

$$Z = 0,94$$

e por subtração,

$$F = 0,94 - 0,26 \therefore F = 0,68$$

A taxa de exploração (E), segundo a fórmula desenvolvida a partir da equação 10,

$$E = \frac{F [1 - e^{-(F+M)} (t_L - t_C)]}{F + M} \quad (15)$$

é igual a 0,440 ou 44,0%.

Utilizando o valor médio do esforço de pesca no período 1972/79, para o Nordeste setentrional (tabela XVI),

$$q = 0,03176 \cdot 10^{-6} \quad (16)$$

(e) Resultados e discussão

De acordo com Santos *et al.* (1971), a relação estoque reprodutor / recrutamento, também conhecida como curva de reprodução (Ricker, 1972), pode ser representada através da seguinte equação:

$$\tilde{R} = \tilde{N} e^{-(a + b \tilde{N})} \quad (17)$$

Expressando-se o recrutamento como fração do estoque reprodutor e logaritmizando, temos:

$$- \ln \frac{\tilde{R}}{\tilde{N}} = a + b \tilde{N} \quad (18)$$

A dependência linear entre $-\ln \tilde{R}/\tilde{N}$ e \tilde{N} , verificada através da equação de regressão com alta significância estatística:

$$- \ln \frac{\tilde{R}}{\tilde{N}} = -3,8507 + 7,9114 \tilde{N}$$

$$(r = 0,938^{**})$$

mostra que o modelo matemático representado pela equação 17 é válido para a população em estudo (figura 8-a).

Substituindo os valores de $a = -3,8507$ e $b = 7,9114$ na equação 17, obtemos:

$$\tilde{R} = \tilde{N} e^{(3,8507 - 7,9114 \tilde{N})} \quad (19)$$

Existente uma teoria (Clark & Marr, 1955) segundo a qual grandes estoques reprodutores produzem classes etárias mais abundantes do que pequenos estoques. Isto pôde ser verificado para *P. laevicauda* (figura 8-b), apesar dos prováveis

erros de amostragem, tanto no cálculo do estoque reprodutor (subestimação do número de fêmea ovadas, erro no cálculo do estoque de fêmeas capturadas) como do número de recrutas (variação anual na disponibilidade, erro na estimativa do número de lagostas no grupo-de-idade III).

A curva de reprodução (figura 8-b) mostra que o recrutamento cresce com o estoque reprodutor até um certo valor, a partir do qual passa a decrescer apesar do aumento do número de lagostas ovadas no estoque. Para a espécie em estudo, o valor máximo do índice de recrutamento foi $\bar{R} = 2,1858$, correspondente a um valor ótimo do estoque reprodutor (\bar{N}) igual a 0,13. Já que estes valores são índices, a obtenção do número absoluto pode ser feita multiplicando-os pela média do esforço (\bar{f}) no período 1966/76, para todos os grupos-de-idade ($\bar{f} = 13.224.799$ covos-dia) e para o grupo-de-idade III ($\bar{f} = 2.333.992$ covos-dia):

$$N = \bar{N} \cdot \bar{f} = 1.719.224 \text{ indivíduos}$$

$$R = \bar{R} \cdot \bar{f} = 5.101.640 \text{ indivíduos}$$

A única posição possível em que a população não está aumentando nem diminuindo é o ponto onde a bissectriz,

que representa o limite proporcional constante, corta a curva de reprodução, dando o tamanho do estoque reprodutor obtido a partir de um dado número de recrutas. Este depende, naturalmente, da taxa de mortalidade, de modo que se o ponto estiver na parte ascendente da curva a posição do estoque será de equilíbrio estável, que não será afetada por variações transitórias, por exemplo, na quantidade do esforço de pesca. No entanto, se o ponto estiver na parte muito inclinada do ramo descendente, a posição do estoque será de equilíbrio instável, em que poderão ocorrer oscilações na abundância, de caráter irreversível.

Pode-se dizer que a população de *P. laeviscauda* se encontra em equilíbrio estável, já que o ponto de limite proporcional se encontra no início do ramo descendente da curva de reprodução, sendo apenas ligeiramente inferior ao de máximo recrutamento (figura 8-b). A razão $R/N = 2,97$, para os valores ótimos do recrutamento e do estoque reprodutor, indica que para cada fêmea em reprodução, devem sobreviver três indivíduos de sua progênie para atingir a idade adulta para que seja mantido o equilíbrio populacional.

Devido à falta de estimativas anuais da fecundidade média absoluta, não é

TABELA XV

Taxa de sobrevivência e coeficiente instantâneo de mortalidade total da lagosta *Panulirus laeviscauda* (Latreille), por grupo-de-idade, no período de 1965 a 1979.

Grupo de-idade	Taxa de sobrevivência (s)															
	1966	1967	1968	1969	1970	1971	1972	1973	1974	1975	1976	1977	1978	1979	1966/71	1972/79
IV/III	0,583	0,581	0,520	0,295	—	0,304	0,568	0,740	0,653	0,330	0,812	0,700	0,782	0,386	0,457	0,621
V/IV	0,121	0,136	0,086	0,206	0,335	0,040	0,494	0,254	0,252	0,280	0,524	0,404	0,414	0,244	0,154	0,358
VII/VI	0,052	0,072	0,049	0,074	0,081	0,020	*	0,074	0,085	0,111	0,252	0,177	0,262	0,108	0,058	0,153
VIII/VII	—	0,081	0,061	—	0,640	—	*	*	0,145	0,250	0,267	0,505	0,270	0,886	0,199	0,244
IX/VIII	—	—	—	—	—	—	*	*	0,160	0,389	0,222	0,394	0,400	0,824	0,119	—
X/IX	—	—	—	—	—	—	0,400	0,308	0,500	0,714	*	0,231	0,700	0,333	—	0,455
XI/X	—	—	—	—	—	—	—	0,250	0,250	0,750	—	—	—	0,143	—	0,381

Grupo de-idade	Coeficiente de mortalidade total (Z)															
	1965	1966	1967	1968	1969	1970	1971	1972	1973	1974	1975	1976	1977	1978	1965/70	1971/78
III	0,54	0,54	0,65	1,22	—	1,19	0,56	0,30	0,42	1,11	0,21	0,36	0,25	0,41	0,78	0,48
IV	2,11	2,00	2,45	1,58	1,09	3,22	0,70	1,37	1,38	1,27	0,65	0,91	0,88	1,41	1,87	1,03
V	2,95	2,63	3,02	2,60	2,51	3,91	*	2,60	2,46	2,20	1,38	1,73	1,34	2,22	2,85	1,85
VI	—	2,51	2,79	—	0,45	1,64	*	1,93	1,39	1,21	0,68	1,31	0,12	1,61	1,41	1,01
VII	—	—	—	—	—	0,47	*	1,83	0,94	1,50	0,93	0,92	0,19	2,13	—	1,03
VIII	—	—	—	—	—	—	0,92	1,18	0,69	0,34	*	1,47	0,36	1,10	—	0,79
IX	—	—	—	—	—	—	—	1,39	1,39	0,29	—	—	—	1,94	—	0,96

Médias	Médias																
	III-IV	V-IX	III-IX														
	1,04	2,96	1,38	1,53				0,94								1,07	
III-IV	1,04	1,02	1,19	1,38	1,09	1,76	0,63	0,70	0,79	1,19	0,40	0,59	0,51	1,16	1,18	0,71	
V-IX	2,96	2,57	2,90	2,60	1,02	1,27	—	1,47	1,22	0,87	0,96	1,31	0,40	1,71	1,89	1,07	
III-IX	1,38	1,52	1,72	1,65	1,04	1,44	—	1,27	1,08	0,95	0,70	1,01	0,44	1,52	—	—	

Obs.: (*) Cálculo de s e Z impossibilitado por provável erro amostral.

possível saber se houve alguma compensação no nível do recrutamento através do aumento ou diminuição do número de ovos produzidos pelo estoque reprodutor. No entanto, a magnitude do re-

crutamento não é determinada pelo potencial reprodutivo, mas pelo número de indivíduos que sobrevivem da fase de ovo/larva para atingir a fase adulta (Ricker, 1972).

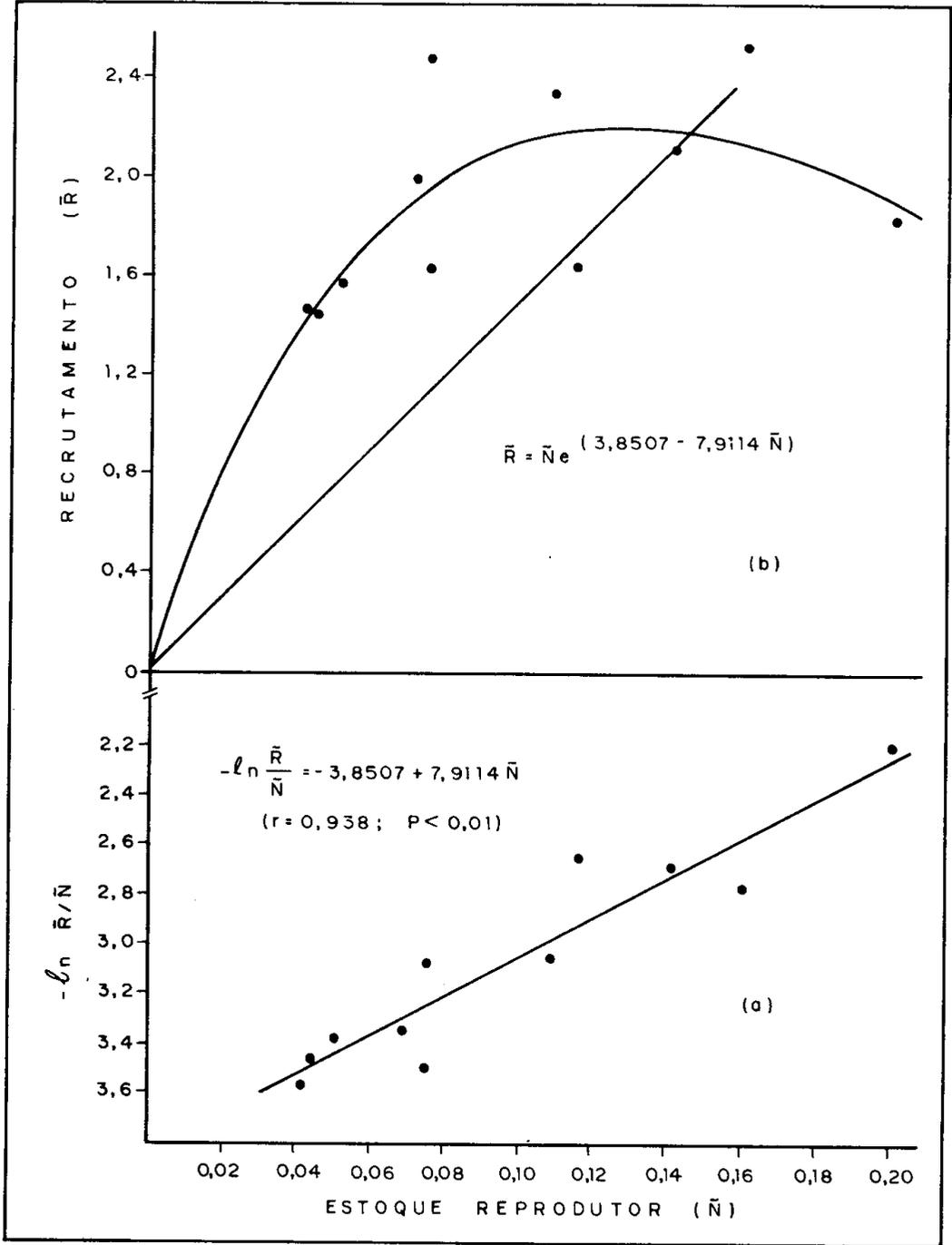


Figura 8 (a) – Reta de regressão entre $-\ln \tilde{R}/\tilde{N}$ e estoque reprodutor (\tilde{N}); (b) curva de reprodução da lagosta *Panulirus laevicauda* (Latreille).

