

SEXUAL INVERSION IN *Epinephelus marginatus* (Lowe, 1834) (PISCES: SERRANIDAE, EPINEPHELINAE)

J. P. BARREIROS

Departamento de Ciências Agrárias, Universidade dos Açores, 9702 Angra do Heroísmo Codex

ABSTRACT

In this paper we discuss the sex inversion process of a teleost fish from rocky shores, the dusky grouper *Epinephelus marginatus*, Lowe, 1834. According to the available literature, some of the most relevant aspects of *E. marginatus* reproductive ethology, such as reproductive aggregations and reproduction sites, are debated. A sample of 60 adult specimens, captured in the south coast of Terceira island (Azores), was performed to obtain data of their sexual state in order to infer the eventual sex-ratio stability of a resident population.

Key-words: Hermafroditism, Sex inversion, grouper

INVERSÃO SEXUAL EM *Epinephelus marginatus* (Lowe, 1834) (PISCES: SERRANIDAE, EPINEPHELINAE)

RESUMO

No presente trabalho, discute-se o processo de inversão sexual numa espécie de peixe teleósteo do litoral rochoso, o mero *Epinephelus marginatus*, Lowe, 1834. Em face da literatura disponível alguns aspectos mais relevantes da etologia reprodutiva de *E. marginatus*, como sejam as agregações reprodutivas e os locais de reprodução, são debatidos. Foram amostrados 60 exemplares adultos, capturados na costa sul da ilha Terceira (Açores), aos quais se procedeu à sexagem, com vista a inferir da estabilidade de uma população residente em termos de sex-ratio.

Palavras-Chave: Hermafroditismo, Inversão sexual, Serranídeos

INTRODUÇÃO

A inversão sexual (protogínica ou protândrica) constitui uma estratégia reprodutiva de grande sucesso entre os peixes. Evoluiu, independentemente, em Salmoniformes, Synbranchiformes, Scorpaeniformes e, pelo menos, em sete famílias de Perciformes (Shapiro, 1984).

De acordo com Reinboth (1988) o conceito de uma ambisexualidade comum a vários grupos de peixes teleósteos já atingiu um estatuto de alternativa ao modo usual de reprodução gonocorística típica de todos os outros vertebrados.

A maioria dos membros, senão todos, da subfamília *Epinephelinae* apresenta um

hermafroditismo protogínico (Tresher, 1984). De acordo com este mesmo autor, as gónadas hermafroditicas são pares, localizam-se ligeiramente atrás da bexiga natatória e unem-se posteriormente para formarem um oviducto comum.

O mecanismo proximal que controla a iniciação da inversão sexual está de acordo com alterações particulares do comportamento e da demografia de um sistema social. Estas alterações são responsáveis pela iniciação da inversão sexual (Shapiro, 1989).

O fenómeno da inversão sexual é mais comum nas águas marinhas subtropicais e tropicais. Algumas famílias, especialmente os bodeões (*Labridae*) e os peixes-papagaio (*Scaridae*), são sexualmente dicromáticas. As suas mudanças de cor e o seu comportamento de postura estão funcionalmente relacionadas com a constituição genética e os estados endócrinos dos indivíduos. Outras famílias (*Serranidae*, *Centropomidae*) exibem migrações e agregações reprodutivas (Reinboth, 1980).

Nas espécies protândricas, a perda de uma fêmea induz a mudança de sexo num macho. Nas espécies protogínicas, a inversão sexual também pode ser desencadeada por outros fenómenos tais como:

- i) redução gradual das interações de uma fêmea com um macho;
- ii) migração de fêmeas de um grupo bisexual e entrada num grupo formado por fêmeas jovens (Shapiro, 1989).

Em muitas espécies protogínicas e protândricas, é necessária a presença de mais de um indivíduo do sexo inicial para que a inversão seja induzida em indivíduos do segundo sexo (Shapiro, 1989).

Algumas espécies protogínicas são monândricas enquanto que outras são diândricas. Nas espécies protândricas é provável que existam espécies digínicas (Shapiro, 1989).

Segundo este autor, a maioria das análises sobre mudança de sexo em peixes abordam causas proximais para a iniciação da inversão sexual, demonstrando como as condições comportamentais e demográficas geram diferenças inter-individuais em relação à altura em que a mudança se verifica.

