

MARIA LEONOR MONTEIRO FIDALGO

ASSISTENTE DA FACULDADE DE CIÊNCIAS
DA UNIVERSIDADE DO PORTO

CONTRIBUIÇÃO PARA O CONHECIMENTO DA
BIOLOGIA DE *ATYAEPHYRA DESMARESTI* MILLET

ALGUNS ASPECTOS DE DINÂMICA POPULACIONAL
E DO BALANÇO ENERGÉTICO

PORTO
1985

MARIA LEONOR MONTEIRO FIDALGO
Assistente da Faculdade de Ciências
Universidade do Porto

CONTRIBUIÇÃO PARA O CONHECIMENTO DA BIOLOGIA

DE *Atyaephyra desmaresti* Millet

ALGUNS ASPECTOS DE DINÂMICA POPULACIONAL

E DO BALANÇO ENERGÉTICO

Dissertação de Doutoramento em
Biologia apresentada à Faculda
de de Ciências da Universidade
do Porto

PORTO - 1985

A G R A D E C I M E N T O S

Ao concluirmos este trabalho não queremos deixar de manifestar publicamente o nosso profundo reconhecimento a todos os que, de uma forma ou de outra, contribuíram para a sua realização.

É evidente que sem a conjugação de um esforço pessoal e a colaboração de diversas pessoas e instituições seria impensável a realização de um trabalho desta índole. Que todos, sem exceção, encontrem nestas palavras a expressão dos nossos singelos mas sinceros agradecimentos.

À Prof. Doutora Maria Helena Galhano, da Faculdade de Ciências da Universidade do Porto, exprimimos o nosso mais vivo reconhecimento. Sem dúvida que o empenho com que acompanhou o nosso trabalho, na qualidade de orientadora do mesmo, foi fundamental à sua consecução, bem como as facilidades que nos concedeu no âmbito do Centro de Ecologia EcP1. As sugestões e críticas recebidas contribuíram apreciavelmente para a concretização do plano de trabalho estabelecido e, estamos certos de que, sem elas, o conteúdo do presente estudo ficaria bem menos valorizado.

Ao Prof. Doutor João Machado Cruz, da Faculdade de Ciências da Universidade do Porto, expressamos os melhores agradecimentos pelo interesse com que acompanhou o desenvolvimento do nosso trabalho e, especialmente, pelas construtivas críticas e sugestões que dele recebemos.

Queremos também deixar uma referência muito especial ao Doutor Winfried Lampert, do Max Planck Institut für Limnologie de Plön (R. F. A.), pela disponibilidade demonstrada durante as nossas estadias no seu laboratório.

O seu dinamismo e rigor científicos, aliados a um profundo saber e interesse pelas questões relacionadas com a limnologia, contribuíram significativamente para a consecução do plano de trabalho estabelecido. Sem o seu inestimável apoio uma parte do trabalho aqui apresentado não poderia ter sido realizada.

Merece-nos igualmente a maior gratidão a prestimosa e desinteressada colaboração que recebemos do Prof. Doutor Joaquim Maia, da Faculdade de Medicina da Universidade do Porto. O seu apoio no tratamento estatístico da maior parte dos dados numéricos apresentados foi para nós de uma importância incalculável.

Ao Conselho Científico da Faculdade de Ciências da Universidade do Porto e, em particular, à sua Comissão do 3º Grupo da 3.^a Secção, agradecemos as facilidades que nos concederam em relação à obtenção da situação de equiparação a bolseira.

Ao Instituto Nacional de Investigação Científica estamos reconhecidos pela oportunidade que nos concedeu de estagiar no Laboratório de Hidrobiologia da Universidade de Luminy, em Marselha, e no Laboratório de Limnologia do Instituto Max Planck, anteriormente referido.

Esta entidade permitiu ainda a equiparação a bolseira por um período de 2 anos e meio e a ela devemos igualmente a concessão de um subsídio destinado à policópia deste estudo.

É-nos particularmente grato manifestar o nosso mais profundo reconhecimento à Fundação Calouste Gulbenkian, pois que a esta instituição devemos grande parte da nossa formação liceal e universitária.

Esta instituição permitiu ainda a nossa participação no XXII Congresso Internacional de Limnologia, realizado em Lyon, bem como a realização de um estágio de curta duração no Instituto Max Planck de Plön.

Ao Deutscher Akademischer Austauschdienst estamos reconhecidos pela oportunidade que nos concedeu de estagiar, durante cerca de 5 meses, no Instituto Max Planck de Plön.

Ao Prof. Doutor Francisco Barreto Caldas, do Instituto Botânico "Dr. Gonçalo Sampaio", da Faculdade de Ciências da Universidade do Porto, agradecemos a colaboração que nos prestou no que se refere à identificação sistemática de algumas plantas aquáticas.

Aos licenciados António Gouveia, Marília Moutinho e Raquel Branco estamos gratos pelo auxílio que nos prestaram respectivamente na determinação de proteínas e lípidos, na identificação sistemática dos Copépodes e na identificação sistemática das Cladóceras.

Ao Sr. Gualter Correia agradecemos o cuidado com que fez a cópia deste trabalho.

Não podemos também deixar de reconhecer o apoio prestado pelos funcionários do Instituto de Zoologia e Estação de Zoologia Marítima "Dr. Augusto Nobre", entre os quais salientamos os que trabalharam mais directamente connosco:

Fernando Couto, Vitor Monteiro, Rogério dos Santos e José Ferreira pelo empenho e entusiasmo com que efectuaram as colheitas de campo; Felisberta Machado e Maria Celeste Marques pelo cuidado com que fizeram respectivamente as determinações calorimétricas e as contagens das amostras de zooplanc

ton; Isabel Flores Afonso que, com dedicação e interesse, nos prestou um importante auxílio no início dos trabalhos laboratoriais; Ilda Mateus que, com muito interesse e cuidado, acompanhou a maior parte dos trabalhos laboratoriais e executou todas as figuras deste trabalho; Arminda Marques pela elevada competência com que dactilografou o presente estudo.

Por último, é-nos particularmente grato manifestar o nosso inestimável apreço a todos os que, através do seu estímulo e apoio moral, contribuíram, ainda que discretamente, para a realização do presente trabalho.