A estimação correta do coeficiente de mortalidade total, pelos métodos utilizados depende de que algumas premissas sejam satisfeitas. Com relação ao método da curva de captura: (1) que a taxa de sobrevivência seja uniforme com a idade e , por extensão, que as taxas de mortalidade natural e por pesca sejam individualmente uniformes, e (2) que os grupos-de-idade tenham a mesma abundância por ocasião do seu recrutamento para a pesca.

Embora tenha havido pequena variação no recrutamento anual (tabela XII), as taxas de sobrevivência variaram bastante com os grupos-de-idade, o que pode ter contribuído para a obtenção de valores de Z maiores do que os calculados pelo método da taxa de sobrevivência. O uso deste método pressupõe que as lagostas em diferentes grupos-de-idade são igualmente vulneráveis à ação do covo, ou em outras palavras, que o coeficiente de capturabilidade q é constante. Admitindo-se que isto ocorra, a maior mortalidade da lagosta a partir do grupo-de-idade V (tabela XV) estaria relacionada, principalmente, com a maior concentração do esforço em zonas mais afastadas da costa (Paiva, 1974), onde se encontram os indivíduos mais velhos.

Os dados apresentados mostram que as lagostas morrem anualmente às taxas de 60,9% por mortalidade total e 44,0% pela pesca, significando que dentre todas as causas, a pesca contribui com 72,2% para a mortalidade da lagosta *P. laevicauda*.

Apesar do alto nível de esforço aplicado aos estoques de lagostas, a mortalidade de *P. laevicauda* não se apresentou excessivamente elevada, já que, de 100 indivíduos que entram na fase exploratória, 61 morrem por todas as causas e 44 são capturados. Isto pode ser explicado pela maior concentração do esforço sobre a outra espécie, *P. argus*, que habita áreas mais afastadas da costa, de modo que *P. laevicauda* seria, naturalmente, menos vulnerável à ação da pesca.

PRODUÇÃO MÁXIMA SUSTENTÁVEL

Os métodos para avaliar os efeitos da pesca sobre a população e a captura resultante da quantidade ótima de esforço de pesca a ser aplicada visam a determinar o estado de equilíbrio dinâmico da população, sob condições ambientais médias.

Toda população animal tem uma capacidade limitada de produção, a qual é determinada pelos fatores limitantes do ecossistema e pela competição com outras populações da comunidade, por espaço e alimento. Sob condições naturais razoavelmente estáveis, o aumento líquido médio de um estoque não explorado é zero — seu crescimento é equilibrado pela mortalidade natural. Introduzindo-se a pesca, a população atinge um novo nível de equilíbrio, em que seu tamanho é menor, mas dá origem a um excedente de biomassa que é retirado pelo homem sob a forma de captura.

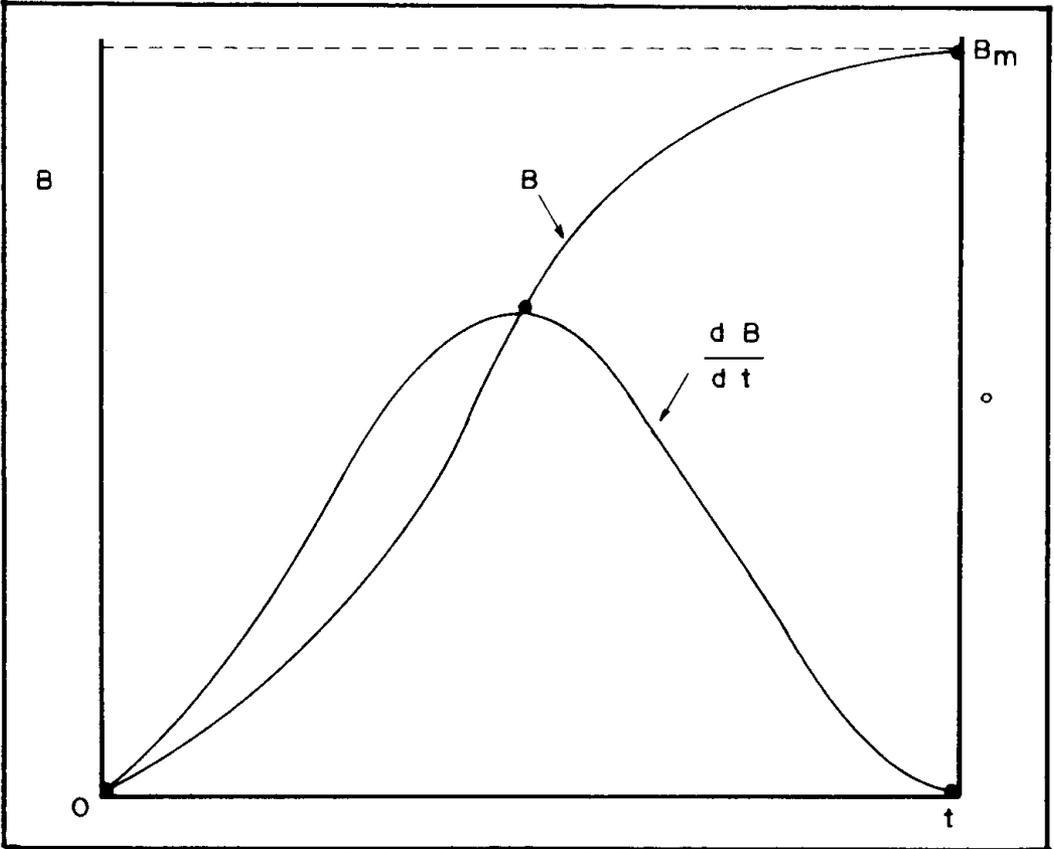
A captura, sendo a integração de uma taxa de atividade num certo período de tempo, está relacionada com a produção, mas depende, basicamente, da intensidade do esforço de pesca. Portanto, a quantidade mais importante a ser determinada para avaliação dos efeitos da pesca não é, propriamente, o volume de biomassa da população, mas a sua produção máxima sustentável.

Uma população produz seu máximo excedente de biomassa capturável quando se encontra num nível intermediário e não no nível máximo de abundância, o qual é atingido quando ainda não está submetida à pesca. Sua estrutura etária apresenta-se equilibrada, mas se caracteriza pela ocorrência de uma grande proporção de indivíduos de idade avançada, portanto improdutivos, pois a conversão alimentar é feita com grande perda de energia. Além do mais, a eficiência de reprodução é reduzida e, muitas vezes, o número de recrutas diminui por causa do aumento exagerado do número de reprodutores.

Após a introdução da pesca, a população diminui de tamanho, com as seguintes modificações: (a) mudança na estrutura etária, diminuindo o número de indivíduos velhos e aumentando, proporcionalmente, os adultos de idade intermediária, mais produtivos; (b) os indivíduos têm direito a uma maior quantidade de alimento, aumentando sua taxa de crescimento e, portanto, a produção do estoque; (c) acréscimo do recruta-

mento absoluto, através do aumento da eficiência reprodutiva.

O crescimento de uma população em termos de biomassa (B) assume a forma de uma curva sigmóide, em que a taxa de aumento natural (dB/dt) atinge o máximo no ponto de inflexão e o mínimo nos pontos correspondentes aos tamanhos zero e máximo, B_m (ver diagrama abaixo).



Um modelo geral que descreva a dinâmica da população pode ser formulado expressando-se a taxa relativa de variação da biomassa em função dos fatores que a influenciam:

$$\frac{1}{B} \frac{dB}{dt} = r(B) + g(B) - M(B) \quad (20)$$

sendo r , g e M as taxas de recrutamento, crescimento e mortalidade natural, todas funções da biomassa.

O efeito da pesca pode ser incluído no sistema considerando-se o coeficiente de mortalidade por pesca, que é função do esforço, $F(f)$, de modo que

$$\frac{1}{B} \frac{dB}{dt} = r(B) + g(B) - M(B) - F(f) \quad (21)$$

O estado de equilíbrio é definido como uma situação de estabilidade do

estoque em que o peso dos peixes removidos da população por captura e morte natural é, em média, igual ao peso acrescentado por recrutamento e crescimento, isto é, $dB/dt = 0$. Portanto,

$$F(f)B = [r(B) + g(B) - M(B)] B \quad (22)$$

Metodologia

O cálculo da produção máxima sustentável pode ser feito sob dois diferentes tipos de enfoque: o analítico e o logístico.

(a) *Modelo analítico*

Este modelo, desenvolvido por Beverton & Holt (1957), considera o recrutamento, crescimento e mortalidade em termos de coeficientes, constantes para determinados períodos de tempo nos quais o tamanho da população varia em função de dois parâmetros: a idade média de captura e o coeficiente de mortalidade por pesca.

Sob a hipótese de que o recrutamento independe do tamanho do estoque e que se encontra em equilíbrio estável, a produção máxima sustentável pode ser calculada durante um ano, já que se considera a produção de uma classe etária equivalente à de todas as classes etárias num período anual.

A fase exploratória do estoque, compreendida entre a idade média de captura, t_c e a idade máxima, t_L pode ser dividida em períodos de tempo relativamente curtos, para os quais o número de sobreviventes, o número de lagostas que morrem pela pesca e por causas naturais, e a produção em peso podem ser calculados como produto do número de indivíduos capturados e seu peso médio, em função de diferentes valores do coeficiente de mortalidade por pesca.

O peso dos indivíduos capturados (dP) no intervalo de tempo $t, t + dt$ é dado por:

$$dP = F N_t W_t dt$$

O peso total capturado na fase exploratória será:

$$P = \int_{t_c}^{t_L} F N_t W_t dt$$

Segundo a equação 5,

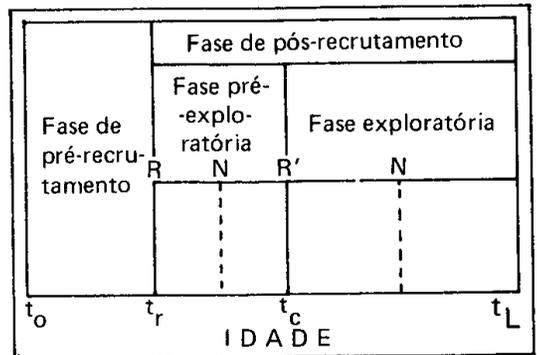
$$\frac{dN_t}{dt} = - M N_t$$

e, para a faixa $t_r < t < t_c$,

(ver diagrama)

$$N_t = R e^{-M(t - t_r)}$$

$$R' = R e^{-M(t_c - t_r)}$$



No caso particular de *P. laeviscauda*, como o recrutamento é contínuo, consideramos que $t_r = t_c$ e, portanto $R' = R$.