Por outro lado, a teoria mais desenvolvida sobre inversão sexual, conhecida por “modelo de vantagem do tamanho” (Ghiselin, 1969; Warner *et al.*, 1975; Charnov, 1986), não explica as variações intrapopulacionais que se dão aquando da mudança de sexo mas, apenas se refere à vantagem significativa do hermafroditismo sequencial em geral (Warner, 1988).

De facto, os esforços necessários para alterar este modelo de modo a que pudesse explicar as variações intrapopulacionais iriam, provavelmente, alterar o modelo que, desse modo, deixaria de se basear na “vantagem do tamanho” (Shapiro, 1988).

Segundo Shapiro (1984, 1987) existe a necessidade de se desenvolverem novos modelos susceptíveis de explicar a variação intrapopulacional, verificada em muitas espécies, aquando da altura de mudança de sexo.

Os meros da espécie *Epinephelus marginatus* (Figura 1), apresentam, de um modo

geral, um hermafroditismo protogínico (Smith, 1959, 1971; Atz, 1964; Breder e Rosen, 1966; Reinboth, 1967, 1968, 1970; Bou-Ain *et al.*, 1983 e Bruslé, 1985), em que cada indivíduo funciona como fêmea durante um certo número de anos, seguindo-se uma fase terminal e definitiva de macho após um processo de transformação total do território gonadal.

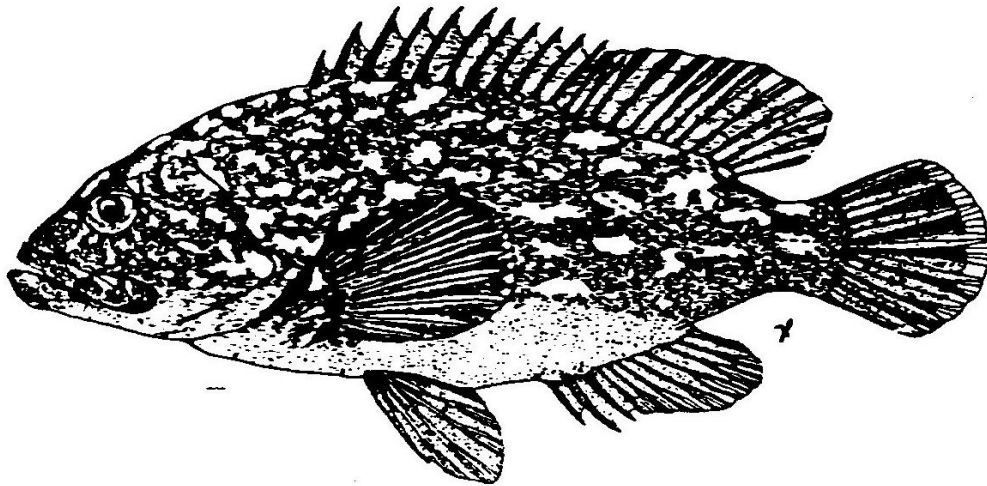


Figura 1. *Epinephelus marginatus* Lowe, 1834 (Santos e Barreiros, 1992).