ÍNDICE

	Página
1. INTRODUÇÃO	1
1.1. Objectivos	2
1.2. Plano do trabalho	4
1.3. Área prospectada	6
2. CARACTERIZAÇÃO ECOLÓGICA DA ÁREA PROSPECTADA	7
2.1. Factores físicos	14
2.2. " químicos	14
2.3. Zooplanton	20
3. ASPECTOS DE DINÂMICA POPULACIONAL	24
3.1. Variação anual das diferentes classes de tamanho	27
3.2. Fecundidade	33
4. ASPECTOS DA BIOLOGIA DE <i>A. desmaresti</i>	36
4.1. Curvas de sobrevivência em animais mantidos em laboratório	38
4.1.1. Curvas de sobrevivência em animais mantidos a 12 ^o C	39
4.1.2. Curvas de sobrevivência em animais mantidos a 20 ^o C	40
4.1.3. Discussão dos resultados obtidos	41
4.1.4. Valor nutritivo dos alimentos	42
4.2. Curvas de mortalidade dos animais mantidos em laboratório	43
4.2.1. Curvas de mortalidade em animais mantidos a 12 ^o C	43
4.2.2. Curvas de mortalidade em animais mantidos a 20 ^o C	44

	Página
4.3. Considerações sobre o regime alimentar de <i>A. desmaresti</i>	45
4.4. Crescimento individual	47
4.5. Ciclo biológico de <i>A. desmaresti</i>	54
4.5.1. Natalidade	55
4.5.2. Desenvolvimento das larvas de <i>A. desmaresti</i> ...	57
5. BALANÇO ENERGÉTICO DE <i>A. desmaresti</i>	63
5.1. Taxa de ingestão alimentar	64
5.1.1. Avaliação da taxa de ingestão alimentar por intermédio do emprego de alimentos marcados com ³² P	65
5.1.2. Avaliação da taxa de ingestão alimentar a partir da observação das áreas de "grazing"	72
5.2. Produtividade	74
5.2.1. Produtividade individual de <i>A. desmaresti</i> determinada experimentalmente	75
5.2.2. Produtividade de <i>A. desmaresti</i> calculada a partir dos valores de crescimento ob- servados no campo	80
5.2.3. Produtividade de <i>A. desmaresti</i> na albufeira do Carrapatelo	81
5.3. Metabolismo respiratório	82
5.4. Eficiência de assimilação	92
5.4.1. Método gravimétrico	93
5.4.2. Método de CONOVER	95
5.4.3. Considerações sobre os resultados obtidos	104
5.5. Valor energético	108

	Página
5.5.1. Calorimetria directa	108
5.5.2. Análise da composição bioquímica	111
5.5.2.1. Proteínas	111
5.5.2.2. Lípidos, carbo-hidratos e cinzas	113
6. CONSIDERAÇÕES FINAIS E CONCLUSÕES	115
7. SUMMARY AND CONCLUSIONS	131
8. BIBLIOGRAFIA	144

1. INTRODUÇÃO

O conhecimento da biologia de um organismo é fundamental para se saber qual o seu contributo para a comunidade biótica local. Mas esse estudo, ainda que feito experimentalmente em laboratório, deve ser acompanhado de observações "*in situ*" referentes não só à população a que esse organismo pertence, mas também aos factores ecológicos locais.

Por outro lado, o aproveitamento de uma espécie animal deverá basear-se no conhecimento da sua biologia em geral e da sua ecologia em particular. Quanto a nós, só assim será possível dar informações sobre o seu eventual interesse económico.

Atendendo a estes dois aspectos imediatamente se alcança que a importância de uma espécie deve ser avaliada, tendo em atenção não só o seu valor comercial e a sua produtividade, mas também o seu contributo para a manutenção de uma pirâmide ecológica equilibrada. Tendo presentes estes parâmetros há casos em que se justifica o seu aproveitamento biológico, podendo para isso proceder-se ao incremento da produção de organismos autóctones ou recorrer-se à introdução de espécies alóctones mas não agressivas. Assim, no primeiro caso poder-se-ão adaptar as condições do meio às exigências das espécies desejadas, tendo em vista as peculiaridades da sua biologia. É o caso de dispositivos que se podem instalar por forma a favorecer as condições de reprodução ou a instalação de abrigos de modo a proteger os animais da acção dos seus predadores.

É claro que, num e noutro caso, mas particularmente no segundo, é necessário que haja um controlo da dinâmica populacional da espécie ou das espécies introduzidas e do seu impacto sobre as espécies indígenas, devendo ainda proceder-se à determinação criteriosa de alguns parâmetros ecológicos, por forma a detectar, tão precocemente quanto possível, qualquer alteração das con

dições ambientais, contribuindo assim para evitar a ruptura da homeostasia do eco-sistema onde se efectuou a biomanipulação anteriormente referida. Nem todas as alterações da estrutura da comunidade biótica se revestem de aspectos perniciosos imediatos. Mas como os seus efeitos são, na maior parte dos casos, imprevisíveis e porque podem revelar-se mais tarde após um período de aparente inocuidade, o caminho certo é proceder com a máxima cautela, por intermédio de um exaustivo estudo prévio em relação à biologia dos organismos utilizados e ao seu impacto ambiental.

1.1. Objectivos

O presente estudo visa contribuir para o conhecimento da biologia do crustáceo decápode *Atyaephyra desmaresti* e ainda averiguar qual o seu papel na comunidade biótica local e quais as possibilidades da sua utilização como alimento para animais pertencentes a níveis tróficos superiores.

Dentro deste contexto procedemos ao estudo da sua dinâmica populacional e efectuámos estudos experimentais relativos a alguns aspectos da sua biologia e balanço energético.

Um dos vários locais do rio Douro onde se detectou aquele crustáceo foi numa área, que futuramente será abrangida pela albufeira da barragem de Crestuma/Lever, a qual virá a sofrer profundas modificações quando se der o enchimento da albufeira que está previsto para o início de 1985.

Foi este o biótopo escolhido para proceder à captura de *A. desmaresti*, o que nos permitirá conhecer as modificações que a população virá a sofrer em consequência das alterações das características do eco-sistema, que também serão detectadas durante o período de realização do presente estudo.

Com efeito, a obtenção de dados anteriormente ao primeiro enchimento da albufeira afigura-se-nos do maior interesse, visto que tais dados permitem, por um lado, proceder ao estudo da evolução ecológica do eco-sistema e,

por outro, contribuem para o conhecimento das condições em que *A. desmaresti* se desenvolve, sendo igualmente possível averiguar a sua capacidade de adaptação relativamente às novas condições resultantes do represamento da água.

A escolha deste animal dentre a fauna local foi feita tendo em consideração as possibilidades da sua obtenção em quantidade apreciável ao longo do ano, as possibilidades da sua manutenção em laboratório e o seu eventual interesse económico, ainda que indirecto.

No Norte de Portugal há um número apreciável de grandes massas hídricas e outras projectadas, os lagos de barragens hidroeléctricas, que não têm sido devidamente aproveitados do ponto de vista biológico. Este aproveitamento pode concretizar-se segundo diferentes vias, nomeadamente por repovoamento com espécies autóctones e/ou alóctones mas não agressivas e através da cultura intensiva de espécies que, embora não indígenas, estejam bem adaptadas às condições ambientais locais e cuja biologia seja bem conhecida.

Num e noutro caso poderão ser escolhidas espécies de utilização imediata pelo Homem ou de utilização indirecta.

Foi dentro deste quadro que seleccionámos, para objecto do nosso estudo, a espécie *A. desmaresti* que vive em comunidades lóticas mas também em lagos de barragem.