Para $t > t_c$, quando os dois tipos de mortalidade estão atuando,

$$\frac{dN_t}{dt} = - (F + M) N_t$$

$$N_t = R e^{- (F + M) (t - t_c)} \quad (24)$$

De acordo com a equação de crescimento de von Bertalanffy:

$$W_t = W_\infty \left[1 - e^{-K(t-t_0)} \right]^3$$

Desenvolvendo o binômio, temos

$$W_t = W_\infty \cdot [1 - 3e^{-K(t-t_0)} + 3e^{-2K(t-t_0)} - e^{-3K(t-t_0)}]$$

Escrevendo o termo da direita como uma soma,

$$W_t = W_\infty \sum_0^3 U_n e^{-nK(t-t_0)} \quad (25)$$

Substituindo (24) e (25) na equação 23, temos

$$P = \int_{t_c}^{t_L} FR e^{-(F+M)(t-t_c)} W_\infty \sum_0^3 U_n e^{-nK(t-t_0)} dt$$

Sendo $t - t_0 = (t - t_c) + (t_c - t_0)$, e considerando $e^{-nk(t_c - t_0)}$ constante,

$$P = FR W_\infty \sum_0^3 U_n e^{-nK(t_c - t_0)} \int_{t_c}^{t_L} e^{-(F+M+nK)(t-t_c)} dt$$

Por integração e colocando P como fração de R :

$$\frac{P}{R} = F W_\infty \sum_0^3 \frac{U_n e^{-nK(t_c - t_0)}}{F + M + nK} [1 - e^{-(F+M+nK)(t_L - t_c)}] \quad (26)$$

A produção máxima sustentável (PMS) pode ser obtida a partir do valor máximo de P/R , multiplicando-o pelo número anual médio de recrutas:

$$PMS = \frac{P}{R} \cdot \bar{R} \quad (27)$$

Os parâmetros da equação 26 têm as seguintes estimativas:

- $K = 0,171$
- $t_c = 3,2$ anos
- $t_0 = 0$
- $t_L = 15$ anos
- $M = 0,26$
- $W_\infty = 669$ g (cauda)

e, atribuindo-se a F valores de 0,0 a 3,00, são calculados valores de P/R cujo máximo corresponde a F ótimo, a partir do qual se obtém o esforço de pesca ótimo pela equação:

$$f_{ot.} = \frac{F_{ot.}}{q} \quad (28)$$

A CPUE máxima sustentável ($CPUE_{ms}$) é calculada por

$$CPUE_{ms} = \frac{PMS}{f_{ot.}} \quad (29)$$

(b) Modelo logístico

O modelo logístico, criado por Schaefer (1954), considera a frota pesqueira como o elemento predador no sistema predador-presa e estuda os efeitos da variação no esforço de pesca sobre a produção.

No entanto, ao contrário do analítico, o modelo logístico não faz distinção quanto à influência do recrutamento, crescimento e mortalidade na produção resultante da atividade pesqueira, de modo que estes fatores são expressos em conjunto como uma função simples da biomassa, $f(B)$, reduzindo a equação 21 a

$$\frac{dB}{dt} = Bf(B) - F(f)B$$

O efeito da pesca (predador) é incluído na análise, de modo que se $P = F(f)B$, o aumento líquido no tamanho da população predada é igual a $P - Bf(B)$ e esta permanecerá em equilíbrio estável se

$$P = Bf(B) \quad (30)$$

Então, para qualquer tamanho da população haverá uma captura de equilíbrio, mas esta será máxima apenas quando $Bf(B)$ for máxima.

Segundo a teoria de Volterra (in Ricker, 1975), a taxa de aumento é proporcional ao tamanho da população, multiplicado pela diferença entre as biomassas atual (B) e máxima (B_m) da população, e sendo $dB/dt = f(B)$,

$$f(B) = k(B_m - B)$$

onde $(B_m - B)$ é denominado "termo de compensação negativa", necessário para descrever o mecanismo de auto-regulação pelo qual $f(B)$ varia de modo a manter a população em equilíbrio estável.

Portanto,

$$P = F(f)B = kB(B_m - B)$$

$$kB(B_m - B) = qfB$$

Sendo $B = \frac{P}{qf}$,

$$P = (B_m - \frac{q}{k} f) qf$$

ou $\frac{P}{qf} = B_m - \frac{q}{k} f$ (31)

Como não se pode obter estimativas absolutas da biomassa, são utilizados índices proporcionais (P/f), de modo que o valor q pode ser eliminado da equação 31 e as constantes B_m e q/k consideradas como os parâmetros a e b da regressão linear entre P/f e f .

$$\frac{P}{f} = a - bf \quad (32)$$

A equação de produção é dada por

$$P = (a - bf) f \quad (33)$$

As estimativas de PMS e $f_{ot.}$ são obtidas por derivação de (33):

$$\frac{dP}{df} = a - 2bf$$

No ponto de máxima produção, isto é, $\frac{dP}{df} = 0$, temos:

$$a - 2bf = 0$$

$$f_{ot.} = \frac{a}{2b} \quad (34)$$

TABELA XVI

Dados sobre a produção e esforço de pesca (covo-dia) para a lagosta *Panulirus laeicauda* (Latreille), no Nordeste setentrional, no período de 1965 a 1979.

Ano	37 - 42ºW			42º - 47ºW		
	Produção total		Esforço de pesca	Produção total		Esforço de pesca
	número	peso (kg) (†)		número	peso (kg) (†)	
1965	2.857.720	280.241	2.053.912	—	—	—
1966	3.734.267	311.132	3.447.823	—	—	—
1967	3.292.506	308.312	3.971.947	—	—	—
1968	5.459.583	511.238	6.562.413	—	—	—
1969	6.639.289	651.079	11.479.839	—	—	—
1970	7.089.655	669.106	10.716.963	—	—	—
1971	5.310.598	591.263	11.975.943	—	—	—
1972	6.288.058	686.181	17.306.945	—	—	—
1973	6.282.759	680.970	23.165.186	—	—	—
1974	6.844.343	718.656	16.553.497	155.390	16.316	314.981
1975	5.723.990	572.399	19.396.687	268.460	26.846	877.320
1976	6.602.287	574.114	19.434.518	140.862	12.255	268.750
1977	7.294.547	692.982	22.144.967	58.316	5.589	130.890
1978	7.490.782	756.569	23.123.756	948.584	95.807	2.488.494
1979	8.169.451	833.284	22.402.312	1.342.078	136.892	3.689.811

Obs.: (†) Peso da cauda da lagosta.

Substituindo (34) em (33),

$$PMS = \frac{a^2}{4b} \quad (35)$$

O método de Schaefer consiste em analisar flutuações numa série de dados anuais sobre a captura e o esforço de pesca, sob a premissa de que a produção máxima sustentável de um estoque com tamanho médio pode ser calculada como a soma algébrica da verdadeira captura num ano e a diferença entre os tamanhos do estoque no começo e no fim do ano. Geralmente, utiliza-se um índice de tamanho do estoque (CPUE), calculado para um período anual, que será relacionado com a quantidade de esforço naquele ano, obtendo-se pares de estimativas pelas quais se pode calcular os parâmetros a e b da equação 32.

Para a lagosta *P. laevicauda* utilizamos os dados de CPUE (kg/covo-dia) e esforço (n.º de covos-dia) no período de 1965 a 1979, correspondentes às áreas do Estado do Ceará e do Nordeste setentrional (tabela XVI).

RESULTADOS E DISCUSSÃO

A produção máxima por recruta (P/R), no Nordeste setentrional, foi de

TABELA XVII

Produção por recruta (P/R), como peso de cauda, em função do coeficiente de mortalidade por pesca (F), para *Panulirus laevicauda* (Latreille).

F	$\frac{P}{R}$ (g)
0,00	0,0
0,01	6,9
0,05	28,4
0,10	45,7
0,20	62,5
0,30	68,2
0,40	70,4
0,50	70,2
0,75	68,3
1,00	66,2
1,50	62,4
2,00	58,9
3,00	58,2

70,4 g (tabela XVII), correspondente a um coeficiente de mortalidade por pesca $F_{ot} = 0,45$ (figura 9). Estes valores foram transformados em PMS e f_{ot} , segundo as equações 27 e 28, através das estimativas de $\bar{R} = 10.995.421$ indivíduos e $q = 0,03176 \cdot 10^{-6}$:

$$PMS = 774.078 \text{ kg}$$

$$f_{ot} = 14.168.765 \text{ covos-dia}$$

$$CPUE_{ms} = 0,055 \text{ kg/covo-dia (peso)}$$

$$CPUE_{ms} = 0,776 \text{ lagosta/covo-dia (número)}$$

A curva de produção (figura 9) segue o modelo analítico, apresentando as seguintes características: (a) começa na origem, isto é, a captura é zero quando a mortalidade por pesca é zero; (b) à medida que F aumenta, P/R também aumenta, rapidamente, até atingir 70,4 g, mas a uma taxa decrescente; (c) o valor máximo de 70,4 g corresponde a um valor ótimo de F , igual a 0,45; (d) depois desse ponto, P/R decresce, apesar dos aumentos em F , tendendo para uma assíntota quando $F \rightarrow \infty$.

O uso da linha reta para relacionar abundância relativa e esforço de pesca implica em que a elevada intensidade do esforço tende a reduzir o estoque reprodutor, com uma provável redução do número de recrutas e conseqüente diminuição do estoque reprodutor na próxima estação de desova. Este declínio poderia continuar por várias gerações, finalmente alcançando um ponto onde, com a competição reduzida entre indivíduos jovens, ou entre jovens e adultos, o aumento da taxa de sobrevivência na fase larvar equilibraria a mortalidade por pesca entre recrutamento e desova.

Os pares de valores de CPUE e esforço de pesca, geralmente, se referem a uma situação transitória, enquanto a relação mais importante é aquela entre o esforço de pesca e a captura média anual que seria obtida se aquele esforço fosse

mantido durante uma série de períodos anuais. A verdadeira CPUE num ano qualquer dependerá da abundância inicial na época do recrutamento das classes anuais presentes no estoque capturável, do esforço de pesca sobre esse estoque e também do crescimento e mortalidade natural.

Utilizando os dados da tabela XVIII para ajustar retas de regressão entre CPUE e esforço de pesca (figura 10), foi

constatada a existência de correlação estatisticamente significativa entre estas variáveis ($r = -0,912$ e $r = -0,879$, para $37 - 42^{\circ}W$ e $37 - 47^{\circ}W$) indicando que o modelo logístico pode ser usado para descrever uma situação biológica em que a produtividade do estoque diminui em decorrência de sua capacidade limitada de produção.

