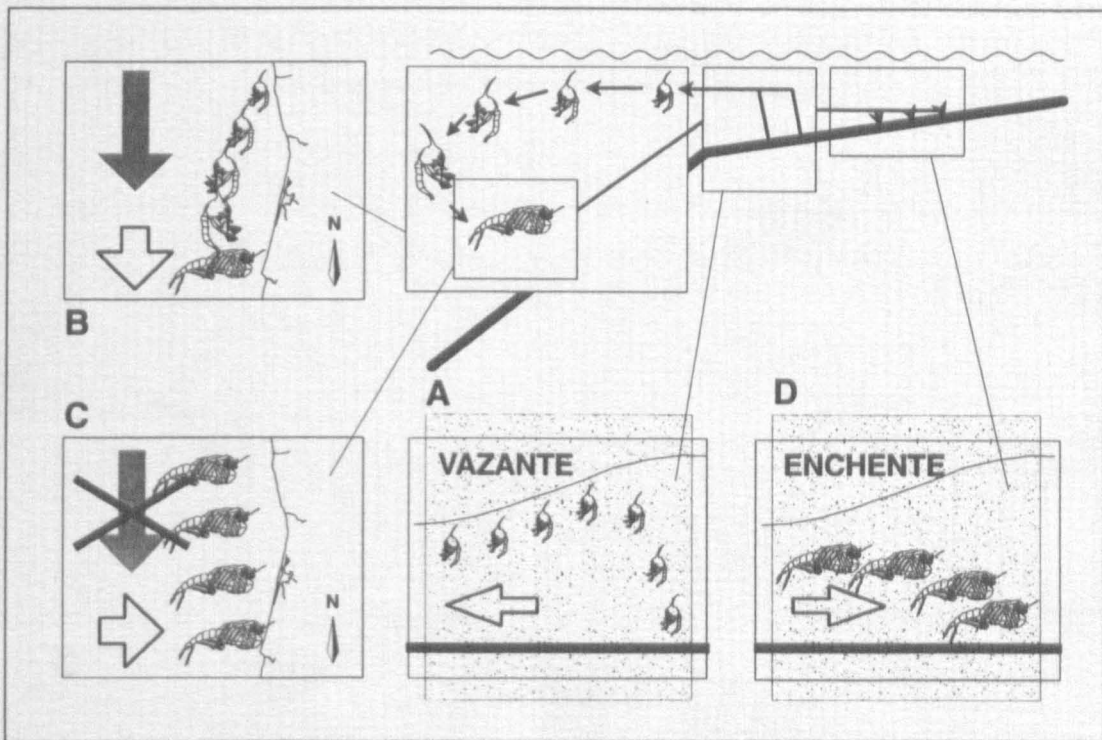


Processos de dispersão e recrutamento das larvas do caranguejo *Carcinus maenas* (L.) na Ria de Aveiro

Henrique José de Barros Brito Queiroga

Assistente do Departamento de Biologia da Universidade de Aveiro



RAC
78392 ✓

PROCESSOS DE DISPERSÃO E RECRUTAMENTO DAS LARVAS DO
CARANGUEJO *CARCINUS MAENAS* (L.) NA RIA DE AVEIRO

HENRIQUE JOSÉ DE BARROS BRITO QUEIROGA

Assistente do Departamento de Biologia da Universidade de Aveiro



UNIVERSIDADE DE AVEIRO
SERVIÇO DE DOCUMENTAÇÃO

Aveiro 1995



89751

PROCESSOS DE DISPERSÃO E RECRUTAMENTO DAS LARVAS DO
CARANGUEJO *CARCINUS MAENAS* (L.) NA RIA DE AVEIRO

Dissertação apresentada à Universidade de Aveiro
para obtenção do grau de Doutor em Biologia

À João e à Rita

Sampling simply at surface and bottom and only on a few occasions for a small number of tidal cycles provides insufficient data for a useful analysis. The converse implies heroic sampling efforts, of course, as well as providing intimidating quantities of samples for counting, but if the sampling program is designed to answer a few specific questions and to test multiple hypothesis, the information that will be gained will be far more valuable than the more diffuse results of traditional sampling sequences.

Cronin e Forward (1982)

Índice

| | |
|--|-----------|
| Agradecimentos | xiii |
| Resumo | xvii |
| Abstract | xxiii |
| | |
| 1. Introdução e objectivos | 1 |
| | |
| 2. Ecologia da fase larvar de crustáceos decápodes estuarinos e costeiros | 7 |
| 2.1. Ritmos de emissão larvar | 9 |
| 2.1.1. Ciclos ambientais no meio estuarino e costeiro e ritmos biológicos | 9 |
| 2.1.2. Ciclos de emissão com periodicidade de maré, diária, semi-lunar e lunar | 11 |
| 2.1.3. Relação dos ciclos de emissão com os ciclos de acasalamento e de oviposição | 18 |
| 2.2. A regulação da profundidade nas larvas de decápodes: cineses, taxias e ritmos de actividade | 20 |
| 2.2.1. Factores tácticos e cinéticos nos meios estuarino e costeiro | 20 |
| 2.2.2. Modelo de retroacção negativa para a regulação da profundidade | 23 |
| 2.2.3. Modelo de retroacção negativa dependente da luz para a regulação da profundidade | 26 |
| 2.2.4. Ritmos de actividade | 27 |
| 2.3. Dispersão e recolonização do habitat parental | 30 |
| 2.3.1. Generalidades e definições | 30 |
| 2.3.2. Mecanismos de dispersão e recolonização nos estuários | 32 |
| 2.3.3. Mecanismos de dispersão e recolonização nas zonas costeiras | 38 |
| | |
| 3. Alguns aspectos do ciclo de vida de <i>Carcinus maenas</i> | 43 |
| | |
| 4. Breve descrição geomorfológica e hidrológica da Ria de Aveiro, Canal de Mira e plataforma continental da costa norte de Portugal | 49 |
| 4.1. Ria de Aveiro e Canal de Mira | 51 |

| | | |
|-----------|---|------------|
| 4.2. | Plataforma continental da costa norte de Portugal | 54 |
| 5. | Hidrologia do Canal de Mira | 57 |
| 5.1. | Introdução | 59 |
| 5.2. | Métodos | 59 |
| 5.2.1. | Estudos de ponto fixo | 59 |
| 5.2.2. | Variação longitudinal da temperatura e da salinidade | 62 |
| 5.3. | Resultados | 63 |
| 5.3.1. | Estudos de ponto fixo | 63 |
| 5.3.2. | Variação longitudinal da temperatura e da salinidade | 72 |
| 5.4. | Discussão | 75 |
| 6. | Calibração dos engenhos de amostragem de plâncton | 77 |
| 6.1. | Introdução | 79 |
| 6.2. | Métodos | 80 |
| 6.2.1. | Bomba | 80 |
| 6.2.2. | Redes de plâncton | 82 |
| 6.2.3. | Ensaio de calibração | 84 |
| 6.3. | Resultados | 85 |
| 6.4. | Discussão | 92 |
| 7. | Distribuição espacio-temporal das fêmeas ovígeras de <i>Carcinus maenas</i> no baixo Canal de Mira | 97 |
| 7.1. | Introdução | 99 |
| 7.2. | Métodos | 100 |
| 7.3. | Resultados | 101 |
| 7.4. | Discussão | 104 |
| 8. | Actividade de emissão larvar e padrões de ocorrência do primeiro zoea de <i>Carcinus maenas</i> no Canal de Mira | 107 |
| 8.1. | Ritmos de emissão larvar de período inferior ou igual ao período lunar | 111 |
| 8.1.1. | Introdução | 111 |
| 8.1.2. | Métodos | 112 |
| 8.1.3. | Resultados | 114 |

| | |
|--|------------|
| 8.1.4. Discussão | 118 |
| 8.2. Distribuição vertical do primeiro zoé: implicações para o transporte longitudinal líquido | 123 |
| 8.2.1. Introdução | 123 |
| 8.2.2. Métodos | 125 |
| 8.2.3. Resultados | 128 |
| 8.2.4. Discussão | 140 |
| 8.3. Padrões de ocorrência do primeiro zoé durante o período primaveril | 145 |
| 8.3.1. Introdução | 145 |
| 8.3.2. Métodos | 146 |
| 8.3.3. Resultados | 148 |
| 8.3.4. Discussão | 156 |
| 8.4. Distribuição espacio-temporal do primeiro zoé | 159 |
| 8.4.1. Introdução | 159 |
| 8.4.2. Métodos | 159 |
| 8.4.3. Resultados | 160 |
| 8.4.4. Discussão | 164 |
| 9. Distribuição costeira dos estágios larvares de <i>Carcinus maenas</i> | 167 |
| 9.1. Introdução | 169 |
| 9.2. Métodos | 171 |
| 9.3. Resultados | 173 |
| 9.3.1. Situação hidrológica | 173 |
| 9.3.2. Abundância global e distribuição vertical | 175 |
| 9.3.3. Zonação horizontal e transporte | 181 |
| 9.4. Discussão | 187 |
| 10. A reinvasão do Canal de Mira pelo megalopa de <i>Carcinus maenas</i> | 191 |
| 10.1. Padrões de reinvasão à escala diária | 195 |
| 10.1.1. Introdução | 195 |
| 10.1.2. Métodos | 196 |
| 10.1.3. Resultados | 197 |
| 10.1.4. Discussão | 200 |

| | | |
|---------|---|------------|
| 10.2. | Distribuição vertical do megalopa: implicações para o transporte longitudinal líquido | 203 |
| 10.2.1. | Introdução | 203 |
| 10.2.2. | Métodos | 204 |
| 10.2.3. | Resultados | 204 |
| 10.2.4. | Discussão | 211 |
| 10.3. | Padrões de reinvasão durante a primavera e o início do verão | 217 |
| 10.3.1. | Introdução | 217 |
| 10.3.2. | Métodos | 219 |
| 10.3.3. | Resultados | 220 |
| 10.3.4. | Discussão | 224 |
| 10.4. | Distribuição espacio-temporal do megalopa | 229 |
| 10.4.1. | Introdução | 229 |
| 10.4.2. | Métodos | 229 |
| 10.4.3. | Resultados | 230 |
| 10.4.4. | Discussão | 233 |
| 11. | Síntese final: um modelo para a dispersão e o recrutamento das larvas de <i>Carcinus maenas</i> na Ria de Aveiro | 235 |
| 12. | Bibliografia | 243 |

Agradecimentos

Várias pessoas e entidades contribuíram para a realização desta dissertação. A participação de cada uma foi, à sua maneira, indispensável para a forma final dos resultados alcançados. Se, da lista que se segue, algum leitor se considerar omissos, isso aconteceu por desconhecimento do seu papel ou involuntário esquecimento e não significa que lhe esteja menos reconhecido.

A Prof. Doutora Maria Helena Moreira (Universidade de Aveiro) e o Prof. Doutor John D. Costlow (Duke University, EUA) aceitaram a incumbência de orientar esta tese. A sua experiência, conhecimentos, amizade e permanente disponibilidade foram decisivos para a definição e o alcançar dos objectivos propostos.

O meu colega Lic. Fernando Morgado (Universidade de Aveiro) repartiu comigo muitas das centenas de horas de trabalho de campo necessárias à realização dos programas de amostragem, bem como grande parte da responsabilidade da sua orientação. As muitas noites que perdeu ao comando da "2ª equipa" foram, certamente, bem empregues.

O Prof. Doutor Pedro Ré (Universidade de Lisboa) deu-me conhecimento da existência das amostras de plâncton colhidas ao largo da Ria de Aveiro, por investigadores do Biologisches Anstalt Helgoland e da Universidade de Lisboa. O Dr. Hans-Christian John (Biologisches Anstalt Helgoland) e o Prof. Pedro Ré concederam-me todas as facilidades de acesso a essas amostras. As discussões mantidas com o Dr. Hans-Christian John foram também muito úteis para a compreensão da hidrologia da costa portuguesa.

Ao Prof. Doutor José "Marisco" Paula (Universidade de Lisboa) devo o interesse pela ecologia das larvas de decápodes. Ele foi, certamente, a causa primeira desta dissertação e contribuiu também, através de inúmeras conversas, para a definição de objectivos e interpretação dos resultados.

A abordagem do tema que é objecto desta dissertação não pode ser feita sem um conhecimento elementar da hidrologia e oceanografia dos sistemas estuarinos e costeiros. O Prof. Doutor Ramiro Neves (Instituto Superior Técnico) e o Dr. António Jorge da Silva

Resumo

O objectivo desta dissertação é a descrição dos processos de dispersão e recrutamento das larvas do caranguejo *Carcinus maenas* (L.) na Ria de Aveiro, isto é, dos mecanismos físicos e comportamentais que, por um lado, determinam o destino das larvas aqui produzidas e, por outro, promovem a presença de larvas competentes neste ecossistema por forma a assegurar a persistência da população. Este objectivo foi conseguido concentrando o esforço de amostragem no Canal de Mira, o qual constitui um sub-estuário simples da Ria de Aveiro, e pela análise de uma colecção de amostras colhidas ao largo da Ria.

Faz-se uma revisão da literatura, que incidiu sobre os crustáceos decápodes estuarinos e costeiros, sobre os ritmos de eclosão das suas larvas, os mecanismos de dispersão e de reinvasão do habitat parental por parte dos estágios competentes, bem como sobre a regulação da posição vertical ao longo do desenvolvimento pelágico. Apresentam-se também breves revisões da biologia de *Carcinus maenas* e da geomorfologia e hidrologia da Ria de Aveiro e da plataforma da costa noroeste de Portugal.

A hidrologia do Canal de Mira foi estudada a partir de observações feitas durante o ano de 1990. Este canal é caracterizado por um gradiente de salinidade positivo, influenciado pelo ciclo da maré e pelo ciclo sazonal. O Canal de Mira apresenta uma circulação residual que pode ser descrita como um fluxo em duas camadas com mistura vertical, no qual uma camada funda, mais salgada, com fluxo para montante está separada, por um nível de movimento residual nulo, de uma camada superficial, formada por água de menor salinidade, com fluxo para jusante.

Apresenta-se a descrição de uma bomba e de três redes (aqui designadas por rede de neuston, rede de plâncton e trenó) utilizadas para a colheita de amostras de plâncton no Canal de Mira, bem como os resultados de um ensaio de calibração efectuado para avaliar a sua eficiência relativa em relação à captura do primeiro zoé de *Carcinus maenas*. Os dados, colhidos em 1992, mostraram diferenças consistentes entre os dois tipos de amostrador durante a enchente, mas não durante a vazante. Estas diferenças foram atribuídas a um efeito conjunto: i) das peculiaridades da circulação, durante a enchente, na área da estação de amostragem utilizada durante o ensaio de calibração (Estação 1); ii) da distribuição vertical diferencial do primeiro

zoé entre enchente e vazante (ver abaixo) e; iii) da metodologia padrão utilizada para operar a bomba e as redes na estação de amostragem. Quando se excluíram da análise os dados colhidos durante a enchente não se encontraram diferenças significativas entre os amostradores no que respeita ao tipo e à profundidade de amostragem.

A distribuição espacial e temporal das fêmeas ovígeras de *Carcinus maenas*, em dez estações localizadas na parte baixa do Canal de Mira, foi estudada com a utilização de um arrasto de vara. Os máximos de abundância foram encontrados, durante os anos de 1991 e 1992, em Janeiro e Fevereiro. Durante este período detectou-se, nos dois anos, uma clara concentração de fêmeas ovadas nas estações a jusante. Contudo, enquanto que nas estações mais próximas da barra puderam ser encontradas elevadas densidades de fêmeas portadoras de ovos até Maio de 1991, no ano seguinte a densidade nesta área começou a decrescer em Março. Este comportamento está provavelmente relacionado com a acentuada queda da salinidade que foi registada em Fevereiro e Março durante o ano de 1991, mas não em 1992.

Os padrões temporais de ocorrência do primeiro zoé e a variação da sua posição vertical foram analisados, até à escala temporal do mês lunar, numa série de amostras colhidas com a bomba durante o inverno e a primavera de 1990. Cada um dos dois períodos de amostragem foi desenhado como uma série de 15 ciclos de amostragem de 25 h em ponto fixo, espaçados de modo a cobrir um mês lunar. Em cada ciclo de 25 h as amostras foram colhidas de hora a hora, a várias profundidades; foram colhidos simultaneamente dados hidrológicos (velocidade e direcção da corrente, salinidade e temperatura). Este conjunto de dados pôs em evidência ciclos de abundância do primeiro estágio larvar de *Carcinus maenas*, com componentes de período igual às dos ciclos de maré e diário. Foi também identificada uma componente de período semilunar. Estes padrões estavam expressos como máximos de abundância durante as vazantes, com os máximos mais elevados ocorrendo durante as vazantes nocturnas de marés mortas, em torno dos quartos da lua. Uma análise de variância (ANOVA) mostrou que os efeitos principais das fases da maré e do dia sobre a abundância destas larvas eram significativos. No que respeita à sua distribuição vertical, os dados mostraram uma variação cíclica da posição média do primeiro zoé, sincronizada com o ciclo da maré, sendo a posição mais elevada atingida durante a vazante. O padrão observado, o qual resultou numa distribuição vertical média mais baixa durante a fase de enchente do que na vazante, pode ser interpretado como uma migração vertical planctónica sob controle comportamental. A natureza e extensão desta migração foram tais que as larvas eram

transportadas a uma velocidade média inferior à velocidade da corrente, integrada na vertical, durante a enchente, mas superior a esta velocidade durante a vazante. Uma ANOVA mostrou um efeito significativo da fase da maré sobre a velocidade de transporte. O efeito cumulativo do padrão de ocorrência do primeiro zoé de *C. maenas* e do seu comportamento migratório resulta num mecanismo muito eficiente de exportação destas larvas para fora da Ria de Aveiro, o que é corroborado pela virtual ausência dos zoés mais velhos da espécie dentro do Canal de Mira.

A descrição dos padrões de ocorrência do primeiro estágio larvar, durante um período mais largo de tempo, foi tentada com a utilização das redes de plâncton. Este programa consistiu na realização de uma série de ciclos de amostragem de 25 h conduzidos, a intervalos semanais, durante a primavera de 1991 na Estação 1. Em cada ciclo de 25 h as amostras foram colhidas a cada duas horas à superfície (rede de neuston), a meia-água (rede de plâncton) e acima do fundo (trenó); os dados hidrológicos usuais foram obtidos de hora a hora. Os máximos de abundância ocorreram acima do fundo na primeira amostra da enchente de algumas das enchentes. Este padrão nunca fora observado nas amostras colhidas com a bomba e foi atribuído ao efeito, acima descrito, associado à Estação 1. Outros aspectos dos dados estão de acordo com os resultados obtidos com a bomba: o primeiro zoé está distribuído mais fundo durante a enchente; quando as amostras de enchente são excluídas da análise os máximos da concentração ocorreram no período nocturno, à superfície, durante as marés mortas.

A distribuição longitudinal do primeiro zoé de *Carcinus maenas*, no Canal de Mira, foi estudada em cinco estações amostradas durante os anos de 1991 e 1992. As amostras foram colhidas a meia-água durante as vazantes nocturnas de quarto minguante e de lua nova. Foram feitas simultaneamente leituras de temperatura e de salinidade. As larvas foram colhidas quase todos os meses, embora fossem muito menos abundantes de Agosto a Dezembro, podendo mesmo estar ausentes durante este período. As larvas foram mais abundante entre Janeiro e Março. Este estágio apresentou uma distribuição mais para jusante em 1992, relacionada com o mínimo da salinidade observado neste ano, o que concorda com a distribuição das fêmeas ovadas.

A distribuição e a abundância dos estágios larvares de *Carcinus maenas*, nas águas costeiras, foram estudadas numa colecção de amostras colhidas ao largo da Ria de Aveiro em Abril de

1991. A rede de amostragem era constituída por 47 estações distribuídas por seis transectos normais à costa. Uma rede múltipla do tipo Bé, modificada, foi arrastada obliquamente a partir de uma profundidade máxima de 200 m e permitiu uma resolução vertical até ao máximo de 5 estratos padrão em cada estação de amostragem. Foram também obtidos dados de ventos e de correntes durante um período maior que o período coberto pelas colheitas. Todos os estágios larvares da espécie estavam presentes nas amostras, embora a sua distribuição estivesse confinada às estações da plataforma interior e média. Verticalmente, 88% das larvas ocorreram nos 30 m superficiais e 11% no estrato dos 30-60 m. Os estágios de zoé I e II estavam concentrados (ca. 90%) no estrato superficial mas, a partir deste, observou-se um deslocamento ao longo do desenvolvimento ontogénico para profundidades superiores, estando o megalopa igualmente distribuído entre os estratos de 0-30 m e de 30-60 m. Horizontalmente, verificou-se que o primeiro zoé estava claramente associado às entradas dos estuários, enquanto que os zoés mais velhos se encontravam progressivamente dispersos mais para o largo. Encontrou-se evidência de que o megalopa sofreu um transporte para a costa que não afectou os estágios precedentes. Este transporte é consistente com a observação de uma componente do fluxo, a 40 m de profundidade, na direcção da costa. Não foi possível, contudo, examinar a hipótese de que este fluxo encaminha o último estágio larvar para a costa, mas não os estágios anteriores. A influência da tensão do vento sobre o fluxo ao longo da costa sustenta a hipótese de que as larvas experimentam uma advecção, de norte para sul, à medida que a estação de afloramento costeiro progride.

Os padrões temporais e verticais de ocorrência do megalopa de *Carcinus maenas* no Canal de Mira, até à escala do mês lunar, foram analisados nas mesmas amostras utilizadas para o primeiro zoé. Estas amostras mostraram que o megalopa estava presente na coluna de água, sobretudo, durante as enchentes nocturnas. Uma ANOVA mostrou que os efeitos das fases da maré e do dia foram significativos. A maior parte destas larvas assentaram a montante das estações de amostragem, antes que a vazante seguinte os transportasse para trás, novamente através dos locais de amostragem. Os megalopas que permaneciam na coluna de água durante a vazante apresentavam uma distribuição mais funda do que os colhidos durante a enchente. Pôde ser demonstrado, através de ANOVAs, que a fase da maré exerceu um efeito significativo sobre a distribuição vertical deste estágio e que, portanto, estas larvas eram transportadas para montante, pela corrente de enchente, muito mais depressa do que para jusante, pela vazante. Estas observações suportam a hipótese de que o estágio competente

migra verticalmente do fundo para a coluna de água, durante a enchente. Este comportamento (a hipótese de "ping-pong") forneceria o mecanismo para a invasão do estuário.

A análise da influência, a curto prazo, da tensão do vento no transporte do megalopa para a costa foi realizada com as amostras utilizadas para descrever a ocorrência do primeiro zoé dentro do estuário, colhidas durante a primavera de 1991. Este programa de amostragem foi complementado com observações feitas em mais três datas, durante o início do verão. Estas amostras adicionais foram obtidas com a mesma metodologia, mas cobriram apenas a duração das enchentes. A concentração média dos megalopas, em ambas as enchentes cobertas por cada ciclo de amostragem de 25 h, foi utilizada como uma medida da abundância de megalopas na vizinhança da entrada da Ria de Aveiro em cada data. Estes valores, desfasados de 0 a 6 dias, foram correlacionados com a tensão do vento por meio de um coeficiente de correlação complexo. A análise mostrou que existe uma relação, no limiar da significância estatística, entre a entrada de megalopas de *Carcinus maenas* na Ria e o relaxamento dos ventos de norte, favoráveis ao afloramento, que ocorreram dois a três dias antes. Concluiu-se, com base nos desfasamentos temporais detectados e em efeitos similares descritos noutros pontos da costa oeste da Península Ibérica, que o reforçamento do vento tem um significado ecológico significativo no transporte advectivo, para a costa, do megalopa de *C. maenas*, à escala temporal coberta pelas observações.

A distribuição do megalopa de *Carcinus maenas* ao longo do Canal de Mira, durante as vazantes nocturnas, foi descrita através das mesmas amostras utilizadas para o primeiro zoé. Foram encontrados números mais elevados de megalopas a viajar para jusante nas estações intermédias, do que nas situadas mais a montante ou mais a jusante. Esta observação sugere que este estágio selecciona como zona de assentamento uma área particular do Canal de Mira, caracterizada pela existência de grandes bancos na zona entre marés, habitat no qual os caranguejos juvenis são encontrados habitualmente.

Abstract

The objective of this dissertation is to describe the dispersal and recruitment processes of *Carcinus maenas* larvae in Ria de Aveiro, *i. e.*, the physical and behavioural mechanisms that, on one hand, govern the fate of the larvae originated in this system and, on the other, promote the invasion of the Ria by competent larvae in order to replenish the population. This was accomplished by concentrating the sampling effort in Canal de Mira, a simple sub-estuary of the Ria de Aveiro, and through the analysis of a collection of plankton samples obtained off the Ria.

The literature concerning the hatching rhythms, the mechanisms of larval dispersal and of reinvasion of the parental habitat by the competent stage, as well as the regulation of the vertical position throughout the pelagic development, was reviewed. The focus was placed in the estuarine and coastal decapod crustaceans. A brief review of the biology of *Carcinus maenas* and the geomorphology and hydrology of the Ria de Aveiro and northwest Portuguese shelf is also provided.

The hydrology of Canal de Mira was analysed from observations made during the year of 1990. This channel is characterized by a positive longitudinal salinity gradient, influenced by the tide and seasonal cycles. Its residual circulation can be described as a two-layer flow with vertical mixing, in which a bottom layer with an upstream flow of saltier water is separated, by a level of no net motion, from a downstream surface layer of fresher water.

Plankton samples were collected in Canal de Mira using a pump and three plankton nets (hereafter designated by neuston, plankton and sledge nets). The pump and the nets are described as is the one attempt which was made to evaluate their relative efficiency for sampling *Carcinus maenas* first zoea. The data, collected in June of 1992, revealed consistent differences between the two types of samplers during flood, but not during ebb. These differences were attributed to a joint effect of: i) the peculiarities of the circulation, during flood, near the sampling station used during the calibration assay (Station 1); ii) the differential vertical distribution of the first zoea between ebb and flood (see below) and; iii) the standard methodology that was used to operate the pump and the nets at the sampling

station. When the data collected during flood were excluded from the analysis, no significant differences could be found between the samplers as to the type and the sampling depth.

The spatial and temporal distribution of *Carcinus maenas* ovigerous females, in ten stations located in the lower Canal de Mira, was studied using a trawl net. During the years of 1991 and 1992 the abundance maxima were found in January and February. During this period, a clear concentration of females was detected in the downstream stations in both years. However, while high densities of ovigerous females could be found in the channel's lower portions until May of 1991, in the next year the density in the area decreased during March. This behaviour is probably related to the marked drop in salinity which was recorded during the period of February to March in 1991 but not in 1992.

The temporal patterns of the first zoea occurrence and of the variation of its vertical position, up to a lunar time scale, were analysed in a series of samples collected with the pump during the winter and spring of 1990. Each of the two sampling periods was designed as a series of fifteen 25 h sampling cycles at a fixed station, spaced so that they would cover a complete lunar month. In each 25 h cycle the samples were collected every hour at several depths; concurrent hydrological data (current velocity and direction, salinity and temperature) were also obtained. This data set showed tidal and diel cycles of abundance of first stage *Carcinus maenas* larvae. A semi-lunar component was also identified. These patterns were expressed as peaks of abundance during ebb tides, with highest peaks during nocturnal neap ebb tides around the first and last quarters of the moon. An analysis of variance (ANOVA) showed that the main effects of phases of the tide and day on the abundance of this stage were significant. In what concerns its vertical distribution, the data showed a cyclic variation of the average position of the first zoea, synchronized with the tide cycle, the highest position being attained during ebb. The observed pattern, that resulted in a lower average depth distribution during the span of the flood than during the ebb, can be interpreted as a vertical planktonic migration under behavioural control. The nature and extent of the migration are such that the larvae are transported at an average speed that is lower than the vertically integrated current velocity during flood, but higher than this velocity during ebb. An ANOVA showed a significant effect of the tidal phase in the transport velocity. The cumulative effect of the occurrence pattern of *C. maenas* first zoea and of its vertical migrating behaviour results in a very efficient export mechanism from the Ria de Aveiro, which is corroborated by the virtual absence of the species older zoeae in the Canal de Mira.

The description of the occurrence patterns of the first zoea during a broader period was attempted with the use of the plankton nets. This sampling program consisted of a series of 25 h sampling cycles, conducted at weekly intervals over the spring of 1991 at Station 1. In each 25 h cycle the samples were collected every two hours at surface (neuston net), mid-water (plankton net) and over the bottom (sledge net); the usual hydrological data were obtained every hour. The abundance maxima occurred over the bottom in the first flood sample of some floods. This pattern was never observed in the pump samples and was attributed to the effect, associated with Station 1, described above. Other aspects of the data agree with the results obtained with the pump: the first zoea is distributed deeper during flood; when the flood samples are excluded from the analysis the concentration maxima occurred in the night period, at the surface, during neap tides.

The longitudinal distribution of *Carcinus maenas* first zoea, in the Canal de Mira, was studied in five stations sampled during the years of 1991 and 1992. The samples were collected at mid-water during the nocturnal ebb tides of last quarter and new moon. Salinity and temperature readings were made simultaneously. Larvae were collected almost every month, though they were far less abundant, and sometimes absent, from August to December. The larvae were more abundant from January to March. This stage exhibited a more downstream distribution in 1992, related with the salinity minimum observed this year, which agrees with the ovigerous females' distribution.

The coastal distribution and abundance of *Carcinus maenas* larval stages were studied in a collection of samples obtained off the Ria de Aveiro in April of 1991. The sampling grid was made of 47 stations allocated to six transects normal to the coast. A modified multisample Bé plankton sampler was towed from a maximum depth of 200 m, and provided a vertical resolution of up to five standard strata at each station. Current and wind data were available for a period that extended beyond the period covered by the observations. All the species larval stages were found in the samples but their distribution was confined to the inner and middle shelf stations. Vertically, 88% of the larvae occurred in the top 30 m, and another 11% in the 30-60 m stratum. The zoeal stages I and II were concentrated (*ca.* 90%) in the surface layer, but a gradual ontogenic displacement to deeper waters was observed from then on, the megalopa being equally distributed between the 0-30 m and the 30-60 m strata. Horizontally, there was a clear association of the first zoea with the estuarine inlets, while the older zoeal stages were dispersed progressively offshore. Evidence was found that the

megalopa experienced an onshore transport that did not affect the previous stages. This transport is consistent with the observation of an onshore flow component at 40 m. It was not possible, however, to examine the hypothesis that this flow conveys the last larval stage to the coast, but not the previous ones. The dependence of the along shore flow component on wind stress lends support to the hypothesis that the larvae are advected from the north as the upwelling season progresses.

The temporal and vertical patterns of occurrence of *Carcinus maenas* megalopa in the Canal de Mira, up to the lunar time scale, were analysed in the same samples used for the first zoea. These samples demonstrated that megalopae were present in the water column primarily during nocturnal flood tides. An ANOVA showed that the effects of the phases of tide and day were significant. Most of these larvae settled upstream of the sampling stations before the receding tide could carry them back again through the sampling sites. The megalopae that remained in the water during ebb had a deeper distribution than those collected in the flood period. It was demonstrated, through ANOVAs, that the phase of the tide had a significant effect on the vertical distribution of this stage and that, therefore, it was transported upstream, by the flood current, at a much faster rate than downstream, by the ebb's. These observations support the conclusion that the competent stage migrates vertically from the bottom to the water, during flood. This behaviour (the "ping-pong" hypothesis) would provide the mechanism for the invasion of the estuary.

Analysis of the short term dependence of megalopae onshore transport on wind stress was performed with the samples used to describe the occurrence of the first zoea inside the estuary, during the spring of 1991. This sampling program was complemented with observations made on three extra dates that extended into the early summer. These extra samples were obtained with the same methodology, but covered only the flood tides. The average concentration of megalopae, in both flooding tides covered by each 25 h sampling cycle, was used as a measure of the megalopae abundance close to the Ria de Aveiro's inlet on each date. These values, lagged from 0 to 6 days, were correlated with the wind stress through a complex correlation coefficient. The analysis showed a relation, in the threshold of statistical significance, between the input of *Carcinus maenas* megalopae to the Ria and the relaxation of the southwards, upwelling favorable, winds that occurred two to three days before. It was concluded, on the basis of the observed time-lags and similar effects described elsewhere in the west Iberian coast, that wind forcing has a significant ecological effect on

the shoreward advection of *C. maenas* megalopae at the time scale covered by the observations.

The distribution of *Carcinus maenas* megalopae along the Canal de Mira, during night time ebbing tides, was described with the same samples used for the first zoea. Higher number of megalopae were found travelling with the receding tide at the intermediate stations than at the more up or downstream ones. This observation suggests that this stage selects for settlement a particular area of the Canal de Mira, characterized by the existence of large intertidal mudflats, the habitat in which juvenile crabs are normally found.

1. Introdução e objectivos

Este trabalho tem como objectivo a descrição dos processos de dispersão e recrutamento das larvas do caranguejo *Carcinus maenas* (L.) na Ria de Aveiro, isto é, dos mecanismos físicos e comportamentais que, por um lado, determinam o destino das larvas aqui produzidas e, por outro, promovem a presença de larvas competentes neste ecossistema por forma a assegurar a persistência da população.

Porque motivo estudar este assunto?

Segundo Thorson (1964), os invertebrados bentónicos dos mares actuais totalizam cerca de 140.000 espécies. De entre estas, cerca de 110.000 habitam as zonas temperadas e tropicais, em profundidades inferiores a 200 m. A grande maioria destas últimas, aproximadamente 80%, apresenta uma fase de vida pelágica. Em todos os casos estudados a fase larvar destes invertebrados está sujeita a elevadas taxas de mortalidade, da ordem dos 95 a 99% e, em alguns casos, maiores que 99,99%. Estas taxas são, tipicamente, superiores às que atingem as formas juvenis e adultas. Por este motivo, pequenas flutuações nos factores de mortalidade larvar reflectem-se em grandes variações do número absoluto de recrutas pós-metamórficos. O estudo da relação entre o recrutamento larvar e o tamanho da população adulta é um assunto do maior interesse na biologia das pescas dos crustáceos decápodes (Cobb e Wang 1985). Com efeito, tem sido demonstrado, neste grupo, que a intensidade do recrutamento depende dos factores de mortalidade que afectam os estágios larvares mais jovens (Serfling

e Ford 1975, McKelvey *et al.* 1980) e que o tamanho populacional depende do número de recrutas (Fogarty e Idoine 1986, Johnson e Hester 1989).

Carcinus maenas forma uma população de grande dimensão na Ria de Aveiro, sendo provavelmente, de entre as espécies de crustáceos bentónicos, a que apresenta maior biomassa. Esta população sustenta uma actividade de pesca regular que, embora não seja relevante no contexto nacional, apresenta apreciável importância económica a nível local. Entre 1980 e 1988, anos para os quais existem dados publicados, a produção total situou-se entre as 300 e as 1200 toneladas anuais, dela dependendo directamente algumas dezenas de famílias (Sobral 1985, Gomes 1991).

O objecto desta tese tem, assim, relevância dos pontos de vista científico e económico, pois um conhecimento adequado da biologia da espécie é indispensável para a gestão de qualquer recurso haliêutico. Um aspecto de relevo desta gestão, para além da necessidade de assegurar uma exploração sustentada do recurso, é a capacidade de prever o tamanho futuro da população, de modo a que se possam preparar, com antecedência, as medidas de gestão a tomar. O conhecimento dos mecanismos que regulam o fornecimento de larvas competentes na Ria de Aveiro pode contribuir para esta finalidade.

Os fenómenos associados à dispersão e ao recrutamento larvar nos meios estuarino e marinho são fenómenos dinâmicos, apresentando componentes temporais intimamente relacionadas com os ciclos e os agentes forçadores ambientais prevaletentes. Por este motivo, tomou-se a opção de privilegiar uma amostragem dos estágios larvares de *Carcinus maenas* intensiva no tempo, em lugar de intensiva no plano horizontal espacial, através da realização de experiências de amostragem em ponto fixo abrangendo diversas escalas temporais. Para minimizar os efeitos

da variação horizontal da distribuição das larvas de *Carcinus maenas*, associadas a campos complexos de salinidade e de corrente, que pudessem dificultar a interpretação dos padrões temporais, tornou-se conveniente conduzir as observações em situações simples do ponto de vista hidrodinâmico. Assim, a opção inicial por uma amostragem que desse maior relevância às variações temporais dos fenómenos em estudo levou à decisão de concentrar, no Canal de Mira, os programas de amostragem conduzidos dentro da Ria de Aveiro. Com efeito, este canal constitui um subestuário que, em virtude das suas características geomorfológicas, apresenta uma circulação hidrológica relativamente simples.

As opções acima enunciadas não permitem resolver os detalhes espaciais dos processos em análise no ecossistema específico da Ria de Aveiro. No entanto, a concentração de grande parte das observações ao longo de dimensões temporais correspondentes aos ciclos ambientais dominantes, comuns à generalidade dos sistemas estuarinos e costeiros, permite, espera-se, identificar as adaptações que evoluíram em *Carcinus maenas* em resposta a pressões evolutivas universais.

No entanto foram também abordados alguns aspectos espaciais durante o presente trabalho. Estes referem-se à distribuição longitudinal das fêmeas ovígeras e dos estágios larvares da espécie dentro do Canal de Mira, bem como, uma vez demonstrado que o primeiro estágio larvar é exportado para fora do estuário, à distribuição tridimensional das larvas ao largo da Ria de Aveiro.

Nos dois capítulos que se seguem faz-se uma revisão bibliográfica de aspectos da ecologia da fase larvar de crustáceos decápodes, estuarinos e costeiros, e da biologia de *Carcinus*

maenas, relevantes para a compreensão dos processos de dispersão, transporte e recrutamento neste grupo de invertebrados. No capítulo 4 descreve-se, em termos gerais, a geomorfologia e a hidrologia da Ria de Aveiro, do Canal de Mira e da plataforma continental da costa norte de Portugal. Nos capítulos 5 a 10 apresentam-se os resultados obtidos durante o programa de investigação. O primeiro destes capítulos (capítulo 5) aborda aspectos da hidrologia do Canal de Mira e o capítulo seguinte (capítulo 6) descreve um ensaio de calibração dos engenhos de amostragem de plâncton que foram utilizados. Apresentam-se então, nos capítulos 7 a 10, os resultados obtidos sobre os fenómenos em estudo. Para tirar partido da intuição do leitor optou-se por seguir, nestes quatro capítulos, a sequência temporal do fenómeno - distribuição das fêmeas ovígeras (capítulo 7) → emissão larvar e transporte para fora do estuário (capítulo 8) → distribuição costeira (capítulo 9) → reinvasão do estuário (capítulo 10) - embora os programas de amostragem desenvolvidos para cada fase não tenham necessariamente seguido esta ordem cronológica. Acontece mesmo que, em alguns casos, diferentes fases do fenómeno foram estudadas a partir do mesmo programa de amostragem. Optou-se ainda por descrever, em cada capítulo, a metodologia pertinente, em vez de a agrupar num único capítulo autónomo. Alguma repetição que esta opção implica foi torneada por uma descrição abreviada, nos casos adequados, remetendo-se então o leitor para o ponto em que a metodologia em causa foi extensivamente descrita. Para além disso, os capítulos 8 e 10, dada a sua extensão, foram divididos em sub-capítulos. Manteve-se, nestes casos, o critério de descrever em cada sub-capítulo a metodologia pertinente. Faz-se finalmente, no capítulo 11, uma síntese final dos resultados obtidos, propondo-se um modelo conceptual para a dispersão e o recrutamento larvar de *Carcinus maenas* na Ria de Aveiro.

*2. Ecologia da fase larvar de crustáceos
decápodes estuarinos e costeiros*

2.1. Ritmos de emissão larvar

2.1.1. Ciclos ambientais nos meios estuarino e costeiro e ritmos biológicos

Se excluirmos os ciclos anuais e outros ciclos geofísicos de maior período, que não cabem no âmbito desta discussão, os ciclos ambientais dominantes que se fazem sentir à superfície dos oceanos e nos estuários são os ciclos da maré e diário. O ciclo diário resulta da rotação da terra em torno do seu eixo e manifesta-se pela alternância dos dias e das noites. O ciclo das marés é consequência da atracção que o sol e a lua exercem sobre a massa de água. A atracção gravitacional da lua sobre a massa de água é duas vezes superior à do sol. A rotação da lua em torno da terra provoca a propagação da onda da maré, sob a forma de uma "bossa" de água que se vai deslocando. Do lado oposto da terra forma-se uma outra "bossa" de água. O período de maré, aproximadamente igual a 12,4 horas, corresponde, assim, a metade do período que medeia entre duas passagens consecutivas da lua sobre o mesmo meridiano terrestre. As marés ocorrem, por isso, cerca de 0,8 horas (≈ 50 min) mais tarde em dias consecutivos. As sizíguas do sol e da lua (conjunção ou oposição que resultam em lua nova e lua cheia, respectivamente) ocorrem com um período de 14,9 dias e, nestas alturas, a atracção conjunta do sol e da lua manifesta-se pela ocorrência de marés vivas. As marés de quadratura (posições do sol e da lua em relação à terra que resultam nos quartos crescente e minguante) são marés mortas. A amplitude real das marés e o seu padrão temporal variam de uma forma sistemática em torno da terra, existindo determinados padrões básicos. A cada 14,9 dias, a mesma fase da maré ocorre à mesma hora do dia (Weisberg e Parish 1974, Anónimo 1989). Na costa portuguesa as marés são do tipo semidiurno, ocorrendo as preia-mar de águas mortas durante os quartos de lua, geralmente no início da noite.

Em todas as espécies de decápodes nas quais se estudou a emissão larvar, a eclosão dos ovos não acontece ao acaso, estando precisamente relacionada com determinados ciclos ambientais. Em todos os casos em que se procurou determinar a natureza do fenómeno pôde-se demonstrar que a ritmicidade da emissão ocorre sob controle endógeno, sendo o ritmo sincronizado por um ou mais ciclos naturais (ver revisão em Forward 1987).

Para que um **ritmo** possa ser considerado **endógeno** é necessário que (Enright 1974):

- i) A sua relação de fase com o ciclo natural relevante possa ser alterada por um ciclo artificial do mesmo factor, e que este ciclo ressinchronizado persista autonomamente, por vários ciclos, sob condições constantes (isto é, na ausência dos ciclos natural e artificial).
- ii) O período do ritmo autónomo seja, sob condições constantes, semelhante, mas não exactamente igual, ao do ciclo natural. De facto, se o período for exactamente igual ao do ciclo natural não se pode excluir a possibilidade de que as condições não sejam absolutamente constantes para os organismos em causa, e que algum estímulo subtil, associado a ciclos ambientais naturais, não reconhecido pelo experimentador, seja percebido pelos organismos.

Desta última condição deriva o termo **circa** (= cerca de, aproximadamente), indicando que uma actividade rítmica que, no meio natural, se observa com período igual ao dos ciclos da maré, do dia ou semilunar, por exemplo, apresenta, sob condições constantes, um período **circamareal**, **circadiano** ou **circasemilunar**.

2.1.2. Ciclos de emissão com periodicidade de maré, diária, semi-lunar e lunar

Os ritmos de emissão de larvas de caranguejo nunca poderão preencher totalmente os critérios acima enunciados, dado que cada fêmea emite quase sempre as suas larvas de uma vez, no máximo em 2 ou 3 episódios. No entanto, os ritmos manifestam-se ao nível da população quando colocada sob condições constantes, o que implica um controle endógeno (Forward 1987). Apesar de ter sido publicado um considerável número de trabalhos sobre a ritmicidade da emissão larvar em decápodes, são poucos os casos em que um sincronizador particular pôde ser demonstrado. A discussão que se segue não abrangerá os factores sincronizadores da emissão, podendo o leitor interessado encontrar revisões em DeCoursey (1983) e Forward (1987).

O momento da emissão larvar pode estar relacionado com os ciclos lunar, diário e/ou de maré. Nas Tabelas 1.1 a 1.3 apresenta-se um inventário das periodicidades da emissão larvar em crustáceos decápodes, em relação à fase da lua, ao momento do dia e à fase da maré, respectivamente.

Nas espécies marinhas sublitorais mais profundas, que não sofrem a influência das marés (Tabela 1.3), a emissão está geralmente relacionada com o ciclo luminoso, ocorrendo de noite (*Homarus americanus*, *H. gammarus*, *Nephrops norvegicus*) ou ao nascer do sol (*Jasus edwardsii*). Não se identificou, nestas espécies, qualquer componente relacionada com os ciclos lunar ou de maré.

No que diz respeito às espécies estuarinas a emissão é geralmente nocturna, pós-crepuscular, ocorrendo durante ou depois da preia-mar. Na maior parte destas espécies a emissão verifica-se durante as marés de grande amplitude. Esta observação levou Christy (1982) e outros

2. Ecologia da fase larvar de crustáceos decápodes

Tabela 1.1. Emissão larvar em relação ao ciclo lunar. "Campo" indica que o método para determinar o momento da emissão foi a observação do comportamento das fêmeas, maturação dos ovos ou abundância do Zoé I no campo. "Laboratório" indica que a emissão foi monitorizada no laboratório. A inclusão de uma espécie numa dada categoria rítmica é feita com base na avaliação do respectivo autor. As espécies estão listadas das supralitorais para as sublitorais. Adaptada de Forward (1987) e actualizada.

| Espécie | Habitat | Nível | Método | Marés vivas? | Referência |
|--|-----------|--------------|----------------------|--------------|---|
| Ritmo lunar com emissão na lua cheia | | | | | |
| <i>Gecarcinus lateralis</i> | Terrestre | | Campo | ? | Wolcott e Wolcott 1982 |
| Ritmo semilunar com emissão nas sizígias | | | | | |
| <i>Aractus pisoni</i> | Mangal | Supralitoral | Campo | Sim | Warner 1967 |
| <i>Cardisoma guanhumi</i> | Terrestre | | Campo | Sim | Gifford 1962 |
| <i>Gecarcinus lateralis</i> | Terrestre | | Campo | ? | Klaassen 1975 |
| <i>Sesarma cinereum</i> | Estuário | Supralitoral | Laboratório | Sim | De Vries e Forward 1989 |
| <i>Sesarma intermedium</i> | Estuário | Supralitoral | Campo | Sim | Saigusa e Hidaka 1978; Saigusa 1981 |
| <i>Sesarma haematocheir</i> | Estuário | Supralitoral | Laboratório Campo | Sim Sim | Saigusa 1980 Saigusa e Hidaka 1978; Saigusa 1981, 1982 |
| <i>Panopeus herbstii</i> | Estuário | Mediolitoral | Campo | Sim | Christy e Stancyk 1982; Salmon <i>et al.</i> 1986 |
| <i>Pinnixa chaetoptera</i> | Estuário | Mediolitoral | Campo | Sim | Christy e Stancyk 1982 |
| <i>Sesarma cinereum</i> | Estuário | Mediolitoral | Campo | Sim | Christy e Stancyk 1982 |
| <i>Sesarma reticulatum</i> | Estuário | Mediolitoral | Campo | Sim | Christy e Stancyk 1982 |
| <i>Uca minax</i> | Estuário | Mediolitoral | Laboratório | Sim | Christy 1982 |
| <i>Uca pugilator</i> | Estuário | Mediolitoral | Campo | Sim | DeCoursey 1979; Christy 1982; Salmon e Hyatt 1983 |
| <i>Uca pugnax</i> | Estuário | Mediolitoral | Laboratório | Sim | Wheeler 1978; Christy 1982 |
| <i>Uca spp.</i> | Estuário | Mediolitoral | Laboratório Campo | Sim Sim | Christy e Stancyk 1982; Salmon e Hyatt 1982; DeCoursey 1983; Salmon <i>et al.</i> 1986 Dittel e Epifanio 1990 |
| <i>Callinectes arcuatus</i> | Estuário | Sublitoral | Campo | ? | De Vries <i>et al.</i> 1983 |
| <i>Callinectes spp.</i> | Estuário | Sublitoral | Campo | Sim | Dittel e Epifanio 1990 |
| <i>Neopanope sayi</i> | Estuário | Sublitoral | Laboratório | Sim | De Vries e Forward 1989 |
| <i>Pinotherea spp.</i> | Estuário | Sublitoral | Campo | Sim | Dittel e Epifanio 1990 |
| Ritmo semilunar com emissão fora das sizígias | | | | | |
| <i>Cataleplodius tabogani</i> | Marinho | Mediolitoral | Laboratório | Não | Christy 1986 |
| <i>Pachygrapsus marmoratus</i> | Estuário | Mediolitoral | Campo | Não | Paula 1989, 1993 |
| <i>Uca pugilator</i> | Estuário | Mediolitoral | Campo | Não | Christy 1978 |
| <i>Uca tangeri</i> | Estuário | Mediolitoral | Campo | Não | Paula 1989, 1993 |
| <i>Upogebia pusilla</i> | Estuário | Mediolitoral | Campo | Não | Paula 1989, 1993 |
| <i>Xanthodius sternberghii</i> | Marinho | Mediolitoral | Laboratório | Não | Christy 1986 |
| <i>Anapagurus sp.</i> | Estuário | Sublitoral | Campo | Não | Paula 1989, 1993 |
| <i>Carcinus maenas</i> | Estuário | Sublitoral | Campo | Não | Queiroga <i>et al.</i> 1994; presente trabalho |
| <i>Crangon crangon</i> | Estuário | Sublitoral | Campo | Não | Paula 1989, 1993 |
| <i>Palaemon spp.</i> | Estuário | Sublitoral | Campo | Não | Paula 1989, 1993 |

Tabela 1.1. Continuação.

| Espécie | Habitat | Nível | Método | Marés vivas? | Referência |
|--------------------------------|----------|--------------|-------------|--------------|----------------------------------|
| Sem ritmo semilunar | | | | | |
| <i>Sesarma dehaani</i> | Estuário | Supralitoral | Campo | | Saigusa 1981 |
| <i>Pethrolisthes armatus</i> | Marinho | Mediolitoral | Laboratório | | Christy 1986 |
| <i>Eurypanopeus planus</i> | Marinho | Mediolitoral | Laboratório | | Christy 1986 |
| <i>Callinectes sapidus</i> | Estuário | Sublitoral | Campo | | Salmon <i>et al.</i> 1986 |
| <i>Neopanopeus spp.</i> | Estuário | Sublitoral | Campo | | Salmon <i>et al.</i> 1986 |
| <i>Panopeus africanus</i> | Estuário | Sublitoral | Campo | | Paula 1989, 1993 |
| <i>Pinnixa chaetoptera</i> | Estuário | Sublitoral | Campo | | Salmon <i>et al.</i> 1986 |
| <i>Pinnotheres ostreum</i> | Estuário | Sublitoral | Campo | | Salmon <i>et al.</i> 1986 |
| <i>Pinnotheres maculatum</i> | Estuário | Sublitoral | Campo | | Salmon <i>et al.</i> 1986 |
| <i>Rhithropanopeus harrisi</i> | Estuário | Sublitoral | Laboratório | | Forward <i>et al.</i> 1982, 1986 |

autores (*vide* Forward 1987) a formular a hipótese de que as pressões selectivas actuariam no sentido de sincronizar a emissão com as vazantes nocturnas de marés vivas, e não com uma fase particular da lua. Estas marés seriam necessárias para maximizar a probabilidade de sobrevivência das larvas.

Independentemente de, na nossa opinião, esta hipótese resultar de um erro de interpretação dos dados disponíveis, várias linhas de evidência - algumas já existentes à data em que a hipótese foi formulada - mostram que não é a amplitude da maré que controla o momento da emissão larvar¹. Em primeiro lugar, em várias das espécies estudadas (*Sesarma haematocheir*,

¹ O primeiro enunciado formal, encontrado na literatura, de que a emissão larvar está regulada para ocorrer durante as marés de maior amplitude, está contido na seguinte passagem de Christy (1982, p. 260), na qual os negritos são da nossa responsabilidade: "It is impossible to judge whether larval release occurs in response to factors that vary with the phases of the moon or in response to factors that vary with the amplitude of nocturnal ebb tides because these two cycles coincide at North Inlet. To distinguish between these alternatives, one needs to know when larval release occurs at a site **where nocturnal ebb tides of greatest amplitude occur sometime other than during the syzygies...** However, in Charlotte Harbor on the west coast of Florida, **both larval release by *Uca pugnator* and nocturnal ebb tides of maximum amplitude usually occur during the quarter moons** (Christy 1978; NOAA tide tables). This exception, which provides the only data of use to distinguish between the above alternatives, suggests larval release is timed to occur during large amplitude ebb tides at night, not during a particular phase of the moon."

S. intermedium, Saigusa 1981; *Uca pugilator*, Bergin 1981), a emissão está correlacionada com a hora do dia e com a hora da maré: quando a preia-mar ocorre pouco antes do pôr do sol a emissão é retardada até imediatamente após o ocaso e, nas noites seguintes, a emissão coincide com a preia-mar. O facto de a emissão coincidir com a preia-mar durante as noites que se seguem à maré de maior amplitude significa que, prolongando-se a emissão por vários dias na população, parte desta emitirá as larvas já não durante as marés de maior amplitude. Em segundo lugar, a maior parte dos estudos teve lugar com espécies da América do Norte e do Japão. Nestes casos, as preia-mar crepusculares eram sempre de marés vivas. Ora, esta combinação não é universal. Paula (1989, 1993) verificou que a maior parte das espécies do estuário do Rio Mira apresenta emissão larvar cíclica, com periodicidade semilunar. As emissões ocorrem de noite, durante as vazantes de águas mortas que, na nossa costa, se verificam nos quartos de lua. As investigações de Paula mostram, claramente, que não é a amplitude da maré o fenómeno que controla a periodicidade da eclosão, mas sim a combinação do momento da preia-mar com o crepúsculo.

Tem sido argumentado que as espécies supra- e mediolitorais apresentariam uma emissão larvar com ritmo semilunar, mas não as espécies sublitorais (Salmon *et al.* 1986). Este argumento é acompanhado da verificação de que, nas espécies supra- e mediolitorais com marcada ritmicidade semilunar, a emissão decorre geralmente entre o ocaso e as 24:00,

Parece residir, aqui, o ponto chave da confusão que rodeia a formulação de hipóteses sobre os factores que sincronizam a emissão larvar em relação ao ciclo lunar. Com efeito, a primeira passagem assinalada contém um vício de raciocínio, não sendo considerada a possibilidade de haver outros factores associados ao ciclo lunar para além da amplitude da maré. O momento da preia-mar, em relação ao ciclo diário, varia também regularmente ao longo do ciclo lunar, com uma periodicidade semilunar. A combinação de águas vivas com a ocorrência da maré cheia próximo do ocaso não é universal: na costa portuguesa, por exemplo, as preia-mar que ocorrem nesta altura do dia são de águas mortas. A segunda passagem, a admitir que o trabalho de 1978 está correcto, contém um erro: em Charlotte Harbor os máximos de abundância de fêmeas a emitir larvas "... occurred at the neap tides about 7 days before the next spring tides..." (Christy 1978, p. 454).

Esta formulação teve consequências na investigação subsequente. Salmon *et al.* (1986), pelo menos, tentaram demonstrar, sem sucesso, esta hipótese (*vide* Forward 1987).

2. Ecologia da fase larvar de crustáceos decápodes

Tabela 1.2. Emissão larvar em relação ao ciclo luminoso. "Noite" indica que a emissão se estende por toda a noite. "Início" indica que a emissão está concentrada no início da noite, antes das 24:00. "Nascer" indica que a emissão ocorre antes do nascer do sol. Outros termos como na Tabela 1.1. Adaptada de Forward (1987) e atualizada.

| Espécie | Habitat | Nível | Método | Momento | Referência |
|---|-----------|--------------|-------------|-----------|--|
| Emissão durante a noite | | | | | |
| <i>Gecarcinus lateralis</i> | Terrestre | | Campo | Início | Wolcott e Wolcott 1982 |
| <i>Sesarma cinereum</i> | Estuário | Supralitoral | Laboratório | Início | De Vries e Forward 1989 |
| <i>Sesarma dehaani</i> | Estuário | Supralitoral | Campo | Início | Saigusa 1981 |
| <i>Sesarma haematocheir</i> | Estuário | Supralitoral | Campo | Início | Saigusa e Hidaka 1978; Saigusa 1981 |
| <i>Sesarma haematocheir</i> | Estuário | Supralitoral | Campo | Noite | Saigusa 1981 |
| <i>Sesarma intermedium</i> | Estuário | Supralitoral | Campo | Início | Saigusa e Hidaka 1978, Saigusa 1981 |
| <i>Cataleplodius taboganis</i> | Marinho | Mediolitoral | Campo | Início | Christy 1986 |
| <i>Neopanope sayi</i> | Estuário | Mediolitoral | Laboratório | Dia/noite | De Vries e Forward 1989 |
| <i>Petrolisthes armatus</i> | Marinho | Mediolitoral | Campo | Noite | Christy 1986 |
| <i>Uca tangeri</i> | Estuário | Mediolitoral | Campo | Noite | Paula 1989 |
| <i>Uca pugilator</i> | Estuário | Mediolitoral | Laboratório | Início | Bergin 1981; Salmon <i>et al.</i> 1986 |
| <i>Upogebia pusila</i> | Estuário | Mediolitoral | Campo | Noite | Paula 1989, 1993 |
| <i>Xanthodius sternbergii</i> | Marinho | Mediolitoral | Campo | Início | Christy 1986 |
| <i>Anapagurus sp.</i> | Estuário | Sublitoral | Campo | Noite | Paula 1989, 1993 |
| <i>Carcinus maenas</i> | Estuário | Sublitoral | Campo | Noite | Queiroga <i>et al.</i> 1994; Presente |
| <i>Homarus americanus</i> | Marinho | Sublitoral | Laboratório | Início | Ennis 1975 |
| <i>Homarus gammarus</i> | Marinho | Sublitoral | Laboratório | Início | Ennis 1973; Branford 1978 |
| <i>Nephrops norvegicus</i> | Marinho | Sublitoral | Laboratório | Início | Moller e Branford 1979 |
| <i>Palaemon spp.</i> | Estuário | Sublitoral | Campo | Noite | Paula 1989, 1993 |
| <i>Rhithropanopeus harrisi</i> | Estuário | Sublitoral | Laboratório | Início | Forward <i>et al.</i> 1982, 1986 |
| Emissão no início do dia | | | | | |
| <i>Jasus edwardsii</i> | Marinho | Sublitoral | Lab./Campo | Nascer | MacDiarmid 1985 |
| Emissão não relacionada com o ciclo diurno | | | | | |
| <i>Eurypanopeus planus</i> | Marinho | Sublitoral | Lab./Campo | Dia/noite | Christy 1986 |

durante um pequeno número de noites, enquanto que nas espécies sublitorais pode acontecer a qualquer hora da noite, prolongando-se por várias noites consecutivas (Salmon *et al.* 1986, De Vries e Forward 1989). Estas espécies não apresentariam periodicidade semilunar.

2. Ecologia da fase larvar de crustáceos decápodes

Tabela 1.3. Emissão larvar em relação ao ciclo de maré. "PM" indica que foram encontrados máximos de emissão dentro de um período de ± 2 h em torno da preia-mar. "E" e "V" indicam que foram encontrados máximos de emissão antes ou depois daquele período. Outros termos como na Tabela 1.1. Adaptada de Forward (1987) e actualizada.

| Espécie | Habitat | Nível | Método | Momento | Referência |
|--------------------------------|----------|--------------|-------------|---------|--|
| <i>Sesarma cinereum</i> | Estuário | Supralitoral | Laboratório | PM | De Vries e Forward 1989 |
| <i>Sesarma dehaani</i> | Estuário | Supralitoral | Campo | PM/V | Saigusa 1981 |
| <i>Sesarma haematocheir</i> | Estuário | Supralitoral | Campo | PM/V | Saigusa e Hidaka 1978; Saigusa 1981, 1982 |
| <i>Sesarma intermedium</i> | Estuário | Supralitoral | Campo | PM/V | Saigusa e Hidaka 1978, Saigusa 1981 1982 |
| <i>Cataleplodius taboganus</i> | Marinho | Mediolitoral | Campo | PM | Christy 1986 |
| <i>Eurypanopeus planus</i> | Marinho | Mediolitoral | Campo | E/PM | Christy 1986 |
| <i>Neopanope sayi</i> | Estuário | Mediolitoral | Laboratório | PM/V | DeVries e Forward 1989 |
| <i>Petrolisthes armatus</i> | Marinho | Mediolitoral | Campo | E/PM | Christy 1986 |
| <i>Uca minax</i> | Estuário | Mediolitoral | Laboratório | PM | DeCoursey 1979; Salmon <i>et al.</i> 1986 |
| <i>Uca pugilator</i> | Estuário | Mediolitoral | Laboratório | PM/V | DeCoursey 1979, 1983; Bergin 1981; Salmon <i>et al.</i> 1986 |
| <i>Uca pugnax</i> | Estuário | Mediolitoral | Laboratório | PM | DeCoursey 1979; Salmon <i>et al.</i> 1986 |
| <i>Uca spp.</i> | Estuário | Mediolitoral | Campo | PM | Salmon <i>et al.</i> 1986 |
| <i>Xanthodius sternberghii</i> | Marinho | Mediolitoral | Campo | PM | Christy 1986 |
| <i>Rhithropanopeus harrisi</i> | Estuário | Sublitoral | Laboratório | PM | Forward <i>et al.</i> 1982, 1986 |

Na nossa opinião, estas diferenças constituem variantes de um padrão básico: a emissão larvar está programada para ocorrer de noite, durante ou após a preia-mar, independentemente da fase do ciclo lunar, da amplitude da maré ou do nível batimétrico em que a população se encontra. O facto de as espécies supra- e mediolitorais apresentarem uma menor variabilidade temporal da emissão pode resultar simplesmente do facto de, nos casos em que isso foi demonstrado, se tratar de populações que vivem em costas cujas preia-mar crepusculares são de marés vivas. Tais populações provavelmente só encontrarão condições para emitir as larvas, em segurança, quando a maré está suficientemente alta, o que só se verifica num número limitado de dias, durante o mês lunar, e de horas, durante o ciclo diário. As espécies sublitorais, não apresentando estes constrangimentos, emitirão as larvas em qualquer vazante

nocturna. Esta conclusão é suportada pela observação de que, em *Uca pugilator* (Salmon e Hyatt 1983), a emissão é mais variável e ocorre mais tarde nas populações que ocupam níveis batimétricos inferiores.

Se esta fôr a regra geral, então uma consequência será a de que a identificação de um padrão semilunar nas espécies sublitorais é mais difícil porque, sendo mais difuso, requer que o fenómeno seja estudado durante um maior número de ciclos. Assim sendo, o facto de tal padrão não ter sido encontrado não significa que esteja ausente. O presente trabalho inclui um dos mais longos registos conhecidos, efectuado com o objectivo de descrever os padrões de abundância de larvas de decápodes dentro de um estuário, e que obteve sucesso na descrição de um padrão rítmico de emissão larvar, com componente semilunar, numa espécie sublitoral. A classificação de algumas espécies constantes da Tabela 1.1 como não apresentando ritmo semilunar pode, assim, necessitar de revisão. Salmon *et al.* (1986), por exemplo, consideraram que *Callinectes sapidus* não emite as suas larvas com periodicidade semilunar. No entanto, McConaughy *et al.* (1981), Provenzano *et al.* (1983) e Epifanio *et al.* (1984) relatam a ocorrência de máximos de abundância do primeiro zoé da espécie, nos estuários, durante as vazantes nocturnas. Ora, a coincidência de vazantes com o período nocturno é um fenómeno que recorre com periodicidade semilunar. Uma investigação mais intensiva poderá vir a demonstrar que *C. sapidus* apresenta, de facto, aquilo que é, essencialmente, uma emissão com periodicidade semilunar.

O estudo do momento da emissão em relação ao ciclo da maré necessita de uma amostragem bastante intensiva no tempo. Se, por um lado, os estudos de laboratório permitem uma resolução temporal da ordem dos 10 a 30 min (por exemplo DeCoursey 1979, Bergin 1981, Forward *et al.* 1982), o facto de ser difícil incluir os efeitos da maré no desenho experimental,

com a conseqüente ausência do(s) factor(es) sincronizador(es), pode causar uma maior variabilidade temporal da emissão. De qualquer modo, os estudos referidos na Tabela 1.3 mostram que, na generalidade dos casos, a emissão está claramente associada à preia-mar, não havendo qualquer registo de emissão em torno da baixa-mar. Tal como já anteriormente referido, em algumas espécies de *Sesarma* (Saigusa e Hidaka 1978, Saigusa 1981, 1982) e em *Uca pugilator* (Bergin 1981) demonstrou-se que, quando a preia-mar ocorre antes do ocaso, a emissão é retardada até depois do pôr do sol, ocorrendo portanto, nestes casos, durante a vazante.

É unanimemente reconhecido que a sincronização da emissão larvar, nas espécies estuarinas, constitui um comportamento com alto valor adaptativo. As seguintes vantagens funcionais têm sido referidas (por exemplo Branford 1978, DeCoursey 1979, Bergin 1981, Christy 1982, Forward *et al.* 1982, Forward 1987, Paula 1989): redução da exposição das larvas a combinações deletérias de baixa salinidade e alta temperatura, transporte das larvas para fora de áreas pouco profundas com elevada densidade de predadores, efeito de saturação sobre os predadores e redução da probabilidade de detecção visual das fêmeas e das larvas por parte de predadores.

2.1.3. Relação dos ciclos de emissão com os ciclos de acasalamento e de oviposição

Os processos de oviposição, desenvolvimento embrionário e eclosão estão estudados em algumas das espécies estuarinas que constam nas Tabelas 1.1 a 1.3 (Tabela 1.4). Em todos os casos para os quais existe informação disponível o desenvolvimento dos embriões de uma mesma fêmea é sincronizado e, em regra, todas as larvas eclodem num único episódio de

Tabela 1.4. Sincronização do desenvolvimento embrionário e número de episódios de emissão de larvas. "Sincronizado" significa que todos os ovos de uma mesma fêmea estão no mesmo estágio de maturação. "ND" significa que não existe informação disponível. Nos casos em que se verificaram dois episódios de emissão, o segundo é de menor importância e separado do primeiro por 24 h ou menos.

| Espécie | Desenvolvimento embrionário | Nº de episódios de emissão | Referência |
|--------------------------------|-----------------------------|----------------------------|----------------------------------|
| <i>Aratus pisoni</i> | Sincronizado | 1 | Warner 1967 |
| <i>Callinectes arcuatus</i> | Sincronizado | ND | De Vries <i>et al.</i> 1983 |
| <i>Carcinus maenas</i> | Sincronizado | ND | Broekhuysen 1936 |
| <i>Cardisoma guanhumi</i> | ND | 1 | Gifford 1962 |
| <i>Gecarcinus lateralis</i> | Sincronizado | 1 | Klaassen 1975; Wolcott e Wolcott |
| <i>Neopanope sayi</i> | ND | 2 | De Vries e Forward 1989 |
| <i>Rhithropanopeus harrisi</i> | Sincronizado | 2 | Forward <i>et al.</i> 1982, 1983 |
| <i>Sesarma cinereum</i> | ND | 1 | De Vries e Forward 1989 |
| <i>Sesarma haematocheir</i> | ND | 1 | Saigusa e Hidaka 1978 |
| <i>Sesarma intermedium</i> | ND | 1 | Saigusa e Hidaka 1978 |
| <i>Uca minax</i> | ND | 1 | DeCoursey 1979 |
| <i>Uca pugilator</i> | Sincronizado | ND | DeCoursey 1979 |

emissão. Nestas condições, uma emissão larvar sincronizada, em todas as fêmeas da população, implica que a oviposição seja também sincronizada. Esta questão tem sido bem menos investigada. Em *Uca pugilator* (Christy 1978) o acasalamento e consequente oviposição decorre ciclicamente, com 60% da população de fêmeas acasalando antes da lua cheia e as restantes antes da lua nova. Assim, duas subpopulações estão presentes, cada uma com o seu próprio ciclo lunar de acasalamento e oviposição, o que se reflecte num ciclo semilunar ao nível da população. Similarmente, Saigusa (1980, 1982) interpretou o ritmo semilunar de emissão larvar, em *Sesarma haematocheir*, como o resultado de um ciclo lunar de oviposição e desenvolvimento embrionário, apresentado por distintos segmentos da população de fêmeas.

2.2. A regulação da profundidade nas larvas de decápodes: chineses, taxias e ritmos de actividade

2.2.1. Factores táticos e cinéticos nos meios estuarino e costeiro

As larvas de decápodes apresentam, tal como a grande maioria dos invertebrados planctónicos, flutuabilidade negativa (ver revisões em Chia *et al.* 1984 e Sulkin 1984). A sua manutenção na coluna de água só pode, pois, acontecer por meio de natação activa. Todos os trabalhos de campo sobre a distribuição vertical das larvas mostram padrões definidos que variam com a espécie, o estágio e mesmo com o momento da amostragem. Isto é, as larvas não se encontram nem todas à superfície, nem todas no fundo. Estas observações pressupõem que estes organismos são capazes de regular, de algum modo, a sua actividade natatória, por forma a manterem uma determinada posição ao longo da coluna de água. É opinião unânime que a posição ocupada tem consequências determinantes na alimentação, exposição à predação e transporte pelas correntes, ou seja, na influência exercida pelos factores que determinam a mortalidade e a dispersão das larvas (Rice 1964, Thorson 1964, Scheltema 1986).

A regulação da posição vertical por parte de um organismo planctónico depende da capacidade que este tem de se orientar e de determinar a sua posição. Discussões muito completas dos mecanismos de orientação podem ser encontradas em Schöne (1975), para os animais em geral, e em Creutzberg (1975), para os invertebrados. Uma sinopse dos factores orientadores do movimento numa larva planctónica pode ser encontrada em Crisp (1974). Segundo este autor, no ambiente marinho existem apenas três factores físicos com propriedades vectoriais: direcção da luz, gravidade e direcção da corrente. Destes, apenas os dois primeiros podem ser detectados por uma larva planctónica, para a qual a massa de água constitui um meio destituído de coordenadas espaciais. A luz e a gravidade estão direccionadas verticalmente. Todas as outras variáveis, nomeadamente intensidade luminosa,

pressão, temperatura e concentração de substâncias dissolvidas (incluindo o sal), são quantidades escalares, que não fornecem informação que uma larva possa utilizar para se orientar, a menos que a sua variação espacial possa ser, de alguma forma, detectada. Por exemplo, a pressão apenas poderia ser utilizada para determinar a vertical se a larva a pudesse medir em vários pontos e, assim, detectar a direcção do gradiente de pressão. O mesmo se pode dizer da orientação em relação a um gradiente de salinidade: a intensidade e a direcção da variação no espaço teriam que ser avaliados, de modo a que a direcção do gradiente e a localização da origem pudessem ser detectadas. Dado que as larvas são geralmente pequenas, e sendo os órgãos dos sentidos apenas sensíveis a diferenças à escala logarítmica, a probabilidade de que uma larva possa sentir diferenças entre respostas de dois órgãos sensoriais, situados na superfície do seu corpo, é muito pequena. No entanto, respostas direccionadas induzidas por variações de quantidades escalares evoluíram, com muita frequência, entre as larvas de invertebrados bentónicos. Tais respostas dependem da interacção da resposta à quantidade escalar com a reacção a um dos vectores, luz ou gravidade. Por exemplo, os megalopas de *Carcinus maenas* reagem a uma diminuição da pressão afundando passivamente, ou nadando activamente para o fundo (Rice 1964). Neste caso, a orientação do movimento é comandada pela gravidade (os megalopas "sentem" a direcção na qual devem nadar), embora a resposta tenha sido induzida pela variação de uma quantidade escalar.

As variáveis vectoriais do meio marinho podem, pois, orientar as respostas dos organismos planctónicos. **Taxias** são reacções à direcção do estímulo. As **taxias** dizem-se **positivas** ou **negativas**, conforme se verificam na direcção do estímulo ou na direcção contrária. Se excluirmos a reotaxia (orientação em relação à corrente), de pouca relevância na regulação da posição vertical, as principais taxias no meio marinho são a fototaxia e a geotaxia. **Cineses** são reacções não dirigidas. O organismo apenas aumenta ou reduz a sua actividade em função

da intensidade do estímulo, resultando esta acção em afastamento ou aproximação em relação à fonte. Uma **cinese** diz-se **alta** ou **baixa**, consoante a intensificação do estímulo induz aumento ou redução da actividade. As principais cineses são a fotocinese (reação à intensidade da luz, não à sua direcção), a barocinese, a termocinese e a halocinese.

A gravidade é um factor ubíquo e essencialmente invariável com a profundidade e com o tempo. A luz é um factor mais variável. Embora o fluxo luminoso seja sempre de cima para baixo, a sua intensidade, composição e distribuição angular variam com a profundidade e com o tempo. Dos factores capazes de desencadear reacções cinéticas o mais previsível é a pressão: é um factor ubíquo que varia de uma forma constante em função da profundidade (se excluirmos pequenas variações provocadas por via das diferenças de densidade associadas a massas de água de diferente salinidade) e que não apresenta variações temporais. Thorson (1964) observou que cerca de 80 % dos invertebrados de águas pouco profundas apresentam uma fase de vida pelágica. Isto totaliza cerca de 90.000 espécies. A mortalidade larvar é enorme quando comparada com a que atinge as formas juvenis e adultas. O mesmo autor referiu os seguintes valores estimados para invertebrados bentónicos: 99.99987% em *Mya arenaria*, 99.8% em *Balanus balanoides*, 96.5% em *Paralithodes camtchatica*. Apesar destas perdas fortíssimas a maioria das espécies recentes reteve uma fase larvar. Isto significa que uma fase larvar planctónica apresenta importância vital para a sobrevivência das espécies. Significa, também, que comportamentos em relação aos factores ecológicos envolventes que, desnecessariamente, prolonguem esta fase de vida ou que não a beneficiem, terão tido consequências tão sérias na sobrevivência das espécies que estas, há muito, terão sido exterminadas. A manutenção de uma certa posição na coluna de água é vital para a sobrevivência das larvas e para um assentamento com sucesso. Embora Thorson tenha aduzido esta explicação para justificar a importância da luz na regulação da posição vertical das larvas,

é de esperar que as pressões selectivas actuem, também, no sentido de seleccionar uma combinação de traços comportamentais, reguladores do movimento vertical, baseados em respostas a estímulos mais conservativos, isto é, à gravidade e à pressão (Sulkin 1984).

2.2.2. Modelo de retroacção negativa para a regulação da profundidade

As respostas cinéticas e tácticas das larvas de braquiúros têm recebido considerável atenção durante as duas últimas décadas. Dada a dificuldade em reproduzir em laboratório as características de uma coluna de água, em termos de amplitude e de variação congruente dos vários factores, as respostas comportamentais das larvas têm sido geralmente avaliadas em relação a um ou dois factores simultaneamente. A integração das diferentes respostas a estímulos individuais é difícil e, muitas vezes, especulativa. Uma revisão formal não será apresentada aqui, mas pode ser encontrada em Sulkin (1984). No entanto, algumas generalizações podem ser feitas.

Em todos os casos estudados o primeiro zoé de Brachyura apresenta geotaxia negativa (Sulkin 1973, Ott e Forward 1976, Bigford 1979, Latz e Forward 1977, Sulkin *et al.* 1980, 1983, Kelly *et al.* 1982, Schembri 1982), fototaxia positiva a intensidades luminosas moderadas (Rice 1964, Herrnkind 1968, Forward e Costlow 1974, Sulkin 1975, Forward 1977, Bigford 1979) e, geralmente, barocinese alta (Sulkin 1973, Sulkin *et al.* 1980, Schembri 1982, Sulkin *et al.* 1983, Forward *et al.* 1989). Este comportamento do primeiro estágio larvar dos caranguejos parece ser universal, ocorrendo em várias famílias e em diferentes habitats e níveis batimétricos ocupados pelos adultos. Como consequência deste comportamento os zoés I dos caranguejos dirigem-se para a superfície após a eclosão. A estratificação térmica e salina, que se pode verificar no meio natural das espécies, não parece ser suficientemente

forte para impedir esta migração, quer as larvas ocorram nos estuários (Sulkin *et al.* 1983, McConnaughey e Sulkin 1984), quer ocorram em águas costeiras (Kelly *et al.* 1982).

Os estágios de zoé intermédios apresentam respostas mais variáveis. Em algumas espécies assiste-se a uma inversão do sinal da geotaxia nos zoés mais velhos (*Rhithropanopeus harrisii*, Ott e Forward 1976; *Callinectes sapidus*, Sulkin *et al.* 1980; *Geryon quinquedens*, Kelly *et al.* 1982), mas noutras não (*Cancer irroratus*, Bigford 1979; *Panopeus herbstii* e *Leptodius floridanus*, Sulkin 1973). No que respeita à fototaxia, a regra geral é toda a série dos zoés responder positivamente, por exemplo *Uca pugilator* (Herrnkind 1968), *R. harrisii* (Forward e Costlow 1974), *L. floridanus* e *P. herbstii* (Sulkin 1975), *C. irroratus* (Bigford 1979) e *Callinectes sapidus* (Sulkin *et al.* 1980). Já no que respeita à barocinese foram descritos vários padrões. *R. harrisii* e *Neopanope sayi* apresentam barocinese alta nos estágios de zoé mais avançados (Wheeler e Epifanio 1978, Forward *et al.* 1989) e *L. floridanus* apresenta uma resposta neutra nos últimos zoés (Sulkin 1973, Wheeler e Epifanio 1978). Já *C. sapidus* apresenta uma inversão da resposta barocinética no decurso da ontogenia, com os zoés mais avançados apresentando barocinese baixa (Sulkin *et al.* 1980).

A passagem à fase de megalopa é sempre acompanhada por alterações profundas das respostas comportamentais, em relação aos estágios anteriores. Estas alterações são interpretadas como adaptações essenciais à procura, por parte desta fase larvar, de habitats e substratos adequados para o assentamento. Os megalopas apresentam geralmente geotaxia positiva (*Cancer irroratus*, Bigford 1979; *Leptodius floridanus* e *Panopeus herbstii*, Sulkin 1973), embora os megalopas de *Pachygrapsus crassipes* (Shanks 1985) e de *Callinectes sapidus* (Sulkin e van Heukelem 1982) sejam geonegativos. As orientações em relação à luz são positivas (*L. floridanus* e *P. herbstii*, Sulkin 1975) ou neutras (*Rhithropanopeus harrisii*, Forward e

Costlow 1974). Todos os megalopas das espécies estudadas apresentam barocinese alta (*Carcinus maenas* e *Macropipus* sp., Rice 1964, 1966; *Callinectes sapidus* e *Macropipus* sp., Naylor e Isaac 1973; *Eurypanopeus depressus*, Sulkin *et al.* 1983; *P. crassipes*, Shanks 1985), sendo os limiares de resposta muito baixos. Knight-Jones e Morgan (1966) referem limiares de resposta positiva no megalopa de *C. maenas* de apenas 10 mbar e Sulkin *et al.* (1983) referem limiares de 18 mbar em *E. depressus*. Estes valores correspondem a alturas de água de, respectivamente, 10 e 18 cm. Já em *Callinectes sapidus* e em *Macropipus* sp. os limiares para uma resposta positiva são mais elevados, da ordem dos 400 e 800 mbar, o que corresponde a 4 e 8 m de água, respectivamente (Naylor e Isaac 1973).