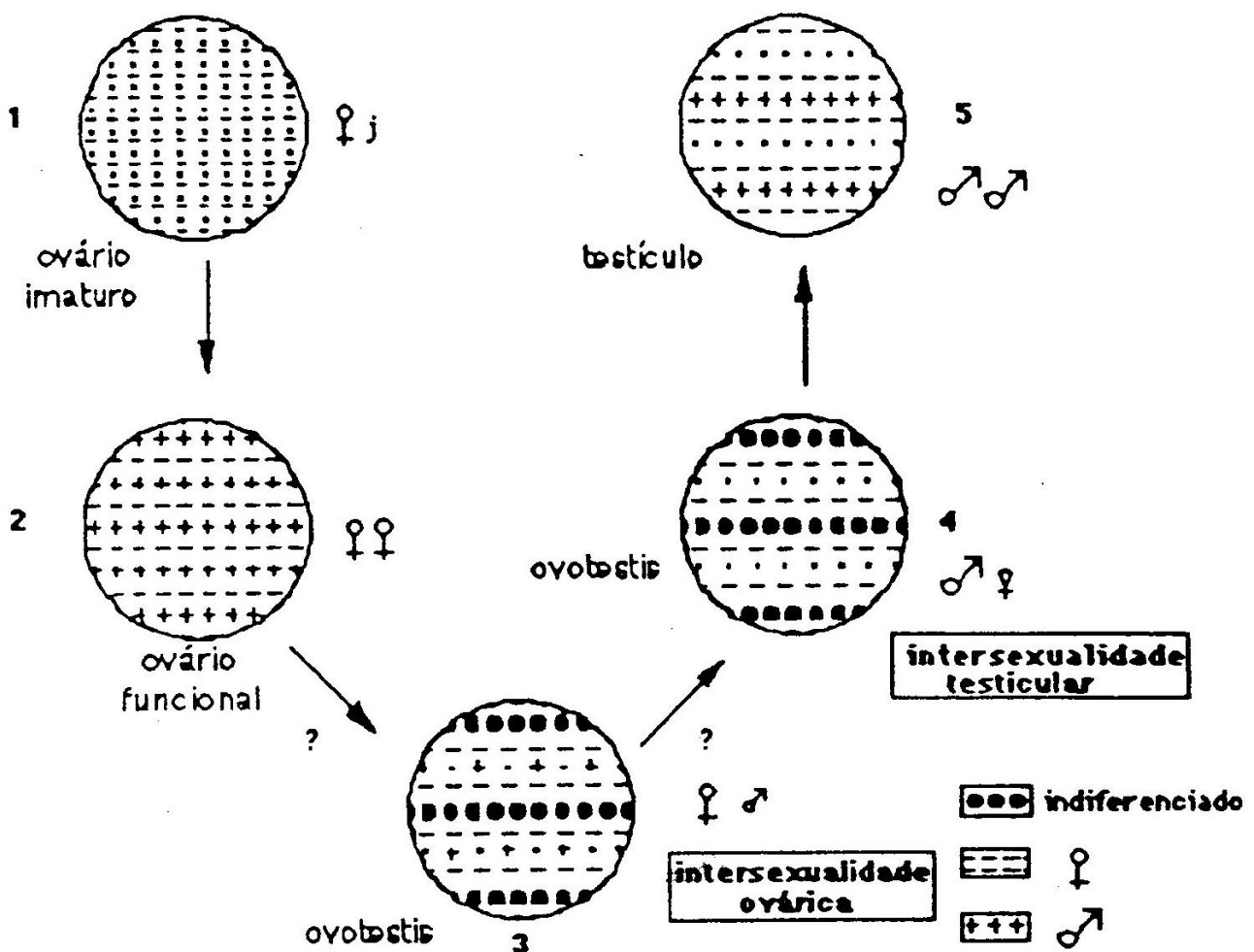


Figura 2. Esquema de evolução das gónadas em *Epinephelus* (Bruslé e Bruslé, 1975).

Segundo Chauvet (1981) os meros passam os primeiros 9 a 12 anos de vida como fêmeas.

A inversão sexual intervém entre duas estações de postura (Bruslé, 1985). Os estádios genitais de *Epinephelus aeneus* e *E. marginatus* foram estudados por El Saby (1934), Cadenat (1935) e Sparta (1935).

Estes dados sobre as espécies acima citadas, embora muito fragmentados, foram recentemente completados com trabalhos realizados nas costas da Tunísia por Bruslé e Bruslé (1975; 1976 a,b), Bruslé (1982) e Bou-Ain e Siau (1983).

As gónadas consistem em ovotestis sem localizações ováricas e testiculares distintas, estando as células sexuais misturadas (Smith, 1965).

Bruslé (1985) divide os meros em três categorias diferentes de acordo com o seu peso:

A-Exemplares com peso inferior a 3 kg - Fêmeas juvenis com ovários imaturos, sem qualquer evolução sazonal mas com fortes potencialidades ovogenéticas;

B-Exemplares de peso compreendido entre 3 e 9 kg - Fêmeas maduras, sobretudo a partir dos 5 kg de peso, sendo raros os machos precoces (18% para a espécie *E. marginatus*);

C-Exemplares de peso superior a 9 kg - O número de fêmeas maduras diminui regularmente à medida que nos aproximamos das classes de pesos superiores, enquanto que o número de machos aumenta de um modo inversamente proporcional ao número de fêmeas. Este facto testemunha, por si só, a transformação de fêmeas para machos durante a fase de inversão sexual. Esta, situa-se entre os dois períodos de reprodução e é traduzida por estádios consecutivos de intersexualidade ovárica e de intersexualidade testicular (Bruslé e Bruslé, 1975) constituindo as etapas entre a diferenciação ovárica primitiva e a diferenciação testicular definitiva.