As estimativas obtidas foram as seguintes (equações 34 e 35):

Parâmetro	$37 - 42^{\circ}W$	$37 - 47^{\circ}W$
PMS (kg)	774.623	815.521
f_{ot} (covo-dia)	14.571.957	15.926.750
$CPUE_{ms}$ (kg/covo-dia)	0,053	0,051
$CPUE_{ms}$ (n.º/covo-dia)	0,755	0,724

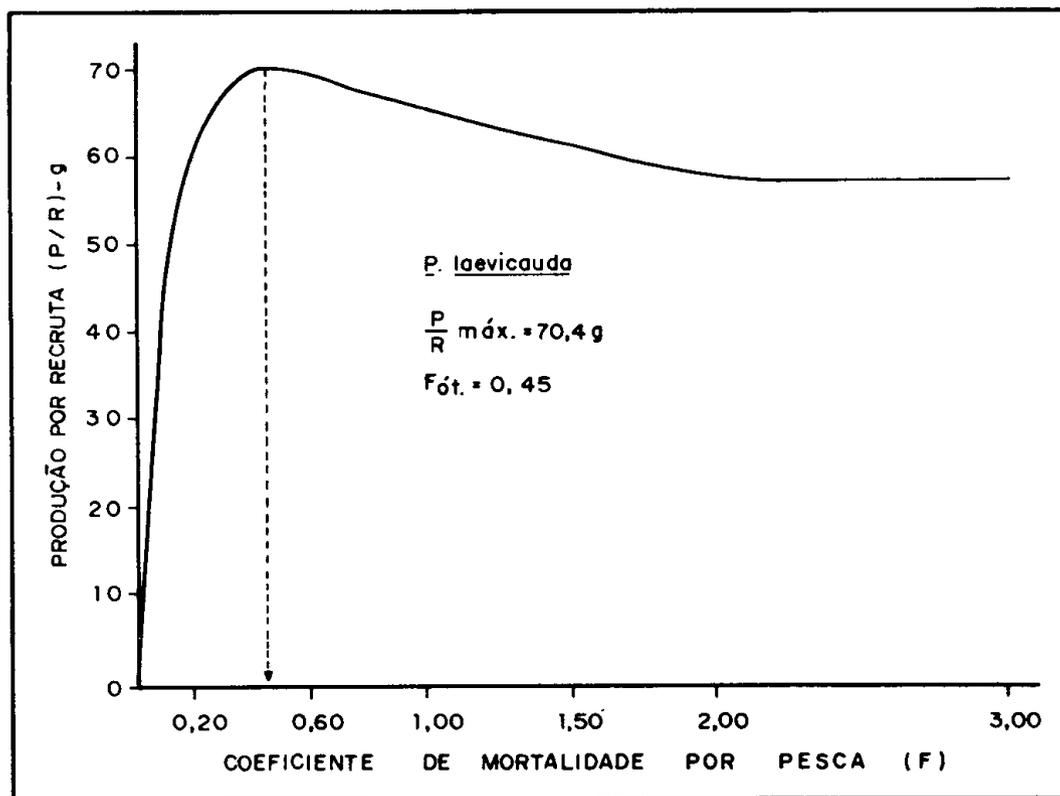


Figura 9 — Curva de produção, em peso de cauda, de *Panulirus laeviscauda* (Latreille), no Nordeste setentrional, segundo o modelo analítico.

O ajustamento teórico dos dados de produção ao esforço de pesca (figura 11) é feito através de uma parábola, em que a metade ascendente representa o crescimento da produção com o esforço até o nível máximo de equilíbrio sustentável e a metade descendente não reflete o real comportamento da produção, que seria

de decréscimo, mas sem atingir o ponto de extinção total, como sugere a curva.

As estimativas de PMS e f_{ot} , para o Nordeste setentrional (37 – 47°W), pelo modelo logístico, apresentam valores mais elevados do que os calculados pelo modelo analítico, mas os de CPUE_{MS}, bastante próximos, mostram que a capacidade produtiva potencial da população é bem determinada por ambos os modelos. No entanto, algumas das premissas em que se sustenta a validade de sua aplicação nem sempre foram satisfeitas, de modo que se deve considerar estas estimativas como valores prováveis, mas sujeitos a revisão.

Existe uma produção de equilíbrio para diferentes níveis de abundância da população, a qual pode variar em ciclos multianuais, de modo que a PMS deve apresentar valores diferentes quando períodos diversos são considerados. No período de 1955 a 1979, foram identificados dois ciclos de produção, com picos em 1962 e 1974, havendo possibilidade de estar havendo o início de outro a partir de 1976 (figura 12). Estes ciclos

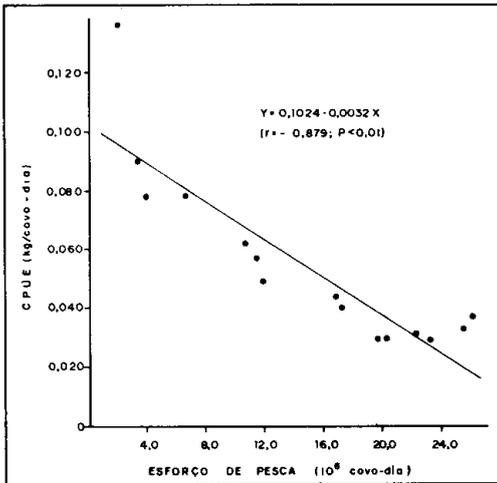


Figura 10 — Reta de regressão entre CPUE e esforço de pesca da população de *Panulirus laevicauda* (Latreille).

TABELA XVIII

Dados sobre o esforço de pesca e índice de captura por unidade de esforço (CPUE) da lagosta *Panulirus laevicauda* (Latreille), no período de 1965 a 1979.

Ano	37 – 42°W			37 – 47°W		
	Esforço (10 ⁶ covos-dia)	CPUE		Esforço (10 ⁶ covos-dia)	CPUE	
		n.º/covo-dia	kg/covo-dia (*)		n.º/covo-dia	kg/covo-dia (*)
1965	2,054	1,391	0,136	2,054	1,391	0,136
1966	3,448	1,083	0,090	3,448	1,083	0,090
1967	3,972	0,829	0,078	3,972	0,829	0,078
1968	6,562	0,832	0,078	6,562	0,832	0,078
1969	11,480	0,578	0,057	11,480	0,578	0,057
1970	10,717	0,662	0,062	10,717	0,662	0,062
1971	11,976	0,443	0,049	11,976	0,443	0,049
1972	17,307	0,363	0,040	17,307	0,363	0,040
1973	23,165	0,271	0,029	23,165	0,271	0,029
1974	16,553	0,413	0,043	16,868	0,413	0,044
1975	19,397	0,295	0,030	20,274	0,297	0,030
1976	19,434	0,295	0,030	19,703	0,342	0,030
1977	22,145	0,340	0,029	22,276	0,330	0,031
1978	23,124	0,329	0,031	25,612	0,330	0,033
1979	22,402	0,324	0,033	26,092	0,365	0,037

Obs.: (*) Peso da cauda da lagosta.

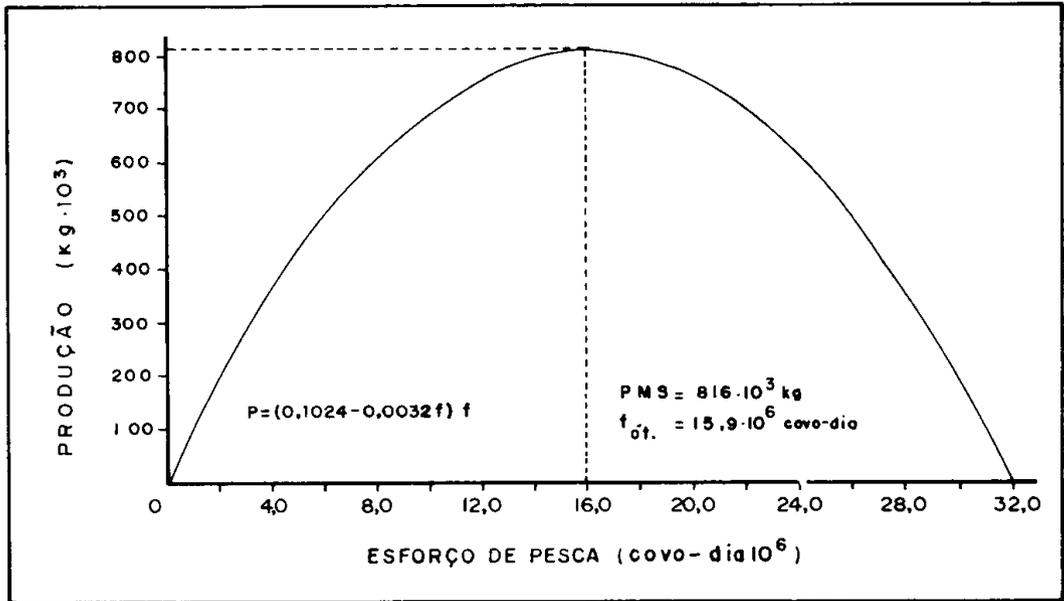


Figura 11 — Curva de produção, em peso de cauda, de *Panulirus laeviscauda* (Latreille), no Nordeste setentrional, segundo o modelo logístico.

podem ser naturais ou ser causados artificialmente por variações na quantidade de esforço de pesca aplicada ou no tamanho da área total atingida pela frota. Isto ficou evidente quando calculamos os

parâmetros ótimos para as áreas correspondentes a 37 — 42°W (Ceará) e 37 — 47°W (Nordeste setentrional): a expansão da área de pesca até a longitude de 47°W trouxe um aumento médio ao esforço, de 6,0%, variando de 0,6% em 1977 a 16,5% em 1979 (tabela XVI).

Podemos, portanto, concluir que a produção máxima sustentável da lagosta *P. laeviscauda* no Nordeste setentrional varia de 774.623 kg, para a faixa 37 — 42°W, a 815.521 kg (peso de cauda), para a faixa 37 — 47°W, as quais podem ser obtidas com esforços ótimos de 14.571.957 e 15.926.750 covos-dia, respectivamente. As estimativas de Santos *et al.* (1973), para o período 1965/72, foram: PMS = 400 toneladas (peso de cauda) e $f_{\text{ót.}} = 11,9 \cdot 10^6$ covos-dia, as quais correspondem a 51,6 e 81,5% dos valores calculados para o período 1965/79, na área entre 37 e 42°W. Estas são, obviamente, subestimativas

destes dois parâmetros, já que, somente a partir de 1973, com o aumento significativo do esforço e cobertura da totalidade da área de pesca desta espécie, os valores anuais da captura se aproximaram da verdadeira produção máxima sustentável pela população, para o Estado do Ceará.

Comparando os valores ótimos com os anuais (tabela XVI), verificamos que a produção anual só ultrapassou a máxima sustentável em 1978 e 1979, mas o esforço anual foi superior ao ótimo a partir de 1972, fato que evidencia a sobreplocação do estoque antes de a produção atingir seu nível máximo de equilíbrio sustentável.