A salinidade e a temperatura podem, não só, desencadear respostas cinéticas nas larvas de caranguejo, mas também inverter o sinal das taxias. Por exemplo, os zoés de *Rhithropanopeus harrisi* mudam o sinal da fototaxia, de positivo para negativo, com a diminuição da salinidade (Latz e Forward 1977). Nesta espécie e em *Neopanope sayi*, o aumento da salinidade provoca um aumento da actividade natatória (Forward 1989a). Os limiares de variação de salinidade que os zoés destas duas espécies podem detectar são de apenas 0,1 a 0,3 ppm (Forward 1989a). Temperaturas elevadas invertem o sinal da geotaxia nos zoés de *R. harrisi*, que passam de uma resposta negativa a uma resposta positiva (Ott e Forward 1976), e induzem termocinese alta no primeiro zoé de *Geryon quinqueedens* (Kelly *et al.* 1982).

Sulkin (1984), analisando as velocidades de afundamento passivo e as respostas comportamentais acima descritas, formulou um modelo de regulação da profundidade nas larvas de crustáceos braquiúros. Segundo este modelo, o movimento vertical de uma larva, em termos líquidos, depende do balanço entre a actividade natatória, comandada pelas

respostas tácticas e cinéticas, e a flutuabilidade negativa. Este modelo apresenta, assim, três componentes: flutuabilidade, orientação e nível de actividade natatória. A geotaxia negativa e/ou a fototaxia positiva, conjugada com a barocinese alta, formam um mecanismo, com retroacção negativa, que tende a regular a posição vertical de uma larva com flutuabilidade negativa. A variação ontogénica das respostas tácticas e cinéticas traduz-se numa distribuição vertical diferencial ao longo da série larvar, com o primeiro estágio larvar apresentando traços comportamentais que promovem a sua distribuição próximo da superfície, enquanto que os zoés mais avançados apresentam uma resposta mais variável e, conseqüentemente, menor precisão na regulação da sua posição. Nunca, nos zoés de braquiúros estudados, se encontraram respostas comportamentais que resultem num afundamento contínuo. Os baixos limiares de resposta à pressão que os megalopas apresentam sugerem que este estágio larvar é capaz de regular, com grande precisão, a sua posição vertical. Knight-Jones e Morgan (1966) sugerem que megalopas de *Carcinus maenas*, assentes sobre o fundo, são capazes de sentir as variações de pressão associadas à enchente, deslocando-se para cima e sendo transportados para montante. Como veremos neste trabalho, esta hipótese é consistente com as observações efectuadas no Canal de Mira.

2.2.3. Modelo de retroacção negativa dependente da luz para a regulação da profundidade

Forward (1989b) propôs um modelo de retroacção negativa dependente da luz para a regulação da posição vertical das larvas. Este autor verificou, em zoés de *Rhithropanopeus harrisi*, que a distância que as larvas percorrem para cima, antes de começarem a afundar passivamente em resposta à diminuição da pressão, é menor do que a que percorrem para baixo antes de começarem a nadar para cima. As profundidades às quais a resposta se inverte

definem uma janela, dentro da qual a profundidade é regulada, que, nesta espécie e em condições de escuridão, é assimétrica, com limites mais largos para a subida do que para a descida. A assimetria desta janela provocaria uma deslocação sempre para cima e as larvas deveriam ocorrer apenas à superfície. Dado que as larvas da espécie também ocorrem a outras profundidades, então deverá existir uma outra componente do mecanismo de regulação da profundidade. Forward (1989b) demonstrou que os limites e a simetria da janela de regulação da profundidade dependem do nível de intensidade luminosa a que as larvas estão adaptadas. Os estágios de zoé I e IV mostram modificações semelhantes das janelas em diferentes condições de luz. A baixas intensidades luminosas a distância percorrida para baixo, antes de uma resposta, é muito mais curta do que a distância de subida. A intensidades médias as distâncias percorridas para cima e para baixo são semelhantes, enquanto que para altas intensidades a distância de subida é muito menor do que a distância de descida. Este modelo pode ser aplicado à regulação da profundidade em condições constantes de luminosidade, mas também para explicar as migrações verticais diárias, pois que prevê uma subida durante o crepúsculo e uma descida no início do dia.

2.2.4. Ritmos de actividade

Os modelos de regulação da profundidade acima discutidos envolvem respostas a factores exógenos. No entanto, ritmos endógenos também podem afectar a posição vertical das larvas. Este aspecto tem recebido menor atenção, sendo o caso mais conhecido o que diz respeito ao xantídeo *Rhithropanopeus harrisi*. As larvas desta espécie executam migrações verticais rítmicas, no meio natural, com componentes equivalentes aos períodos de maré e diário (Cronin 1979, 1982). Os movimentos verticais fazem as larvas oscilar em torno da profundidade de movimento residual nulo, o que contribui para a sua retenção dentro do

estuário. Larvas colhidas no campo e mantidas em condições de escuridão e ausência de maré (Cronin e Forward 1979) apresentam os mesmos padrões de movimento, com componentes periódicas de 12,3 e 24,6 h, deslocando-se para cima durante o período esperado da enchente, e para baixo durante o período esperado da vazante. As maiores amplitudes desta migração vertical ocorriam durante o período nocturno esperado. Esta variação circamareal da posição vertical pode ser inteiramente explicada por variações endógenas circamareais da actividade natatória. Com efeito, pôde ser demonstrado que os zoés desta espécie apresentam máximos de actividade natatória a seguir ao momento esperado da baixa-mar, e mínimos a seguir à preia-mar (Forward e Cronin 1980). Estes padrões de actividade levam as larvas a subir durante a enchente e a descer durante a vazante. Os "zeitgebers" (do alemão zeit= tempo e geben= dar) que sincronizam este ritmo de maré não são totalmente conhecidos. Zoés desta espécie que eclodiram no laboratório, mas provenientes de fêmeas capturadas, poucos dias antes da eclosão, num estuário com marés, mostraram um ritmo migratório circamareal, o que indica que os factores sincronizadores actuaram ainda sobre o embrião (Cronin e Forward 1983). Estes poderiam ser a pressão, a salinidade ou uma manipulação mecânica dos ovos, periódica, por parte das fêmeas. Todavia, as larvas capturadas num estuário com marés apresentam uma ritmicidade mais marcada, o que sugere que a eficiência dos agentes sincronizadores, quaisquer que eles sejam, é maior sobre as larvas do que sobre os embriões. Uma larva planctónica não pode deslocar-se para testar as condições de salinidade - ou outras profundidade - existentes noutras áreas, a fim de saber como reagir. É, assim, provável que estas migrações resultem de respostas coordenadas a processos de mistura que ocorrem na coluna de água, associados a ciclos de turbulência (Cronin e Forward 1982), pois se sabe que os zoés desta espécie alteram os comportamentos foto- e geotácticos quando experimentam variações de salinidade da ordem de 1 ‰.

Em *Callinectes sapidus* foi demonstrado um ritmo de actividade natatória, mas neste caso exógeno e comandado pelo ciclo luminoso (Sulkin *et al.* 1979). Os máximos de actividade ocorriam durante a noite, e os autores concluíram que o ritmo poderia contribuir para a regulação da profundidade ou para a migração vertical diária.

Até ao momento, com a excepção de *Carcinus maenas* (presente trabalho, ver ponto 8.2), *Rhithropanopeus harrisi* e *Uca* sp. foram os únicos crustáceos nos quais se pôde determinar a ocorrência de migração vertical, inteiramente planctónica, associada ao ciclo da maré (*vide* Cronin e Forward 1979, DeCoursey 1976). Não foi testada a hipótese de que em *Uca* sp. esse ritmo fosse endógeno (DeCoursey 1976). Em *R. harrisi* o ritmo de maré sobrepõe-se ao ciclo diário (Cronin e Forward 1982, 1986). A presença de uma migração rítmica nestas espécies, de período igual ao da maré, sugere que este é um fenómeno geral nas espécies estuarinas (Sulkin 1984).

2.3. Dispersão e recolonização do habitat parental

2.3.1. Generalidades e definições

Os crustáceos decápodes distribuem-se pelos meios terrestre, dulçaquícola, estuarino e marinho, podendo ocupar, em cada um deles, uma variedade de habitats. Uma característica comum a todos eles é o facto de que, quando apresentam desenvolvimento larvar planctónico, necessitam de um certo grau de salinidade para que este seja bem sucedido. Mesmo as espécies terrestres e dulçaquícolas necessitam de migrar para águas salobras para emitir as larvas, por exemplo *Gecarcinus lateralis* (Wolcott e Wolcott 1982), as espécies do género *Sesarma* (Saigusa 1981) ou o camarão *Palaemon longirostris* (Paula 1993). A única excepção conhecida parece ser o camarão *Macrobrachium australiense* (Lee e Fielder, 1981/1982 in Paula 1993), cujas larvas completam o seu desenvolvimento em água doce.

Uma vez libertadas no ambiente pelágico as larvas são dispersadas pela acção de fenómenos físicos. Enfrentam, então, o problema de reencontrar o habitat favorável à vida dos juvenis e adultos, de modo a renovar as populações parentais que, usualmente, continuam a ser representadas nas mesmas áreas de ano para ano. Isto implica a existência de processo, mais ou menos estáveis, de retorno das larvas ao habitat parental. Estes mecanismos dependem: i) das características hidrológicas da área; ii) da duração da vida planctónica; iii) da distribuição vertical das larvas (Sastry 1983, Scheltema 1986, Sulkin e van Heukelem 1986).

O conceito de **dispersão** refere-se ao conjunto de fenómenos físicos, difusão turbulenta e advecção, a que estão sujeitas as larvas durante o desenvolvimento planctónico. A **difusão turbulenta** é a dispersão aleatória de partículas suspensas que resulta de um fluxo turbulento. É responsável pelo afastamento das larvas umas em relação às outras. A **advecção** é o transporte horizontal causado por uma corrente, provocando o deslocamento das larvas em

relação a um conjunto definido de coordenadas. É comum, nos estuários e regiões costeiras, haver variações da velocidade e direcção das correntes com a profundidade e, daí, a importância da distribuição vertical das larvas na extensão do seu transporte advectivo. Os efeitos da difusão turbulenta na dispersão larvar são geralmente de menor amplitude do que os da advecção. Com efeito, as escalas às quais este fenómeno se manifesta são inferiores à centena de quilómetros (Okubo 1971), enquanto que as correntes podem fazer sentir os seus efeitos a escalas de centenas, ou mesmo milhares, de quilómetros. Nos estuários, dados os seus constrangimentos geomorfológicos, a difusão no plano horizontal tem reduzido significado ecológico.

O **assentamento**, nos organismos com estágios larvares planctónicos, define-se como o fim da existência pelágica larvar e a adopção de uma vida sedentária, sésil ou não, em que o organismo inicia actividades ou comportamentos indicativos de uma vida bentónica. Presume-se que ocorra sob controle do sistema nervoso (Scheltema 1974, Butman 1987). O assentamento pode anteceder ou ser posterior à metamorfose final. As larvas que atingiram um estágio de desenvolvimento que as torna capazes de assentar, quando na presença de um substrato adequado, designam-se por larvas **competentes**. O termo **recrutamento** refere-se à reposição de novos indivíduos na população. Não é uma fase acompanhada de modificações fisiológicas ou comportamentais, sendo geralmente definido pelo observador em relação à metodologia de amostragem: por exemplo fase da vida que se pretende amostrar ou resolução dimensional do processo de amostragem (Keough e Downes 1982, Butman 1987).

As larvas competentes que não conseguem atingir o local de recrutamento no momento adequado, perdendo-se para a população, são consideradas larvas errantes. A sua proporção é medida por uma quantidade designada por **errância larvar** (Sinclair 1988 *in* Hill 1991a).

Modelações matemáticas corroboram o que acima se disse sobre a importância relativa da difusão e da advecção na dispersão das larvas: a errância larvar aumenta muito rapidamente com o aumento da advecção, sendo o efeito da difusão turbulenta muito menor (Hill 1991a).

2.3.2. Mecanismos de dispersão e recolonização nos estuários

Os sistemas estuarinos são caracterizados por um influxo, mais ou menos contínuo, de água doce. As suas características geomorfológicas afectam, por outro lado, entre outras acções forçadoras, a propagação das marés e a acção do vento. Estas regiões apresentam assim problemas particulares no que respeita à dispersão das larvas.

Podem-se reconhecer dois tipos extremos de estuários no que respeita às suas características hidrológicas. Estes são os estuários verticalmente homogêneos, nos quais não existe diferença de salinidades entre a superfície e o fundo, e os estuários de cunha salina, em que essa diferença é muito pronunciada (Pritchard 1967, Bowden 1967). Nos estuários verticalmente homogêneos, a **circulação residual**, isto é, o balanço líquido médio descontando o efeito da maré, é no sentido jusante em toda a profundidade. Nos estuários de cunha salina, a água do mar, mais densa, entra por baixo de uma camada superficial de água doce. A interface entre as duas camadas corresponde a uma descontinuidade brusca, sendo a mistura vertical quase nula. A sua circulação residual é caracterizada por um ligeiro fluxo para montante, na camada inferior, e por um fluxo de água doce para jusante, à superfície. Entre estes dois tipos extremos estão situados os estuários estratificados. Nestes estuários assiste-se a alguma mistura turbulenta, na interface entre as duas camadas, responsável por uma difusão de sal da camada inferior, mais densa, para a camada superior. A circulação residual é também caracterizada por um fluxo para montante na camada inferior, mais acentuado do que no caso

anterior dada a maior quantidade de sal que é difundida para cima, e por um fluxo de água de menor salinidade para jusante, à superfície.

O espectro de tipos estuarinos é muito mais variável do que o acima descrito, existindo muitas variantes intermédias. Estes regimes de circulação representam, contudo, as situações típicas que as larvas pelágicas podem encontrar dentro dos estuários. Qualquer que seja o padrão da circulação, esta impõe condicionantes hidrológicas que afectam os mecanismos de recrutamento larvar nestes sistemas.

Independentemente do tipo de estuário acima descrito, o resultado líquido da circulação é o de mover, durante um ciclo de maré e através de uma secção do estuário, um volume de água doce igual ao descarregado pelo rio durante o mesmo período de tempo. Os zoés de decápodes apresentam velocidades de natação horizontal da ordem dos 0,1 aos 2 cm s⁻¹, enquanto que os megalopas podem nadar a velocidades da ordem dos 3 cm s⁻¹ (Mileikovsky 1973, Chia *et al.* 1984, Sulkin 1984). Estas velocidades são 10 a 100 vezes inferiores às velocidades de escoamento residual que se verificam nos estuários (Epifanio 1988). As larvas das espécies estuarinas enfrentam, assim, o problema de se manterem próximo da população parental. Consequentemente, ou desenvolveram mecanismos de retenção dentro do estuário, ou apresentam qualquer meio de retorno ao estuário após o desenvolvimento em águas neríticas. **Mecanismos de retenção** são quaisquer condições físicas ou comportamentais que actuam no sentido de impedir o transporte das larvas para longe do habitat parental. **Mecanismos de reinvasão** são as condições físicas ou comportamentais que servem para fazer voltar ao habitat parental os estágios larvares avançados ou os juvenis, quando os estágios mais jovens não tenham sido retidos próximo do habitat parental (Sandifer 1975, Johnson 1982).

Epifanio (1988) considera os seguintes modelos de retenção e de reinvasão.

Modelos de retenção:

- i) As larvas estão geralmente distribuídas nas zonas mais fundas, por afundamento passivo. As velocidades de enchente poderiam ressuspê-las, e assim transportá-las para montante, mas não as de vazante, que nos estuários são menores junto ao fundo no caso de uma maré assimétrica.
- ii) As larvas estão perto da superfície no início do desenvolvimento, mas afundam-se à medida que se aproximam da fase de megalopa: o transporte é para jusante no início e para montante no fim.
- iii) Migrações rítmicas sincronizadas com a fase da maré: para cima durante a enchente e para baixo durante a vazante.

O modelo i) é passivo, não requerendo comportamento natatório por parte das larvas. Nunca foi demonstrado em decápodes, mas parece constituir o mecanismo responsável pela retenção de larvas de cirrípedes no mar de Wadden (*Ballanus improvisus* e *B. crenatus*, de Wolf 1973, 1974). Os modelos ii) e iii) pressupõem processos activos, em que a natação vertical controla o transporte advectivo. O modelo ii) só pode actuar em estuários estratificados. Foi invocado para explicar o mecanismo de retenção de larvas de cirrípedes no estuário do Miramichi, Canadá (*Balanus improvisus*, Bousfield 1955), e parece ser também o responsável pela retenção das larvas de alguns caranguejos e camarões do estuário do Rio Mira (*Palaemon longirostris*, *Crangon crangon* e *Panopeus africanus*, Paula 1993). O modelo iii) tem sido extensivamente demonstrado em *Rhithropanopeus harrisii* (Cronin 1979, 1982, Cronin e

Forward 1979, 1982, 1986). Não se pode excluir a possibilidade de que processos unicamente físicos possam estar na base do modelo ii). As larvas seriam, então, retidas como partículas passivas com velocidades de afundamento cada vez maiores, o que teria como consequência uma distribuição vertical diferencial ao longo da série larvar, tal como propõe de Wolf (1973, 1974, 1981). Todavia, como vimos na secção 2.2., existe um volume crescente de literatura que sugere que as larvas de caranguejo são capazes de utilizar estímulos ambientais para controlar a sua posição vertical e, assim, o seu deslocamento horizontal. Provavelmente, a melhor indicação de que as larvas de decápodes são, de facto, capazes de exercer algum controlo sobre a sua posição vertical, mesmo no ambiente turbulento de um estuário, são as observações, consistentes com as respostas comportamentais medidas em laboratório, de que os primeiros estágios larvares são geralmente mais abundantes à superfície. Se a turbulência fosse o único factor responsável pela dispersão vertical das larvas, então seria de esperar que estas fossem mais abundantes junto ao fundo ou, no máximo, estivessem homogeneamente distribuídas na coluna de água.

Modelos de reinvasão:

- i) Natação activa por parte das larvas em direcção à costa.
- ii) As larvas jovens que foram transportadas para fora do estuário, entram no sistema de circulação das águas costeiras adjacentes. À medida que o desenvolvimento ontogénico prossegue, assiste-se a um afundamento progressivo das larvas, que passam a tirar partido da circulação sobre a plataforma junto ao fundo. Esta circulação é, no caso dos grandes estuários, como as baías de Chesapeake e Delaware na costa este dos EUA, na direcção da costa e faz-se sentir desde bastante longe.

iii) Transporte das larvas em direcção à costa em ondas internas (ver ponto 2.3.3.). Este mecanismo necessita que as larvas estejam no neuston, independentemente do estágio de desenvolvimento.

iv) Transporte associado à acção do vento.

O modelo de natação i) parece aplicar-se ao caso das larvas das lagostas australiana, *Panulirus cygnus* (Phillips 1981, Phillips e McWilliam 1986), e californiana, *P. interruptus* (Serfling e Ford 1975). Contudo, as velocidades de natação das larvas de caranguejo não permitem sustentar esta hipótese neste grupo. Os modelos ii) e iv) têm sido extensivamente utilizados para explicar os processos de reinvasão dos estuários, por parte das larvas do caranguejo *Callinectes sapidus*, nos grandes estuários do Middle Atlantic Bight. Alguns autores favorecem uma combinação do modelo ii) com o modelo iv) (Sulkin e van Heukelem 1986, Epifanio 1988), segundo a qual os megalopas mais velhos, distribuídos mais fundo, seriam transportados para dentro dos estuários pela circulação gravitacional, enquanto que os mais jovens, mantendo-se à superfície, seriam transportados por determinados episódios de vento. Outros autores atribuem uma importância primordial ao transporte induzido pelo vento (Johnson *et al.* 1984, Johnson 1985, Goodrich *et al.* 1989, Johnson e Hester 1989, Johnson e Hess 1990), notando que a maior parte da variância do recrutamento parece estar dependente do forçamento do vento (Johnson e Hess 1990). Apesar de este caso ser o que maior esforço de investigação tem merecido, o problema ainda não está completamente resolvido, pois o argumento de que se assiste a uma migração para o fundo, à medida que os megalopas envelhecem, ainda não foi demonstrado. Correlações entre a intensidade do recrutamento dentro dos estuários e o forçamento do vento foram também descritos no camarão *Penaeus aztecus* (Rogers *et al.* 1993). O mecanismo implicado pelo modelo ii) não

actua, provavelmente, nos estuários de pequena dimensão, cujos efeitos não se fazem sentir do mesmo modo na plataforma costeira, e que, mesmo assim, mantêm populações de espécies que os reinvadem numa fase larvar mais adiantada (presente trabalho). O modelo iii) requer que as larvas estejam concentradas no neuston e foi invocado para explicar a periodicidade do recrutamento de megalopas de *Pachygrapsus crassipes* (Shanks 1983, 1985).

Discussão

Entre os braquiúros estuarinos, os portunídeos e os oxipodídeos, por um lado, e os xantídeos, por outro, parecem representar linhas evolutivas extremas no que se refere à dependência da série larvar em relação ao ambiente estuarino (Sandifer 1973, 1975, Johnson 1982). Os xantídeos mantêm, em muitos casos, todos os estágios dentro do estuário, por exemplo *Rhithropanopeus harrisi*, *Panopeus africanus*, *Neopanope sayii*, *Hexapanopeus angustifrons*, enquanto que nos portunídeos e oxipodídeos é frequente encontrar aí apenas o primeiro e o último estágios larvares, tal como em *Callinectes sapidus*, *C. arcuatus*, *Carcinus maenas*, *Uca tangeri* e *Uca* spp. (vide Epifanio e Dittel 1982, Lambert e Epifanio 1982, Epifanio *et al.* 1984, Brookins e Epifanio 1985, Paula 1993, presente trabalho). As espécies retidas têm em comum o facto de as suas larvas estarem distribuídas mais profundamente, tirando partido das menores velocidades da corrente junto ao fundo para reduzir o seu transporte horizontal. Em contraste, as larvas das espécies exportadas tendem a concentrar-se à superfície. Nestes casos é mesmo comum que as larvas sejam emitidas durante a vazante, migrando imediatamente para a superfície para optimizarem o seu transporte para jusante, tal como em *Uca* spp. (Christy 1982, Brookins e Epifanio 1985), *Callinectes sapidus* (Provenzano *et al.* 1983, Epifanio *et al.* 1984) e *Carcinus maenas* (presente trabalho). Nos portunídeos (*Callinectes sapidus*, Churchill 1919, Van Engel 1958, Dudley e Judy 1971; *Carcinus maenas*, Broekuyzen 1936, presente trabalho) assiste-se mesmo a uma migração das fêmeas ovígeras para as zonas baixas dos estuários, o que aumenta a probabilidade de exportação das larvas.

Os modelos de reinvasão descritos pressupõem mecanismos capazes de aproximar as larvas da costa, uma vez estas capturadas pela circulação costeira sobre a plataforma. Há indicação de que, uma vez dentro do estuário, os megalopas de *Uca spp.* e de *Callinectes sapidus* executam migrações verticais periódicas, subindo na coluna de água durante as enchentes e afundando-se durante as vazantes (Christy 1982, Epifanio *et al.* 1984, Brookins e Epifanio 1985, Christy 1989, Little e Epifanio 1991). Deste modo podem utilizar as correntes de enchente para progredir mais rapidamente até aos locais de assentamento. Não há indicação de comportamento semelhante sobre a plataforma, sendo desconhecida a base desta aparente modificação comportamental (Little e Epifanio 1991).

Espalhar a descendência por uma área grande constitui obviamente um risco, pois, assumindo outros factores constantes (predação, disponibilidade de alimento), a probabilidade de recrutamento com sucesso é severamente reduzida com o aumento do transporte horizontal. Muitas espécies estuarinas fazem-no, apesar disso. Strathmann (1982) sugere que o desenvolvimento no meio marinho reduz a probabilidade de as larvas serem predadas, apesar de eventualmente disporem de menores quantidades de alimento. A dispersão larvar nestas espécies constituiria assim uma actividade essencialmente migratória.

2.3.3. Mecanismos de dispersão e recolonização nas zonas costeiras

Mileikovsky (1968), analisando os padrões de dispersão das larvas de invertebrados bentónicos nas correntes da Noruega e de Oyashio, concluiu que apenas uma pequena parte das populações larvares, presentes no plâncton das águas costeiras, é transportada para longe das áreas de emissão. Neste dois sistemas, geograficamente distintos, a perda das larvas para o domínio oceânico é tipicamente inferior a 10%. Makarov (1969) atribuiu a persistência de

bandas longitudinais de larvas de crustáceos decápodes, sobre a plataforma, à acção conjunta de sistemas de correntes paralelos à costa e das correntes de maré.

Nas zonas costeiras podem-se identificar as seguintes componentes de circulação, capazes de actuar sobre a dispersão das larvas de invertebrados:

- i) **Fluxo geostrófico.** As diferenças de densidade das massa de água, determinadas pelas suas características termohalinas, originam gradientes de pressão. A manutenção do equilíbrio baroclínico é conseguida através de movimentos de água ao longo destes gradientes. Estes fluxos, que são afectados pela força de Coriolis, podem fazer sentir os seus efeitos à escala da bacia oceânica (Grant 1972).
- ii) **Fluxo induzido pelo vento local.** O vento, ao actuar sobre a superfície do mar, coloca em movimento a camada superficial. Em consequência da força de Coriolis a direcção deste movimento é, no hemisfério norte, ligeiramente para a direita da direcção do vento. A camada superficial actua sobre a camada imediatamente inferior, provocando novo desvio para a direita. Estes efeitos prolongam-se em profundidade, dando origem à espiral de Eckman, a qual tem um fluxo integrado perpendicular à direcção do vento (Grant 1972, Weisberg e Parish 1974).
- iii) **Ondas internas.** A passagem das marés sobre o bordo da plataforma continental provoca ondas internas que se propagam perpendicularmente à plataforma. Sobre as cavas das ondas desenvolvem-se correntes convergentes, capazes de acumular materiais flutuantes. Em condições de vento reduzido as ondas internas manifestam-se por películas de detritos e outros materiais, paralelas à topografia do fundo, que se

deslocam para a costa ao mesmo tempo que as ondas. Estas ondas internas serão capazes de transportar, pelo mesmo processo, larvas neustónicas de invertebrados (Shanks 1983).

- iv) **Marés.** A propagação das marés nas zonas costeiras induz uma oscilação periódica do fluxo, cuja componente residual é nula. Dado o atrito provocado pelo fundo, os fluxos de enchente e vazante diminuem com a profundidade. Hill (1991b, c) sustenta que, nas formas planctónicas que apresentam migrações verticais diárias, a interacção deste ritmo migratório com as componentes periódicas das marés pode provocar transporte a grandes distâncias ou, pelo contrário, zonas de retenção.

À excepção do efeito das marés que, tanto quanto sabemos, não tem sido investigado, tem-se demonstrado que as acções forçadoras acima descritas estão envolvidas nos mecanismos de dispersão e recolonização de larvas de crustáceos, quer estuarinos, no caso em que não são retidas nas áreas de origem, quer costeiros. Assim, o fluxo geostrófico tem influência no transporte de larvas de *Cancer magister* na costa oeste da América do Norte (McConnaughey *et al.* 1992). A acção do vento tem sido extensivamente descrita nos crustáceos, por exemplo nos cirrípedes *Semibalanus balanoides*, *Balanus glandula* e *Chthamallus* spp. das costas da Ilha de Man e da Califórnia (Hawkins e Hartnoll 1982, Farrel *et al.* 1991), e nos decápodes *Pandalus jordani* (Rothlisberg e Miller 1983), *Cancer magister* (Hobbs *et al.* 1992, McConnaughey *et al.* 1992) e *Callinectes sapidus*, este último já discutido em relação com os mecanismos de retorno aos estuários (Boicourt 1982, Johnson 1985, Epifanio *et al.* 1989, Johnson e Hester 1989, Johnson e Hess 1990). Shanks (1983, 1985, 1986) relacionou o transporte perpendicular à costa de larvas de cirrípedes (*Chthamalus* spp.) e do decápode *Pachygrapsus crassipes* com a acção de ondas internas.

Outros casos estudados de mecanismos de dispersão costeira de larvas de decápodes têm também sido descritos. Um caso clássico diz respeito ao caranguejo *Emerita analoga*, das praias arenosas da costa oeste da América do Norte, cujo recrutamento depende do sistema de corrente e contra corrente formado pelas correntes de Davidson e da Califórnia, paralelas à costa (Efford 1970). A dispersão e subsequentemente retorno das larvas da lagosta australiana, *Panulirus cygnus*, é um caso em que foi demonstrada uma interacção notável entre um longo desenvolvimento larvar, as modificações ontogénicas do comportamento fototáctico que afectam a distribuição vertical das larvas, o regime sazonal dos ventos e o padrão de circulação subsuperficial no sudeste do Índico (ver revisão em Phillips 1981). Também na Austrália, os caranguejos *Halicarcinus ovatus* e *H. rostratum* são retidos dentro do Cockburn Sound, zona de circulação reduzida que actua como um viveiro (Lucas 1975).

3. Alguns aspectos do ciclo de vida de Carcinus maenas

Carcinus maenas (L.) (Decapoda, Portunidae) é um dos caranguejos mais comuns nas praias rochosas e nos estuários da Europa. A biologia e a ecologia dos juvenis e adultos está bem estudada (por exemplo Broekhuysen 1936, Démeusy 1958, Naylor 1962, Klein-Breteler 1975, 1976, Almaça 1982, Berril 1982, *vide* revisões em Crothers 1968 e em Queiroga 1987) mas, à exceção dos efeitos da alimentação, salinidade e temperatura no desenvolvimento larvar, bem como alguma outra informação dispersa (Lebour 1928, Rice 1966, Dawirs e Dietrich 1986, Dawirs *et al.* 1986, Harms e Seeger 1989, Mohamedeen e Hartnoll 1989, Nagaraj 1993), não existe nenhum relato publicado sobre a ecologia da fase larvar da espécie.

Carcinus maenas apresenta cinco estágios larvares com vida livre (Crothers 1968, Rice e Ingle 1975): quatro zoés (do grego zōé= existência, vida) e um megalopa (do grego mégas= grande e lopós= envoltório) (Fig. 3.1). Os zoés são formas larvares com carapaça globolosa e abdómen segmentado. Apresentam duas longas espinhas na carapaça (uma dorsal e uma rostral) e todos os apêndices da cabeça funcionais. Os seus movimentos natatórios são executados pelos maxilípedes, apêndices da armadura bucal que, na forma adulta, são utilizados para a alimentação, mas que nos zoés asseguram a locomoção. À medida que os zoés se sucedem, a eficiência da acção natatória dos maxilípedes é melhorada pela adição de sedas natatórias, variando o seu número de 4, no primeiro, até 10, no quarto zoé. Os zoés são organismos típicos do zooplâncton, alimentando-se e crescendo no meio pelágico onde passam, sucessivamente, do primeiro zoé ao megalopa, num processo que dura entre 18 e 42 dias, de acordo com a temperatura ao qual se desenrola (Dawirs 1985, Nagaraj 1993).

3. Ciclo de vida de *Carcinus maenas*

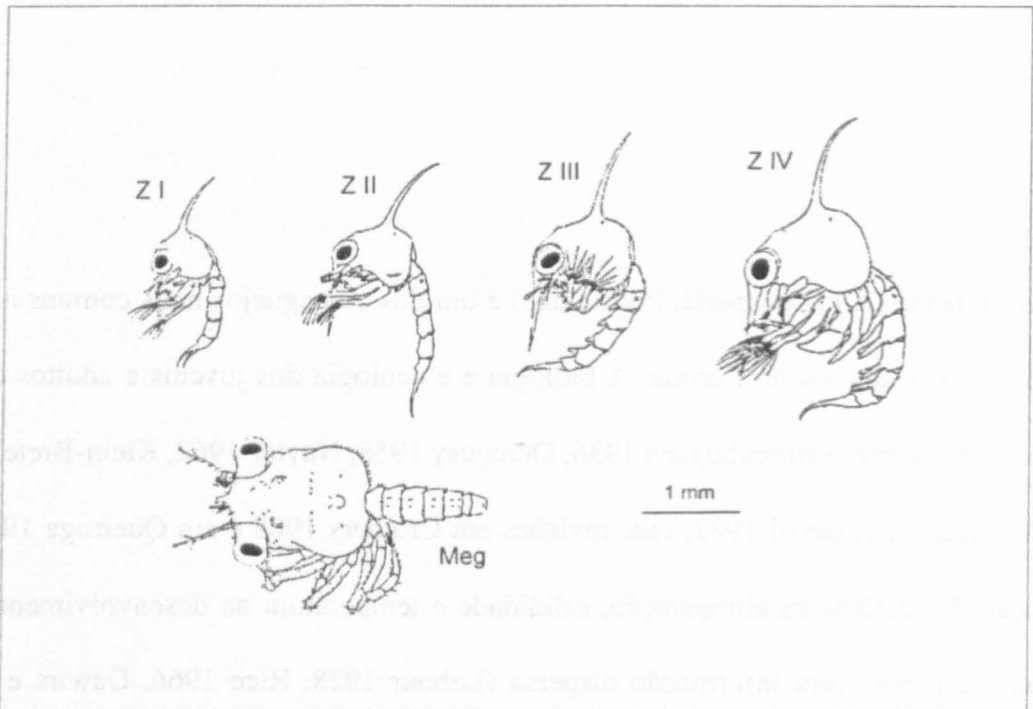


Fig. 3.1. Estágios larvares de *Carcinus maenas*. Z= zoé; Meg= megalopa; I-IV estágios dentro da série dos zoés. Adaptado de Rice e Ingle (1975).

É sob a forma de megalopa que a larva abandona a vida planctónica, escolhendo um substrato adequado para assentar. O megalopa assemelha-se já à forma de caranguejo, se bem que o abdómen não esteja ainda rebatido, por baixo do corpo, tal como na forma adulta, antes se apresentando estendido para trás no prolongamento da carapaça. As suas dimensões não ultrapassam os 2,6 mm de comprimento total. Todos os apêndices do corpo estão já funcionais. Os megalopas apresentam uma forma de locomoção mista, podendo nadar ou caminhar sobre o substrato, situação típica de um estágio de transição entre os meios pelágico e bentónico. O assentamento dos megalopas faz-se preferencialmente, nas zonas estuarinas, nos bancos das zonas entre marés, os quais oferecem boas condições de alimentação e crescimento (Klein-Breteler 1975, 1976).

O correcto desenvolvimento dos ovos de *Carcinus maenas* depende da temperatura e da salinidade (Broekhuysen 1936). O limite inferior de salinidade compatível com o

desenvolvimento dos ovos é de 20⁰/₀₀ a 16° C e de 26⁰/₀₀ a 10° C, isto é, aumenta com a diminuição da temperatura. Abaixo destes valores a integridade dos ovos é afectada, o que impede o seu desenvolvimento. Estes valores de salinidade situam-se muito acima dos valores que os adultos da espécie podem suportar. Estes factores desencadeiam, em *C. maenas*, uma migração sazonal das fêmeas ovadas na direcção das salinidades mais elevadas. Este movimento tem início no começo do inverno, acompanhando a descida de temperatura que se verifica nesta altura. As fêmeas permanecerão em salinidades mais elevadas enquanto a temperatura da água não subir, no território ocupado pela espécie na primavera, para valores que permitam um correcto desenvolvimento dos ovos (Broekhuysen 1936, Rasmussen 1959).

A cronologia dos eventos do ciclo reprodutivo da espécie depende da latitude. No Maine, EUA, a presença de fêmeas ovígeras restringe-se aos meses mais quentes do ano, de Abril a Agosto, com especial incidência em Maio e Junho. Em Swansea, Grã-Bretanha, foram encontradas de Fevereiro a Junho, com valores mais elevados em Abril (Naylor 1962), enquanto que, no Mar de Wadden, as fêmeas ovígeras podem ser encontradas durante quase todo o ano, com excepção dos meses de Agosto, Setembro e Outubro (Broekhuysen 1936). Na costa portuguesa, Almaça (1982) encontrou fêmeas ovígeras de Outubro a Junho, em Oeiras, e Marques e Costa (1983) descrevem a sua ocorrência durante todo o ano, no estuário do Tejo, com um período de maior abundância entre Novembro e Março.

No que respeita às larvas, estas podem ser encontradas durante quase todo o ano nas costas europeias (Lebour 1928, Paula 1987, 1993, Gonçalves 1991). Segundo Crothers (1968), os máximos de abundância dos zoés ocorrem, no sudoeste da Inglaterra, de Abril a Junho, enquanto que os megalopas aparecem em Junho e Julho. O aparecimento dos juvenis durante o verão tem sido documentado por vários dos autores acima referidos (Broekhuysen 1936,

Démeusy 1958, Crothers 1968). O assentamento inicia-se em Junho, nas costas europeias, e prolonga-se por todo o verão. Klein-Breteler (1975, 1976) refere que o recrutamento pós-larvar se faz de um modo descontínuo, ao longo do verão, através de duas ou mais vagas distintas. Na Ria de Aveiro, Queiroga (1993) encontrou também evidência que aponta para a existência de mais do que um máximo de intensidade de recrutamento pós-larvar, ao longo da estação de recrutamento. Neste caso foi identificado um máximo de assentamento de megalopas em finais de Abril e um outro, menos acentuado, dois meses mais tarde.

Na Fig. 3.2 apresenta-se um cronograma de alguns eventos do ciclo de vida de *Carcinus maenas* em populações do Maine, norte da Europa (Grã-Bretanha, Holanda e Canal da Mancha) e Portugal.

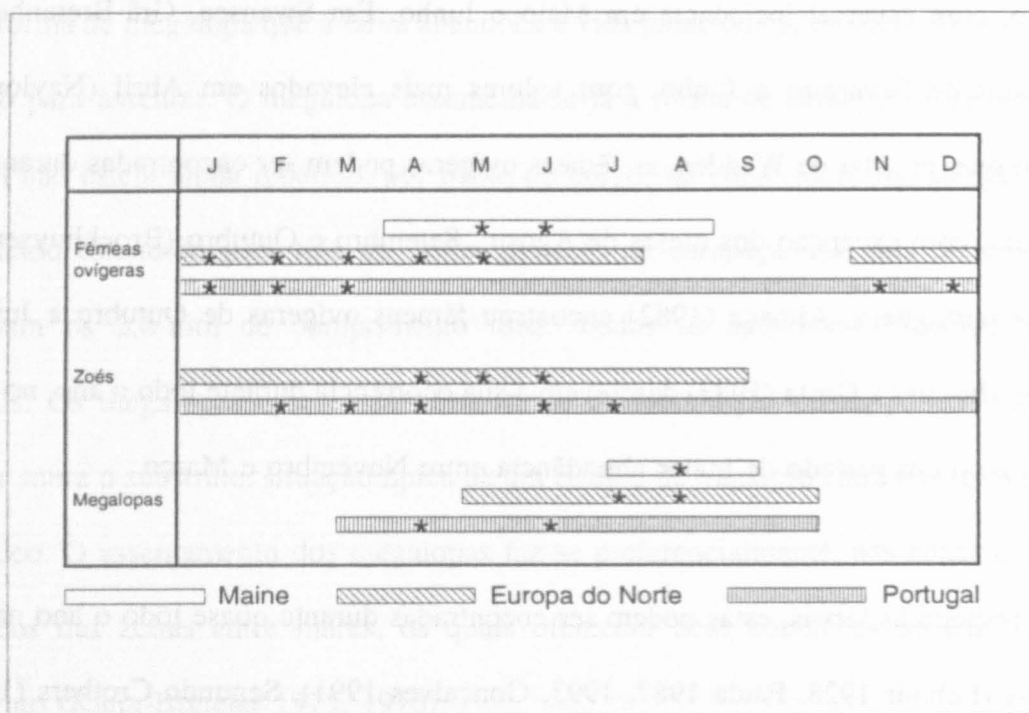


Fig. 3.2. Cronograma de alguns eventos do ciclo de vida de *Carcinus maenas* em populações do Maine (Berril 1982), norte da Europa (Broekhuysen 1936, Crothers 1968, Klein-Breteler 1975, 1976) e Portugal (Almaça 1982, Paula 1987, 1993, Gonçalves 1991, Queiroga 1993).

4. Breve descrição geomorfológica e hidrológica da Ria de Aveiro, Canal de Mira e plataforma continental da costa norte de Portugal



Deleury 1954, Crothers 1964). O assentamento inicial em Aveiro desenvolveu-se por toda a zona. Mata (1975), de acordo com a distribuição de fazendas, concluiu que a ocupação inicial de Aveiro desenvolveu-se em torno de um núcleo primitivo, ao longo do qual se foram estabelecendo as aldeias. Na Ria de Aveiro, Queiroz (1992) encontrou as primeiras aldeias e a distribuição mais do que nos outros locais da costa portuguesa de estuários de macizo. Nota-se que foi precisamente no estuário de Aveiro que se iniciou a ocupação humana da zona.

Na Fig. 3.2 apresenta-se um diagrama de alguns pontos de amostragem realizados em populações da Ria de Aveiro, entre as lagoas de Mira e de Marçabal e Portugal.

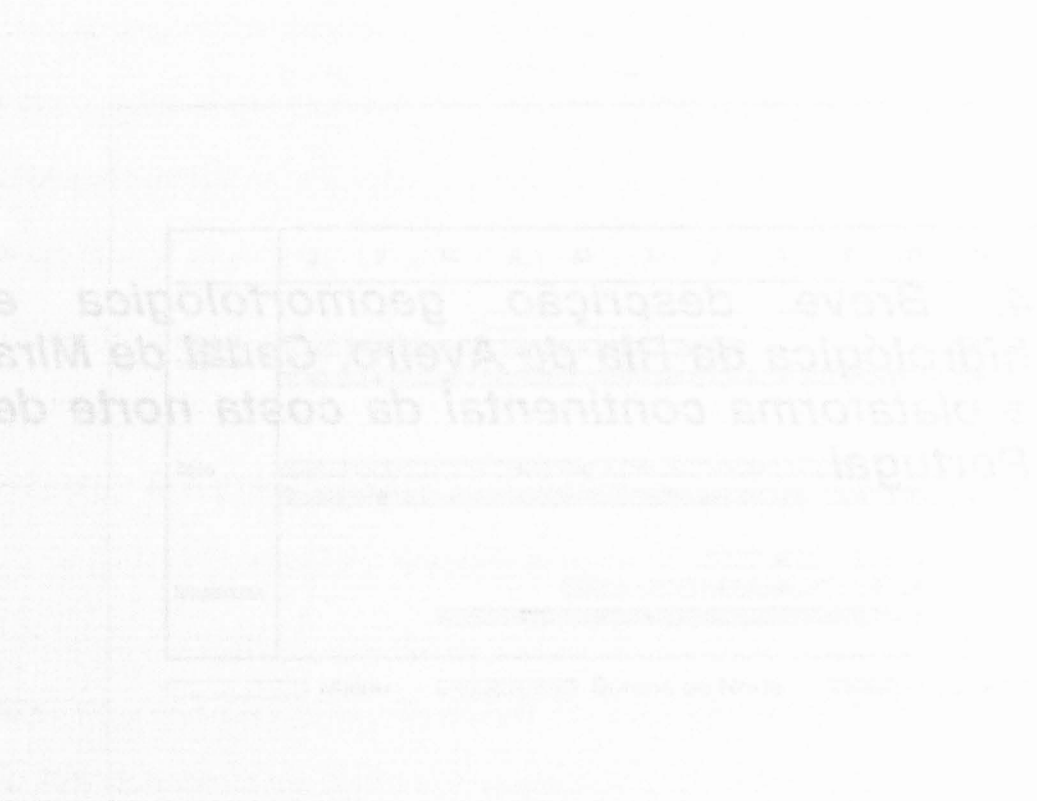


Fig. 3.2. Diagrama de alguns pontos de amostragem realizados em populações da Ria de Aveiro, entre as lagoas de Mira e de Marçabal e Portugal. (Mata 1975, Crothers 1964, Queiroz 1992, Deleury 1954).

4.1. *Ria de Aveiro e Canal de Mira*

A informação sobre a geomorfologia e a hidrologia da Ria de Aveiro está dispersa por várias fontes. Apresenta-se aqui um breve resumo baseado nos seguintes autores: Abecassis 1961, Hall 1982, Barrosa 1985, Vicente 1985, Silva 1994.

O sistema estuarino-lagunar da Ria de Aveiro (Fig. 4.1), situado na costa oeste da Península Ibérica à latitude de $40^{\circ} 50' N$, pode ser considerado, de acordo com a classificação de Pritchard (1967), um estuário fechado por barras de areia. A sua formação é bastante recente, tendo resultado da deposição de sedimentos transportados pelas correntes costeiras e pelos rios. Este processo, que se iniciou pelo século X da nossa era, resultou no fecho de uma baía que se estendia, inicialmente, de Espinho até ao cabo Mondego. O sistema de barras acabou por englobar, na sua configuração actual, não só a foz do rio Vouga, mas também as de uma série de outros cursos de água de menores dimensões que desaguavam na baía primitiva. A topografia da Ria é assim bastante complexa, sendo composta por um conjunto de canais que radiam de uma única comunicação com o mar, fixada artificialmente no início do século passado. As cabeceiras dos vários canais transformam-se progressivamente no leito dos rios afluentes, dos quais o maior é o Vouga, o qual contribui com cerca de $2/3$ do volume total de água doce descarregado. Actualmente, a Ria de Aveiro ocupa uma área de 47 km^2 , apresentando comprimento e largura máximos de 45 e 10 km, respectivamente. A sua profundidade média é bastante baixa, não ultrapassando, na maior parte da sua extensão, os 2 m abaixo do zero hidrográfico.

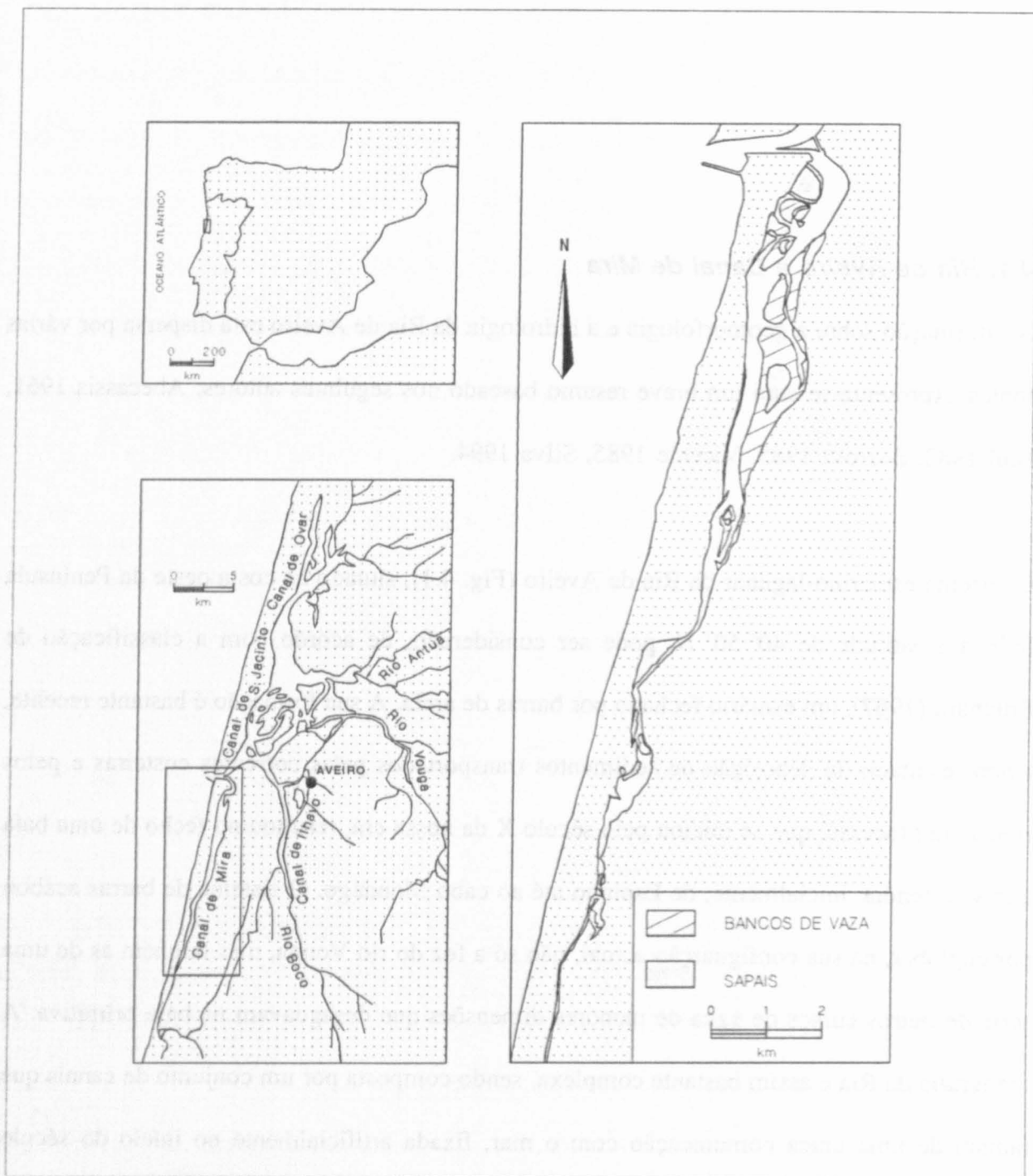


Fig. 4.1. Ria de Aveiro e Canal de Mira.

A circulação da Ria é dominada pela acção das marés. Com efeito, o volume de água do mar que entra em cada enchente é de cerca de $25 \times 10^6 \text{ m}^3$, em marés de 1 m de amplitude, subindo para os $90 \times 10^6 \text{ m}^3$, em marés com 3 m de amplitude. Em contrapartida, o conjunto de cursos

de água que desaguam na Ria descarrega, durante o mesmo período de tempo, um volume médio que não ultrapassa os $2 \times 10^6 \text{ m}^3$. Não obstante, a água doce transportada pelos rios é suficiente para produzir uma diluição mensurável da água do mar.

Em virtude da complexidade da sua geomorfologia, do efeito das marés e da variabilidade sazonal da descarga de água doce, a Ria de Aveiro apresenta uma estrutura salina e um campo de correntes bastante complexos, sobretudo na zona de confluência dos vários canais. Cada um dos canais principais pode, contudo, ser considerado um subestuário.

Um destes subestuários é o Canal de Mira. Este canal desenvolve-se da embocadura para sudoeste, paralelamente à linha da costa. Apresenta cerca de 20 km de comprimento e uma largura máxima de 1 km. A sua profundidade máxima é de 9 m abaixo do zero hidrográfico, numa restrita área a jusante, raramente ultrapassando os 0,5 m nos seus 2/3 de montante. O Canal de Mira apresenta largas áreas de bancos na zona entre marés, sobretudo no seu terço terminal.

A entrada de água do mar faz-se directamente a partir do Canal Principal de Navegação. No ponto de confluência dos dois canais situa-se uma pequena ilha artificial, o Triângulo Divisor das Correntes, que desvia para o Canal de Mira 20% da massa de água transportada pela enchente. Um pequeno canal de serviço, que separa o Triângulo Divisor das Correntes de terra firme, constitui uma segunda ligação do Canal de Mira ao Canal Principal de Navegação, mas as trocas através dele não contribuem significativamente para a circulação hidrológica. No extremo oposto, o Canal de Mira recebe um fluxo contínuo de água doce, através de um sistema de ribeiras e lagoas ligadas à Barrinha de Mira. O caudal médio descarregado por este sistema é de $7,8 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$.

4.2. Plataforma continental da costa norte de Portugal

A plataforma continental da costa oeste de Portugal apresenta duas porções distintas (Fiúza 1982, 1984). A norte do cabo Carvoeiro a plataforma apresenta uma largura média de cerca de 50 km e um declive reduzido. Aqui, a influência da água de escorrência terrestre é muito importante, sendo as plumas dos rios elementos de relevo da estrutura do oceano costeiro. A hidrologia é caracterizada por uma marcada sazonalidade, em consequência da variação dos processos de transferência ar/água e da precipitação, sendo, em termos gerais, verticalmente homogénea no inverno e muito estratificada no verão. A sul do cabo Carvoeiro, a plataforma é mais estreita e inclinada, sendo a influência da água doce transportada pelos rios muito menor.

O regime climático de Portugal e as características oceanográficas do seu oceano costeiro são condicionadas pela sua posição geográfica, na fronteira norte da cintura subtropical de anticlones e na margem este de uma grande massa oceânica (Fiúza 1982, Fiúza *et al.* 1982, Frouin *et al.* 1990). Deste modo, o regime dos ventos é regulado pelas migrações sazonais da frente subtropical e do anticiclone dos Açores, cujo centro de desloca desde os 27° N no inverno para os 33° N durante o verão. Assim, durante o inverno predominam os ventos fracos de oeste enquanto que, no verão, a circulação atmosférica é dominada por ventos do quadrante norte, de maior intensidade. Estes ventos são favoráveis ao estabelecimento de afloramento costeiro. Por outro lado, existe, abaixo dos 43° de latitude norte, um fluxo geostrófico de oeste, associado ao gradiente meridional de pressão que se situa ao largo da costa portuguesa. Este fluxo, ao encontrar o talude e a plataforma continentais, é desviado para norte, correndo então ao longo do talude e da plataforma externa (Frouin *et al.* 1990, Haynes e Barton 1990). Durante o inverno, com a diminuição do forçamento do vento para sul, esta corrente atinge a superfície. Os ventos favoráveis ao afloramento invertem o sentido

desta corrente na camada superficial do oceano, durante o verão, a qual passa a apresentar uma componente para sul, embora o fluxo em profundidade continue para norte.

4.2.2. Variabilidade inter- e intra-anual

A análise da variabilidade inter- e intra-anual dos índices de afloramento, bem como do regime dos ventos, indica que os máximos de intensidade do afloramento ocorrem, com grande consistência, durante os meses de Julho, Agosto e Setembro, embora também possam ocorrer episódios de grande intensidade durante a primavera (Wooster *et al.* 1976, Sousa e Fiúza 1989, Fiúza *et al.* 1982). O afloramento é, no entanto, intermitente, mesmo durante o verão, estando dependente, à escala diária, dos episódios do vento. A intensificação dos ventos de norte produz um transporte, sobre a plataforma, não só para o sul mas também para o largo, enquanto que a sua diminuição induz convergência para a costa de água oceânica e inversão do fluxo norte-sul (Fiúza 1982, 1984).

A maior parte da variabilidade espacio-temporal das correntes sobre a plataforma continental está, assim, dependente do forçamento do vento (Hagen *et al.* 1993, 1994). Como consequência desta variabilidade e da aparente escassez de estudos sistemáticos, os detalhes da circulação costeira - e o que nos interessa é, sobretudo, a plataforma interna, onde, como veremos no decurso deste trabalho, ocorrem os estágios larvares de *Carcinus maenas* - não estão bem estudados. O único trabalho conhecido parece ser o de Jorge da Silva (1992), que descreveu a circulação sobre a plataforma da costa noroeste de Portugal, durante a primavera e o verão de 1987, período que compreendeu vários episódios de intensificação e relaxamento dos ventos favoráveis ao afloramento. Em termos gerais, a intensificação do vento norte origina um jacto costeiro para sul, acompanhado de fluxo transversal à plataforma para o largo. O relaxamento destes ventos ou a intensificação de ventos de sentido oposto diminuem a intensidade ou invertem, mesmo, a direcção do jacto costeiro, ao mesmo tempo que

induzem convergência costeira. O padrão tridimensional da coluna de água pode ser bastante complexo, com deslocação, para o largo, do jacto costeiro e inversões do sentido dos fluxos paralelos e transversais à costa, com a profundidade, dependendo da intensidade e duração dos episódios de vento.

5. Hidrologia do Canal de Mira

5.1. Introdução

O conhecimento da distribuição espacial e temporal dos parâmetros hidrológicos nos estuários é, como vimos nos capítulos anteriores, absolutamente essencial para se compreenderem os mecanismos que afectam o transporte das larvas nestes sistemas. O presente capítulo não pretende ser um estudo da circulação hidrológica no Canal de Mira, mas simplesmente uma descrição de alguns aspectos da hidrologia deste braço da Ria, relevantes para a interpretação dos dados biológicos obtidos. Alguns destes aspectos serão frequentemente referidos ao longo do presente trabalho, pelo que o seu agrupamento num capítulo único se torna pertinente.

5.2. Métodos

5.2.1. Estudos de ponto fixo

Durante os períodos de amostragem utilizados para a descrição dos padrões temporais de ocorrência das larvas de *Carcinus maenas* no Canal de Mira, às escalas temporais que não ultrapassam o mês lunar (pontos 8.1., 8.2., 10.1. e 10.2.; descrição da metodologia no ponto 8.1.2.), procedeu-se simultaneamente à medição de alguns parâmetros hidrológicos. Os dados referidos neste ponto foram colhidos nas Estações 1 e 2 (Fig. 5.1). Estas estações foram individualmente ocupadas por períodos de 25 h, durante os meses de Fevereiro/Março e Maio/Junho de 1990. Durante os períodos de amostragem de 25 h fizeram-se medições, de hora a hora, de salinidade, temperatura e, sempre que possível, velocidade da corrente. Estas medições foram feitas a intervalos de 1 m ao longo da coluna de água, começando a 0,2 m.

Sempre que a última medição ficasse situada a mais de 0,5 m do fundo, uma medição extra era realizada imediatamente acima deste (0,1 a 0,2 m). A altura horária da coluna de água foi também medida com uma linha de sondagem. A temperatura e a salinidade foram medidas com uma sonda S-C-T Yellow Springs Instrument Model 33, previamente calibrada. A direcção e a velocidade da corrente foram determinadas com um correntómetro, do tipo Braystroke, Valeport BMF008.

No decurso deste trabalho adoptou-se, como convenção, atribuir valores positivos às velocidades da corrente de vazante e valores negativos às da corrente de enchente. Para além disso, e para maior simplicidade, todas as marés cobertas por um ciclo de amostragem de 25 h serão designadas pela data de início desse ciclo, apesar de poderem realmente ter ocorrido no dia seguinte.

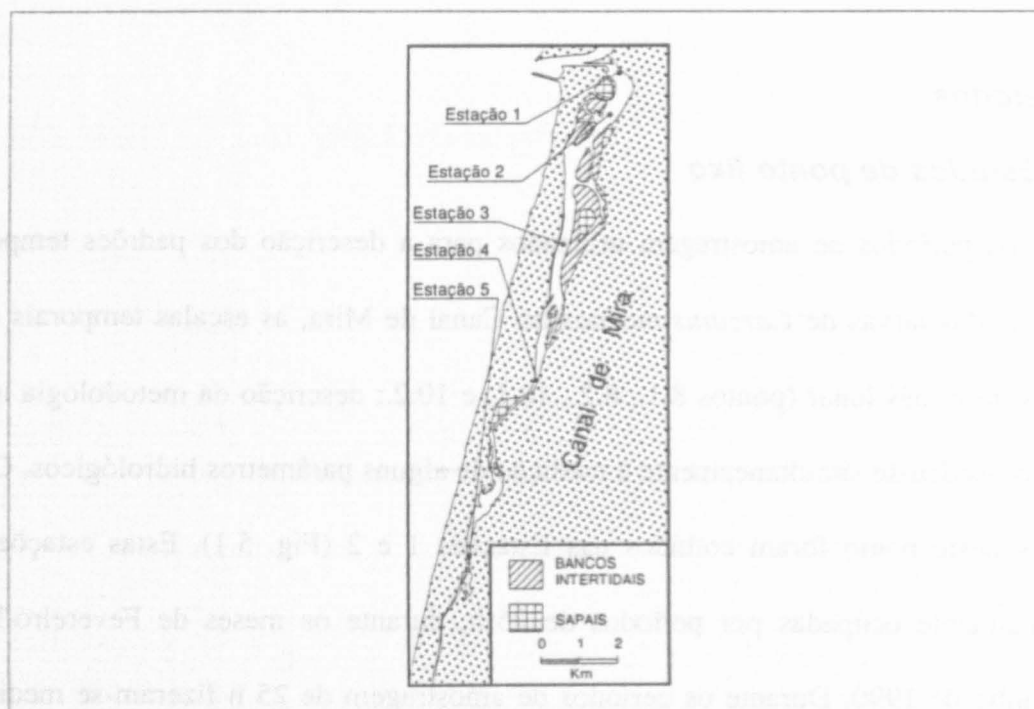


Fig. 5.1. Canal de Mira. Localização das estações de amostragem de plâncton e de medição de parâmetros hidrológicos utilizadas durante este trabalho.

A hora da inversão da corrente (hora do estofo de maré), durante os períodos abrangidos pelas medições, foi determinada por interpolação linear entre o último valor de velocidade medido numa dada fase da maré e o valor seguinte. A Estação 2 foi a estação mais frequentemente ocupada. Em consequência foi possível obter, para esta estação, um registo mais extenso de dados, o que possibilitou o cálculo das velocidades residuais da corrente a cada profundidade. Este cálculo foi efectuado utilizando o equivalente algébrico do método descrito por Pritchard (1952), sendo que a única diferença formal consistiu na utilização de uma hora média de inversão do sentido da corrente para toda a coluna de água, ao invés de utilizar a hora específica de inversão da corrente para cada nível. Esta aproximação foi considerada aceitável, dada a pequena diferença horária média entre a inversão da corrente à superfície e acima do fundo (ver abaixo, Tabelas 5.1 e 5.2). A velocidade média da corrente em cada profundidade, dentro de cada período de amostragem, é dada por:

$$\overline{v_{fm_i}} = \frac{\sum_{j=1}^p v_{ij} \times \Delta t_j}{\sum_{j=1}^p \Delta t_j}$$

em que v é a componente longitudinal da velocidade, fm é a fase da maré, Δt é o intervalo de tempo abrangido por cada medição de velocidade e i e j designam, respectivamente, a profundidade e o intervalo de tempo.

Este cálculo baseou-se nas 13 primeiras horas dos ciclos de 25 h de 16, 20 e 26 de Fevereiro, 4 e 6 de Março e 9, 11 e 13 de Junho. Este subconjunto de dados foi seleccionado em virtude de quase não apresentar valores ausentes, e por ter sido possível manter uma posição

completamente estacionária da embarcação. Dado que cada ciclo de observações de 25 h foi sempre iniciado cerca de 4 h antes do momento esperado da preia-mar, a duração da enchente foi considerada, para efeito destes cálculos, como igual à da enchente seguinte, esta sim já completamente abrangida pelo ciclo de observações. Foi também excluída a medição extra efectuada imediatamente acima do fundo e os valores medidos a 0,2 m, por se ter verificado que os últimos foram afectados, nalguns casos, pela proximidade do casco da embarcação. Os valores ausentes foram substituídos por estimativas obtidas por interpolação linear entre profundidades, quando a ausência respeitava a valores compreendidos entre a superfície e o fundo dentro da mesma hora de colheita. Quando todos os valores respeitantes a uma hora de colheita estavam em falta, a interpolação foi feita entre horas de colheita para as profundidades correspondentes.

5.2.2. Variação longitudinal da temperatura e da salinidade

Durante as campanhas de amostragem, realizadas para a descrição da distribuição espacio-temporal dos estágios larvares de *Carcinus maenas* no Canal de Mira (pontos 8.4. e 10.4.), fizeram-se leituras de salinidade e temperatura. Estas campanhas foram realizadas durante as fases de quarto minguante e de lua nova, dos meses de Janeiro a Setembro de 1991 e 1992 e cobriram, inicialmente, todas as estações de amostragem representadas na Fig. 5.1. Tendo-se verificado que, durante o ano de 1991, as larvas de *C. maenas* estavam virtualmente ausentes das amostras colhidas nas Estações 4 e 5, estas estações foram abandonadas a partir de Março de 1992. As medições foram feitas a meia água, 1 a 3 h depois do momento esperado da preia-mar, com uma sonda S-C-T Yellow Springs Instrument Model 33, previamente calibrada.

5.3. Resultados

5.3.1. Estudos de ponto fixo

A profundidade média das Estações 1 e 2 (Fig. 5.2) é de 6,5 m e 4,7 m, respectivamente. As amplitudes de maré registadas durante este trabalho foram de cerca de 2,3 m, na Estação 1, e de 2,1 m, na Estação 2. A duração média da vazante na Estação 2 é inferior à da enchente (Tabelas 5.1 e 5.2), sendo esta diferença de 0,12 h (7 min) durante o inverno e de 0,67 h (40 min) durante o verão. Nos três ciclos de amostragem de 25 h, conduzidos em Maio/Junho, em que foi possível obter dados sobre a velocidade da corrente na Estação 1, a duração média da enchente excedeu a da vazante em apenas 1 min. A duração dos períodos de vazante e de enchente depende também da profundidade. Independentemente da estação de medição e da época do ano, as diferenças médias entre os momentos de inversão da corrente de enchente à superfície e junto ao fundo não excedem *ca.* 4 min. O estofo de vazante, por outro lado, ocorre geralmente à superfície antes de ocorrer junto ao fundo, com diferenças médias da ordem dos 16 a 18 min.

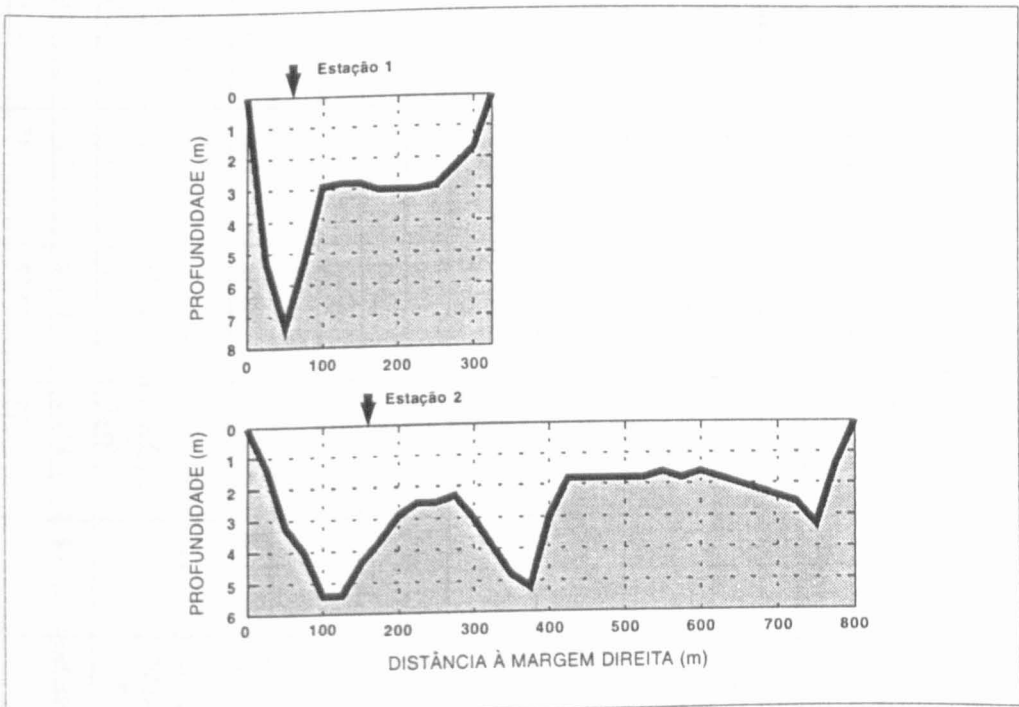


Fig. 5.2. Canal de Mira. Cortes transversais ao nível das Estações 1 e 2. A escala da profundidade refere-se ao nível médio da maré.

5. Hidrologia do Canal de Mira

Tabela 5.1. Horas da preia-mar (PM) e da baixa-mar (BM), definidas pelo momento do estofo, e duração da vazante e da enchente determinadas para os ciclos de amostragem de 25 h, realizados em Fevereiro/Março, em que foi possível obter dados de correntes. Diferença S-F refere-se à diferença entre as horas da inversão da corrente à superfície e ao fundo. Os valores entre parentesis são aproximados, em consequência de velocidades muito baixas e variáveis observadas junto ao fundo.

| Data | Estação | Superfície | | Fundo | | Hora média | | Diferença S-F (min) | | Duração vazante (h) | | Duração enchente (h) | |
|----------------------------------|---------|------------|-------|---------|---------|------------|---------|---------------------|-----|---------------------|-------|----------------------|-------|
| | | PM | BM | PM | BM | PM | BM | PM | BM | Superfície | Fundo | Superfície | Fundo |
| 12/02/90 | 2 | 05:20 | 12:10 | 05:00 | 12:20 | 05:10 | 12:15 | 20 | -10 | 6.83 | 7.33 | 5.33 | 4.92 |
| | | 17:30 | 00:30 | 17:15 | 00:10 | 17:22 | 00:20 | 15 | 20 | 7.00 | 6.92 | | |
| 14/02/90 | 2 | 06:10 | 12:30 | 06:30 | 12:00 | 06:20 | 12:15 | -20 | 30 | 6.33 | 5.50 | 5.83 | 6.83 |
| | | 18:20 | 00:30 | 18:50 | 23:50 | 18:35 | 12:10 | -30 | -40 | 6.17 | 5.00 | | |
| 16/02/90 | 2 | 07:50 | 13:30 | 07:50 | 12:50 | 07:50 | 13:10 | 0 | 40 | 5.67 | 5.00 | 6.33 | 7.50 |
| | | 19:50 | 01:50 | 19:50 | 01:50 | 19:50 | 01:50 | 0 | 0 | 6.00 | 4.50 | | |
| 18/02/90 | 2 | 08:50 | 15:10 | (08:55) | (14:50) | (08:55) | (15:00) | | | 6.33 | | 6.00 | |
| | | 21:10 | 05:00 | (21:15) | (04:40) | (21:15) | (04:50) | | | 7.83 | | | |
| 20/02/90 | 2 | 11:50 | 18:40 | (11:55) | (18:20) | (11:15) | (18:30) | | | 6.83 | | 5.50 | |
| | | 00:10 | 07:10 | (00:15) | (06:50) | (00:10) | (07:00) | | | 7.00 | | | |
| 22/02/90 | 2 | 13:50 | 20:30 | 14:30 | 19:40 | 14:10 | 20:05 | -40 | 50 | 6.67 | 5.17 | 5.67 | 6.67 |
| | | 02:10 | 08:10 | 02:20 | 08:00 | 02:15 | 08:15 | -10 | 10 | 5.00 | 5.67 | | |
| 24/02/90 | 2 | 15:20 | 21:20 | 15:20 | 21:00 | 15:20 | 21:10 | 0 | 20 | 6.00 | 5.67 | | |
| | | -- | -- | -- | -- | -- | -- | -- | -- | -- | -- | -- | -- |
| 26/02/90 | 2 | 16:40 | 23:00 | 16:30 | 22:50 | 16:35 | 22:55 | 10 | 10 | 6.33 | 6.33 | 5.83 | 5.83 |
| | | 04:50 | 11:20 | 04:40 | 11:30 | 04:45 | 11:25 | 10 | -10 | 6.50 | 6.83 | | |
| 04/03/90 | 2 | 21:50 | 04:15 | 21:25 | 03:15 | 21:37 | 03:45 | 25 | 60 | 6.42 | 5.83 | 6.17 | 7.5 |
| | | 10:25 | 16:50 | 10:45 | 16:15 | 10:35 | 16:32 | -20 | 35 | 6.42 | 5.50 | | |
| 06/03/90 | 2 | 00:30 | 07:00 | 00:30 | 07:00 | 00:30 | 07:00 | 0 | 0 | 6.50 | 6.50 | 6.25 | 6.67 |
| | | 13:15 | 19:30 | 13:40 | 18:40 | 13:27 | 19:05 | -25 | 50 | 6.25 | 5.00 | | |
| Valores médios para a Estação 2: | | | | | | | | -4 | 18 | 6.43 | 5.78 | 5.88 | 6.56 |
| | | | | | | | | | | 6.10 | | 6.22 | |

Tabela 5.2. Horas da preia-mar (PM) e da baixa-mar (BM), definidas pelo momento do estofo, e duração da vazante e da enchente determinadas para os ciclos de amostragem de 25 h, realizados em Maio/Junho, em que foi possível obter dados de correntes. Diferença S-F refere-se à diferença entre as horas da inversão da corrente à superfície e ao fundo.

| Data | Estação | Superfície | | Fundo | | Hora média | | Diferença S-F (min) | | Duração vazante (h) | | Duração enchente (h) | |
|----------------------------------|---------|------------|-------|-------|-------|------------|-------|---------------------|-----|---------------------|-------|----------------------|-------|
| | | PM | BM | PM | BM | PM | BM | PM | BM | Superfície | Fundo | Superfície | Fundo |
| 09/05/90 | 2 | 04:05 | 10:25 | 04:05 | 10:05 | 04:05 | 10:15 | 0 | 20 | 6.33 | 6.00 | 6.08 | 6.25 |
| | | 16:30 | 22:55 | 16:20 | 22:30 | 16:25 | 22:42 | 10 | 25 | 6.42 | 6.17 | | |
| 11/05/90 | 2 | 05:25 | 11:20 | 05:25 | 10:55 | 05:25 | 11:07 | 0 | 25 | 5.92 | 5.50 | 6.42 | 6.83 |
| | | 17:45 | 00:05 | 17:45 | 23:25 | 17:45 | 23:45 | 0 | -40 | 6.33 | 5.67 | | |
| 13/05/90 | 2 | 06:25 | 12:20 | 06:25 | 12:10 | 06:25 | 12:15 | 0 | 10 | 5.92 | 5.75 | 6.83 | 6.50 |
| | | 19:10 | 01:25 | 18:40 | 00:50 | 18:55 | 01:07 | 30 | 35 | 6.25 | 6.17 | | |
| 15/05/90 | 2 | 07:45 | 13:40 | 08:00 | 13:30 | 07:52 | 13:35 | -15 | 10 | 5.92 | 5.50 | 6.83 | 7.00 |
| | | 20:30 | 02:10 | 20:30 | 01:50 | 20:30 | 02:00 | 0 | 20 | 5.67 | 5.33 | | |
| 17/05/90 | 1 | 09:10 | 16:05 | 09:10 | 15:50 | 09:10 | 15:57 | 0 | 15 | 6.92 | 6.67 | 5.92 | 6.17 |
| | | 22:00 | 03:55 | 22:00 | 03:55 | 22:00 | 03:55 | 0 | 0 | 5.92 | 5.92 | | |
| 19/05/90 | 2 | 12:05 | 18:10 | 12:15 | 17:50 | 12:10 | 18:00 | -10 | 20 | 6.08 | 5.58 | 6.17 | 6.67 |
| | | 00:20 | 06:20 | 00:30 | 05:50 | 00:25 | 06:05 | -10 | 30 | 6.00 | 5.33 | | |
| 21/05/90 | 1 | 13:55 | 20:20 | 13:55 | 19:30 | 13:55 | 19:55 | 0 | 50 | 6.42 | 5.58 | 6.00 | 6.58 |
| | | 02:20 | 08:25 | 02:05 | 08:05 | 02:12 | 08:15 | 15 | 20 | 6.08 | 6.00 | | |
| 27/05/90 | 1 | 19:00 | 01:10 | 18:50 | 01:10 | 18:55 | 01:10 | 10 | 0 | 6.17 | 6.33 | 6.08 | 6.08 |
| | | 07:15 | 13:10 | 07:15 | 12:45 | 07:15 | 12:57 | 0 | 25 | 5.92 | 5.50 | | |
| Valores médios para a Estação 1: | | | | | | | | 4 | 18 | 6.24 | 6.00 | 6.00 | 6.28 |
| | | | | | | | | | | 6.12 | | 6.13 | |
| Valores médios para a Estação 2: | | | | | | | | 1 | 16 | 6.08 | 5.70 | 6.47 | 6.65 |
| | | | | | | | | | | 5.88 | | 6.55 | |

Na Fig. 5.3 estão representados valores de salinidade e de velocidade da corrente representativos das condições hidrológicas da Estação 2, medidos em várias situações. Um aspecto a reter dos dados graficados na Fig. 5.3 é a menor amplitude das flutuações de salinidade, ao longo do ciclo de maré, registadas na primavera (11, 13 e 19 de Maio), quando comparada com a observada no fim do inverno (12 e 26 de Fevereiro e 4 de Março). Esta amplitude foi de cerca de 17 e 11 ‰ em 12 e 26 de Fevereiro, duas situações de marés vivas, e de cerca de 10 ‰ em 4 de Março, uma maré morta. As flutuações de salinidade registadas durante as marés vivas de 11 de Maio, bem como nas marés mortas de 13 e 19 do mesmo mês, foram inferiores a 5 ‰. A Fig. 5.4 mostra, para efeito de comparação, os dados registados na Estação 1, durante as marés mortas de 21 de Maio. A Fig. 5.3 mostra alguma estratificação vertical da coluna de água, sobretudo durante a enchente dos meses de inverno, a qual nunca excedeu os 5 ‰. Na impossibilidade de apresentar, aqui, a totalidade dos perfis verticais de salinidade e temperatura obtidos durante este estudo, mostram-se, na Fig. 5.5, os perfis obtidos durante as primeiras enchentes dos dias 12 de Fevereiro e 11 de Maio, os quais ilustram duas situações opostas. A análise conjunta das Figs. 5.3 e 5.5 mostra que a haloclina se estabelece logo no início da enchente, mantendo-se praticamente durante todo este semi-ciclo da maré, e que pode ocupar uma posição variável ao longo da coluna de água (cf. 12 de Fevereiro, Fig. 5.5), embora os gradientes mais acentuados tivessem ocorrido entre os 1,2 e os 2,2 m. Noutras situações não representadas os gradientes mais acentuados ocorreram entre os 0,2 e os 2,2 m. A Fig. 5.5 ilustra, ainda, uma característica típica do regime hidrológico-climático do Canal de Mira: nos meses frios a temperatura aumenta durante a enchente com a profundidade, dado que a água do mar transportada pela corrente de enchente, e que progride junto ao fundo, é mais fria do que a água do Canal; nos meses quentes a variação da temperatura segue um padrão inverso.