Estamos conscientes das lacunas que ainda persistem em relação ao estudo de *A. desmaresti*, pelo que não consideramos este trabalho como concluído mas, antes, como ponto de partida para subseqüentes investigações no domínio da biologia desta espécie animal e da caracterização ecológica da área prospectada, no sentido de se obter uma visão mais completa do impacto da albufeira de Crestuma/Lever na comunidade aquática local, mormente sobre a população de *A. desmaresti*.

1.2. Plano do trabalho

Como ficou dito, o estudo de *A. desmaresti* foi abordado tendo em consideração alguns aspectos da sua dinâmica populacional e da sua biologia e balanço energético.

Pareceu-nos útil, porém, proceder simultaneamente ao estudo do comportamento de alguns parâmetros físicos, químicos e biológicos referentes à área prospectada, no sentido de avaliar as condições ambientais em que esta espécie animal se desenvolve, assim como aquilatar da sua capacidade de adaptação às novas condições impostas pelo represamento da água.

Começamos assim por dedicar um capítulo (Cap.^o 2) à caracterização ecológica da zona de amostragem, onde são apresentados os valores dos fatores ecológicos determinados - temperatura atmosférica e temperatura da água, oxigênio dissolvido, pH, amônia, nitritos, nitratos, dureza, salinidade, clorofila a, feopigmentos e dados referentes à comunidade zooplanctônica.

Todas as colheitas de água foram efectuadas durante a maré baixa e à profundidade de 1 metro, com excepção das amostras de zooplankton cuja colheita era feita por arrasto vertical, desde a profundidade de 1 metro até à superfície da água.

Nos meses de Agosto, Outubro, Novembro, Dezembro, Janeiro e Fevereiro essas amostragens foram feitas mensalmente e nos restantes meses do ano foram realizadas com uma periodicidade quinzenal.

Além das amostras de água destinadas à determinação dos parâmetros ecológicos referidos, eram também realizadas colheitas de *A. desmaresti*, que permitiram obter dados sobre a dinâmica sazonal da população, dados esses que são apresentados no capítulo 3.

O estudo da biologia de *A. desmaresti* é abordado no capítulo 4, onde são apresentados dados relativos à manutenção dos animais em laboratório, nomeadamente sobrevivência, mortalidade e crescimento individual, sendo ainda

abordado o desenvolvimento larvar. No que se refere à sobrevivência e à mortalidade, estes dois parâmetros foram estudados em função do alimento e da temperatura. O crescimento individual foi determinado de acordo com o alimento e o sexo dos animais.

O balanço energético (5º capítulo) é considerado através do estudo da taxa de ingestão alimentar, da produtividade, da determinação do consumo de oxigênio, da eficiência de assimilação e do valor calórico.

A taxa de ingestão alimentar e a produtividade foram determinadas em função da temperatura e dos alimentos fornecidos aos animais, alimentos esses que foram previamente marcados com ^{32}P e ^{14}C respectivamente.

A taxa de consumo de oxigênio foi avaliada pelo método polarográfico e os valores obtidos foram analisados de acordo com a temperatura, o tamanho e o sexo dos animais.

A eficiência de assimilação foi avaliada através do emprego do método gravimétrico e do de CONOVER (1966a), tendo os valores encontrados sido analisados em função da temperatura e dos alimentos fornecidos aos animais.

O valor calórico foi determinado por calorimetria directa, através da combustão das amostras na microbomba de PHILLIPSON (1964).

No 5º capítulo procedeu-se ainda à determinação do teor em proteínas, lípidos e carboidratos dos animais e de algumas dietas utilizadas na sua alimentação, em laboratório.

Por último, no 6º capítulo, procura-se efectuar uma discussão geral dos resultados obtidos, inserindo-os na problemática da biologia de *A. desmaresti*, do seu contributo para a comunidade biótica local e do eventual interesse da sua utilização em aquacultura.

1.3. Área prospectada

O presente trabalho foi efectuado utilizando animais capturados no rio Douro, numa área ainda influenciada pelas marés, a qual dista cerca de 21,5 Km da foz do referido rio.

As razões que motivaram a escolha deste local dizem respeito, por um lado, à acessibilidade do local e à sua localização geográfica nas proximidades da cidade do Porto e, por outro, à possibilidade de obter dados ecológicos antes da conclusão das obras de construção da barragem de Crestuma/Lever (Fig. 1).

Fazendo o trajecto ao longo do rio Douro, no sentido Porto-Amarante, o acesso ao local é feito por um desvio à direita na povoação da Lixa, que fica a cerca de 1 Km para montante da barragem (Fig. 2).

Na área estudada escolheu-se uma estação de amostragem, a qual fica localizada a cerca de 600 metros para montante da barragem e a cerca de 25 metros da margem direita do rio, numa zona abrigada, que atinge a profundidade máxima de 3 metros. A vegetação aquática é relativamente abundante e é constituída por algumas macrófitas, nomeadamente *Ceratophyllum demersum* L., *Myriophyllum verticillatum* L. e *Potamogeton crispus* L.

É exactamente entre a vegetação submersa que a abundância de *A. desmaresti* é particularmente significativa assim como entre as pedras e o sedimento que se encontram no leito do rio, junto da margem.



Fig. 1 - Aspecto das obras de construção da barragem de Crestuma/Lever.