REGULAMENTAÇÃO DA PESCA

Os recursos vivos do mar não são bens apropriáveis, de modo que existe total liberdade para quaisquer pessoas, individualmente ou reunidas como empresários, dedicar-se à sua exploração. No entanto, ao contrário de outras atividades de caráter extrativo, não há previsão segura sobre a quantidade de biomas-

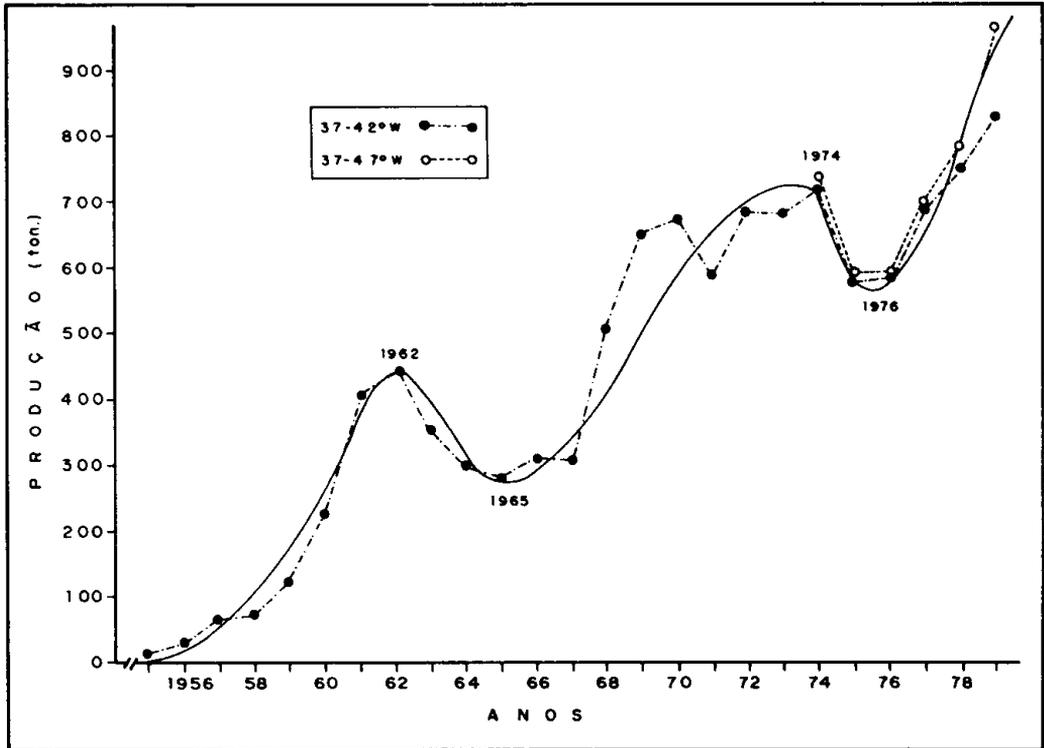


Figura 12 — Série histórica da produção de *Panulirus laevicauda* (Latreille), de 1955 a 1979.

sa capturável de peixes ou crustáceos, por dois motivos: (a) os recursos biológicos têm uma abundância bastante variável em função de fatores ambientais não controláveis pelo homem; (b) sendo a produção uma quantidade limitada, para um certo período de tempo, e o número de unidades de esforço de pesca, na prática, ilimitado, a produtividade, certamente, diminuirá com o aumento do esforço, deixando de haver uma compensação financeira proporcional aos custos de produção.

A exploração dos recursos pesqueiros se inicia e desenvolve em função de sua abundância e/ou valor econômico. No período 1965/79, a exportação, pelo porto de Fortaleza, de caudas congeladas da lagosta *P. laevicauda* atingiu 8.711 toneladas (equivalente a Cr\$ 858.156.007,00), de modo que este recurso se enquadra na

segunda categoria, sendo formado de uma população com pequena biomassa mas de grande valor comercial para consumo humano.

Explica-se, deste modo, o grau de exploração a que está sendo submetido o estoque, mas o nível de intensidade do esforço é resultado de uma superestimação baseada numa fase de rápido crescimento de produção, entre 1955 e 1962, funcionando como atrativo para grandes investimentos e perspectiva de lucros proporcionais. Estes investimentos em bens de capital fixo, que atingiram níveis bastante elevados entre 1967 e 1973 (fase da aplicação dos incentivos fiscais), foram responsáveis pela intensificação do esforço de pesca, com aumento de 559 a 1.128% em relação a 1965 e impediram a redução dos custos operacionais, mesmo quando se verificou uma redução na CPUE a partir de 1973, para menos de

25% do seu valor em 1965 (tabela XIX; figura 13). Por isso se verifica que o esforço de pesca já ultrapassou e se mantém bem maior do que seu valor ótimo, em torno de 16 milhões de covos-dia.

Estes sinais de desequilíbrio biológico da população, aliados à tendência de decréscimo do índice de rendimento econômico (receita/unidade de custo) determinaram a necessidade urgente de regulamentação da pesca com medidas adequadas, tendo-se de um lado o embasamento científico para garantir os benefícios de sua aplicação e, de outro, os mecanismos de implementação por um órgão da administração pública que se encarrega de legislar e fiscalizar.

Bases biológicas da regulamentação

O objetivo da administração/explocação racional consiste em manter a população num nível de equilíbrio estável

para permitir a otimização da capacidade extrativa tanto em termos biológicos como econômicos, tendo em vista o aproveitamento máximo do recurso pelo homem, sem colocar em risco sua sobrevivência e renovação.

A fundamentação biológica do equilíbrio populacional é a estabilidade da estrutura etária, pela qual os estoques jovem e adulto mantêm níveis de abundância dentro de uma faixa de variação em que o suprimento de indivíduos jovens para o estoque adulto e a produção de novos descendentes pelo estoque reprodutor sejam mantidos praticamente constantes dentro de um ciclo de produção.

O tamanho e idade dos indivíduos a serem capturados são controlados através de características do aparelho-de-pesca, se o mesmo for seletivo, ou pelo controle da área de atuação da frota, já que existe uma tendência de acréscimo do tamanho com o afastamento dos locais de pesca.

TABELA XIX

Dados sobre o esforço de pesca, CPUE, peso médio da cauda e participação relativa de jovens e fêmeas ovadas na captura da lagosta *Panulirus laevicauda* (Latreille), no período de 1965 a 1979.

Ano	Esforço de pesca		CPUE		Peso médio da cauda (g)	Participação de jovens (%)	Participação de fêmeas ovadas (%)
	n.º de covos-dia	número índice	kg/covo-dia	número índice			
Antes da regulamentação							
1965	2.053.912	100	0,136	100	98	13,0	22,6
1966	3.447.823	145	0,090	66	83	15,1	31,7
1967	3.971.947	193	0,078	57	94	13,9	17,9
1968	6.562.413	320	0,078	57	94	19,4	17,9
1969	11.479.839	559	0,057	42	98	19,8	38,6
1970	10.716.963	522	0,062	46	94	18,2	43,1
1971	11.975.943	583	0,049	36	111	18,0	58,4
1972	17.306.945	843	0,040	29	109	11,9	53,8
1973	23.165.186	1.128	0,029	21	108	14,0	46,7
1974	16.868.478	821	0,043	32	105	29,8	47,6
1975	20.274.007	987	0,030	22	100	27,1	31,5
Depois da regulamentação							
1976	19.703.268	959	0,030	22	87	15,4	17,7
1977	22.275.857	1.084	0,031	23	95	12,6	15,5
1978	25.612.250	1.247	0,033	24	101	19,9	15,0
1979	26.092.128	1.270	0,037	27	102	31,8	26,2

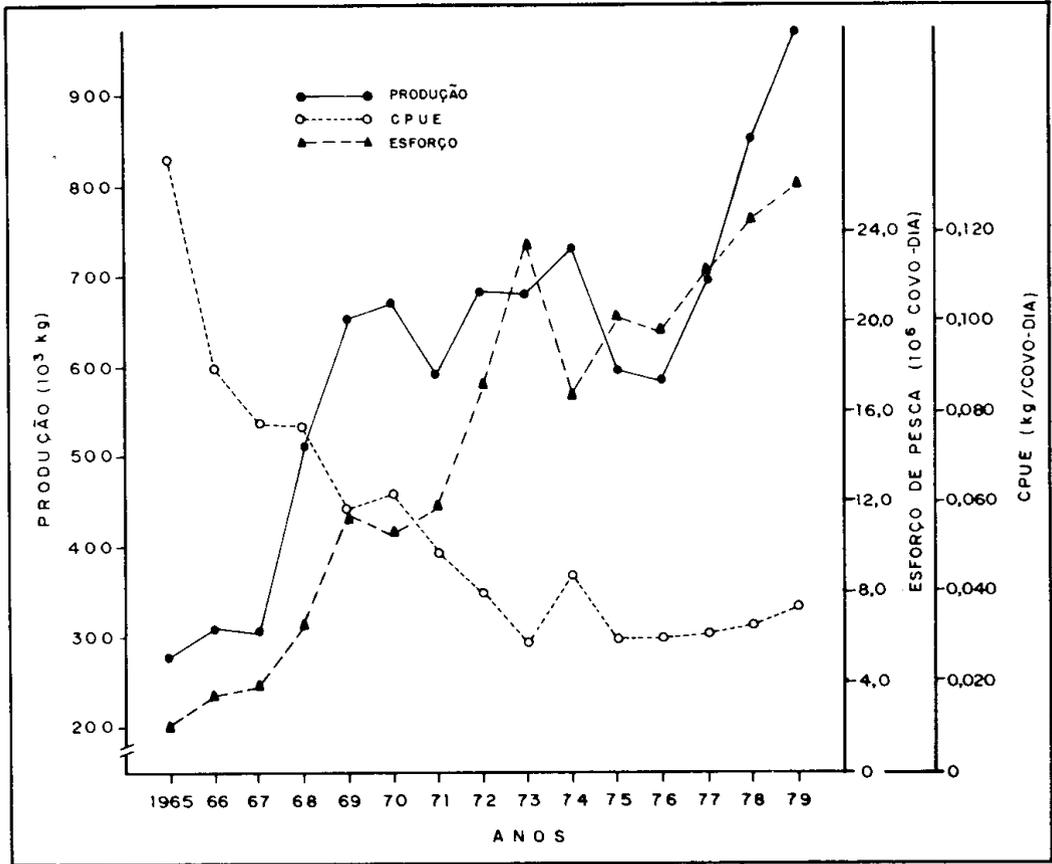


Figura 13 — Variação anual da produção, esforço de pesca e CPUE da lagosta *Panulirus laevicauda* (Latreille), no Nordeste setentrional do Brasil.

O número de lagostas capturadas é maior no seu primeiro ano de vida, decrescendo gradativamente com a idade à proporção que diminui o número de sobreviventes. Ao mesmo tempo, cada lagosta que sobrevive está aumentando de peso e, embora indivíduos de idade mais avançada sejam capturados em menor quantidade, eles são mais pesados do que os jovens. A retirada de indivíduos ainda na fase jovem é prejudicial por dois motivos: (a) reduz o peso total da captura, por ser este constituído de um grande número de indivíduos pequenos; (b) desequilibra a estrutura etária, por causar um aumento exagerado do estoque jovem e reduzir a amplitude etária da população.