Convém notar que a inversão sexual não afecta a totalidade da população estudada por Bruslé (1985), uma vez que se encontraram fêmeas com pesos superiores a 15 kg. Uma tal "anormalidade" no período de inversão sexual, extremamente precoce nos exemplares com pesos situados entre os 3 e os 5 kg e, muitas vezes, tardia (ou nula) nos animais com mais de 20 kg (Bruslé e Bruslé, 1976b) parece ser um fenómeno frequente entre os meros (Van Oordt, 1933; Smith, 1959 e Moe, 1966).

Bou-Ain *et al.* (1983) referem que a inversão sexual, à escala de uma dada população, não se dá a uma idade determinada mas, estabelece-se progressivamente. De acordo com Chauvet (1981), a inversão sexual aparece a partir dos 16 anos de idade para um comprimento de 83 cm e um peso (não eviscerado) de cerca de 10 kg.

O estudo histocitológico dos meros foi realizado por Bruslé (1982).

A proporção dos sexos está relacionada com o hermafroditismo protogínico e com o carácter mais ou menos tardio da inversão sexual, o que resulta num nítido domínio das fêmeas, que constituem, na Tunísia, 66% da população (Bruslé e Bruslé, 1976b).

As fêmeas atingem a maturidade sexual quando alcançam um peso próximo dos 5

kg, nas ilhas de Malta, para a espécie *E. marginatus* (Neill, 1967) e na Tunísia para as espécies *E. aeneus* e *E. marginatus* (Bruslé e Bruslé, 1976b).

Chauvet (1981) refere que as fêmeas de *E. marginatus* da costa da Tunísia, atingem a maturidade sexual aos 4 anos, altura em que têm cerca de 40 cm de comprimento e 1 kg de peso. No entanto, verifica-se uma certa "anormalidade", que se traduz pela existência de casos de actividade ovárica funcional mais precoce: Sparta (1935) assinala, para a espécie *E. marginatus*, uma fêmea madura com 2 kg de peso capturada nas costas de Itália, enquanto Bruslé e Bruslé (1976b) encontraram duas fêmeas sub-maturas de 3 kg de peso da mesma espécie.

A maturidade testicular, após a inversão sexual, é atingida, a partir dos 9 kg de peso na Tunísia (Bruslé e Bruslé, 1976b), embora tenham sido ocasionalmente encontrados machos precoces com pesos oscilando entre os 3 e os 5 kg (Bruslé, 1985).

A duração da actividade ovárica foi estimada por Chauvet (1981) em 9 a 12 anos, para meros da espécie *E. marginatus* provenientes da Tunísia.

Tresher (1984) refere que a cópula e postura características da subfamília *Epinephelinae* ocorrem em locais de reprodução próprios para onde os peixes migram formando breves agregações.

O comportamento dos meros durante este período foi muito pouco observado, sendo os dados da literatura muito fragmentados (Bruslé, 1985). Existem algumas descrições feitas por Neill (1967) sobre *Epinephelus marginatus* e *E. costae* em Malta, por Manday e Fernandez (1966) sobre *E. striatus* em Cuba e por Ukawa *et al.* (1966) sobre *E. akaara* no Japão.

Segundo Bou-Ain *et al.* (1983), os meros da espécie *E. marginatus* lançam os seus produtos genitais em vagas sucessivas, mais ou menos espaçadas no tempo aquando, das reuniões de reprodução.

MATERIAL E MÉTODOS

Realizou-se uma amostragem de animais adultos da espécie *E. marginatus*, durante os meses de Julho e Agosto de 1994, com vista à sua sexagem em função da razão Comprimento Total (CT)/ Peso (P).

As medições foram realizadas ao milímetro e as pesagens ao grama.

A determinação do estágio sexual foi feita por observação macroscópica do material gonadal.

Dos 60 exemplares amostrados destinados à obtenção de dados biométricos e sexagem, 21 foram recolhidos em apneia com uma arma de elásticos própria para caça submarina e os restantes 49 foram analisados nas lotas de S. Mateus e Praia da Vitória, Ilha Terceira, Açores.

Todos os animais foram recolhidos na costa sul da Ilha Terceira, Açores.