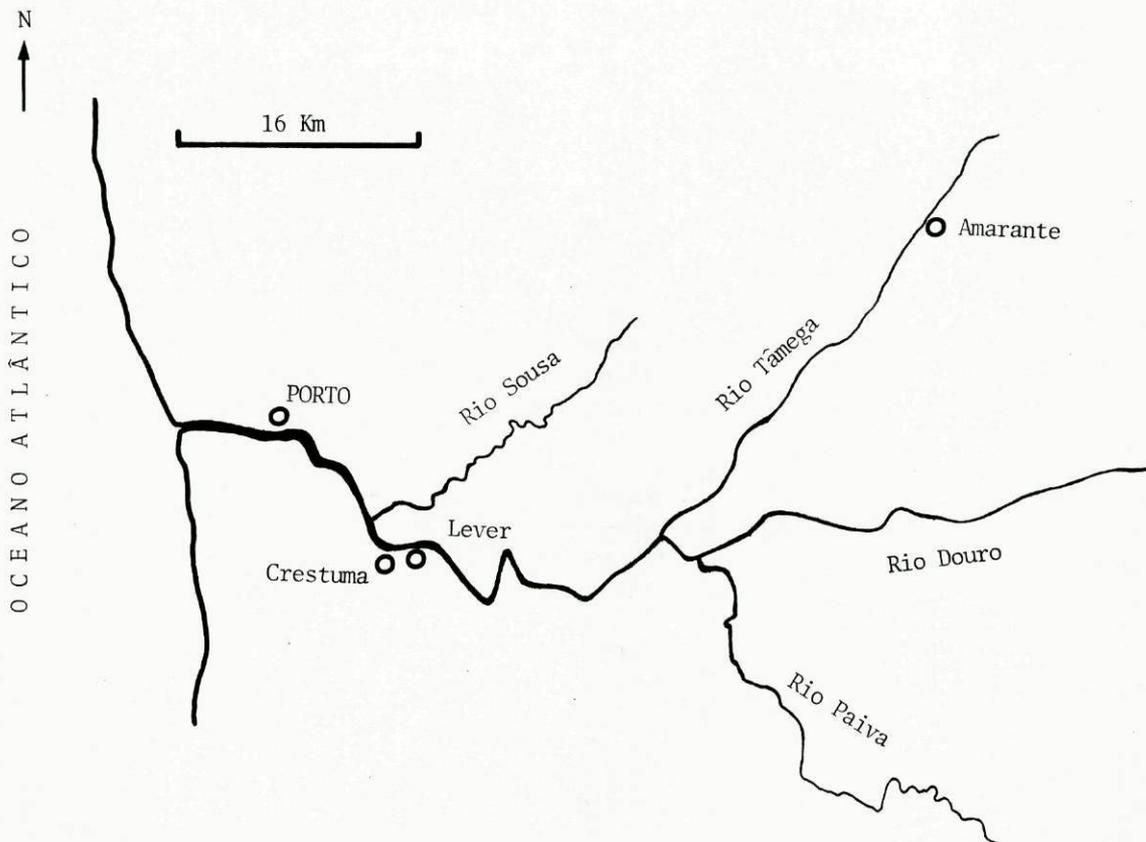


Fig. 2 - Localização da área de amostragem.

2. CARACTERIZAÇÃO ECOLÓGICA DA ÁREA PROSPECTADA

O estudo das características ecológicas da zona de amostragem foi feito com base em colheitas efectuadas desde Junho de 1981 até Novembro de 1983, sendo essas colheitas realizadas com uma periodicidade mensal ou quinzenal como foi referido no capítulo anterior.

As amostras de água destinadas às análises químicas foram colhidas com a garrafa de Ruttner.

O oxigénio dissolvido na água foi fixado imediatamente após a recolha da água e as temperaturas do ar e da água foram medidas "*in situ*".

Os factores físicos e químicos determinados e os métodos de análise utilizados constam da tabela 1 e os resultados encontrados vêm mencionados na tabela 2.

As amostras destinadas ao estudo quantitativo e qualitativo de zooplankton foram colhidas em arrastos verticais, através do emprego de uma rede de plancton tipo Apstein, a qual apresentava uma abertura de 17 cm de diâmetro e 80 μ de malha. Estas amostras correspondem a uma coluna de água situada entre a superfície da água e um metro de profundidade, pelo que se filtrava um volume de água correspondente a 0,023 m³ por arrasto e partia-se do princípio de que o poder de retenção da rede era 100%.

Todas as amostras de zooplankton foram fixadas com formol a 4% e das formas zooplantónicas capturadas apenas foram consideradas as cladóceras e os copépodes. A sua densidade foi expressa em número de indivíduos por m³ (Tabela 3), tendo a contagem sido feita com o auxílio de um microscópio estereoscópico.

FACTOR ECOLÓGICO	MÉTODOS DE ANÁLISE
Temperatura	Termômetro de mercúrio incorporado na garrafa de Ruttner
O ₂ dissolvido	Titulação pelo método de Winkler (STRICKLAND & PARSONS, 1972)
pH	Electrométrico (eléctrodo de pH - modelo LS - Sargent Welch)
Dureza	Colorimétrico (Kit-Merck)
Salinidade	Titulação pelo AgNO ₃ (GOLTERMAN, 1971)
Amónia	Colorimétrico (Kit-Merck)
Nitritos	Espectrofotométrico (STRICKLAND & PARSONS, 1972)
Nitratos	" " " " ")
Clorofila <u>a</u>	" após acidificação com duas gotas de HCl 1 N (LORENZEN, 1967)
Feopigmentos	Espectrofotométrico após acidificação com duas gotas de HCl 1 N (LORENZEN, 1967)

TABELA 1 - Métodos de análise empregados para a determinação dos factores físicos e químicos da água colhida no local de amostragem.

DATA	TEMPERATURA °C		O. D. (mg/l)	SATURAÇÃO O ₂ (%)	DUREZA (mgCaCo ₃ /l)	SALINIDADE (‰)	pH	AMÔNIA (mgN/l)	NITRITOS (mgN/l)	NITRATOS (mgN/l)	CLOROFILA a (mg/m ³)	FEOPIGMENTOS (mg/m ³)
	Ar	H ₂ O										
4/06/81	18,8	17,2	8,27	85	78	0,005	—	0,40	—	—	8,58	1,03
16/06/81	28,0	23,2	6,70	77	80	0,010	7,5	0,40	—	—	9,11	6,42
16/07/81	21,2	24,8	6,86	82	120	0,019	8,0	0,00	—	—	24,12	2,66
30/07/81	17,1	24,6	8,43	100	142	0,018	7,5	0,00	0,01	0,09	24,83	4,57
13/08/81	19,1	24,4	8,62	101	134	0,019	8,7	0,15	0,02	0,48	39,26	7,80
4/09/81	30,8	23,4	8,05	93	151	0,001	7,7	0,00	0,01	0,52	—	—
21/09/81	17,0	23,2	7,74	89	140	0,001	7,3	0,00	0,01	0,00	16,25	2,55
28/10/81	21,0	17,3	8,43	87	106	0,018	6,9	0,00	0,03	0,57	6,87	0,80
19/11/81	18,5	15,6	10,40	101	124	0,018	7,3	0,00	0,01	0,71	7,33	2,65
17/12/81	11,5	13,3	9,70	92	83	0,011	7,0	—	0,01	0,74	3,07	0,24
11/01/82	14,0	10,9	10,90	98	43	0,014	6,8	0,00	0,01	0,23	0,39	0,02
9/02/82	10,2	8,5	11,84	102	86	0,014	6,4	0,05	0,02	0,33	1,78	0,59
10/03/82	11,5	10,4	12,16	108	79	0,014	6,7	0,00	0,01	0,78	9,20	2,22
31/03/82	17,0	12,4	14,21	132	92	0,013	8,7	0,05	0,01	0,62	11,58	25,46
15/04/82	20,0	13,6	13,01	125	98	0,014	7,7	0,05	0,01	0,36	1,60	52,78
22/04/82	18,0	14,4	12,40	119	87	0,017	7,7	0,05	0,01	0,52	4,63	34,54
6/05/82	15,0	15,1	10,75	105	92	0,018	7,4	0,00	0,01	0,33	16,93	12,76
24/05/82	23,0	19,6	9,79	106	80	0,016	7,0	0,00	0,02	0,54	1,96	26,48

TABELA 2 - Valores referentes aos factores ecológicos determinados durante o período de investigação.

Nota: Os números sublinhados correspondem aos valores extremos relativamente a cada um dos parâmetros determinados.