Os mecanismos biológicos responsáveis pela variação na produtividade

atuam no sentido de diminuir o tamanho e peso médios dos indivíduos capturados, de modo que tal decréscimo é um sinal de que os indivíduos jovens estão sendo os mais atingidos pela pesca. Por outro lado, com a diminuição do índice de produtividade, causado pela saturação da capacidade produtiva de uma determinada área quando o esforço aumenta demasiadamente, os barcos tendem a concentrar-se, como única opção, na zona costeira onde habitam os indivíduos jovens, sendo portanto, o aumento do esforço de pesca uma das principais causas de desequilíbrio na estrutura etária, no sentido de tornar a população mais jovem e menos produtiva.

A captura de indivíduos em reprodução pode constituir-se, também, num fator de desequilíbrio, desde que haja rela-

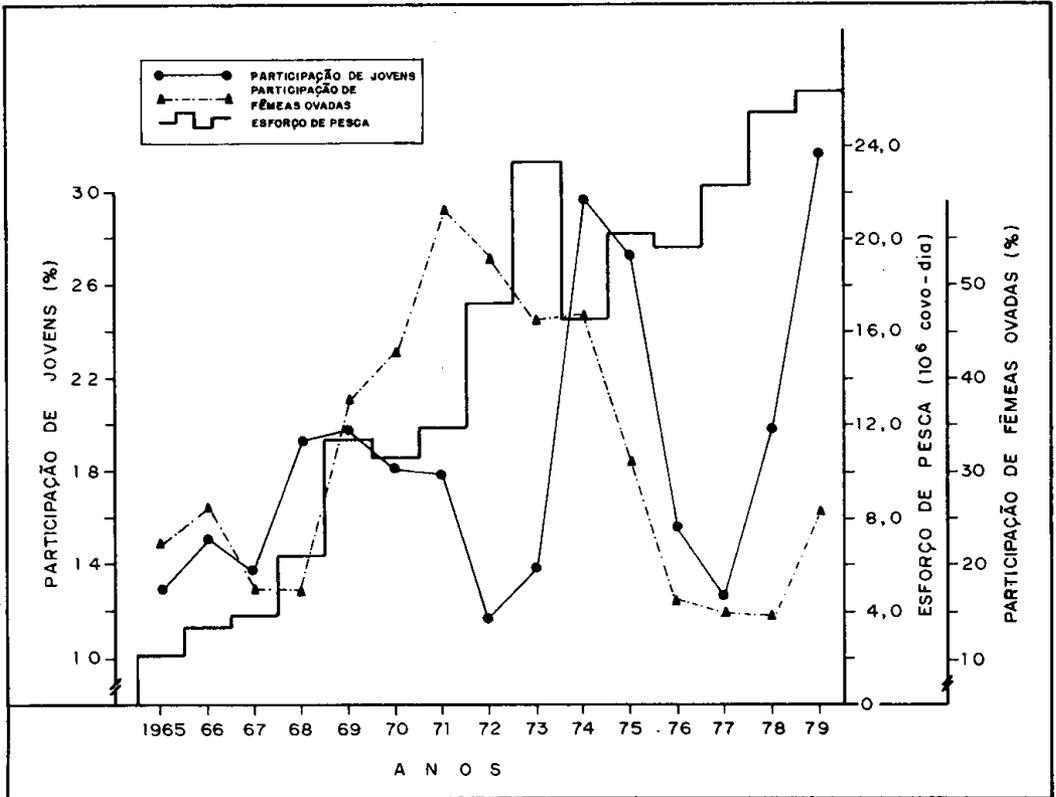


Figura 14 — Variação anual de alguns parâmetros biológicos da população de *Panulirus laeviscauda* (Latreille), em função do esforço de pesca.

ção entre estoque reprodutor, ou potencial reprodutivo, e recrutamento. Isto se deve ao fato de que uma redução no recrutamento pode causar, gradativamente, um decréscimo do tamanho da população e conseqüente perda de sua capacidade de competir com outras populações que participam de sua cadeia alimentar na comunidade.

Medidas de regulamentação

As conseqüências indesejáveis do aumento do esforço e pesca indiscriminada de indivíduos jovens ou em reprodução se evidenciam como: (a) aumento da participação de jovens na captura; (b) diminuição do peso médio; (c) aumento do número de fêmeas ovadas; (d) diminuição do peso anual da captura.

As principais medidas de regulamentação podem ser resumidas no seguinte:

- 1) Estabelecimento do tamanho mínimo das malhas do covo em 5 cm, entre dois nós de ângulos consecutivos e dois nós de ângulos opostos.
- 2) Proibição da captura de *P. laeviscauda* com tamanho inferior a 10,0 cm de cauda (16,0 cm de comprimento total).
- 3) Proibição da captura de lagostas durante dois meses do ano, a qual funcionou da seguinte maneira: março — abril de 1976 e 1977; 15 de novembro/78 — 15 de janeiro/79; dezembro/79 — janeiro/80.
- 4) Proibição da captura de fêmeas ovadas de qualquer tamanho, durante todo o ano.

As medidas (1) e (2) visam especificamente ao controle de um tamanho mínimo de captura, a (3) objetiva reduzir a intensidade do esforço de pesca,

tanto em termos físicos como econômicos e com a (4) se pretende a proteção do estoque reprodutor.

Na exploração de *P. laeivicauda* podemos identificar três períodos: de 1965 a 1971, em que o esforço de pesca mantém-se num nível relativamente baixo e a participação de jovens e o peso médio da cauda são, praticamente, constantes; de 1972 a 1975, o esforço cresceu em média 945% (em relação a 1965) e se verifica um aumento significativo da participação de jovens (de 11,9 para 27,1%) e decréscimo do peso médio de cauda (de 111 para 100 gramas); de 1976 a 1979, quando as medidas de regulamentação entraram em vigor, pode-se observar uma mudança na tendência de variação destes dois parâmetros, com um decréscimo da participação de jovens, apesar do alto valor em 1979 (31,8%) e aumento do peso médio da cauda, de 87 para 102 gramas (tabela XIX; figura 14).

A paralisação da pesca por dois meses, em março-abril, visava a reduzir o tempo anual de pesca e, ao mesmo tempo, impedir a captura de fêmeas ovadas, já que este período coincide, em parte, com a época de desova. No entanto,

TABELA XX

Produção média mensal (peso de cauda) da lagosta *Panulirus laeivicauda* (Latreille), no período de 1965 a 1979.

Ano	Produção média mensal (kg)			
	1º trim.	2º trim.	3º trim.	4º trim.
1965	18.397	30.244	21.587	23.185
1966	22.559	41.636	20.437	19.151
1967	10.160	21.528	30.534	39.031
1968	34.004	46.854	38.398	51.565
1969	52.493	68.111	45.991	50.484
1970	56.117	79.272	44.874	39.357
1971	49.202	60.186	38.379	48.324
1972	44.256	76.125	65.950	47.568
1973	58.676	81.807	49.488	38.664
1974	32.100	64.599	81.641	57.324
1975	49.950	67.220	41.203	41.376
1976	51.616	65.383	57.236	60.221
1977	58.261	80.336	74.095	66.364
1978	74.839	90.579	76.486	84.442
1979	71.101	115.021	77.721	107.108
Média	45.582	65.927	50.935	51.611

vários motivos determinaram sua transferência para o quarto trimestre, dentre os quais destacamos:

1) *Mercado* — A sustação da oferta do produto brasileiro no segundo trimestre coincidiria com a melhor época de venda no mercado americano, de abril a julho, quando praticamente não sofre concorrência, em virtude da paralisação da pesca da lagosta no Caribe e Golfo do México nesse período.

2) *Produção estacional* — A produção de *P. laeivicauda*, de 1965 a 1979, foi quase sempre maior no segundo trimestre, com média mensal de 65.927 kg (tabela XX); por outro lado, o peso médio da cauda é mais elevado no primeiro trimestre, o que significa que a paralisação da pesca na época de desova pode acarretar prejuízos econômicos adicionais à indústria pesqueira.

3) *Diversificação da captura* — As conseqüências econômico-sociais de paralisar a pesca da lagosta são o desemprego do pessoal engajado na mesma e a ociosidade da maior parte da frota lagosteira, de modo que havia necessidade de se buscar uma compensação financeira para estes prejuízos. O pargo, outro recurso explorado industrialmente, apresenta variação estacional na sua disponibilidade à pesca, com baixos índices de abundância no segundo trimestre e índices elevados, no quarto trimestre (Fonteles-Filho, 1972). Deste modo, a transferência da época de paralisação para o fim do ano racionaliza a administração da pesca com objetivo de máximo rendimento global.

A proibição da captura de fêmeas ovadas, sem o respaldo da paralisação total da pesca na época da desova, tem-se mostrado uma medida de eficácia duvidosa, já que, por ser externa a fecundação, os ovos aderidos aos pleópodos são facilmente arrancados, de modo que a fiscalização desta medida quando as lagostas já foram desembarcadas é, praticamente, impossível. Apesar de tudo, pode-se observar (tabela XIX) que se registraram altas participações de fêmeas

ovadas na captura, de 1969 a 1975 (média de 45,7%) e que houve uma sensível redução das mesmas, de 1976 a 1979, para uma média de 18,6% (figura 14).

Os prejuízos ao estoque reprodutor, causados pela captura de fêmeas ovadas, tornam-se de difícil avaliação, pois, se de um lado existe correlação entre estoque reprodutor e recrutamento, por outro, deveriam ter já aparecido na população, alguns sinais negativos da captura não controlada de fêmeas ovadas desde o início da exploração, em 1955. Isto pode dever-se à grande fecundidade da lagosta *P. laevicauda* e à diminuição da mortalidade larvar com o aumento do potencial reprodutivo, de modo que o recrutamento permanece estável, mesmo com o aumento da mortalidade de fêmeas ovadas.

A conclusão a que se pode chegar, levando em consideração as informações apresentadas e discutidas, é que o resultado geral das medidas regulatórias tem sido altamente satisfatório, tanto do ponto de vista do aumento da produção física, de 586.369 kg em 1976 para 970.170 kg em 1979, como da recuperação de alguns parâmetros — participação de jovens na captura, peso médio da cauda, participação relativa de fêmeas ovadas — essenciais para o equilíbrio da estrutura etária e da produção máxima sustentável.

DISCUSSÃO

O homem raramente, ou nunca, explora toda a população de uma espécie, mas apenas os indivíduos dentro de uma faixa de tamanho e idade, que constituem o estoque disponível e, destes, somente uma parte que esteja acessível ao aparelho-de-pesca. A diferença, portanto, entre população total e estoque é muito importante, pois este último não pode ser considerado como uma unidade auto-reproduzível, e seu potencial para crescimento é uma função complexa do tamanho e composição por ele apresentados num dado período de tempo e daqueles apresentados pela população total, alguns anos atrás.