RESULTADOS

Nos animais amostrados, verificámos uma diferenciação nítida entre os pesos e comprimentos observados nos dois sexos. Assim, apenas uma fêmea ultrapassou os 9 kg de peso e nenhum dos machos apresentou um peso inferior a 10 kg, enquanto que, por outro lado, apenas cinco machos possuíam um CT inferior a 90 cm. Esta observação está de acordo com a divisão em classes de peso referida por Bruslé (1985).

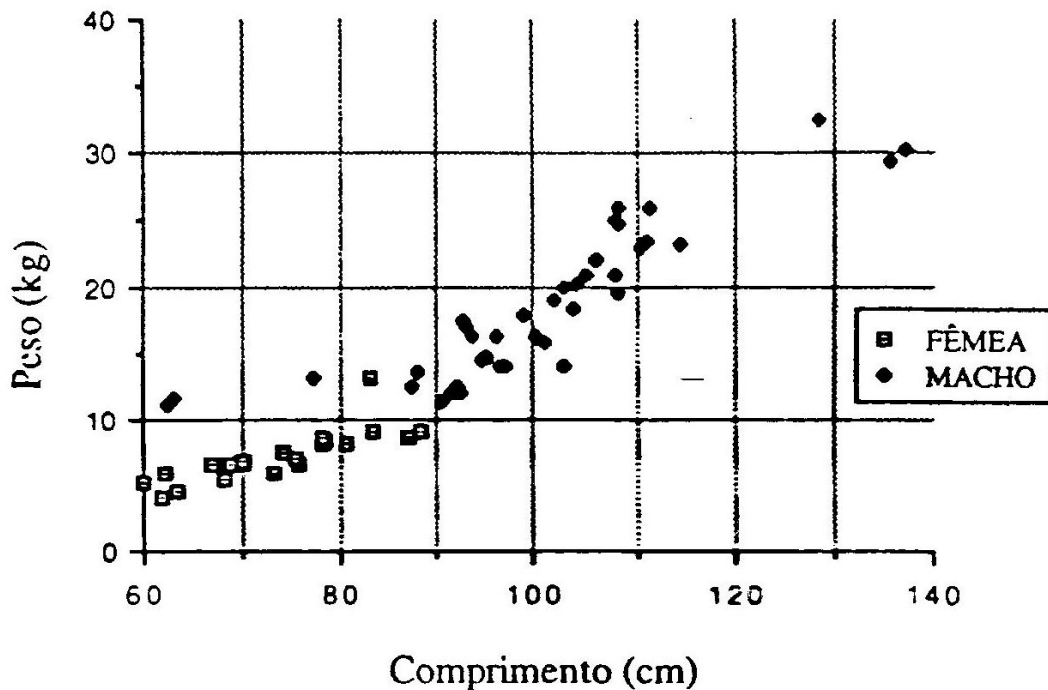


Figura 3. Relação entre o comprimento total e o peso não eviscerado dos exemplares amostrados, tendo em conta o sexo.

DISCUSSÃO

No que respeita à estrutura da população na Ilha Terceira, e tendo em linha de conta os exemplares amostrados, podemos suspeitar de uma situação de equilíbrio em termos de sex-ratio. Esta condição é indispensável para que não seja posta em causa a reprodução da espécie, uma vez que parece existir um estímulo populacional suficiente para induzir a inversão sexual na altura tida como normal, de acordo com a bibliografia consultada.

Pereira e Silva [comunicação pessoal, 1992], observou um grande ajuntamento de meros da espécie *Epinephelus marginatus*, a cerca de 30 m de profundidade, a sul do Ilhéu do Topo, no extremo leste da Ilha de S. Jorge, Açores. Referiu peixes de vários tamanhos, salientando mais do que dois grandes exemplares (presumivelmente machos) envolverem animais de muito menor porte (presumivelmente fêmeas) tendo lançado na água o que lhe pareceu ser uma “nuvem de sémen”.

Mauriès (1989) refere um ajuntamento de muitas dezenas de meros num local da costa de Almería, Espanha, que visita, regularmente, desde 1979. Esses ajuntamentos, verificados durante o mês de Julho, reúnem meros de vários tamanhos num substrato rochoso situado a cerca de 30 m de profundidade.