DATA	TEMPERATURA °C		O. D. (mg/l)	SATURAÇÃO O ₂ (%)	DUREZA (mgCaCo ₃ /l)	SALINIDADE (‰)	pH	AMÔNIA (mgN/l)	NITRITOS (mgN/l)	NITRATOS (mgN/l)	CLOROFILA a (mg/m ³)	FEOPIGMENTOS (mg/m ³)
	Ar	H ₂ O										
7/06/82	24,0	20,2	8,82	96	90	0,014	6,7	0,05	0,01	0,58	9,80	3,42
21/06/82	19,0	21,1	7,71	86	92	0,016	6,5	0,00	0,01	0,56	4,28	1,96
5/07/82	21,0	23,0	9,01	104	90	0,017	6,1	0,00	0,01	0,37	12,83	5,63
19/07/82	20,5	23,5	6,85	81	101	0,019	7,7	0,00	0,01	0,35	8,02	3,08
2/08/82	22,0	23,0	6,99	80	108	0,022	7,5	0,05	0,01	0,22	12,47	3,87
2/09/82	26,0	24,2	7,44	88	103	0,017	—	0,00	0,00	0,01	8,41	6,58
16/09/82	21,5	22,8	8,94	103	105	0,022	7,2	0,00	0,01	0,22	22,19	8,77
19/10/82	14,0	17,7	7,84	83	110	0,019	7,1	0,05	0,01	0,34	2,41	8,58
22/11/82	17,5	13,6	9,60	92	99	0,020	7,3	0,00	0,01	0,74	2,41	3,58
6/12/82	14,5	11,0	11,44	103	80	0,019	7,2	0,00	0,00	0,77	0,64	4,75
21/01/83	13,0	16,5	12,60	130	96	0,016	7,6	0,00	0,01	0,73	3,42	1,97
16/02/83	7,0	6,3	13,81	110	105	0,014	7,6	0,00	0,01	0,85	4,06	23,03
14/03/83	15,0	13,2	11,72	111	50	0,012	7,0	0,00	0,00	0,45	13,47	5,20
29/03/83	11,5	12,1	—	—	75	0,017	7,0	0,00	0,01	0,53	2,41	14,25
14/04/83	17,0	12,9	10,93	103	100	0,016	7,5	0,05	0,01	0,38	11,76	3,39
28/04/83	13,5	11,5	11,82	109	67	0,017	7,0	0,10	0,01	0,47	2,41	9,76
10/05/83	13,0	12,9	11,82	112	74	0,015	6,9	0,00	0,02	0,61	1,87	1,50
26/05/83	20,0	14,1	10,80	104	62	0,016	6,9	0,00	0,01	0,56	3,64	1,30

TABELA 2 - Valores referentes aos factores ecológicos determinados durante o período de investigação (Continuação).

DATA	TEMPERATURA °C		O. D. (mg/l)	SATURAÇÃO O ₂ (%)	DUREZA (mgCaCo ₃ /l)	SALINIDADE (°/oo)	pH	AMÔNIA (mgN/l)	NITRITOS (mgN/l)	NITRATOS (mgN/l)	CLOROFILA a (mg/m ³)	FEOPIGMENTOS (mg/m ³)
	Ar	H ₂ O										
16/06/83	22,4	20,8	10,66	118	67	0,015	7,2	0,00	0,01	0,39	11,23	4,49
28/06/83	20,0	21,1	8,72	97	82	0,016	7,3	0,00	0,01	0,31	3,74	3,12
11/07/83	21,5	22,4	8,72	99	75	0,016	6,7	0,00	0,01	0,46	11,12	4,60
25/07/83	20,0	23,0	8,53	98	93	0,022	6,6	0,05	0,01	0,43	12,83	6,63
22/08/83	18,0	22,6	8,86	102	84	0,018	6,4	0,00	0,01	0,41	5,56	3,12
7/09/83	26,0	23,4	7,90	91	98	0,024	7,3	—	0,02	0,68	6,77	3,71
21/09/83	18,0	21,8	6,49	74	113	0,021	6,8	0,00	0,04	0,41	2,85	9,46
12/10/83	24,5	19,5	7,85	85	160	0,021	7,9	0,00	0,03	1,00	7,48	5,61
10/11/83	20,0	16,0	9,74	98	100	0,014	7,0	0,00	0,01	0,67	5,35	3,49
\bar{X}	18,5	17,8	9,63	99,07	95,42	0,016	7,2	0,03	0,01	0,48	8,66	7,69
S.D.	4,88	5,18	2,03	13,46	24,45	0,005	0,5	0,09	0,01	0,22	7,71	10,19
n	45	45	44	44	45	45	43	43	42	42	44	44

TABELA 2 - Valores referentes aos factores ecológicos determinados durante o período de investigação (Continuação).

\bar{X} - valor médio; S.D. - desvio padrão; n - número de determinações.

DATA	CICLOPÓIDES (N/m ³)	CALANÓIDES (N/m ³)	CLADÓCERAS (N/m ³)	TOTAL (N/m ³)
4/06/81	478	0	5 174	5 652
16/06/81	3 304	0	1 826	5 130
16/07/81	6 043	0	3 304	9 347
30/07/81	6 261	0	1 652	7 913
13/08/81	7 565	43	9 174	16 782
4/09/81	870	0	3 000	3 870
21/09/81	609	43	1 870	2 522
28/10/81	609	304	2 304	3 217
19/11/81	391	43	3 217	3 651
17/12/81	130	43	43	216
11/01/82	261	0	0	261
9/02/82	565	0	0	565
10/03/82	435	43	304	782
31/03/82	870	174	1 652	2 696
15/04/82	8 087	130	9 522	17 739
22/04/82	9 609	87	22 130	31 826
6/05/82	7 478	130	11 826	19 434
24/05/82	435	0	174	609
7/06/82	3 956	0	1 826	5 782
21/06/82	2 391	0	3 348	5 739
19/07/82	2 130	0	2 522	4 652
2/08/82	1 174	87	1 130	2 391
2/09/82	261	565	957	1 783
16/09/82	913	1 174	2 174	4 261
19/10/82	130	696	1 217	2 043
22/11/82	348	130	174	652
6/12/82	130	43	391	564

TABELA 3 - Valores referentes à densidade de Zooplâncton (Cladóceras e Copépodes) durante o período de investigação.

DATA	CICLOPÓIDES (N/m ³)	CALANÓIDES (N/m ³)	CLADÓCERAS (N/m ³)	TOTAL (N /m ³)
21/01/83	217	87	304	608
16/02/83	522	609	783	1 914
14/03/83	391	43	435	869
29/03/83	1 913	0	2 000	3 913
14/04/83	1 217	0	3 043	4 260
28/04/83	1 217	0	1 174	2 391
10/05/83	1 435	0	1 826	3 261
26/05/83	304	43	435	782
16/06/83	696	0	957	1 653
28/06/83	2 696	0	1 348	4 044
11/07/83	1 870	0	652	2 522
25/07/83	1 391	1 348	0	2 739
22/08/83	957	0	652	1 609
7/09/83	3 087	652	13 304	17 043
21/09/83	435	1 130	5 565	7 130
12/10/83	522	435	2 217	3 174
10/11/83	130	174	870	1 174

TABELA 3 - Valores referentes à densidade de Zooplâncton (Cladóceras e Copépodes) durante o período de investigação . (Cont.ão).