O equilíbrio do estoque capturável e, por conseqüência, da população total da lagosta *P. laevicauda*, pode ser confirmado pela estabilidade de suas características biológicas e pela interação dinâmica dos componentes responsáveis pela variação temporal no seu tamanho, dentro os quais se destacam: proteção natural das fêmeas durante a desova, alta fecundidade absoluta, controle do recrutamento pela mortalidade larvar, vulnerabilidade não muito elevada em função da captura de outra espécie do mesmo gênero, de maior abundância, e relação entre estoque reprodutor e recrutamento.

A desova total e periódica da espécie em estudo dá origem a classes etárias anuais, com recrutamento no terceiro trimestre do ano, em seguida à época de desova (de fevereiro a maio), coincidindo com o período de mais rápido crescimento e, portanto, início da época de alimentação. O recrutamento termina quando os indivíduos têm, em média, 16,0 cm de comprimento total, ou 3,2 anos de idade, e como no período 1965/79, 18,65% do estoque foram capturados na fase pré-exploratória, podemos dizer que a população está bem conservada biologicamente, sendo a relação média estoque jovem/estoque adulto de 0,235 (24 jovens para 100 indivíduos adultos). O estoque adulto é formado, principalmente, pelo grupos-de-idade III, IV e V, na faixa de comprimento que varia de 15,2 a 24,3 cm, ou 49,4 a 63,9% do comprimento máximo teórico (38,0 cm), o que vem corroborar o equilíbrio da estrutura etária.

Dada a elevada fecundidade da espécie (média de 240 mil ovos por fêmea), a fase que realmente interessa para o equilíbrio do suprimento de indivíduos para o estoque adulto, por recrutamento, é a que decorre entre o instante do nascimento e 3 anos de idade, embora neste intervalo de tempo seja a mortalidade nas fases de ovo, larva e pós-larva que, realmente, determina que, dentre 1 milhão de ovos postos apenas, em média, 25 indivíduos sobrevivam até a idade de

3 anos. Isto foi comprovado através de correlação estatisticamente significativa entre potencial reprodutivo e coeficiente de mortalidade total na fase pré-exploratória.

A alta taxa de mortalidade natural na fase pré-exploratória é substituída pela mortalidade por pesca, quando os indivíduos entram para a fase exploratória, onde o esforço de pesca atinge níveis bastantes elevados. Embora os valores anuais do coeficiente de mortalidade total não tenham variado em proporção com a quantidade de esforço de pesca, as estimativas de $M = 0,26$, $F = 0,68$ e $Z = 0,94$ revelam que as lagostas de uma classe etária são capturadas à taxa anual de 44% e que a pesca contribui com 72, 2% para a mortalidade total da espécie. Estes valores colocam a mortalidade numa faixa de média intensidade, que pode ser devida à maior concentração do esforço sobre a outra espécie do mesmo gênero, *P. argus*, de modo que *P. laevicauda* seria, naturalmente, menos vulnerável à ação da pesca.

A reprodução, cada ano, fornece ovos e larvas em quantidade suficiente para substituir os indivíduos adultos que morreram. Assim, quando a pesca começa a reduzir o estoque adulto (a), a taxa de repovoamento (r) começa a aumentar, de modo que a composição do estoque pode mudar de $(A + r)$ para $(a + R)$, sendo a importância relativa dos dois elementos representada pelo tamanho dos símbolos. A exploração de *P. laevicauda* se baseia num pequeno estoque acumulado, mas com grande taxa de repovoamento ($a + R$), resultando numa redução gradativa da abundância inicial por mortalidade, a qual é compensada pela entrada contínua de grande número de indivíduos por recrutamento, cujo ponto de limite proporcional se encontra no início do ramo descendente da curva de reprodução e apenas ligeiramente posterior àquele correspondente ao tamanho ótimo do estoque reprodutor. A razão $R/N = 2,97$ mostra que, para cada fêmea em reprodução, devem sobreviver três indivíduos de sua progênie para

atingir a idade adulta e manter o equilíbrio populacional.

O decréscimo do tamanho de equilíbrio da população e o aumento da produção, quando uma espécie é submetida à pesca, mostra que esta, atuando como fator de predação, é benéfica por equilibrar a estrutura etária e colocar à disposição do homem um excedente de biomassa capturável que, se não retirado, será absorvido pelo ecossistema sob forma de alimento para outras espécies e matéria orgânica para mineralização. Os dados anuais de captura, de 1955 a 1979, dão a idéia de que neste período já ocorreram dois ciclos de produção, com intervalo de 12 anos, causados por variação cíclica dos fatores ambientais e/ou decréscimo natural da abundância face à alta intensidade do esforço de pesca, embora não seja possível caracterizar a participação relativa destas componentes no resultado final.

Os modelos utilizados para o cálculo da produção máxima sustentável têm diferentes metodologias e premissas para sua aplicação, alterando a confiabilidade das estimativas. O modelo analítico, levando em consideração os fatores da dinâmica populacional, permite incluir uma componente de prognóstico sobre as variações da PMS, mas por outro lado, o crescimento, mortalidade natural e recrutamento são considerados constantes, mesmo que o tamanho da população seja influenciado por quantidades variáveis do esforço de pesca. Na presente análise, não foi possível identificar modificações em K e M , em função do tamanho da população, mas o recrutamento anual variou pouco no período 1965/79, já que seu maior valor foi apenas 1,7 vezes o menor. Os dados anuais da captura de *P. laevicauda* mostram que não deve ter havido grandes flutuações no tamanho da população, de modo que os mecanismos compensatórios responsáveis por seu equilíbrio estável são, principalmente, a taxa de mortalidade larvar e a fecundidade média absoluta.

As principais restrições ao modelo logístico é que variações temporais na es-

estrutura etária não são incluídas no embasamento teórico, embora estas possam influenciar as taxas de crescimento e mortalidade. No período de 1971 a 1979 verifica-se que a mortalidade não apresentou grandes diferenças de um ano para outro, o que pode ser decorrência da estrutura de *P. laeivicauda*, em relativo equilíbrio no período estudado. Por este motivo, pode-se concluir que a correlação entre CPUE e esforço de pesca, condição *sine qua non* para a aplicação do modelo, reflete exatamente este estado de equilíbrio.

Ambos os modelos forneceram estimativas coerentes da produção máxima sustentável e do esforço de pesca ótimo, tendo as do modelo analítico valores ligeiramente mais baixos, quando se considera a área entre 37 e 47°W, mas praticamente iguais para a região entre 37 e 42°W. Como a estimação da produção por recruta (P/R) pode estar sujeita a erros, principalmente quando o valor de *M* não for o verdadeiro, consideramos que as melhores estimativas, para o Estado do Ceará e para o Nordeste setentrional, são as obtidas através do modelo logístico.

A captura máxima, que deverá corresponder à produção máxima para que a população se mantenha em equilíbrio, é atingida após alguns anos de início da exploração, quando o esforço de pesca já alcançou níveis bastante elevados. Este fato, por motivos principalmente de caráter econômico, pode impedir a redução da intensidade de pesca e, por consequência, a diminuição dos índices biológico e econômico de produtividade, através do aumento relativo do estoque jovem, responsável pela redução no peso total da captura. O mecanismo biológico que explica esta situação é que o alto nível de esforço impede os indivíduos de atingirem um tamanho e peso maiores e diminui a amplitude de vida da população.

Um aspecto importante na pesca da lagosta *P. laeivicauda* foi a expansão da área de pesca, a partir de 1974, até o Estado do Maranhão (42 – 47°W), onde o

esforço já atingiu 16,5% daquele aplicado na área 37 – 42°W, dando uma grande contribuição para diminuir a sobrexploração do estoque.

As medidas regulatórias que entraram em vigor em 1976 trouxeram, também, novos benefícios para a atividade pesqueira, tanto por mudar a tendência decrescente da produção anual, como por determinar um aumento do peso médio dos indivíduos, sinais de que a população de *P. laeivicauda* está retornando ao seu estado de equilíbrio estável, após uma fase de desequilíbrio causado pelo aumento exagerado da intensidade do esforço nas áreas de pesca do Estado do Ceará.

CONCLUSÕES

1. — A frequência mensal de fêmeas "com espermatoteca" é quase constante, evidenciando que a deposição de massa espermatofórica na fêmea não implica, necessariamente, em subsequente fecundação.
2. — A lagosta *P. laeivicauda* tem época de desova definida, correspondente ao período de fevereiro a maio.
3. — A população de *P. laeivicauda* apresenta, aparentemente, um desequilíbrio na proporção sexual, com predominância dos machos.
4. — As lagostas adultas mudam duas vezes por ano, existindo uma alternância das épocas principais de reprodução e crescimento, este com maior intensidade nos meses de janeiro e julho-agosto.
5. — O estoque adulto é constituído, em 94%, de indivíduos com 3 a 5 anos de idade.
6. — O tamanho e idade médios de captura são, respectivamente, 16,0 cm de comprimento total e 3,2 anos.
7. — O recrutamento ocorre, principalmente, no terceiro trimestre do ano.
8. — Existe relação entre estoque reprodutor (\tilde{N}) e recrutamento (\tilde{R}), expressa pela equação:

$$\tilde{R} = \tilde{N} e^{(3,8507 - 7,9114 \tilde{N})}$$

9. — De cada fêmea em reprodução sobrevivem três indivíduos para chegar à idade média de captura.

10. — Em decorrência da mortalidade entre as fases de ovo/larva e adulta, dentre 1.000.000 de ovos, apenas 25 lagostas, em média, atingem a idade adulta.

11. — Os coeficientes de mortalidade natural, por pesca e total foram, respectivamente: $M = 0,26$; $F = 0,68$; $Z = 0,94$.

12. — O estoque de *P. laeviscauda* é capturado à taxa anual de 44%.

13. — A partir de 1974 a área de pesca da lagosta expandiu-se até o Estado do Maranhão, tendo o esforço de pesca aumentado em 16,5%, até 1979.

14. — As estimativas da produção máxima sustentável (PMS), esforço de pesca ótimo ($f_{ot.}$) e CPUE máxima sustentável foram as seguintes: Estado do Ceará: PMS = 774.623 kg (peso de cauda), $f_{ot.} = 14.571.957$ covos-dia e $CPUE_{ms} = 0,053$ kg/covo-dia; Nordeste setentrional: PMS = 815.521 kg (peso de cauda), $f_{ot.} = 15.926.750$ covos-dia e $CPUE_{ms} = 0,051$ kg/covo-dia.

15. — A produção e esforço de pesca apresentaram tendências semelhantes no período 1955/79; a CPUE decresceu de 0,136 kg/covo-dia, em 1965, para 0,029 kg/covo-dia, em 1973, mas, atualmente, apresenta-se estabilizada em torno de 0,035 kg/covo-dia, no Nordeste setentrional.

16. — As medidas de regulamentação concorreram, aparentemente, para o decréscimo da participação de indivíduos jovens, aumento do peso médio da cauda, decréscimo da participação de fêmeas ovadas na captura e aumento da produção anual e CPUE.