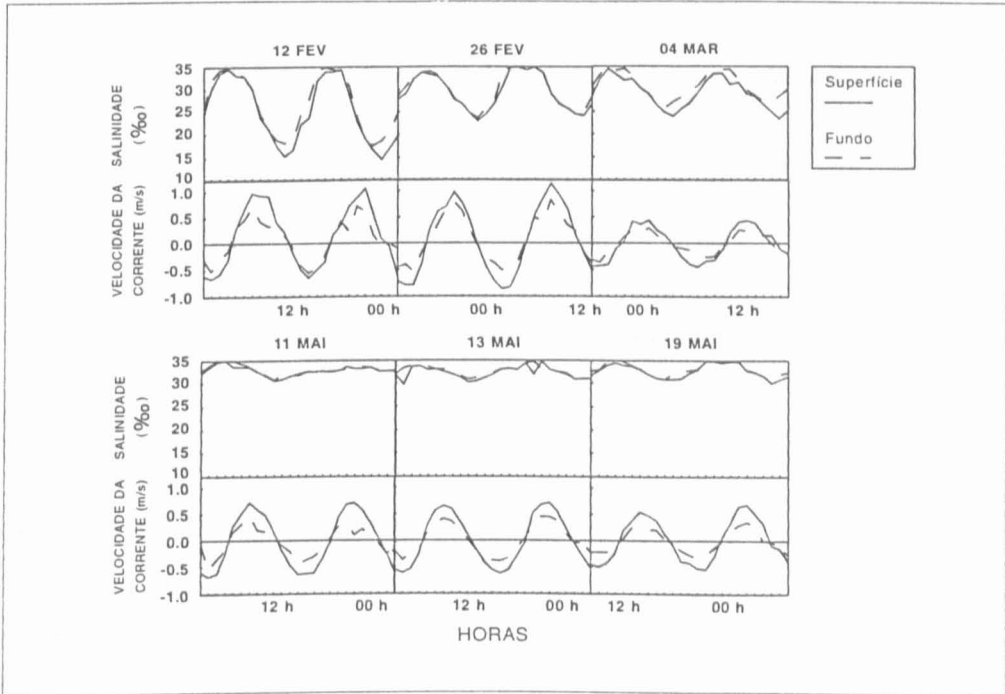


Fig. 5.3. Valores de salinidade e de velocidade da corrente, à superfície e no fundo, registados durante os ciclos de amostragem de 12 e 26 de Fevereiro, 4 de Março e 11, 13 e 19 de Maio de 1990, na Estação 2. Valores positivos de velocidade de corrente referem-se a velocidades de vazante; valores negativos a velocidades de enchente.

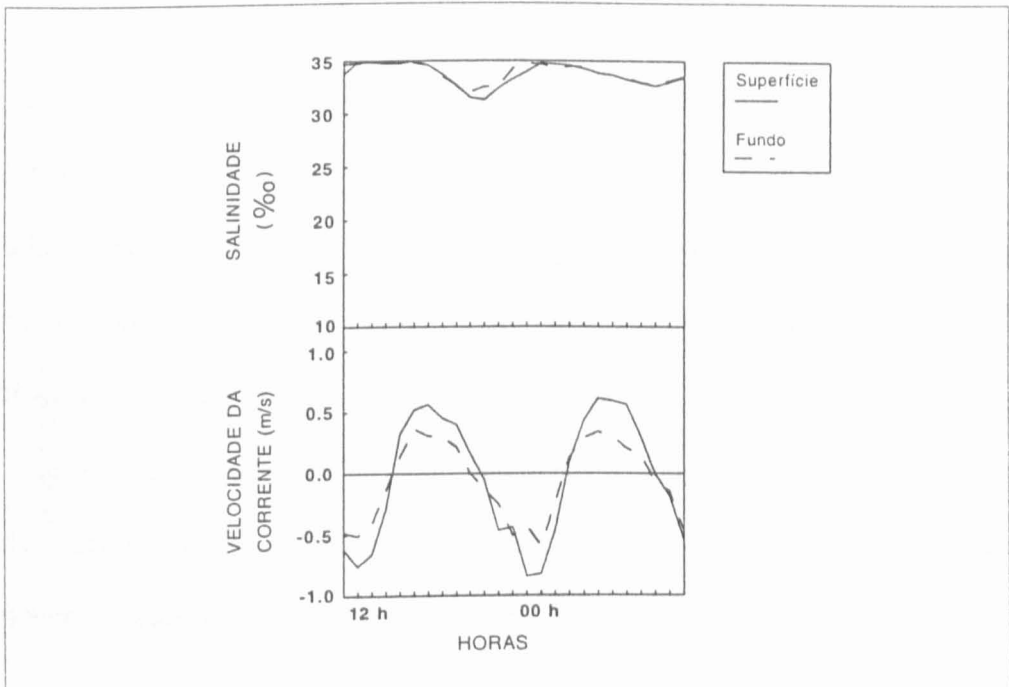


Fig. 5.4. Valores de salinidade e de velocidade da corrente, à superfície e no fundo, registados durante o ciclo de amostragem de 21 de Maio de 1990, na Estação 1. Valores positivos de velocidade de corrente referem-se a velocidades de vazante; valores negativos a velocidades de enchente.

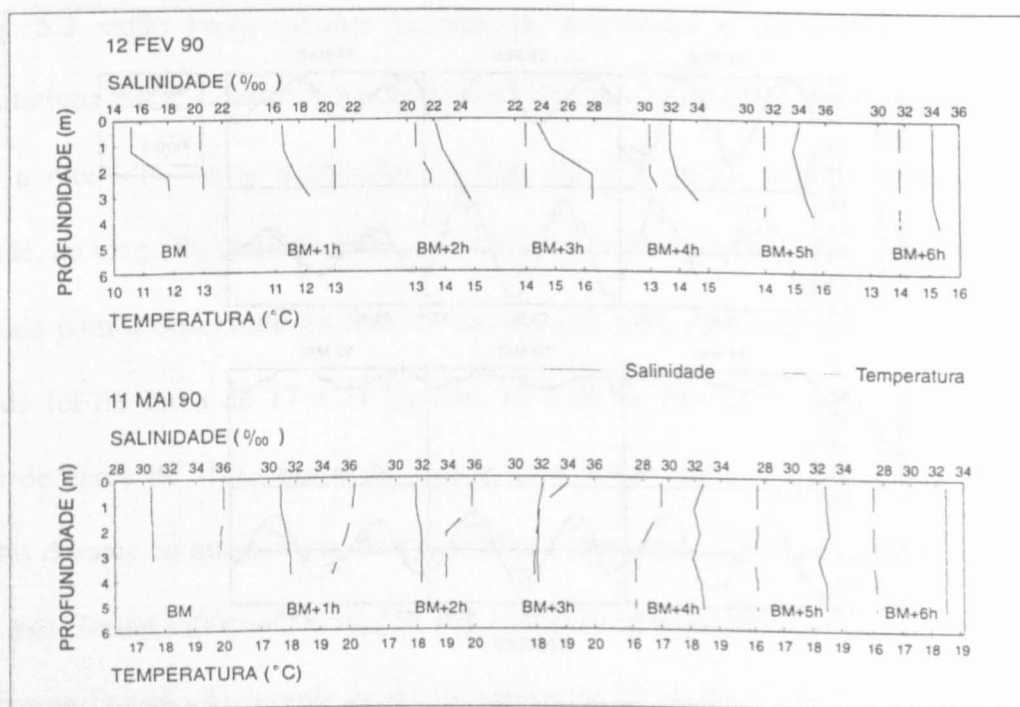


Fig. 5.5. Perfis verticais de salinidade e temperatura obtidos na Estação 2 durante os ciclos de amostragem de 12 de Fevereiro e de 11 de Maio de 1990.

A Estação 1 não foi utilizada durante o período de amostragem de Fevereiro/Março, pelo que não é possível comparar as condições hidrológicas destas duas estações durante o inverno. Em Maio/Junho as Estações 1 e 2 não mostraram diferenças dignas de nota, quer no que respeita às amplitudes de variação da salinidade ao longo do ciclo da maré, quer no que concerne à estratificação da coluna de água. A Estação 1 apresenta, todavia, maiores velocidades da corrente de enchente. Nesta estação a velocidade máxima registada à superfície, durante as marés mortas de 21 de Maio, foi da ordem dos $-0,8 \text{ m s}^{-1}$, superior em valor absoluto à verificada na Estação 2, por exemplo, nas marés mortas de 13 e 19 do mesmo mês (ver Figs. 5.3 e 5.4).

No que respeita à variação vertical dos valores da velocidade da corrente pode-se verificar, através das Figs. 5.6 e 5.7, as quais constituem exemplos representativos das observações feitas na Estação 2, que as velocidades de vazante são quase sempre mais elevadas à superfície, diminuindo progressivamente com a aprofundidade. Embora as velocidades de enchente sejam também, em geral, mais elevadas à superfície, registou-se, neste caso, um maior número de observações em que o valor máximo se situou a uma profundidade de cerca de 3 m (cf. Fig. 5.6). No conjunto das observações as velocidades médias de vazante à superfície foram, quase sempre, superiores às de enchente.

As Figs. 5.8 e 5.9 mostram a variação vertical das velocidades médias, de enchente e vazante, na Estação 2 e a Fig. 5.10 apresenta as curvas velocidade residual-profundidade obtidas na mesma estação, no inverno e na primavera. A profundidade de movimento residual nulo situa-

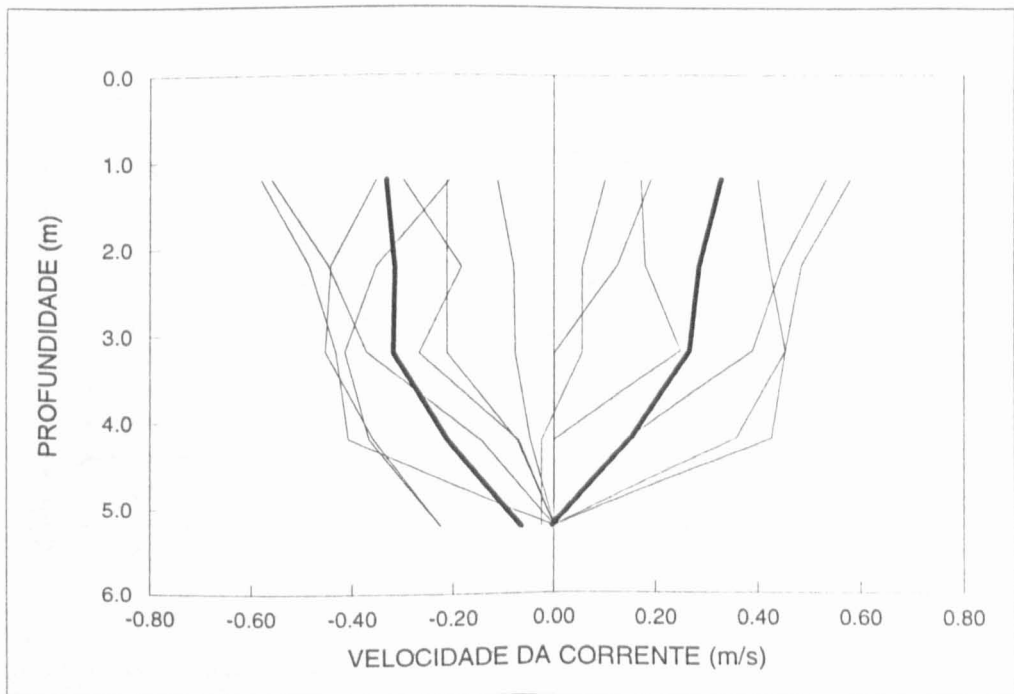


Fig. 5.6. Velocidades da corrente observadas na Estação 2 em 16 de Fevereiro de 1990. Valores positivos referem-se a velocidades de vazante e valores negativos a velocidades de enchente.

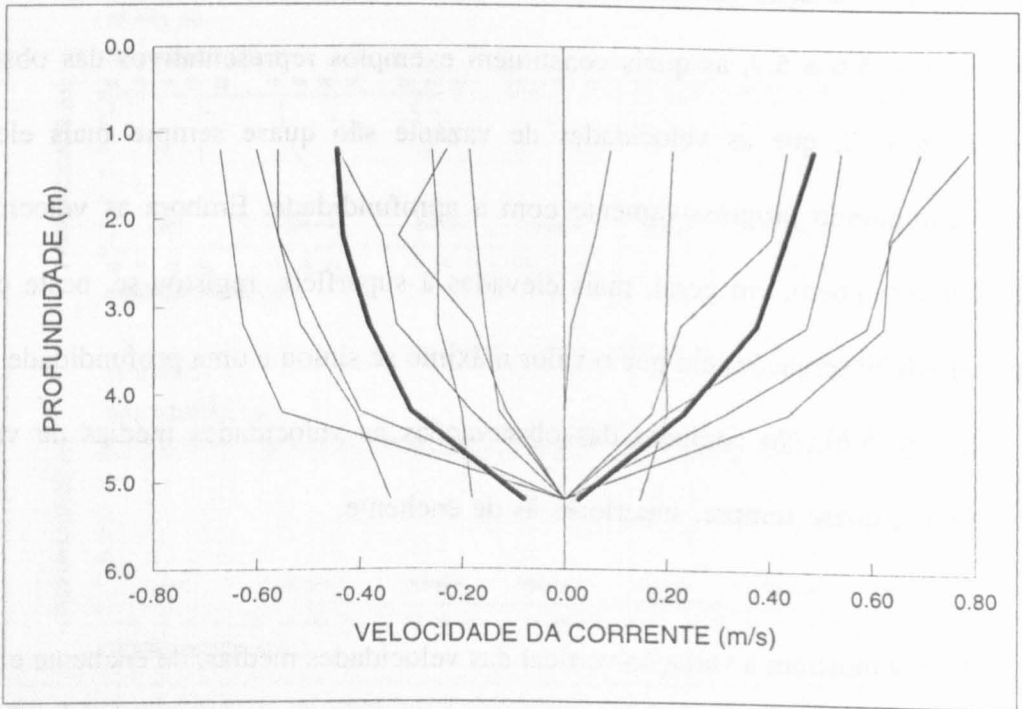


Fig. 5.7. Velocidades da corrente observadas na Estação 2 em 11 de Maio de 1990. Valores positivos referem-se a velocidades de vazante e valores negativos a velocidades de enchente.

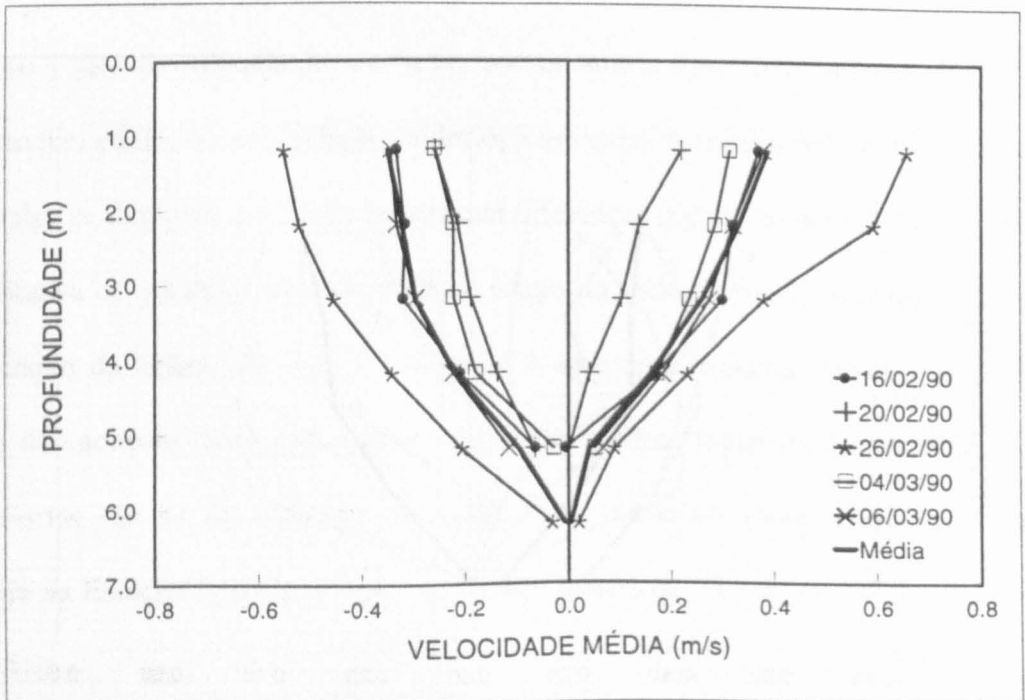


Fig. 5.8. Valores médios das velocidades da corrente de vazante (valores positivos) e de enchente (valores negativos) calculados para as observações feitas em Fevereiro/Março de 1990 na Estação 2.

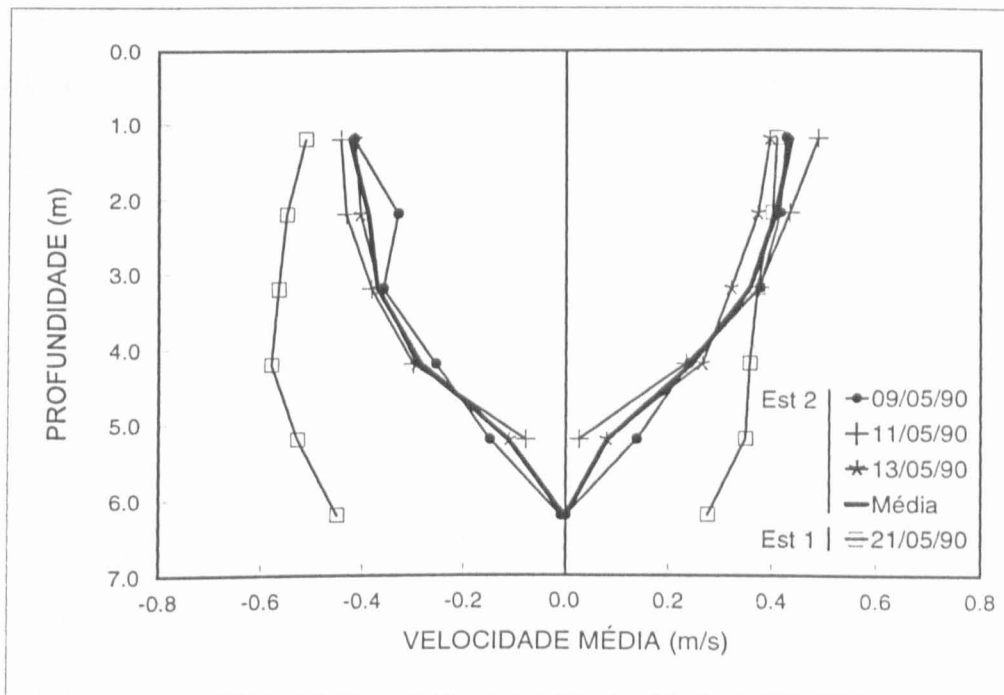


Fig. 5.9. Valores médios das velocidades da corrente de vazante (valores positivos) e de enchente (valores negativos) calculados para as observações feitas em Maio/Junho de 1990 na Estação 2.

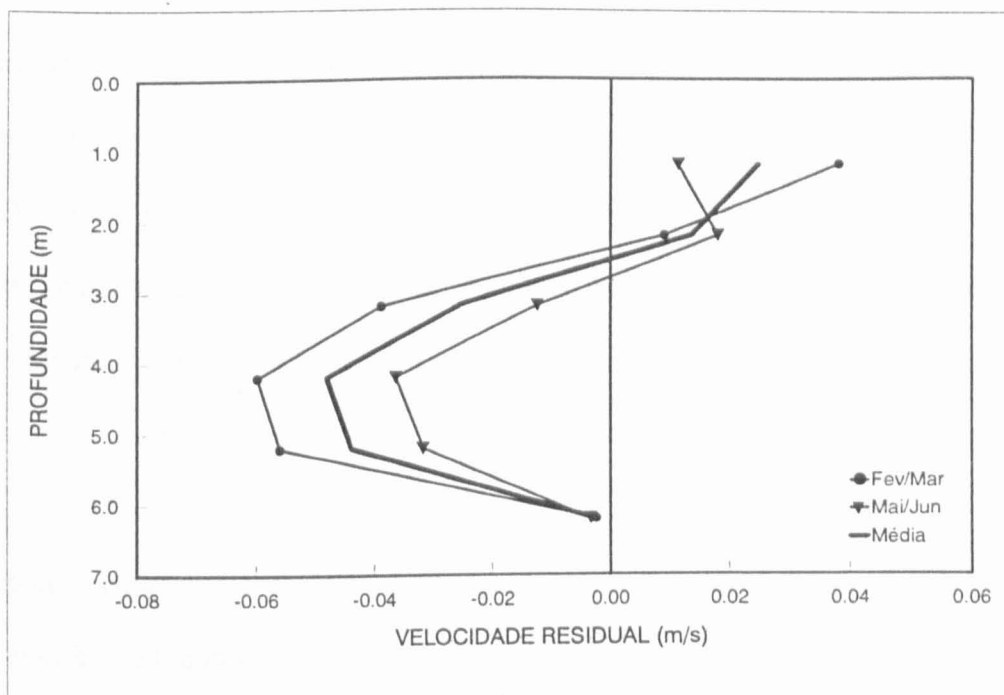


Fig. 5.10. Velocidades residuais calculadas para as observações feitas em Fevereiro/Março e Maio/Junho na Estação 2.

-se em torno dos 2,5 m. Acima deste nível a corrente residual é no sentido jusante e, abaixo, é para montante. Os valores da velocidade residual atingiram o máximo absoluto de $0,06 \text{ m s}^{-1}$, para montante, a uma profundidade de 4,2 m. Embora não tivesse sido possível estimar as velocidades residuais acima de 1,2 m, estas serão, com toda a probabilidade, superiores às verificadas a este nível ($0,01$ a $0,04 \text{ m s}^{-1}$).

5.3.2. *Variação longitudinal da temperatura e da salinidade*

A distribuição longitudinal da temperatura e da salinidade no Canal de Mira está representada nas Figs. 5.11 a 5.14, para os anos de 1991 e 1992 e, respectivamente, em águas mortas e águas vivas. Em ambos os anos, e quer em águas vivas quer em águas mortas, a salinidade do Canal de Mira a jusante da Estação 3 manteve-se quase sempre acima dos 30‰ , com excepção dos meses de Fevereiro, Março e Abril de 1991. Especialmente notória é a queda da salinidade durante o quarto minguante do mês de Março de 1991, altura em que a salinidade na Estação 1 se situou abaixo de 20‰ , enquanto que a Estação 3 se mantinha ainda com valores de cerca de 15‰ , uma semana mais tarde, durante a lua nova. A Estação 5 sofre grande influência de água doce, tendo-se a salinidade mantido abaixo de 5‰ , por vezes mesmo igual a 0‰ , durante todos os meses amostrados em 1991 e 1992, excepto em Julho e Agosto de 1991, alturas em que, ainda assim, não ultrapassou os 10‰ .

Os diagramas temperatura-salinidade mostram, ainda, que a temperatura aumenta para montante nos meses mais quentes. A amplitude das variações longitudinais é muito menor durante o outono e o inverno, podendo mesmo a temperatura diminuir ligeiramente para montante (cf. Novembro de 1991, Fevereiro de 1992).

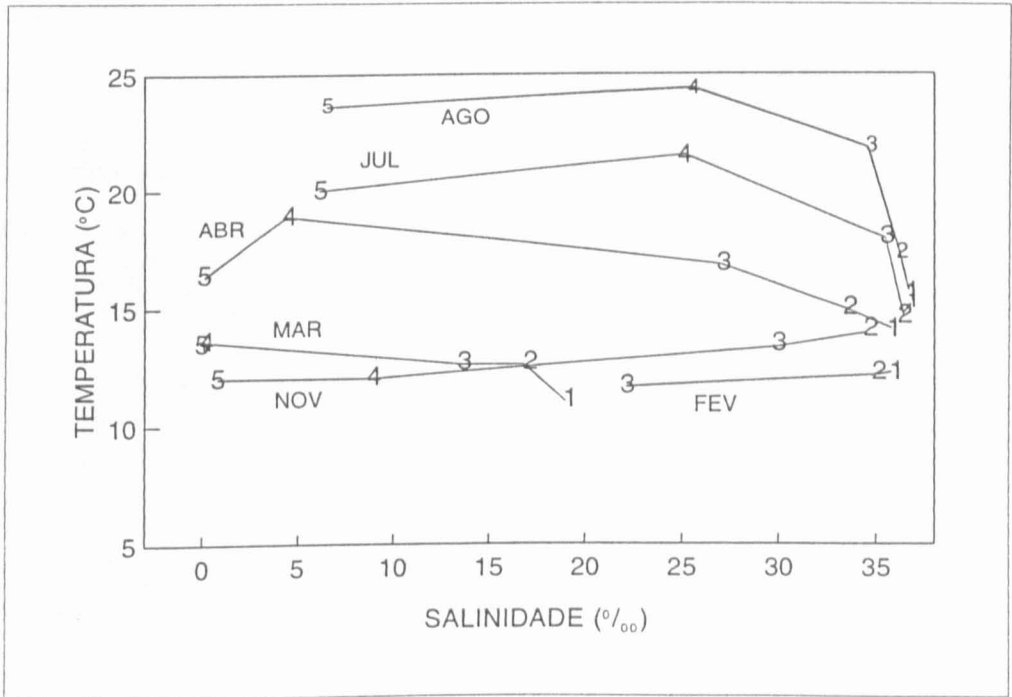


Fig. 5.11. Diagrama temperatura-salinidade para as Estações 1 a 5 em águas mortas, durante o ano de 1991. Os números indicam as estações de amostragem.

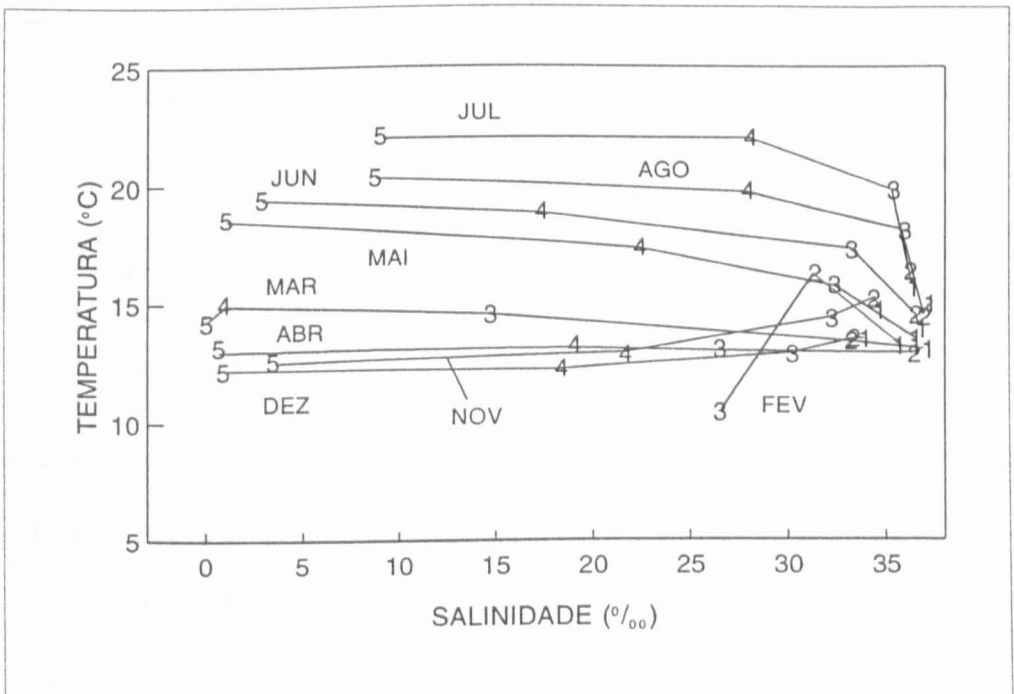


Fig. 5.12. Diagrama temperatura-salinidade para as Estações 1 a 5 em águas vivas, durante o ano de 1991. Os números indicam as estações de amostragem.

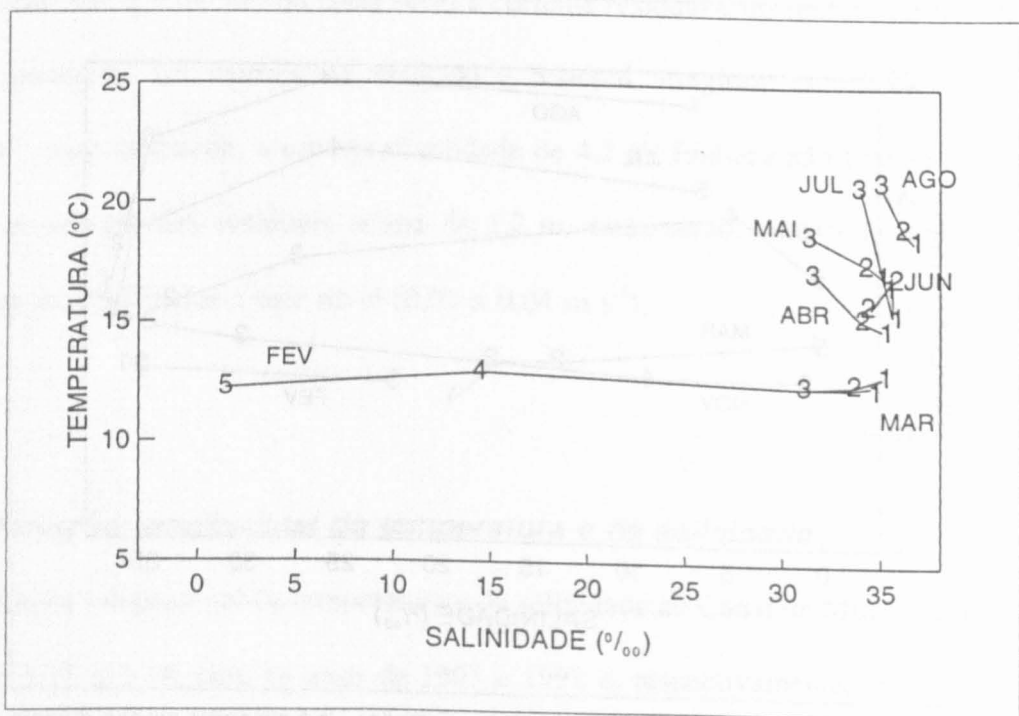


Fig. 5.13. Diagrama temperatura-salinidade para as Estações 1 a 5 em águas mortas, durante o ano de 1992. Os números indicam as estações de amostragem.

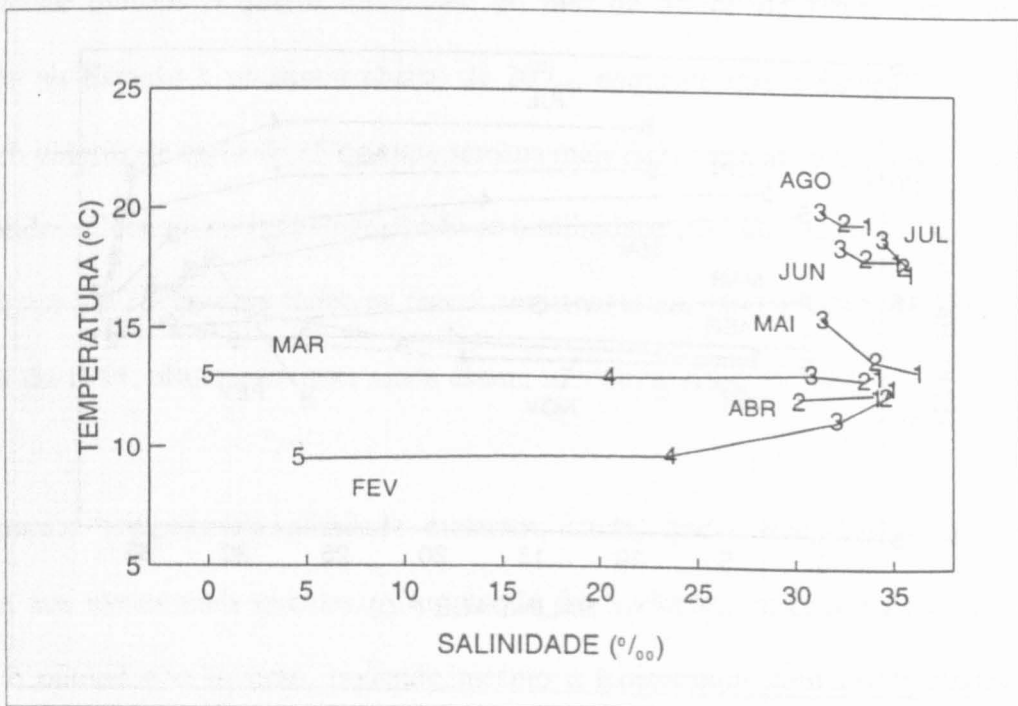


Fig. 5.14. Diagrama temperatura-salinidade para as Estações 1 a 5 em águas vivas, durante o ano de 1992. Os números indicam as estações de amostragem.

5.4. Discussão

As observações feitas durante este estudo abrangeram um número reduzido de estações ao longo do eixo longitudinal do Canal de Mira, não tendo sido consideradas, em nenhum caso, as variações laterais dos parâmetros hidrológicos. Não obstante, podem ser extraídas algumas conclusões acerca das variações longitudinais e verticais destes parâmetros e do tipo de circulação neste canal. Verticalmente, a distribuição da salinidade apresenta diferenças entre as fases de vazante e de enchente: durante a vazante a coluna de água é quase homogénea, o que geralmente não acontece durante a enchente, altura em que a salinidade junto ao fundo pode exceder a da superfície por valores que vão até 5‰.

A distribuição vertical da salinidade e da velocidade da corrente permite classificar o Canal de Mira como um estuário de fluxo em duas camadas com mistura vertical (Bowden 1967). Esta conclusão é suportada pela comparação do caudal médio de água doce que aflui ao canal, durante um ciclo de maré, com o volume do prisma de maré. Segundo Pritchard (1967), um estuário pode ser classificado como de mistura parcial quando a razão entre estes dois valores se situa entre 10 e 100. Silva (1994) dá valores médios do caudal de água doce no Canal de Mira de cerca de $8 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$, o que corresponde a cerca de $0,36 \times 10^6 \text{ m}^3$ em 12,4 h, e um prisma de maré de $8,55 \times 10^6 \text{ m}^3$. O quociente destes dois valores é de cerca de 24.

Em estuários deste tipo, o nível de movimento residual nulo situa-se ligeiramente acima de meia água. Na Estação 2, em que se verificou uma profundidade média de 4,7 m durante o período em questão, determinou-se um nível de movimento residual nulo situado em torno da profundidade de 2,5 m, algo mais fundo do que seria de esperar. As características da circulação num estuário dependem de factores que variam no espaço, tais como a posição da estação de observação em relação aos eixos longitudinal e transversal do estuário e a

topografia do fundo, e de factores que variam no tempo, tais como o vento e as descargas de água doce. O perfil vertical da velocidade residual, calculado para a Estação 2, corresponde apenas a um ponto do espaço e, se bem que tenham sido utilizadas observações feitas ao longo de oito ciclos de maré em duas estações do ano, este conjunto de dados pode não ser suficiente para integrar as escalas de variação temporal relevantes (Pritchard 1952, 1967, Bowden 1967, Park e James 1990). As velocidades residuais calculadas deverão, pois, ser consideradas apenas indicativas do tipo provável de circulação na Estação 2, de modo a se poder estabelecer a significância da distribuição vertical das larvas de *Carcinus maenas* para o seu transporte.

As variações longitudinais observadas permitem reconhecer a existência do gradiente longitudinal de salinidades, típico dos estuários positivos. Este gradiente varia sazonalmente em função da precipitação (Moreira *et al.* 1993). As variações de salinidade ao longo do ciclo de maré são importantes na parte baixa do estuário, tendo-se observado amplitudes de variação que podem atingir os 17⁰/₀₀ durante o inverno.

As variações de temperatura no Canal de Mira, quer verticais quer longitudinais, apresentaram um padrão sazonal já descrito anteriormente (Moreira *et al.* 1993), relacionado com a diferença de temperaturas entre a massa de água do mar e a massa de água dentro do canal: nos meses quentes a temperatura aumenta para montante e diminui com a profundidade, observando-se uma variação inversa nos meses frios.

6. Calibração dos engenhos de amostragem de plâncton

6.1. Introdução

Durante a realização deste trabalho foram utilizadas duas metodologias básicas para a colheita de amostras de plâncton: redes de plâncton e bomba. Estes dois métodos apresentam vantagens e inconvenientes (Aron 1966). A amostragem com redes possibilita a filtração de grandes volumes de água, permitindo integrar as escalas espaciais às quais se manifesta a distribuição contagiosa que os organismos planctônicos geralmente apresentam (Frontier 1973). A amostragem de grandes volumes de água aumenta também a probabilidade de captura das formas mais raras. A utilização de redes de plâncton, contudo, dificulta a amostragem de estratos discretos ao longo da coluna de água. A colmatação das redes, com a consequente perda de eficiência de filtragem, pode também constituir um problema importante. Estas duas últimas dificuldades podem ser resolvidas pela utilização de uma bomba. Com este tipo de aparelhos, a profundidade da entrada da mangueira de sucção pode ser controlada com precisão, possibilitando uma maior resolução na análise da coluna de água. Se o desenho do equipamento de filtragem for adequado, a colmatação pode ser completamente evitada. Estas vantagens são particularmente importantes nos estuários dada, por um lado, a sua baixa profundidade média e a amplitude dos movimentos verticais que muitos planctontes exibem e, por outro, as grandes quantidades de materiais em suspensão. Os volumes de água amostrados por uma bomba, por unidade de tempo, são geralmente muito menores do que os amostrados pelas redes mas, por outro lado, podem ser medidos com maior precisão.

Se bem que alguns trabalhos sugiram a necessidade de se filtrarem grandes volumes de água, de modo a evitar diferenças entre amostras que possam ser devidas exclusivamente a uma distribuição contagiosa (Frontier 1973), esta prática apresenta alguns inconvenientes. Com efeito, um aumento do volume das colheitas provoca um aumento da variância estimada da concentração, relativamente à média (Frontier 1973), o que, do ponto de vista estatístico, é inconveniente. Este problema pode ser torneado pela colheita de um grande número de amostras (leia-se unidades de amostragem) pequenas. Com efeito, qualquer manual de introdução à estatística mostra que, para um dado esforço de amostragem, é preferível colher um grande número de pequenas unidades de amostragem do que efectuar poucas colheitas grandes. Desta forma consegue-se uma redução do erro estatístico na determinação das abundâncias médias, nos casos em que os organismos apresentam distribuição contagiosa (ver, por exemplo, Sokal e Rohlf 1969 e Elliot 1977).

Neste capítulo procederemos à descrição da bomba e das redes de plâncton utilizadas e apresentaremos os resultados de um ensaio de intercalibração.

6.2. Métodos

6.2.1. Bomba

A bomba utilizada era do tipo centrífugo, operada por um motor a gasolina e capaz de um débito máximo de *ca.* $0,5 \text{ m}^3 \text{ min}^{-1}$, tendo sido exclusivamente utilizada para a colheita de amostras de plâncton em ponto fixo (pontos 8.1., 8.2., 10.1. e 10.2.). A mangueira de sucção (Fig. 6.1), de 2 polegadas de diâmetro, estava dotada de um "chupador" desenhado de tal modo que o influxo de água se fizesse no sentido horizontal, permitindo, assim, uma maior separação das camadas de água amostradas ao longo da coluna de água. O chupador era preso

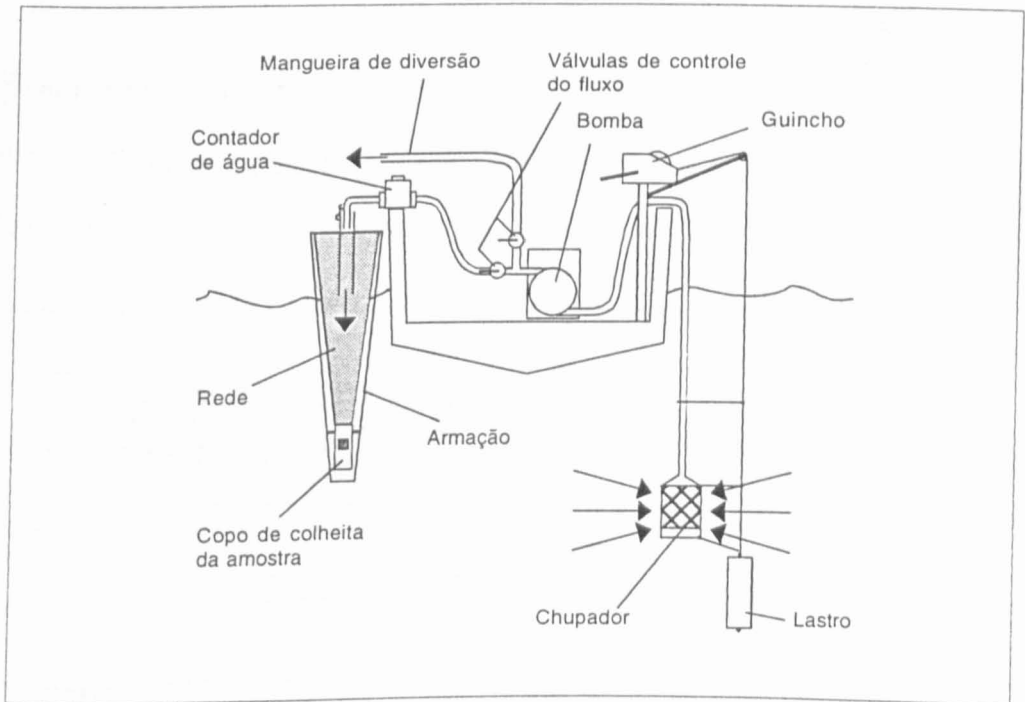


Fig. 6.1. Representação esquemática do equipamento de amostragem de plâncton por motobomba.

a um cabo de aço de 3 mm, operado por um pequeno guincho manual, com um lastro de 30 kg. Todo o conjunto podia assim ser deslocado ao longo da coluna de água e posicionado, em profundidade, com uma precisão de cerca de 0,1 m. Um contador de água de 50 mm, colocado na mangueira de saída, permitia a medição do volume de água filtrado em cada amostra. A água era passada por uma rede de 500 µm, montada numa armação desenhada por forma a poder ser colocada dentro de água e presa à amurada de uma pequena embarcação de fibra de vidro, mantendo-se a boca acima do nível da água. Este desenho da rede evita que as larvas sejam atiradas sob pressão contra a rede, minimizando-se assim os danos físicos e as percas de material.

6.2.2. Redes de plâncton

Utilizaram-se neste trabalho três tipos de rede para a colheita de plâncton que, por comodidade, designaremos por rede de neuston, rede de plâncton e trenó.

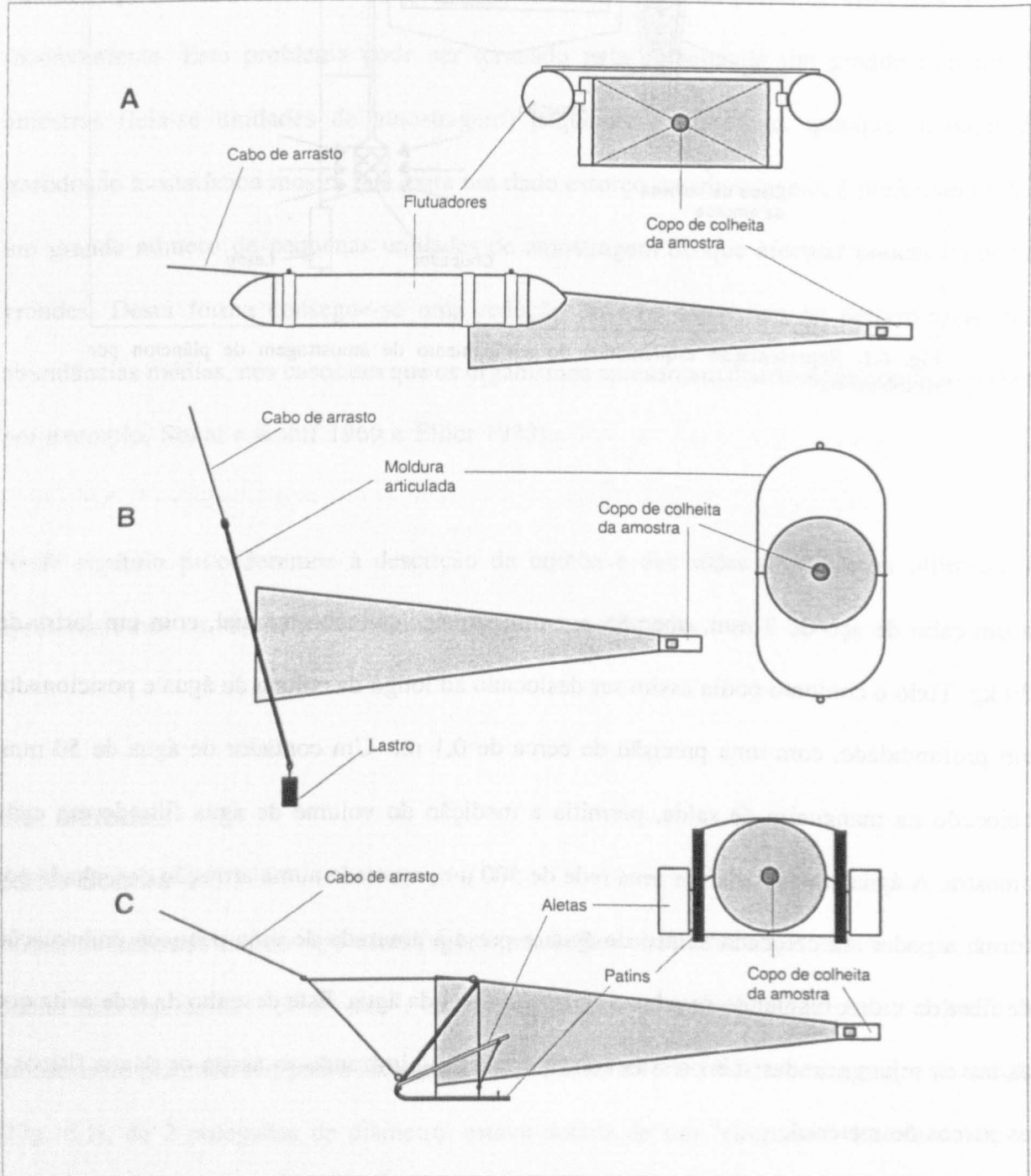


Fig. 6.2. Representação esquemática (vistas frontal e lateral) das redes de neuston (A), plâncton (B) e da rede montada num trenó (C). A escala é aproximada.

A rede de neuston (Fig. 6.2 A), suportada por dois flutuadores de polietileno com cúpulas terminais em fibra de vidro, tinha uma boca com 0,60 m de largura e 0,30 m de altura e um comprimento de 2 m. A profundidade a que a rede era arrastada podia ser regulada e foi ajustada de tal modo que a parte imersa era, em média, de 0,20 m. Esta rede era arrastada a uma distância de 20 m da embarcação, tentando-se, sempre que possível, mantê-la fora da esteira. A rede de plâncton consistia numa vulgar rede cónica com 0,40 m de diâmetro na boca e 2 m de comprimento, com a diferença de que não era arrastada por meio de um pé-de-galo, mas sim montada numa moldura com a qual era articulada pela boca (Fig. 6.3 B). Da parte superior desta moldura partia o cabo de arrasto e, na sua parte inferior, podia ser montado um lastro, geralmente de 10 kg. Deste modo a rede podia ser arrastada a partir do bordo da embarcação, de maneira a que o ângulo do cabo com a vertical nunca fosse superior a 50° , o que permitia, simultaneamente, uma maior precisão na regulação da profundidade do arrasto e a ausência de partes do dispositivo que interferissem na massa de água amostrada. O trenó consistia numa rede com as mesmas dimensões que a rede de plâncton, mas montada sobre patins, de tal modo que, durante o arrasto, a distância do centro da boca ao fundo era de 0,30 m (Fig. 6.4 C). A armação era dotada de uma aleta em cada lado, as quais actuavam como depressores do cabo e cujo ângulo de ataque podia ser regulado.

As três redes foram utilizadas no estudo dos padrões de emissão larvar e de reinvasão do estuário durante a primavera (pontos 8.3. e 10.3. respectivamente). No estudo da distribuição espacio-temporal do primeiro zoé e do megalopa no Canal de Mira foi utilizada, somente, a rede de plâncton (pontos 8.4. e 10.4.).

6.2.3. Ensaio de calibração

O ensaio de calibração decorreu no dia 23 de Junho de 1992, na Estação 1 (Fig. 5.1). Foram colhidas simultaneamente duas séries de amostras, com o auxílio de duas embarcações, ao longo de um período de 21 h. Numa das séries as amostras foram colhidas de duas em duas horas, com a bomba, a 0,2 m de profundidade, a meio da coluna de água e a 0,5 m acima do fundo, numa sucessão rápida. Durante a colheita destas amostras a embarcação estava amarrada a uma bóia situada na Estação 1. Na outra série as amostras foram colhidas com as redes de neuston, de plâncton e o trenó. Nesta série, a embarcação descrevia um percurso ao longo de uma linha imaginária situada entre a bóia de amarração e a margem direita, paralela a esta margem, sobre a zona mais funda do canal. Lateralmente, a distância mínima que separava o percurso seguido pela embarcação que arrastava as redes, em relação ao ponto em que foram colhidas as amostras com a bomba, era de 10 a 15 m. A localização do ponto de amostragem com a bomba, a qual decorre com o barco fundeado, foi determinada pela necessidade de não interferir com o tráfego de embarcações, que se faz pela zona mais funda do canal.

A duração de cada colheita, independentemente do tipo de amostrador e da profundidade, foi de 5 min. Os volumes médios filtrados por amostra foram, no caso da bomba, de $1,92 \text{ m}^3$ e, no caso das redes, de $40,24 \text{ m}^3$. A rede de plâncton e o trenó não dispunham de qualquer dispositivo de controle da abertura, sendo portanto baixadas e içadas abertas. Este procedimento introduz uma contaminação das amostras, que se pretendem colhidas a uma dada profundidade, pela massa de água que se situa acima dessa profundidade. O volume filtrado durante a descida e subida das redes foi inferior, em ambos os casos, a 5% do volume total filtrado, não tendo sido introduzida qualquer correcção nas concentrações estimadas. A colheita das amostras correspondentes, das duas séries (cada profundidade amostrada em cada

momento de amostragem), foi iniciada e terminada com diferenças temporais que não excediam os 20 s. Em cada série colheram-se, portanto, 33 amostras (11 momentos de colheita \times 3 profundidades). Uma avaria que inutilizou totalmente a bomba, ao fim de 21 h de trabalho, impediu a colheita de maior número de amostras.

Os volumes filtrados foram medidos, no caso da bomba, com o contador de água e, no caso das redes, com fluxómetros General Oceanics modelo 2030 montados na boca de cada uma. Estes fluxómetros foram posteriormente sujeitos a um ensaio de calibração, tendo-se verificado que o erro absoluto cometido por cada um deles era inferior a 2%. Dada a pequena magnitude do erro os volumes filtrados não foram corrigidos. A estimativa do volume filtrado pelas redes foi feita da forma usual admitindo-se, para o caso da rede de neuston, que à parte imersa da boca correspondia uma área igual, em média, a 0,20 m \times 0,60 m.

As amostras foram fixadas com formol a 4% imediatamente após a colheita. Os estágios larvares de *Carcinus maenas* foram identificados com o auxílio das descrições contidas em Rice e Ingle (1975) e enumerados na totalidade de cada amostra. As concentrações das larvas foram expressas em número de indivíduos por m³ e os valores obtidos foram logaritmizados antes de terem sido submetidos a análise estatística.

6.3. Resultados

As concentrações do primeiro zoé e do megalopa de *Carcinus maenas* medidas pelos diferentes engenhos de amostragem estão representadas nas Figs. 6.3 a 6.8. Apenas se registou a ocorrência de 7 megalopas na totalidade das amostras. Este número é demasiado pequeno para que um tratamento estatístico seja de qualquer utilidade. Note-se, no entanto, que a

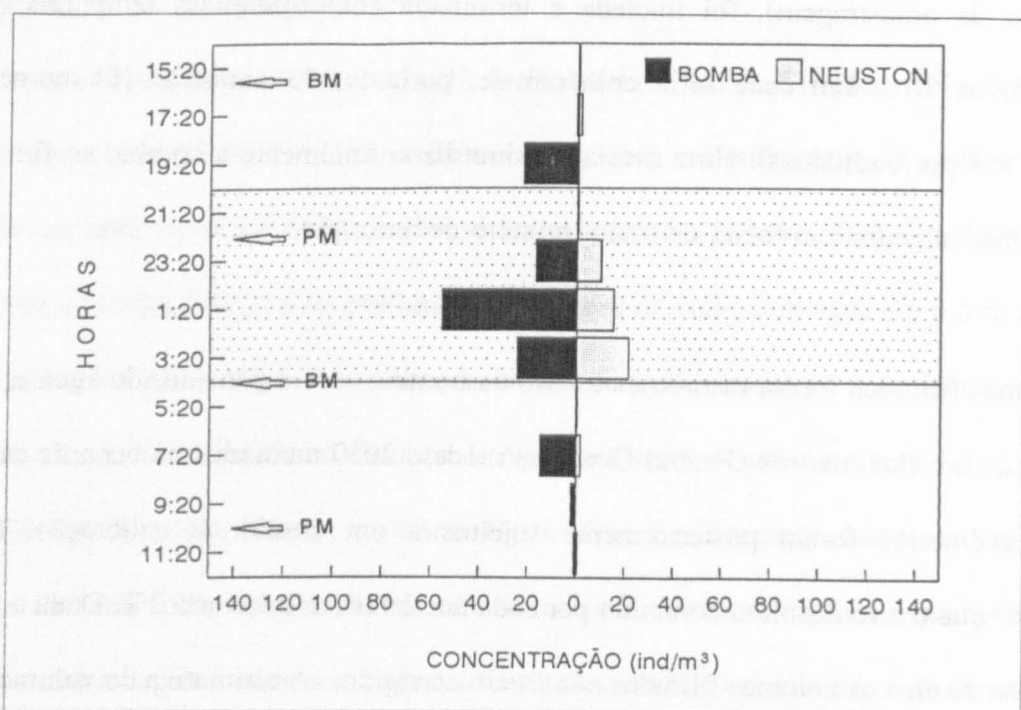


Fig. 6.3. *Carcinus maenas*. Concentrações do primeiro zoé medidas à superfície pela bomba e pela rede de neuston. A área sombreada corresponde ao período entre o ocaso e o nascimento do sol. PM= preia-mar; BM= baixa-mar.

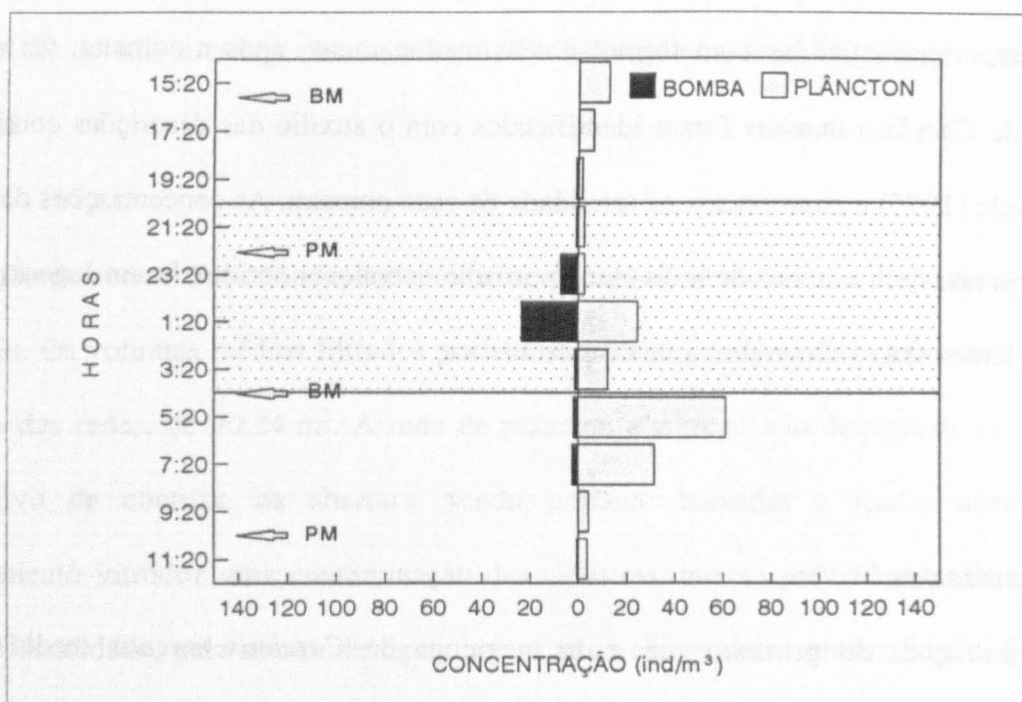


Fig. 6.4. *Carcinus maenas*. Concentrações do primeiro zoé medidas meia água pela bomba e pela rede de plâncton. A área sombreada corresponde ao período entre o ocaso e o nascimento do sol. PM= preia-mar; BM= baixa-mar.

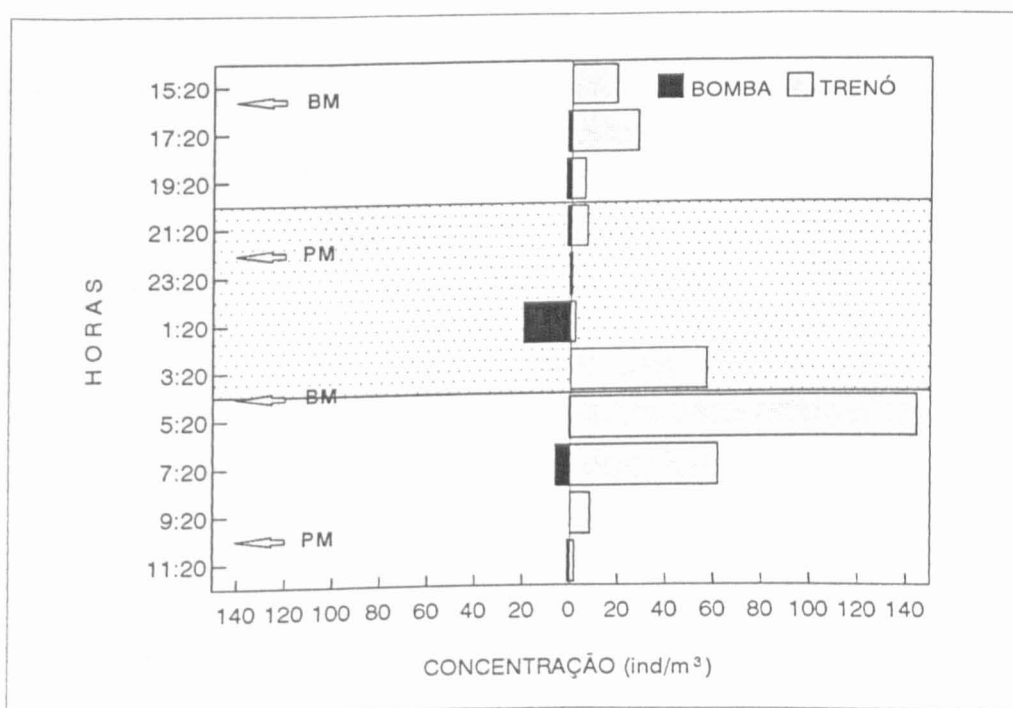


Fig. 6.5. *Carcinus maenas*. Concentrações do primeiro zoé medidas acima do fundo pela bomba e pelo trenó. A área sombreada corresponde ao período entre o ocaso e o nascimento do sol. PM= preia-mar; BM= baixa-mar.

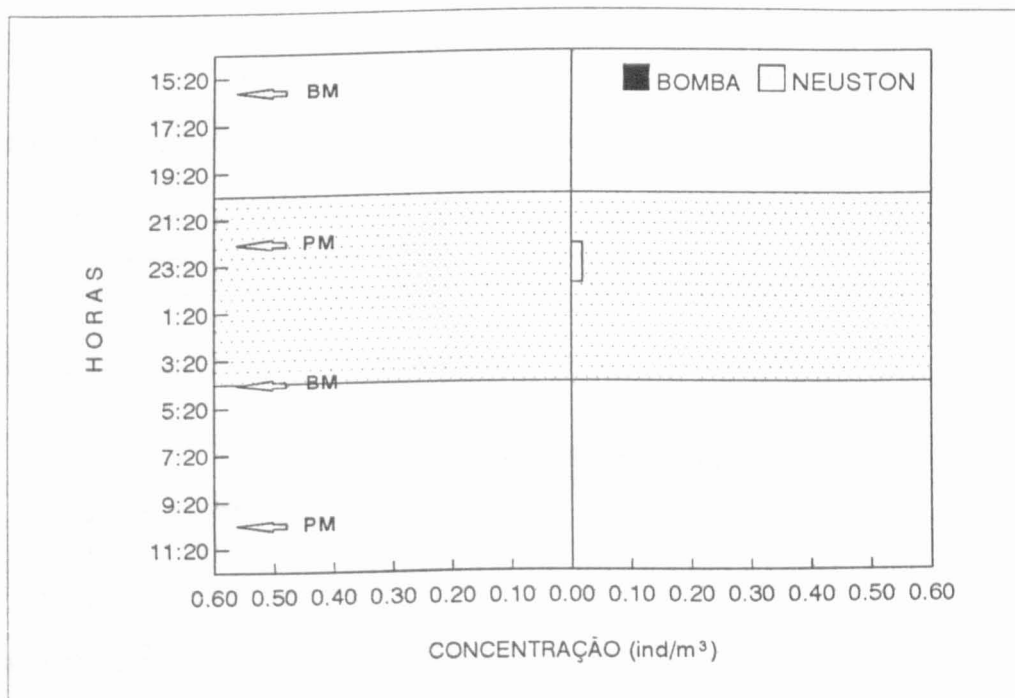


Fig. 6.6. *Carcinus maenas*. Concentrações do megalopa medidas à superfície pela bomba e pela rede de neuston. A área sombreada corresponde ao período entre o ocaso e o nascimento do sol. PM= preia-mar; BM= baixa-mar.

6. Calibração dos engenhos de amostragem

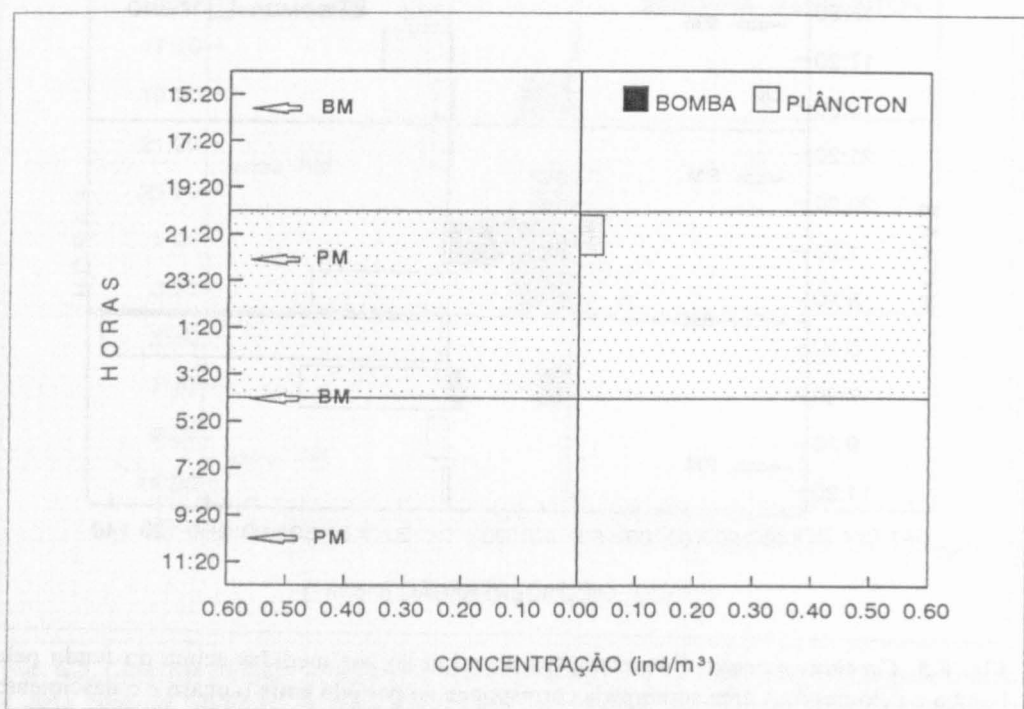


Fig. 6.7. *Carcinus maenas*. Concentrações do megalopa medidas a meia água pela bomba e pela rede de plâncton. A área sombreada corresponde ao período entre o ocaso e o nascimento do sol. PM= preia-mar; BM= baixa-mar.

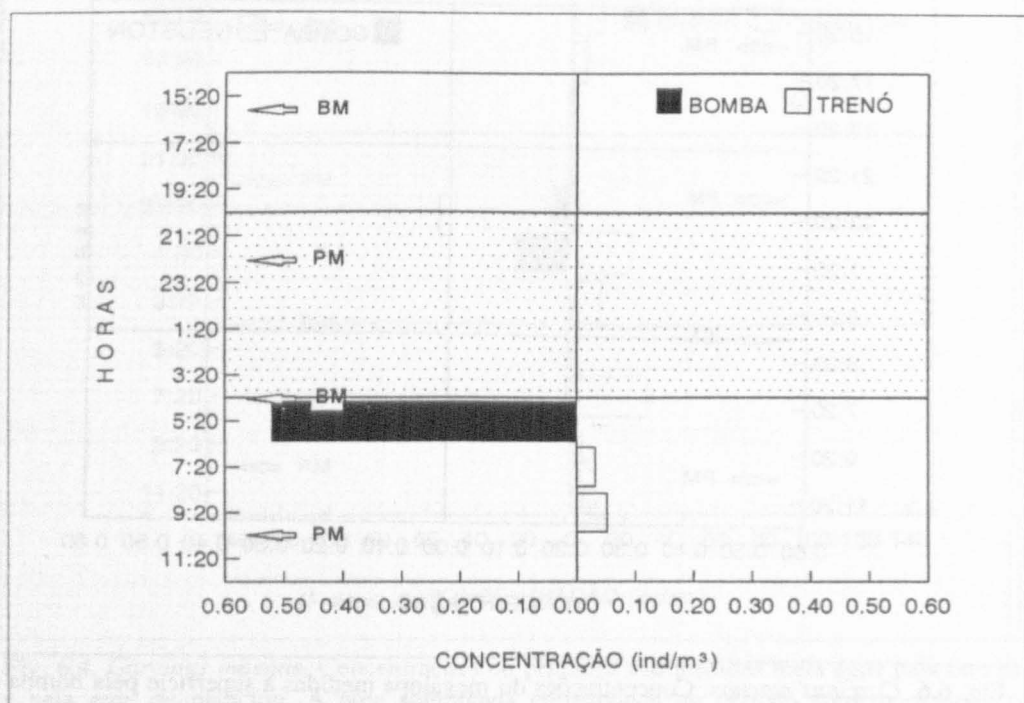


Fig. 6.8. *Carcinus maenas*. Concentrações do megalopa medidas acima do fundo pela bomba e pelo trenó. A área sombreada corresponde ao período entre o ocaso e o nascimento do sol. PM= preia-mar; BM= baixa-mar.

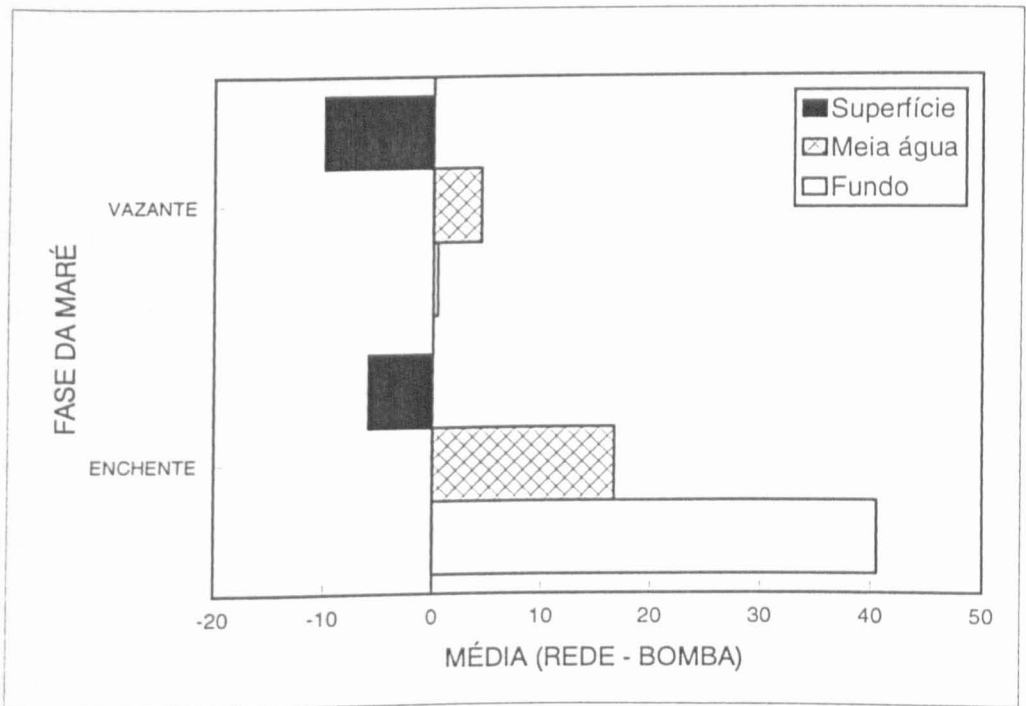


Fig. 6.9. Médias das diferenças de concentração entre cada par de amostras rede:bomba, agrupadas por fase da maré e profundidade. Valores negativos da diferença indicam que a concentração medida pela bomba é superior à concentração medida pela rede.

maioria dos megalopas foi colhida pelas redes. Apenas um megalopa foi colhido pela bomba, na colheita feita acima do fundo (Fig. 6.8). Dado o pequeno volume filtrado pela bomba a concentração estimada é muito elevada. A análise que se segue apenas respeitará, portanto, à comparação entre as eficiências dos amostradores na captura do primeiro zoé de *C. maenas*.

As Figs. 6.3 a 6.5 mostram que as redes parecem colher cada vez mais zoés, durante a enchente, à medida que a profundidade aumenta, mas não durante a vazante. As maiores diferenças verificaram-se acima do fundo, em torno da baixa-mar. Durante os estudos dos padrões de emissão larvar realizados na primavera e verão de 1992 (vide ponto 8.3., Fig. 8.14), em que se utilizaram as redes de plâncton na Estação 1, já se tinham detectado valores

muito elevados da concentração do primeiro zoé acima do fundo, durante a primeira colheita de algumas enchentes. Todavia, as colheitas efectuadas com a bomba, na mesma estação (ponto 8.1., Figs. 8.2), não detectaram estes máximos de abundância.

A Fig. 6.9. mostra as médias das diferenças das concentrações, obtidas para cada par de amostras simultâneas (rede vs bomba), agrupadas por profundidade e por fase da maré. Antes de se prosseguir a análise, é necessário assumir o pressuposto de que a eficiência de cada amostrador não varia com a fase da maré e, portanto, que as eficiências relativas entre a bomba e as redes também não variam com a fase da maré. Nestas condições, as diferenças entre as concentrações deveriam, a cada profundidade, ser idênticas nas duas fases da maré, embora se possa admitir que haja diferenças verticais, pois é possível que a eficiência de amostragem das três redes em relação à bomba não seja a mesma. O que a Fig. 6.9 mostra, no entanto, é um aumento da concentração medida pelas redes durante a enchente, com a profundidade de colheita, muito mais acentuado do que durante a vazante. Um teste *t* para amostras emparelhadas (Sokal e Rohlf 1969) mostra que, durante a enchente, as redes colhem significativamente mais zoés do que a bomba ($P < 0,05$), mas não durante a vazante ($P > 0,40$). Ora, à luz dos pressupostos enunciados, esta conclusão é absurda, e só pode ser resolvida aceitando que as populações estatísticas que são amostradas pelos dois amostradores, durante a enchente, são diferentes. Como veremos abaixo, existem razões para admitir que as massas de água amostradas pela bomba e pelas redes na Estação 1, durante a enchente, não são as mesmas.

Limitando a análise às amostras colhidas durante a vazante, as concentrações do zoé I foram submetidas a uma análise de variância (ANOVA) de 3ª ordem, para se avaliar a significância dos efeitos da profundidade de colheita (superfície, meia água e fundo), do tipo de amostrador

(bomba e redes) e da fase do dia (noite e dia) (Fig. 6.10, Tabela 6.1). Dos efeitos principais apenas o da fase do dia é significativo. Nenhuma das interações é significativa. Estes resul-

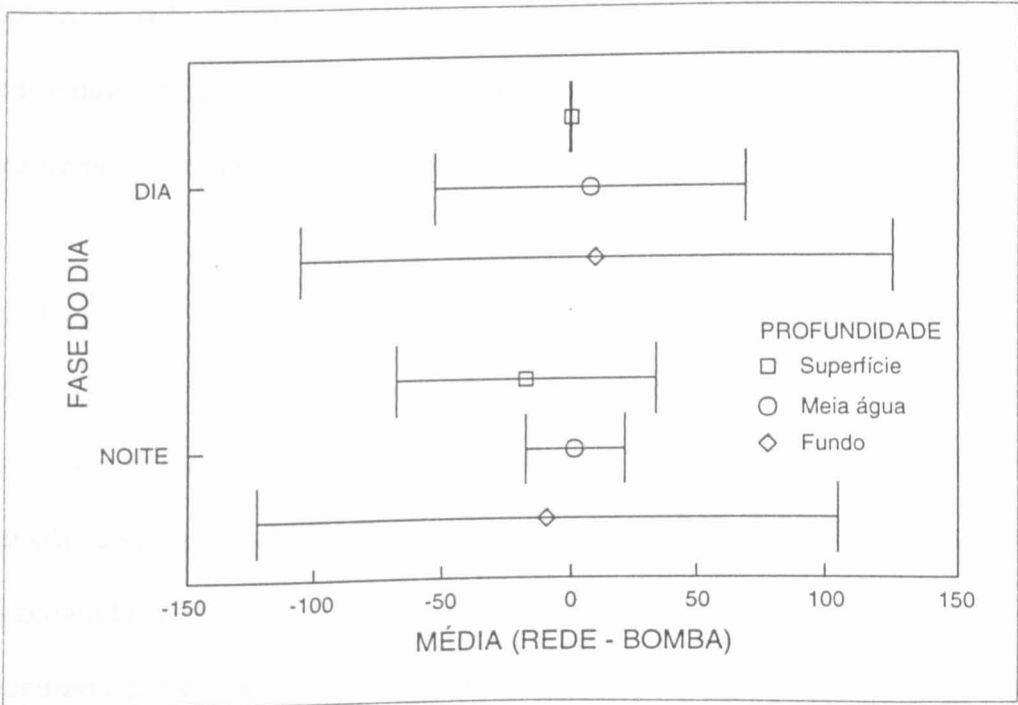


Fig. 6.10. Médias das diferenças de concentração entre cada par de amostras rede/bomba colhidas durante a vazante, agrupadas por fase do dia e profundidade. Valores negativos da diferença indicam que a concentração medida pela bomba é superior à concentração medida pela rede. Barras horizontais indicam os limites de confiança ao nível de 95%.

Tabela 6.1. ANOVA de terceira ordem da concentração do primeiro zoé *Carcinus maenas* em função da profundidade, do tipo de amostrador e da fase do dia. gl: graus de liberdade; SQ: soma dos quadrados; QM: quadrado médio; F_s : valor do teste F; P: valor de probabilidade.

| Fonte de variação | gl | SQ | QM | F_s | P |
|-------------------------------------|----|-------|-------|--------|--------------------|
| Profundidade | 2 | 3,431 | 0,027 | 3,946 | $P > 0,75$ |
| Tipo | 1 | 0,460 | 0,460 | 2,117 | $P > 0,10$ |
| Fase do dia | 1 | 2,818 | 2,818 | 12,966 | $0,01 > P > 0,001$ |
| Profundidade vs tipo | 2 | 0,395 | 0,197 | 0,909 | $P > 0,25$ |
| Profundidade vs fase do dia | 2 | 1,104 | 0,552 | 2,540 | $P > 0,10$ |
| Tipo vs fase do dia | 1 | 0,591 | 0,591 | 2,717 | $P > 0,10$ |
| Profundidade vs tipo vs fase do dia | 2 | 0,030 | 0,015 | 0,070 | $P > 0,90$ |
| TOTAL | 28 | 9,239 | 0,330 | | |

tados indicam que todos os amostradores colhem mais larvas de noite do que de dia. A ausência de interacção significativa entre a profundidade e o tipo de amostrador implica que não existem razões para admitir que as eficiências das três redes, em relação à bomba, sejam diferentes. Por outras palavras, as três redes apresentam a mesma eficiência. Além disso também não se detectou uma interacção significativa entre o tipo de amostrador e a fase do dia, o que significa que as eficiências relativas entre a bomba e as redes não variam com a fase do dia.

6.4. Discussão

Raramente é possível determinar a eficiência de um amostrador, dado que não existe um "amostrador absoluto" que possa, garantidamente, colher todos os indivíduos de um dado *taxon* existentes numa dada área ou volume. Geralmente, o melhor que se consegue é dizer que, para um dado problema de amostragem, o amostrador X parece fazer um melhor trabalho do que o amostrador Y. Isto é, na maior parte dos casos apenas podemos avaliar os desempenhos relativos de dois (ou mais) engenhos de amostragem.

Existem alguns registos, na literatura, sobre a eficiência comparada de bombas e redes de plâncton (por exemplo Aron 1958, Rey *et al.* 1987, Brander e Thompson 1989). Os resultados dependem do grupo taxonómico considerado e do momento, em relação ao ciclo diário, em que as amostragens são feitas. De um modo geral, para organismos pequenos, portanto com baixa capacidade de locomoção, os dois métodos produzem resultados semelhantes durante o dia. Aron (1958) indica que os organismos móveis, excepto os copépodes, são colhidos em igual quantidade pelos dois tipos de amostrador, enquanto que a bomba é mais eficiente do que a rede a capturar copépodes. Para larvas de peixe, a bomba geralmente produz estimativas

mais baixas das concentrações, sobretudo de noite e para as larvas maiores (Brander e Thompson 1989). Este efeito é a provável consequência de duas causas diferentes: i) os organismos apresentam uma maior capacidade de evitar o equipamento de amostragem, durante o dia, porque detectam visualmente a sua aproximação ou porque estão mais activos durante este período e/ou, ii) as larvas maiores (> 10 mm de comprimento) têm uma maior capacidade de locomoção e podem escapar com maior facilidade.

Para se obter uma estimativa quantitativa dos espécimes que conseguem escapar ao equipamento de amostragem, seria necessário estudar o comportamento das formas planctónicas, em termos de velocidade de escape e limiares de resposta em relação aos campos de pressão, de aceleração e às vibrações que os planctontes experimentam com o aproximar da rede ou da entrada da mangueira de sucção. Este estudo, tanto quanto sabemos, nunca foi tentado. A comparação das eficiências em períodos diários diferentes também - à excepção do estudo de Brander e Thompson (1989) - não tem sido estudada com frequência. Para além disso, os tipos de bombas que têm sido utilizados e a sua capacidade é muito variável, pelo que cada configuração da bomba apresentará, provavelmente, problemas específicos que dificultam a comparação entre as eficiências descritas na literatura.