2.1. Factores físicos

Temperatura

Os valores extremos de temperatura atmosférica foram $7,0^{\circ}\text{C}$ e $30,8^{\circ}\text{C}$, tendo a temperatura do ar atingido, nos meses de Verão de 1981, valores ligeiramente superiores aos registados no mesmo período de 1982 e 1983 (Fig. 3).

A temperatura da água, registada à profundidade de 1 metro atingiu o valor máximo de $24,8^{\circ}\text{C}$ no mês de Julho de 1981 e o mínimo de $6,3^{\circ}\text{C}$, em Fevereiro de 1983.

De um modo geral, os valores de temperatura da água foram inferiores, ainda que ligeiramente, aos de temperatura atmosférica.

2.2. Factores químicos

Oxigénio dissolvido (O.D.)

Na sua globalidade a água apresentou-se bastante oxigenada, tendo-se registado valores de O.D. entre $6,49\text{ mg/l}$ (Setembro de 1983) e $14,21\text{ mg/l}$ (Março de 1982), os quais correspondem respectivamente a 74% e 132% de saturação. Os valores de O.D. mostraram um comportamento sazonal típico, sendo nítida a relação entre os valores de O.D. e os de temperatura (Fig. 3).

Com efeito, nos meses de Verão, os valores de O.D. foram inferiores aos registados nos restantes meses do ano em que a temperatura decrescia e os valores de O.D. sofriam um acréscimo.

Dureza

No que diz respeito a este parâmetro registou-se um mínimo de $43\text{ mg de CaCO}_3/\text{l}$, em Janeiro de 1982, e um máximo de $160\text{ mg de CaCO}_3/\text{l}$, no mês de Outubro de 1983, correspondendo o primeiro valor a uma água muito macia e o segundo a uma água dura (TERVER, 1982).

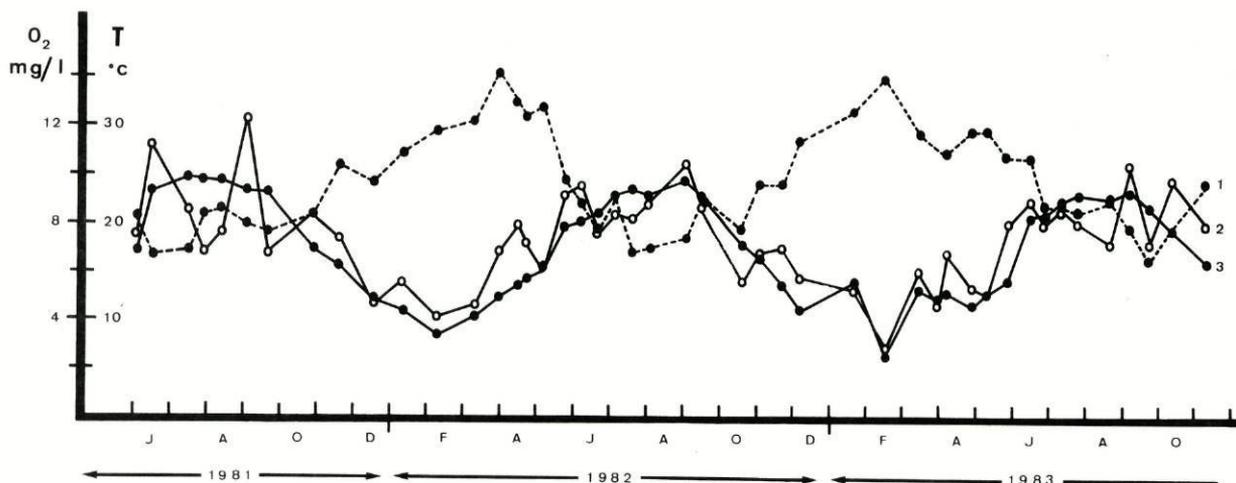


Fig. 3 - Flutuação dos valores de oxigênio dissolvido na água e os de temperatura.

1 - O_2 dissolvido; 2 - temperatura atmosférica;
3 - temperatura da água.

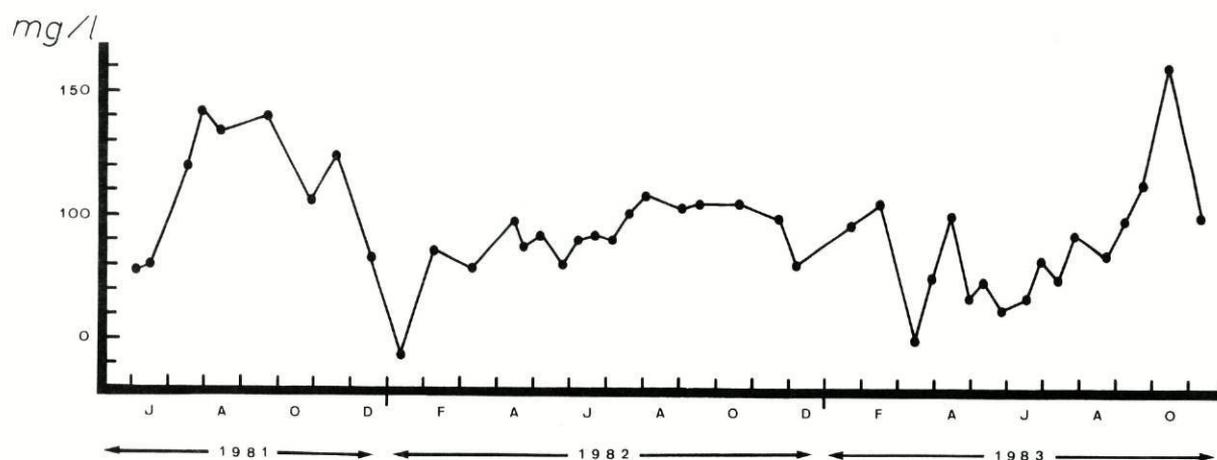


Fig. 4 - Variação dos valores de dureza da água.

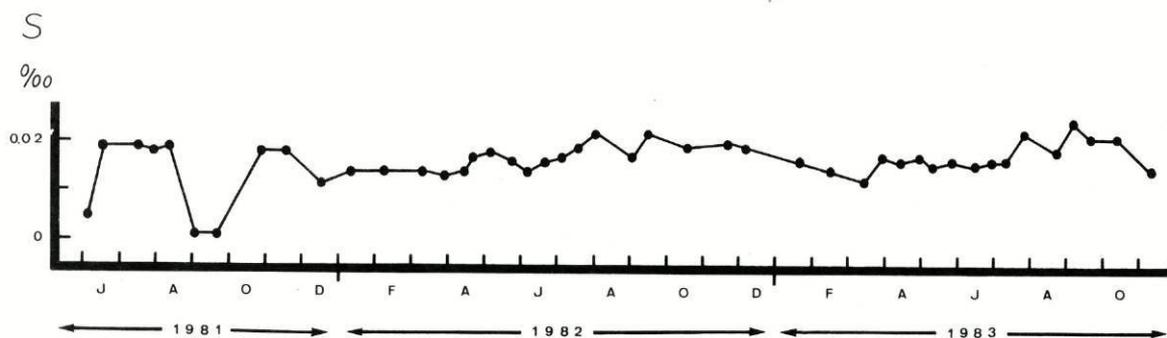


Fig. 5 - Variação dos valores de salinidade da água.