17. — O estado de equilíbrio da população de *P. laeviscauda* se baseia nas seguintes características: proteção natural de fêmeas na época da desova, alta fecundidade absoluta, controle do recrutamento pela mortalidade, baixa vulnerabilidade relativa e correlação entre estoque reprodutor e recrutamento.

SUMMARY

English title: Analysis of the fishery biology and population dynamics of the spiny lobster *Panulirus laeviscauda* (Latreille), off northeastern Brazil.

This paper is a contribution towards the understanding of the population dynamics of the lobster *Panulirus laeviscauda* (Latreille), off the northern part of the northeastern region of Brazil. The data span the period from 1965 through 1979 and have been obtained by market sampling and production/fishing effort statistics:

Its main conclusions are:

1. — Occurrence of sperm sac on the female's sternum does not necessarily imply subsequent fertilization.
2. — Spawning takes place all year round but with higher concentration from February through May.
3. — The population of *P. laeviscauda* has, apparently an unbalanced sex-ratio, with a predominance of the males.
4. — The adult lobsters molt twice a year, and the reproduction and growth cycles occur in alternate periods, the latter taking place mainly in January and July-August.
5. — The adult stock is comprised almost entirely of 3 – to 5 – year-old individuals.
6. — The mean catch size and age are 16.0 cm total length and 3.2 years.
7. — Recruitment has been shown to take place, mainly, in the third quarter of the year.
8. — There is a relationship between spawning stock (\bar{N}) and recruitment (\bar{R}), through the equation:

$$\bar{R} = \bar{N} e^{(3.8507 - 7.9114 \bar{N})}$$

9. — From each spawning female, three lobsters shall survive and reach the mean catch age.

10. — Larval mortality is extremely high: from 1.000.000 laid eggs only 25, as an average, survive to become adults.
11. — Estimates of natural, fishing and total mortality coefficients are: $M = 0.26$; $F = 0.68$; $Z = 0.94$.
12. — The stock of *P. laevicauda* is caught at a yearly rate of 44 per cent.
13. — Since 1974, the lobster fishing area has expanded westwards until 47°W, with a fishing effort increase of 16.5 per cent in 1979.
14. — Estimates of maximum sustainable yield (MSY), optimum fishing effort ($f_{opt.}$) and maximum sustainable CPUE are — Ceará State: $MSY = 774,623$ kg (tail weight) $f_{opt.} = 14,571,957$ traps-day and $CPUE_{ms} = 0.053$ kg/trap-day; northern part of northeastern region: $MSY = 815,521$ (tail weight), $f_{opt.} = 15,926,750$ traps-day and $CPUE_{ms} = 0.051$ kg/trap-day.
15. — Production and fishing effort showed similar growth tendencies in the period 1965/79: CPUE dropped from 0.136 to 0.029 kg/trap-day, but is has levelled off about 0.035 kg/trap-day (tail weight).
16. — The regulatory measures taken since 1976 have, apparently, played an important part in reducing the numbers of juvenile and spawning lobsters in the catch and increasing the mean weight, total production and catch per unit effort.
17. — The equilibrium state of *P. laevicauda* population is based on the following features: natural protection to females during the spawning season, high absolute fecundity, recruitment level control by mortality, low vulnerability to fishing gear and relation between spawning stock and recruitment.

BIBLIOGRAFIA

Bauchau, A. — 1966 — *La vie des crabes*. Éditions P. Lechevalier, 138 pp., 114 figs., Paris.

- Bertalanffy, L. v. — 1938 — A quantitative theory of organic growth (Inquiries on growth laws. II). *Hum. Biol.*, Baltimore, 10 (2): 181-213, 5 figs.
- Beverton, R. J. H. & S. J. Holt — 1957 — On the dynamics of exploited fish populations. *Fish. Invest. ser. 2*, London, 19: 1-533, 155 figs.
- Beverton, R. J. H. & S. J. Holt — 1959 — A review of the lifespans and mortality rates of fish in nature, and their relation to growth and other physiological characteristics, pp. 142-180. In Wolstenholme & M. O'Connor (ed.), *Ciba Foundation colloquia on ageing*, Churchill, London.
- Borges, G. A. — 1965 — Parâmetros biométricos em *Panulirus laevicauda* (Latreille). *Bol. Est. Pesca*, Recife, 5 (6): 7-16, 5 figs.
- Buesa Más, R. — 1965 — *Biología de la langosta, Panulirus argus Latreille, 1804 (Crustacea, Decapoda, Reptantia) en Cuba*. Instituto Nacional de la Pesca, 230 pp., 88 figs., Havana.
- Chace Jr., F. A. & W. H. Dumont — 1949 — Spiny lobsters — identification, world distribution and U. S. trade. *Comm. Fish. Rev.*, Washington, 11 (5): 1-12, 7 figs.
- Clark, F. N. & J. C. Marr — 1955 — Population dynamics of the Pacific sardine — Part II. *Progress Report, California Cooperative Fisheries Investigations*, La Jolla, (2): 11-48.
- Fernandes, L. M. B. — 1974 — Sobre a alimentação da lagosta *Panulirus argus* (Latr.) 1804. II — Estágios pós-juvénis e adulto. *SUDENE, Divisão de Recursos Pesqueiros, Série Estudos de Pesca*, Recife, (1): 6 pp., 2 figs.
- Fonteles-Filho, A. A. — 1972 — Importância do pargo como recurso pesqueiro do Nordeste brasileiro. *Equipisca Jornal*, Campinas, (42): 8.
- Fonteles-Filho, A. A. — 1979 — Conservação de recursos pesqueiros. *Bol. Ciên. Mar, Fortaleza*, (32): 1-8.
- Gulland, J. A. — 1955 — Estimation of growth and mortality in commercial fish populations. *Fish. Invest., ser. 2*, London, 18 (9): 1-45, 7 figs.
- Ivo, C. T. C. — 1975 — Novo estudo sobre o crescimento e idade da lagosta *Panulirus laevicauda* (Latreille), em águas costeiras do Estado do Ceará (Brasil). *Arq. Ciên. Mar, Fortaleza*, 15 (1): 29-32, 4 figs.
- Mello, J. T. C. — 1973 — Estudo populacional do camarão "rosa" *Penaeus brasiliensis* (Latreille, 1817) e *Penaeus paulensis* (Perez-Farfante, 1967). *Bol. Inst. Pesca*, São Paulo, 2 (2): 1-65, 22 figs.

- Mesquita, A. L. L. & T. C. V. Gesteira — 1975 — Época de reprodução, tamanho e idade na primeira desova da lagosta *Panulirus laevicauda* (Latreille), na costa do Estado do Ceará (Brasil). *Arq. Ciên. Mar*, Fortaleza, 15 (2): 93-96, 2 figs.
- Mota Alves, M. I. & M. P. Paiva — 1976 — Frequência de acasalamento em lagostas do gênero *Panulirus* White (Decapoda, Palinuridae). *Arq. Ciên. Mar*, Fortaleza, 16 (2): 61-63, 2 figs.
- Mota Alves, M. I. & G. S. Tomé — 1966 — Observações sobre a origem e desenvolvimento da massa espermatofórica de *Panulirus laevicauda* (Latr.). *Arq. Est. Biol. Mar. Univ. Fed. Ceará*, Fortaleza, 6 (1): 99-102, 7 figs.
- Nascimento, I. V. — 1974a — Fecundidade da lagosta *Panulirus laevicauda* (Latr.) e sua relação com a *P. argus* (Latr.). *SUDENE, Divisão de Recursos Pesqueiros, Série Estudos de Pesca*, Recife, (1): 4 pp., 2 figs.
- Nascimento, I. V. — 1974b — Sobre a reprodução da lagosta *Panulirus laevicauda* (Latr.). *SUDENE, Divisão de Recursos Pesqueiros, Série Estudos de Pesca*, Recife, (1): 4 pp., 2 figs.
- Neiva, G. S.; E. P. Santos & V. Jankauskis — 1971 — Análise preliminar da população de camarão legítimo *Penaeus schmitti* Burkenroad, 1936, na Baía de Santos-Brasil. *Bol. Inst. Pesca*, São Paulo, 1 (2): 7-14, 4 figs.
- Nikolskii, G. V. — 1969 — *Theory of fish population dynamics as the biological background for rational exploitation and management of fishery resources*. Oliver & Boyd Ltda., 1st edition, XVI + 323 pp., Edinburgh. (Traduzido do Russo por J. E. S. Bradley).
- Paiva, M. P. — 1958 — On the spiny lobster fishing in Ceará. *Bol. Antropologia*, Fortaleza, 2 (1): 63-70, 2 figs.
- Paiva, M. P. — 1967 — Algunos problemas de la industria langostera en el Brasil. *Arq. Est. Biol. Mar. Univ. Fed. Ceará*, Fortaleza, 7 (2): 105-112.
- Paiva, M. P. — 1974 — Distribuição do esforço e variação da abundância na pesca de lagostas no Estado do Ceará. *Ciência e Cultura*, São Paulo, 26 (4): 365-369, 2 figs.
- Paiva, M. P. & R. S. Costa — 1968 — Comportamento biológico da lagosta *Panulirus laevicauda* (Latreille). *Arq. Est. Biol. Mar. Univ. Fed. Ceará*, Fortaleza, 8 (1): 1-6, 5 figs.
- Ricker, W. E. — 1972 — Stock and recruitment, pp. 149-190, 34 figs. In Ford, R. F. & W. E. Hazen (ed.), *Reading in Aquatic Ecology*, W. B. Saunders, VI + 397 pp., London.
- Ricker, W. E. — 1975 — Computation and interpretation of biological statistics of fish populations. *Bull. Fish. Res. Bd. Can.*, Ottawa, 1 — XVIII, 1-382, illus.
- Santos, E. P. — 1972 — Sobre a análise da curva de maturação. *Bol. Inst. Pesca*, São Paulo, 1 (7): 55-62, 4 figs.
- Santos, E. P.; P. Alcantara-Filho & C. A. S. Rocha — 1973 — Curvas de rendimento de lagostas no Estado do Ceará (Brasil). *Arq. Ciên. Mar*, Fortaleza, 13 (1): 9-12, 2 figs.
- Santos, E. P.; G. S. Neiva & H. Valentini — 1971 — Curva de reprodução da população de camarão sete-barbas, *Xiphopeneus kroyeri* (Heller), da Baía de Santos. *Bol. Inst. Pesca*, S. Paulo, 1 (3): 15-22, 3 figs.
- Schaefer, M. B. — 1954 — Some aspects of the dynamics of populations important to the management of commercial fisheries. *Bull. Inter-Amer. Trop. Tuna Comm.*, La Jolla, 1 (2): 26-56.
- Sutcliffe Jr., W. H. — 1952 — Some observation of the breeding and migration of the Bermuda spiny lobster, *Panulirus argus*. *Proc. Gulf. Carib. Fish. Inst.*, 1951: 64-69, 3 figs.
- Xavier, A. F. S. & C. A. S. Rocha — MS — Biometria de lagostas do gênero *Panulirus* White.
- Walton Smith, F. G. — 1958 — The spiny lobster industry of Florida. *State of Florida Board of Conservation, Educational Series*, Coral Gables, (11): 1-36, 14 figs.