O ensaio de calibração efectuado assumiu o pressuposto de que a eficiência de cada amostrador não varia com a fase da maré e, portanto, que as eficiências relativas entre a bomba e as redes também não variam com a fase da maré. Assumir o contrário significaria, na verdade, deitar por terra toda a ecologia do plâncton estuarino! Os dados recolhidos mostram uma concentração muito elevada medida no início da enchente, junto ao fundo, pelo trenó e, até certo ponto, pela rede de plâncton, mas não durante a vazante. Esta observação está em contradição com o pressuposto assumido. Estes máximos de abundância tinham já

sido detectados aquando do estudo dos padrões de emissão durante a primavera e o verão, cujas amostragens foram efectuadas com as redes. As amostragens com a bomba na Estação 1 nunca detectaram estes picos. Tais discrepâncias constituíram, aliás, um dos principais motivos que nos levou ao presente ensaio de calibração. Duas explicações podem ser encaradas: i) existe uma relação não linear entre a concentração de larvas e a eficiência de um dos amostradores (ou dos dois, mas neste caso operando em sentido inverso), de tal modo que uma maior concentração, por exemplo, na enchente seria registada de modo diferente pelos dois tipos de amostrador; ii) as massas de água que estão a ser amostradas pelos dois tipos de amostrador na Estação 1, durante a enchente, não são as mesmas.

A primeira explicação não parece ser a correcta. Com efeito, a análise da Fig. 6.5 mostra que no par de amostras em que maior número de zoés I foi colhido pelo trenó, às 5:00, enquanto que a rede registou uma concentração de 144 ind m^{-3} , a bomba registou, exactamente no mesmo momento, apenas $0,5 \text{ ind m}^{-3}$, ou seja 288 vezes menos. Não parece possível que uma diferença tão dramática possa ser atribuída a uma relação entre a concentração e a eficiência dos amostradores.

Os máximos de abundância registados pelas redes na porção inferior da coluna de água podem, contudo, resultar do facto de redes e bomba estarem a amostrar diferentes massas de água durante a enchente, pelo menos no que respeita à distribuição dos zoés de *Carcinus maenas*. As colheitas efectuadas com as redes, quer durante o ensaio de calibração, quer durante os estudos dos pontos 8.4. e 8.10., foram realizadas sobre a zona mais funda do canal, enquanto que as colheitas com a bomba foram efectuadas sobre o talude (ver Fig. 2.2), num ponto cuja profundidade é menor do que profundidade da zona mais funda em cerca de 1 m. Silva (1994) indica que a inversão da corrente de vazante no Canal de Mira ocorre cerca de

1,1 h mais cedo do que a inversão da corrente de vazante no Canal de Ovar. Esta diferença provoca um acumular da água descarregada pelo Canal de Ovar, no fim da vazante, no Canal Principal de Navegação, a qual é depois distribuída pelos restantes canais durante a enchente. O volume de água proveniente do Canal de Ovar que entra no Canal de Mira, durante este período, é de 0,52 Mm³. Este volume de água transportará, em muitos casos, zoés de *C. maenas*, dado que larvas da espécie são abundantes no Canal de Ovar (F. Morgado, comunicação pessoal). Se o primeiro estágio larvar de *C. maenas* executar migrações verticais associadas ao ciclo da maré, descendo durante a enchente (ver ponto 8.2.), poderá ocorrer uma acumulação junto ao fundo, na zona mais profunda do canal que, associada a uma baixa velocidade da corrente durante o início da enchente, se traduz em valores muito altos de concentração medidos pelo trenó mas não pela bomba. As diferenças encontradas poderiam, assim, resultar de um artifício relacionado com a metodologia de amostragem, com a topografia do fundo junto à Estação 1, com as características da circulação na Ria de Aveiro, na zona de confluência dos canais de entrada da barra, de Mira e de Ovar, e com os padrões de deslocamento vertical dos zoés de *Carcinus maenas*.

Os resultados obtidos com as amostras colhidas durante a vazante devem ser analisados com cuidado, dado que apenas foram incluídas 29 observações que, distribuídas pelas diferentes células da ANOVA (Tabela 6.1), representam apenas duas ou três observações por célula. O facto de não se demonstrarem diferenças significativas pode simplesmente ser consequência de uma baixa potência do teste, causada por um reduzido tamanho da amostra. Os resultados mostram que todos os amostradores colhem mais zoés durante a noite do que de dia, independentemente da profundidade. Em média, a concentração registada durante a noite foi 5 vezes superior à registada durante o dia. Não se pôde demonstrar qualquer diferença de eficiência, entre os amostradores, relacionada quer com a fase do dia, quer com a profundidade.

Não é possível dizer, com total segurança, se as maiores concentrações medidas durante a noite representam apenas um aumento da abundância das larvas na coluna de água, ou se algum efeito de escape, mais acentuado de dia, contribui para as diferenças verificadas. Bombas e redes têm sido utilizadas, em estuários, para o estudo dos padrões da emissão larvar e das migrações verticais de larvas de decápodes em relação aos ciclos de maré e diário (Christy e Stancyk 1982, Cronin e Forward 1982, Lambert e Epifanio 1982, Dittel e Epifanio 1982, 1990, Provenzano *et al.* 1983, Christy 1986, Salmon *et al.* 1986, Paula 1989, Dittel *et al.* 1991). Todos estes estudos assumem, pelo menos implicitamente, que os resultados observados não derivam de um artifício causado por um vício do amostrador, relacionado com determinadas fases dos ciclos ambientais ou com a profundidade. Os zoés de *Brachyura* são formas larvares dotadas de uma capacidade de locomoção relativamente reduzida. As maiores velocidades que são capazes de atingir, cerca de 2 cm s^{-1} , são 25 a 50 vezes inferiores às velocidades de arrasto das redes que se utilizaram neste trabalho ($0,5$ a $1,0 \text{ m s}^{-1}$), e 150 vezes inferiores à velocidade da água à entrada da mangueira de sucção ($3,4 \text{ m s}^{-1}$). Por outro lado, o escape por detecção visual deverá ser também reduzido, dada a elevada turbidez dos meios estuarinos.

Os resultados obtidos neste ensaio de calibração são consistentes com a hipótese de que não existem diferenças de eficiência entre os amostradores de plâncton utilizados neste trabalho, relacionadas quer com o tipo de amostrador, quer com a profundidade de colheita. Este facto pode ser explicado de duas formas: ou i) a eficiência dos amostradores é constante ou ii) os factores que afectam a eficiência da amostragem variam da mesma forma, nos dois amostradores, com a fase do dia e com a profundidade. Dada a reduzida capacidade de locomoção dos zoés de caranguejo, é provável que a eficiência dos amostradores utilizados seja constante e elevada.

7. Distribuição espácio-temporal das fêmeas ovígeras de Carcinus maenas no baixo Canal de Mira

7.1. Introdução

O conhecimento da posição da população de fêmeas ovígeras, ao longo do estuário, é fundamental para a interpretação dos padrões de emissão larvar a partir de dados de campo. Se as estações de colheita estão, por hipótese, a montante desta posição, e a espécie emite as suas larvas durante a vazante, como parece ser o caso de *Carcinus maenas* (ver capítulo seguinte), as larvas emitidas nunca serão, provavelmente, capturadas, ou se-lo-ão apenas marginalmente. Isto terá, desnecessário dizê-lo, consequências na interpretação dos dados.

A distribuição das fêmeas ovígeras de *Carcinus maenas*, em relação às variações de temperatura e salinidade, está bem documentada (Broekhuysen 1936, Rasmussen 1959, Wolff e Sandee 1971). O limite inferior de salinidade compatível com o correcto desenvolvimento dos ovos depende da temperatura, situando-se, nas populações do Mar de Wadden, nos 26‰ a 10° C e nos 20‰ a 16° C (Broekhuysen 1936). As fêmeas fecundadas deslocam-se para as zonas mais a jusante no inverno, presumivelmente em busca de condições apropriadas para o desenvolvimento dos ovos. Aqui, permanecem nas zonas mais profundas, nunca tendo sido descritas migrações verticais semelhantes às executadas pelos machos e pelas fêmeas não ovígeras (Edwards 1958, Naylor 1962).

Neste capítulo pretende-se determinar as variações espácio-temporais das fêmeas ovadas de *Carcinus maenas*, na zona baixa do Canal de Mira, à escala intra e interanual.

7.2. Métodos

A amostragem da população de fêmeas ovadas do Canal de Mira foi realizada em dez estações de amostragem, indicadas na Fig. 7.1. Utilizou-se, para tanto, um arrasto de vara, com 1,5 m de boca, munido, ao longo desta, de uma corrente de apalpação. O comprimento de cada arrasto foi medido com um telémetro, largando-se uma bóia de sinalização, junto ao ponto em que a rede tocou o fundo, e medindo-se a distância desta à vertical do ponto em que o arrasto foi terminado. As campanhas de amostragem foram realizadas com periodicidade aproximadamente mensal, entre os meses de Fevereiro de 1991 e Agosto de 1992, e decorreram geralmente entre o quarto minguante e a lua nova, tendo todas as estações sido amostradas no mesmo dia. Nos meses de Junho e de Setembro a Novembro de 1991 não foram realizadas amostragens.

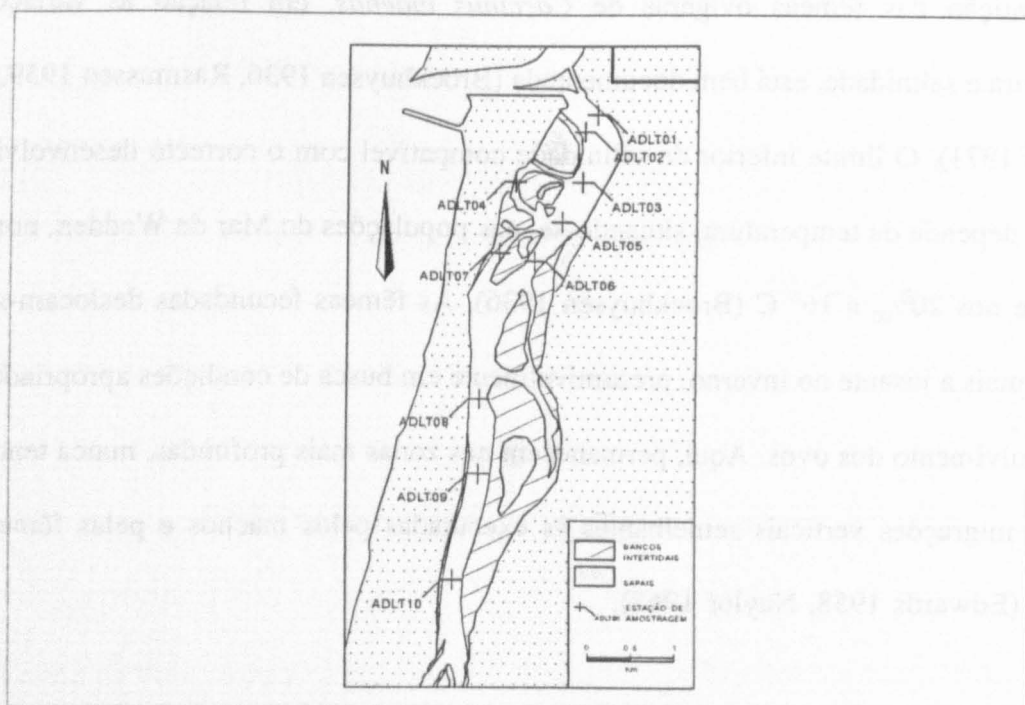


Fig. 7.1. Canal de Mira. Estações de amostragem utilizadas para o estudo da distribuição espaço-temporal das fêmeas ovíferas de *Carcinus maenas*.

7.3. Resultados

A Fig. 7.2 mostra as capturas médias por unidade de esforço no conjunto das dez estações de amostragem, ao longo de todo o período de estudo (1 unidade de esforço é igual a uma área de 1 m² coberta pelo arrasto). Nesta figura podem-se distinguir dois picos anuais de fêmeas ovadas, os quais se repetem nos dois anos amostrados: o mais importante em Fevereiro e o segundo em Maio. De Junho a Agosto e em Dezembro a abundância de fêmeas ovadas é reduzida, situando-se em valores próximos de 0,5 ind m⁻². É de notar, ainda, que, durante o ano de 1992, as abundâncias foram sempre mais baixas do que nos meses homólogos de 1991. Assim, por exemplo, o máximo de abundância ultrapassou as 3 fêmeas por m² em Fevereiro de 1991, enquanto que no mesmo mês de 1992 foi pouco superior a 2 ind m⁻².

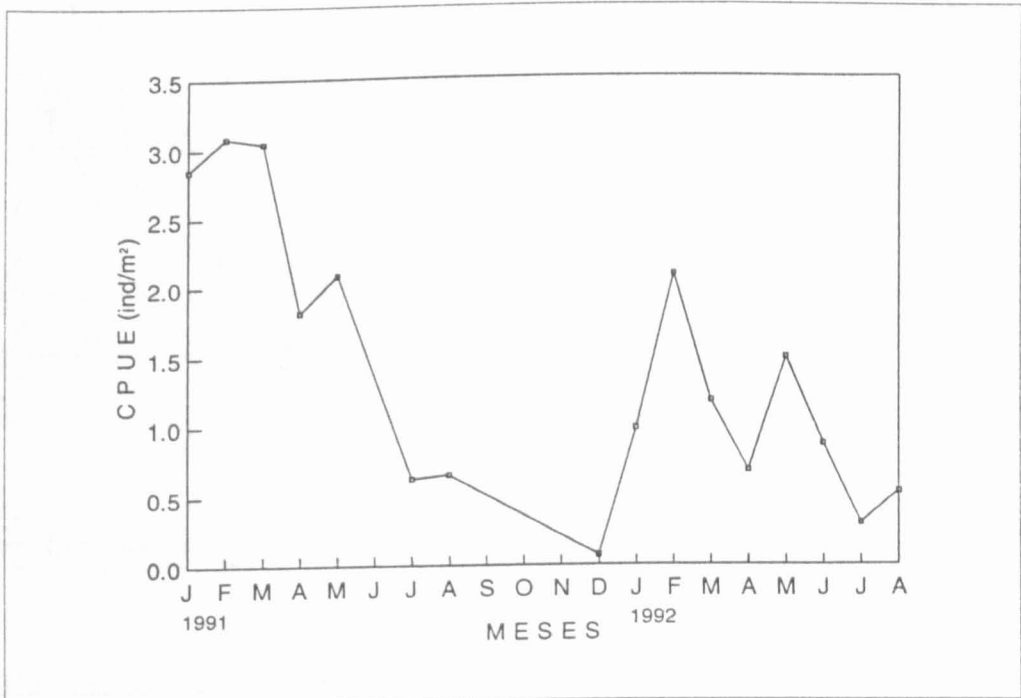


Fig. 7.2. *Carcinus maenas*. Capturas médias de fêmeas ovígeras por unidade de esforço.

7. Distribuição espacio-temporal das fêmeas ovígeras

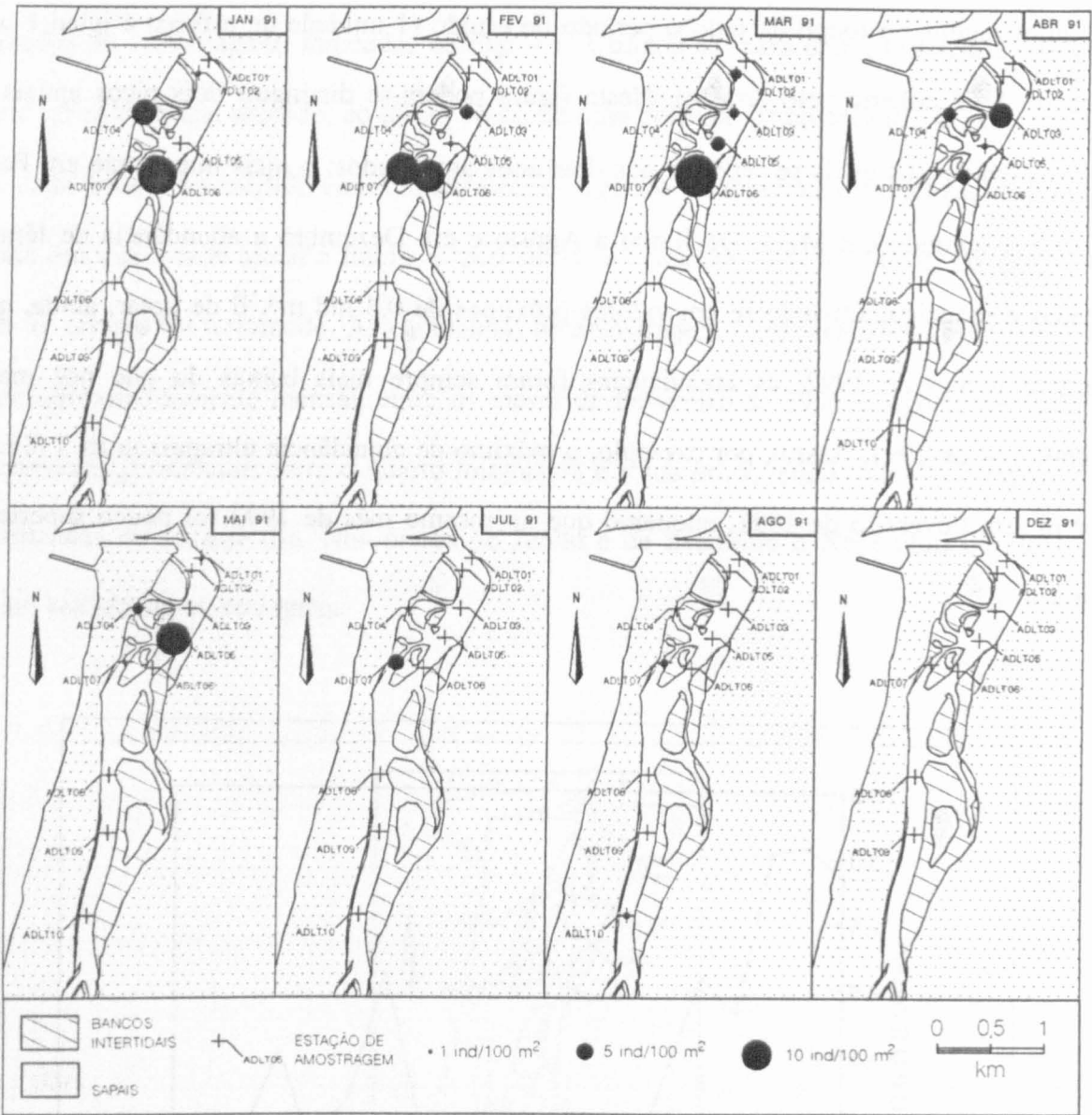


Fig. 7.3. *Carcinus maenas*. Capturas por unidade de esforço de fêmeas ovadas, em dez estações de amostragem do Canal de Mira durante o ano de 1991.

Nas Figs. 7.3 e 7.4 está representada a distribuição das fêmeas ovadas, em capturas por unidade de esforço, nas dez estações de amostragem consideradas, para os anos de 1991 e 1992. Nestas figuras, a ausência de uma dada estação num dado mês indica que essa estação não foi amostrada. Também aqui se pode notar uma diferença na distribuição das fêmeas

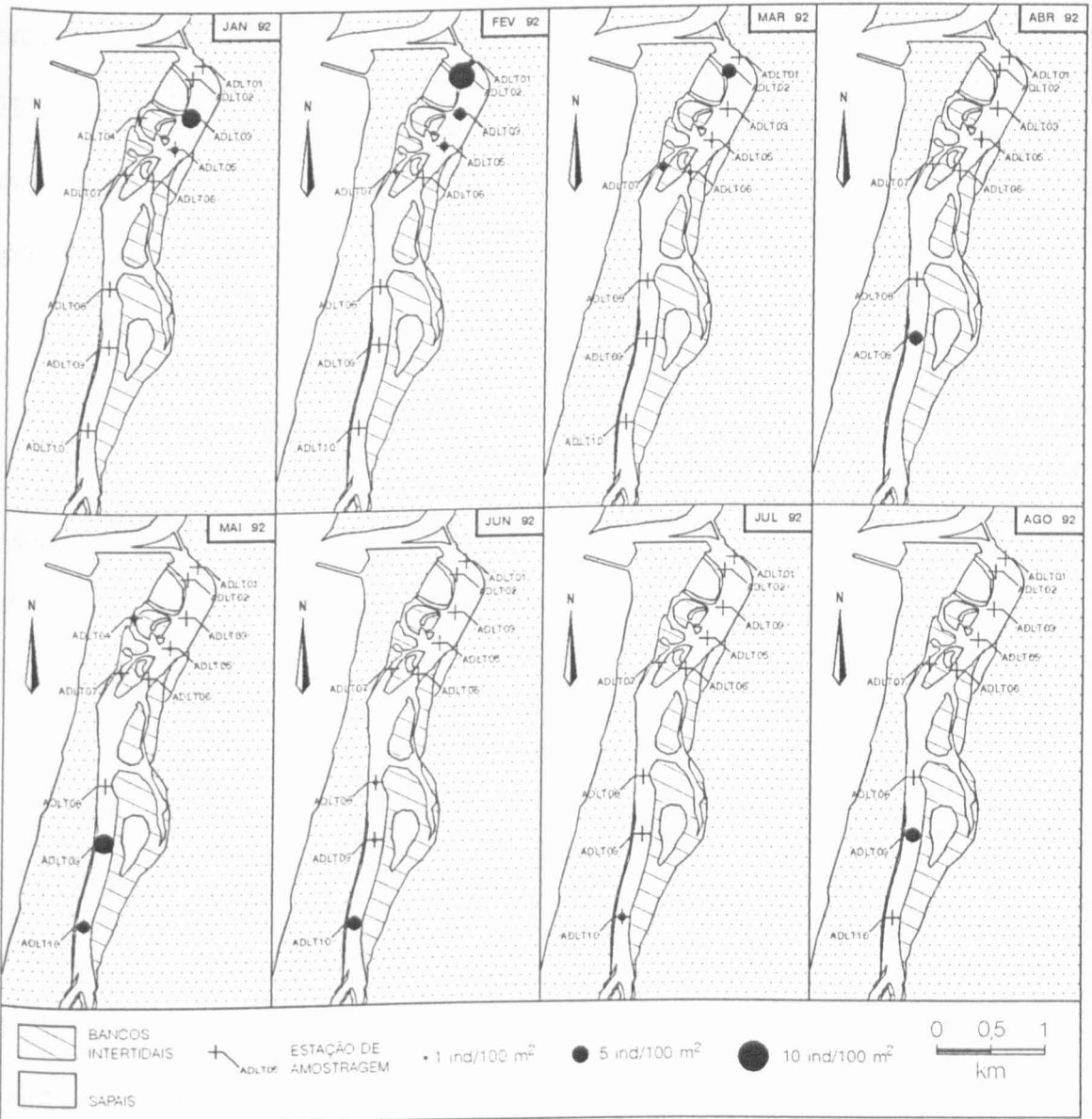


Fig. 7.4. *Carcinus maenas*. Capturas por unidade de esforço de fêmeas ovadas, em dez estações de amostragem do Canal de Mira durante o ano de 1992.

ovadas entre os dois anos. Enquanto que, em 1991, quase todas as fêmeas ovadas se encontravam, durante todo o período amostrado, a jusante da estação ADLT08, no ano seguinte, especialmente a partir de Abril, estavam distribuídas muito mais a montante. O valor máximo mensal de Junho de 1992 ocorreu mesmo na estação ADLT10, a mais interior.

7.4. Discussão

A distribuição sazonal das fêmeas ovígeras de *Carcinus maenas* do Canal de Mira, nos anos de 1991 e 1992, segue um padrão semelhante ao descrito para as populações do norte da Europa, embora ligeiramente desfasado no tempo (Broekhuysen 1936, Démeusy 1958, Crothers 1968, Naylor 1962, Klein-Breteler 1975, 1976). As abundâncias mais elevadas registaram-se, nos dois anos, nos meses de inverno (Janeiro/ Fevereiro), às quais se seguiu um máximo de menor amplitude no fim da primavera.

No que respeita à distribuição espacial, as diferenças interanuais observadas estão correlacionadas com as já descritas diferenças do regime hidrológico entre os anos (cf. capítulo 5.). Dado que as amostragens das fêmeas ovadas foram realizadas, quase sempre, entre as amostragens horizontais de plâncton de águas mortas e águas vivas, referir-nos-emos, na discussão que se segue, aos dados hidrológicos obtidos nestas campanhas.

Durante o ano de 1991 registaram-se, na Estação ADLT08, situada no mesmo local que a Estação 3, salinidades abaixo dos 27⁰/₀₀ nos meses de Fevereiro a Abril, atingindo mesmo 14⁰/₀₀ durante o mês de Março, com temperaturas variando entre 12,5° C e 17° C. Para montante da Estação ADLT08, a abundância das fêmeas de *Carcinus maenas* portadoras de ovos foi nula durante todo o inverno, e assim se manteve nos restantes meses do ano para os quais dispomos de dados.

Já no ano de 1992 as Estações ADLT01 a ADLT08 não registaram valores de salinidade abaixo de 30⁰/₀₀, durante os meses de inverno. Se bem que, em Janeiro e Fevereiro, as fêmeas estivessem concentradas a jusante do estuário, começaram a deslocar-se, a partir de Abril, para montante.

A distribuição espacial das fêmeas ovígeras de *Carcinus maenas* suporta, pois, as conclusões que serão retiradas, no capítulo 8, sobre os ritmos de emissão larvar da espécie no Canal de Mira.

8. Actividade de emissão larvar e padrões de ocorrência do primeiro zoé de Carcinus maenas no Canal de Mira

Em todos os casos conhecidos, a emissão das larvas dos caranguejos estuarinos ocorre sempre durante a preia-mar ou no decurso da vazante e, quase sempre, de noite, o que constitui um comportamento com forte valor adaptativo (capítulo 2). Este comportamento provoca um deslocamento das larvas para jusante, no decurso da vazante, o que contribui para as aproximar do mar. Existe um conjunto de evidências que mostra que, para contrariar a acção conjunta deste efeito e do fluxo líquido para jusante, as larvas de decápodes que são retidas efectuam migrações verticais, sincronizadas com o ciclo da maré, deslocando-se para cima nas enchentes. Sabe-se que as fêmeas dos portunídeos se deslocam para as zonas baixas dos estuários para emitirem as suas larvas, o que contribui para a sua exportação. Estudos laboratoriais e de campo sugerem ainda que o primeiro zoé destas espécies se desloca para cima imediatamente após a eclosão, o que contribui também para um mais rápido deslocamento para jusante. Este comportamento é também conhecido nos oxipodídeos, outro dos grupos dos caranguejos estuarinos que exportam habitualmente as larvas para fora dos estuários.

Este capítulo começará por analisar os padrões temporais de ocorrência do primeiro zoé de *Carcinus maenas* dentro do Canal de Mira, a escalas temporais que não ultrapassam o período lunar (ponto 8.1), debruçando-se, em seguida, sobre a forma como a variação da posição vertical afecta o seu transporte para fora do estuário (ponto 8.2). No ponto 8.3 serão abordados alguns aspectos da ocorrência destas larvas ao longo de um período primaveril.

Finalmente, no ponto 8.4, descreve-se a variação do primeiro zoé ao longo do Canal de Mira em dois anos consecutivos.

8.1. Ritmos de emissão larvar de período inferior ou igual ao ciclo lunar

8.1.1. Introdução

A ritmicidade da emissão larvar está reconhecida como um fenómeno que determina, de forma importante, o transporte e dispersão das larvas de decápodes estuarinos e costeiros (Christy e Stancyk 1982). Os ritmos de emissão das larvas não têm apenas uma influência directa na sobrevivência larvar: afectam, como consequência última, o recrutamento das larvas às populações parentais. Embora a literatura sobre ritmos de eclosão larvar em decápodes tenha crescido consideravelmente durante a última década, os registos concentram-se, com poucas excepções, em espécies das Américas do Norte e Central e do Japão (ver Christy 1982, De Coursey 1983 e Forward 1987 para revisões bibliográficas, mas também De Vries e Forward 1989). Os mecanismos de recrutamento destas larvas para o habitat parental têm, também, sido intensamente investigados em espécies Americanas (Clancy e Epifanio 1989, Epifanio *et al.* 1984, Dittel e Epifanio 1990, Johnson e Hess 1990, Dittel *et al.* 1991, Little e Epifanio 1991, Hobbs *et al.* 1992, McConnaughey *et al.* 1992, para citar apenas alguns dos exemplos mais recentes). Os esforços feitos por cientistas europeus para compreender os mecanismos de transporte de larvas de crustáceos em estuários e águas costeiras parecem estar restritos aos trabalhos mais antigos de de Wolf (1973, 1974), relativos a cirrípedes do Mar de Wadden e, mais recentemente, ao estudo de Paula (1989, 1993) sobre os ritmos da actividade de emissão de larvas de decápodes no estuário do Rio Mira.

Neste capítulo iremos analisar os padrões de ocorrência do primeiro estágio larvar de *Carcinus maenas* no Canal de Mira, de modo a responder às seguintes questões: i) existem padrões de variação das concentrações do primeiro estágio larvar de *C. maenas* que possam ser interpretados como fenómenos associados à emissão larvar? ii) se sim, como é que a emissão se relaciona com os ciclos de maré, diário e lunar?

8.1.2. Métodos

As relações entre os padrões de abundância dos estágios larvares de *Carcinus maenas*, no Canal de Mira, e os ciclos de maré, diário e semi-lunar foram analisadas a partir de amostras de plâncton colhidas durante dois períodos de amostragem. Cada período foi planeado como uma série de 15 ciclos de amostragem de 25 h, em ponto fixo, estendendo-se ao longo de um mês lunar. Este objectivo foi conseguido pela amostragem de dois ciclos de maré consecutivos, durante um período de 25 h, e deixando os dois ciclos seguintes por amostrar. Utilizou-se, em cada ciclo de 25 h, uma das três estações mais a jusante representadas na Fig. 5.1. As amostras de plâncton foram colhidas com a bomba centrífuga descrita no capítulo 6.

O primeiro período foi conduzido durante o inverno de 1990, de 12 de Fevereiro a 11 de Março. A Estação 2 (Fig. 5.1) foi utilizada durante todos os ciclos de amostragem de 25 h, à excepção de um, realizado na Estação 3. As amostras foram colhidas de hora a hora, numa sucessão rápida sobre intervalos de profundidade de 1 m, começando a 0,2 m. Sempre que a última amostra se situava a mais de 0,5 m de distância do fundo colhia-se uma amostra extra imediatamente acima deste. O volume de água filtrado a cada profundidade era da ordem de 1 m³, correspondendo a um tempo de bombagem de 2 min. O segundo período de amostragem, conduzido na primavera do mesmo ano, estendeu-se de 9 de Maio a 7 de Junho, e quer a Estação 1 quer a Estação 2 foram utilizadas. As amostras de plâncton foram, uma vez mais, colhidas de hora a hora, mas apenas a três profundidades: 0,5 m abaixo da superfície, a meio da coluna de água e 0,5 m acima do fundo. Durante este período de amostragem a água foi bombeada durante intervalos de 5 min, a cada profundidade, originando volumes filtrados de ca. 2,2 m³. Em ambos os períodos de amostragem, as colheitas de plâncton foram sempre imediatamente precedidas da obtenção de dados hidrológicos, tal como descrito em 5.2.1.

A amostragem, em ambos os períodos, foi sempre iniciada 4 h antes da hora esperada da preia-mar na respectiva estação. Condicionantes meteorológicas e/ou logísticas impossibilitaram a execução da totalidade do programa de amostragem, tendo sido cancelados dois ciclos e meio em Fevereiro/Março e dois em Maio/Junho.

As amostras de plâncton foram preservadas em formol a 4%, devidamente neutralizado, imediatamente após a colheita. As larvas de *Carcinus maenas* foram identificadas até ao nível do estágio, de acordo com Rice e Ingle (1975), e contadas na totalidade de cada amostra. A abundância foi expressa em número de larvas m^{-3} .

A significância dos efeitos da fase da maré, da fase do dia e da interacção fase da maré vs fase do dia foi analisada por meio de uma análise de variância (ANOVA). Antes da análise os dados foram rearranjados da forma que a seguir se descreve. As capturas horárias foram integradas sobre cada semi-ciclo da maré, produzindo um único valor para a abundância das larvas em cada enchente e em cada vazante. Dado que cada ciclo de 25 h foi sempre começado 4 h antes do momento esperado da preia-mar, as quatro primeiras horas da primeira enchente em cada ciclo foram combinadas com as duas primeiras horas da última enchente, de modo a cobrir um período equivalente a uma enchente completa. Cada enchente e vazante foi, para além disso, classificada como maré nocturna ou diurna, dependendo do facto de mais de metade da sua duração cair durante a "noite" ou durante o "dia". A fase diurna do ciclo diário de 24 h foi definida como o período de 12 h centrado entre os momentos médios de nascimento e de ocaso do sol, dentro de cada período de amostragem, sendo o seu complemento a fase nocturna. Os dados foram ainda transformados em raízes quadradas e divididos em blocos, cada bloco correspondendo a uma data. A cada bloco (data) foram assim atribuídos os quatro tratamentos: enchente-noite, enchente-dia, vazante-noite e vazante-dia.

Este arranjo corresponde ao de uma ANOVA de terceira ordem sem replicação (Sokal e Rohlf 1969), na qual fase da maré e fase do dia são factores fixos, cada um com dois níveis, e a data é um factor aleatório. Para avaliação do efeito global, tomando os dois períodos de amostragem simultaneamente, aplicou-se um teste de combinação de probabilidades a todos os efeitos (Sokal e Rohlf 1969).

8.1.3. Resultados

Apenas o primeiro zoé e o megalopa de *Carcinus maenas* estavam presentes nas amostras colhidas durante os dois períodos de amostragem. A abundância média do zoé I, durante o inverno, foi de $0,7 \text{ ind m}^{-3}$, enquanto que na primavera foi de $3,3 \text{ ind m}^{-3}$, isto é, superior em mais de quatro vezes.

As Figs. 8.1 e 8.2 mostram a abundância horária do primeiro zoé dentro de cada um dos ciclos de amostragem de 25 h realizados em Fevereiro/Março e Maio/Junho, respectivamente, independentemente da estação de amostragem na qual os dados foram obtidos. Nestas figuras os dados foram integrados em relação à profundidade, representando a concentração média ao longo da coluna de água. O primeiro zoé estava virtualmente ausente durante o estófo, mas foi encontrado durante a enchente e, especialmente, durante a vazante. Valores muito elevados, da ordem dos 150 ind m^{-3} , foram observados durante as vazantes nocturnas em torno do quarto minguante (ver 18 de Fevereiro, na Fig. 8.1, e 15, 17, 19 21 e 23 de Maio, na Fig. 8.2) e, novamente, embora de uma forma menos evidente mas mesmo assim com valores cerca de duas vezes superiores aos dos verificados a seguir à lua nova, depois do quarto crescente (cf. 2, 4 e 7 de Junho, Fig. 8.2). Infelizmente, em consequência de uma avaria

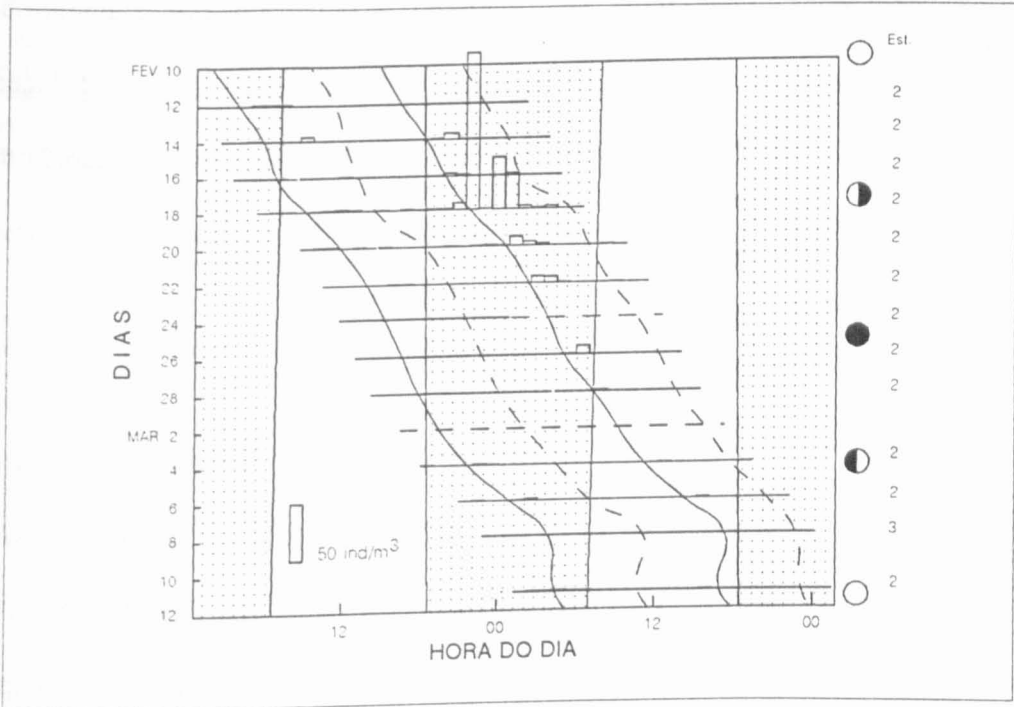


Fig. 8.1. *Carcinus maenas*. Abundância horária do primeiro zoé durante o período de amostragem de Fevereiro/Março de 1990. Os valores horários representam a concentração média ao longo da coluna de água. Hora do dia representa a hora do fuso 0. Áreas sombreadas: período entre o ocaso e o nascimento do sol; linha sólida: hora da preia-mar; linha tracejada: hora da baixa-mar; linha horizontal tracejada: valores ausentes.

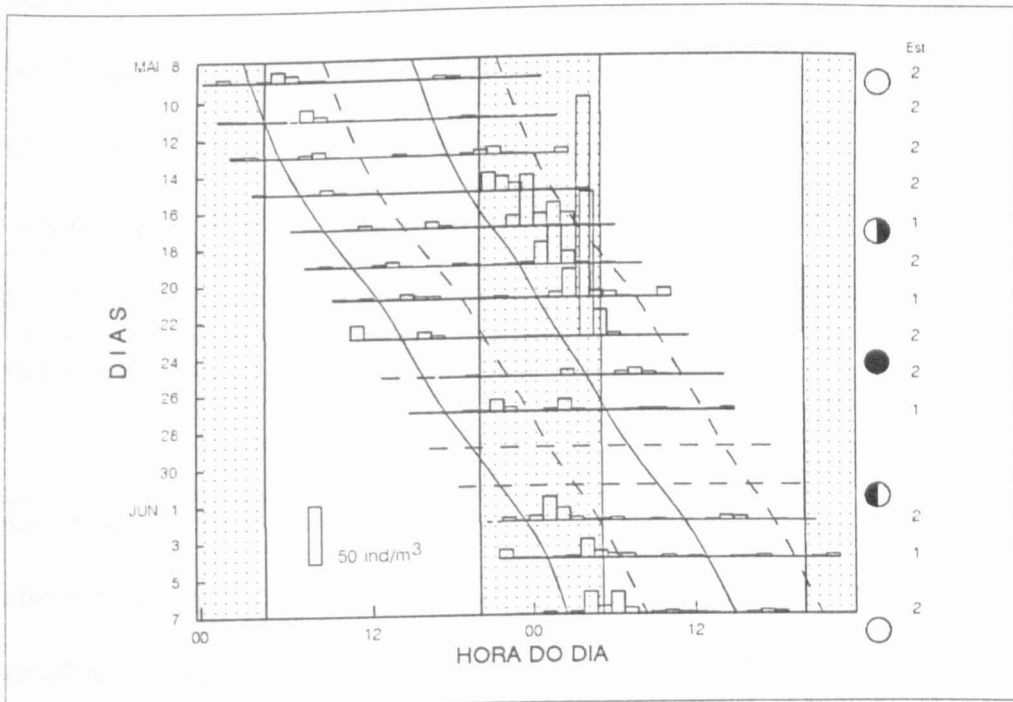


Fig. 8.2. *Carcinus maenas*. Abundância horária do primeiro zoé durante o período de amostragem de Maio/Junho de 1990. Os valores horários representam a concentração média ao longo da coluna de água. Hora do dia representa a hora do fuso 0. Áreas sombreadas: período entre o ocaso e o nascimento do sol; linha sólida: hora da preia-mar; linha tracejada: hora da baixa-mar; linha horizontal tracejada: valores ausentes.

da bomba, não puderam ser realizados dois ciclos de amostragem imediatamente antes do quarto crescente de final de Maio. Ainda assim, os dados das Figs. 8.1 e 8.2 sugerem um ritmo de emissão larvar com periodicidade semi-lunar. Os máximos de abundância nocturna podem ocorrer ao longo da noite e, algumas vezes, mesmo perto da madrugada, mas, de uma forma consistente, a seguir à preia-mar.

Os dados mostrados nas Figs. 8.1 e 8.2 foram separadamente submetidos a uma análise da variância (ANOVA), a fim de se testar os efeitos da fase da maré e da fase do dia na abundância do primeiro zoé de *Carcinus maenas*, em cada um dos dois períodos de amostragem. As Tabelas 8.1 e 8.2 mostram os resultados das ANOVAs e a Fig. 8.3 apresenta o efeito da interacção fase da maré vs fase do dia. Dado que a data é um factor aleatório, a significância dos efeitos que envolvem este factor não pode ser avaliada. No entanto optou-se por listar todos os quadrados médios, para que a sua magnitude relativa possa ser apreciada. Embora o aumento da concentração que ocorre durante a noite seja sempre mais importante durante a vazante do que na enchente, a interacção fase da maré vs fase do dia não é significativa ao nível de 5% para os zoés colhidos no inverno, mas é-o para os zoés colhidos na primavera. Os efeitos principais das fases da maré e do dia são significativos ao nível de 5%, excepção feita para o efeito da fase do dia nos zoés colhidos no inverno ($0,10 > P > 0,05$).

Para avaliar o efeito global, tomando os dois períodos de amostragem simultaneamente, de ambos os factores e da sua interacção, aplicou-se um teste de combinação de probabilidades a todos os efeitos (Tabela 8.3). Tomando os dois períodos de amostragem simultaneamente, a interacção fase da maré vs fase do dia é significativa apenas ao nível de 10%. Os efeitos principais das fases da maré e do dia são, no conjunto, altamente significativos ($P < 0,001$).

8. Actividade de emissão larvar e padrões de ocorrência do primeiro zoé

Tabela 8.1. *Carcinus maenas*. ANOVA de 3ª ordem da concentração do primeiro zoé encontrado nas amostras colhidas em Fevereiro/Março de 1990. gl: graus de liberdade; SQ: soma dos quadrados; QM: quadrado médio; F_s: valor do teste F; P: valor de probabilidade.

| Fonte de variação | gl | SQ | QM | F _s | P |
|-------------------------------------|----|--------|-------|----------------|--------------|
| Fase da maré | 1 | 3,653 | 3,653 | 11,917 | 0,01>P>0,001 |
| Fase do dia | 1 | 1,103 | 1,103 | 3,435 | 0,10>P>0,05 |
| Data | 11 | 9,875 | 8,897 | | |
| Fase da maré vs fase do dia | 1 | 0,574 | 0,574 | 0,812 | 0,50>P>0,25 |
| Fase da maré vs data | 11 | 3,372 | 0,306 | | |
| Fase do dia vs data | 11 | 3,533 | 0,321 | | |
| Fase da maré vs fase do dia vs data | 11 | 7,778 | 0,707 | | |
| TOTAL | 47 | 28,890 | 0,635 | | |

Tabela 8.2. *Carcinus maenas*. ANOVA de 3ª ordem da concentração do primeiro zoé encontrado nas amostras colhidas em Maio/Junho de 1990. gl: graus de liberdade; SQ: soma dos quadrados; QM: quadrado médio; F_s: valor do teste F; P: valor de probabilidade.

| Fonte de variação | gl | SQ | QM | F _s | P |
|-------------------------------------|----|--------|--------|----------------|--------------|
| Fase da maré | 1 | 15,079 | 15,079 | 21,929 | P<0,001 |
| Fase do dia | 1 | 9,418 | 9,418 | 19,673 | P<0,001 |
| Data | 12 | 11,940 | 0,995 | | |
| Fase da maré vs fase do dia | 1 | 6,902 | 6,902 | 6,256 | 0,05>P>0,025 |
| Fase da maré vs data | 12 | 8,251 | 0,688 | | |
| Fase do dia vs data | 12 | 5,745 | 0,479 | | |
| Fase da maré vs fase do dia vs data | 12 | 13,240 | 1,103 | | |
| TOTAL | 51 | 70,574 | 1,384 | | |

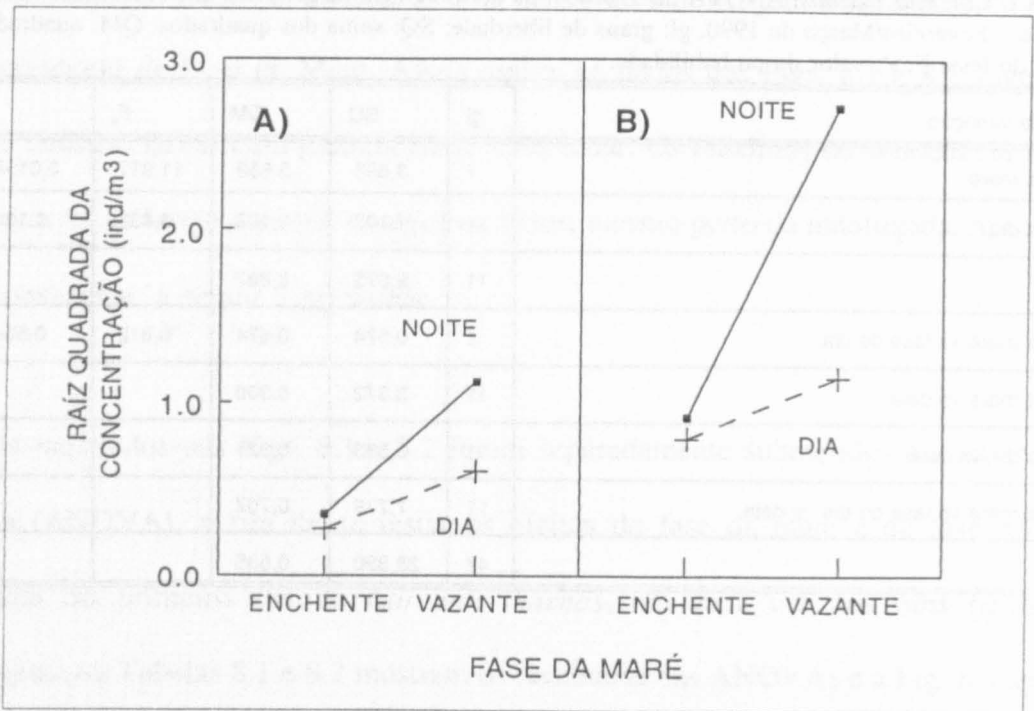


Fig. 8.3. *Carcinus maenas*. Efeito da fase da maré e da fase do dia na abundância do primeiro zoé. Todas as datas combinadas dentro dos períodos de amostragem de Fevereiro/Março (A) e Maio/Junho (B).

Tabela 8.3. *Carcinus maenas*. Teste de combinação de probabilidades dos efeitos da fase da maré, da fase do dia e da interação fase da maré vs fase do dia, para os primeiros zoés colhidos em Fevereiro/Março e Maio/Junho.

| Fonte de variação | Fevereiro/ /Março | Maio/ /Junho | Teste de combinação de probabilidades |
|---------------------------------------|-------------------------------|---------------------------------|--|
| Fase da maré | $F_s = 11,917$ $P = 0,006$ | $F_s = 21,929$ $P = 0,0001$ | $\chi^2_s = 28,653$ $P < 0,001$, $gl = 4$ |
| Fase do dia | $F_s = 3,435$ $P = 0,094$ | $F_s = 19,673$ $P = 0,00001$ | $\chi^2_s = 27,755$ $P < 0,001$, $gl = 4$ |
| Interação fase da maré vs fase do dia | $F_s = 0,812$ $P = 0,417$ | $F_s = 6,256$ $P = 0,029$ | $\chi^2_s = 8,830$ $0,10 > P > 0,05$, $gl = 4$ |

8.1.4. Discussão

A cronologia dos fenómenos associados à reprodução de *Carcinus maenas*, nas populações do Mar de Wadden, Ilhas Britânicas e Canal da Mancha, é bem conhecida (Lebour 1928, Naylor 1962, Démeusy 1958, Klein-Breteler 1975, 1976). Embora esta espécie se reproduza

durante quase todo o ano, as fêmeas ovígeras são substancialmente mais abundantes durante o fim do inverno e na primavera. Nas águas costeiras, os máximos de abundância larvar coincidem com a primavera e o início do verão, e os megalopas começam a assentar a partir de Maio. Este padrão está deslocado no tempo perto dos limites latitudinais da distribuição da espécie. No Maine, EUA, a estação reprodutora é mais curta e os megalopas não assentam antes de Julho (Berril 1982), enquanto que, na costa Portuguesa (Almaça 1982, Queiroga 1993), os máximos de abundância das fêmeas ovígeras (Janeiro/Fevereiro) e de assentamento dos megalopas (Abril a Junho) ocorrem cerca de dois meses mais cedo do que nas populações do norte da Europa. Neste estudo, encontraram-se mais de quatro vezes mais larvas no primeiro estágio na primavera do que no fim do inverno. Este facto está de acordo com a cronologia geral acima descrita.

O presente estudo mostrou que a abundância do primeiro estágio larvar de *Carcinus maenas* apresenta ciclos de abundância de período igual aos ciclos de maré e diários, resultantes, tudo o indica, de actividade de emissão larvar sincronizada. Em Fevereiro/Março, a emissão foi detectada apenas no quarto minguante, enquanto que durante o período de amostragem de Maio/Junho ocorreu também em torno do quarto crescente. Estas diferenças podem estar relacionadas com o facto de a estação de emissão larvar não ter ainda atingido o seu pleno no fim do inverno. Com efeito, ritmos aperiódicos ou de fraco sinal têm sido descritos, noutras espécies de decápodes estuarinos, quando as observações são feitas no início da estação (Paula 1989, 1993). Apesar disso, os resultados presentes sugerem que uma componente com periodicidade semi-lunar está associada à emissão larvar de *C. maenas* no Canal de Mira. Os resultados mostram, também, que a espécie emite as larvas sobretudo durante as vazantes nocturnas dos quartos da lua. É contudo de notar que Paula (1989, 1993) não encontrou, na população de *C. maenas* do Rio Mira, evidência de tal padrão rítmico. A

inspecção dos seus dados mostra que os mais altos valores de densidade do zoé I foram de cerca de 6 larvas m^{-3} , enquanto que no Canal de Mira os máximos de densidade se aproximaram dos 150 ind m^{-3} . É, assim, possível que os dados de Paula tenham sido obtidos quando a actividade reprodutora da espécie estava num mínimo, não mostrando portanto o padrão "normal".

Em ambos os períodos estudados, a abundância das larvas era maior durante o quarto minguante do que no quarto crescente. É possível que estas diferenças se relacionem com diferentes subpopulações de fêmeas emitindo larvas em períodos desfasados, tal como descrito noutras espécies (Saigusa 1980, Christy 1978).

Outro aspecto dos presentes resultados, digno de nota, está no facto de que, nos períodos correspondentes aos máximos nocturnos de abundância do primeiro zoé, este estágio estava presente nas amostras colhidas durante toda a noite; isto é, as concentrações não estavam restritas às primeiras horas depois do crepúsculo, tal como é usual nos decápodes estuarinos (Forward, 1987). Pode-se argumentar que as larvas colhidas numa dada estação, presentes numa amostra particular colhida no decurso da vazante, podem não ter sido libertadas exclusivamente nessa estação, mas emitidas mais a montante e transportadas pela corrente. Isso colocaria o momento da emissão algum tempo antes do que aquilo que é aparente pela análise dos gráficos. Não se podendo negar que este aspecto contribui para os resultados obtidos, outros aspectos há que indicam que esta não é a explicação completa. A inspecção das Figs. 8.1 e 8.2 mostra que, em todas as estações utilizadas neste estudo, as larvas de *Carcinus maenas* no primeiro estágio começam a aparecer na coluna de água cerca de 1 h depois da preia-mar (na Estação 3, Fig. 8.1, embora a resolução da escala não o permita verificar, algumas larvas foram colhidas cerca das 01h00 e 04h00). Estas larvas foram,

certamente, libertadas nas imediações da estação em que os dados foram colhidos, dadas as fracas condições de corrente do início da vazante. Durante o ciclo de amostragem de 23 de Maio (Fig. 8.2), por exemplo, a preia-mar na Estação 2 ocorreu às 02h45, e as primeiras larvas foram colhidas às 04h00, o que coloca claramente a actividade de emissão larvar na segunda parte da noite.

A actividade de emissão da população de *Carcinus maenas* do Canal de Mira parece ser controlada por uma combinação da hora do dia solar e do momento da preia-mar. As fêmeas de *C. maenas* começam, em números cada vez mais elevados, a libertar as suas larvas, à medida que o momento da preia-mar se aproxima do pôr do sol. Um número importante continua a emitir durante as noites seguintes, desde que a hora da preia-mar caia *ca.* 3 h antes do ocaso. A maior parte dos resultados de estudos anteriores, sobre os ritmos de emissão larvar de decápodes estuarinos, tinha em comum o facto de que, quando um ritmo semi-lunar estava presente, a libertação das larvas ocorria em torno do momento da preia-mar de águas vivas, quando esta caía próximo do crepúsculo, independentemente da fase lunar (Forward 1987). Propunha-se, como vantagens funcionais deste padrão, a redução da exposição a combinações deletérias de baixa salinidade e altas temperaturas, transporte das larvas para áreas mais profundas com menores densidades de peixes planctívoros, efeito de massa sobre os predadores e redução da probabilidade de predação sobre as fêmeas ovadas. Pensava-se que as marés vivas seriam necessárias para otimizar estes efeitos. Tal como apontado por Paula (1989, 1993), estes estudos não separavam o efeito do cair da noite do efeito da amplitude da maré. Na costa Portuguesa as preia-mar de águas mortas ocorrem no início da noite, e muitas das espécies do estuário do Rio Mira emitem as suas larvas durante as preia-mar crepusculares de águas mortas. Esta descoberta levou o autor a propôr que o factor que promove a sincronia ("zeitgeber") com o mês lunar é o momento, durante o ciclo dia-noite,

em que ocorre a preia-mar, e não a amplitude da maré, tal como proposto por (Christy 1982). Saigusa (1982) tinha já interpretado o mecanismo sincronizador da actividade de emissão nos caranguejos terrestres do género *Sesarma* como uma resposta a uma combinação dos ciclos diário e de maré. O padrão de emissão das larvas de *C. maenas* do Canal de Mira, acima descrito, corrobora esta teoria.

8.2. Distribuição vertical do primeiro zoé: implicações para o transporte longitudinal líquido

8.2.1. Introdução

Como vimos no ponto anterior, os zoés mais avançados de *Carcinus maenas* estão ausentes das amostras colhidas dentro do Canal de Mira. Este facto sugere que o desenvolvimento larvar da espécie se processa fora do estuário. As variações de abundância do primeiro zoé apontam também no sentido de uma rápida exportação deste estágio para fora do Canal de Mira, dado que as concentrações registadas durante as enchentes são muito mais baixas do que nas vazantes. Nos portunídeos e nos oxipodídeos as maiores concentrações de zoés I têm sido referidas durante as vazantes nocturnas, perto da superfície (Lambert e Epifanio 1982, Provenzano *et al.* 1983, Epifanio *et al.* 1984, Brookins e Epifanio 1985), onde estão sujeitas a elevadas velocidades de transporte. Estas observações sugerem uma adaptação comportamental para uma rápida exportação do primeiro estágio larvar para fora do estuário.

Para além de permitirem tirar partido do fluxo em duas camadas, como forma de controle da extensão do transporte dentro dos estuários estratificados, as migrações verticais expõem as larvas a diferentes velocidades instantâneas, as quais são geralmente mais elevadas à superfície. Os movimentos verticais das larvas podem pois ser relevantes para o seu transporte, qualquer que seja o padrão de circulação que o estuário apresente. As migrações verticais diárias do zooplâncton marinho e costeiro, sobretudo dos crustáceos, são um fenómeno que está largamente documentado (DeCoursey 1983). Muitas espécies estuarinas executam também este tipo de actividade periódica (por exemplo Bosch e Taylor 1973, Jerling e Wooldridge 1992, Forward 1985), sendo possível que este seja um fenómeno comum também nestes ecossistemas. Registos de migrações rítmicas inteiramente planctónicas, sincronizadas com o ciclo das marés, contudo, são muito mais raros. Os únicos casos

conhecidos parecem referir-se a larvas de espécies estuarinas: zoés de *Rhithropanopeus harrisii* (Cronin e Forward 1979, 1982, 1983, 1986, Forward e Cronin 1980, Cronin 1982) e de *Uca* sp. (DeCoursey 1976), no que respeita a caranguejos, e larvas do peixe *Osmerus mordax* (Laprise e Dodson 1989).

O caso melhor estudado é o do xantídeo *R. harrisii*. Os zoés desta espécie executam migrações em torno da profundidade de movimento residual nulo, subindo durante a enchente e descendo na vazante. Deste modo conseguem manter a sua posição horizontal dentro do estuário. Esta actividade rítmica apresenta uma componente endógena que se pode mesmo manifestar em zoés recém-eclodidos, embora a exposição das larvas aos ciclos ambientais naturais acentue este comportamento. Os movimentos verticais das larvas de *Osmerus mordax*, semelhantes aos detectados em *R. harrisii* nas suas relações de fase com o ciclo da maré, resultam também na retenção das larvas dentro do estuário. Em caranguejos do género *Uca* foi também identificada uma migração vertical, com componente rítmica de período igual ao do ciclo da maré (DeCoursey 1976). Neste caso, apenas o resumo do trabalho está publicado, sem detalhes sobre a relação de fase entre os dois ciclos. No entanto, as larvas de *Uca* são habitualmente exportadas dos estuários (Christy e Stancyk 1982), sendo da maior probabilidade que os deslocamentos verticais destas larvas tenham também influência na extensão do seu transporte pelas correntes de maré.

Neste ponto mostraremos i) que a distribuição vertical do primeiro zoé de *Carcinus maenas* varia em função dos ciclos de maré e diário e ii) que esta variação optimiza o seu transporte para fora do Canal de Mira.

8.2.2. Métodos

A análise da distribuição vertical do primeiro estágio larvar de *Carcinus maenas* foi feita com base nas amostras colhidas na Estação 2 (Fig. 5.1) e cujo modo de colheita foi já descrito no ponto 8.1.2. As medições da velocidade da corrente necessárias para calcular as velocidades da corrente e das larvas estão também já descritos no ponto 5.2. Da totalidade dos ciclos de amostragem de 25 h foi seleccionado um subconjunto cujos registos da concentrações de larvas e da velocidade da corrente se apresentavam completos, ou em que os poucos valores ausentes puderam ser substituídos por uma estimativa. Como habitualmente, estas foram obtidas por interpolação linear entre profundidades, dentro da mesma hora de colheita, ou entre horas de colheita, dentro da mesma profundidade, conforme apropriado. Este subconjunto abrange dois ciclos de amostragem na Estação 1 em Maio/Junho (90/05/21, 90/05/27), nove ciclos em Fevereiro/Março (90/02/12, 90/02/14, 90/02/16, 90/02/18, 90/02/20, 90/02/22, 90/02/26, 90/03/04, 90/03/06) e quatro na Estação 2 em Maio/Junho (90/05/09, 90/05/11, 90/05/13, 90/05/19).

Para cada hora de amostragem j foi calculada a profundidade média das larvas, \bar{P}_j :

$$\bar{P}_j = \frac{\sum_{i=1}^n C_{ij} \times P_{ij}}{\sum_{i=1}^n C_{ij}} \times \frac{1}{Pt}$$

em que C_i é a concentração das larvas, em ind m^{-3} , colhidas à profundidade P_i , e Pt a profundidade total da coluna de água. A ponderação da profundidade absoluta pela profundidade total no momento de colheita transforma-a numa profundidade relativa, em que a superfície assume o valor de 0 e o fundo o valor de 1. Esta transformação é conveniente pois permite comparar posições ao longo da coluna de água, independentemente da altura da

maré. Os efeitos da fase da maré, da fase do dia e da época de amostragem foram analisados por meio de uma análise de variância de terceira ordem, tendo os dados sido previamente submetidos à transformação angular (Sokal e Rohlf 1969).

Os efeitos da velocidade da corrente e da distribuição vertical das larvas na velocidade a que estas são transportadas foi analisado calculando-se, para cada hora de amostragem, a velocidade média da corrente e a velocidade média das larvas. A velocidade média da corrente é dada por:

$$\bar{v}_j = \frac{\sum_{i=1}^n v_{ij} \times \Delta P_{ij}}{\sum_{i=1}^n \Delta P_{ij}}$$

em que v é a componente longitudinal da velocidade, ΔP é o intervalo de profundidade correspondente, i e j designando, respectivamente, a profundidade e a hora de amostragem.

A velocidade média das larvas é:

$$\bar{v}l_j = \frac{\sum_{i=1}^n C_{ij} \times v_{ij} \times \Delta P_{ij}}{\sum_{i=1}^n C_{ij} \times \Delta P_{ij}}$$

em que os diferentes símbolos têm o significado acima descrito. Os efeitos da fase da maré, da fase do dia e da época de amostragem na velocidade de deslocamento das larvas foram analisados por meio de uma análise de variância de terceira ordem, utilizando-se a velocidade média da corrente como co-variável (variável explicativa) (Norušis 1993). Desta forma

remove-se o efeito produzido pela velocidade média da corrente, apenas se analisando as velocidades residuais de deslocamento das larvas.

Para a avaliação dos efeitos da fase da maré e da fase do dia na profundidade e na velocidade de transporte das larvas, os valores horários foram classificados de acordo com o momento da observação em relação aos ciclos de maré e diário. Em relação ao ciclo de maré, os momentos de colheita foram normalizados em relação à hora da preia-mar: PM -1 h, PM -2 h, ..., PM -6 h para as colheitas feitas durante a enchente; PM +1 h, PM +2 h, ..., PM +6 h para as colheitas feitas durante a vazante. As observações foram classificadas como diurnas, se o início da colheita ocorreu entre o nascer e o pôr do sol do dia em questão, e como nocturnas, quando o início ocorreu durante o período complementar.

As amostras de plâncton colhidas durante o período de amostragem de Maio/Junho foram obtidas apenas à superfície, a meio da coluna de água e acima do fundo, enquanto que em Fevereiro/Março tinham sido feitas a intervalos regulares de 1 m. Para se analisar a influência da diferença entre os dois métodos de amostragem, nos cálculos da posição vertical média e da velocidade de deslocamento das larvas, utilizaram-se as treze primeiras horas dos ciclos de amostragem realizados, na Estação 2, em 16, 20 e 26 de Fevereiro e 4 e 6 de Março. Estas observações foram seleccionadas por, como já referido (ponto 5.2.), terem sido realizadas com grande precisão, consequência de uma posição completamente estacionária da embarcação. Numa primeira fase calculou-se, para cada hora, a posição vertical média e a velocidade média de deslocamento das larvas, utilizando as observações feitas a intervalos regulares. Os mesmos valores foram então calculados utilizando apenas as observações feitas a 0,2 m, ao nível de profundidade mais próximo da metade da altura da coluna de água, e acima do fundo. Para cada variável, as relações entre as duas séries de valores foram analisadas por

regressão linear. A diferença entre os dois métodos de amostragem não afecta significativamente (ver abaixo), nem a estimativa da posição média das larvas, nem o cálculo da sua velocidade de deslocamento na Estação 2. Os dados recolhidos durante os dois períodos de amostragem podem portanto ser comparados. Note-se que não é necessário fazer a mesma análise para os valores horários da velocidade média da corrente, pois os dados foram, neste caso, obtidos sempre a intervalos regulares.

8.2.3. Resultados

Os diagramas de dispersão concentração-profundidade obtidos, para o zoé I de *Carcinus maenas* nas Estações 1, 2 e 3 (Fig. 8.4), sugerem uma oscilação do centro da população das larvas, de acordo com a fase da maré, estando as larvas geralmente mais próximas da superfície durante a vazante, e com a fase do dia, ocorrendo as maiores concentrações mais próximo da superfície durante a noite. É de notar que os valores mais elevados da concentração se encontram frequentemente à superfície durante as vazantes nocturnas.

A diferente metodologia de colheita das larvas utilizada nas duas épocas de amostragem não afecta a estimativa da posição vertical do primeiro zoé (Fig. 8.5). Existe uma relação linear, altamente significativa, ($P \ll 0,001$) entre as profundidades relativas calculadas com base em amostragem a profundidades regulares e com base em amostragem somente à superfície, a meia água e acima do fundo. Além disso, o declive não é significativamente diferente de 1 e a ordenada na origem não é significativamente diferente de 0 ($P > 0,50$ em ambos os casos).

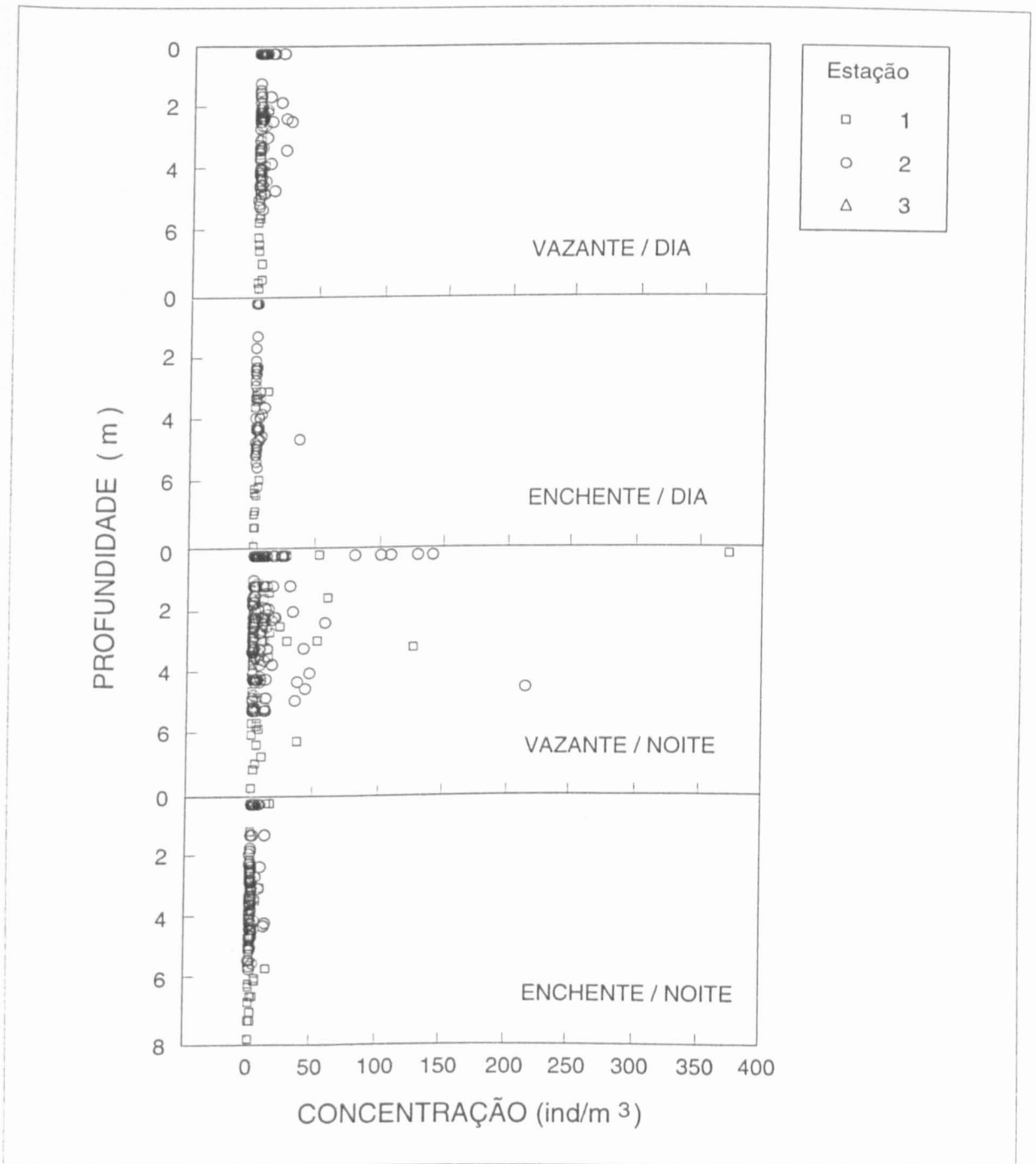


Fig. 8.4. *Carcinus maenas*, zoé I. Diagramas concentração-profundidade obtidos para todas as colheitas horárias feitas nas Estações 1, 2 e 3 durante os períodos de amostragem de Fevereiro/Março e Maio/Junho. Os valores da profundidade referem-se à profundidade a que foram feitas as observações, e não à profundidade média das larvas.

As Figs. 8.6 e 8.7 mostram a posição vertical média do primeiro zoé de *Carcinus maenas* em intervalos de 2 h antes (horas negativas) e depois (horas positivas) da preia-mar, para as observações feitas de dia e de noite nas Estações 1 e 2. Nestas figuras foram combinadas as

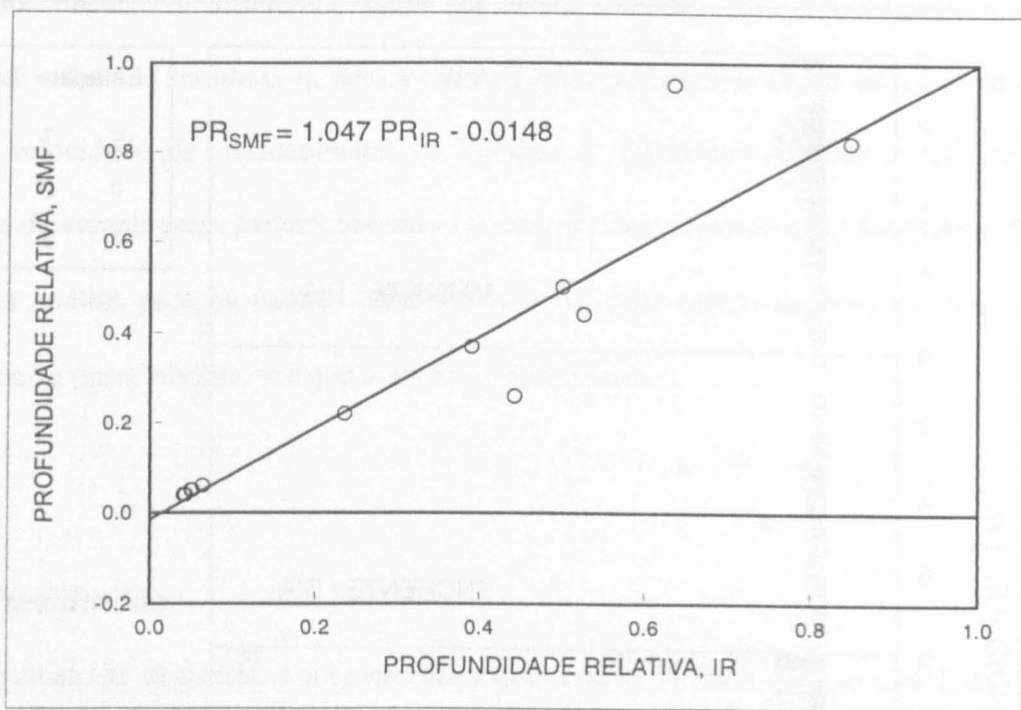


Fig. 8.5. Relação entre as estimativas da profundidade relativa (PR) do zoé I obtidas com observações a intervalos regulares (IR) e à superfície, a meia água e acima do fundo (SMF) na Estação 2.

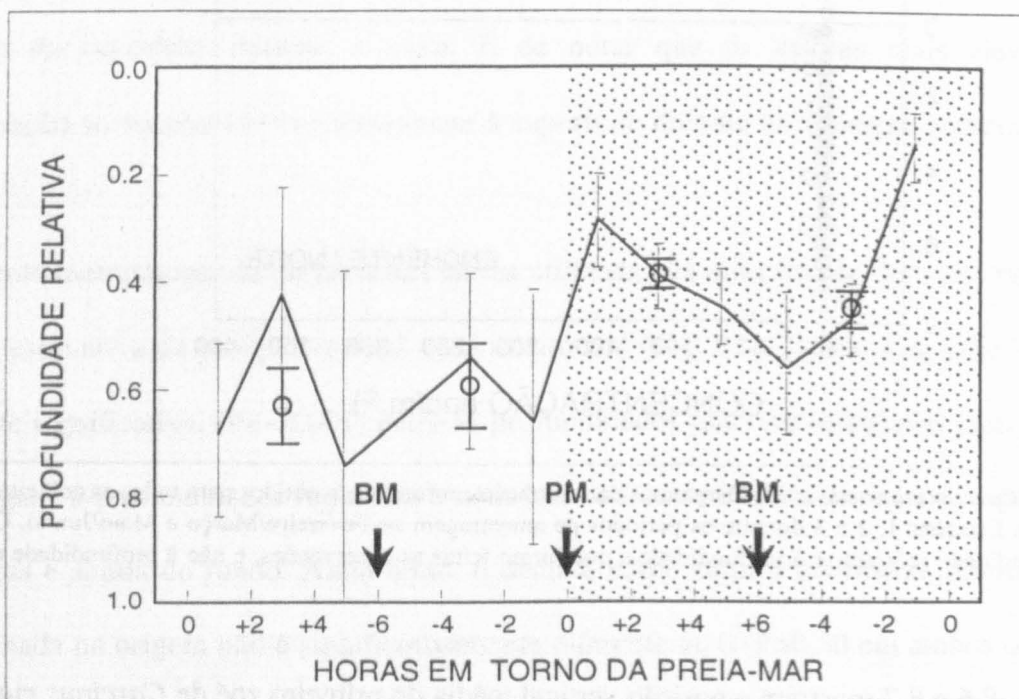


Fig. 8.6. *Carcinus maenas*. Efeitos da fase da maré e da fase do dia na posição vertical do primeiro zoé na Estação 1. Cada valor de profundidade relativa é a média da posição vertical média em períodos de 2 h antes (horas negativas) e depois (horas positivas) da preia-mar. Os círculos representam as posições médias durante semiciclos de maré completos. PM= preia-mar; BM= baixa-mar; sombreado= período noturno. As barras verticais representam ± 1 erro padrão.

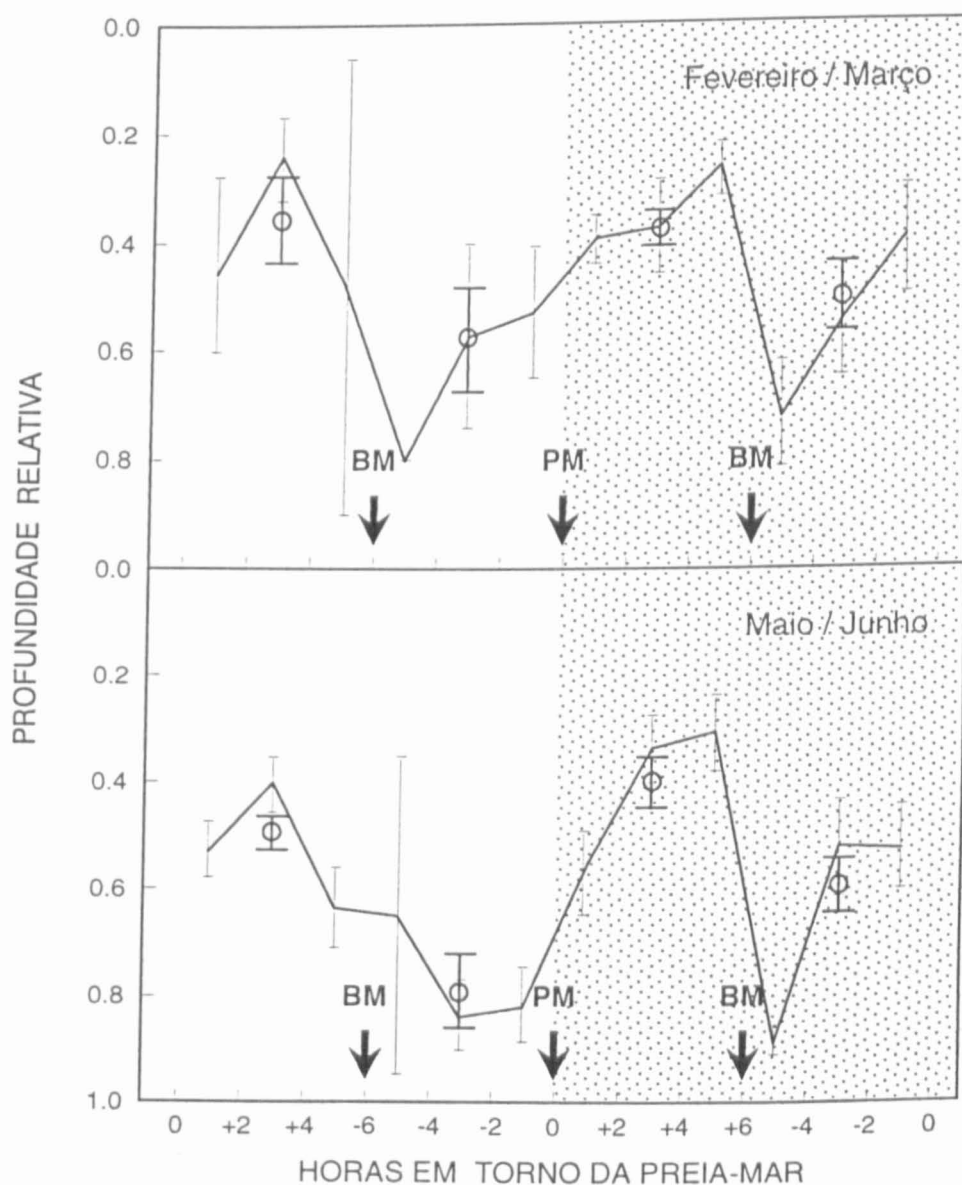


Fig. 8.7. *Carcinus maenas*. Efeitos da fase da maré, da fase do dia e da época de amostragem na posição vertical do primeiro zoé na Estação 2. Cada valor de profundidade relativa é a média da posição vertical média em períodos de 2 h antes (horas negativas) e depois (horas positivas) da preia-mar. Os círculos representam as posições médias durante semiciclos de maré completos. PM= preia-mar; BM= baixa-mar; sombreado= período nocturno. As barras verticais representam ± 1 erro padrão.

observações feitas em todos os ciclos de amostragem de 25 h a que o presente ponto se refere. Nas Figs. 8.6 e 8.7 está ainda assinalada a posição média das larvas ao longo de semiciclos de maré diurnos e nocturnos. O primeiro zoé de *C. maenas* apresenta um claro

padrão migratório relacionado com o ciclo de maré, particularmente evidente na Estação 2. A menor consistência dos resultados obtidos na Estação 1 era de certo modo esperada, dado que, como vimos no capítulo 6, as colheitas feitas nesta estação podem não representar, de um modo fiável, a distribuição vertical das larvas de *Carcinus maenas* ao longo do ciclo da maré. Por este motivo, a análise subsequente basear-se-á apenas nos dados obtidos na Estação 2.