Não obstante as flutuações registadas (Fig. 4) e atendendo ao valor médio de dureza da água - 95,4 mg de $\text{CaCO}_3/1$ - somos levados a considerar a água analisada como sendo uma água macia (TERVER, op. cit.).

Salinidade

Os valores de salinidade determinados (Fig. 5) foram muito baixos, tendo-se registado um mínimo de 0,001⁰/oo em Setembro de 1981 e um máximo de 0,024⁰/00, no mês de Setembro de 1983.

Deve, entretanto, sublinhar-se que, apesar de a zona de amostragem ser influenciada pela dinâmica das marés, as colheitas de água foram feitas durante a maré baixa, o que contribuiu certamente para os baixos valores de salinidade detectados, durante o período de investigação.

pH

O valor médio de pH da água foi 7,2 e os valores determinados oscilaram entre 6,1 e 8,7 (Fig. 6).

O valor máximo foi registado em Agosto de 1981 e em Março de 1982, observando-se que, num e noutro caso, o pH decresceu progressivamente até atingir respectivamente o valor de 6,4 no mês de Fevereiro de 1982, e 6,1 em Julho do mesmo ano.

Desde finais de Julho de 1982 até à conclusão do presente estudo, os valores de pH oscilaram entre 6,4 e 7,9, não tendo sido registadas flutuações tão marcadas como as referidas anteriormente.

Clorofila a

Durante o período de estudo, a concentração de clorofila a foi muito irregular (Fig. 7), com valores oscilando entre 0,39 mg/m³ e 39,26 mg/m³.

Os valores baixos foram observados no Outono, Inverno e início da Primavera.

Em Agosto de 1981 registou-se o valor máximo de clorofila a, tendo-se assistido seguidamente ao seu declínio até Janeiro do ano seguinte, altura em que apenas se obteve um valor de $0,39 \text{ mg/m}^3$, o mínimo detectado durante o período de prospecção.

Nos meses de Verão de 1982, salientou-se um valor relativamente elevado - $22,19 \text{ mg/m}^3$ - referente a uma das amostragens efectuadas no mês de Setembro. Esta concentração corresponde ao pico de Verão, o qual surgiu um mês mais tarde em relação ao ano anterior.

A este período seguiu-se um outro, caracterizado por baixas concentrações de clorofila a, período esse que se prolongou até ao início da Primavera.

Em Março de 1983 a concentração de clorofila a atingiu o valor de $13,47 \text{ mg/m}^3$, que julgamos corresponder ao pico da Primavera, embora ligeiramente inferior ao registado em Maio do ano anterior.

Até ao final do presente estudo a variação dos valores de clorofila a foi muito irregular, não sendo evidente a flutuação sazonal.

Apesar de tudo, observou-se uma certa constância no que diz respeito à época do ano em que se registaram os valores mais baixos de clorofila a, mais concretamente em Janeiro de 1982 e Dezembro do mesmo ano.

Parece-nos, no entanto, que os valores obtidos sugerem uma redução apreciável da concentração de clorofila a desde Junho de 1981 até Novembro de 1983.

Feopigmentos

A variação da concentração de feopigmentos foi bastante irregular e os valores encontrados foram geralmente mais baixos que os correspondentes aos de clorofila a (Fig. 7).

A partir de meados de Junho de 1981 a concentração de feopigmentos sofreu pequenas oscilações, que se traduziram em progressivo declínio até

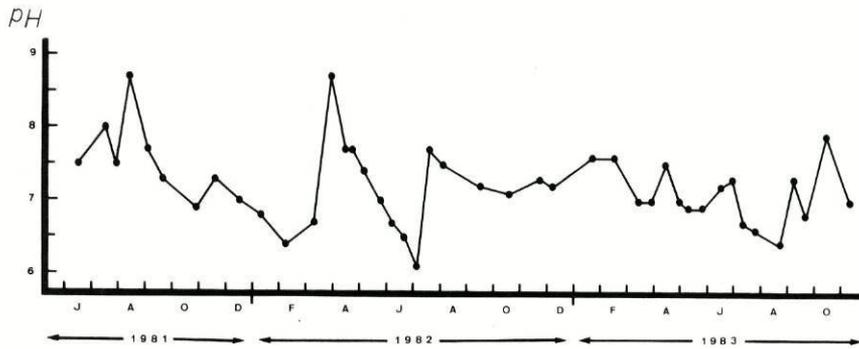


Fig. 6 - Flutuação dos valores de pH da água.

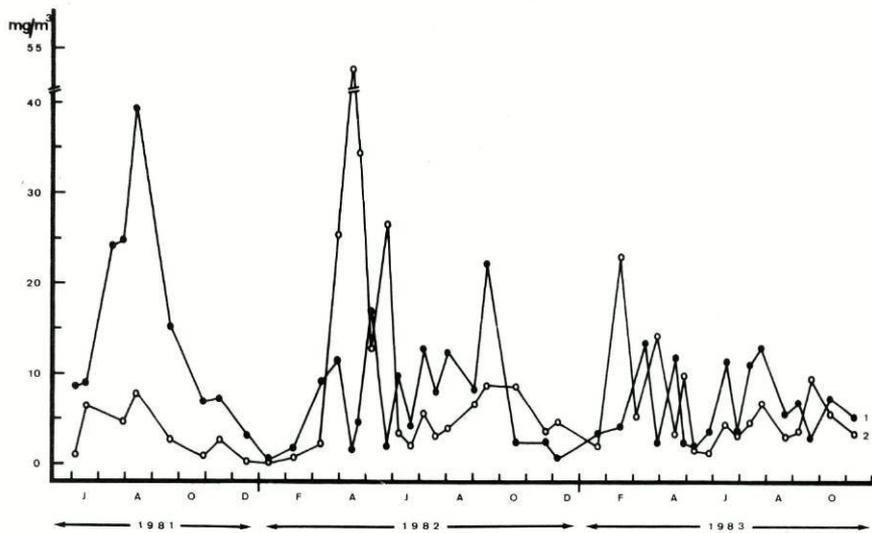


Fig. 7 - Variação da concentração de clorofila a e de feopigmentos da água.

1 - clorofila a; 2 - feopigmentos.