Nunca tivemos a oportunidade de observar uma situação minimamente semelhante. No entanto, é conhecido e documentado por investigadores do Departamento de Oceanografia e Pescas da Universidade dos Açores, um ajuntamento aparentemente anual e sazonal (Julho) de badejos-das-ilhas da espécie *Mycteroperca* fusca em fase terminal de maturação na "baixa" de Castelo Branco, situada a algumas dezenas de metros do Morro com o mesmo nome, na costa sul da Ilha do Faial, Açores (observações pessoais). Este ajuntamento é formado principalmente por animais adultos machos e fêmeas que se agrupam na base da referida "baixa", muito perto da cota dos 40 m de profundidade. O comportamento destes animais nos outros meses do ano é desconhecido.

Chauvet (1987) refere um local de cópula, com uma área aproximada de 6 a 8 hectares, em que os meros se concentram às dezenas, provavelmente mais de um cento, durante o mês de Julho. Neste local, Chauvet (1987) indica a presença de uma quinzena de exemplares, todos com um peso próximo dos 15 kg, empenhados numa actividade febril de natação constante em volta de vários buracos de onde assomam vários indivíduos de menor tamanho (presumivelmente fêmeas), que este autor interpretou como uma autêntica parada nupcial destinada a provocar excitação nos peixes.

Ainda segundo Chauvet (1988), os peixes hermafroditas apresentam taxas e idades de inversão sexual características de uma determinada região geográfica, pelo que este autor aponta para a necessidade de se levarem a cabo estudos demográficos quantitativos e qualitativos conjuntamente em stocks de meros de diferentes origens geográficas.

Deste modo, o facto de ainda não termos observado agregações reprodutivas desta espécie nos Açores deve-se apenas ao facto de estas não terem sido detectadas, uma vez que os animais maturos são frequentes, bem como a ocorrência documentada de post-larvas e de juvenis.

De qualquer modo, a melhor maneira de se estudarem as estruturas populacionais passaria pela determinação de uma curva de crescimento para as várias populações do Arquipélago, à semelhança dos trabalhos de Chauvet (1988). Uma vez que as equações obtidas por este autor se referem a populações do litoral Tunisino, entendemos não as aplicar directamente ao nosso caso, uma vez que correríamos o risco de introduzir erros não quantificáveis, numa eventual interpretação dos dados então obtidos.

CONCLUSÕES

Os animais amostrados apresentaram-se dentro de diversas fases de crescimento

pelo que a existência de populações viáveis não deve ser posta em causa. É conhecida a ocorrência de post-larvas e de juvenis (Azevedo, 1992; Patzner *et al.*, 1992; Santos, 1992; Gonçalves *et al.*, 1995 e Porteiro *et al.*, em preparação), que comprova a espontaneidade reprodutiva da espécie nos Açores, embora não se tenham ainda reconhecido locais de agregação dos indivíduos durante a época de postura. Igualmente se encontra por determinar, com exactidão, a época de reprodução nas águas do Arquipélago.

AGRADECIMENTOS

Gostariamos de expressar os nossos agradecimentos ao Dr. Ricardo Serrão Santos, pelos ensinamentos e críticas, ao Dr. Alfredo Borba e ao colega Carlos Vouzela pela leitura crítica do manuscrito e aos mergulhadores António Moutinho e Fernando Cardoso pelo apoio técnico prestado durante os trabalhos de campo. Uma palavra de reconhecimento aos pescadores e pessoal das lotas de S. Mateus e Praia da Vitória, ilha Terceira, Açores, pela generosa colaboração sempre prestada.