Nesta estação, a posição mais alta na coluna de água foi atingida durante a vazante e a mais baixa durante a enchente. A amplitude média dos movimentos verticais cobriu cerca de seis décimos da coluna de água, sendo provável que a excursão dos movimentos individuais possa ter sido ainda maior. Durante o período de amostragem realizado no inverno as larvas atingiram a sua posição mais baixa, de dia, no início da enchente, tendo-se deslocado para cima, gradualmente, durante o resto da enchente e grande parte da vazante, quando esta ocorreu de noite. Este padrão difere do encontrado na primavera. Aqui, as larvas mantiveram uma posição baixa na coluna de água durante quase toda a vazante, tendo a migração para a superfície sido mais rápida. Os limites e o faseamento dos movimentos verticais são tais que, durante a enchente, o primeiro zoé ocupou uma posição significativamente mais baixa do que durante a vazante, tendo estado também mais abaixo de dia do que durante a noite (Fig. 8.7, Tabela 8.4). O valor de probabilidade obtido para o efeito da fase do dia, embora apenas no limiar de significância estatística ao nível de 5% (P é apenas menor do que 0,059), é suficiente para que se possa inferir uma significância ecológica. A ANOVA da Tabela 8.4 mostra também que existem diferenças significativas entre os dois períodos de amostragem, estando as larvas situadas mais abaixo durante a primavera.

Tabela 8.4. ANOVA de terceira ordem da posição vertical média do primeiro zoé *Carcinus maenas*, em ciclos de amostragem dos períodos de amostragem de Fevereiro/Março e de Maio/Junho de 1990 na Estação 2. gl: graus de liberdade; SQ: soma dos quadrados; QM: quadrado médio; F_s : valor do teste F; P: valor de probabilidade.

| Fonte de variação | gl | SQ | QM | F_s | P |
|--|-----|---------|--------|--------|--------------------|
| Fase da maré | 1 | 6229,2 | 6229,2 | 20,126 | $P \ll 0,001$ |
| Fase do dia | 1 | 1122,1 | 1122,1 | 3,625 | $P > 0,05$ |
| Período de amostragem | 1 | 2440,7 | 2440,7 | 7,886 | $0,01 > P > 0,001$ |
| Fase da maré vs fase do dia | 1 | 158,6 | 158,6 | 0,512 | $P > 0,25$ |
| Fase da maré vs período de amostragem | 1 | 293,7 | 293,7 | 0,949 | $P > 0,25$ |
| Fase do dia vs período de amostragem | 1 | 719,5 | 719,5 | 2,325 | $P > 0,10$ |
| Fase da maré vs fase do dia vs período de amostragem | 1 | 33,2 | 33,2 | 0,107 | $P > 0,75$ |
| TOTAL | 161 | 57985,6 | 360,2 | | |

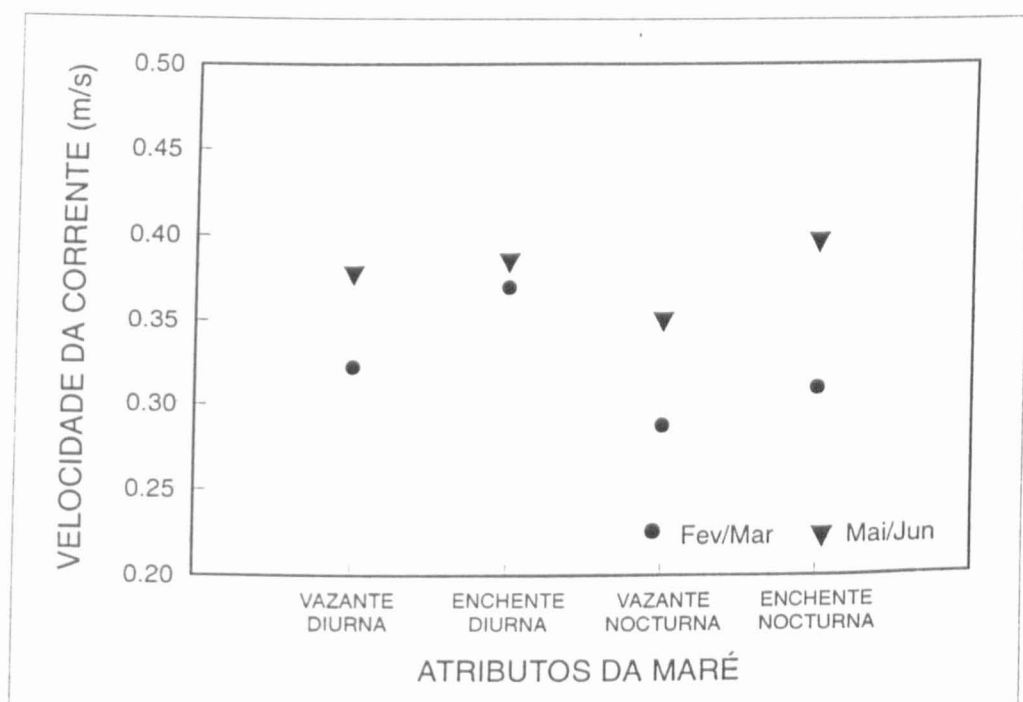


Fig. 8.8. Velocidades médias da corrente em função da fase do dia e da fase da maré.

Estes resultados não podem ser atribuídos a uma dispersão passiva por difusão turbulenta. Com efeito, a Fig. 8.8 mostra que as velocidades de corrente numericamente mais elevadas (mas não estatisticamente: $P > 0,25$, teste t), neste conjunto de dados, foram observadas durante a enchente, sendo consequentemente de esperar que o efeito da difusão turbulenta tenha sido mais forte nesta fase da maré, o que resultaria numa posição média mais alta durante a enchente. Por outro lado, durante o período de amostragem de Maio/Junho foram registadas velocidades de corrente mais elevadas ($P < 0,05$, teste t). Ora, a posição vertical das larvas foi mais alta durante a vazante em Fevereiro/Março, quando era de esperar que o efeito da difusão turbulenta fosse menor. Estes resultados são, portanto, consistentes com a hipótese de que o primeiro zoé de *Carcinus maenas* executa migrações verticais rítmicas, com componentes de períodos iguais aos dos ciclos de maré e diário, deslocando-se para cima durante a vazante e de noite.

Dado que as velocidades instantâneas longitudinais da corrente variam com a profundidade, a variação da posição vertical da população das larvas, ao longo dos ciclos de maré e diário, deverá sujeitá-las a diferentes velocidades de transporte. Estando mais próximas da superfície serão transportadas mais depressa, dado que as velocidades médias em cada fase da maré aumentam do fundo para a superfície (cf. capítulo 5., Figs. 5.8 e 5.9). O efeito da variação da profundidade de distribuição dos zoés I foi avaliado calculando, para cada colheita horária em que se registou a presença de larvas, a velocidade média das larvas e a velocidade média da corrente. Se as larvas estivessem uniformemente distribuídas ao longo da coluna de água, a velocidade média a que as larvas seriam transportadas deveria ser igual à velocidade média da corrente integrada na vertical. Para se avaliar a influência da diferente metodologia de colheita das larvas, utilizada nos dois períodos de amostragem, analisou-se a relação entre as velocidades dos zoés utilizando os dois tipos de amostragem (Fig. 8.9). A regressão é alta-

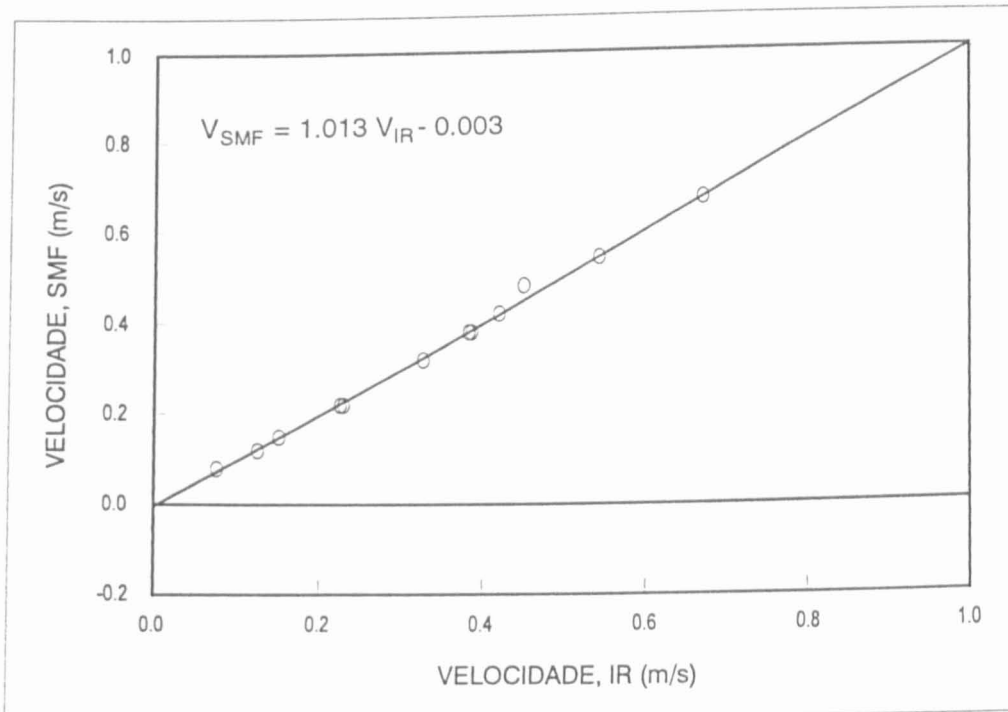


Fig. 8.9. Relação entre as estimativas da velocidade (V) de deslocamento do zoé I obtidas com observações a intervalos regulares (IR) e à superfície, a meia água e acima do fundo (SMF) na Estação 2.

mente significativa ($P < 0,001$), mas o declive e a ordenada na origem não são significativamente diferentes de 1 ($P > 0,20$) e de 0 ($P > 0,20$), respectivamente. Tal como para a determinação da posição vertical das larvas, os resultados não parecem ser afectados pela diferença de metodologia.

A Tabela 8.5 mostra a diferença entre os valores médios horários da velocidade do zoé I e os valores médios horários da velocidade da corrente. Valores positivos da diferença indicam que as larvas são transportadas a uma velocidade superior à velocidade média da corrente integrada na vertical. Na Tabela 8.6 está representada a ANOVA dos efeitos da fase da maré, da fase do dia e do período de amostragem na velocidade de transporte do zoé I. O efeito da co-variável velocidade da corrente é, como esperado, altamente significativo. Isto significa,

8. Actividade de emissão larvar e padrões de ocorrência do primeiro zoé

Tabela 8.5. Médias dos valores médios horários da velocidade do primeiro zoé de *Carcinus maenas* e da velocidade da corrente, em ciclos de amostragem dos períodos de amostragem de Fevereiro/Março e de Maio/Junho de 1990 na Estação 2. Valores positivos das diferenças indicam que a velocidade dos zoés é superior à velocidade da corrente.

| Fonte de variação | n | Velocidade média do Zoé I (m s ⁻¹) | Velocidade média da corrente (m s ⁻¹) | Média das diferenças (m s ⁻¹) | Média das diferenças (%) |
|-------------------|-----|--|---|---|--------------------------|
| População total | 162 | 0,074 | 0,047 | 0,002 | 3,63 |
| Vazante | 95 | 0,355 | 0,330 | 0,025 | 7,57 |
| Dia | 44 | 0,373 | 0,356 | 0,018 | 5,17 |
| Fevereiro/Março | 16 | 0,364 | 0,322 | 0,047 | 14,59 |
| Maio/Junho | 28 | 0,378 | 0,376 | 0,002 | 0,55 |
| Noite | 51 | 0,339 | 0,308 | 0,031 | 9,97 |
| Fevereiro/Março | 34 | 0,322 | 0,288 | 0,034 | 11,68 |
| Maio/Junho | 17 | 0,374 | 0,349 | 0,025 | 7,14 |
| Enchente | 67 | -0,323 | -0,354 | -0,031 | -8,84 |
| Dia | 23 | -0,302 | -0,369 | -0,067 | -18,27 |
| Fevereiro/Março | 10 | -0,333 | -0,352 | -0,019 | -5,38 |
| Maio/Junho | 13 | -0,278 | -0,383 | -0,105 | -27,36 |
| Noite | 44 | -0,334 | -0,347 | -0,012 | -3,59 |
| Fevereiro/Março | 25 | -0,302 | -0,310 | -0,008 | -2,50 |
| Maio/Junho | 19 | -0,376 | -0,395 | -0,019 | -4,72 |

Tabela 8.6. ANOVA de terceira ordem da velocidade média do primeiro zoé de *Carcinus maenas*, em ciclos de amostragem dos períodos de amostragem de Fevereiro/Março e de Maio/Junho de 1990 na Estação 2. gl: grau de liberdade; SQ: soma dos quadrados; QM: quadrado médio; F_s: valor do teste F; P: valor de probabilidade.

| Fonte de variação | gl | SQ | QM | F _s | P |
|--|-----|-------|-------|----------------|--------------|
| Co-variável (velocidade da corrente) | 1 | 4,643 | 4,643 | 928,999 | P<<0,001 |
| Fase da maré | 1 | 0,147 | 0,147 | 29,499 | P<< 0,001 |
| Fase do dia | 1 | 0,026 | 0,026 | 5,171 | 0,05>P>0,01 |
| Período de amostragem | 1 | 0,052 | 0,052 | 10,331 | 0,01>P>0,001 |
| Fase da maré vs fase do dia | 1 | 0,017 | 0,017 | 3,344 | P>0,10 |
| Fase da maré vs período de amostragem | 1 | 0,004 | 0,004 | 0,820 | P>0,25 |
| Fase do dia vs período de amostragem | 1 | 0,026 | 0,026 | 5,301 | 0,05>P>0,01 |
| Fase da maré vs fase do dia vs período de amostragem | 1 | 0,003 | 0,003 | 0,626 | P>0,25 |
| TOTAL | 161 | | | | |

simplesmente, que a velocidade de deslocamento das larvas está relacionada com a velocidade da corrente. Todos os efeitos principais são significativos, tal como a interacção fase do dia vs período de amostragem. A variação da posição vertical do primeiro zoé de *Carcinus maenas* resulta, pois, em diferentes velocidades de transporte, de acordo com a fase da maré e a fase do dia, tendo-se também observado uma diferença sazonal na velocidade de transporte das larvas. A título de exemplo note-se que, durante a vazante, a velocidade de uma larva é superior à da corrente em cerca de 8%, enquanto que durante a enchente é inferior numa proporção idêntica, 9% (Tabela 8.5). Quando decomposta por período de amostragem, a velocidade das larvas, durante a vazante, chega a exceder a da corrente em 15%, enquanto que durante a enchente pode ser menor em cerca de 27%.

O percurso, em relação à estação de amostragem respectiva, percorrido por uma larva e por uma partícula de água ao longo de cada ciclo de amostragem de 25 h, período que corresponde aproximadamente a dois ciclos de maré, está representado nas Figs. 8.10 e 8.11, nas quais o valor zero da distância foi arbitrariamente colocado no momento da primeira preia-mar abrangida pelo ciclo de 25 h. Estes diagramas mostram as hodógrafas longitudinais, integradas ao longo de cada ciclo de 25 h, calculadas com base nos valores horários médios da velocidade da corrente e da velocidade das larvas. A curva para as larvas representa, pois, o resultado cumulativo do deslocamento da água, do diferencial que resulta da posição vertical das larvas e da sua presença (ou ausência) na coluna de água. O resultado líquido do transporte das larvas é geralmente no sentido jusante (distâncias positivas). O acréscimo de transporte que o primeiro zoé de *Carcinus maenas* experimenta, por se encontrar mais próximo da superfície durante a vazante, pode ser avaliado pelo facto de que, em muitos casos, o percurso percorrido por uma larva foi superior ao percorrido pela água durante uma vazante completa (cf. Fig. 8.10, 18/02/90 segunda vazante, Fig. 8.11, 11/05/90 segunda vaz-

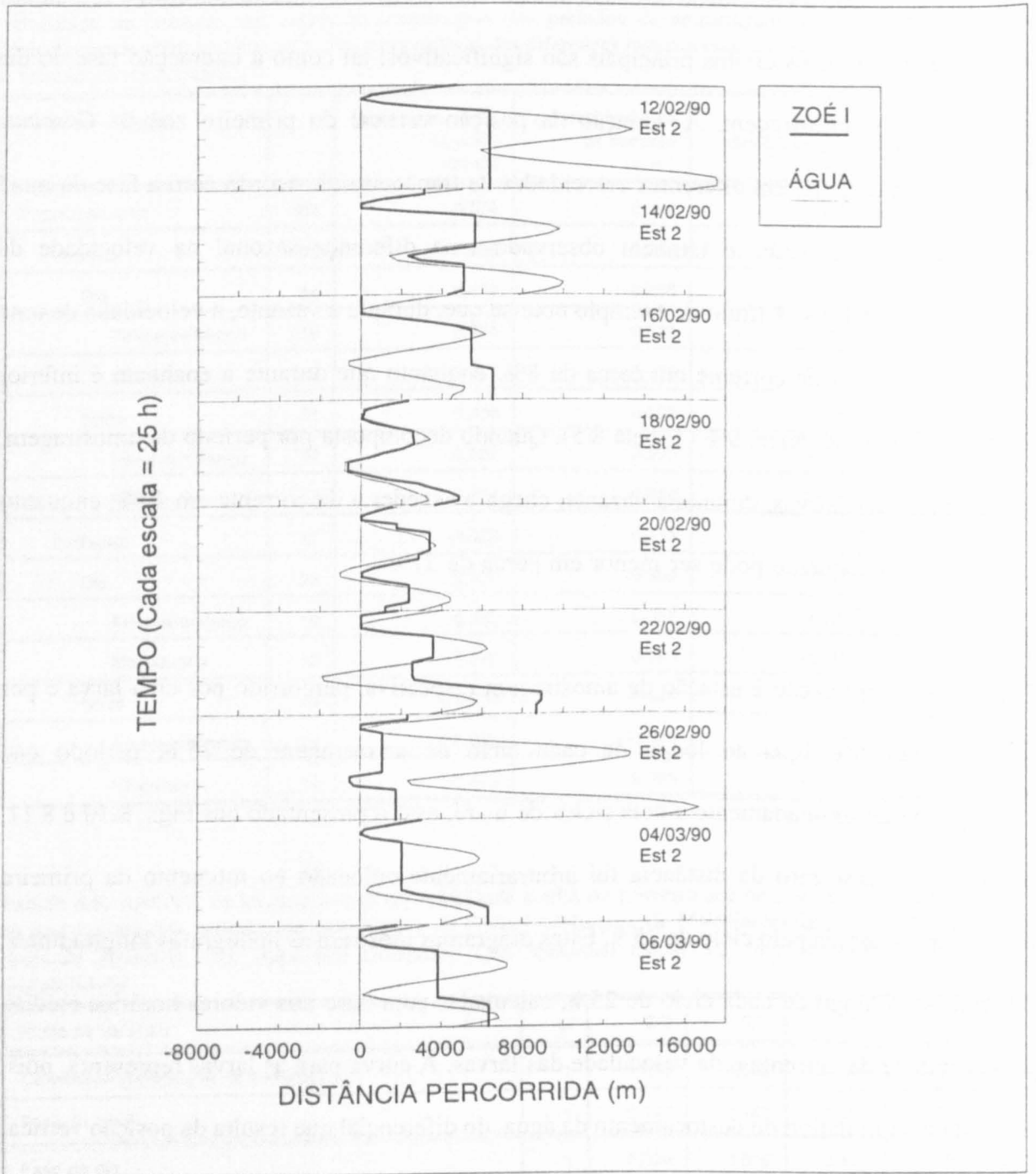


Fig. 8.10. Hodógrafas longitudinais, integradas ao longo de ciclos de amostragem de 25 h realizados em Fevereiro/Março de 1990, calculados com base nos valores médios horários da velocidade da corrente e da velocidade do zoé I. O valor zero da distância foi arbitrariamente colocado no momento da primeira preia-mar abrangida pelo ciclo de 25 h.

ante, 13/95/90, segunda vazante, 19/05/90 segunda vazante). A Fig. 8.11 mostra também, para comparação, as hodógrafas integradas calculadas para duas datas de amostragem na Estação 1. Uma hodógrafa integrada mede a variabilidade temporal da corrente num ponto fixo do

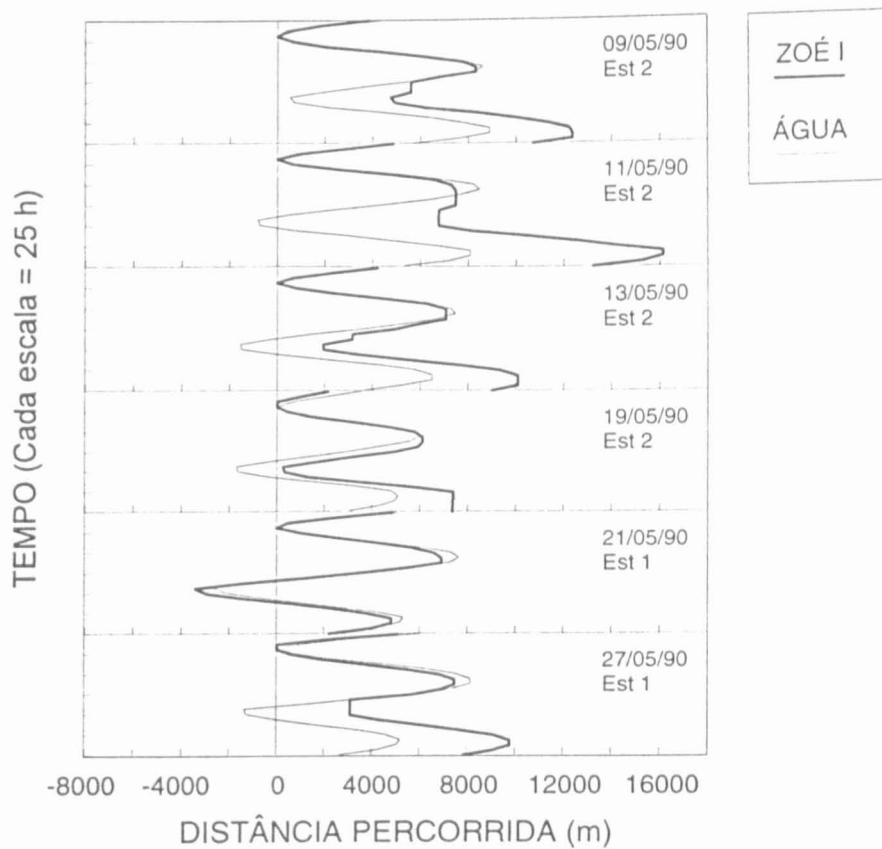


Fig. 8.11. Hodógrafas longitudinais, integradas ao longo de ciclos de amostragem de 25 h realizados em Maio/Junho de 1990, calculados com base nos valores médios horários da velocidade da corrente e da velocidade do zoé I. O valor zero da distância foi arbitrariamente colocado no momento da primeira preia-mar abrangida pelo ciclo de 25 h.

espaço. Geralmente, uma partícula de água, ou de qualquer substância transportada, entra num campo de velocidades diferente assim que ultrapassa o ponto de observação e, conseqüentemente, a hodógrafa integrada não representa a verdadeira trajetória da partícula.

Contudo, fornece uma medida do transporte potencial, se admitirmos que o campo das velocidades a jusante da estação de amostragem respectiva se mantém constante. As distâncias percorridas pelos zoés I durante o período correspondente a uma vazante completa, variam entre os 6000 e os 10000 m. As Estações 1 e 2 distam da barra da Ria de Aveiro 2300 e 3750 m respectivamente. Dado que a área média da secção transversal do Canal de Mira, a jusante da Estação 2, é semelhante à área da secção ao nível desta estação (cerca de 1000 m² em ambos os casos), aqueles valores de distância percorrida indicam que a maioria dos zoés I de *C. maenas* atingirão o mar no decurso da vazante em que são emitidos.

8.2.4. Discussão

A análise da posição vertical do primeiro zoé de *Carcinus maenas* mostra que estas larvas estão mais próximas da superfície de noite e durante a vazante. Na interpretação destes padrões deve ser tido em conta não só o facto de que as observações foram feitas num ponto estacionário, tendo-se consequentemente amostrado diferentes massas de água e diferentes larvas ao longo do tempo, mas também que correspondem a médias obtidas para idênticas condições de maré, embora em dias diferentes. Tem sido argumentado que as diferenças na velocidade da corrente entre as duas fases da maré, que se verificam em muitos estuários em consequência de uma assimetria da onda de maré, poderiam, por si só, resultar em diferentes posições verticais das larvas e de outros planctontes entre enchente e vazante (de Wolf 1974, 1981). Vários aspectos dos dados, contudo, sugerem que este padrão não é consequência de uma dispersão passiva. Com efeito, sendo as larvas emitidas junto ao fundo e apresentando fluabilidade negativa, uma dispersão no sentido vertical, unicamente por difusão turbulenta, não as poderia concentrar junto à superfície durante a vazante. Ora, os diagramas profundidade-concentração mostram que as maiores concentrações foram medidas a 0,2 m.

Uma difusão puramente passiva não poderia também explicar as diferenças de posição vertical, no limiar da significância estatística, encontradas entre o dia e a noite. Por outro lado, a duração média da enchente, na zona baixa do Canal de Mira, nunca ultrapassa a duração da vazante em mais de 45 min e as velocidades instantâneas e médias são semelhantes (ponto 5., Tabelas 5.1 e 5.2, Figs. 5.6 a 5.9). Significativo é também que a posição mais alta na vazante ocorra para menores velocidades da corrente do que as verificadas durante a enchente. Os resultados obtidos sugerem, assim, que o primeiro estágio larvar de *C. maenas* executa migrações verticais rítmicas, sincronizadas com os ciclos de maré e diários.

A amplitude destas migrações é tal que, durante a vazante, a posição do zoé I o sujeita a velocidades instantâneas de transporte superiores à velocidade da corrente, enquanto que durante a enchente é transportado a uma velocidade inferior à da corrente. Estes efeitos são ainda modulados pela variação de profundidade associada à fase do dia. Este comportamento resulta num transporte rápido do primeiro zoé de *Carcinus maenas* na direcção do mar. Aquelas larvas que, porventura, não atinjam a barra antes do virar da maré verão minimizado o seu transporte para montante pela adopção de uma posição mais baixa na coluna de água. O ganho médio de velocidade conseguido durante as vazantes nocturnas pode atingir 15% da velocidade da corrente, o que corresponde a uma diferença de $0,047 \text{ m s}^{-1}$, ou seja, cerca de 1100 m a mais percorridos do decurso da vazante. Estes 1100 m correspondem a mais de 1/4 da distância que separa a Estação 2 do mar.

Os resultados obtidos neste estudo mostram que a amplitude das deslocações verticais do primeiro estágio de *Carcinus maenas* tem consequências importantes na optimização do seu transporte para fora do estuário. Migrações verticais sincronizadas com os ciclos diário e de

maré foram anteriormente descritas num número restrito de casos. Nos zoés de *Rhithropanopeus harrisi* (Cronin 1982) e nas larvas do peixe *Osmerus mordax* (Laprise e Dodson 1989), as migrações sincronizadas com o ciclo da maré contribuem para a retenção das larvas dentro do estuário. As espécies do género *Uca* exportam as suas larvas para fora do estuário (Christy 1982) e também aqui se verificam migrações verticais rítmicas associadas ao ciclo de maré (DeCoursey 1976, Cronin e Forward 1979), embora DeCoursey não tenha publicado os detalhes desta migração.

A posição vertical média do primeiro zoé está mais abaixo durante o dia no período de amostragem de Maio/Junho, quando comparada com a encontrada em Fevereiro/Março, qualquer que seja a fase da maré, mas não durante a noite. Esta diferença é consequência de um padrão migratório diferente entre os dois períodos de amostragem. Este aspecto sugere a existência de uma diferença sazonal no comportamento do primeiro estágio larvar, possivelmente relacionada com os níveis de intensidade luminosa. Contudo, tem sido demonstrado que os zoés de braquiúros adaptados à luz são sempre fotopositivos aos níveis de intensidade luminosa geralmente verificados nos meios estuarinos (Forward e Costlow 1974, Sulkin 1975, Forward 1977). Por outro lado, interações complexas entre a intensidade luminosa, a salinidade e o sinal da fototaxia têm também sido descritas em zoés deste grupo (Latz e Forward 1977). Este aspecto dos dados necessitaria, obviamente, de estudos adicionais para poder ser resolvido.

As hodógrafas integradas calculadas para o primeiro zoé de *Carcinus maenas* mostram um transporte líquido, para jusante, durante a maioria das datas de amostragem. Silva (1994) calculou que a excursão média da maré na zona baixa do Canal de Mira, excluído o efeito do caudal de água doce descarregado, é de cerca de 5600 m. As Estações 1 e 2 distam da

barra da Ria de Aveiro 3750 e 2500 m respectivamente. Estas relações mostram que a maioria das larvas produzidas no Canal de Mira atingirão o mar no decurso da vazante durante a qual são emitidas. Apenas aquelas emitidas mais tarde durante o decurso da vazante serão transportadas para trás.

A distribuição vertical e o transporte de larvas de invertebrados bênticos, dentro dos estuários estratificados, tem sido interpretada em termos da variação da posição vertical em função da profundidade de movimento residual nulo. Nas espécies cujos estágios larvares são retidos dentro do estuário, casos do caranguejo *Rhithropanopeus harrisi* e do peixe *Osmerus mordax*, as larvas estão acima da profundidade de movimento residual nulo durante a enchente e abaixo durante a vazante.

No caso de *Carcinus maenas*, o faseamento das deslocações verticais é tal que coloca as larvas acima da profundidade de movimento residual nulo durante a vazante e abaixo durante a enchente. Contudo, para uma larva migrando verticalmente, a circulação residual pode não ser relevante para o seu transporte. Com efeito, se analisarmos os resultados obtidos para a Estação 2 (Figs. 5.10 e 8.7), os pontos extremos atingidos durante a migração vertical são cerca de 8/10 da profundidade total durante a enchente e de 2/10 durante a vazante o que, para uma profundidade média da Estação 2 de 4,7 m, corresponde a 3,8 e a 1,0 m respectivamente. Ora, à profundidade de 3,8 m, o fluxo residual para montante está próximo do seu valor máximo e, no entanto, as larvas deslocam-se a uma velocidade inferior à da corrente. O aspecto importante não é pois a velocidade residual à qual as larvas, de facto, nunca estão sujeitas, mas sim as velocidades instantâneas a que se expõem no decurso da migração vertical. A 3,8 m as velocidades instantâneas durante a enchente são inferiores às que se verificam a 1,0 m durante a vazante (cf. Figs. 5.6 e 5.7) e é esta diferença o factor

responsável pelo transporte líquido para jusante. A circulação residual é importante quando não estão envolvidas migrações verticais. Pelo contrário, uma larva migrando verticalmente tem a capacidade para "escolher" a velocidade à qual quer viajar, tornando-se, deste modo, independente da estrutura vertical residual do estuário.

8.3. Padrões de ocorrência durante o período primaveril

8.3.1. Introdução

Sobreposta à variação cíclica da emissão larvar, relacionada com os ciclos de maré, diário e semi-lunar, existem fontes de variação de período mais largo, relacionadas com a biologia da reprodução das espécies e com o ciclo anual das estações. Os ciclos de acasalamento e de oviposição, por exemplo, estão directamente relacionados com a periodicidade da emissão larvar (*vide* ponto 2.1.3.) e podem resultar no reforço da emissão larvar num dos semi-períodos lunares, tendo como consequência uma componente de período lunar (Christy 1978, Saigusa 1980). Nas espécies da zona temperada a reprodução é interrompida por períodos mais ou menos longos, durante a estação fria, e pode ocorrer a ausência de determinadas componentes rítmicas no início ou no fim da estação de reprodução (Paula 1989). Variações da intensidade da emissão ao longo da estação de reprodução têm também sido descritas (Gifford 1962, Warner 1967). A descrição das variações da concentração do primeiro zoé por períodos de tempo mais largos do que o mês lunar é pois do maior interesse.

Durante a amostragem efectuada com a bomba dentro do Canal de Mira, com vista à descrição dos padrões de ocorrência do primeiro zoé (pontos 8.1. e 8.2.) e do megalopa (pontos 10.1. e 10.2.) foram, como veremos no capítulo que a este último estágio se refere, registadas densidades relativamente baixas de megalopae. No decurso deste trabalho pôs-se a hipótese de a bomba não ser um amostrador conveniente para os megalopas, nomeadamente por haver registos de ocorrência de megalopas doutras espécies na camada neustónica (Johnson 1982, Booth *et al.* 1985). Por este motivo foi planeada uma campanha de amostragem, envolvendo, do mesmo modo, a colheita de amostras ao longo do tempo em ponto fixo, mas na qual se utilizariam redes de plâncton, e que decorreria o mais próximo possível da embocadura da Ria de Aveiro.

Embora esta campanha tivesse sido desenhada para, como primeira prioridade, se descrever os padrões de ocorrência do estágio competente à sua entrada no estuário, admitiu-se que a metodologia de amostragem empregue seria igualmente eficiente para a descrição das variações da abundância do primeiro zoé em função dos ciclos ambientais relevantes. Como já dissemos no capítulo 6 e veremos em seguida, as amostras colhidas com as redes apresentam discrepâncias consistentes em relação às obtidas com a bomba. Admitiu-se a possibilidade de que um "efeito de estação" fosse responsável pela peculiaridade dos dados. Apesar destas condicionantes descreveremos, neste ponto, os resultados obtidos durante um programa de amostragem que decorreu na primavera de 1991, em que foram utilizadas redes de plâncton, tentando estabelecer, nos pontos relevantes, uma comparação com os resultados obtidos com a bomba.

8.3.2. Métodos

Este programa de amostragem decorreu entre 13 de Abril e 27 de Junho de 1991, envolvendo a realização de ciclos de amostragem de 25 h em ponto fixo, na Estação 1 (Fig. 5.1), a intervalos aproximadamente semanais. Em cada ciclo de 25 h foram colhidas amostras de plâncton de 2 em 2 h, com as redes descritas no capítulo 6. Em cada momento de amostragem, as amostras foram colhidas, numa sucessão rápida, à superfície (neuston), a meia água e acima do fundo. Cada arrasto, conduzido sobre a parte mais funda do canal (ver Fig. 5.2) a uma velocidade de 1 a 2 m², teve a duração aproximada de 5 min. As redes estavam equipadas com fluxómetros, sendo os volumes médios filtrados de 35,1, 30,7 e 25,3 m³ pelas redes de neuston, plâncton e trenó, respectivamente. As amostras foram conservadas em formol neutralizado, a 4%, imediatamente após a colheita. Antes de se proceder à obtenção das amostras de plâncton foram feitas medições da intensidade e direcção da corrente, ao

longo da coluna de água, a intervalos regulares de 1 m, com o auxílio do correntómetro descrito no ponto 5.2. Todavia, por mal funcionamento do aparelho, não foi possível obter dados de correntes correspondentes a todas as colheitas efectuadas.

Muitas das amostras colhidas apresentavam grandes quantidades de detritos, o que tornou extremamente morosa a contagem e identificação dos estágios larvares. Nestes casos adoptou-se, como procedimento padrão, a contagem de apenas uma fracção da amostra, nunca inferior a 1/8, independentemente do número de larvas contadas. Nos restantes casos toda a amostra foi analisada, ou apenas a fracção necessária para perfazer pelo menos 100 indivíduos. As subamostragens foram executadas com um fraccionador do tipo Folsom, e os estágios larvares identificados de acordo com Rice e Ingle (1975).

A ponderação dos valores de concentração pela velocidade da corrente (ver abaixo) foi dificultada pela ausência de valores de corrente nalguns ciclos, ou porções de ciclos, de amostragem. Esta ausência foi suprida por valores estimados a partir de um modelo para a velocidade da corrente ao longo do ciclo da maré, adaptado de Christy e Stancyk (1982), da forma

$$v = [a_0 + a_1 \sin(2\pi t/745,2\text{min}) + a_2 \cos(2\pi t/745,2\text{min}) + a_3 \sin(2\pi t/372,6\text{min}) + a_4 \cos(2\pi t/372,6\text{min})] \times am$$

em que v é a componente longitudinal da velocidade, t é o tempo, am é a amplitude da maré, a_0 , a_1 , a_2 , a_3 e a_4 são coeficientes de regressão e **745,2 min** e **372,6 min** são a duração do período e do semi-período da maré. Os coeficientes foram estimados a partir da subrotina de regressão não linear, pelo método de Levenberg-Marquardt, incluída no programa SPSS

(Norušis 1993). Este modelo geral foi ajustado separadamente às observações feitas à superfície, a meia água e acima do fundo, utilizando as amplitudes de maré estimadas a partir das tabelas de marés publicadas pelo Instituto Hidrográfico, sendo então possível estimar os valores em falta.

8.3.3. Resultados

A concentração média do primeiro zoé de *Carcinus maenas*, todas as amostras combinadas, foi de 11,6 ind m⁻³. Foram colhidos alguns zoeae no segundo e terceiro estágio, embora com concentrações muito baixas: 0,010 e 0,002 ind m⁻³, respectivamente. Para comparação, a densidade média dos megalopas foi de 0,053 ind m⁻³.

As Figs. 8.12 a 8.14 apresentam as concentrações registadas ao longo de cada ciclo de amostragem de 25 h, com as redes de neuston, de plâncton e o trenó. Embora as colheitas efectuadas à superfície mostrem o mesmo padrão das efectuadas no ano anterior com a bomba, com maiores abundâncias durante as vazantes nocturnas, estas características desaparecem à medida que se desce na coluna de água. Junto ao fundo, máximos do primeiro estágio larvar foram registados com maior frequência durante a enchente. Nesta fase da maré os máximos verificaram-se, sistematicamente, na primeira colheita realizada. É interessante notar que estes picos de abundância junto ao fundo ocorreram quase sempre durante os quartos da lua (cf. 6 e 21 de Maio e 5 de Junho, Fig. 8.14), quando seria de esperar maior intensidade da actividade de emissão larvar. Estes dados estão sumariados na Fig. 8.15, a qual mostra um aumento da concentração com a profundidade durante a enchente, e uma diminuição durante a vazante. As concentrações médias na enchente e na vazante, 16,7 e

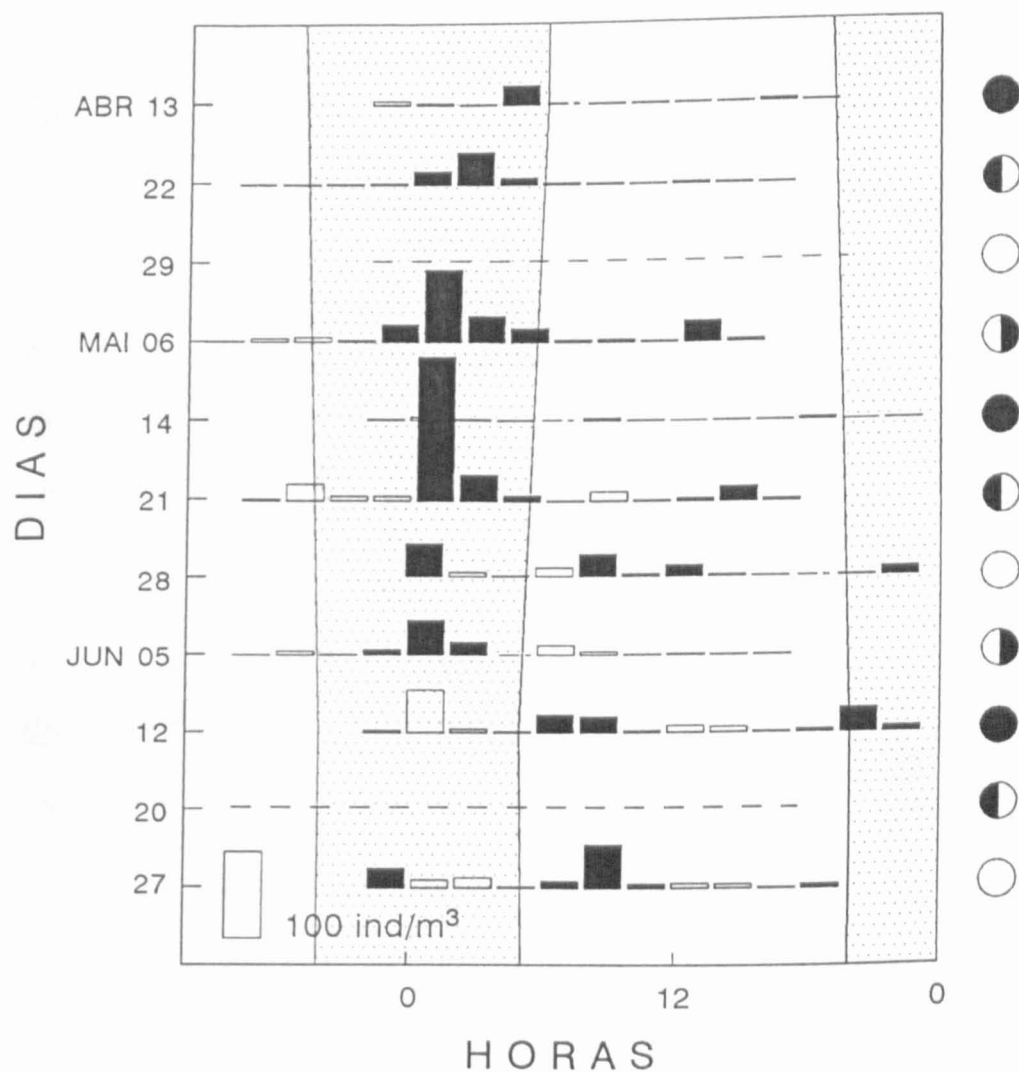


Fig. 8.12. *Carcinus maenas*. Concentração do primeiro zoé em colheitas efectuadas com a rede de neuston durante a primavera de 1991, na Estação 1. Hora do dia representa a hora do fuso 0. Áreas sombreadas: período entre o ocaso e o nascimento do sol; barras cheias: colheitas efectuadas durante a vazante; barras abertas: colheitas efectuadas durante a enchente; linha horizontal tracejada: valores ausentes.

11,8 ind m⁻³, respectivamente, não são significativamente diferentes ($P > 0,25$, Teste de Mann-Whitney, Sokal e Rohlf 1969).

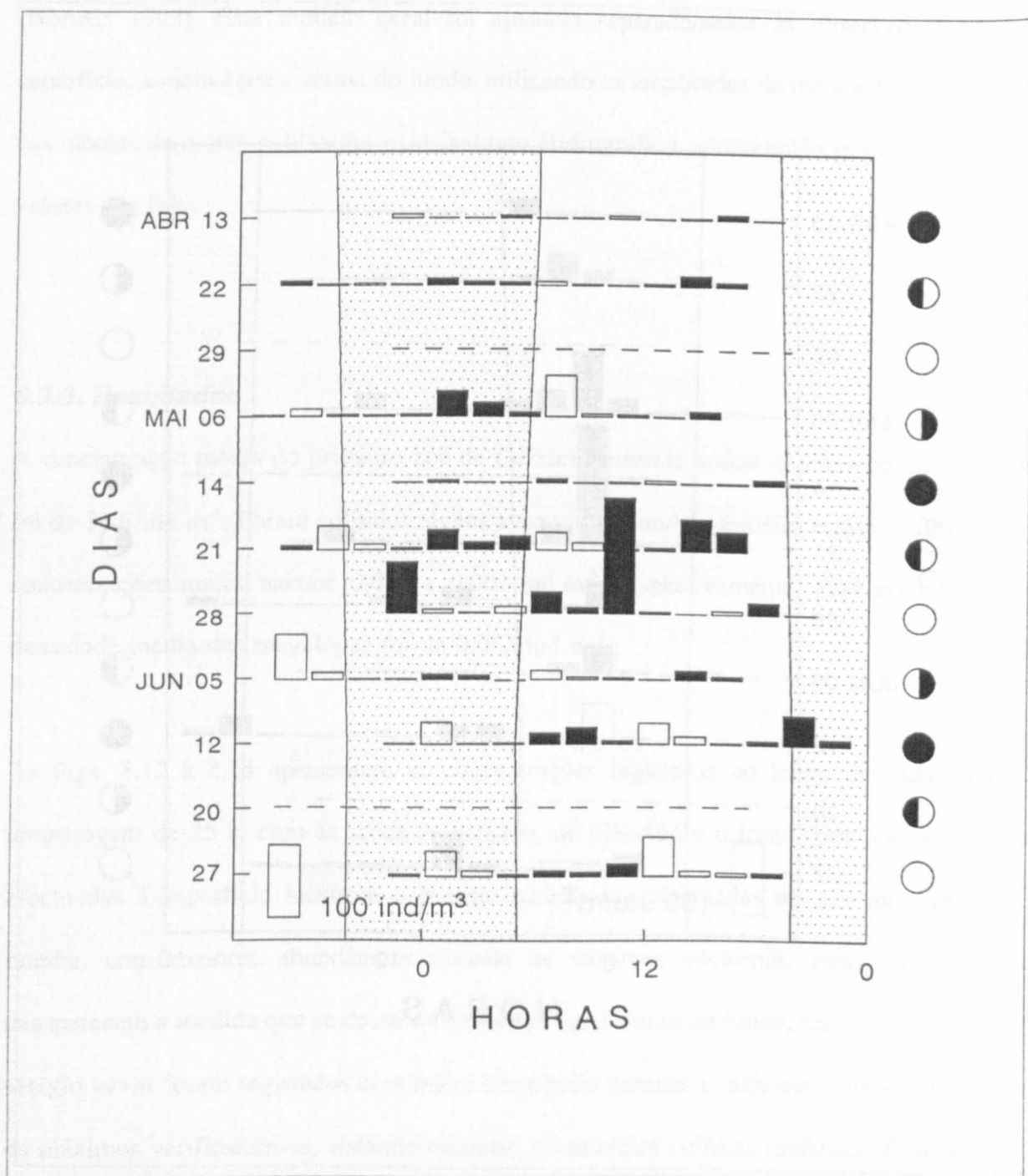


Fig. 8.13. *Carcinus maenas*. Concentração do primeiro zoé em colheitas efectuadas com a rede de plâncton durante a primavera de 1991, na Estação 1. Hora do dia representa a hora do fuso 0. Áreas sombreadas: período entre o ocaso e o nascimento do sol; barras cheias: colheitas efectuadas durante a vazante; barras abertas: colheitas efectuadas durante a enchente; linha horizontal tracejada: valores ausentes.

O facto de as redes registarem concentrações aproximadamente iguais nas duas fases da maré pode não ser consequência de números iguais de larvas serem transportadas, para montante e para jusante, durante toda a duração de cada semi-ciclo da maré. Com efeito, as larvas que

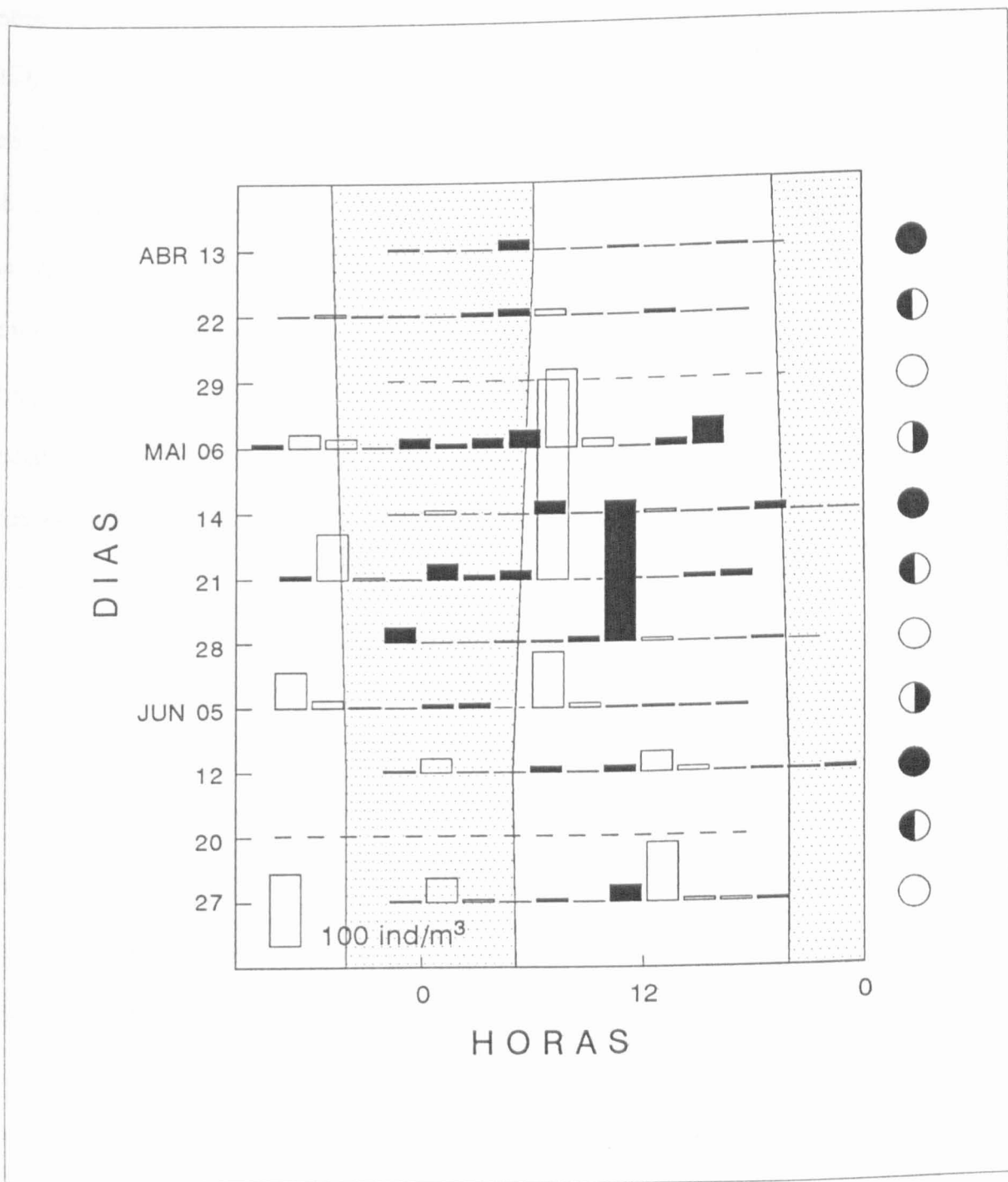


Fig. 8.14. *Carcinus maenas*. Concentração do primeiro zoé em colheitas efectuadas com o trenó durante a primavera de 1991, na Estação 1. Hora do dia representa a hora do fuso 0. Áreas sombreadas: período entre o ocaso e o nascimento do sol; barras cheias: colheitas efectuadas durante a vazante; barras abertas; colheitas efectuadas durante a enchente; linha horizontal tracejada: valores ausentes.

ocorrem junto ao fundo durante o início da enchente estão sujeitas a baixas velocidades da corrente, podendo tratar-se, portanto, de um número absoluto relativamente pequeno de larvas, muito concentradas, que está a viajar a uma baixa velocidade em determinados momentos de

amostragem. Para remover o efeito da velocidade da corrente ponderaram-se as concentrações registadas, em cada uma das três profundidades, pela velocidade da corrente à profundidade correspondente, verificada no momento da amostragem, o que converte as concentrações em fluxos de larvas por unidade de área por unidade de tempo. Os parâmetros dos modelos da velocidade da corrente ao longo do ciclo da maré, estimados para cada profundidade na Estação 1, a partir dos quais se estimaram os valores ausentes da velocidade da corrente, constam da Tabela 8.7. A Fig. 8.16 mostra exemplos de aplicação dos modelos para amplitudes de maré de 1,1 e 2,6 m. O modelo geral utilizado descreve bem as velocidades da corrente em função do tempo, tendo-se obtido valores do coeficiente de determinação superiores a 0,89 em todos os casos.

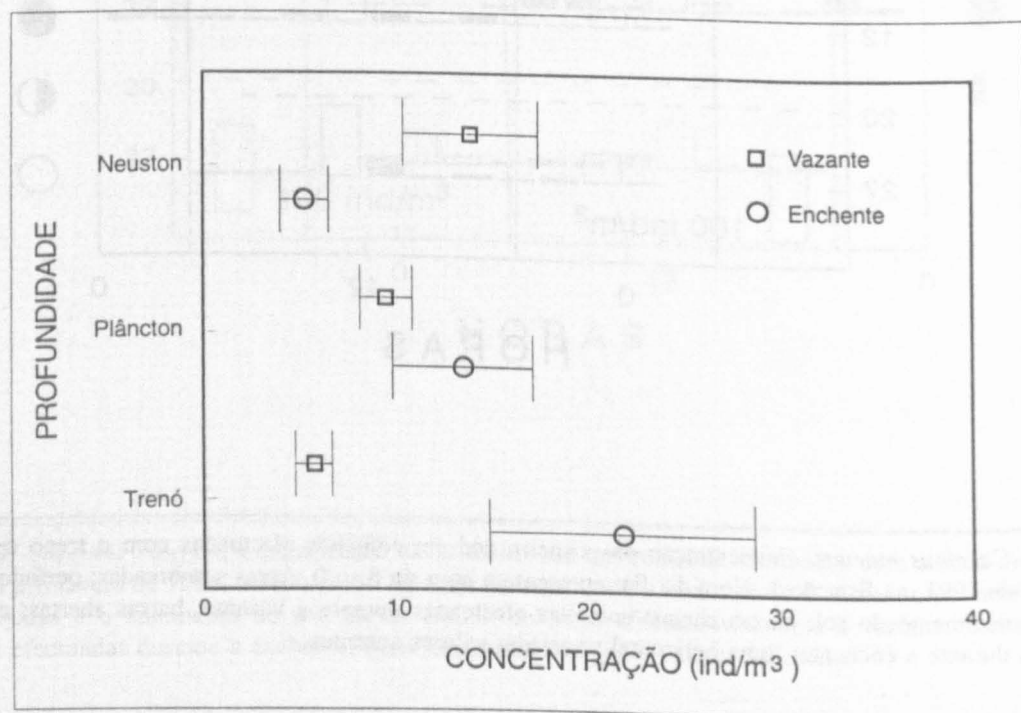


Fig. 8.15. *Carcinus maenas*. Concentração média do primeiro zoé em função da rede de colheita e da fase da maré, na Estação 1, durante a primavera de 1991. Barras horizontais representam ± 1 erro padrão.

Tabela 8.7. Coeficientes de regressão e coeficiente de determinação, r^2 , para os modelos da velocidade da corrente à superfície, a meia água e acima do fundo na Estação 1.

| Profundidades | a_0 | a_1 | a_2 | a_3 | a_4 | r^2 |
|---------------|-----------|----------|----------|----------|----------|-------|
| Superfície | -0,026427 | 0,316321 | 0,021176 | 0,042698 | 0,024742 | 0,953 |
| Meia água | -0,023519 | 0,295278 | 0,032759 | 0,045572 | 0,008267 | 0,949 |
| Fundo | -0,006392 | 0,179711 | 0,026644 | 0,039294 | 0,005360 | 0,897 |

A Fig. 8.17 apresenta o resultado da ponderação da concentração do primeiro estágio larvar de *Carcinus maenas* pela velocidade da corrente. O fluxo de larvas para montante, junto ao fundo, é mais baixo do que o fluxo para jusante à superfície. Contudo, a média dos fluxos para montante, todas as profundidades consideradas, é ainda numericamente superior à da vazante, 3,98 contra 3,78 ind $m^{-2} s^{-1}$, embora em termos relativos a diferença seja menor do que a respeitante às concentrações.

Estes resultados podem ter duas interpretações diferentes. Uma delas é a de que resultam de actividade de emissão por parte de fêmeas a jusante da Estação 1, durante a enchente. Três argumentos principais podem ser utilizados contra esta hipótese: i) estaria em total contradição com os resultados dos pontos 8.1. e 8.2., que mostram inequivocamente maiores concentrações durante a vazante e um transporte líquido dos zoés para o mar; ii) estaria em contradição com o facto de que os zoés avançados estão virtualmente ausentes do Canal de Mira sendo, pelo contrário, comuns nas águas neríticas (capítulo 9); iii) não poderia explicar as diferenças encontradas entre os resultados obtidos com a bomba e com as redes no ensaio de calibração do capítulo 6. A outra hipótese, já adiantada no capítulo 6, é a de que um "efeito de estação", associado à migração vertical do primeiro zoé, afecta os dados colhidos

na Estação 1, tornando impossível a comparação entre as colheitas feitas na enchente e na vazante.

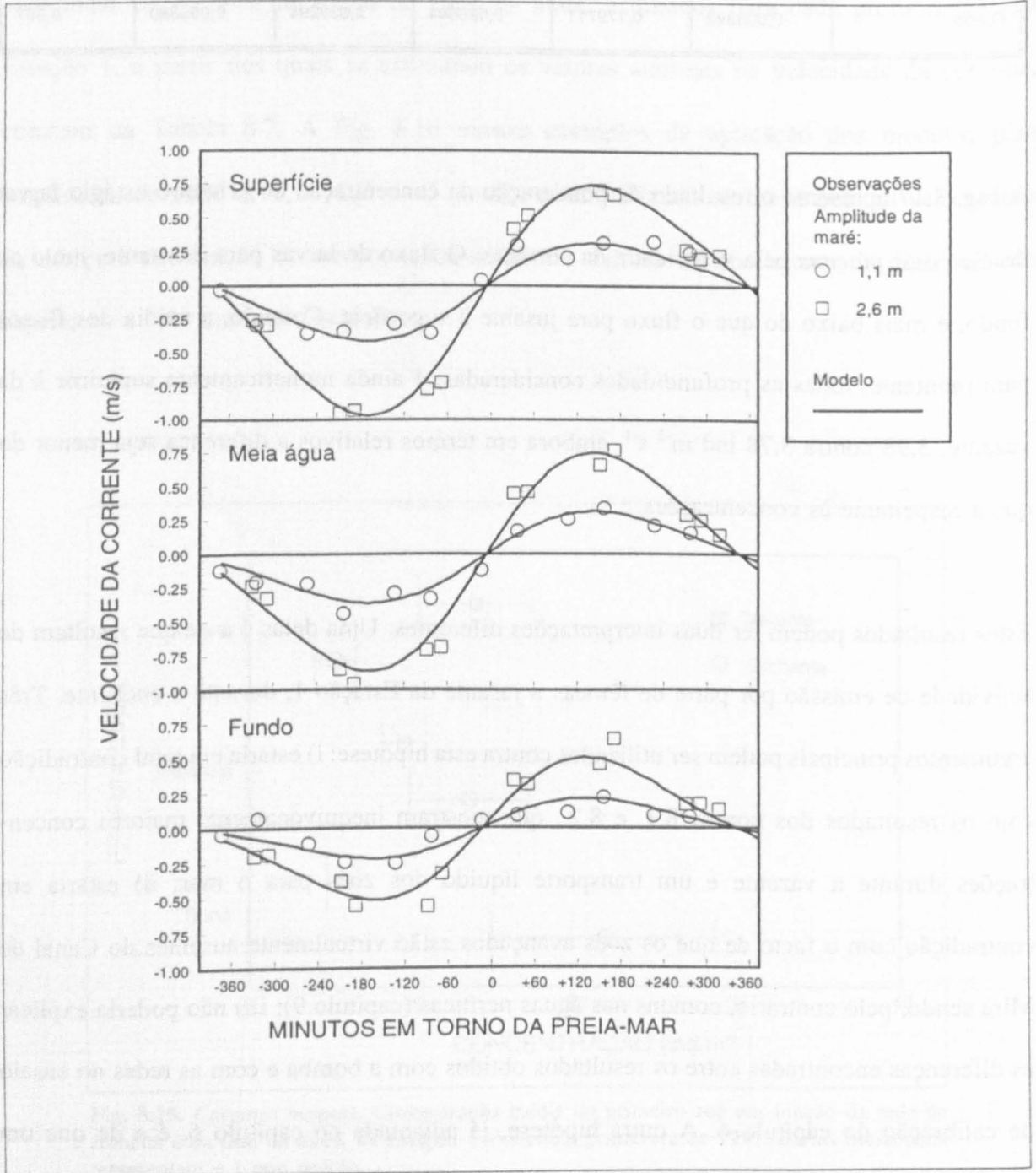


Fig. 8.16. Exemplos de aplicação dos modelos da velocidade da corrente ao longo do ciclo da maré na Estação 1, para amplitudes de maré de 1.1 e 2.6 m.

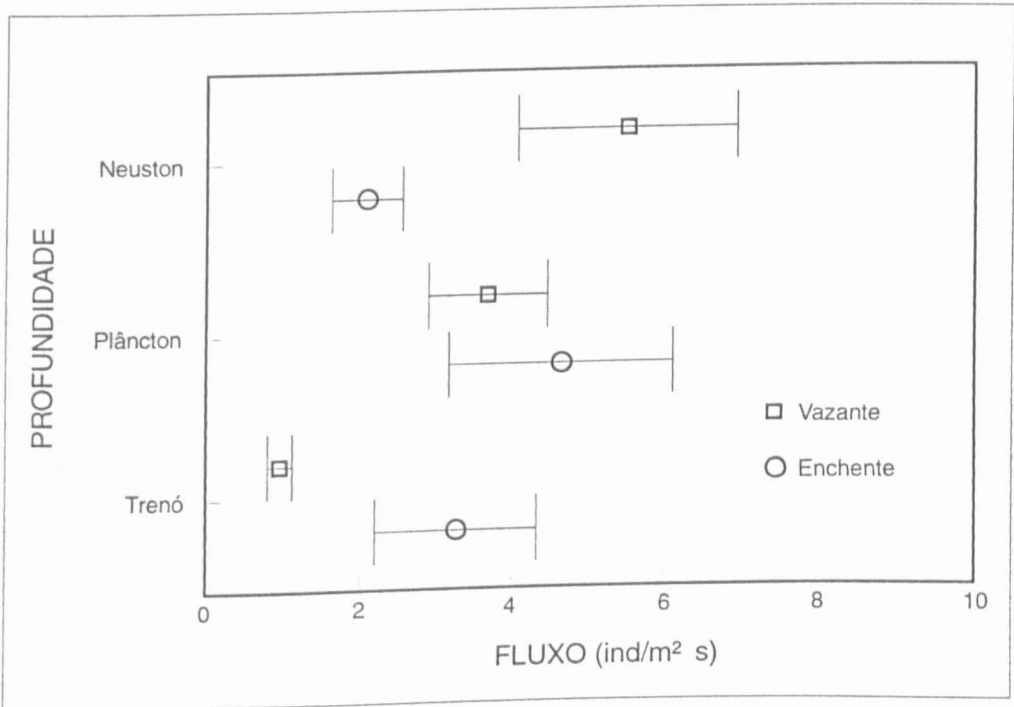


Fig. 8.17. *Carcinus maenas*. Fluxo médio do primeiro zoé em função da rede de colheita e da fase da maré, na Estação 1, durante a primavera de 1991. Barras horizontais representam ± 1 erro padrão.

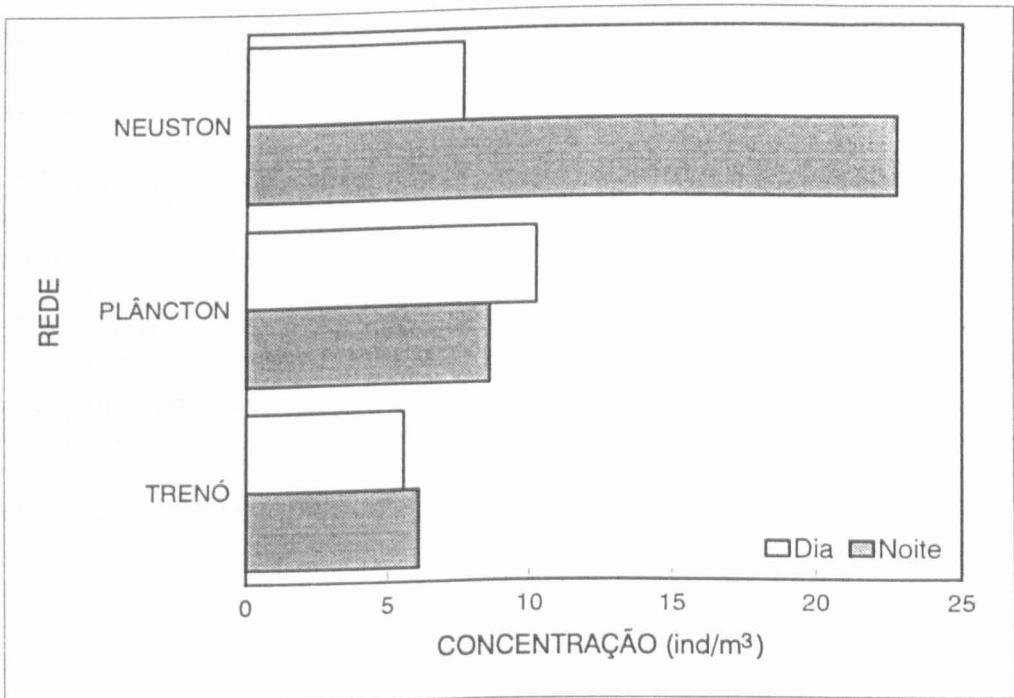


Fig. 8.18. *Carcinus maenas*. Concentração média do primeiro zoé durante a vazante, em amostras colhidas durante a primavera de 1991 na Estação 1, em função da rede utilizada e da fase do dia.

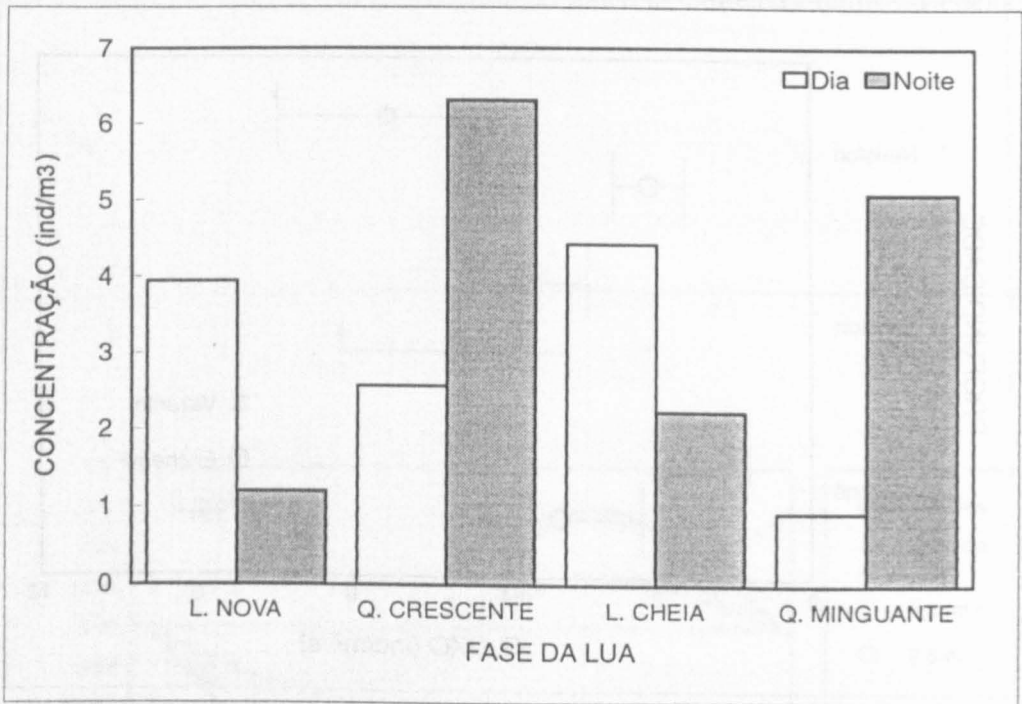


Fig. 8.19. *Carcinus maenas*. Concentração média do primeiro zoé durante a vazante, em amostras colhidas durante a primavera de 1991 na Estação 1, em função da fase do dia e da fase da lua.

Se analisarmos apenas as amostras colhidas durante a vazante, encontraremos características semelhantes às identificadas nas colheitas com a bomba. O primeiro zoé de *Carcinus maenas* é mais abundante de noite e à superfície (Fig. 8.18) e, tomadas as amostras colhidas em conjunto pelas três redes, verificam-se maiores abundâncias durante os quartos da lua (Fig. 8.19). É de notar que, durante as marés de quadratura, as maiores concentrações se verificaram de noite, o que seria consistente com a hipótese de uma emissão nocturna com periodicidade semi-lunar.

8.3.4. Discussão

Os resultados da campanha de amostragem a que o presente ponto se refere mostram discrepâncias consistentes em relação às colheitas feitas com a motobomba, descritas nos dois

pontos anteriores. Estas diferenças residem na detecção de elevadas densidades do primeiro zoé de *Carcinus maenas* junto ao fundo, durante o início da enchente. Estes máximos de abundância nunca haviam sido detectados com a bomba, mesmo quando as colheitas foram efectuadas na Estação 1 (cf. Figs. 6.5 e 8.2). Como vimos durante o ensaio de calibração dos engenhos de amostragem, não há razões para pensar que estas discrepâncias resultem de diferenças de eficiência dos amostradores, mas sim do desfasamento espacial das colheitas realizadas pelos dois tipos de amostradores, associado às características da circulação na região da estação de amostragem e à migração vertical que este estágio executa.

Infelizmente, não é possível testar esta hipótese sem a realização de estudos adicionais. Em favor dela não podemos mais do que verificar a sua consistência com a distribuição geral dos estágios larvares de *Carcinus maenas*, quer dentro do Canal de Mira quer nas águas costeiras, e com a entrada, no Canal de Mira, de uma parte considerável do volume descarregado pelo Canal de Ovar (Silva 1994).

Para além destas diferenças, outros aspectos dos dados existem que estão de acordo com os resultados anteriores. O primeiro zoé está mais fundo durante a enchente do que durante a vazante, o que minimiza o seu transporte para montante. Se analisarmos apenas os dados obtidos durante a vazante, encontraremos as mesmas características descritas nos dois pontos anteriores: concentrações mais elevadas durante a noite e à superfície durante as marés mortas.

8.4. Distribuição espácio-temporal do primeiro zoé

8.4.1. Introdução

Como vimos nos pontos anteriores do presente capítulo, ocorre, no Canal de Mira, uma importante actividade de emissão de larvas de *Carcinus maenas*. Os locais de emissão das larvas deverão estar, obviamente, relacionados com a distribuição das fêmeas ovígeras descrita no capítulo 7. Por outro lado, sabe-se que a sobrevivência e o crescimento dos estágios larvares da espécie é afectada pela temperatura e pela salinidade (Dawirs 1985, Nagaraj 1993), tal como, aliás, na generalidade dos decápodes (ver, por exemplo, Costlow *et al.* 1960, 1962, 1966, Criales e Anger 1986, Anger 1991). É de esperar, também, que exista alguma variação interanual da intensidade da emissão larvar.

Neste ponto descreveremos a distribuição do primeiro zoé de *Carcinus maenas* ao longo do Canal de Mira, durante os anos de 1991 e 1992. Os resultados obtidos serão analisados à luz dos dados conhecidos sobre o crescimento e a sobrevivência larvar da espécie em função da temperatura e da salinidade, realçando-se, ainda, os aspectos que sustentam as conclusões apresentadas nos pontos anteriores deste capítulo.

8.4.2. Métodos

A análise da abundância e distribuição horizontal do primeiro zoé de *Carcinus maenas* foi baseada numa série de 5 estações de amostragem situadas ao longo do Canal de Mira (Fig. 5.1). Estas estações foram amostrados com a rede de plâncton descrita no capítulo 6, arrastada horizontalmente a uma profundidade aproximadamente igual a metade da altura da coluna de água. As amostras foram colhidas 1 a 2 horas depois do momento esperado (tabela de maré do Instituto Hidrográfico) da preia-mar nocturna de quarto minguante (marés mortas) e de lua

nova (marés vivas), nos meses de Fevereiro a Agosto de 1991, Novembro e Dezembro de 1991 e Fevereiro a Agosto de 1992. Em cada estação foram feitas medições de temperatura e salinidade a meio da coluna de água. Em consequência da dificuldade em navegar de noite no Canal de Mira, as Estações 4 e 5 foram amostradas lançando a rede das pontes da Vagueira e do Areão. Dada a baixa densidade de larvas de *Carcinus maenas* encontradas nestas estações e o esforço físico necessário para as amostrar, as colheitas efectuadas durante o ano de 1992 restringiram-se às Estações 1, 2 e 3.

8.4.3. Resultados

As concentrações do primeiro estágio larvar de *Carcinus maenas* determinadas nas Estações 1 a 5 estão representados nas Figs. 8.20 a 8.24, juntamente com os valores de temperatura e salinidade registados. As Estações 4 e 5 (Figs. 8.23 e 8.24) apresentaram densidades muito baixas durante o ano de 1991, inferiores a 1 ind m^{-3} . O valor mais elevado encontrado foi de 664 ind m^{-3} , observado em Abril de 1991 na Estação 2, em situação de maré morta. Com excepção deste valor, os máximos de abundância situaram-se entre os 10 e os 35 ind m^{-3} no conjunto das Estações 1, 2 e 3. Mais uma vez, os zoeae avançados foram encontrados em concentrações muito baixas. As percentagens de ocorrência dos diferentes estágios foram, do primeiro zoé ao megalopa respectivamente: 99,8%, 0,025%, 0,015%, 0,002% e 0,161%.

O primeiro zoé foi encontrado durante quase todos os meses amostrados, embora seja muito menos abundante, ou esteja mesmo ausente, nas amostras colhidas entre Agosto e Dezembro. Este facto reflecte a presença de actividade reprodutora na espécie durante um período alargado, que se estende, pelo menos, de Fevereiro a Agosto.

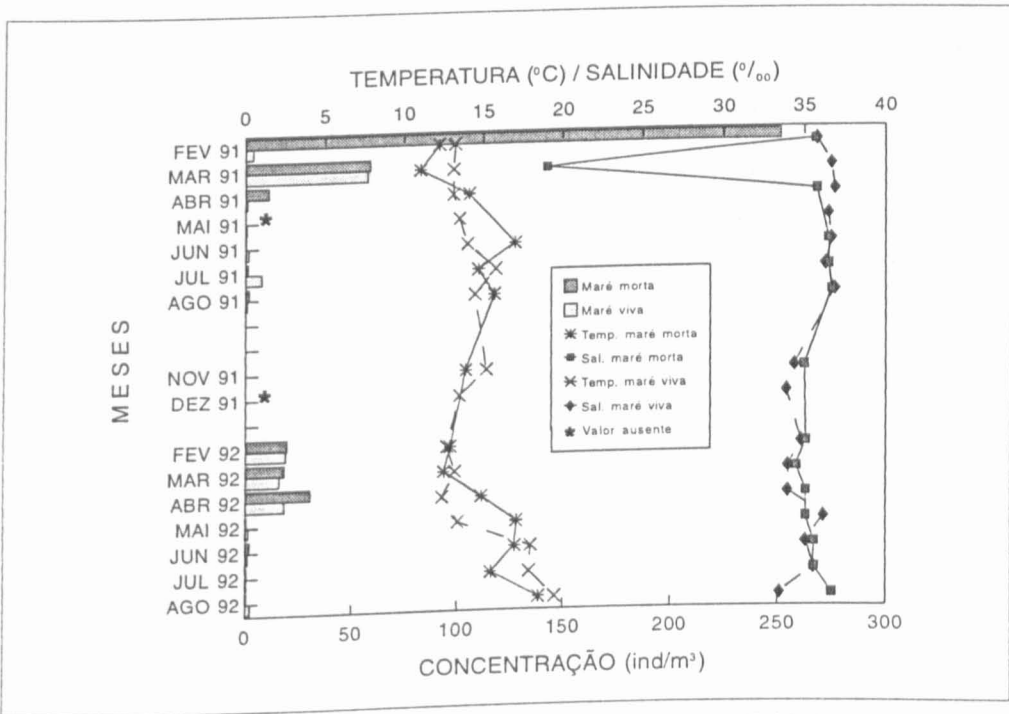


Fig. 8.20. *Carcinus maenas*. Concentração do primeiro zoé, salinidade e temperatura, registadas na Estação 1, 1 a 2 h depois da preia-mar de marés vivas e de marés mortas.

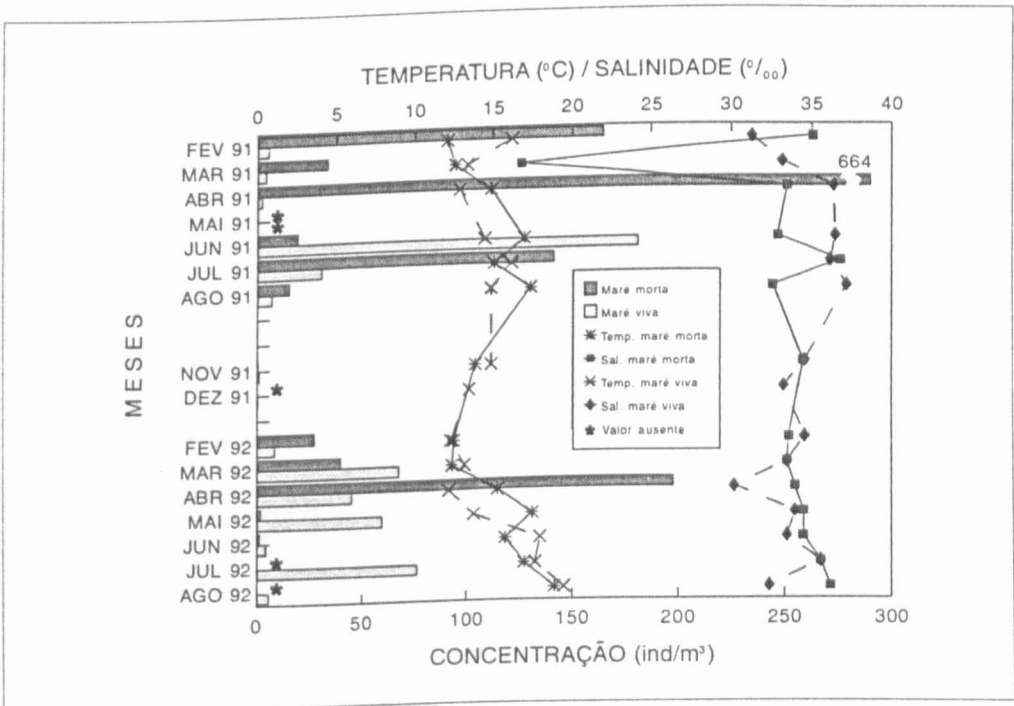


Fig. 8.21. *Carcinus maenas*. Concentração do primeiro zoé, salinidade e temperatura, registadas na Estação 2, 1 a 2 h depois da preia-mar de marés vivas e de marés mortas.

8. Actividade de emissão larvar e padrões de ocorrência do primeiro zoé

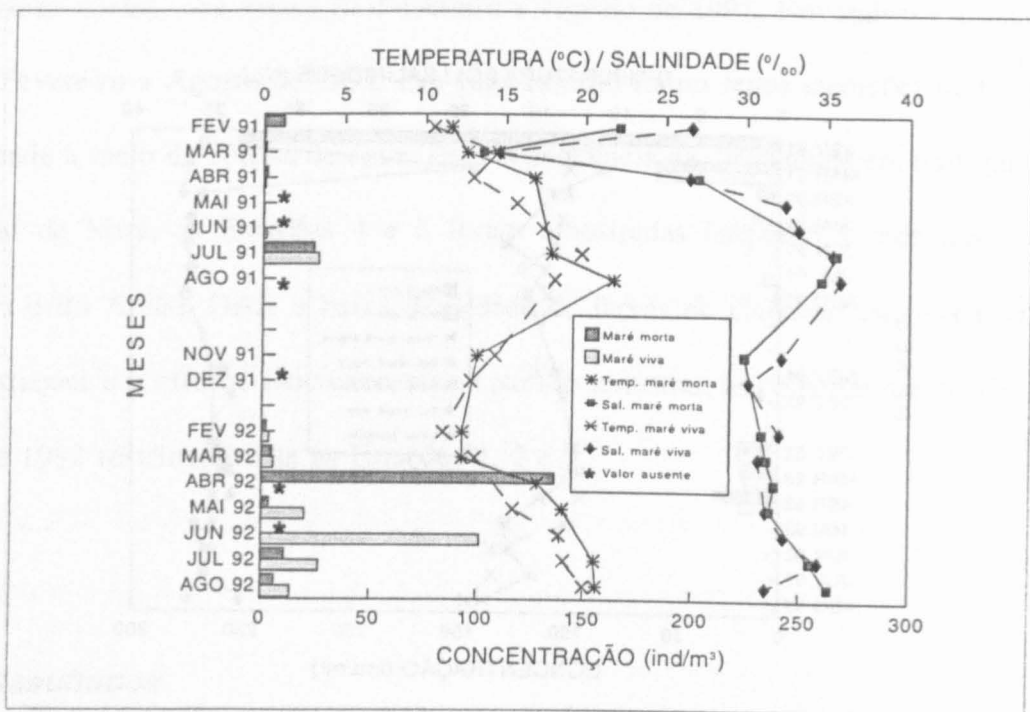


Fig. 8.22. *Carcinus maenas*. Concentração do primeiro zoé, salinidade e temperatura, registadas na Estação 3, 1 a 2 h depois da preia-mar de marés vivas e de marés mortas.

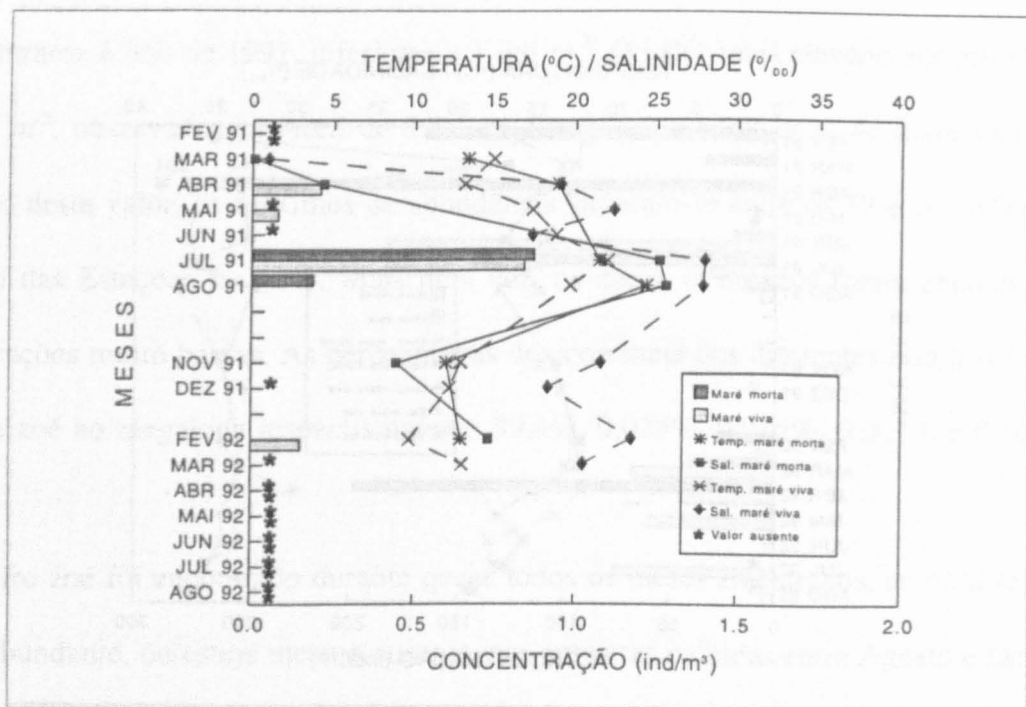


Fig. 8.23. *Carcinus maenas*. Concentração do primeiro zoé, salinidade e temperatura, registadas na Estação 4, 1 a 2 h depois da preia-mar de marés vivas e de marés mortas.

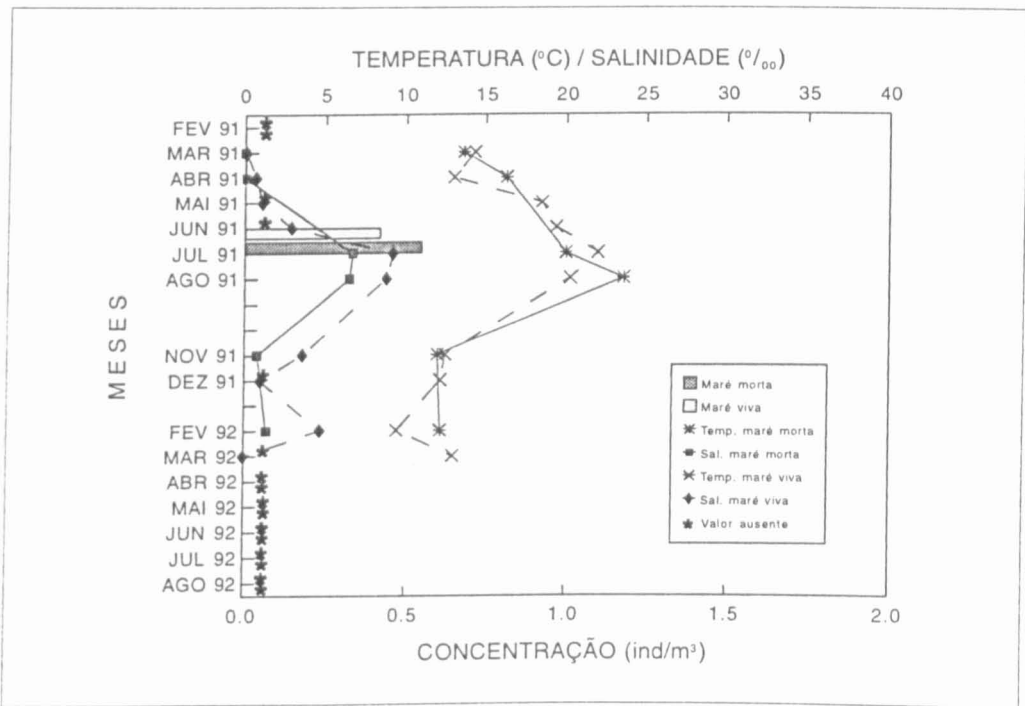


Fig. 8.24. *Carcinus maenas*. Concentração do primeiro zoé, salinidade e temperatura, registadas na Estação 5, 1 a 2 h depois da preia-mar de marés vivas e de marés mortas.

Nas Estações 1 e 2, o primeiro zoé é mais abundante em 1991 do que em 1992, enquanto que na Estação 3 é nitidamente mais abundante em 1992. Isto parece traduzir uma distribuição deste estágio larvar mais para montante em 1992 do que em 1991. É de notar que, no ano de 1992, as fêmeas ovadas da espécie estão também distribuídas mais a montante (ver capítulo 7, Figs. 7.3 e 7.4). Este fenómeno parece ser consequência de salinidades mais reduzidas durante o Inverno de 1991 a montante da Estação 3, reflectidas em valores abaixo dos 27‰, nesta estação, nos meses de Fevereiro a Abril. Sabe-se que as fêmeas de *Carcinus maenas* executam migrações relacionadas com a reprodução, deslocando-se para zonas de maior salinidade no inverno. Este comportamento evita que os ovos estejam submetidos a condições adversas de baixa salinidade e baixa temperatura (Broekhuysen, 1936). No conjunto das Estações 1 a 3, e para os meses em que estas estações foram amostradas nos dois anos, não

existe uma diferença significativa entre as densidades registadas nos anos de 1991 e 1992 ($P > 0,30$, teste de Mann-Whitney, Sokal e Rohlf 1969).

Nos meses em que existem dados referentes a ambas as condições de maré (vivas e mortas), o primeiro zoé é geralmente mais abundante durante as marés mortas do que nas marés vivas, embora esta diferença não seja estatisticamente significativa ($P > 0,20$, teste de Mann-Whitney, Sokal e Rohlf 1969).

8.4.4. Discussão

O único trabalho publicado que analisa a taxa de mortalidade das larvas de *Carcinus maenas* em função de combinações de salinidade e temperatura é o de Nagaraj (1993). Este trabalho mostra claramente que as condições óptimas para a sobrevivência do primeiro zoé (taxa de mortalidade inferior a 10%) são encontradas a salinidades superiores a 30‰, numa larga gama de temperaturas que se estende dos 5 aos 20° C. A taxa de mortalidade deste estágio aumenta com a diminuição simultânea da temperatura e da salinidade. Entre os 10 e os 15° C, temperaturas registadas nas Estações 1 a 3 durante o inverno, a mortalidade é de cerca de 30% a 15‰ e de 40% a 10‰. Embora o padrão geral nas larvas de decápodes seja uma diminuição da mortalidade, a baixas salinidades, com uma diminuição da temperatura (Paula *et al.* 1992), *C. maenas* apresenta taxas de mortalidade superiores a 60% para combinações de temperatura e de salinidade inferiores a, respectivamente, 5° C e 15‰. Embora salinidades inferiores a 15‰ sejam comuns no Canal de Mira durante o inverno, sobretudo a montante da Estação 4, temperaturas inferiores a 5° C nunca foram registadas, nem neste nem noutros trabalhos (Cunha 1993, Moreira *et al.* 1993, Rebelo 1993). As baixas densidades do zoé I registadas a montante da Estação 3 estão, pois, claramente relacionadas com as condições de

salinidade nesta porção do Canal de Mira. Estas observações estão também de acordo com a distribuição das fêmeas ovadas (capítulo 7), tudo indicando que também na Ria de Aveiro estas executam uma migração sazonal relacionada com a emissão larvar.

Apesar de taxas de mortalidade elevadas, os dados de Nagaraj (1993) indicam também que *Carcinus maenas* pode completar o seu desenvolvimento larvar a salinidades abaixo dos 20‰, mesmo a temperaturas inferiores a 10° C. As proporções dos estágios larvares da espécie encontradas no Canal de Mira, durante a presente campanha de amostragem, não indicam, todavia, que o desenvolvimento larvar se processe dentro do estuário, e não conhecemos qualquer referência que aponte neste sentido.

Apesar de as abundâncias de fêmeas ovígeras registadas durante o ano de 1992 serem menores do que em 1991, não se verificaram diferenças significativas na abundância global do primeiro zoé de *Carcinus maenas* entre os dois anos.

Como vimos acima, a concentração do primeiro estágio larvar de *Carcinus maenas* diminui para montante e as suas densidades mais elevadas foram registadas durante as marés mortas. Associada ao facto de que as densidades dos estágios de zoé avançados registadas nesta campanha de amostragem são quase nulas, estas observações são consistentes com as conclusões dos pontos anteriores deste capítulo no que respeita, nomeadamente, à periodicidade da emissão larvar e ao transporte do primeiro zoé de *C. maenas* para fora do estuário.

***9. Distribuição costeira dos estágios larvares
de Carcinus maenas***

9.1. Introdução

Os resultados obtidos no capítulo anterior mostram que todos os zoés de *Carcinus maenas* emitidos dentro da Ria são transportados para o mar. Aqui se processa quase todo o desenvolvimento larvar, sendo o megalopa o estágio responsável pela reinvasão da Ria (*vide* capítulo 10).

São virtualmente inexistentes os estudos publicados sobre a distribuição de larvas de caranguejo na costa portuguesa. O único trabalho conhecido parece ser o de Paula (1987), conduzido na região de Sines. Este trabalho regista a ocorrência de larvas de *Carcinus maenas* até à distância de 10 km da costa, sem distinção de estágio, durante quase todo o ano, com excepção dos meses de Junho, Julho e Setembro. Também não parecem ser abundantes as referências sobre a distribuição costeira das larvas desta espécie noutras regiões, embora Lebour (1928), Dawirs (1985) e Roff *et al.* (1986) refiram a sua ocorrência nas águas costeiras do norte da Europa e do Canadá.

O presente capítulo analisa uma colecção de observações hidrológicas e de amostras de plâncton colhidas durante a primavera de 1991 ao largo da Ria de Aveiro. Esta campanha de amostragem inseriu-se no sub-programa "Eastern Boundary Currents" do programa "World Ocean Circulation Experiment II" (WOCE II) (Hagen *et al.* 1994, H.-Ch. John, Biologisches Anstalt Helgoland, dados não publicados). No decurso deste programa foram realizadas quatro campanhas de colheita de amostras de plâncton, cobrindo as quatro estações do ano, embora

em anos diferentes. Uma análise semi-quantitativa de uma outra colecção de amostras obtidas pelo Instituto Português de Investigações Marítimas, ao longo de transectos sobre a plataforma costeira do norte de Portugal, mostrou que as larvas de *Carcinus maenas* são muito mais abundantes na primavera do que durante o resto do ano. Por este motivo, das quatro campanhas integradas no programa WOCE II, apenas foi analisada a relativa à primavera de 1991. Esta campanha apresenta o interesse adicional de ter sido efectuada no mesmo ano em que decorreram parte das amostragens realizadas no Canal de Mira.

O presente capítulo descreverá a distribuição costeira, vertical e horizontal, das larvas de *Carcinus maenas* na costa norte de Portugal, entre os rios Ave e Mondego.

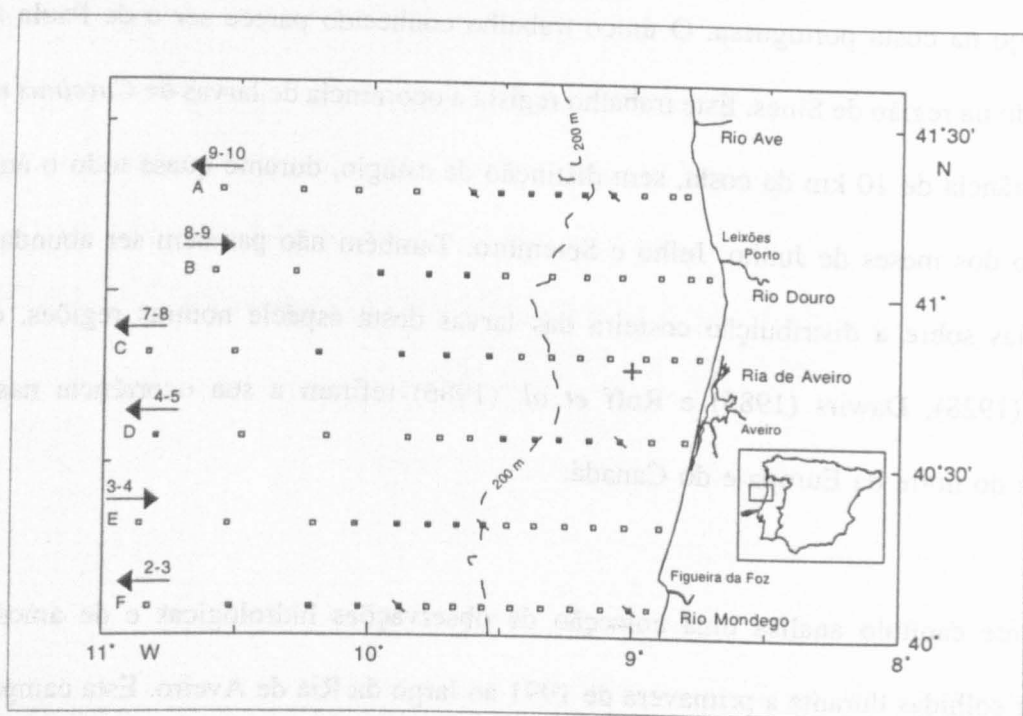


Fig. 9.1. Área abrangida pela campanha de amostragem e estações de colheita na costa norte de Portugal. As letras A a F denotam os transectos. As estações, dentro de cada transecto, estão numeradas de 1 a 12-14, por ordem crescente a partir da costa. As setas mostram a direcção da amostragem (datas por cima das setas). Quadrados abertos representam as estações amostradas durante o dia, quadrados cheios durante a noite e quadrados cortados durante o crepúsculo. A cruz representa o local da amarração dos correntómetros. A seta no mapa inserido mostra a localização da estação meteorológica.

9.2. Métodos

Descrições completas da rede de estações e dos métodos utilizados, durante os estudos conduzidos ao largo da costa portuguesa, podem ser encontradas em Andres *et al.* (1992) e em John e Ré (1993).

As 79 estações de amostragem utilizadas foram organizadas em seis transectos normais à costa (Fig. 9.1). Esta rede de estações foi amostrada entre 2 e 10 de Abril de 1991, a bordo do navio alemão "Heincke". Os transectos foram nomeados de A, o mais a norte, a F, o mais a sul, contendo cada um entre 12 e 14 estações. Dentro de cada transecto as estações de amostragem foram numeradas de 1 a 12-14, começando na costa, independentemente da direcção da amostragem. As amostras de plâncton foram colhidas com uma rede múltipla do tipo Bé, modificada tal como descrito em Weikert e John (1981), equipada com redes de 300 μm e fluxómetros, arrastada obliquamente desde uma profundidade máxima de 200 m até à superfície. Este engenho permite colher até cinco amostras durante um mesmo arrasto, possibilitando um controle bastante preciso das profundidades de abertura e fecho de cada uma das redes que a compõem. As amostras individuais colhidas em cada estação foram obtidas num estrato entre os 200 e os 120 m e ao longo de quatro estratos de 30 m de profundidade, entre os 120 m e a superfície. Nas estações menos profundas o número de estratos amostrados foi ajustado de acordo com a profundidade da estação, mas usando sempre os estratos padrão; exceptuou-se a amostra mais funda, a qual foi iniciada 5 m acima do fundo. O tamanho médio das amostras colhidas (ver abaixo) foi de 2,78 m^2 ($s = 0,941$, $n = 224$). Em cada estação foram também colhidos dados hidrológicos com um mini CTD ME-OTS, fixado na rede de plâncton.

As larvas de *Carcinus maenas* foram, como é hábito, identificadas até ao estágio com o auxílio das descrições de Rice e Ingle (1975). Dado o limitado espaço de tempo disponível para o processamento das amostras procedeu-se a uma subamostragem, utilizando um fraccionador do tipo Folsom. Pelo menos 1/4 de cada amostra foi analisada e, se alguma larva de *C. maenas* fosse encontrada, toda a amostra era enumerada. Além disso, à medida que se tornou aparente que a distribuição das larvas da espécie estava restrita às estações da plataforma interior e média (cf. Figs. 9.10 a 9.14), apenas se estudou, alternadamente, uma em cada duas estações situadas ao largo da isóbata dos 200 m. Os restantes zoés e megalopas de *Brachyura* foram também enumerados, embora sem qualquer resolução para taxa inferior ou estágio dentro da série dos zoés. Os valores de abundância foram expressos em número de indivíduos de cada estágio por m² de superfície do mar, quer por estrato individual, no caso do estudo da distribuição vertical, ou integrando sobre a totalidade da amplitude vertical amostrada, quando o interesse incidia na distribuição horizontal.

Para além dos dados de plâncton e de CTD acima descritos, foram também feitas medições de velocidade e direcção da corrente, com o auxílio de 3 correntómetros fundeados próximo da Estação C3 (Fig. 9.1), às profundidades de 40, 71 e 98 m, desde 19 de Março a 12 de Abril de 1991. Hagen *et al.* (1994) descrevem a metodologia utilizada e os resultados obtidos. Para se analisar, de uma forma gráfica, a influência do vento no fluxo superficial e o potencial para o transporte ao longo da costa durante o tempo de desenvolvimento larvar, utilizou-se uma série temporal do vento obtida na estação meteorológica do Cabo Carvoeiro, do Instituto de Meteorologia, entre 1 de Fevereiro e 20 de Julho. As componentes para este e para norte da tensão do vento (τ_E e τ_N) foram calculadas para medições feitas às 00, 06, 09, 12 e 18 horas, usando a equação

$$(\tau_E, \tau_N) = \rho_a C_A |\vec{v}| (u, v)$$

onde \vec{v} é a velocidade do vento, u e v são, respectivamente, as componentes do vento para este e para norte, ρ_a é a densidade do ar ($1,2 \text{ kg m}^{-3}$) e C_A é o coeficiente de atrito (0,0012) (Jorge da Silva 1992). A média dos forçamentos calculados para as horas indicadas foi tomada como uma medida dos forçamentos médios diários. Estes dados foram complementados com as observações feitas a bordo em cada estação de amostragem.

9.3. Resultados

9.3.1. Situação hidrológica

Uma característica consistente ao longo da costa portuguesa é o aumento da temperatura para sul e para o largo (Haynes e Barton 1990, Andres *et al.* 1992, John e Ré 1993). Este fenómeno foi também observado durante este cruzeiro (Fig. 5 de Hagen *et al.* 1993). Se excluirmos as plumas dos rios, as temperaturas superficiais aumentaram para o sul e para o largo, de $13,5$ para $14,0^\circ \text{ C}$, enquanto que a salinidade passou de $35,5$ ‰ nas estações da plataforma média, para $35,9$ ‰ nas estações mais ao largo do Transecto F. As plumas dos rios são estruturas conspícuas em todos os transectos durante o período coberto pelas observações, contribuindo para a estabilidade vertical da coluna de água nas estações da plataforma.

Durante o dia 7 de Abril desencadearam-se condições de vento favoráveis ao afloramento costeiro (Fig. 4 de Hagen *et al.* 1993; H-Ch. John, dados não publicados). As estações do transecto C foram amostradas no início do episódio, e os Transectos B e A nos dias seguintes. As distribuições verticais dos valores da salinidade e da temperatura nos Transectos C a A mostram estruturas características da ocorrência de afloramento costeiro, sobre a plataforma

9. Distribuição costeira dos estágios larvares

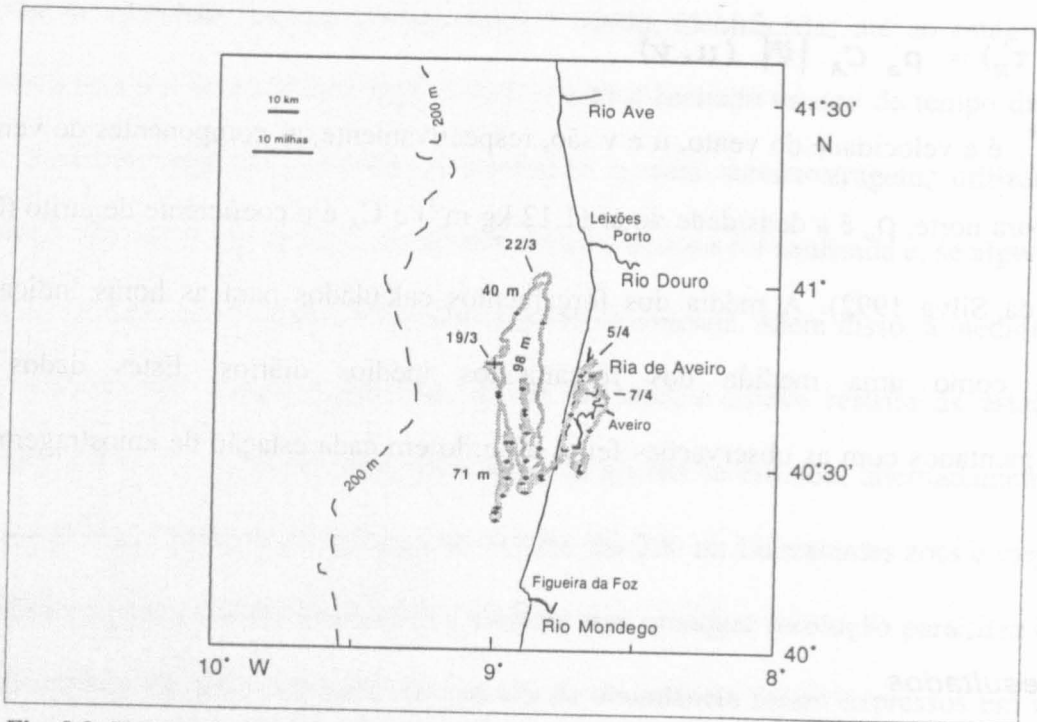


Fig. 9.2. Hodógrafas integradas construídas a partir dos dados de velocidade e direcção da corrente. Duas cruzes consecutivas limitam intervalos de tempo de 48 h. Adaptado, com permissão, de Hagen *et al.* (1994).

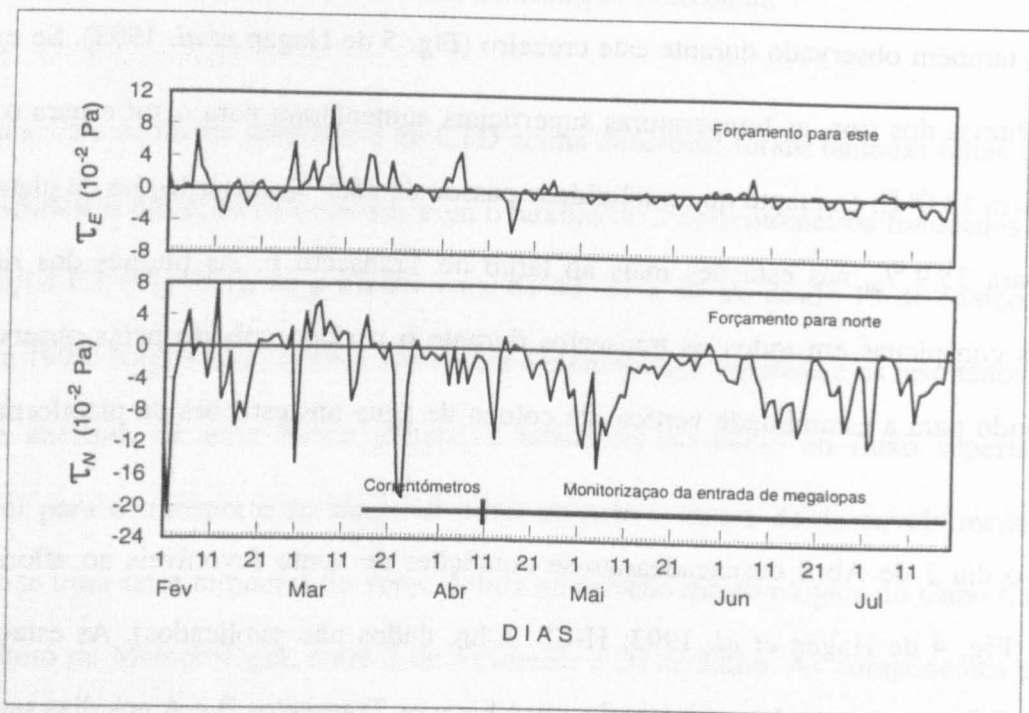


Fig. 9.3. Médias diárias das componentes para este e para norte do forçamento do vento entre 1 de Fevereiro e 20 de Julho de 1991. Dados originais registados na estação meteorológica do Cabo Carvoeiro pelo Instituto de Meteorologia. A barra horizontal assinala o período de observações com os correntómetros e o período em que foi monitorizada a entrada de megalopas (ponto 10.3).

e talude continentais, com intrusões de água mais fria e densa. A salinidade e a temperatura nas estações de amostragem da plataforma variaram entre os 34,0 e os 35,9 ‰ e entre os 12,5 e os 14,5° C, respectivamente. Os primeiros 200 m dos Transectos D, E e F estavam ligeiramente estratificados, o gradiente de temperatura não excedendo 1,5° C. Nestes transectos, a salinidade e a temperatura, na plataforma, variaram entre limites mais estreitos do que nos transectos mais a norte: 35,3 a 35,8 ‰ e 13,00 a 14,00 ° C, respectivamente.

As hodógrafas integradas, construídas a partir das medições de corrente (Fig. 9.2), mostram uma correlação entre a resultante da corrente a 40 m e o forçamento do vento (Fig. 9.3). Particularmente evidentes são os episódios de vento norte e nordeste, iniciados em 22 de Março ($\tau_N \approx -19 \cdot 10^{-2}$ Pa, correspondente a velocidades do vento acima dos 12 m s⁻¹ na estação meteorológica) e em 4 de Abril ($\tau_N \approx -4 \cdot 10^{-2}$ Pa, velocidades acima dos 8 m s⁻¹). Ambos resultaram numa mudança de direcção do fluxo a 40 m, de NE para S no primeiro caso e para SSE no segundo, com um transporte muito maior durante o primeiro episódio. Entre 19 de Março e 7 de Abril observou-se um transporte líquido na direcção da costa a 40 m. A componente este-oeste inverteu a sua direcção entre 7 e 12 de Abril, provavelmente respondendo aos ventos do quadrante norte, favoráveis ao afloramento, encontrados durante a amostragem do Transecto C. Os correntómetros fundeados a 71 e a 98 m registaram um fluxo na direcção da costa reduzido ou nulo. Os desfasamentos temporais entre o início dos episódios de vento e os presumíveis efeitos à superfície estão dentro do período local de inércia de 18,2 h (Jorge da Silva 1992).

9.3.2. Abundância global e distribuição vertical

Todos os estágios lavares de *Carcinus maenas* foram encontrados nas amostras. Foram contadas um total de 1183 larvas da espécie, o que compreende 4,0% do total das capturas

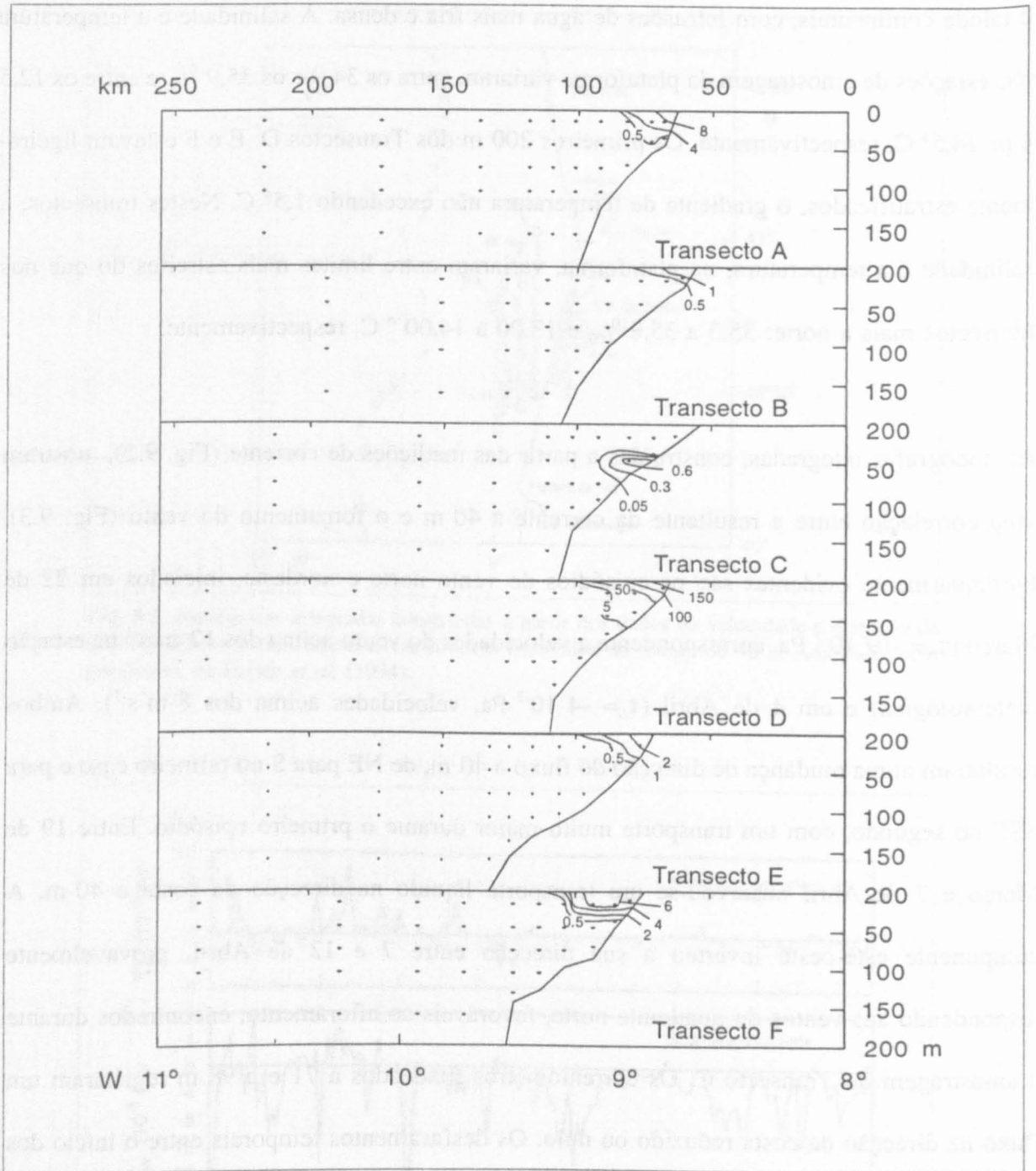


Fig. 9.4. *Carcinus maenas*. Distribuição vertical do primeiro zoé ao longo dos transectos. Valores em ind m⁻². Para efeitos deste diagrama considera-se que todas as larvas estão concentradas no ponto médio do estrato (pontos).

de larvas de braquiúros. Esta percentagem sobe para 11,1% se apenas considerarmos as estações onde se detectou a ocorrência de larvas de *C. maenas*. Nestas estações *C. maenas* é responsável por 11,2% e 7,7% do total de zoés e de megalopas de braquiúros, respectiva-

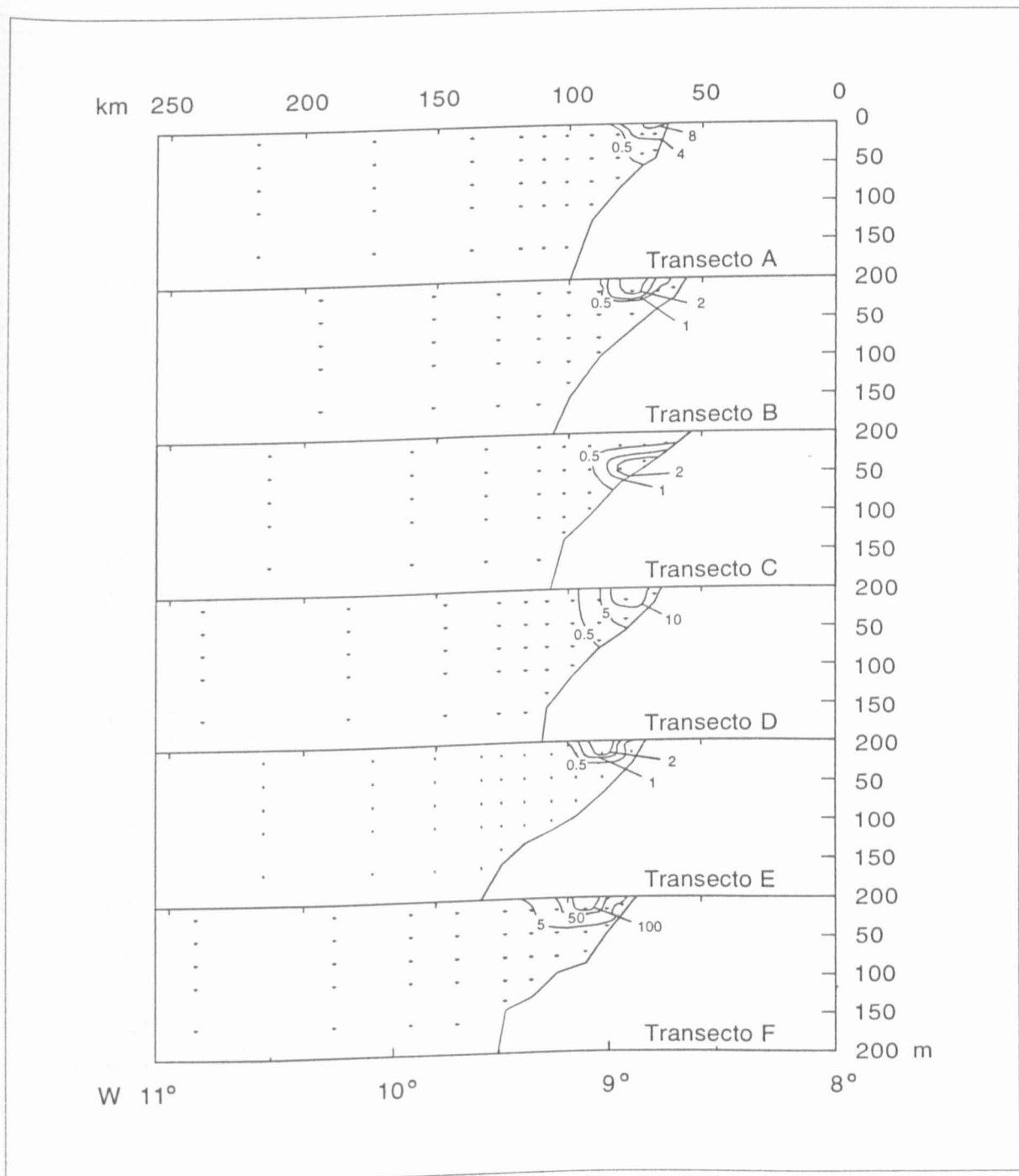


Fig. 9.5. *Carcinus maenas*. Distribuição vertical do segundo zóeo ao longo dos transectos. Valores em ind m^{-2} . Para efeitos deste diagrama considera-se que todas as larvas estão concentradas no ponto médio do estrato (pontos).

mente. Abaixo dos 90 m não foram colhidas larvas de *C. maenas* (Figs. 9.4 a 9.8, Tabela 9.1). Esta observação não significa, necessariamente, que as larvas desta espécie não se deslocam para mais fundo dado que, das 20 estações onde a sua ocorrência foi detectada, apenas quatro

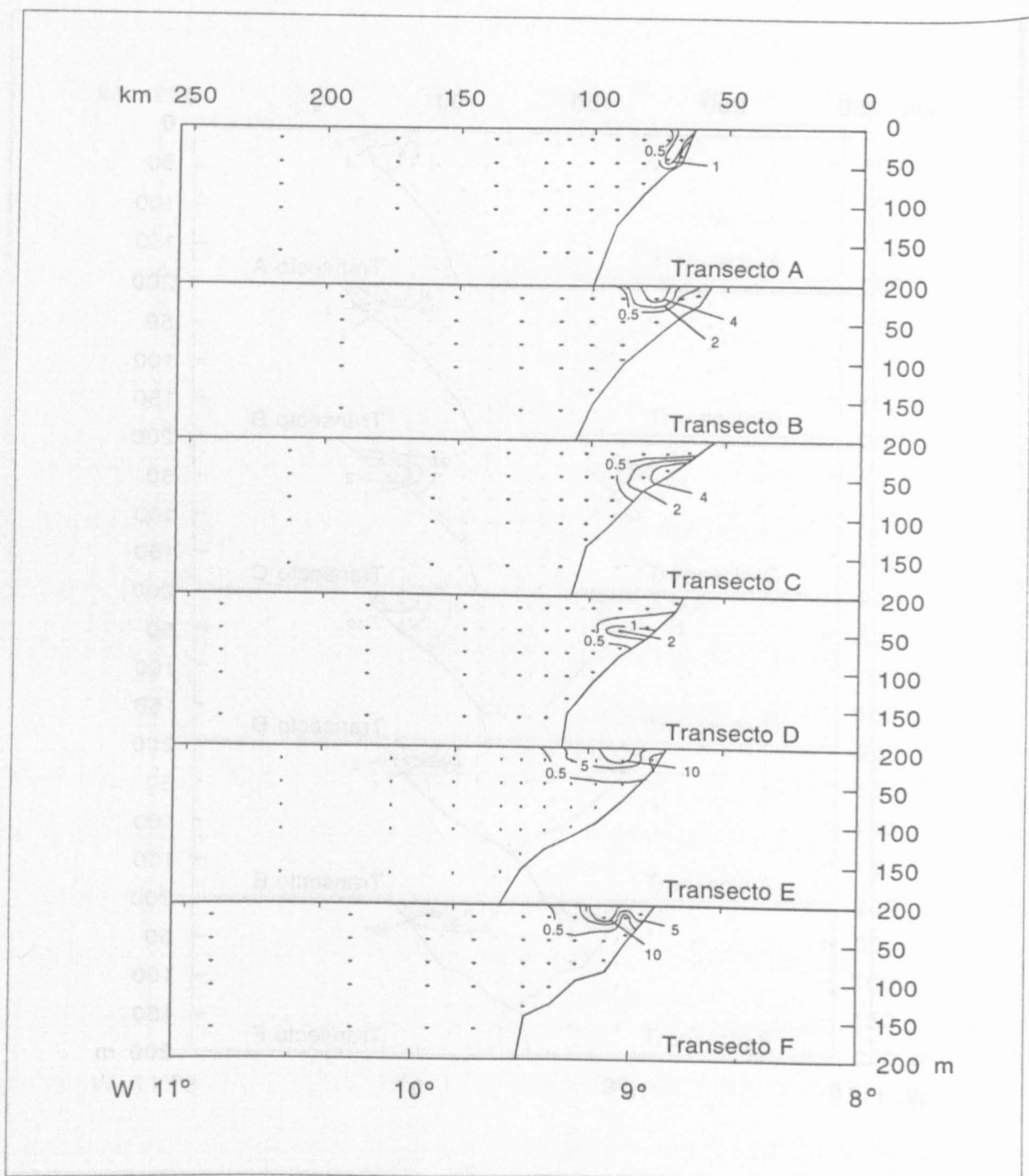


Fig. 9.6. *Carcinus maenas*. Distribuição vertical do terceiro zoé ao longo dos transectos. Valores em ind m^{-2} . Para efeitos deste diagrama considera-se que todas as larvas estão concentradas no ponto médio do estrato (pontos).

apresentaram profundidades superiores a 90 m. Os dados indicam, contudo, uma concentração de larvas no estrato dos 0 aos 30 m. Quase todas as estações onde se encontraram larvas de *C. maenas* foram amostradas durante o dia (cf. Fig. 9.1 e Figs. 9.10 a 9.14): apenas duas fo-

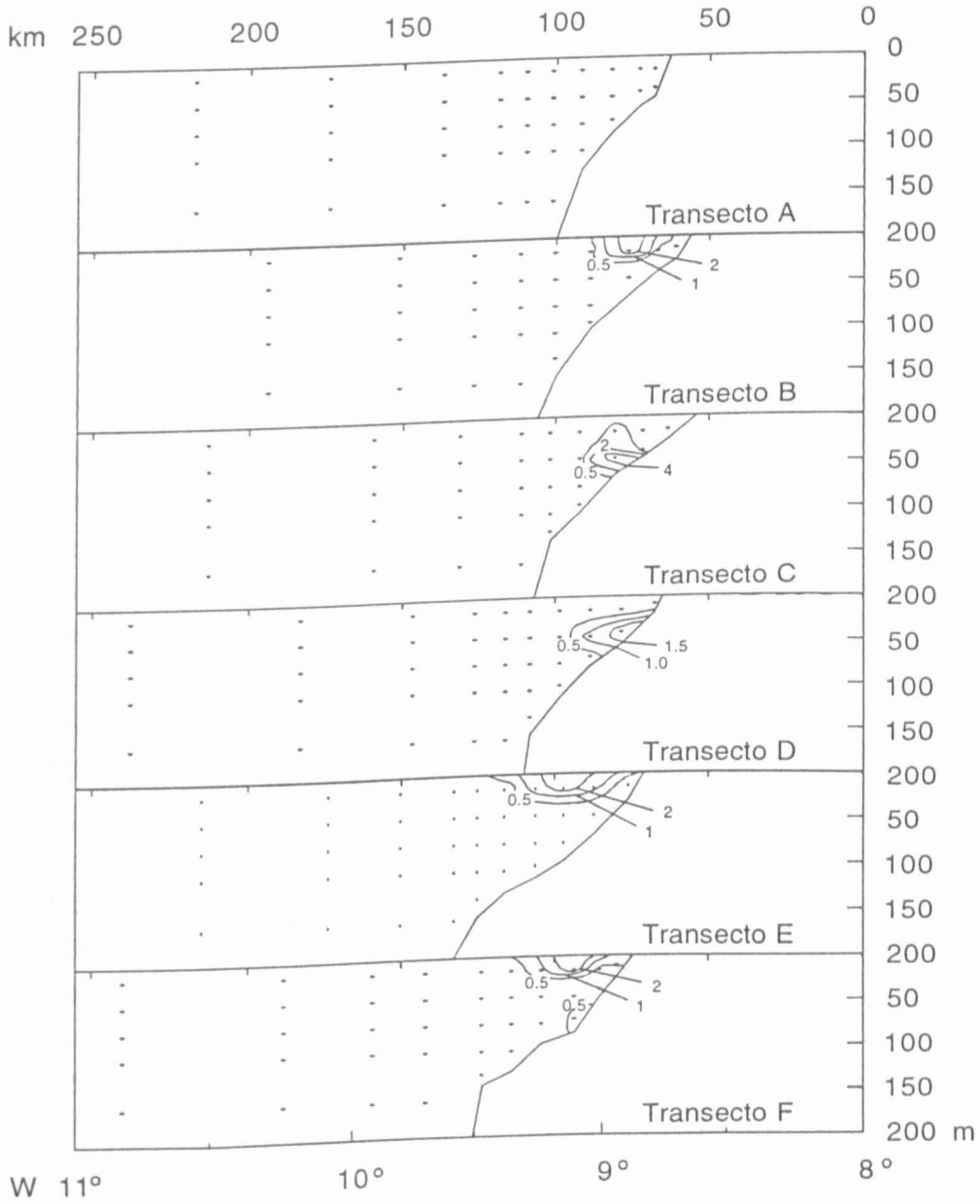


Fig. 9.7. *Carcinus maenas*. Distribuição vertical do quarto zoé ao longo dos transectos. Valores em ind m⁻². Para efeitos deste diagrama considera-se que todas as larvas estão concentradas no ponto médio do estrato (pontos).

ram amostradas durante o crepúsculo e uma de noite. A Fig. 9.9 mostra a profundidade média de distribuição das larvas de *C. maenas*, todos os estágios incluídos, durante o crepúsculo e de dia. Um teste *t* (Sokal e Rohlf 1969) mostrou que as larvas estão significativamente mais

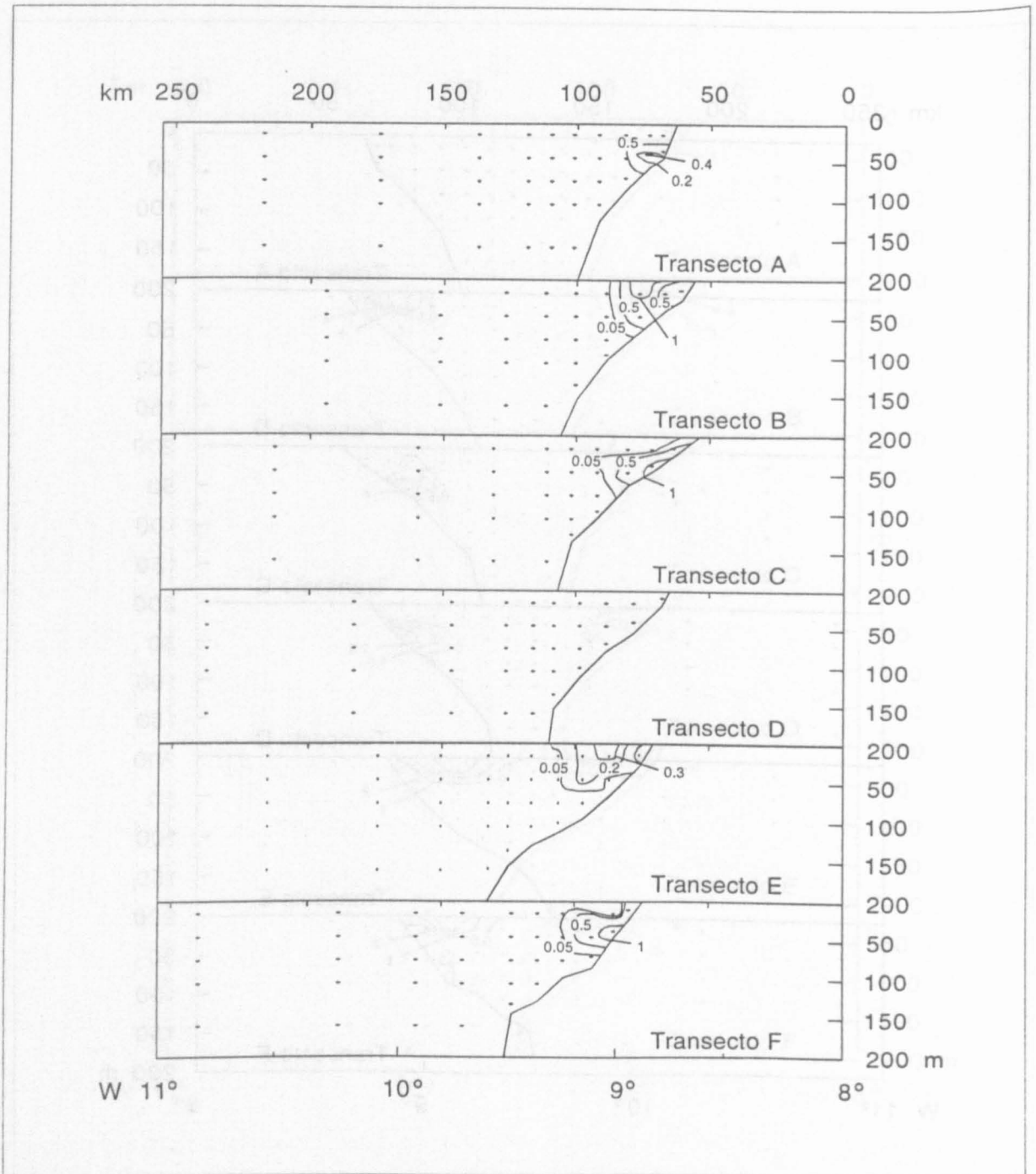


Fig. 9.8. *Carcinus maenas*. Distribuição vertical do megalopa ao longo dos transectos. Valores em ind m⁻². Para efeitos deste diagrama considera-se que todas as larvas estão concentradas no ponto médio do estrato (pontos).

fundas durante o crepúsculo ($P < 0,05$), sendo as variâncias da posição vertical idênticas, segundo um teste F ($P > 0,90$, Sokal e Rohlf 1969). A Tabela 9.1 mostra uma tendência dos estágios mais avançados para uma distribuição mais funda, que se reflecte numa proporção dos estágio sucessivos, no estrato dos 30 aos 60 m, cada vez mais elevada.

Tabela 9.1. *Carcinus maenas*. Soma das abundâncias e (%) dos estágios larvares em função da profundidade.

| Estratos | Zoé I | Zoé II | Zoé III | Zoé IV | Megalopa | Total |
|-----------|-----------------|-----------------|----------------|----------------|---------------|-----------------|
| 0 - 30 m | 208,0 (91,9) | 222,1 (91,5) | 54,1 (78,3) | 13,5 (58,3) | 4,9 (48,7) | 502,6 (87,9) |
| 30 - 60 m | 17,6 (7,8) | 18,9 (7,8) | 14,2 (20,6) | 8,9 (38,5) | 5,1 (51,3) | 64,7 (11,3) |
| 60 - 90 m | 0,8 (0,4) | 1,9 (0,8) | 0,8 (1,1) | 0,8 (3,2) | 0,0 (0,0) | 4,3 (0,8) |

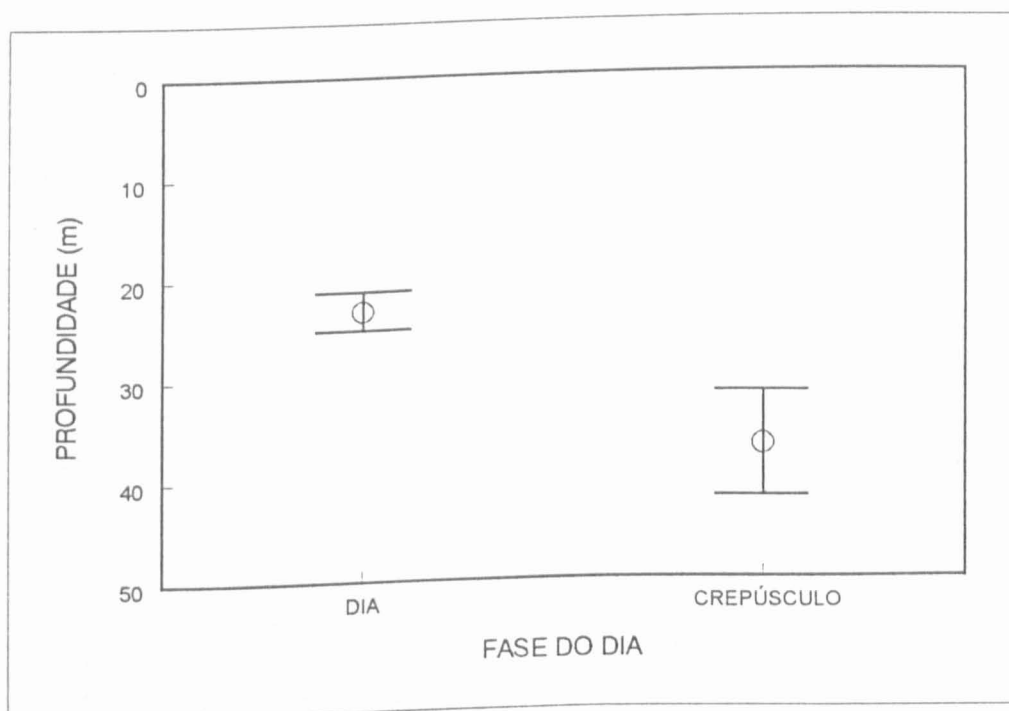


Fig. 9.9. *Carcinus maenas*. Distribuição vertical média das larvas em relação à fase do dia, todos os estágios incluídos. Barras verticais representam os limites inferior e superior do intervalo de confiança da média ao nível de 95%.

9.3.3. Zonação horizontal e transporte

A distribuição das larvas de *Carcinus maenas* estava restrita às estações interiores da plataforma (Figs. 9.10 a 9.14). Horizontalmente, o primeiro zoé foi encontrado próximo da costa, associado às entradas dos estuários. Os zoés mais avançados encontravam-se distribuí-

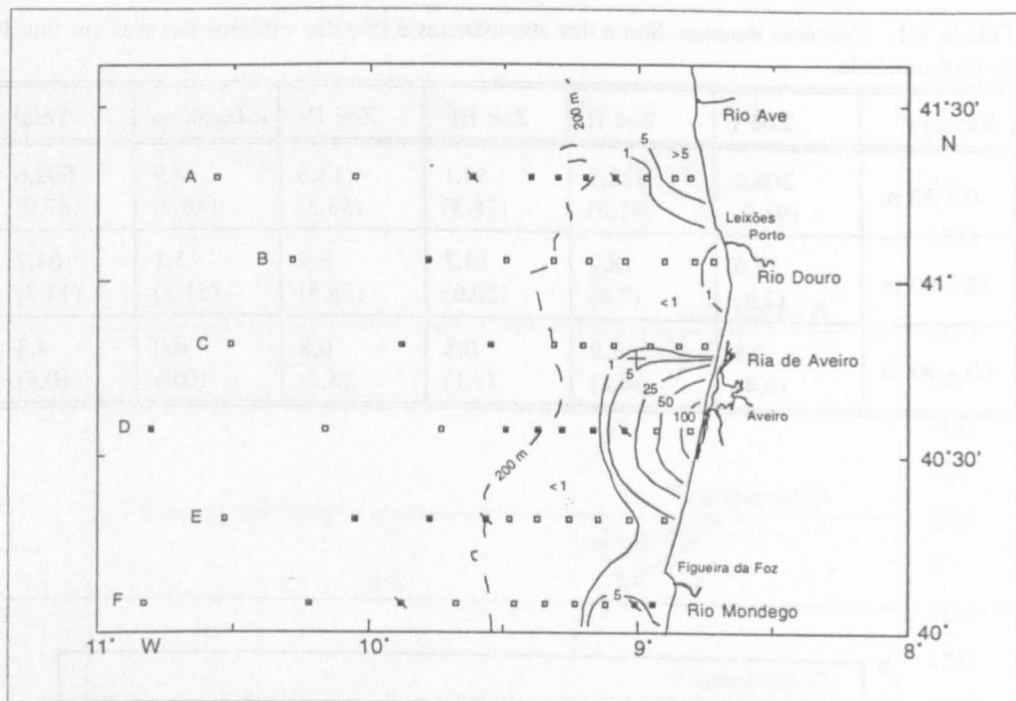


Fig. 9.10. *Carcinus maenas*. Distribuição horizontal do primeiro zoé. Valores em ind m⁻².

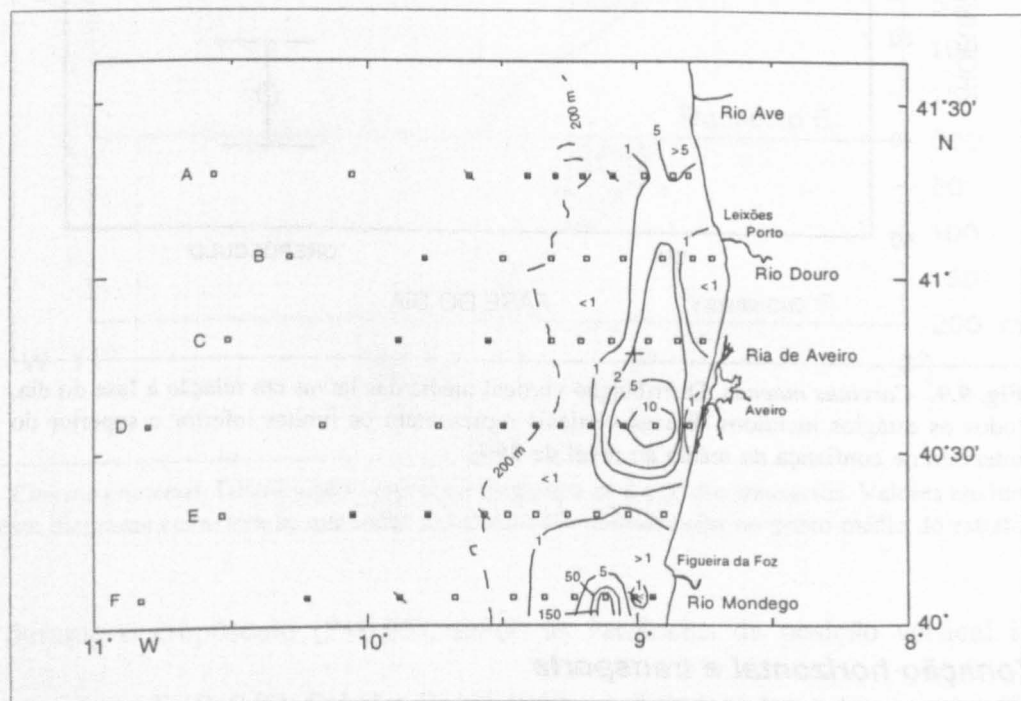


Fig. 9.11. *Carcinus maenas*. Distribuição horizontal do segundo zoé. Valores em ind m⁻².

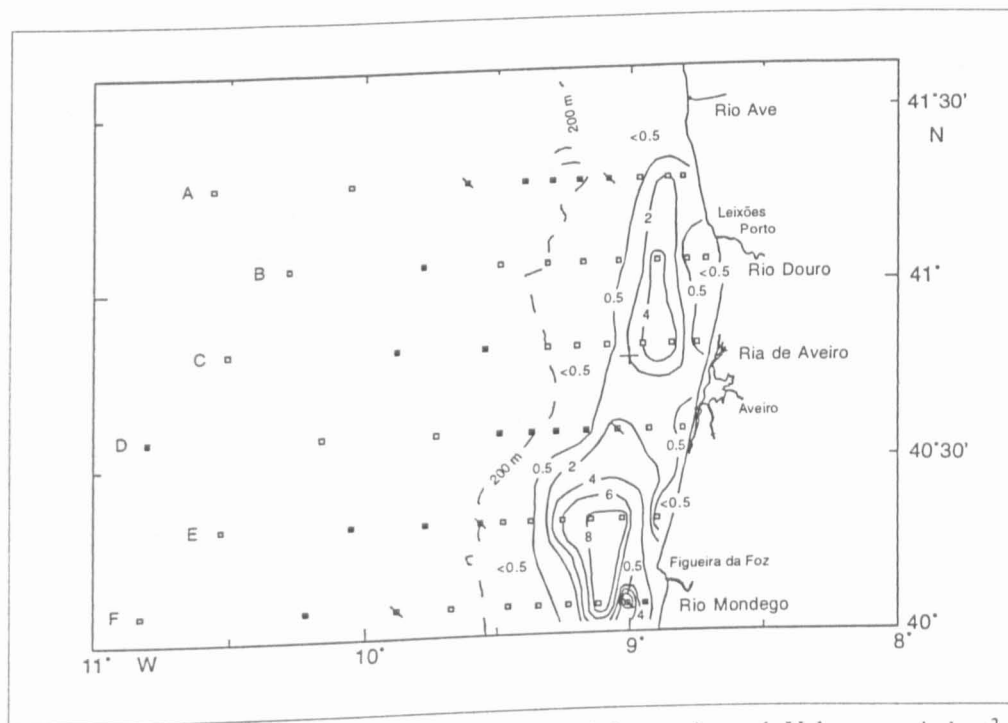


Fig. 9.12. *Carcinus maenas*. Distribuição horizontal do terceiro zoé. Valores em ind m^{-2} .

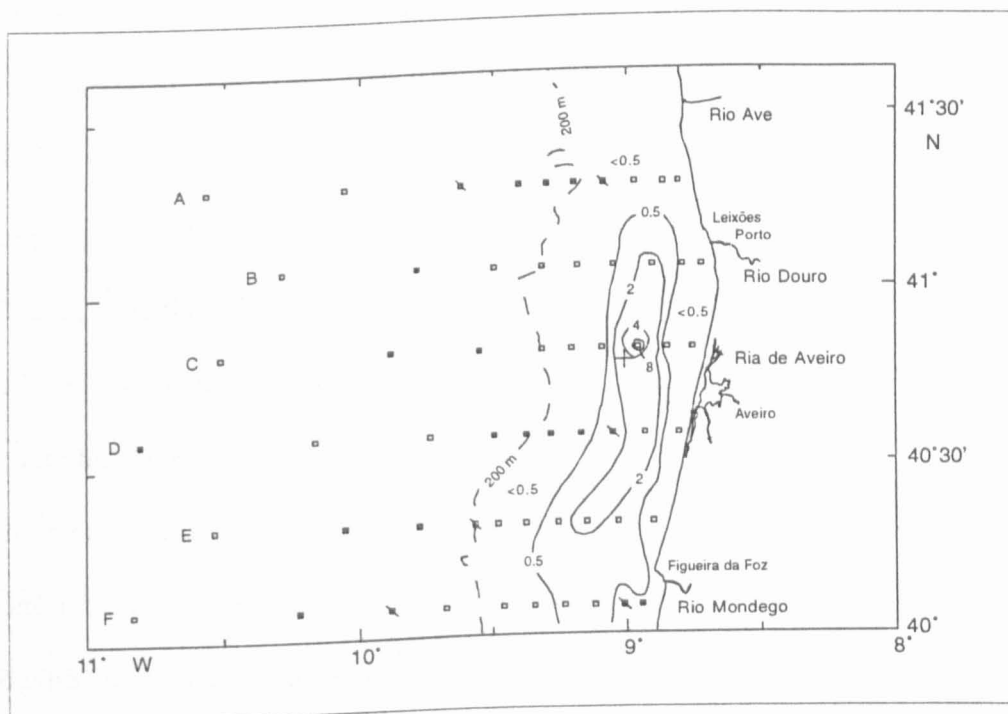


Fig. 9.13. *Carcinus maenas*. Distribuição horizontal do quarto zoé. Valores em ind m^{-2} .

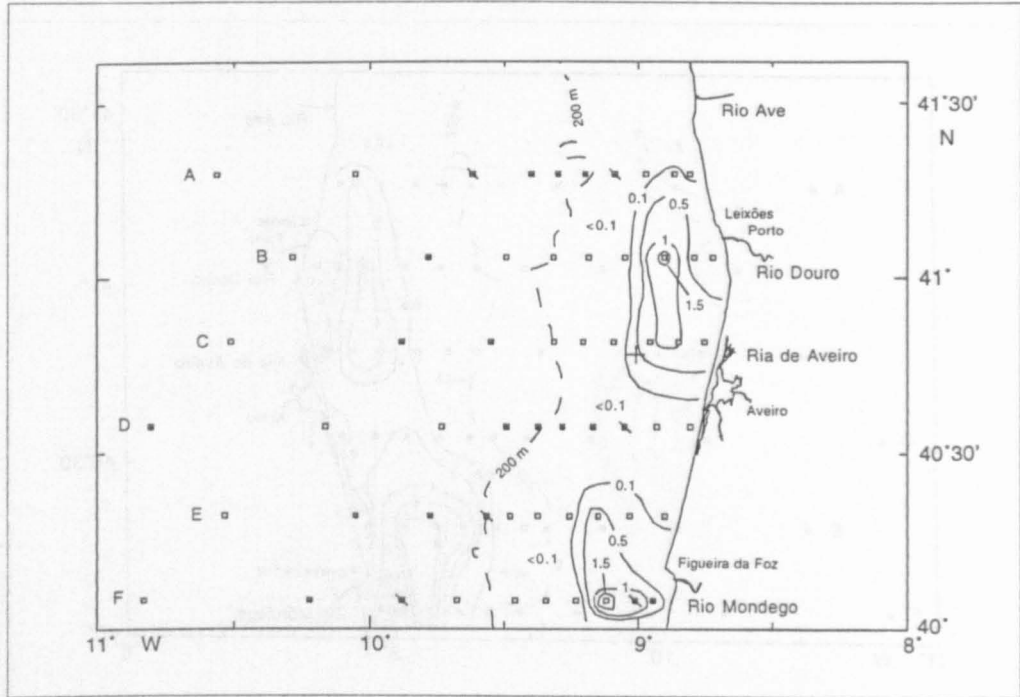


Fig. 9.14. *Carcinus maenas*. Distribuição horizontal do megalopa. Valores em ind m⁻².

dos mais ao largo, apresentando um número variável de máximos ao longo de uma linha situada a 15-20 km da costa. É de notar que, no caso dos megalopas, as isopleias voltam a interceptar a costa, característica que já não se observava no quarto zoés e que indica a ocorrência de transporte na direcção da costa. A Fig. 9.15 apresenta a distribuição percentual dos estágios na camada dos 0 aos 30 m, em função da estação de colheita, para todos os transectos combinados. Os megalopas apresentaram uma distribuição bimodal, o que não acontecia com os estágios anteriores, com cerca de 36% dos indivíduos ocorrendo na primeira estação, o que é consistente com as observações das correntes que mostram uma componente líquida na direcção da costa aos 40 m de profundidade. Idêntico padrão não foi encontrado abaixo dos 30 m, o que era de esperar, dado que, estando as larvas restritas às estações mais interiores, de menor profundidade, o fundo seria eventualmente interceptado durante uma deriva para a costa.

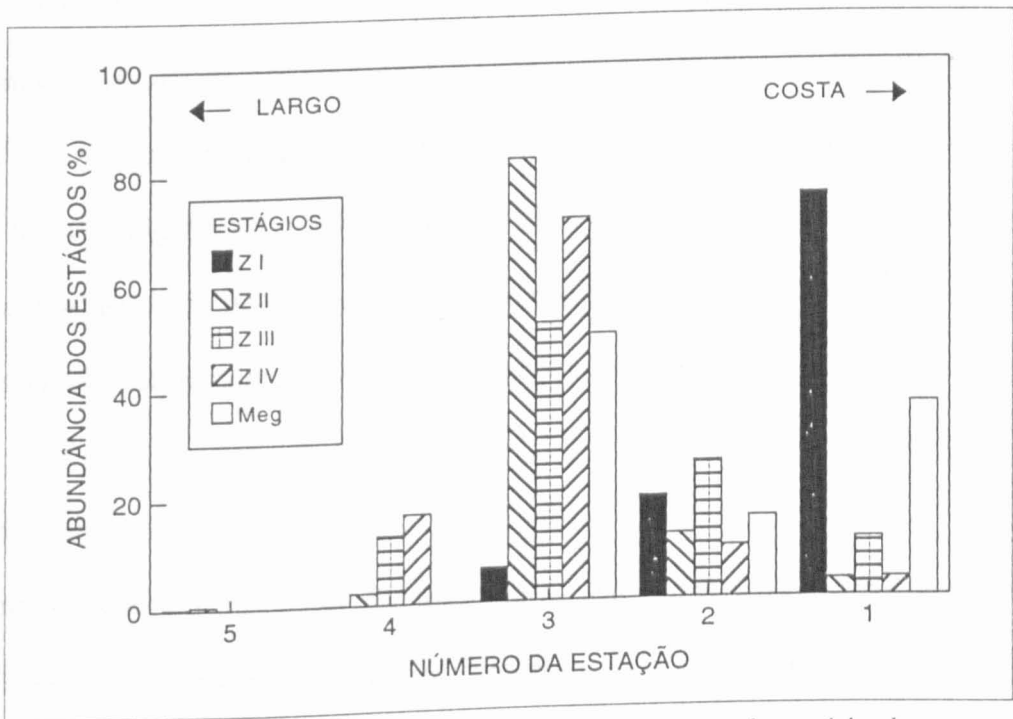


Fig. 9.15. *Carcinus maenas*. Distribuição perpendicular à costa dos estágios larvares no estrato dos 0 aos 30 m, todos os transectos combinados.

O desenvolvimento das larvas de *Carcinus maenas* em função da temperatura foi analisado por Dawirs (1985) e por Mohamedeen e Hartnoll (1989), tendo estes autores utilizado larvas criadas individualmente. A temperatura média observada na área de distribuição das larvas da espécie, durante a presente investigação, foi de 13,5° C. Os segundos autores obtiveram estimativas do crescimento a temperaturas superiores a 15° C, o que torna os seus dados inapropriados para extrapolação para uma temperatura de 13,5° C. As experiências conduzidas por Dawirs (1985) utilizaram salinidades na gama dos 31 a 33‰. Contudo, aceita-se geralmente que a salinidade, dentro de valores que não apresentem efeitos deletérios sobre as larvas de decápodes, não afecta significativamente as taxas de crescimento. Os resultados de Dawirs podem, portanto, ser estendidos para a salinidade da água do mar. Nagaraj (1993) mediu taxas de crescimento em função de combinações de salinidade e temperatura em larvas da espécie cultivadas em grupo. Estas larvas cresceram mais devagar, a todas as temperaturas,

do que as cultivadas em contentores individuais. As durações médias de cada estágio a $13,5^{\circ}\text{C}$ e a $35^{\text{‰}}$ (no caso dos dados de Nagaraj), ou $31\text{-}33^{\text{‰}}$ (dados de Dawirs), foram extrapoladas para as condições de salinidade e temperatura observadas neste estudo e utilizadas como duas estimativas diferentes da duração de cada estágio (Tabela 9.2). Os megalopas colhidos durante este estudo teriam então entre 35 e 56 dias de idade, utilizando uma média das duas estimativas. Isto coloca o momento da emissão destas larvas algures entre 10 de Fevereiro e 3 de Março.

As hodógrafas integradas indicam que, à profundidade de 40 m, o fluxo apresenta uma resultante líquida no sentido norte-sul durante o período que vai de 19 de Março a 13 de Abril. Como vimos anteriormente, uma hodógrafa integrada não representa a verdadeira trajectória de uma partícula, apenas se podendo inferir um transporte potencial. Durante o episódio de nortada verificado entre 22 e 25 de Março, por exemplo, uma porção de água a 40 m deslocar-se-ia cerca de 53 km para sul em 3 dias, o que representa $17,7\text{ km d}^{-1}$. Durante os 25 dias em que os correntómetros registaram as observações a componente líquida para sul, a 40 m, foi de 34 km, ou seja $1,4\text{ km d}^{-1}$. A Fig. 9.3 mostra uma dominância da compo-

Tabela 9.2. *Carcinus maenas*. Duração estimada (d) dos estágios larvares a uma temperatura de $13,5^{\circ}\text{C}$ e uma salinidade de $35^{\text{‰}}$, de acordo com Dawirs (1985) e Nagaraj (1993).

| Estágios | Dawirs | Nagaraj | Média |
|-------------------------------|--------|-------------------|-------------------|
| Zoé I | 7,2 | 10,2 | 8,7 |
| Zoé II | 6,4 | 8,6 | 7,5 |
| Zoé III | 7,1 | 9,1 | 8,1 |
| Zoé IV | 9,0 | 12,6 | 10,8 |
| Megalopa | 17,9 | 24,3 ^a | 21,1 ^a |
| Total até ao megalopa | 29,7 | 40,5 | 35,1 |
| Total até ao primeiro juvenil | 47,6 | 64,8 ^a | 56,2 ^a |

^a Nagaraj não mediu a duração do megalopa. O valor tabelado assume uma duração do período de intermuda 36% mais alta, em média, no caso dos dados de Nagaraj em relação à experiência de Dawirs.

nente para sul do forçamento do vento durante os meses de Fevereiro, Março e Abril de 1991. Baseando-nos numa variação congruente da tensão do vento e do fluxo da camada superficial observada durante os períodos cobertos por ambos os conjuntos de dados, parece razoável concluir que os megalopas colhidos durante este estudo foram transportados de norte para sul durante o seu desenvolvimento.

9.4. Discussão

O período de tempo coberto pela presente campanha de observações, primavera de 1991, corresponde à época do ano em que se verificam as maiores abundâncias de larvas da espécie nas águas costeiras do norte de Portugal. Os dados colhidos mostram a ocorrência de todos os estágios larvares de *Carcinus maenas* nas águas costeiras. O primeiro zoé aparece claramente associado às entradas dos estuários, o que indica a origem estuarina de, pelo menos, a grande maioria das larvas, tendo as maiores concentrações sido encontradas junto à Ria de Aveiro.

A posição vertical das larvas variou com a fase do dia. Apenas uma das estações nas quais se detectou a ocorrência de larvas da espécie foi amostrada de noite. Contudo, pôde-se demonstrar que as larvas estão distribuídas mais fundo durante o crepúsculo. A variância da distribuição vertical, idêntica nas amostras colhidas de dia e durante o crepúsculo ($P > 0,90$, teste F , Sokal e Rohlf 1969), sugere uma migração vertical participada por todos os estágios. A maioria das estações (85%) foi amostrada de dia, sendo portanto razoável analisar a distribuição vertical dos diferentes estágios no conjunto das amostras. A quase totalidade das larvas foi colhida acima dos 90 m de profundidade. Mais de 90% dos primeiro e segundo zoés foram colhidos no estrato dos 0 aos 30 m. À medida que se prossegue na série larvar

a percentagem das larvas colhidas no estrato superficial desce gradualmente, estando o megalopa distribuído em proporções semelhantes entre os estratos 0-30 m e 30-60 m.

Os zoés avançados de *Brachyura* apresentam traços comportamentais que resultam numa maior amplitude da sua distribuição vertical do que no primeiro zoé (*vide* bibliografia revista no capítulo 1 e em Sulkin 1984). No entanto, as observações de campo nem sempre suportam esta conclusão. Em *Callinectes sapidus*, uma espécie a este respeito bastante estudada e com grandes afinidades com *Carcinus maenas* no que respeita à estratégia de recrutamento, enquanto alguns autores descrevem maiores concentrações dos zoés avançados mais próximo do fundo (Dudley e Judy 1971, Sandifer 1973), outros relatam maiores abundâncias no neuston (Sulkin e van Heukelem 1982). No entanto, os zoés são cada vez mais geopositivos no laboratório (Sulkin *et al.* 1980). O megalopa de *C. sapidus* é geonegativo e apresenta barocinese alta (Naylor e Isaac 1973, Sulkin e van Heukelem 1982), factores que, associados a uma alta sensibilidade à pressão, constituem um mecanismo muito preciso de regulação da profundidade, ao mesmo tempo que causariam uma concentração à superfície. Jonhson (1982) concluiu que mais de 75% dos megalopas desta espécie são neustónicos, embora alguns sejam encontrados junto ao fundo. Um problema que pode dificultar as estimativas da distribuição nesta espécie e, simultaneamente, a sua comparação com os dados do presente trabalho, é o facto de que nos citados estudos referentes a *C. sapidus* foram utilizados arrastos horizontais a profundidades discretas, neuston incluído, ou arrastos oblíquos complementados por arrastos neustónicos. Por outro lado, pouco se sabe sobre a ontogenia das respostas tácticas e cinéticas das larvas de *Carcinus maenas* que possa ser utilizado na interpretação dos padrões de distribuição vertical encontrados. Este trabalho utilizou uma metodologia de colheita que permite a obtenção de amostras integradas sobre toda a amplitude vertical dos diferentes estratos, pelo que os dados obtidos sustentam a hipótese de uma distribuição cada vez mais

ampla ao longo da série larvar, a qual resulta numa distribuição média cada vez mais funda das larvas.

A distribuição horizontal das larvas de *Carcinus maenas* não ultrapassou uma linha situada a cerca de 45 km da costa, estando os máximos de abundância situados a uma distância que variou entre os 15 e os 20 km. Na costa da Nova Escócia, Canadá, Roff *et al.* (1986) detectaram a ocorrência de larvas da espécie a uma distância máxima de 18 km da costa, sendo a espécie de caranguejo que aí apresentava a distribuição mais interior. Estas observações foram feitas entre Junho e Setembro, meses em que ocorrem os máximos da actividade reprodutora de *C. maenas* nas águas canadianas (Berril 1982). Pode, portanto, ser eliminada a hipótese de se tratar, aí, de observações feitas fora da época de maior abundância dos estágios larvares. As distribuições das larvas de *C. maenas* observadas no Canadá e na costa portuguesa são, pois, semelhantes e conferem a esta espécie um carácter eminentemente costeiro.