REFERÊNCIAS

- ATZ, J. W., 1964. Intersexuality in fishes. In: C. N. Armstrong e A. J. Marshall (Eds). Intersexuality in vertebrates including man. Academic Press, N. Y.
- AZEVEDO, J. M. N., 1992. Nota sobre os meros, *Epinephelus marginatus* (LOWE, 1834) (PISCES: SERRANIDAE), nas Lajes do Pico. Expedição "Pico 97". Relatórios e Comunicações do Departamento de Biologia, Nº 35-37.
- BOU-AIN, A. e SIAU, Y., 1983. Observations on the female reproduction cycle and fecundity of the species of groupers (*Epinephelus*) from the southeast Tunisian seashores. *Mar. Biol.*, 73: 211-230.
- BOU-AIN, A., SIAU, Y. e QUIGNARD, J.P., 1983. Les Mérous des côtes sud-est de la Tunisie. Première partie: Systématique et écobiologie. *La Pêche Maritime*, 62 (1262): 276-280.
- BREder Jr., C. M. e ROSEN, D. E., 1966. Modes of reproduction in fishes. *Natural History Press*, N. Y.
- BRUSLÉ, J., 1985. Exposé Synoptique des Données Biologiques sur les Mérous *Epinephelus aeneus* (Geoffroy Saint Hilaire, 1809) et *Epinephelus guaza* (Linnaeus, 1758) de l'Océan Atlantique et de la Méditerranée. Organisation des Nations Unies pour l'Alimentation et l'Agriculture, Rome.
- BRUSLÉ, J. e BRUSLÉ, S., 1975. Ovarian and testicular intersexuality in two protogynous mediterranean groupers, *Epinephelus aeneus* and *Epinephelus guaza*. In: R. Reinboth (ed.), *Intersexuality in the animal kingdom*. Springer Verlag, N. Y.
- BRUSLÉ, J. e BRUSLÉ, S., 1976a. Contribution à l'étude de la reproduction de deux espèces de Mérous (*Epinephelus aeneus* and *E. guaza*) des côtes de Tunisie. *Rapp. P.-V. Réun. CIESM*, 23 (8): 49-50.
- BRUSLÉ, J. e BRUSLÉ, S., 1976b. Contribution à l'étude de la reproduction de deux espèces de Mérous *Epinephelus aeneus* (G. Saint-Hilaire, 1809) et *E. guaza* (Linnaeus, 1758) des côtes de Tunisie. *Rev. Trav. Inst. Pêches Marit.*, Nantes, 39 (3): 313-320.
- BRUSLÉ, S., 1982. Contribution à la connaissance de la sexualité de poissons Téléostéens marins gonochroniques (Mugilidés) et hermafrodites (Serranidés). Thèse Doctorat d'Etat Sciences naturelles: Université de Perpignan.
- CADENAT, J., 1935. Les Serranidés de la côte W Afrique (du Cap Spartel au Cap Vert). *Rev. Trav. Off. Sci. Tech. Pêche Marit.*, Nantes, 9 (3): 293-323.
- CHARNOV, E. L., 1986. Size advantage may not always favor sex change. *J. Theor. Biol.*, 119: 283-285.
- CHAUVET, C., 1981. Calcul par Otolimétrie de la relation Long. T - Age d'*Epinephelus guaza* (L. 1758) de la Côte Nord de la Tunisie. *Rapp. Comm. int. Mer Médit.*, 27: 103-106.