Combinando as observações feitas em todos os transectos verificou-se uma progressiva deslocação dos zoés para o largo. O megalopa, todavia, apresentou uma distribuição que indica que este estágio sofreu um transporte na direcção da costa. Seria de esperar, com efeito, que este estágio estivesse mais próximo da costa, dado que é nos estuários e nas praias rochosas que se encontram as populações dos adultos, e que há provas substanciais de que é sob esta forma que a espécie reinvasa os estuários (*vide* capítulo 10 do presente trabalho). É tentador associar este transporte à distribuição vertical, mais funda que na série dos zoés, que os megalopas apresentam. A discussão das relações entre a distribuição vertical das larvas e o seu transporte em função das componentes dominantes da circulação costeira da costa portuguesa é difícil, pois não parece existirem observações hidrológicas suficientemente

sistemáticas que descrevam detalhadamente a circulação. É, todavia, digno de nota que o transporte evidenciado pelos megalopas é consistente com a observação de uma componente líquida da corrente na direcção da costa, observada a 40 m, entre 19 de Março e 12 de Abril, (ver ponto 10.3 para discussão adicional deste aspecto).

O presente programa de amostragem, com maior densidade de estações de amostragem na direcção da longitude, foi desenhado para identificar padrões de variabilidade no sentido costa-largo e não no sentido norte-sul. As observações, à escala temporal a que se processa o desenvolvimento larvar, também não se podem considerar sinópticas, pois estenderam-se por oito dias, o que corresponde, sensivelmente, à totalidade da duração de cada estágio de zoé à temperatura de 13,5° C. Todavia, parece razoável fazer as inferências que se seguem. Hagen *et al.* (1993, 1994) atribuem a variabilidade observada nos dados obtidos pelos correntómetros ao forçamento do vento, concluindo que o fluxo norte-sul é dominado por este agente. A componente líquida paralela à costa, à profundidade de 40 m, é no sentido meridional, o que está de acordo com as tensões do vento calculadas. As larvas de *Carcinus maenas* colhidas durante a presente campanha deverão, portanto, ter sido transportadas de locais de emissão situados mais a norte. Tendo em atenção que os episódios de vento norte se acentuam à medida que decorre a primavera e o verão, é cada vez maior a probabilidade de que os megalopas que colonizam a Ria de Aveiro provenham de populações mais setentrionais.

10. A reinvasão do Canal de Mira pelo megalopa de Carcinus maenas

Os dados obtidos em capítulos anteriores mostram que todos os estágios larvares de *Carcinus maenas* podem ser encontrados nas águas costeiras. Pelo contrário, a presença de estados de zoé avançados dentro do Canal de Mira é virtualmente nula. As percentagens de ocorrência das fases larvares de *C. maenas* no Canal de Mira, combinando todas as amostras aí colhidas, são, respectivamente, do primeiro zoé ao megalopa, de 99,33%, 0,09%, 0,00%, 0,00% e 0,56%.

A reinvasão do estuário pelas larvas das espécies estuarinas cujo desenvolvimento ocorre em águas costeiras é um fenómeno complexo. O facto de um dado megalopa estar, num dado momento, próximo da entrada de um estuário, em condições tais que lhe permitam entrar nesse estuário e, vencendo a oposição do fluxo líquido para jusante, aí recrutar com sucesso, depende de uma história de vida larvar que integra vários factores, na maioria já revistos no capítulo 2. Alguns destes factores são ambientais, tais como a temperatura a que as larvas estão sujeitas e que afecta a duração do desenvolvimento ontogénico, ou a direcção e intensidade das correntes que transportam as larvas. Outros factores são comportamentais. No estado actual dos conhecimentos julga-se que a habilidade, que varia ao longo do tempo de vida, para controlar a posição vertical é determinante no transporte das larvas, quer em águas costeiras, quer dentro dos estuários. Outros, ainda, dependem da interacção com outros organismos, assumindo aqui a predação e a disponibilidade de alimento papéis essenciais.

Este processo parece apresentar duas fases distintas. A primeira corresponde ao tempo de desenvolvimento em águas costeiras até ao atingir do estágio competente, durante o qual as acções forçadoras oceânicas têm um papel fundamental na posição que uma larva virá a ocupar no momento da sua metamorfose em megalopa. A segunda respeita ao transporte deste estágio para e dentro do próprio estuário, sendo provável que factores comportamentais tenham aqui um significado especial. Nomeadamente, as variações da posição vertical, quer ontogénicas quer sincronizadas com o ciclo das marés, permitirão aos megalopas tirar partido, respectivamente, da circulação residual de alguns estuários e do transporte de maré, como mecanismos de reinvasão destes sistemas.

O presente capítulo analisará parte da problemática acima descrita, nomeadamente no que se refere aos mecanismos que transportam os megalopas desde as zonas costeiras até ao estuário onde, eventualmente, acabarão por assentar e metamorfosear. Serão abordados, inicialmente, os padrões temporais de ocorrência dos megalopas de *Carcinus maenas* dentro do Canal de Mira (ponto 10.1.) e, em seguida, a forma como a variação da posição vertical das larvas contribui para o seu transporte dentro do estuário (ponto 10.2.). Estes dois aspectos serão analisados à escala diária. Descrever-se-á, também, a intensidade do recrutamento dos megalopas num período mais largo de tempo, correspondente a uma primavera e início de um verão, tentando-se elucidar alguns dos mecanismos de transporte desta fase larvar na direcção da costa (ponto 10.3.). Finalmente, no ponto 10.4, descrevem-se aspectos da distribuição longitudinal destas larvas no Canal de Mira.

10.1. Padrões de reinvasão à escala diária

10.1.1. Introdução

Tem sido demonstrado que o megalopa das espécies estuarinas que exportam as suas larvas para as águas costeiras é o estágio responsável pelo retorno ao habitat parental (Christy 1982, Epifanio *et al.* 1984, Brookins e Epifanio 1985, Epifanio 1988, Goodrich *et al.* 1989, Ditel e Epifanio 1990, Little e Epifanio 1991, Anger *et al.* 1994). Os casos melhor estudados dizem respeito a *Uca* spp. e a *Callinectes sapidus*. Os megalopas destas espécies, uma vez dentro dos estuários, apresentam comportamentos semelhantes, sendo consistentemente mais abundantes durante as enchentes nocturnas.

Este padrão pode ter duas explicações, alternativas ou não: i) os megalopas passam pela estação de amostragem durante a enchente, assentam a montante e apenas uma fracção, que não assenta, é transportada para jusante, novamente através da estação de amostragem; e/ou ii) os megalopas executam migrações verticais rítmicas, associadas ao ciclo da maré, deslocando-se do fundo para a coluna de água durante a enchente.

Alguns dos autores acima mencionados favorecem a segunda hipótese (*vide* Christy 1982 e Little e Epifanio 1991). Com efeito, dado que a fonte de megalopas se situa a jusante das estações de amostragem, *i. e.* na plataforma continental, seria de esperar maiores abundâncias durante as enchentes do que nas vazantes e, porque este estágio assentará a montante das estações de amostragem, a abundância durante as vazantes será sempre menor do que nas enchentes. No entanto, se fosse este simplesmente o caso, as concentrações seriam aproximadamente iguais em todas as enchentes, enquanto que os estudos acima mencionados mostram maiores concentrações nas enchentes nocturnas. Estes resultados sugerem pois uma migração vertical rítmica dos megalopas, dentro do estuário, que constituirá o mecanismo de

transporte contra o fluxo líquido para jusante (Little e Epifanio 1991). Seja qual for a explicação, a presença de megalopas em maior abundância durante a enchente assegura que o seu transporte residual se faça para montante.

Não se têm identificado, por outro lado, variações de abundância dos megalopas associadas ao ciclo semi-lunar (Christy 1982).

O presente ponto analisará as seguintes questões: i) existem variações periódicas da concentração de megalopas de *Carcinus maenas* dentro do Canal de Mira? se sim ii) como é que essas variações se relacionam com os ciclo de maré, diário e lunar?

10.1.2. Métodos

A metodologia de colheita das amostras e de tratamento de dados está descrita em detalhe no ponto 8.1.2. Recorde-se que a amostragem foi concentrada em dois períodos (Fevereiro/Março e Maio/Junho), cada um correspondente a um mês lunar, durante os quais se realizaram, a intervalos regulares, uma série de ciclos de amostragem de 25 h, em ponto fixo, com a utilização de uma bomba. Em cada ciclo, durante o qual foi ocupada uma das Estações 1 a 3 (Fig. 5.1), as amostras foram colhidas de hora a hora ao longo da coluna de água. Os dados obtidos foram submetidos a uma análise de variância (ANOVA) de terceira ordem, para se testar a significância dos efeitos da fase da maré e da fase do dia na concentração dos megalopas.

10.1.3. Resultados

As abundâncias médias do megalopa foram semelhantes nos dois períodos de amostragem: 0,028 ind m⁻³ no inverno e 0,031 ind m⁻³ na primavera. Estes valores são cerca de 30 e 100 vezes mais baixos do que as correspondentes concentrações do primeiro zoé. A concentração média horária do megalopa está representada nas Figs. 10.1 e 10.2, para cada um dos ciclos de amostragem de 25 h realizados em Fevereiro/Março e Maio/Junho, respectivamente. Cada barra representa a concentração integrada ao longo da coluna de água. Os dados das Figs. 10.1 e 10.2 são mais difíceis de interpretar graficamente do que os correspondentes ao primeiro zoé (cf. Figs. 8.1 e 8.2, ponto 8.1.), em consequência da muito menor abundância de megalopas. Não obstante, este estágio larvar ocorre com maior abundância durante as enchentes (média de 0,0452 ind m⁻³ contra 0,0095 ind m⁻³ na vazante) e de noite (média de 0,0305 ind m⁻³ contra 0,0237 ind m⁻³ durante o dia).

Os dados das Figs. 10.1 e 10.2 foram separadamente submetidos a análises de variância (Tabelas 10.1 e 10.2). As interações fase da maré vs fase do dia não foram significativas em qualquer dos períodos de amostragem. Mas, enquanto que os efeitos principais da maré e do dia foram significativos nos megalopas colhidos durante a primavera, não o foram no inverno. A Fig. 10.3 apresenta o efeito da interação fase da maré vs fase do dia para os dois períodos de amostragem. Para avaliar o efeito global dos dois factores e da sua interação, tomando os dois períodos de amostragem simultaneamente, utilizou-se um teste de combinação de probabilidades aplicado a todos os efeitos (Tabela 10.3). Para este estágio larvar não se pôde demonstrar uma significância estatística da interação fase da maré vs fase do dia, ao nível de 5%, embora o efeito da noite seja no geral mais elevado durante a enchente do que na vazante. Os efeitos principais são, contudo, significativos ao nível de 5%.

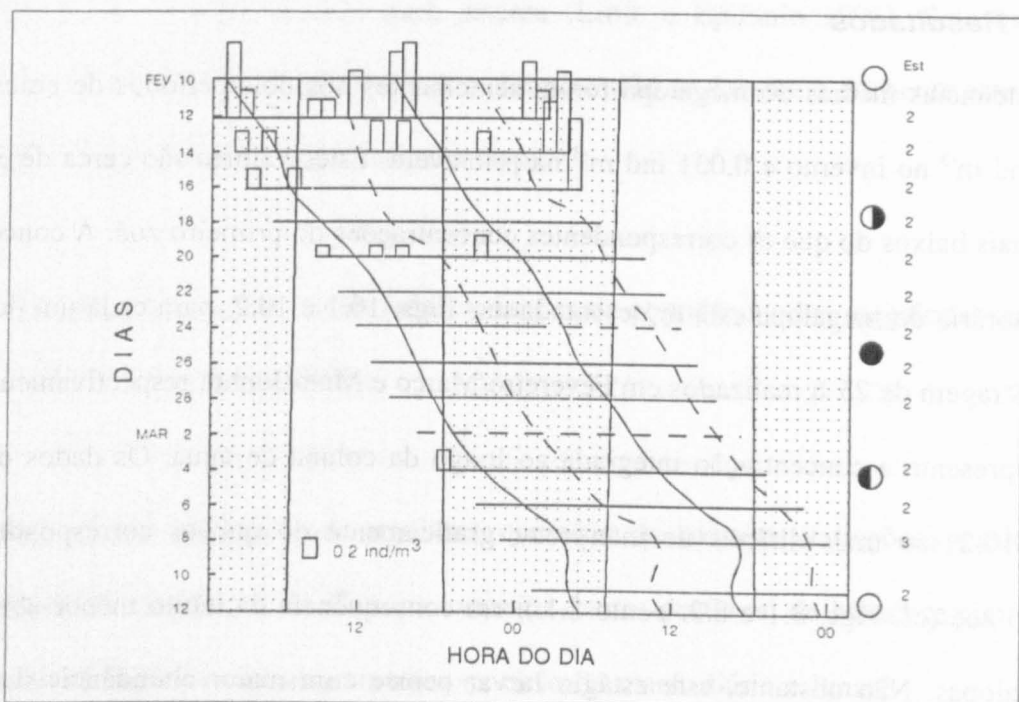


Fig. 10.1. *Carcinus maenas*. Abundância horária do megalopa durante o período de amostragem de Fevereiro/Março. Os valores horários representam a concentração média ao longo da coluna de água. Hora do dia representa a hora do fuso 0. Áreas sombreadas: período entre o ocaso e o nascimento do sol; linha sólida: hora da preia-mar; linha tracejada: hora da baixa-mar; linha horizontal tracejada: valores ausentes.

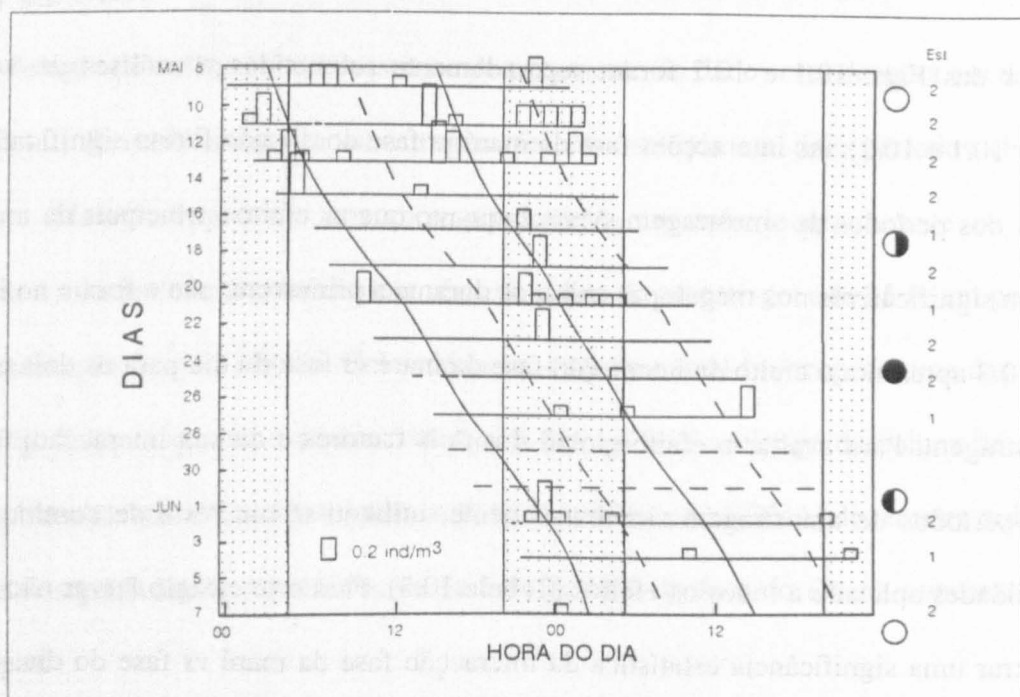


Fig. 10.2. *Carcinus maenas*. Abundância horária do megalopa durante o período de amostragem de Maio/Junho. Os valores horários representam a concentração média ao longo da coluna de água. Hora do dia representa a hora do fuso 0. Áreas sombreadas: período entre o ocaso e o nascimento do sol; linha sólida: hora da preia-mar; linha tracejada: hora da baixa-mar; linha horizontal tracejada: valores ausentes.

Tabela 10.1. *Carcinus maenas*. ANOVA de 3ª ordem da concentração do megalopa encontrado nas amostras colhidas em Fevereiro/Março de 1990. gl: graus de liberdade; SQ: soma dos quadrados; QM: quadrado médio; F_s: valor do teste F; P: valor de probabilidade.

| Fonte de variação | gl | SQ | QM | F _s | P |
|-------------------------------------|----|-------|-------|----------------|-------------|
| Fase da maré | 1 | 0,083 | 0,083 | 4,402 | 0,10>P>0,05 |
| Fase do dia | 1 | 0,009 | 0,009 | 1,765 | 0,25>P>0,10 |
| Data | 11 | 0,550 | 0,050 | | |
| Fase da maré vs fase do dia | 1 | 0,013 | 0,013 | 3,140 | 0,25>P>0,10 |
| Fase da maré vs data | 11 | 0,208 | 0,019 | | |
| Fase do dia vs data | 11 | 0,057 | 0,005 | | |
| Fase da maré vs fase do dia vs data | 11 | 0,047 | 0,004 | | |
| TOTAL | 47 | 0,969 | 0,021 | | |

Tabela 10.2. *Carcinus maenas*. ANOVA de 3ª ordem da concentração do megalopa encontrado nas amostras colhidas em Maio/Junho de 1990. gl: graus de liberdade; SQ: soma dos quadrados; QM: quadrado médio; F_s: valor do teste F; P: valor de probabilidade.

| Fonte de variação | gl | SQ | QM | F _s | P |
|-------------------------------------|----|-------|-------|----------------|--------------|
| Fase da maré | 1 | 0,170 | 0,170 | 25,606 | P<0,001 |
| Fase do dia | 1 | 0,081 | 0,081 | 6,823 | 0,025>P>0,01 |
| Data | 12 | 0,305 | 0,025 | | |
| Fase da maré vs fase do dia | 1 | 0,009 | 0,009 | 1,189 | 0,50>P>0,25 |
| Fase da maré vs data | 12 | 0,080 | 0,007 | | |
| Fase do dia vs data | 12 | 0,142 | 0,012 | | |
| Fase da maré vs fase do dia vs data | 12 | 0,086 | 0,007 | | |
| TOTAL | 51 | 0,873 | 0,017 | | |

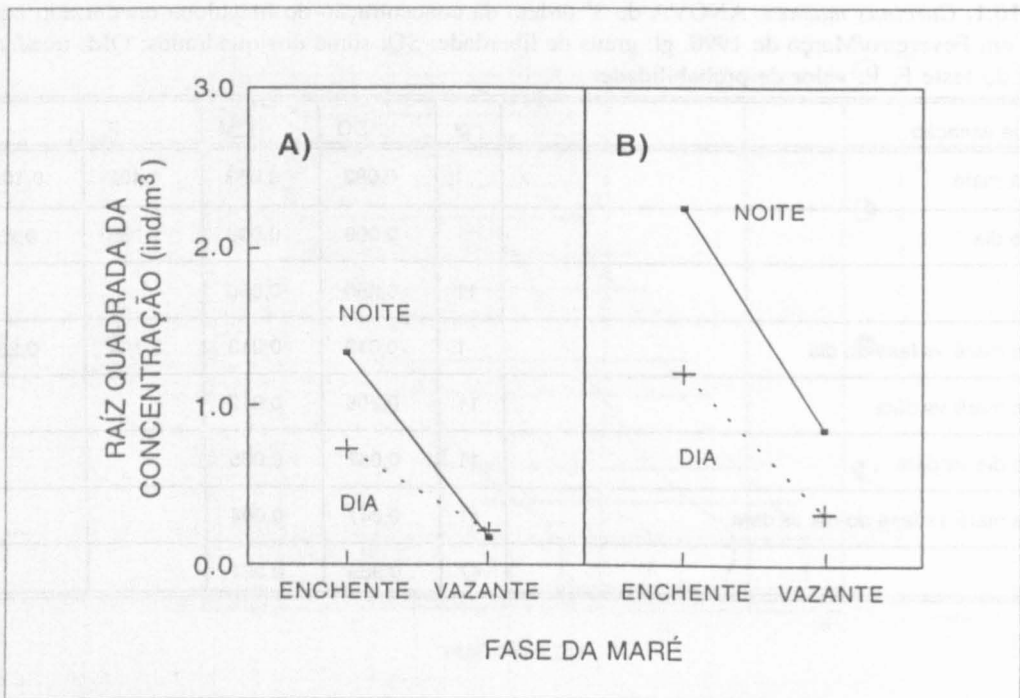


Fig. 10.3. *Carcinus maenas*. Efeito da fase da maré e da fase do dia na abundância do megalopa. Todas as datas combinadas dentro dos períodos de amostragem de Fevereiro/Março (A) e Maio/Junho (B).

Tabela 10.3. *Carcinus maenas*. Teste de combinação de probabilidades dos efeitos da fase da maré, da fase do dia e da interação fase da maré vs fase do dia, para os megalopas colhidos em Fevereiro/Março e Maio/Junho.

| Fonte de variação | Fevereiro/ /Março | Maio/ /Junho | Teste de combinação de probabilidades |
|---------------------------------------|------------------------------|--------------------------------|--|
| Fase da maré | $F_s = 4,402$ $P = 0,064$ | $F_s = 25,606$ $P = 0,0005$ | $\chi^2_s = 20,700$ $P < 0,001$, $gl = 4$ |
| Fase do dia | $F_s = 1,765$ $P = 0,225$ | $F_s = 6,823$ $P = 0,024$ | $\chi^2_s = 10,443$ $0,05 > P > 0,025$, $gl = 4$ |
| Interação fase da maré vs fase do dia | $F_s = 3,140$ $P = 0,108$ | $F_s = 1,189$ $P = 0,211$ | $\chi^2_s = 7,563$ $0,50 > P > 0,10$, $gl = 4$ |

10.1.4. Discussão

Como vimos no ponto 8.1., a abundância relativa do primeiro estágio larvar de *Carcinus maenas*, encontrada nos períodos de amostragem de Fevereiro/Março e Maio/Junho, está de

acordo com a cronologia conhecida do ciclo reprodutor da espécie, sendo mais elevada na primavera do que no inverno. Surpreendentemente, a abundância dos megalopas, 30 e 100 vezes mais baixa do que a abundância do zoé I encontrada nas amostras colhidas no inverno e na primavera, respectivamente, é semelhante nos dois períodos de amostragem (ca. 0,03 ind m³). Com efeito, seria de esperar densidades mais elevadas na primavera. A este propósito note-se que Queiroga (1993), num estudo efectuado nos bancos intertidais do Canal de Mira, não detectara a presença de caranguejos juvenis antes de Abril.

No presente trabalho foram desenvolvidos esforços para descrever a periodicidade do recrutamento, a diversas escalas temporais (presente ponto e pontos 10.3. e 10.4.), bem como para elucidar parte dos mecanismos de transporte das larvas de *Carcinus maenas* sobre a plataforma (capítulo 9 e ponto 10.4.). Contudo, apesar do considerável esforço de amostragem realizado, nenhum dos programas desenvolvidos cobriu mais do que dois anos consecutivos e em nenhum dos anos foi possível, sequer, estudar uma estação completa de recrutamento. Por este motivo continuam em larga medida por responder as questões que respeitam ao destino das larvas que são exportadas para o mar, bem como à origem das que recolonizam a Ria de Aveiro. Nestas condições é inútil especular sobre a inexistência de uma diferença sazonal no que respeita ao número de megalopas de *C. maenas* encontrado dentro do Canal de Mira, permanecendo este como um problema de merece, claramente, estudos adicionais.

Tal como em outras espécies de caranguejos (*Callinectes sapidus* e *Callinectes* sp.: Epifanio *et al.* 1984, Brookins e Epifanio 1985, Epifanio 1988, Dittel e Epifanio 1990, Little e Epifanio 1991; *Uca* spp.: Brookins e Epifanio 1985, Dittel e Epifanio 1990, Little e Epifanio 1991; *Pinnotheres* spp., *Pinnixia* spp.: Dittel e Epifanio 1990), os megalopas de *Carcinus maenas* são mais abundantes durante as enchentes nocturnas, o que sugere que estas marés

fornecem o mecanismo para a viagem para montante dentro do estuário, em busca de locais apropriados para o assentamento. A variação rítmica da concentração dos megalopas na coluna de água, dentro do Canal de Mira, sugere também qualquer tipo de comportamento rítmico associado aos ciclos de maré e diário, que será objecto de análise mais detalhada no ponto seguinte.

Os dados obtidos não sustentam a hipótese de qualquer periodicidade de ocorrência dos megalopas associada ao ciclo lunar ou semi-lunar, o que está em linha com outros resultados previamente publicados (Christy 1982). Ainda que a emissão larvar ocorra com uma periodicidade semi-lunar, os factos de o desenvolvimento larvar ser dependente da temperatura (Dawirs 1985, Nagaraj 1993) - a qual é variável ao longo do período de maior abundância das larvas na zona costeira - e de o transporte costeiro ser condicionado, pelo menos em parte, por agentes forçadores que não variam de uma forma periódica, não fariam prever a existência de tal padrão.

10.2 Distribuição vertical do megalopa: implicações para o transporte longitudinal líquido

10.2.1. Introdução

Os resultados do ponto anterior confirmam que o megalopa de *Carcinus maenas* é o estágio responsável pela reinvasão do estuário, à semelhança do que acontece com os megalopas de outras espécies. Os dados parecem indicar, também, a ocorrência de migrações verticais rítmicas, sincronizadas com os ciclos diário e de maré

Foram já discutidas, no ponto 8.1., as implicações que uma migração vertical rítmica, sincronizada com o ciclo da maré, tem para o transporte dos zoés dentro do estuário. As mesmas considerações aplicar-se-ão aos megalopas com, todavia, duas diferenças fundamentais. Por um lado, as relações de fase entre a migração vertical e o ciclo da maré serão, obviamente, opostas, dado que os megalopas, ao contrário dos zoés, viajam para montante. Por outro lado, o megalopa é um estágio de transição entre a vida larvar, planctónica, e a vida adulta, bentónica. É pois de esperar uma distribuição vertical dos megalopas, no geral, mais baixa do que a dos zoés, sendo mesmo possível que as migrações se façam do substrato, ocupado durante a vazante, para a coluna de água, durante a enchente (Christy 1982, 1989). No entanto, tem também sido descrita a ocorrência, na coluna de água, de megalopas durante as vazantes (por exemplo, Christy 1982, Brookins e Epifanio 1985, Little e Epifanio 1991, presente trabalho). Contudo, a variação da posição vertical destas larvas, em função da fase da maré, nunca foi investigada.

Neste ponto analisaremos, pois, i) a distribuição vertical do megalopa de *Carcinus maenas* em função dos ciclos de maré e diário, bem como ii) o modo como as variações da posição vertical deste estágio optimizam o seu transporte para montante.

10.2.2. Métodos

Os métodos utilizados neste ponto correspondem, quase integralmente, aos do ponto 8.2.2. A única diferença refere-se ao facto de que apenas serão analisados os dados da Estação 2, dado que o baixo número de ocorrências de megalopas registado na Estação 1 (Fig 5.1) impossibilita um tratamento estatístico. Recorde-se que, para cada hora de amostragem, foram calculadas uma profundidade média das larvas, uma velocidade média das larvas, integrada na vertical, e uma velocidade média da corrente, também integrada na vertical. Os efeitos da fase da maré, da fase do dia e da época de amostragem, na distribuição vertical das larvas e na sua velocidade de transporte, foram analisados por meio de análises de variância (ANOVA) de terceira ordem.

10.2.3. Resultados

A Fig. 10.4 mostra os diagramas de dispersão concentração-profundidade obtidos para o megalopa de *Carcinus maenas* nas Estações 1, 2 e 3. Note-se que as maiores concentrações não foram já detectadas à superfície, tal como para o primeiro zoé, mas, sim, sensivelmente a meia água. No geral, esta figura mostra uma distribuição mais elevada dos megalopas nas enchentes do que durante as vazantes.

A diferente metodologia de colheita das larvas, utilizada nas duas épocas de amostragem, não afecta a estimativa da posição vertical do megalopa (Fig. 10.5). Existe uma relação linear significativa ($P < 0,01$) entre as profundidades relativas calculada com base em amostragem a profundidades regulares e com base em amostragem somente à superfície, a meia água e acima do fundo. Além disso, o declive não é significativamente diferente de 1 e a ordenada na origem não é significativamente diferente de 0 ($P > 0,50$ em ambos os casos).

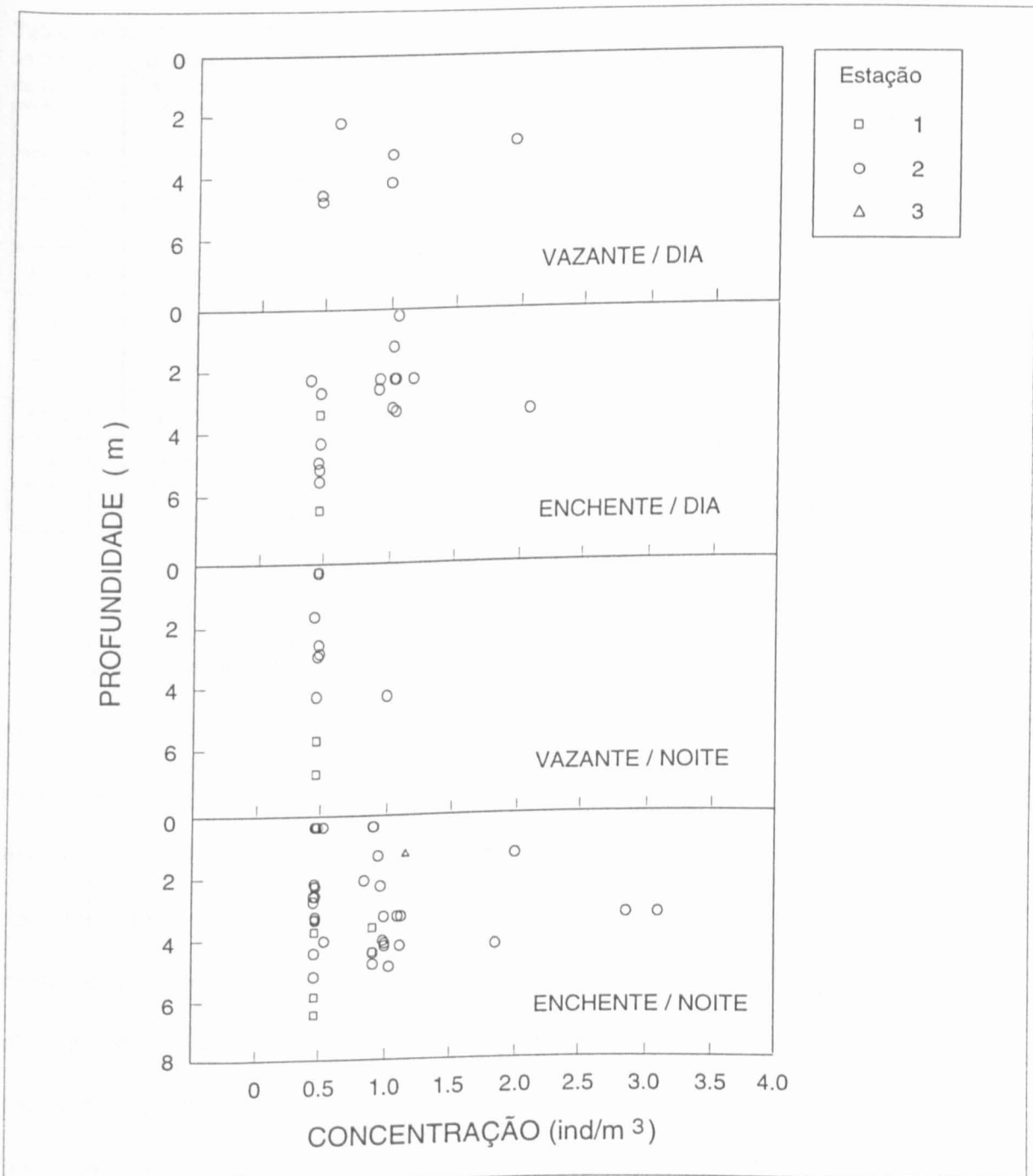


Fig. 10.4. *Carcinus maenas*, megalopa. Diagramas concentração-profundidade obtidos para todas as colheitas horárias feitas nas Estações 1, 2 e 3 durante os períodos de amostragem de Fevereiro/Março e Maio/Junho. Os valores da profundidade referem-se à profundidade a que foram feitas as observações, e não à profundidade média das larvas.

A Fig. 10.6 representa a posição vertical média do megalopa de *Carcinus maenas* na Estação 2, ao longo de semiciclos de maré diurnos e nocturnos. Nesta figura foram combinados todos os ciclos de amostragem de 25 h a que se refere o presente ponto. Dado que as ocorrências

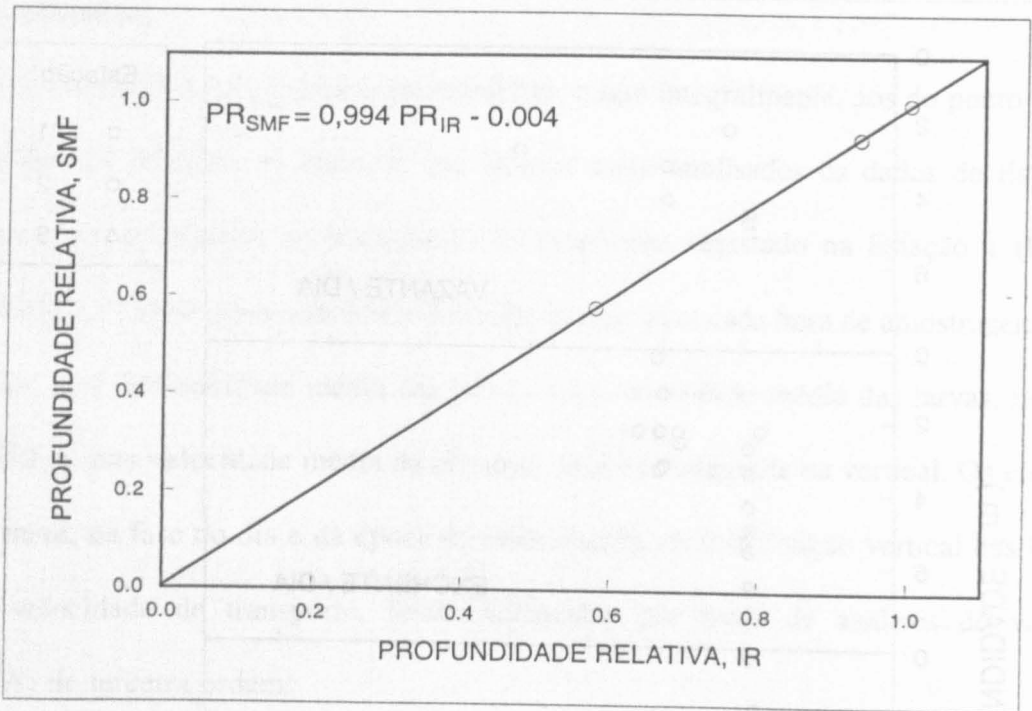


Fig. 10.5. Relação entre as estimativas da profundidade relativa (PR) do megalopa obtidas com observações a intervalos regulares (IR) e à superfície, a meia água e acima do fundo (SMF) na Estação 2.

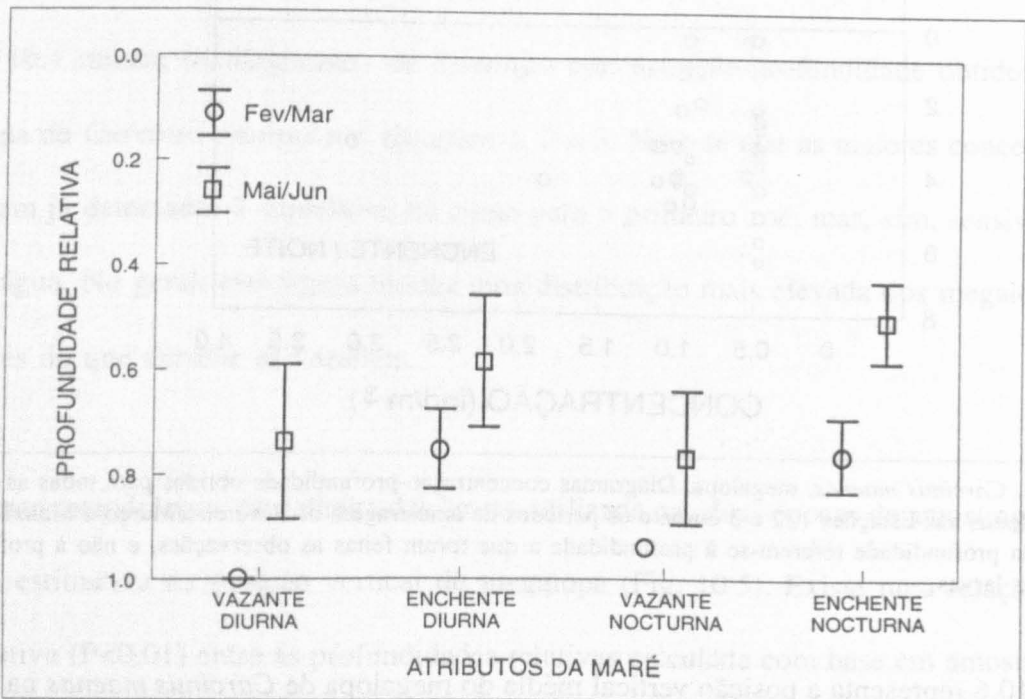


Fig. 10.6. *Carcinus maenas*. Efeitos da fase da maré, da fase do dia e do período de amostragem na posição vertical do megalopa na Estação 2. As barras verticais representam ± 1 erro padrão.

Tabela 10.4. ANOVA de 3ª ordem da posição vertical média do megalopa de *Carcinus maenas*, em ciclos de amostragem dos períodos de amostragem de Fevereiro/Março e de Maio/Junho de 1990 na Estação 2. gl: graus de liberdade; SQ: soma dos quadrados; QM: quadrado médio; F_s : valor do teste F; P: valor de probabilidade.

| Fonte de variação | gl | SQ | QM | F_s | P |
|--|----|---------|--------|-------|-------------|
| Fase da maré | 1 | 1863,3 | 1863,3 | 4,751 | 0,05>P>0,01 |
| Fase do dia | 1 | 118,3 | 118,3 | 0,302 | P>0,50 |
| Período de amostragem | 1 | 1968,4 | 1968,4 | 5,019 | 0,05>P>0,01 |
| Fase da maré vs fase do dia | 1 | 28,0 | 28,0 | 0,071 | P>0,75 |
| Fase da maré vs período de amostragem | 1 | 22,3 | 22,3 | 0,057 | P>0,75 |
| Fase do dia vs período de amostragem | 1 | 58,3 | 58,3 | 0,149 | P>0,50 |
| Fase da maré vs fase do dia vs período de amostragem | 1 | 182,4 | 182,4 | 0,465 | P>0,50 |
| TOTAL | 44 | 20673,9 | 469,9 | | |

de megalopas são muito mais baixas do que as do primeiro zoé, optou-se por não decompor os dados em intervalos horários em torno da preia-mar, tal como havia sido feito para este estágio. A Tabela 10.4 apresenta o resultado da análise de variância da posição vertical do megalopa em função da fase da maré, da fase do dia e do período de amostragem. A Fig. 10.6 mostra que os megalopas estavam mais acima durante a enchente do que na vazante, embora não se tivesse detectado qualquer diferença de posição vertical entre as fases do dia. Encontrou-se também uma diferença sazonal significativa, tendo os megalopas estado mais junto ao fundo no período de amostragem de Fevereiro/Março do que em Maio/Junho. Nenhuma das interacções é significativa. Note-se, ainda, que este estágio apresentou uma distribuição média mais profunda do que o primeiro zoé (cf. Figs. 8.6 e 8.6). Estes resultados são consistentes com a hipótese de que o megalopa de *Carcinus maenas* executa migrações verticais rítmicas, dentro do estuário, sincronizadas com o ciclo de maré, deslocando-se para cima durante a enchente.

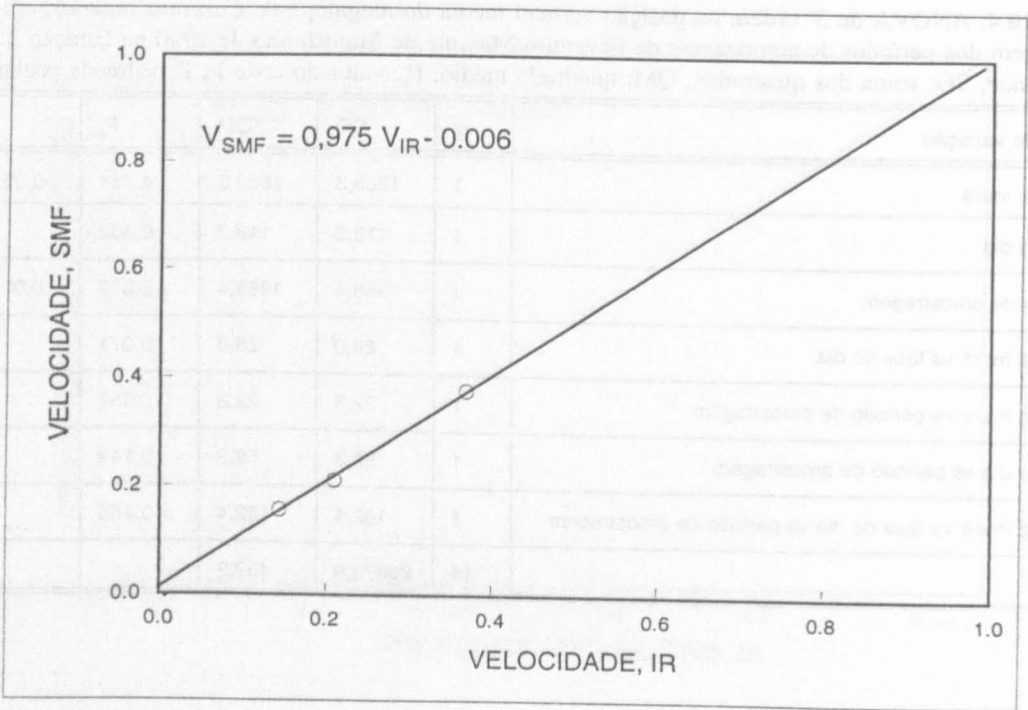


Fig. 8.9. Relação entre as estimativas da velocidade (V) de deslocamento do megalopa obtidas com observações a intervalos regulares (IR) e à superfície, a meia água e acima do fundo (SMF) na Estação 2.

A diferença de posição vertical encontrada entre a enchente e a vazante deverá sujeitar o megalopa a diferentes velocidades médias de transporte. Para se avaliar a influência da diferente metodologia de colheita das larvas, utilizada nos dois períodos de amostragem, procedeu-se à análise da relação entre as velocidades dos megalopas obtidas com os dois tipos de amostragem (Fig. 10.7). Dado que a regressão é significativa ($P < 0,05$), e não sendo o declive nem a ordenada na origem diferentes de 1 ($P > 0,20$) e de 0 ($P > 0,25$), respectivamente, conclui-se que as duas metodologias produzem resultados semelhantes.

Na Tabela 10.5 está representada a diferença entre os valores médios horários dos megalopas e os valores médios horários da velocidade da corrente. Recorde-se que valores positivos da diferença indicam que as larvas são transportadas a uma velocidade superior à velocidade média da corrente integrada na vertical. Na Tabela 10.6 está representada a análise de variân-

Tabela 10.5. Médias dos valores médios horários da velocidade do megalopa de *Carcinus maenas* e da velocidade da corrente, em ciclos de amostragem dos períodos de amostragem de Fevereiro/Março e de Maio/Junho de 1990 na Estação 2. Valores positivos das diferenças indicam que a velocidade dos megalopas é superior à velocidade da corrente.

| Fonte de variação | n | Velocidade média do Megalopa (m s ⁻¹) | Velocidade média da corrente (m s ⁻¹) | Média das diferenças (m s ⁻¹) | Média das diferenças (%) |
|-------------------|----|---|---|---|--------------------------|
| População total | 44 | -0,193 | -0,154 | -0,046 | -29,57 |
| Vazante | 11 | 0,308 | 0,456 | -0,168 | -36,80 |
| Dia | 4 | 0,396 | 0,548 | -0,232 | -42,25 |
| Fevereiro/Março | 2 | 0,379 | 0,575 | -0,369 | -64,17 |
| Maio/Junho | 2 | 0,414 | 0,508 | -0,094 | -18,53 |
| Noite | 7 | 0,258 | 0,389 | -0,131 | -33,66 |
| Fevereiro/Março | 1 | 0,288 | 0,640 | -0,352 | -54,99 |
| Maio/Junho | 6 | 0,253 | 0,347 | -0,094 | -27,12 |
| Enchente | 33 | -0,360 | -0,375 | -0,005 | -1,28 |
| Dia | 10 | -0,500 | -0,450 | 0,050 | 11,07 |
| Fevereiro/Março | 5 | -0,410 | -0,419 | -0,010 | -2,38 |
| Maio/Junho | 5 | -0,591 | -0,481 | 0,110 | 22,80 |
| Noite | 23 | -0,299 | -0,343 | -0,029 | -8,33 |
| Fevereiro/Março | 12 | -0,265 | -0,342 | -0,062 | -18,20 |
| Maio/Junho | 11 | -0,336 | -0,344 | 0,008 | 2,37 |

Tabela 10.6. ANOVA de 3ª ordem da velocidade média do megalopa de *Carcinus maenas*, em ciclos de amostragem dos períodos de amostragem de Fevereiro/Março e de Maio/Junho de 1990 na Estação 2. gl: graus de liberdade; SQ: soma dos quadrados; QM: quadrado médio; F_s: valor do teste F; P: valor de probabilidade.

| Fonte de variação | gl | SQ | QM | F _s | P |
|--|----|-------|-------|----------------|--------------|
| Co-variável (velocidade da corrente) | 1 | 0,618 | 0,618 | 43,062 | P<0,001 |
| Fase da maré | 1 | 0,195 | 0,195 | 13,623 | P<0,001 |
| Fase do dia | 1 | 0,024 | 0,024 | 1,664 | P>0,20 |
| Período de amostragem | 1 | 0,122 | 0,122 | 8,504 | 0,01>P>0,001 |
| Fase da maré vs fase do dia | 1 | 0,009 | 0,009 | 0,621 | P>0,25 |
| Fase da maré vs período de amostragem | 1 | 0,011 | 0,011 | 0,763 | P>0,25 |
| Fase do dia vs período de amostragem | 1 | 0,003 | 0,003 | 0,235 | P>0,50 |
| Fase da maré vs fase do dia vs período de amostragem | 1 | 0,000 | 0,000 | 0,028 | P>0,75 |
| TOTAL | 43 | | | | |

cia dos efeitos da fase da maré, da fase do dia e do período de amostragem na velocidade de transporte do megalopa. Durante a vazante, a velocidade de transporte a que os megalopas estiveram sujeitos foi sempre inferior à da corrente, independentemente da fase do dia ou do período de amostragem. Em termos médios, a redução da velocidade de transporte foi de -36,8% nesta fase da maré, embora no período de amostragem de Fevereiro/Março, durante o qual se registou uma distribuição mais funda das larvas, a diferença tivesse sido inferior a -60%. Durante a enchente a velocidade de transporte dos megalopas não é consistentemente superior à da corrente: consideradas todas as observações feitas durante a enchente verifica-se uma diferença de apenas -1,28%. No entanto, enquanto que em Fevereiro/Março os megalopas são transportados a uma velocidade inferior à da corrente, em Maio/Junho são-no a uma velocidade superior, independentemente da fase do dia. Os dados obtidos mostram que, tal como no caso da posição vertical anteriormente analisada, os efeitos principais da fase da maré e do período de amostragem são significativos, mas não o efeito da fase do dia nem nenhuma das interações.

Estes resultados mostram, pois, que as variações da posição vertical do megalopa de *Carcinus maenas*, ao longo do ciclo da maré, resultam em diferentes velocidades de transporte para jusante e para montante, sendo o transporte para jusante minimizado pela adopção de uma posição mais baixa na coluna de água.

As Figs. 10.8 e 10.9 representam as hodógrafas longitudinais, integradas ao longo de cada ciclo de 25 h, calculadas com base nos valores horários médios da velocidade dos megalopas e da velocidade da corrente. Na Fig. 10.9, para além das curvas correspondentes à Esta-

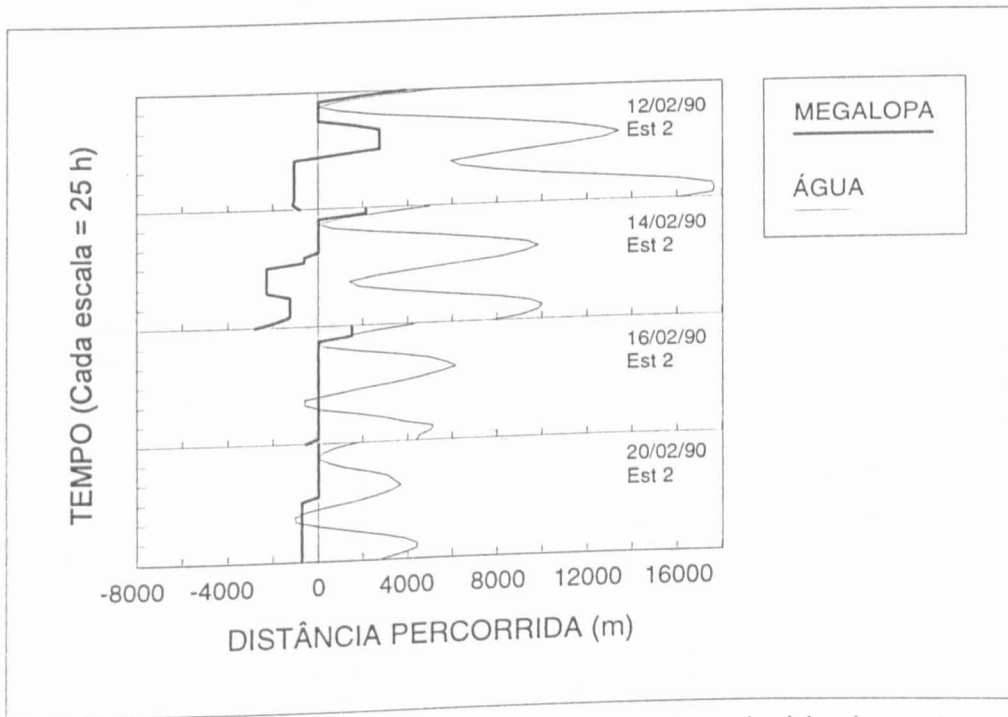


Fig. 10.8. Hodógrafas longitudinais, integradas ao longo de ciclos de amostragem de 25 h realizados em Fevereiro/Março de 1990, calculados com base nos valores médios horários da velocidade da corrente e da velocidade do megalopa. O valor zero da distância foi arbitrariamente colocado no momento da primeira preia-mar abrangida pelo ciclo de 25 h.

ção 2, estão também representadas as hodógrafas calculadas para duas datas na Estação 1. Como habitualmente, o valor zero da distância foi colocado no momento da primeira preia-mar abrangida pelo ciclo de 25 h. Estas figuras mostram claramente um transporte líquido dos megalopas para montante. Apenas num dos ciclos de amostragem (09/05/90, Fig. 10.9) se verificou um transporte para jusante.

10.2.4. Discussão

Os resultados obtidos no ponto 10.1. mostram que os megalopas de *Carcinus maenas* são cerca de 5 vezes mais abundantes nas amostras colhidas durante a enchente, do que nas colhidas na vazante. Estes resultados indicam, pois, que a maioria destas larvas assenta a

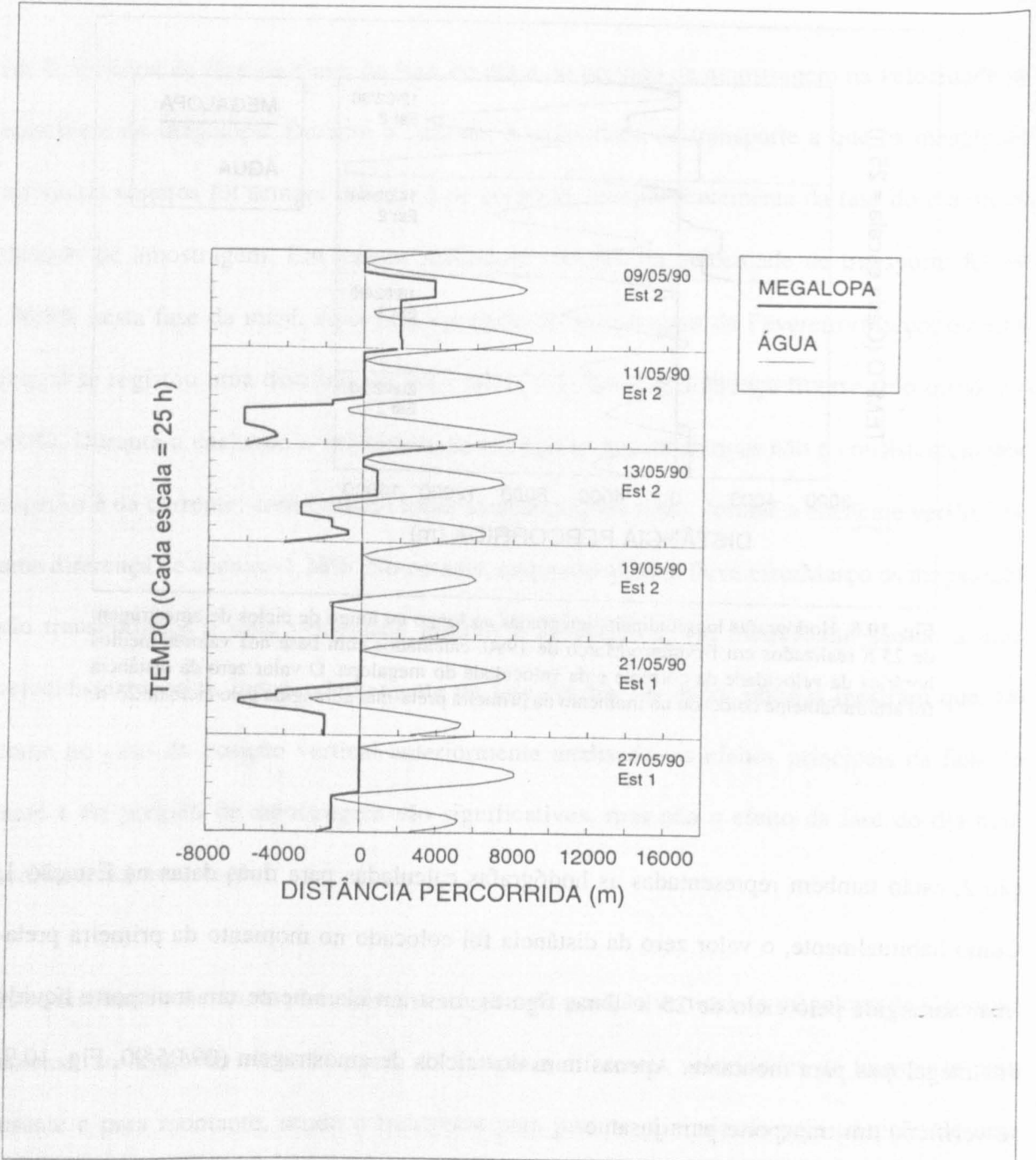


Fig. 10.9. Hodógrafas longitudinais, integradas ao longo de ciclos de amostragem de 25 h realizados em Maio/Junho de 1990, calculados com base nos valores médios horários da velocidade da corrente e da velocidade do megalopa. O valor zero da distância foi arbitrariamente colocado no momento da primeira preia-mar abrangida pelo ciclo de 25 h.

montante das estações de amostragem utilizadas. O mecanismo exacto de selecção do local de assentamento por parte das larvas de decápodes não é bem conhecido. Sabe-se, no entanto, que a presença de sedimento acelera a metamorfose dos megalopas de *Uca* spp. (Christy

1989) e que a metamorfose dos puerulas de *Panulirus interruptus* é induzida pela presença de *Phyllospadix torreyi*, uma gramínea, ou de pedras cobertas por epifauna (Serfling e Ford 1975). O assentamento dos megalopas de *C. maenas* (Klein Breteler 1976) e de *Callinectes sapidus* (Orth e van Montfrans 1987, Olmi *et al.* 1990) parece ocorrer preferencialmente em bancos intertidais que apresentam pradarias de zosteráceas. Foi também demonstrado que os megalopas de *C. sapidus* colhidos no plâncton estão numa fase mais atrasada, na sequência dos estados do ciclo de intermuda, do que os megalopas colhidos no substrato (Lipcius *et al.* 1990). Estas observações indicam que o momento e o local de assentamento, seguido de uma metamorfose com sucesso, dependem do facto de as larvas encontrarem um substrato propício, num momento fisiologicamente adequado.

No entanto, o mecanismo preciso que cada espécie utiliza durante o processo de assentamento e metamorfose depende não só da sua biologia larvar - nomeadamente do seu tamanho, capacidade de natação e método de sondagem do substrato - mas também da interacção destas variáveis com os processos físicos da interface da água com o sedimento (Butman 1987). Estes aspectos nunca foram convenientemente investigados em larvas de decápodes (*vide* Butman 1987). É difícil, portanto, saber se as larvas que passam pelas estações de amostragem durante a vazante são larvas que não assentaram ou que, por algum motivo, assentaram mas retomaram a coluna de água durante a vazante.

Uma das hipóteses correntemente avançadas para descrever o processo de selecção do substrato, em sistemas de água corrente, é o modelo de "ping-pong" (Keough e Downes 1982, Jonsson *et al.* 1991). Segundo esta hipótese, as larvas competentes têm a opção de se manter no local onde assentaram, se o substrato é o adequado, ou de nadar para cima, de modo a serem transportadas pela corrente e assentar, posteriormente, num outro local. Esta é, no

fundo, a hipótese defendida por vários autores (Christy 1982, Little e Epifanio 1992) no que respeita ao comportamento dos megalopas das espécies estuarinas, embora pouco se saiba acerca dos detalhes deste processo, nomeadamente no que respeita à frequência com que as larvas tocam o fundo para o testarem. Ainda que esta hipótese seja verdadeira, os megalopas encontrados durante a vazante podem apresentar histórias de vida diferentes: podem, por exemplo, corresponder a indivíduos que não estão ainda no momento fisiológico adequado para assentar; podem ser larvas que ainda não encontraram um tipo de substrato adequado; ou podem ser megalopas que foram transportados demasiado para montante, para zonas sujeitas a salinidades desfavoráveis. É, portanto, difícil, no estado actual dos conhecimentos, identificar as razões que levam parte dos megalopas de *Carcinus maenas* a não assentar, a montante das estações de amostragem, antes da inversão da maré.

Não obstante, os resultados acima apresentados mostram que os megalopas de *Carcinus maenas*, encontrados na coluna de água, estão mais acima durante as enchentes do que nas vazantes. Estas observações são consistentes com a hipótese de que estas larvas executam migrações verticais rítmicas, sincronizadas com o ciclo da maré. Esta hipótese é também suportada pelo resultado de investigações sobre as respostas comportamentais à variação da pressão. Com efeito, o megalopa de *C. maenas* apresenta barocinese alta com limiares de resposta a um aumento da pressão da ordem dos 10 mbar. Quando sujeito a uma diminuição da pressão o megalopa afunda passivamente (Rice 1964, Knight-Jones e Morgan 1966). Aquela variação da pressão corresponde a cerca de 10 cm de água, muito menos do que a variação da pressão associada a uma maré de pequena amplitude na costa portuguesa. Uma resposta comportamental deste tipo induz um aumento da intensidade da actividade natatória, com o aumento da pressão que acompanha a enchente, aumentando portanto a probabilidade de um deslocamento para cima nesta fase da maré.

Dois aspectos, ainda em aberto, dizem respeito ao momento em que os megalopas, que invadem os estuários, iniciam este comportamento rítmico e à natureza dos factores que o controlam. Com efeito, até ao momento, nunca foram descritas migrações rítmicas de megalopas sobre a plataforma, pelo menos no que respeita a *Callinectes* e a *Uca* (vide Little e Epifanio 1991). Este modelo de reinvasão implica que os megalopas estejam no fundo, ainda antes de entrar no estuário, por forma a poderem apreciar a diferença de pressão associada à enchente. Estudos recentes sobre as pós-larvas do camarão *Penaeus plebejus* (Rothlisberg *et al.* 1995) propõe uma explicação para a migração, do fundo para a coluna de água, por parte dos juvenis desta espécie, ainda antes da entrada no estuário. Esta migração seria desencadeada assim que a diferença de pressão, associada à enchente, se torna superior a uma determinada fracção da pressão total da coluna de água a que os indivíduos estão sujeitos, quando em repouso sobre o fundo. É possível que um mecanismo idêntico actue sobre os megalopas de *Carcinus maenas* e das espécies estuarina com comportamentos semelhantes.

Os valores médios da posição vertical do megalopa estiveram consistentemente abaixo do ponto médio da coluna de água na Estação 2, o que reflecte uma distribuição deste estágio mais baixa do que a do primeiro zoé (cf. Figs. 8.6 e 8.7). A metade inferior da coluna de água apresenta as maiores variações verticais da velocidade da corrente, em consequência da proximidade do fundo (cf. Figs. 5.6 e 5.7). Por este motivo, a redução percentual de velocidade de transporte que os megalopas obtêm durante a vazante, em relação à velocidade da corrente, é muito elevada (da ordem dos -30%). Durante a enchente, ocupando uma posição média mais elevada, a velocidade de transporte é, no conjunto de todas as observações, semelhante à velocidade da corrente. É interessante notar que, no caso deste estágio larvar, a distribuição vertical média está sempre abaixo da profundidade de movimento

residual nulo. Embora as variações da posição vertical contribuam para o acelerar do transporte dos megalopas para montante, este estaria sempre assegurado, mesmo na ausência destas migrações. Os resultados obtidos mostram, assim, que o megalopa de *Carcinus maenas* apresenta um mecanismo muito eficiente de transporte para montante dentro do Canal de Mira.

10.3. Padrões de reinvasão durante a primavera e o início do verão

10.3.1. Introdução

Vimos, no capítulo 9, que os zoés avançados de *Carcinus maenas* atingiam a sua abundância máxima, sobre a plataforma continental, a uma distância de cerca de 20 km da costa, culminando um progressivo afastamento para o largo da série dos zoés. A distribuição dos megalopas, contudo, sugere que estes sofreram um transporte na direcção da costa que não afectou os estágios precedentes. Esta distribuição dos megalopas era esperada, à luz dos resultados obtidos nos pontos 10.1 e 10.2, que indicam que este é o estágio responsável pela recolonização da Ria de Aveiro.

Tem sido amplamente demonstrado noutras espécies de caranguejos, estuarinos e costeiros, e em cirrípedes, que o transporte costeiro das larvas está em grande parte dependente da tensão superficial do vento, e que a história do transporte que as larvas sofrem durante o desenvolvimento ontogénico nas águas costeiras afecta a intensidade e a variabilidade do recrutamento. Estas conclusões têm sido obtidas através de estudos de campo (Hawkins e Hartnoll 1982, Epifanio *et al.* 1989, Little e Epifanio 1991, Farrel *et al.* 1991, Hobbs *et al.* 1992, McConnaughey *et al.* 1992), da análise das correlações entre capturas comerciais e variáveis oceanográficas (Johnson *et al.* 1986, Johnson e Hester 1989) e pela utilização de modelos numéricos (Johnson *et al.* 1984, Johnson 1985, Johnson e Hess 1990) e teóricos (McKelvey *et al.* 1980). O transporte costeiro é um fenómeno complexo, que resulta da acção integrada de vários agentes forçadores, alguns dos quais foram revistos no capítulo 2. A advecção causada pelo forçamento do vento, através do efeito de Eckman, tem sido objecto de uma atenção particular dado que, à escala temporal da duração do desenvolvimento larvar dos caranguejos das zonas temperadas (algumas semanas), a magnitude e a variabilidade dos

seus efeitos resultam em transportes que podem atingir as dezenas, senão mesmo centenas, de quilómetros.

O regime da circulação da costa portuguesa está razoavelmente conhecido no que respeita ao sistema de correntes sobre a plataforma externa e talude continental e à variabilidade intra-anual e climática do afloramento (Wooster *et al.* 1976, Fiúza *et al.* 1982, Fiúza 1984, Sousa e Fiúza 1989, Frouin *et al.* 1990, Haynes e Barton 1990, Hagen *et al.* 1993). A circulação na plataforma interior, contudo, parece estar menos estudada, nomeadamente no que diz respeito à distribuição espacial tridimensional e temporal dos transportes provocados pelo forçamento do vento. O único trabalho conhecido sobre estes aspectos parece ser o de Jorge da Silva (1992). Estas circunstâncias tornam difícil a formulação de um modelo conceptual, para os mecanismos de transporte costeiro das larvas de *Carcinus maenas*, que possa ser sujeito a teste. Seria interessante, por exemplo, mas impossível no estado actual dos conhecimentos, quantificar o transporte transversal em função da duração e intensidade de determinados episódios de vento, ou analisar o efeito da distribuição vertical no transporte dos diferentes estágios larvares.

O presente ponto analisará os padrões temporais de reinvasão da Ria de Aveiro pelos megalopas de *Carcinus maenas*, durante a primavera e início do verão. Tentará também, apesar das limitações acima enunciadas, descrever as relações, a uma escala temporal de curta duração (inferior a 7 dias), entre a tensão do vento e o transporte dos megalopas da espécie na direcção da costa.

10.3.2. Métodos

Será utilizada a base de dados colhida na Estação 1 do Canal de Mira (Fig. 2.1) entre Abril e Julho de 1991, já descrita no ponto 8.3. Recorde-se que este programa de amostragem envolveu a realização de ciclos de amostragem de 25 h, com redes de plâncton, a intervalos aproximadamente semanais. Esta base de dados foi complementada com observações realizadas em mais três datas, seguindo a mesma metodologia, com a diferença de que apenas as enchentes foram amostradas. A análise dos dados baseia-se no pressuposto de que os megalopas que entram durante a enchente terão de estar numa vizinhança, não especificada, da embocadura da Ria de Aveiro, de tal modo que sejam "chupados" para dentro da Ria pela corrente associada à enchente. Quanto maior fôr a concentração de megalopas nesta vizinhança, maior será a concentração de megalopas nas amostras colhidas dentro da Ria durante a enchente. A hipótese que se analisará neste ponto é a de que o transporte dos megalopas desde a plataforma média, onde se localizam os máximos do zoés IV, até às imediações da barra, é, em parte, determinado pelo forçamento do vento.

Método de amostragem

Para cada ciclo de 25 h realizado tomaram-se todas as amostras obtidas durante as duas enchentes cobertas pelas observações e calculou-se a sua média. Cada uma destas médias corresponde, portanto, a pelo menos 18 observações individuais: 3 redes \times 3 (ou 4) colheitas por enchente \times 2 enchentes. Cada uma destas médias foi então considerada como uma medida relativa, para cada data de amostragem, da disponibilidade de megalopas, nas imediações da barra da Ria de Aveiro, susceptíveis de serem chupados para dentro da Ria durante a enchente. Dado que o interesse está em avaliar diferenças de concentração fora da Ria entre datas, e não valores absolutos dos megalopas que entram, os valores de concentração não foram sujeitos a qualquer ponderação relacionada com as variações do prisma de maré associadas a diferentes amplitudes.

Os dados de vento utilizados são os mesmos do capítulo 9, embora no presente ponto só tenham sido utilizadas as observações feitas entre 7 de Abril e 20 de Julho. As tensões médias diárias para este e para norte foram calculadas da mesma forma que no referido capítulo. Estas componentes foram utilizadas para estimar a correlação e a direcção da correlação pelo método que abaixo se descreve, utilizando-se desfasamentos temporais de 0 até 6 dias. Assim, a concentração média de megalopas, em cada data de amostragem, foi correlacionada com a tensão média do vento medido no próprio dia, no dia anterior e assim sucessivamente.

A determinação das relações entre um escalar - concentração - e uma quantidade vectorial - tensão do vento - é dificultada pelo facto de que o efeito do vector depende da sua direcção. Alguns autores correlacionam o escalar com componentes (escalares) do vector (por exemplo Hawkins e Hartnoll 1982, Johnson *et al.* 1986). Todavia, a direcção do vento que provoca o efeito máximo pode ser outra que não uma das componentes eventualmente utilizadas. Este problema pode ser resolvido pela utilização de uma correlação complexa vector/escalar (Kundu 1976, Johnson e Hester 1989). Este método produz um coeficiente de correlação, R , calculado a partir das componentes para este e para norte da tensão do vento, e uma direcção de correlação, Φ . Este coeficiente de correlação é sempre positivo e varia entre 0 e 1. O significado estatístico da direcção está directamente relacionado com a significância do coeficiente de correlação: quanto mais elevada a correlação, menos incerta é a direcção.

10.3.3. Resultados

As variações da concentração média de megalopas estão representadas na Fig. 10.10. As concentrações foram elevadas em meados de Abril e meados de Julho, respectivamente início e fim do período coberto pelas observações. As concentrações mantiveram-se baixas e

sensivelmente constantes durante todo o período intercalar, que durou aproximadamente dois meses. Esta série de dados cobriu apenas, claramente, uma parte da estação de recrutamento de *Carcinus maenas* na Ria de Aveiro. A título de comparação, note-se que a concentração máxima observada, $0,26 \text{ ind m}^{-3}$, é inferior ao máximo medido no inverno de 1990, ano em que a concentração medida nas enchentes do ciclo de amostragem de 12 de Fevereiro (Fig. 10.1, ponto 10.1.) atingiu o valor de $0,34 \text{ ind m}^{-3}$.

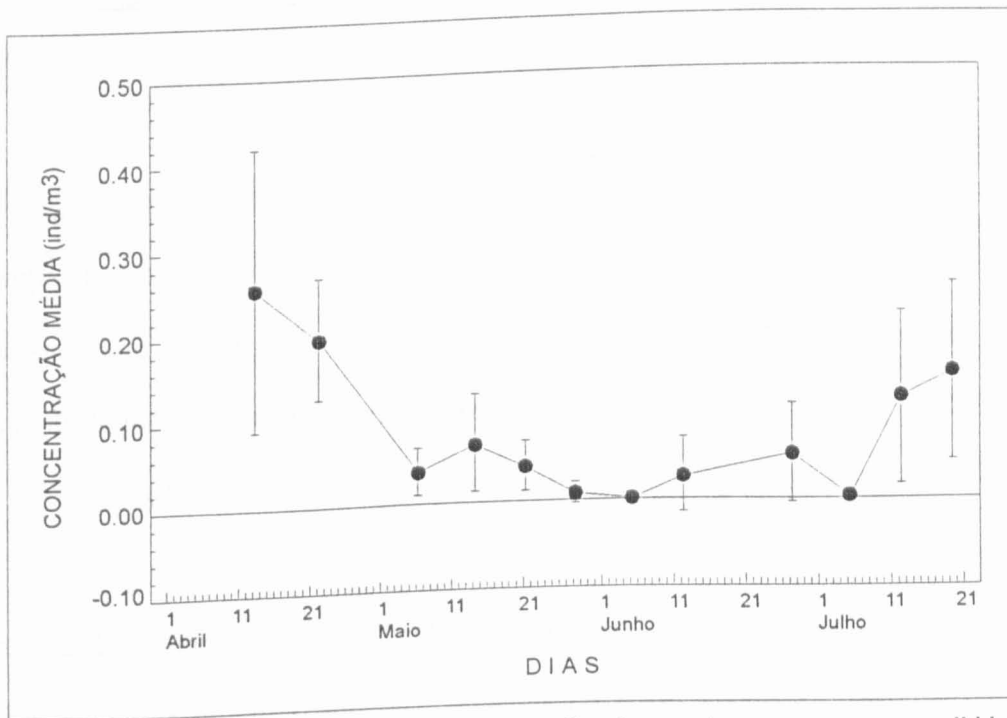


Fig. 10.10. *Carcinus maenas*. Concentrações médias de megalopas em amostras colhidas durante a enchente na Estação 1. Cada valor representa a média de pelo menos 18 amostras de plâncton colhidas a três profundidades, a intervalos regulares durante o decurso das duas enchentes diárias.

A Tabela 10.7 mostra o resultado das correlações entre a tensão do vento e a concentração de megalopas durante a enchente, para desfasamentos temporais de 0 a 6 d. Nenhuma das correlações é estatisticamente significativa ao nível de 5%. Contudo, as direcções da correlação

Tabela 10.7. Correlação da tensão do vento com a concentração de megalopas de *Carcinus maenas* durante a enchente, na Estação 1. A entrada de megalopas foi desfasada, ocorrendo depois dos forçamentos observados. r = coeficiente de correlação; ϕ = direcção geográfica da correlação; P = valor da probabilidade.

| Desfasamento (d) | r | ϕ | P |
|------------------|------|--------|-------------|
| 0 | 0,38 | 1° | 0,20>P>0,10 |
| 1 | 0,16 | 31° | 0,50>P>0,25 |
| 2 | 0,44 | 2° | 0,10>P>0,05 |
| 3 | 0,48 | 2° | 0,10>P>0,05 |
| 4 | 0,28 | 178° | 0,20>P>0,10 |
| 5 | 0,10 | 45° | 0,50>P>0,25 |
| 6 | 0,21 | 49° | 0,50>P>0,25 |

para desfasamentos de 0 a 4 dias apontam consistentemente para norte ou para sul, e os valores de correlação obtidos para desfasamentos de 2 e 3 d estão no limiar da significância estatística, dado que correspondem a probabilidades de rejeição de uma hipótese nula verdadeira ($R=0$) inferiores a 0,078 e 0,056, respectivamente (teste t unilateral, Sokal e Rohlf 1969). Para desfasamentos superiores a 4 d as correlações obtidas são baixas.

As direcções de correlação para desfasamentos de 2 e 3 d, 2° para a direita do norte geográfico, são suficientemente próximas do norte para que o ângulo possa ser desprezado. As Figs. 10.11 e 10.12 mostram a relação entre a concentração dos megalopas e a componente norte-sul da tensão do vento. Embora se reconheça, em ambos os casos, uma tendência para o aumento da concentração dos megalopas à medida que diminui a tensão do vento para sul, alguns dos pontos caem fora desta relação. Estes correspondem aos períodos compreendidos entre 6 de Maio e 5 de Junho e entre 21 de Maio e 12 de Junho, para os desfasamentos de 2 e 3 d, respectivamente. Estes lapsos de tempo correspondem à porção intermédia do período coberto pelas observações, durante o qual a densidade média dos mega-

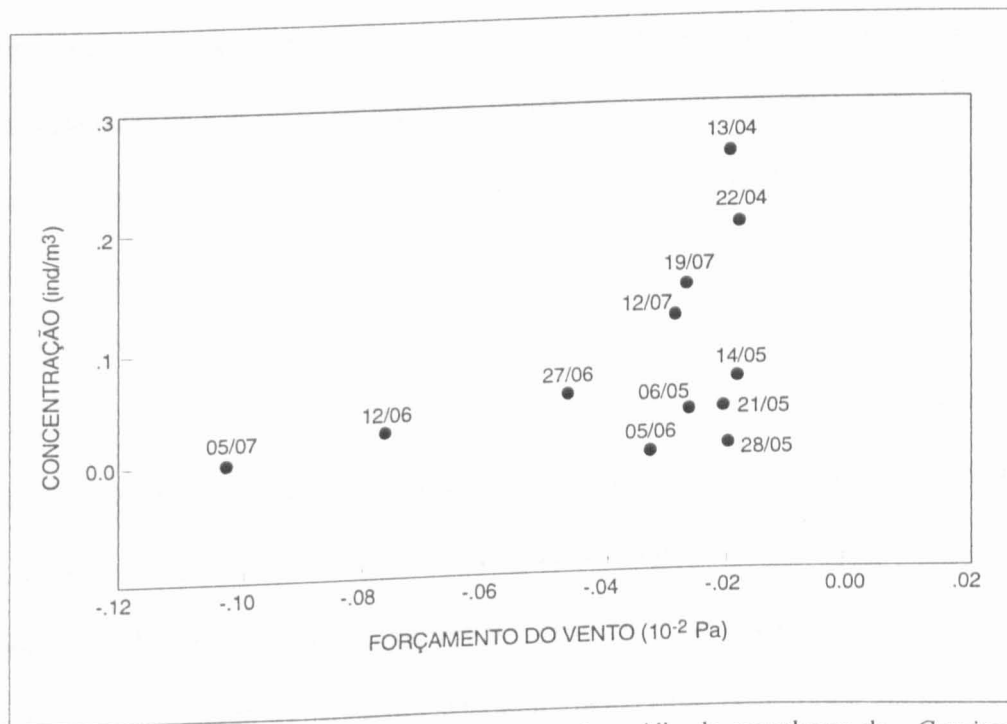


Fig. 10.11. Diagrama de dispersão da concentração média de megalopas de *Carcinus maenas* na Estação 1, durante a enchente, em função da componente norte-sul da tensão do vento. A entrada dos megalopas está desfasada 2 d, ocorrendo depois dos forçamentos observados. Valores negativos indicam tensões para sul.

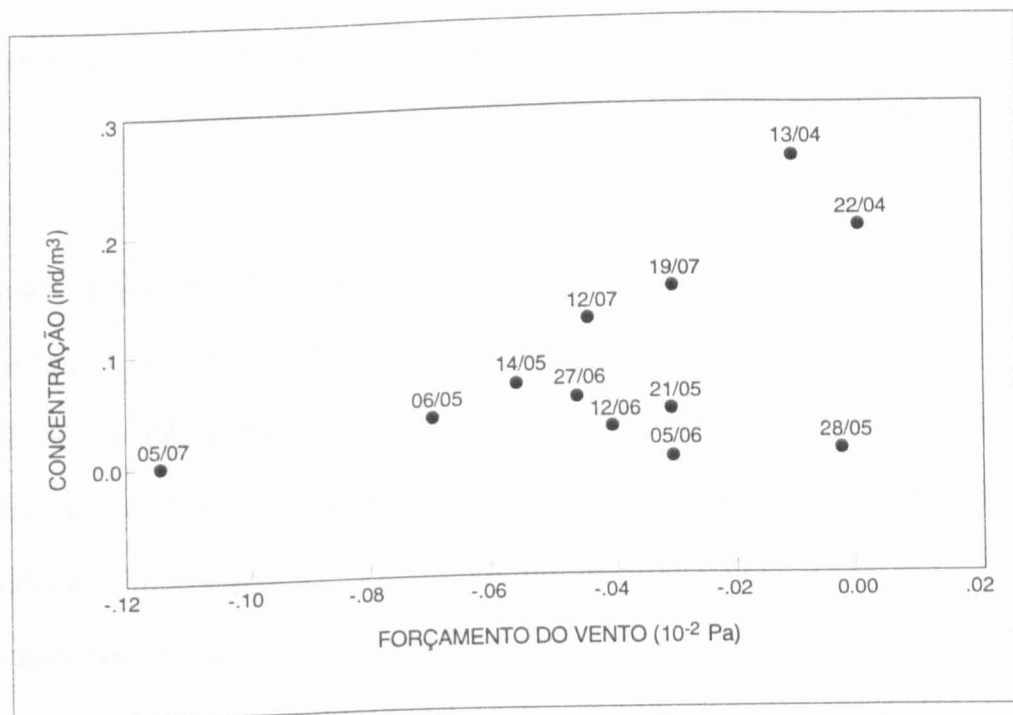


Fig. 10.12. Diagrama de dispersão da concentração média de megalopas de *Carcinus maenas* na Estação 1, durante a enchente, em função da componente norte-sul da tensão do vento. A entrada dos megalopas está desfasada 3 d, ocorrendo depois dos forçamentos observados. Valores negativos indicam tensões para sul.

lopas, à entrada da Ria de Aveiro, é baixa e relativamente constante. Registe-se, ainda, que estes desfasamentos temporais, correspondentes aos valores máximos da correlação, estão de acordo com a hipótese de que o transporte é induzido pelo vento.

10.3.4. Discussão

A costa noroeste de Portugal está sujeita a um regime de afloramento costeiro intermitente, durante a primavera e o verão, regulado pela frequência e intensidade dos ventos de norte paralelos à costa (Wooster *et al.* 1976, Fiúza 1984, Fiúza *et al.* 1982). O afloramento costeiro tem consequências sobre a produtividade das águas costeiras, na medida em que faz chegar à superfície águas ricas em nutrientes. Fiúza *et al.* (1982) encontraram uma forte correlação entre as médias climatológicas mensais da tensão norte-sul do vento e as capturas mensais de sardinha na costa portuguesa. O afloramento tem também consequências directas sobre a distribuição dos organismos planctónicos, através do transporte induzido pela circulação que lhe está associada.

Como se viu anteriormente (capítulo 4), a dinâmica tridimensional da coluna de água na plataforma da costa noroeste de Portugal pode ser bastante complexa. Dependendo da intensidade e duração dos episódios de vento, o jacto costeiro pode deslocar-se para o largo e os fluxos paralelos e transversais à costa podem inverter-se com a profundidade, sendo os tempos de inércia muito curtos, inferiores a um dia. A complexidade da circulação costeira e a inexistência de observações sistemáticas impedem-nos, pois, de analisar mais do que simples relações entre a direcção e a intensidade do forçamento do vento e a abundância de megalopas junto à costa.

Os dados mostram uma tendência, no limiar da significância estatística, para um aumento da concentração dos megalopas de *Carcinus maenas* que entram na Ria de Aveiro e, segundo o pressuposto enunciado, na plataforma costeira adjacente à embocadura, à medida que diminui o forçamento para sul. Este aumento da concentração do estágio larvar competente ocorre dois a três dias depois da diminuição da intensidade do vento. Transportes de organismos planctónicos na direcção da costa, associados ao relaxamento dos ventos paralelos à costa e favoráveis ao afloramento, têm sido descritos para a costa da Califórnia e para a costa noroeste da Península Ibérica. No primeiro caso (Farrel *et al.* 1991), os máximos de recrutamento de larvas de cirrípedes ocorriam 2 d depois da cessação dos ventos para sul, e eram acompanhados de advecção da camada superficial para o equador e para a costa. De um modo similar, o relaxamento dos ventos favoráveis ao afloramento provoca a advecção para a costa de dinoflagelados oceânicos e neríticos na costa oeste da Galiza (Fraga *et al.* 1988), que se situa na continuidade geográfica da costa de Aveiro.

De um certo modo, os valores de correlação encontrados neste trabalho, muito próximos da significância estatística, são, por vários motivos, surpreendentes. Em primeiro lugar, a base de dados é constituída por 12 observações apenas. Em segundo lugar, o efeito do vento é provavelmente cumulativo, isto é, o transporte de megalopas para a costa não depende apenas do vento que se fazia sentir dois ou três dias antes, mas também dos episódios de vento que ocorreram antes e depois desse período. Em terceiro lugar, estamos a analisar efeitos a escalas temporais de curta duração, de alguns dias no que respeita ao efeito do vento sobre a concentração de larvas junto à costa, e de alguns meses no que respeita ao período coberto pelas observações, Abril a Julho. O transporte de megalopas para a costa só ocorrerá se houver megalopas para transportar. Se, durante os episódios de convergência costeira, não existirem megalopas a uma distância tal da costa que o seu transporte resulte num aumento

da concentração próximo da Ria, não é possível detectar aumentos de concentração durante as enchentes. A este propósito, é interessante notar que as observações que não se ajustam a uma relação directa entre a diminuição do forçamento para sul e o transporte para a costa caem todas num período contínuo de 5 semanas, entre início de Maio e início de Junho, durante o qual o recrutamento de megalopas se manteve baixo (cf. Figs 10.11 e 10.12). Isto é, uma diminuição da tensão do vento para sul nem sempre provoca um aumento do recrutamento deste estágio dentro da Ria, mas em caso algum se verificou um aumento do número de megalopas a entrar na Ria coincidente com um aumento do forçamento para sul. Um quarto motivo prende-se com a qualidade dos dados do vento. Estes dados foram obtidos na estação do Cabo Carvoeiro e não reflectem totalmente as condições locais. Com efeito, comparando os dados da estação meteorológica com os dados obtidos a bordo do navio, nas estações de amostragem costerias do capítulo 9 (Fig. 4 de Hagen *et al.* 1993), verifica-se que as intensidades medidas na estação costeira são menores, embora as direcções sejam idênticas.

As considerações acima expendidas podem-nos levar a atribuir uma significância ecológica às correlações observadas, ou não, consoante o ponto de vista. Em nossa opinião, o facto de os máximos de recrutamento ocorrerem 2 a 3 d depois dos episódios de relaxamento do vento, a concordância sistemática das direcções de correlação com a direcção norte-sul e a similaridade com situações análogas levam-nos a admitir que o forçamento do vento tem um papel importante no transporte de megalopas de *Carcinus maenas* para a costa. Nomeadamente, a tensão superficial do vento no sentido norte-sul explica cerca de 20% da variabilidade do recrutamento dos megalopas da espécie na Ria de Aveiro, à escala de tempo coberta pelas observações ($r^2 = 0,19$ e $r^2 = 0,23$, para desfasamentos de 2 e 3 d, respectivamente).

A dependência do recrutamento de megalopas de *Carcinus maenas* em relação ao forçamento do vento estaria ainda de acordo com observações feitas em *Callinectes sapidus*, nas baías de Chesapeake e Delaware (Goodrich *et al.* 1989, Little e Epifanio 1991). Nesta espécie foi possível demonstrar relações estatisticamente significativas entre o forçamento do vento e o recrutamento de megalopas nos estuários. No entanto, os mecanismos descritos em cada um dos casos não são provavelmente os mesmos. Nas grandes baías da costa este dos EUA, o mecanismo proposto é um transporte que resulta da acumulação de água junto à costa, promovida pelo fluxo de Ekman associado a determinados episódios de vento. Neste caso o ênfase é colocado no transporte dos megalopas da camada superficial (Goodrich *et al.* 1989). Na costa norte de Portugal o transporte resulta, aparentemente, de um relaxamento dos ventos favoráveis ao afloramento. É tentador relacionar a advecção registada nos megalopas com a maior amplitude da distribuição vertical deste estágio nas águas costeiras, quando comparada com a série dos zoés, os quais não mostram sinais de transporte para a costa. No entanto, dada não só a pouca informação publicada sobre a circulação e a estrutura da plataforma interior da costa portuguesa mas, também, a ausência de observações hidrológicas sinópticas, não é possível analisar esta hipótese.

10.4. Distribuição espaço-temporal do megalopa

10.4.1. Introdução

O programa de amostragem descrito no ponto 8.4, que abordou a distribuição longitudinal do primeiro zoé de *Carcinus maenas* dentro do Canal de Mira, foi realizado em condições de vazante noturna. Teria sido conveniente ter realizado um programa semelhante para os megalopas, mas cujas amostragens tivessem sido feitas durante a enchente. Condicionantes logísticas, contudo, não o permitiram.

A análise da distribuição longitudinal do megalopa feita com base em amostras colhidas na vazante tem, talvez, um interesse limitado, dado que a maior parte dos megalopas que entraram no estuário terão já assentado. A amostragem conduzida durante as vazantes, todavia, apresenta alguns aspectos interessantes que se podem relacionar com os mecanismos de transporte e de assentamento do estágio competente. São esses aspectos que serão abordados neste ponto.

10.4.2. Métodos

A metodologia utilizada neste ponto está integralmente descrita no ponto 8.4. O plano de amostragem consistiu na obtenção de amostras de plâncton a meia água, nas vazantes noturnas de quarto minguante e de lua nova, durante os anos de 1991 e 1992, numa série de 5 estações localizadas ao longo do Canal de Mira (Fig. 5.1). As amostragens de plâncton foram antecedidas da determinação da temperatura e da salinidade, também a meia água.

10.4.3. Resultados

As concentrações de megalopas de *Carcinus maenas* nas Estações 1 a 5, em vazante de maré morta e de maré viva, estão representadas nas Figs. 10.13 a 10.17, juntamente com os valores de temperatura e salinidade observados. Durante o ano de 1991, para o qual existem dados referentes às cinco estações, foram capturados megalopas em todas as estações excepto na Estação 5. Os valores máximos registaram-se na Estação 3, com 2,44 ind m⁻³ (Fig. 10.15) e na Estação 4, com 0,65 ind m⁻³ (Fig. 10.16). Os valores máximos de abundância nas Estações 1 e 2 situaram-se abaixo dos 0,2 ind m⁻³ (Figs. 10.13 e 10.14). Se se considerarem apenas as Estações 1 a 3 (Figs. 10.13 a 10.15) verifica-se que, durante o ano de 1992, não foram colhidos quaisquer megalopas. No que respeita à amplitude da maré, não se pôde demonstrar qualquer diferença significativa entre as marés mortas de quarto minguante e as marés vivas de lua nova ($P > 0,50$, teste de Mann-Whitney, Sokal e Rohlf 1969).

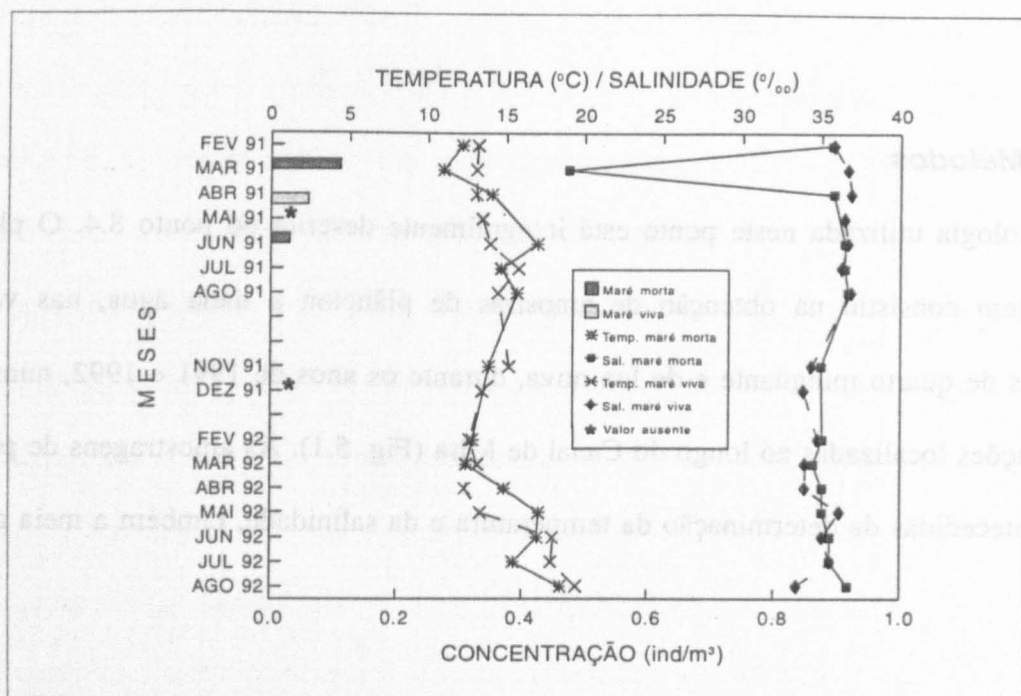


Fig. 10.13. *Carcinus maenas*. Concentração do megalopa, salinidade e temperatura, registadas na Estação 1, 1 a 2 h depois da preia-mar de marés vivas e de marés mortas.

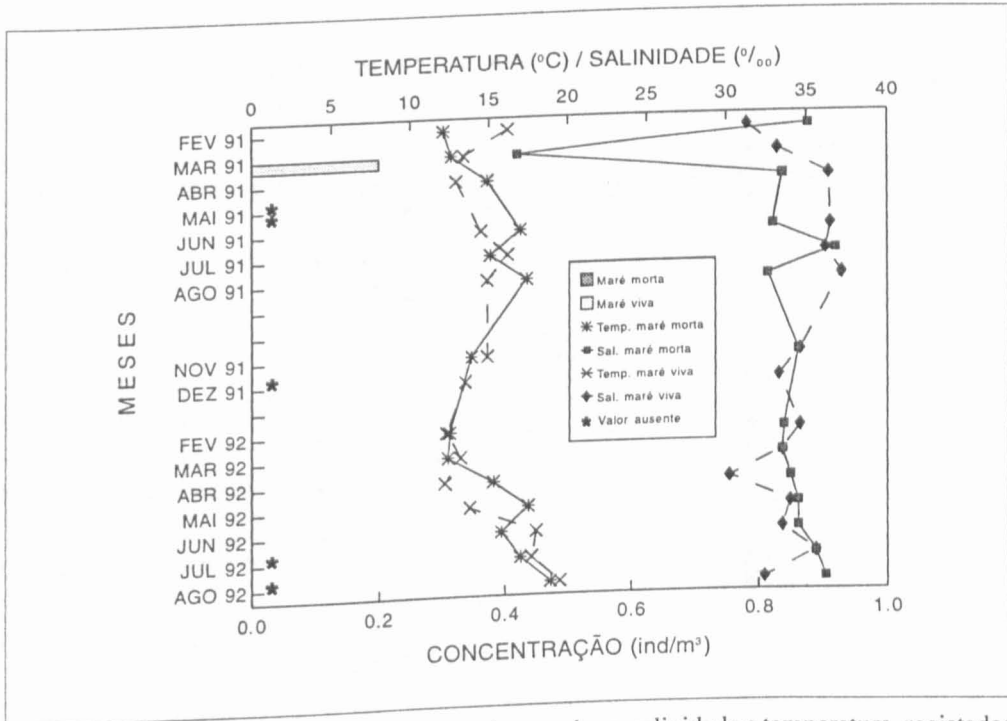


Fig. 10.14. *Carcinus maenas*. Concentração do megalopa, salinidade e temperatura, registadas na Estação 2, 1 a 2 h depois da preia-mar de marés vivas e de marés mortas.

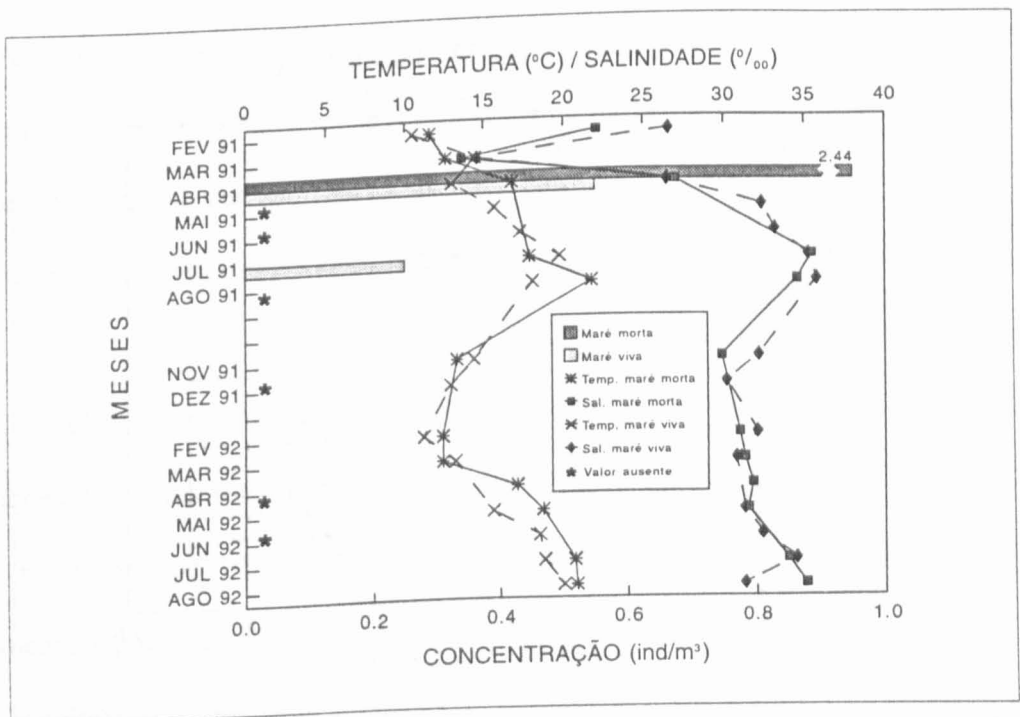


Fig. 10.15. *Carcinus maenas*. Concentração do megalopa, salinidade e temperatura, registadas na Estação 3, 1 a 2 h depois da preia-mar de marés vivas e de marés mortas.

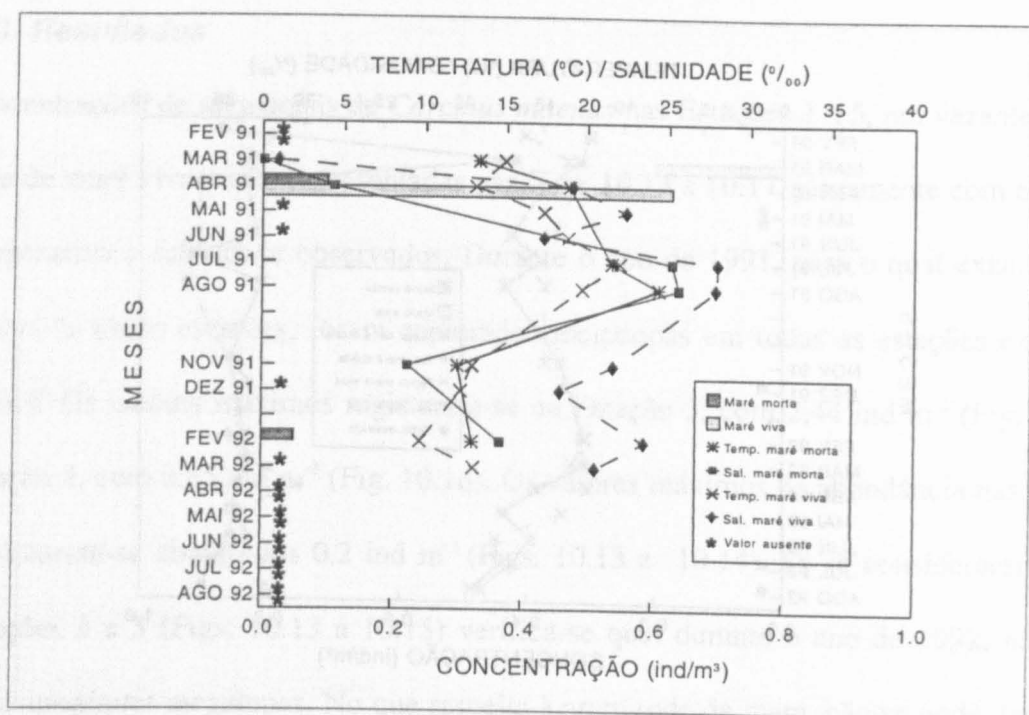


Fig. 10.16. *Carcinus maenas*. Concentração do megalopa, salinidade e temperatura, registadas na Estação 4, 1 a 2 h depois da preia-mar de marés vivas e de marés mortas.

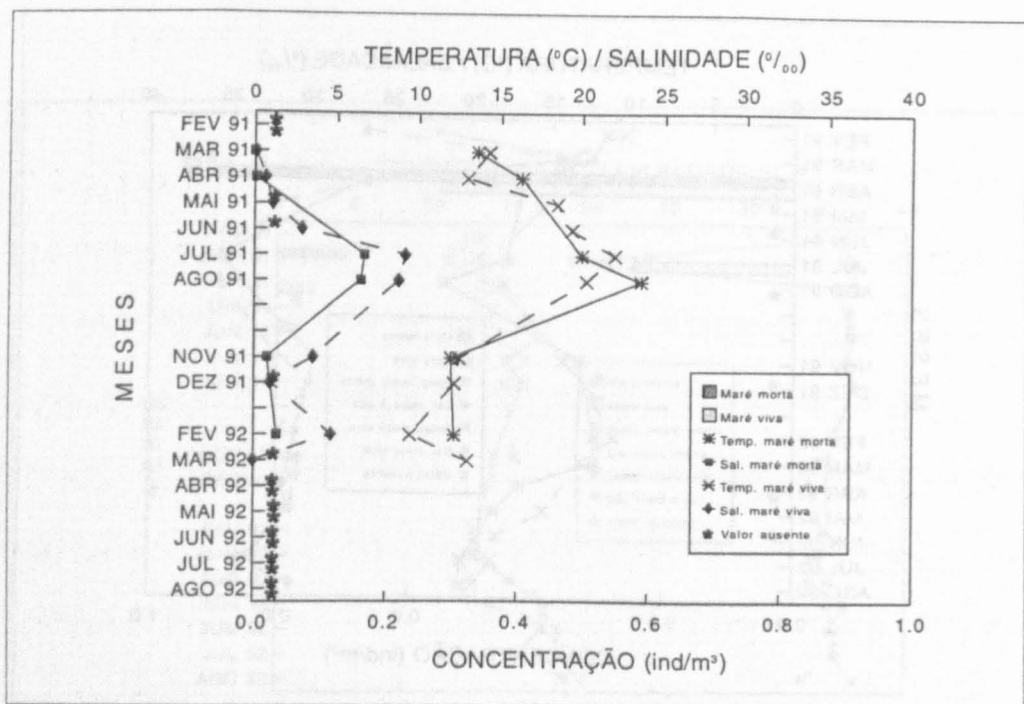


Fig. 10.17. *Carcinus maenas*. Concentração do megalopa, salinidade e temperatura, registadas na Estação 5, 1 a 2 h depois da preia-mar de marés vivas e de marés mortas.

10.4.4. Discussão

Vimos, nos pontos 10.1 e 10.2, que os megalopas desta espécie utilizam as enchentes para progredir dentro do estuário em busca de boas condições de assentamento. Tendo em atenção que estas amostras foram colhidas durante a vazante, a presença de megalopas na coluna de água, numa dada estação, parece indicar que este estágio está a descer o Canal de Mira, em busca de zonas ótimas para assentar, a jusante da estação em causa. A completa ausência de megalopas nas amostras colhidas na Estação 5 indica que a área a montante desta estação não apresenta as condições favoráveis ao assentamento e subsequente metamorfose para a forma adulta. Os megalopas nunca lá chegarão, muito provavelmente em consequência das baixas salinidades, inferiores a 10‰ , que aí se fazem sentir durante quase todo o ano.

As abundâncias mais elevadas registadas nas Estações 3 e 4, em relação às verificadas nas Estações 1 e 2, sugerem que as áreas ótimas de assentamento e de recrutamento pós-larvar estão situadas a jusante da Estação 3. Sabendo-se que esta espécie elege, como zonas preferenciais de assentamento, os bancos intertidais (Klein-Breteler 1975, 1976), estes resultados parecem indicar que os bancos situados entre as Estações 1 e 3 (ver Fig. 5.1) são as zonas preferenciais de recrutamento pós-larvar de *Carcinus maenas* no Canal de Mira.

Não é possível atribuir um significado preciso à ausência de megalopas nas amostras colhidas nas Estações 1 a 3, durante o ano de 1992. Com efeito, entrando os megalopas de *Carcinus maenas* no Canal de Mira durante as enchentes, a sua ausência nas vazantes pode simplesmente significar que todos eles assentaram a montante, antes da inversão da maré, e não que resultem de maiores quantidades de megalopas a reinvidir o Canal de Mira durante o ano de 1991.

11. Síntese final: um modelo para a dispersão e o recrutamento das larvas de Carcinus maenas na Ria de Aveiro

No decurso da realização deste trabalho analisaram-se vários aspectos da ecologia das larvas de *Carcinus maenas* na Ria de Aveiro e em águas costeiras, tendo como objectivo a descrição dos mecanismos que regulam a emissão larvar, o transporte do primeiro estágio de zoé para fora do estuário, a distribuição costeira e, finalmente, a reinvasão do estuário.

Estes objectivos foram atingidos em grau variável. Enquanto que alguns aspectos dos temas estudados são bastante conclusivos, outros há em que não foi possível obter respostas claras para as hipóteses em análise. Nos primeiros incluem-se a ritmicidade da emissão larvar e a migração vertical do primeiro zoé dentro do estuário, a utilização das enchentes pelos megalopas como forma de reinvasão do estuário, bem como a distribuição costeira dos estágios larvares da espécie, nunca antes descrita. Exemplo dos segundos são as discrepâncias evidenciadas pela amostragem com redes de plâncton na Estação 1, em relação às amostragens com a bomba, provavelmente em consequência da estratégia de amostragem utilizada. Esta estratégia, tal como se viu no capítulo 1, privilegiou uma amostragem intensiva no tempo, em desfavor da resolução espacial no plano horizontal. É de admitir que, se os detalhes da distribuição espacial pudessem ser resolvidos, as diferenças observadas não tivessem ocorrido. A dependência do recrutamento dos megalopas relativamente ao forçamento do vento também não pôde ser convenientemente analisada, estando os resultados obtidos no limiar da significância estatística. Neste caso, por um lado, a base de dados que foi possível analisar era reduzida e, por outro, não existe informação suficientemente

detalhada sobre a hidrologia das águas costeiras que possa ser incorporada num modelo susceptível de ser submetido a teste.

Como é óbvio, os aspectos estudados e os resultados obtidos estão longe de esgotar o tema. Por exemplo, só a análise laboratorial das respostas comportamentais das fêmeas ovígeras e das larvas pode, por um lado, validar os resultados obtidos e, por outro, demonstrar quais os factores controladores da ritmicidade da emissão e das migrações verticais. No que respeita à dependência do transporte dos megalopas em relação aos agentes forçadores costeiros, dos quais o único analisado foi o vento, há a clara necessidade de se trabalhar com bases de dados de maior dimensão, cuja obtenção apresenta um custo elevado. Outro tipo de informação, essencial para se progredir no conhecimento da biologia de *C. maenas* na Ria de Aveiro, seria a existência de estatísticas de pesca. Os únicos dados existentes reportam-se ao período de 1980 a 1988 (Sobral 1985, Gomes 1991) e foram obtidos por iniciativa pessoal dos autores. Estas estatísticas poderiam constituir séries temporais de elevado interesse, ferramentas absolutamente essenciais para se compreenderem os fenómenos que actuam sobre a população à escala supra-anual.

Apesar destas limitações, é possível elaborar um modelo conceptual para a dispersão e o recrutamento de larvas do caranguejo *Carcinus maenas* na Ria de Aveiro (Fig. 11.1). As fêmeas ovadas deslocam-se durante o inverno para a parte baixa do estuário, onde as larvas eclodem sob a forma de zoé I, durante as vazantes nocturnas, com maior incidência entre os meses de Fevereiro e Julho. Este padrão de emissão apresenta uma componente semilunar, ocorrendo os períodos de maior intensidade da emissão durante os quartos de lua. Os zoés

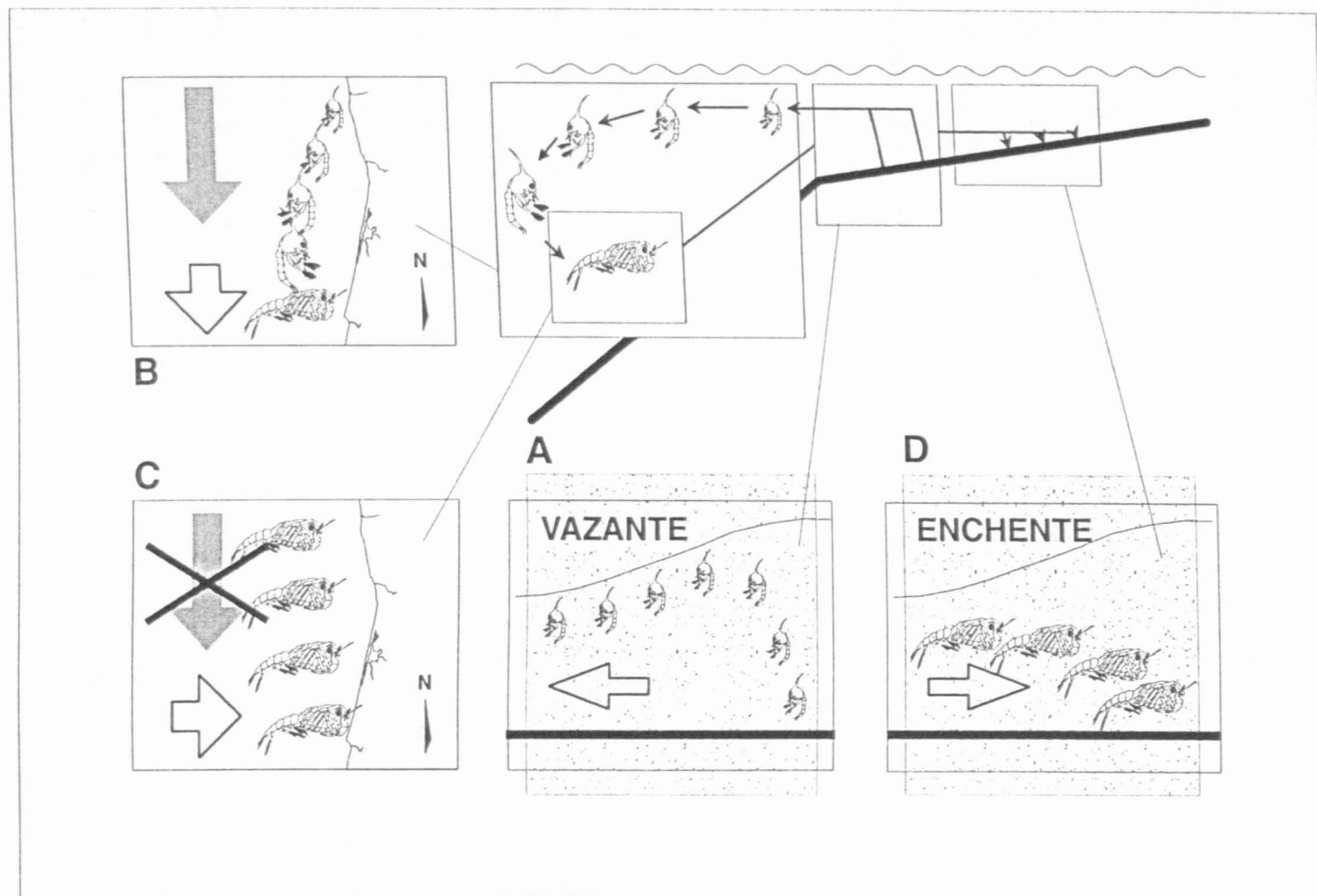


Fig. 11.1. Modelo conceptual para a dispersão e o recrutamento de larvas de *Carcinus maenas* na Ria de Aveiro. Setas cheias: vento; setas vazias: corrente; linhas grossas: fundo; sombreado: noite.

recém-eclodidos deslocam-se para a superfície, aproveitando as elevadas velocidades de corrente que aqui se verificam para maximizar o seu transporte para jusante (Fig. 11.1, A). O transporte para montante das larvas eventualmente não exportadas para fora do estuário, antes da inversão da corrente de maré, é minimizado pela adopção de uma posição mais funda durante a enchente. A variação rítmica da posição vertical do primeiro zoé, que aparentemente envolve uma componente comportamental activa, assegura que todas estas larvas são exportadas para o mar. O desenvolvimento larvar, até ao estágio de megalopa, processa-se pois em águas costeiras (Fig. 11.1, B) e pode durar entre 30 e 40 dias à temperatura de 13,5° C. Este período de desenvolvimento pode variar de acordo com a temperatura da água. Durante este tempo assiste-se a um afundamento progressivo da série larvar, cujas consequências em termos de transporte longitudinal e transversal não se puderam analisar detalhadamente. No entanto, os dados oceanográficos sugerem que as larvas estão provavelmente sujeitas a um transporte líquido para sul, em consequência de episódios de vento nesta direcção que se acentuam durante a primavera e o verão. A probabilidade de um transporte para sul aumenta à medida que se progride na estação de recrutamento, a qual se estende, pelo menos, de Abril a Julho. A Ria de Aveiro seria assim repovoada, pelo menos em parte, por larvas originárias de populações situadas mais a norte. Durante a estação de recrutamento, o relaxamento dos ventos de norte, favoráveis ao afloramento costeiro, induz um transporte dos megalopas para a costa (Fig. 11.1, C). A reinvasão da Ria, por parte destas larvas, faz-se durante as enchentes nocturnas (Fig. 11.1, D), provavelmente segundo o modelo de "ping-pong". Este modelo envolve uma actividade comportamental rítmica, com migrações verticais do substrato para a coluna de água durante a enchente. A maior parte dos megalopas assenta dentro do Canal de Mira antes (ou imediatamente após?) da inversão da corrente de enchente, provavelmente nos bancos da zona entre marés situados na parte baixa do canal. Os megalopae que são transportados durante as vazantes estão mais abaixo, na coluna de

água, do que os transportados durante a enchente, o que otimiza o seu transporte para montante.

Os crustáceos decápodes, quer na sua fase adulta, quer durante a vida larvar pelágica, são componentes típicos dos estuários e das zonas costeiras. A elevada biomassa que as suas populações podem apresentar atribui-lhes um papel de relevo no balanço energético destes ecossistemas, ao mesmo tempo que sustenta, frequentemente, actividades de pesca. A sua importância é, portanto, não só ecológica, mas também económica. Os resultados obtidos ao longo deste trabalho contribuem para o conhecimento da biologia deste importante elemento faunístico e, através dele, para a compreensão da ecologia dos ecossistemas estuarinos e costeiros. Espera-se que, no caso específico da população de *Carcinus maenas* da Ria de Aveiro, o modelo conceptual proposto venha também a ser de utilidade para a sua gestão.

12. Bibliografia

- ABECASIS, C. K., 1961. *As formações lagunares e seus problemas de engenharia litoral*. Dissertação apresentada ao concurso para provimento do lugar de professor catedrático da cadeira de Trabalhos Fluviais e Marítimos do Instituto Superior Técnico, Lisboa, 174 pp.
- ALMAÇA, C., 1982. Notes on the biology of *Carcinus maenas* (L.) from intertidal beaches of western Portugal. *Quad. Lab. Tecnol. Pesca, Ancona*, 3(2-5): 179-185
- ANDRES, H. G., JOHN, H.-Ch., RÉ, P., 1992. Fish larvae and gammaridea plankton off Northern Portugal during Autumn 1987. *Senckenberg. Marit.*, 22(3/6): 179-201.
- ANÓNIMO, 1989. Tides and surges. In: Alastair Couper (ed.), *The Times atlas and encyclopedia of the sea*, Times Books: 60-61
- ANGER, K., 1991. Effects of temperature and salinity on the larval development of the Chinese mitten crab *Eriocheir sinensis* (Decapoda, Grapsidae). *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 72: 103-110
- ANGER, K., SPIVAK, E., BAS, C., ISMAEL, D., LUPPI, T., 1994. Hatching rhythms and dispersion of decapod crustacean larvae in a brackish coastal lagoon in Argentina. *Helgoländer Meeresunters.*, 48: 445-466
- ARON, W., 1958. The use of a large capacity portable pump for plankton sampling with notes on plankton patchiness. *J. Mar. Res.*, 16(2): 158-173

- ARON, W., 1962. Some aspects of sampling the macroplankton. In: J. R. Fraser e J. Corbett (eds.), *Contributions to symposium on zooplankton production. Rapp. P.-v. Réun. CIEM*, 153: 29-38
- BARROSA, J. O., 1985. Breve caracterização da Ria de Aveiro. In: *Jornadas da Ria de Aveiro. Vol. II. Recursos da Ria de Aveiro*, Câmara Municipal de Aveiro: 9-14
- BERGIN, M. E., 1981. Hatching rhythms in *Uca pugilator* (Decapoda: Brachyura). *Mar. Biol.*, 63: 151-158
- BERRIL, M., 1982. The life cycle of the green crab *Carcinus maenas* at the northern end of its range. *J. Crust. Biol.*, 2(1): 31-39
- BIGFORD, T. E., 1979. Ontogeny of light and gravity responses in rock crab larvae (*Cancer irroratus*). *Mar. Biol.*, 52: 69-76
- BOICOURT, W. C., 1982. Estuarine larval retention mechanisms on two scales. In: V. S. Kennedy (ed.), *Estuarine comparisons*, Academic Press: 445-457
- BOOTH, J., PHILLIPS, A., JAMIESON, G. S., 1985. Fine scale distribution of *Cancer magister* megalopae and its relevance to sampling methodology. In: *Proceedings of the Symposium on Dungeness Crab Biology and Management*, Alaska Sea Grant Rep. 85-3: 273-286
- BOSCH, H. F., TAYLOR, W. R., 1973. Diurnal vertical migration of an estuarine cladoceran, *Podon polyphemoides*, in Chesapeake Bay. *Mar. Biol.*, 19:172-181
- BOUSFIELD, E. L., 1955. Ecological control of the occurrence of barnacles in the Miramichi estuary. *Bull. Natu. Mus. Can. Biol. Ser.*, 46(137): 1-65
- BOWDEN, K. F., 1967. Circulation and diffusion. In: G. H. Lauff (ed.), *Estuaries*. American Association for the Advancement of Science, Publication No. 83, Washington, D. C.: 15-36

- BRANDER, K., THOMPSON, A. B., 1989. Diel differences in avoidance of three vertical profile sampling gears by herring larvae. *J. Plank. Res.*, 11(4): 775-784
- BRANFORD, J. R., 1978. The influence of day length, temperature and season on the hatching rhythm of *Homarus gammarus*. *J. Mar. Biol. Assoc. (UK)*, 58: 639-658
- BROEKHUYSEN Jr, G. J., 1936. On development, growth and distribution of *Carcinides maenas*. *Arch. Neerl. Zool.*, 2: 255-399
- BROOKINS, K. G., EPIFANIO, C. E., 1985. Abundance of brachyuran larvae in a small coastal inlet over six consecutive tidal cycles. *Estuaries*, 8(1): 60-67
- BUTMAN, C. A., 1987. Larval settlement of soft-sediment invertebrates: the spacial scales of pattern explained by active habitat selection and the emerging role of hydrodynamical processes. *Oceanogr. Mar. Biol. Annu. Rev.*, 25: 113-165
- CHIA, F.-S., BUCKLAND-NICKS, J., YOUNG, C. M., 1984. Locomotion of marine invertebrate larvae: a review. *Can. J. Zool.*, 62: 1205-1222
- CHRISTY, J. H., 1978. Adaptive significance of reproductive cycles in the fiddler crab *Uca pugilator*: a hypothesis. *Sci.*, 199: 453-455
- CHRISTY, J. H., 1982. Adaptive significance of semilunar cycles of larval release in fiddler crabs (Genus *Uca*): test of an hypothesis. *Biol. Bull. Mar. Biol. Lab. (Woods Hole)*, 163: 251-263
- CHRISTY, J. H., 1986. Timing of larval release by intertidal crabs on an exposed shore. *Bull. Mar. Sci.*, 39(2): 176-191
- CHRISTY, J. H., 1989. Rapid development of megalopae of the fiddler crab *Uca pugilator* reared over sediment: implications for models of larvae recruitment. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 57: 259-265

- CHRISTY, J. H., STANCYK, S. E., 1982. Timing of larval production and flux of invertebrate larvae in a well-mixed estuary. In: V. Kennedy (ed.), *Estuarine comparisons*, Academic Press: 489-503
- CHURCHILL, Jr., E. P., 1919. Life history of the blue crab. *Bull. Bur. Fish., Washington*, 36: 96-123
- CLANCY, M., EPIFANIO, C. E., 1989. Distribution of crab larvae in relation to tidal fronts in Delaware Bay, USA. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 57: 77-82
- COBB, S., WANG, D., 1985. Fisheries biology of lobsters and crayfishes. In: D. Bliss (ed.), *The Biology of Crustacea. Vol 10. Economic aspects: fisheries and culture*, Academic Press: 167-247
- COSTLOW Jr, J. D., BOOKHOUT, C. G., MONROE, R., 1960. The effect of salinity and temperature on larval development of *Sesarma cinereum* (Bosc) reared in the laboratory. *Biol. Bull.*, 118(2): 183-202
- COSTLOW Jr, J. D., BOOKHOUT, C. G., MONROE, R., 1962. Salinity-temperature effects on the larval development of the crab, *Panopeus herbstii* Milne-Edwards, reared in the laboratory. *Physiol. Zool.*, 35: 79-93
- COSTLOW Jr, J. D., BOOKHOUT, C. G., MONROE, R., 1966. Studies on the larval development of the crab, *Rhithropanopeus harrisi* (Gould). I. The effect of salinity and temperature on larval development. *Physiol. Zool.*, 39(2): 81-100
- CREUTZBERG, F., 1975. Orientation in space: animals. Invertebrates. In: O. Kinne (ed.), *Marine Ecology. Vol II. Physiological mechanisms. Part 2*, John Wiley & Sons: 555-656
- CRIALES, M. M., ANGER, K., 1986. Experimental studies on the larval development of the shrimps *Crangon crangon* and *C. allmanni*. *Helgoländer Meeresunters.*, 40: 241-265

- CRISP, D. J., 1974. Factors influencing the settlement of marine invertebrate larvae. In: P. T. Grant e A. M. Mackie (eds.), *Chemoreception in marine organisms*, Academic Press: 177-265
- CRONIN, T. W., 1979. Factors contributing to the retention of larvae of the crab *Rhithropanopeus harrisi* in the Newport River estuary, North Carolina. PhD. dissertation thesis, Duke University, 205 pp.
- CRONIN, T. W., 1982. Estuarine retention of larvae of the crab *Rhithropanopeus harrisi*. *Estuarine Coastal Shelf Sci.*, 15: 207-220
- CRONIN, T. W., FORWARD Jr, R. B., 1979. Tidal vertical migration: an endogenous rhythm in estuarine crab larvae. *Sci.*, 205: 1020-1022
- CRONIN, T. W., FORWARD Jr, R. B., 1982. Tidally timed behavior: effects on larval distributions in estuaries. In: V. S. Kennedy (ed.), *Estuarine comparisons*, Academic Press: 505-520
- CRONIN, T. W., FORWARD Jr, R. B., 1983. Vertical migration rhythms of newly hatched larvae of the estuarine crab *Rhithropanopeus harrisi*. *Biol. Bull.*, 165: 139-153
- CRONIN, T. W., FORWARD Jr, R. B., 1986. Vertical migration cycles of crab larvae and their role in larval dispersal. *Bull. Mar. Sci.*, 39(2): 192-201
- CROTHERS, J. H., 1968. The biology of the shore crab *Carcinus maenas* L. 1. The background: anatomy, growth and life history. *Fld. Stud.*, 2(4): 407-434
- CUNHA, M. A., 1993. *Estudo da microflora bacteriana das águas do Canal de Mira (Ria de Aveiro)*. Provas de Aptidão Pedagógica e Capacidade Científica, Universidade de Aveiro, 167 pp.

- DAWIRS, R. R., 1985. Temperature and larval development of *Carcinus maenas* (Decapoda) in the laboratory; predictions of larval dynamics in the sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 24: 297-302
- DAWIRS, R. R., DIETRICH, A., 1986. Temperature and laboratory feeding rates in *Carcinus maenas* L. (Decapoda, Portunidae) larvae from hatching through metamorphosis. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 99: 133-147
- DAWIRS, R. R., PUSCHEL, C., SCHORN, F., 1986. Temperature and growth in *Carcinus maenas* L. (Decapoda, Portunidae) larvae reared in the laboratory from hatching through metamorphosis. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 100: 47-74
- DeCOURSEY, P. J., 1976. Vertical migration of larval *Uca* in a shallow estuary. *Am. Zool.*, 16: 244
- DeCOURSEY, P. J., 1979. Egg-hatching rhythms in three species of fiddler crabs. In: E. Naylor e R. G. Hartnoll (eds.), *Cyclic phenomena in marine plants and animals. Proceedings of the 13th European Marine Biological Symposium*, Pergamon Press: 399-406
- DeCOURSEY, P. J., 1983. Biological timing. In: D. E. Bliss (ed.), *The biology of crustacea. Vol. 7. Behavior and ecology*, Academic Press: 107-162
- DEMEUSY, N., 1958. Recherches sur la mue de puberté du Décapode Brachyoure *Carcinus maenas* Linné. *Arch. Zool. Exp. Gén.*, 95(8): 253-491
- De VRIES, M. C., EPIFANIO, C. E., DITTEL, A. I., 1983. Reproductive periodicity of the tropical crab *Callinectes arcuatus* Ordway in Central America. *Estuarine Coastal Shelf. Sci.*, 17: 709-716
- De VRIES, M. C., FORWARD, Jr., R. B., 1989. Rhythms of larval release of the sublittoral crab *Neopanope sayi* and the supralittoral crab *Sesarma cinereum* (Decapoda: Brachyura). *Mar. Biol.*, 100: 241-428

- de WOLF, P., 1973. Ecological observations on the mechanism of dispersal of barnacle larvae during planktonic life and settling. *Neth. J. Sea. Res.*, 6(1-2): 1-129
- de WOLF, P., 1974. On the retention of marine larvae in estuaries. *Thalassia Jugosl.*, 10: 415-424
- de WOLF, P., 1981. Is retention the result of active or passive phenomena? *Estuaries*, 4: 239
- DITTEL, A. I., EPIFANIO, C. E., 1982. Seasonal abundance and vertical distribution of crab larvae in Delaware Bay. *Estuaries*, 5(3): 197-202
- DITTEL, A. I., EPIFANIO, C. E., 1990. Seasonal and tidal abundance of crab larvae in a tropical mangrove system, Gulf of Nicoya, Costa Rica. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 65: 25-34
- DITTEL, A. I., EPIFANIO, C. E., LIZANO, O., 1991. Flux of crab larvae in a mangrove creek in the Gulf of Nicoya, Costa Rica. *Estuarine Coastal Shelf Sci.*, 32: 129-140
- DUDLEY, D. L., JUDY, M. H., 1971. Occurrence of larval, juvenile and mature crabs in the vicinity of Beaufort Inlet, North Carolina. *NOAA Tech. Rept., Natl. Mar. Fish. Serv., Spec. Sci. Rept. Fish.*, 637: 1-10
- EDWARDS, R. L., 1958. Movements of individual members in a population of the shore crab, *Carcinus maenas* L., in the littoral zone. *J. Anim. Ecol.*, 27: 37-45
- EFFORD, I. E., 1970. Recruitment to sedentary marine populations as exemplified by the sand crab *Emerita analoga* (Decapoda, Hippidae). *Crustaceana*, 18: 293-308
- ELLIOT, J. M., 1977. *Some methods for the statistical analysis of samples of benthic invertebrates*. Freshwater Biological Association, Scientific Publication No. 25
- ENNIS, G. P., 1973. Endogenous rhythmicity associated with larval hatching in the lobster *Homarus gammarus*. *J. Mar. Biol. Assoc. (UK)*, 53: 531-538

- ENNIS, G. P., 1975. Observations on hatching and larval release in the lobster *Homarus americanus*. *J. Fish. Res. Board Can.*, 32: 2210-2213
- ENRIGHT, J. T., 1974. Orientation in time: endogenous clocks. In: O. Kinne (ed.), *Marine ecology. Vol. 2. Physiological mechanisms. Part 2.*, John Wiley and Sons: 917-944
- EPIFANIO, C. E., 1988. Transport of crab larvae between estuaries and the coastal shelf. In: B.-O. Jansson (ed.), *Lecture notes on coastal and estuarine studies. Vol 22. Coastal-offshore ecosystems interactions.*, Springer-Verlag: 291-305
- EPIFANIO, C. E., DITTEL, A. I., 1982. Comparison of dispersal of crab larvae in Delaware Bay, USA, and the Gulf of Nicoya, Central America. In: V. S. Kennedy (ed.), *Estuarine comparisons*, Academic Press: 459-475
- EPIFANIO, C. E., MASSE, A. K., GARVINE, R. W., 1989. Transport of blue crab larvae by surface currents off Delaware Bay, USA. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 54: 35-41
- EPIFANIO, C. E., VALENTI, C. C., PEMBROKE, A. E., 1984. Dispersal and recruitment of blue crab larvae in Delaware Bay, USA. *Estuarine Coastal Shelf Sci.*, 18: 1-12
- FARREL, T. M., BRACHER, D., ROUGHGARDEN, J., 1991. Cross-shelf transport causes recruitment to intertidal populations in Central California. *Limnol. Oceanogr.*, 36(2): 279-288
- FIÚZA, A. F. G., 1982. The Portuguese coastal upwelling system. In: *Actual problems of oceanography in Portugal*, JNICT/NATO Marine Sciences Panel: 45-71
- FIÚZA, A. F. G., 1984. *Hidrologia e dinâmica das águas costeiras de Portugal*. Tese de doutoramento, Universidade de Lisboa, 294 pp.
- FIÚZA, A. F. G., MACEDO, M. E., GUERREIRO, M. R., 1982. Climatological space and time variation of the Portuguese coastal upwelling. *Oceanol. Acta*, 5(1): 31-40

- FOGARTY, M. J., IDOINE, J. S., 1986. Recruitment dynamics in an american lobster (*Homarus americanus*) population. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 43: 2368-2376
- FORWARD, Jr., R. B., 1977. Occurrence of a shadow response among brachyuran larvae. *Mar. Biol.*, 39: 331-347
- FORWARD, Jr., R. B., 1985. Behavioral responses of larvae of the crab *Rhithropanopeus harrisi* (Brachyura: Xanthidae) during diel vertical migration. *Mar. Biol.*, 90: 9-18
- FORWARD, Jr., R. B., 1987. Larval release rhythms of decapod crustaceans: an overview. *Bull. Mar. Sci.*, 41(2): 165-176
- FORWARD, Jr., R. B., 1989a. Behavioral responses of crustacean larvae to rates of salinity change. *Biol. Bull.*, 176(3): 229-238
- FORWARD, Jr., R. B., 1989b. Depth regulation of larval marine decapod crustaceans: test of an hypothesis. *Mar. Biol.*, 102(2): 195-201
- FORWARD, Jr., R. B., COSTLOW, Jr., J. D., 1974. The ontogeny of phototaxis by larvae of the crab *Rhithropanopeus harrisi*. *Mar. Biol.*, 26: 27-33
- FORWARD, Jr., R. B., CRONIN, T. W., 1980. Tidal rhythms of activity and phototaxis of an estuarine crab larvae. *Biol. Bull.*, 158: 295-303
- FORWARD, Jr., R. B., DOUGLASS, J. K., KENNEY, B. E., 1986. Entrainment of the larval release rhythm of the crab *Rhithropanopeus harrisi* (Brachyura, Xanthidae) by cycles in salinity change. *Mar. Biol.*, 90: 537-544
- FORWARD, Jr., R. B., LOHMANN, K., CRONIN, T. W., 1982. Rhythms in larval release by an estuarine crab (*Rhithropanopeus harrisi*). *Biol. Bull. Mar. Biol. Lab. (Woods Hole)*, 163: 287-300

- FORWARD, Jr, R. B., WELLINS, C. A., BUSWELL, C. U., 1989. Behavioral responses of larvae of the crab *Neopanope sayi* to hydrostatic pressure. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 57: 267-277
- FRAGA, S., ANDERSON, D. M., BRAVO, I., REGUERA, B., STEIDINGER, K. A., YENTSCH, C. M., 1988. Influence of upwelling relaxation on dinoflagellates and shellfish toxicity in Ria de Vigo, Spain. *Estuarine Coastal Shelf Sci.*, 27: 349-361
- FRONTIER, S. 1973. Étude statistique de la dispersion du zooplankton. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 12: 229-262
- FROUIN, R., FIÚZA, A. F. G., AMBAR, I., BOYD, T. J., 1990. Observations of a poleward surface current off the coast of Portugal and Spain during winter. *J. Geoph. Res.*, 95(1): 679-691
- GIFFORD, S. A., 1962. Some observations on the general biology of the land crab *Cardisoma guanhumi* (Latreille) in South Florida. *Biol. Bull. Mar. Biol. Lab. (Woods Hole)*, 123: 207-223
- GOODRICH, D. M., van MONTFRANS, J., ORTH, R. J., 1989. Blue crab megalopal influx to Chesapeake Bay: evidence for a wind-driven mechanism. *Estuarine Coastal Shelf Sci.*, 29: 247-260
- GOMES, V. 1991. O caranguejo *Carcinus maenas* (L.) da Ria de Aveiro: dados sobre o valor económico, avaliação do stock e esforço de pesca. In: *Actas do seminário Eurocoast sobre "A zona costeira e os Problemas Ambientais"*, Universidade de Aveiro: 159-166
- GONÇALVES, F., 1991. *Zooplâncton e ecologia larvar de crustáceos decápodes no estuário do Rio Mondego*. Tese de doutoramento, Faculdade de Ciências e Tecnologia da Universidade de Coimbra, 292 pp. + anexos.
- GRANT, G. 1972. *Oceanography: a view of the earth*. Prentice-Hall, Englewood Cliffs, N. J., 581 pp.

- HAGEN, E., FEISTEL, R., MITTELSTAEDT, E., 1993. A case study of meso-scale motion patterns off the Portuguese west coast. *ICES C.M.* 1993/C: 30, 18 pp. mais figuras.
- HAGEN, E., MITTELSTAEDT, E., FEISTEL, R., KLEIN, H., 1994. *Hydrographische Untersuchungen im Ostrandstromsystem vor Portugal und Marokko 1991-1992*. Berichte des Bundesamtes für Seeschifffahrt und Hydrographie N° 2, 49 pp. mais figuras.
- HALL, A. 1982. Water quality problems in Ria de Aveiro. A preliminary assessment. In: *Actual problems of oceanography in Portugal*, JNICT/NATO Marine Sciences Panel: 159-169
- HARMS, J., SEEGER, B., 1989. Larval development and survival in seven decapod species (Crustacea) in relation to laboratory diet. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 133: 129-139
- HAWKINS, S. J., HARTNOLL, R. G., 1982. Settlement patterns of *Semibalanus balanoides* (L.) in the Isle of Man (1977-1981). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 62: 271-283
- HAYNES, R., BARTON, E. D., 1990. A poleward flow along the Atlantic coast of the Iberian Peninsula. *J. Geoph. Res.*, 95(C7): 11425-11441.
- HERRNKIND, W. F., 1968. The breeding of *Uca pugilator* (Bosc) and mass rearing of the larvae with comments on the behavior of the larval and early crab stages (Brachyura, Ocypodidae). *Crustaceana*, Sup. II: 214-224
- HILL, A. E., 1991a. Advection-diffusion-mortality solutions for investigating pelagic larval dispersal. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 70: 117-128
- HILL, A. E., 1991b. A mechanism for horizontal zooplanktonic transport by vertical migration in tidal currents. *Mar. Biol.*, 111: 485-492
- HILL, A. E., 1991c. Vertical migration in tidal currents. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 75: 39-54

- HOBBS, R. C., BOSTFORD, L. W., THOMAS, A., 1992. Influence of hydrographic conditions and wind forcing on the distribution and abundance of Dungeness crab, *Cancer magister*, larvae. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 49: 1379-1388
- JERLING, H. L., WOOLDRIDGE, T. H., 1992. Lunar influence on distribution of a calanoid copepod in the water column of a shallow, temperate estuary. *Mar. Biol.*, 112: 309-312
- JOHN, H.-Ch., RÉ, P., 1993. Cross-shelf zonation, vertical distribution and drift of fish larvae off Northern Portugal during weak upwelling. *ICES C.M.* 1993/L: 33, 18 pp.
- JOHNSON, D. F., 1982. *A comparison of recruitment strategies among brachyuran crustacean megalopa of the York River, lower Chesapeake Bay and adjacent shelf waters.* PhD dissertation thesis, Old Dominion University, 96 pp.
- JOHNSON, D. F., BOSTFORD, L. W., METHOT, Jr., R. D., WAINWRIGHT, T. C., 1986. Wind stress and cycles in Dungeness crab (*Cancer magister*) catch off California, Oregon and Washington. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 43: 838-845
- JOHNSON, D. F., HESS, K. W., 1990. Numerical simulations of blue crab larval dispersal and recruitment. *Bull. Mar. Sci.*, 46(1): 195-213
- JOHNSON, D. R., 1985. Wind forced dispersion of blue crab larvae in the Middle Atlantic Bight. *Cont. Shelf. Res.*, 4: 733-745
- JOHNSON, D. R., HESTER, B. S., 1989. Larval transport and its association with recruitment of blue crabs to Chesapeake Bay. *Estuarine Coastal Shelf. Sci.*, 28(5): 459-472
- JOHNSON, D. R., HESTER, B. S., McCONAUGHA, J. R., 1984. Studies of a wind mechanism influencing the recruitment of blue crabs in the Middle Atlantic Bight. *Cont. Shelf Res.*, 3: 425-437

- JONSSON, P. R., ANDRÉ, C., LINDEGARTH, M., 1991. Swimming behaviour of marine bivalve larvae in a flume boundary-layer flow: evidence for a near bottom confinement. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 79: 67-76
- JORGE DA SILVA, 1992. Dependence of upwelling related circulation on wind forcing and stratification over the Portuguese northern shelf. *ICES C. M.*, 1992/C:17, 12 pp.
- KELLY, P. S., SULKIN, S. D., van HEUKELEM, W., 1982. A dispersal model for larvae of the deep sea red crab, *Geryon quinquedens* Smith, based upon behavioral regulation of vertical migrations in the hatching stage. *Mar. Biol.*, 72: 35-43
- KEOUGH, M. J., DOWNES, B. J., 1982. Recruitment of marine invertebrates: the role of active larval choices and early mortality. *Oecologia (Berl.)*, 54: 348-352
- KLAASEN, F. 1975. Okologische und ethologische Untersuchungen zur Fortpflanzungsbiologie von *Gecarcinus lateralis* (Decapoda Brachyura). *Forma Functio*, 8: 101-174
- KLEIN-BRETELER, W. C. M., 1975. Growth and moulting of juvenile shore crabs, *Carcinus maenas*, in a natural population. *Neth. J. Sea. Res.*, 9(1): 86-99
- KLEIN-BRETELER, W. C. M., 1976. Settlement, growth and production of the shore crab, *Carcinus maenas*, on tidal flats in the Dutch Wadden Sea. *Neth. J. Sea. Res.*, 10(3): 354-376
- KNIGHT-JONES, E. W., MORGAN, B., 1966. Response of marine animals to changes in hydrostatic pressure. *Oceanogr. Mar. Biol. Annu. Rev.*, 4: 267-299
- KUNDU, P. K., 1976. Ekman veering observed near the ocean bottom. *J. Phys. Oceanogr.*, 6: 238-242
- LAMBERT, R., EPIFANIO, C. E., 1982. A comparison of dispersal strategies in two genera of brachyuran crab in a secondary estuary. *Estuaries*, 5: 182-188

- LAPRISE, R., DODSON, J. J., 1989. Ontogeny and importance of tidal vertical migrations in the retention of larval smelt *Osmerus mordax* in a well-mixed estuary. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 55: 101-111
- LATZ, M. I., FORWARD, Jr., R. B., 1977. The effect of salinity upon phototaxis and geotaxis in a larval crustacean. *Biol. Bull.*, 153: 163-179
- LEBOUR, M.-V., 1928. The larval stages of Plymouth Brachyura. *Proc. Zool. Soc. London*, 34: 473-560
- LEE, C. L., FIELDER, D. R., 1981/1982. The effect of salinity and temperature on the larval development of the freshwater prawn, *Macrobrachium australiense* Holthuis, 1950 from southeastern Queensland, Australia. *Aquaculture*, 26: 167-172
- LIPCIUS, R. N., OLMÍ, E. J., III, van MONTFRANS, J., 1990. Planktonic availability, molt stage and settlement of blue crab post-larvae. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 58: 235-242
- LITTLE, K. T., EPIFANIO, C. E., 1991. Mechanism for the reinvasion of an estuary by two species of brachyuran megalopae. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 68: 235-242
- LUCAS, J. S., 1975. The larval stages of some Australian species of *Halicarcinus* (Crustacea, Hymenosomatidae). III. Dispersal. *Bull. Mar. Sci.*, 25: 94-100
- MacDIARMID, A. B., 1985. Sunrise release of larvae from the palinurid rock lobster *Jasus edwardsii*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 21: 313-315
- MAKAROV, R. R., 1969. Transport and distribution of decapod larvae in the plankton of the western Kamchatka shelf. *Oceanology*, 9(2): 251-261
- MARQUES, J. C., COSTA, I., 1983. Crustáceos decápodes do estuário do Tejo: distribuição das espécies e estudo da biologia das populações de *Carcinus maenas* (Decapoda, Brachyura), *Crangon crangon*, *Palaemon longirostris*, e *Palaemon serratus* (Decapoda,

- Caridae). *Estudo ambiental do estuário do Tejo, CNA/TEJO*, nº 26, Rel. 23, Ministério da Qualidade de Vida, Gabinete de Estudos e Planeamento, 23 pp.
- McCONAUGHA, J. R., PROVENZANO, A. J., JOHSON, D. F., CLARK, J., SADLER, P., 1981. Offshore displacement and reinvasion of *Callinectes sapidus* larvae in Chesapeake Bay. *Estuaries*, 4: 277
- McCONNAUGHEY, R. A., ARMSTRONG, D. A., HICKEY, B. M., GUNDERSON, D. R., 1992. Juvenile Dungeness crab (*Cancer magister*) recruitment variability and oceanic transport during the pelagic larval phase. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 49: 2028-2044
- McCONNAUGHEY, R. A., SULKIN, S. D., 1984. Measuring the effects of thermoclines on the vertical migration of larvae of *Callinectes sapidus* (Brachyura, Portunidae) in the laboratory. *Mar. Biol.*, 81: 139-145
- McKELVEY, R., HANKIN, D., YANOSKO, K., SNYGG, C., 1980. Stable cycles in multistage recruitment models: an application to the northern California Dungeness crab (*Cancer magister*) fishery. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 37: 2323-2345
- MILEIKOVSKY, S. A., 1968. Some common features in the drift of pelagic larvae and juvenile stages of bottom invertebrates with marine currents in temperate regions. *Sarsia*, 34: 209-216
- MILEIKOVSKY, S. A., 1973. Speed of active movement of pelagic larvae of marine bottom invertebrates and their ability to regulate their vertical position. *Mar. Biol.*, 23: 11-17
- MOHAMEDEEN, H., HARTNOLL, R. G., 1989. Larval and post-larval growth of individually reared specimens of the common shore crab *Carcinus maenas* (L.). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 134: 1-24.
- MOLLER, T. H., BRANFORD, J. R., 1979. A circadian hatching rhythm in *Nephrops norvegicus* (Crustacea: Decapoda). In: E. Naylor e R. G. Hartnoll (eds.), *Cyclic*

- phenomena in marine plants and animals. *Proceedings of the 13th European Marine Biological Symposium*, Pergamon Press: 391-397
- MOREIRA, M. H., QUEIROGA, H., MACHADO, M. M., CUNHA, M. R., 1993. Environmental gradients in a southern Europe estuarine system: Ria de Aveiro, Portugal. Implications for soft bottom macrofauna colonization. *Neth. J. Aquat. Ecol.*, 27(2-4): 465-482
- MORGAN, S. G., 1987. Morphological and behavioral antipredatory adaptations of decapod larvae. *Oecologia (Berl.)*, 73: 393-400
- NAGARAJ, M., 1993. Combined effects of temperature and salinity on the zoeal development of the green crab, *Carcinus maenas* (Linnaeus, 1758) (Decapoda: Portunidae). *Sci. Mar.*, 57(1): 1-8.
- NAYLOR, E., 1962. Seasonal changes in a population of *Carcinus maenas* (L.) in the littoral zone. *J. Anim. Ecol.*, 31(3): 601-609
- NAYLOR, E., ISAAC, M. J., 1973. Behavioral significance of pressure response in megalopae larvae of *Callinectes sapidus* and *Macropipus* sp. *Mar. Behav. Physiol.*, 1: 341-350
- NORUŠIS, M. J., 1993. *SPSS for Windows. Base system user's guide*. SPSS, Chicago, 828 pp.
- OKUBO, A., 1971. Oceanic diffusion diagrams. *Deep Sea Res.*, 18: 789-802
- OLMI, E. J. III, van MONTFRANS, J., LIPCIUS, R. N., ORTH, R. J., SADLER, P., 1990. Variation in planktonic availability and settlement of blue crab megalopae in the York River, Virginia. *Bull. Mar. Sci.*, 46(1): 230-243

- ORTH, R. J., van MONTFRANS, J., 1987. Utilization of a sea grass meadow and tidal marsh creek by blue crabs *Callinectes sapidus*. I. Seasonal and annual variations in abundance with emphasis on post-settlement juveniles. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 41: 283-294
- OTT, F. S., FORWARD, Jr, R. B., 1976. The effect of temperature on phototaxis and geotaxis of the crab *Rhithropanopeus harrisi* (Gould). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 23: 97-107
- PARK, J. K., JAMES, A. 1990. Mass flux estimation and mass transport mechanisms in estuaries. *Limnol. Oceanogr.*, 35(6): 1301-1313
- PAULA, J., 1987. Seasonal distribution of Crustacea Decapoda larvae in S. Torpes Bay, South-western Portugal. *Inv. Pesq.*, 51(Supl. 1): 267-275
- PAULA, J. 1989. Rhythms of larval release of decapod crustaceans in the Mira Estuary, Portugal. *Mar. Biol.*, 100: 309-312
- PAULA, J. 1993. *Ecologia da fase larvar e recrutamento de crustáceos decápodes no estuário do Rio Mira*. Tese de doutoramento, Faculdade de Ciências da Universidade de Lisboa, 282 pp. + apêndices
- PAULA, J., COSTLOW, J. D., SCELZO, M. A., MONROE, R., 1992. Influence of temperature and salinity on the larval development of estuarine decapod crustaceans: *Sesarma reticulatum* Say. In: *Première Conférence Européenne sur les Crustacés - Résumés*: 113
- PHILLIPS, B. F., 1981. The circulation of the Southeastern Indian Ocean and the planktonic life of the western rock lobster. *Oceanogr. Mar. Biol. Annu. Rev.*, 19: 11-39
- PHILLIPS, B. F., McWILLIAM, P. S., 1986. The pelagic phase of spiny lobster development. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 43: 2153-2163

- PRITCHARD, D. W., 1951. The physical hydrography of estuaries and some applications to biological problems. In: *Transactions of the 16th North American Wildlife Conference*: 368-376
- PRITCHARD, D. W., 1952. Salinity distribution and circulation in the Chesapeake Bay estuarine system. *J. Mar. Res.*, 11: 106-123
- PRITCHARD, D. W., 1967. Observations of circulation in coastal plain estuaries. In: G. H. Lauff (ed.), *Estuaries*. American Association for the Advancement of Science, Publication No. 83, Washington, D. C.: 37-44
- PROVENZANO Jr, A. J., McCONAUGHA, J. R., PHILIPS, K. B., JOHNSON, D. F., CLARK, J., 1983. Vertical distribution of first stage larvae of the blue crab, *Callinectes sapidus*, at the mouth of the Chesapeake Bay. *Estuarine Coastal Shelf Sci.*, 16: 489-499
- QUEIROGA, H., 1987. *A biologia de Carcinus maenas (L.) em condições estuarinas. Estudo de uma população da Ria de Aveiro*. Provas de Aptidão Pedagógica e Capacidade Científica, Universidade de Aveiro, 93 pp + anexos
- QUEIROGA, H., 1993. An analysis of the size structure of *Carcinus maenas* (L.) in Canal de Mira (Ria de Aveiro, Portugal) using the probability paper method. *Bios*, 1(1): 89-106
- QUEIROGA, H., COSTLOW, Jr, J. D., MOREIRA, M. H., 1994. Larval abundance patterns of *Carcinus maenas* (Decapoda, Brachyura) in Canal de Mira (Ria de Aveiro, Portugal). *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 111: 63-72
- RASMUSSEN, E., 1959. Behaviour of sacculinized shore crabs (*Carcinus maenas* Pennant). *Na.*, 183: 479-480
- REBELO, J. E., 1993. *A ictiofauna da Ria de Aveiro e o período lagunar do ciclo de vida do robalo, Dicentrarchus labrax Linnaeus, 1758*. Tese de doutoramento, Universidade de Aveiro, 180 pp. + anexos.

- REY, J. R., CROSSMAN, R. A., KAIN, T. R., VOSE, F. E., PETERSON, M. S., 1987. Sampling zooplankton in shallow marsh and estuarine habitats: gear description and field tests. *Estuaries.*, 10(1): 61-67
- RICE, A. L., 1964. Observations on the effects of hydrostatic pressure on the behaviour of marine animals. *J. Mar. Biol. Assoc. (UK)*, 44: 163-175
- RICE, A. L., 1966. The orientation of pressure response of some marine crustacea. *Proc. Symp. on Crustacea, Mar. Biol. Assn. India, Part III*: 1124-1131
- RICE, A. L., INGLE, R. W., 1975. The larval development of *Carcinus maenas* (L.) and *Carcinus mediterraneus* Czerniavsky (Crustacea, Brachyura, Portunidae) reared in the laboratory. *Bull. Br. Mus. (Nat. Hist.) Zool.*, 28: 103-119
- ROFF, J. C., FANNING, L. P., STASKO, A. B., 1986. Distribution and association of larval crabs (Decapoda: Brachyura) on the Scotian Shelf. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 43: 587-599
- ROGERS, B. D., SHAW, R. F., HERKE, W. H., BLANCHET, R. H., 1993. Recruitment of postlarval and juvenile brown shrimp (*Penaeus aztecus* Ives) from offshore to estuarine waters of the northwestern Gulf of Mexico. *Estuarine Coastal Shelf Sci.*, 36: 377-394
- ROTHLISBERG, P. C., CHURCH, J. A., FANDRY, C. B., 1995. A mechanism for near-shore concentration and estuarine recruitment of post-larval *Penaeus plebejus* Hess (Decapoda, Penaeidae). *Estuarine Coastal Shelf Sci.*, 40: 115-138
- ROTHLISBERG, P. C., MILLER, C. B., 1983. Factors affecting the distribution, abundance and survival of *Pandalus jordani* (Decapoda, Pandalidae) larvae off the Oregon coast. *Fish. Bull.*, 81(3): 455-472
- SAIGUSA, M., 1980. Entrainment of a semilunar rhythm by a simulated moon light cycle in the terrestrial crab *Sesarma haematocheir*. *Oecologia (Berl.)*, 46: 38-44

- SAIGUSA, M., 1981. Adaptive significance of a semilunar rhythm in the terrestrial crab *Sesarma*. *Biol. Bull. Mar. Biol. Lab. (Woods Hole)*, 160: 311-321
- SAIGUSA, M. 1982. Larval release rhythms coinciding with solar day and tidal cycles in the terrestrial crab *Sesarma* - harmony with semilunar timing and its adaptive significance. *Biol. Bull. Mar. Biol. Lab. (Woods Hole)*, 162: 371-386
- SAIGUSA, M., HIDAKA, T., 1978. Semilunar rhythm in the zoea-release activity of the land crab *Sesarma*. *Oecologia (Berl.)*, 37: 163-176
- SALMON, M., HYATT, G. W., 1983. Spatial and temporal aspects of reproduction in North Carolina fiddler crabs (*Uca pugilator* Bosc). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 70: 21-43
- SALMON, M., SEIPLE, W. H., MORGAN, S. G., 1986. Hatching rhythms of fiddler crabs and associated species at Beaufort, North Carolina. *J. Crust. Biol.*, 6: 24-36
- SANDIFER, P. A., 1973. Distribution and abundance of decapod crustacean larvae in the York River estuary and adjacent lower Chesapeake Bay, Virginia, 1968-1969. *Chesapeake Sci.*, 14(4): 235-257
- SANDIFER, P. A., 1975. The role of pelagic larvae in recruitment to populations of adult decapod crustaceans in the York River estuary and adjacent lower Chesapeake Bay, Virginia. *Estuarine Coastal Mar. Sci.*, 3: 269-279
- SASTRY, A. N., 1983. Pelagic larval ecology and development. In: D. E. Bliss (ed.), *The biology of crustacea. Vol. 7. Behavior and ecology*, Academic Press: 214-282
- SCHELTEMA, R. S., 1974. Biological interactions determining larval settlement of marine invertebrates. *Thalassia Jugosl.*, 10(1-2): 263-269
- SCHELTEMA, R. S., 1986. On dispersal and planktonic larvae of benthic invertebrates: an eclectic overview and summary of problems. *Bull. Mar. Sci.*, 39(2): 290-322

- SCHEMBRI, P. J., 1982. Locomotion, feeding, grooming and the behavioral responses to gravity, light and hydrostatic pressure in the stage I zoea larvae of *Ebalia tuberosa* (Crustacea: Decapoda: Leucosiidae). *Mar. Biol.*, 72: 125-134
- SCHÖNE, H. 1975. Orientation in space: animals. General introduction. In: O. Kinne (ed.), *Maine Ecology. Vol II. Physiological mechanisms. Part 2*, John Wiley & Sons: 499-554
- SERFLING, S. A., FORD, R. F., 1975. Ecological studies of the puerulus larval stage of the California spiny lobster, *Panulirus interruptus*. NOAA Fishery Bull., 73(2): 360-377
- SHANKS, A. L., 1983. Surface slicks associated with tidally forced internal waves may transport pelagic larvae of benthic invertebrates and fishes shoreward. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 13: 311-315
- SHANKS, A. L., 1985. Behavioral basis of internal-wave-induced shoreward transport of megalopae of the crab *Pachygrapsus crassipes*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 24: 289-295
- SHANKS, A. L., 1986. Tidal periodicity in the daily settlement of intertidal barnacle larvae and an hypothesized mechanism for the cross shelf transport of cyprids. *Biol. Bull.*, 170: 429-440
- SILVA, J. J. F., 1994. *Circulação da água na Ria de Aveiro. Contribuição para o estudo da qualidade da água*. Tese de doutoramento, Universidade de Aveiro, 154 pp. + anexos
- SINCLAIR, M., 1988. *Marine populations: an essay on population regulation and speciation*. Washington Sea Grant/University of Washington Press.
- SOBRAL, M., Alguns aspectos relativos à pescaria do caranguejo na Ria de Aveiro. In: *Jornadas da Ria de Aveiro. Vol. II. Recursos da Ria de Aveiro*, Câmara Municipal de Aveiro: 111-133
- SOKAL, R. R., ROHLF, F. J., 1969. *Biometry. The principles and practice of statistics in biological research*. W. H. Freeman and Company.

- SOUSA, F. M., FIÚZA, A. F. G., 1989. Recurrence of upwelling filaments off Northern Portugal as revealed by satellite imagery. *Proceedings of the 4th AVHRR Data User's Meeting*: 219-223
- STRATHMAN, R. R., 1982. Selection for retention or export of larvae in estuaries. In: V. S. Kennedy (ed.), *Estuarine comparisons*, Academic Press: 521-536
- SULKIN, S. D., 1973. Depth regulation of crab larvae in the absence of light. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 13: 73-82
- SULKIN, S. D., 1975. The influence of light in the depth regulation of crab larvae. *Biol. Bull.*, 148: 333-343
- SULKIN, S. D., 1984. Behavioral basis of depth regulation in the larvae of brachyuran crabs. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 15: 181-205
- SULKIN, S. D., van HEUKELEM, W. F., 1982. Larval recruitment in the crab *Callinectes sapidus* Rathbun: an amendment to the concept of larval retention in estuaries. In V. S. Kennedy (ed.), *Estuarine comparisons*, Academic Press: 459-475
- SULKIN, S. D., van HEUKELEM, W. F., 1986. Variability in the length of the megalopal stage and its consequence to dispersal and recruitment in the portunid crab *Callinectes sapidus* Rathbun. *Bull. Mar. Sci.*, 39(2): 269-278
- SULKIN, S. D., van HEUKELEM, W., KELLY, P., 1983. Behavioral basis of depth regulation in hatching and post-larval stages of the mud crab *Eurypanopeus depressus*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 11: 157-164
- SULKIN, S. D., van HEUKELEM, W., KELLY, P., van HEUKELEM, L., 1980. The behavioral basis of larval recruitment in the crab *Callinectes sapidus* Rathbun: a laboratory investigation of ontogenic changes in geotaxis and barokinesis. *Biol. Bull.*, 159: 402-417

- SULKIN, S. D., PHILLIPS, I., van HEUKELEM, W., 1979. On the locomotory rhythm of brachyuran crab larvae and its significance in vertical migration. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 1: 331-335
- THORSON, G., 1964. Light as an ecological factor in the dispersal and settlement of larvae of marine bottom invertebrates. *Ophelia*, 1(1): 167-208
- Van ENGEL, W. A., 1958. The blue crab and its fishery in Chesapeake Bay. Part 1 - Reproduction and early development, growth and migration. *Comm. Fish. Rev.*, 20: 6-17
- VICENTE, C. M., 1985. Caracterização hidráulica e aluvionar da Ria de Aveiro. Utilização de modelos hidráulicos no estudo de problemas da Ria. In: *Jornadas da Ria de Aveiro. Vol. III. Ordenamento da Ria de Aveiro*, Câmara Municipal de Aveiro: 41-58
- WARNER, G. F., 1967. The life history of the mangrove tree crab *Aratus pisoni*. *J. Zool. Lond.*, 153: 321-335
- WEISBERG, J., PARISH, H., 1974. *Introductory Oceanography*. McGraw-Hill, 320 pp.
- WHEELER, D. E., 1878. Semilunar hatching periodicity in the mud fiddler crab *Uca pugnax* (Smith). *Estuaries*, 1: 268-269
- WHEELER, D. E., EPIFANIO, C. E., 1978. Behavioral responses to hydrostatic pressure in larvae of two species of xanthid crabs. *Mar. Biol.*, 46(2): 167-174
- WOLCOTT, T. G., WOLCOTT, D. L., 1982. Larval loss and spawning behaviour in the land crab *Gecarcinus lateralis* (Freminville). *J. Crust. Biol.*, 2: 477-485
- WOLFF, W. J., SANDEE, A. J. J., 1971. Distribution and ecology of the decapoda reptantia of the estuarine area of the rivers Rhine, Meuse and Scheldt. *Neth. J. Sea. Res.*, 5(2): 197-226

WOOSTER, W. S., BAKUN, A., McLAIN, D. R., 1976. The seasonal upwelling cycle along the eastern boundary of the North Atlantic. *J. Mar. Res.*, 34(2): 131-141

UA/SD
89751
8 FEB. 1996
PAC-478