- CHAUVET, C., 1987. Croissance et sexualité du mérour: l'avis d'un scientifique. *Apnéa - Magazine Plongée et Chasse Sous-Marine*, 10: 8-11.
- CHAUVET, C., 1988. Étude de la croissance du mérour *Epinephelus guaza* (Linné, 1758) des côtes tunisiennes. *Aquat. Living Resour.*, 1: 277-288.
- EL SABY, M. K., 1934. Dietetic value of certain egyptian food fishes. *Rapp. P.-V. Réun. CIESM*, 8: 127-143.
- GHISELIN, M. T., 1969. The evolution of hermaphroditism among animals. *Quart. Rev. Biol.*, 44: 189-208.
- GONÇALVES, J. M., SANTOS, R. S., BARREIROS, J. P., e SERPA, N., 1995. Caracterização da situação de referência das comunidades marinhas na zona de implantação do futuro porto de recreio de Angra do Heroísmo. *Actas do DOP, Série Estudos*, nº 5/95.
- MANDAY, D. G. e FERNANDEZ, M. J., 1966. Desarrollo embrionario y primeros estadios larvales de la chernia crinella *Epinephelus crinatus* Bloch (Perciforms, Serranidés). *Publ. Estac. Inst. Oceanol. Cuba*, 1 (1): 35-45.
- MAURIÈS, R., 1989. *Las peñas de los meros*. In: *Chasse Sous-Marine*. EDITER Ed., Vol. 1.
- MOE, M. A., 1966. Tagging fishes in Florida offshore waters. *Tech. Ser. Fla. State Board Conserv. Mar. Lab.*, (49): 1-40.
- NEILL, J. R., 1967. Observations on the behaviour of the grouper species *Epinephelus guaza* and *E. alexandrinus* (Serranidae). *Underwat. Assoc. Rep.*, 1966-67: 101-106.
- PATZNER, R. A., SANTOS, R. S., RÉ, P. e NASH, R. M., 1992. Littoral Fishes of the Azores: An annotated check-list of fishes observed during the "Expedition Azores 1989". *Arquipélago - Life and Earth Sciences*, 10: 105-108.
- PORTEIRO, F. M., SANTOS, R. S., GONÇALVES, J. M. e MENEZES, G. M. Ichthyofauna of Lagoa de Sto Cristo - S. Jorge Island, Azores (in press).
- REINBOTH, R., 1967. Protogynie bei *Chelidoperca hirundinacea* C. V. (Serranidae). Ein Diskussionsbeitrag zur Stammesgeschichte amphisexueller Fische. *Annot. Zool. Jap.*, 40: 181-186.
- REINBOTH, R., 1968. Zum problem der amphisexuellen Fische. *Zool. Anz.*, (Suppl.) 31: 316-325.
- REINBOTH, R., 1970. Intersexuality in Fishes. *Mem. Soc. Endocrinol. G. B.*, 18: 515-543.
- REINBOTH, R., 1980. Behavioral Aspects of Sex Inversion in Certain Fishes. In: J. E. Bardach, J. J. Magnuso, R. C. May e J. M. Reinart (eds.), *Fish behavior and its use in the capture and culture of fishes*. ICLARM Conference Proc. Int Cent. Liv. Aquat. Res. Manag., Manila, Philippines.
- REINBOTH, R., 1988. Physiological problems of teleost ambisexuality. *Environ. Biol. Fish.*, 22 (4): 249-259.
- SANTOS, R. S., 1992. Behavioural ecology, phenology and ethology of an intertidal blenny, *Parablennius sanguinolentus parabolensis* (Valenciennes in Cuvier & Valenciennes, 1836) (Pisces: *Blennidae*), from the Azores. PhD Thesis. DEEB: University of Liverpool.
- SANTOS, R. S. e BARREIROS, J. P., 1992. Peixes marinhos dos Açores - Uma colecção de ilustrações (Marine Fishes of the Azores - A Collection of Illustrations). Departamento de Oceanografia e Pescas da Universidade dos Açores Ed., Nova Gráfica, Ponta Delgada, Açores.
- SHAPIRO, D., 1984. Sex Reversal and Sociodemographic Processes in Coral Reef Fishes. In: G. W. Potts e R. J. Wootton (eds.), *Fish Reproduction: Strategies and Tactics*. Academic Press, London.
- SHAPIRO, D., 1987. Differentiation and evolution of sex change in fishes. *BioSci.*, 37: 490-497.
- SHAPIRO, D., 1988. Behavioral influences on gene structure and other new ideas concerning sex change in fishes. *Env. Biol. Fish.*, 23: 283-297.
- SHAPIRO, D., 1989. Sex change as an alternative life-history style. In: M. N. Burton (ed.), *Alternative Life-History Styles of Animals*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
- SMITH, C. L., 1959. Hermaphroditism in some Serranid fishes from Bermuda. *Pap. Mich. Acad. Sci. Arts Lett.*, 44: 111-119.
- SMITH, C. L., 1965. The pattern of sexuality and the classification of Serranid fishes. *Am. Mus. Novit.*, 2207: 1-20.

- SMITH, C. L., 1971. A revision of the american groupers: *Epinephelus* and allied genera. Bull. Am. Mus. Nat. Hist. (146): 67-242.
- SPARTA, A., 1935. Contributo alla conoscenza dello sviluppo nei Percidi. Uova ovariche mature di *Epinephelus guaza* L. et stadi postembrionali e larve di *Epinephelus alexandrinus*. Mem. R. Talassogr. Ital. Ven., (224): 1-13.
- TRESHER, R. E., 1984. Reproduction in Reef Fishes. T. F. H. Publications, Neptune City, USA.
- UKAWA, M., HIGUCHI, M. e MITO, S., 1966. Spawning habits and early life history of a serranid fish, *Epinephelus akaara* (T. and S.). Jap. J. Ichthyol. 13: 156-161.
- VAN OORDT, G.J., 1933. Zur Sexualität der Gattung *Epinephelus* (Serranidae, Teleostei). Z. Mikrosk. Anat. Fosch., 33: 525-533.
- WARNER, R.R., 1988. Sex change in fishes: ~~hypotheses~~ evidence and objections. Env. Biol. Fish., 22: 81-90.
- WARNER, R.R., ROBERTSON, D.R. e LEIGH, E. G., 1975. Sex change and sexual selection. Science, 190: 633-638.