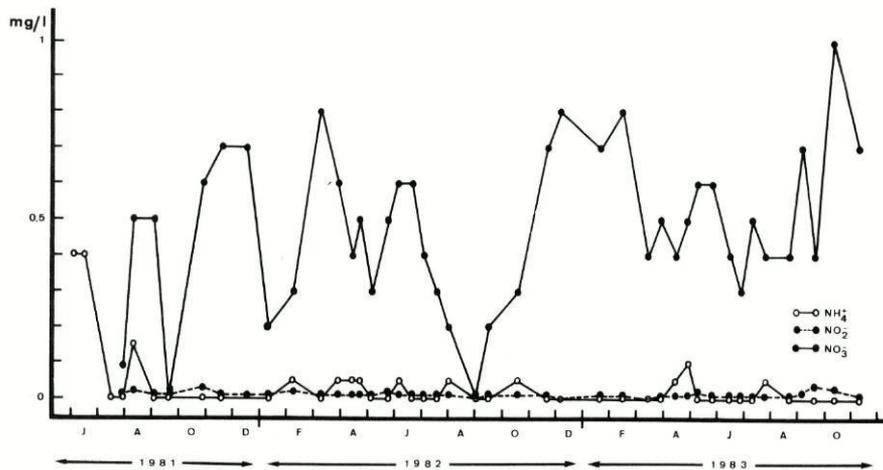


Fig. 8 - Flutuação da concentração de amônia, nitritos e nitratos da água.

Janeiro do ano seguinte, altura em que a quantidade de feopigmentos presentes na água foi extremamente baixa.

Porém, nos meses da Primavera observou-se um aumento significativo e a sua concentração atingiu o valor de 52,78 mg/m³ em Abril de 1982, registando-se no mês seguinte uma apreciável redução e o seu valor manteve-se relativamente baixo até Janeiro de 1983. Registou-se, no entanto, um valor apreciável em Fevereiro do mesmo ano.

Até ao final deste estudo as variações registadas foram irregulares, não se tendo detectado flutuações apreciáveis.

Amónia

Os valores de amónia (NH₄⁺) registados foram muito baixos e relativamente uniformes (Fig. 8).

O valor médio da concentração de amónia foi 0,03 mgN/l, devendo salientar-se que 70% das determinações efectuadas correspondem a valores não detectáveis, visto que eram inferiores a 0,05 mgN/l, valor este correspondente ao limite de detecção do método utilizado.

Os valores encontrados foram muito inferiores aos níveis de amónia considerados tóxicos para a comunidade biótica (MADEIRA & RIBEIRO DA CRUZ, 1981), com excepção dos registados em Junho de 1981. De facto, segundo estes autores, a concentração de 0,2-0,3 mg/l de amoníaco, na sua forma ionizada (NH₄⁺), representa o limite a partir do qual a toxicidade do amoníaco se manifesta nos peixes mais sensíveis.

Com efeito, existe uma relação muito estreita entre a concentração de amónia e a de amoníaco, sendo a toxicidade deste composto cerca de 100 vezes superior à da amónia (TERVER, 1982).

É claro que a influência nefasta dos compostos anteriormente referidos depende, por um lado, da sensibilidade das espécies animais e, por outro, varia com a temperatura e o pH da água.

De acordo com LIEBMANN (1960) e TERVER (1982) a quantidade de am \bar{O} nia necessaria para se obter uma determinada concentraao de amoniacoo decresce a medida que o pH da agua aumenta. Refira-se tambem que o risco de toxicidade aumenta com a elevaao da temperatura da agua (TERVER, 1982).

Do exposto facilmente se compreende qual a importancia de que se reveste o controlo da concentraao de amonia e de pH da agua, muito especialmente quando se trata de uma massa hidrica pouco tamponada como e o caso da area prospectada (Fig. 6), facto que e agravado pelas oscilaoes termicas (Fig. 3).

Nitritos

Os valores determinados foram sempre baixos e muito uniformes (Fig. 8), sendo o seu valor medio igual a 0,01 mgN/l.

Eram, alias, de esperar concentraoes desta ordem de grandeza, uma vez que a agua manteve, como vimos, um elevado grau de oxigenaao.

Nitratos

No seu conjunto os valores de nitratos (NO_3^-) foram muito variaveis, tendo-se registado um minimo correspondente a valores nao detectaveis, e um maximo de 1,00 mgN/l (Fig. 8).

Como se pode ver na figura 8, registaram-se concentraoes de NO_3^- iguais ou superiores a 0,60 mgN/l em muitas das colheitas efectuadas durante a realizaao deste trabalho. Para alem das oscilaoes detectadas verifica-se uma certa constancia relativamente a epoca do ano em que se determinaram concentraoes iguais ou superiores a 0,60 mgN/l, mais concretamente em Outubro, Novembro e Dezembro de 1981, no periodo compreendido entre Novembro de 1982 e Fevereiro de 1983, Outubro e Novembro de 1983 e ainda em algumas das amostragens efectuadas na Primavera (Maro de 1982 e Maio de 1983) e no Verao (Junho de 1982 e Setembro de 1983).

Nos meses de Primavera e Verão de 1983 observou-se uma deplecção de NO_3^- , embora menos acentuada que no mesmo período do ano anterior.

Curiosamente, em Setembro de 1983 registou-se um valor de 0,68 mgN/1, o que contrasta com os valores encontrados no mesmo mês de 1981 e 1982 em que a concentração de NO_3^- foi muito baixa.

Desde Março de 1983 até Outubro do mesmo ano assistiu-se à regeneração dos nitratos cuja concentração atingiu o valor de 1,00 mgN/1 no mês de Outubro de 1983.

Apesar das oscilações detectadas em relação à concentração de clorofila a e de nitratos, observa-se uma certa correspondência entre os valores baixos daquele pigmento e os valores elevados de NO_3^- correspondentes às colheitas efectuadas em Novembro e Dezembro de 1981 e ainda no período compreendido entre Novembro de 1982 e Fevereiro do ano seguinte.

Na primeira colheita de Setembro de 1982 verifica-se que um valor muito baixo de NO_3^- é acompanhado por uma baixa concentração de clorofila a, cujo valor sofre considerável incremento na segunda colheita do mesmo mês.

Todavia, a falta de paralelismo entre estes dois factores ecológicos foi particularmente evidente nas amostragens de Janeiro de 1982 em que se detectou uma deplecção de NO_3^- apesar da escassez de clorofila a e de feopigmentos (Fig. 7).

Com efeito, a deplecção de nutrientes não depende unicamente do desenvolvimento do fitoplancton. Se, por um lado, a pluviosidade pode provocar o enriquecimento da água em nutrientes devido à lixiviação dos terrenos da bacia de drenagem, por outro, pode também provocar a sua diluição. Assim sendo, a redução de NO_3^- não deve ser interpretada apenas em função da maior ou menor concentração daquele pigmento clorofilino. Além disso, pode ainda acontecer que um baixo valor de clorofila a não corresponda a um pequeno número de células fitoplanctónicas, podendo, isso sim, significar a presença de espécies al-

gais deficientes naquele pigmento.

Analisando a variação de clorofila a e relacionando-a com a de pH verifica-se um certo paralelismo entre o pico de Verão de clorofila a, observado em Agosto de 1981, e o elevado valor de pH (8,7) determinado na mesma data. Este valor de pH parece indicar uma elevada actividade fotossintética, a qual parece ter decrescido até Janeiro de 1982, período em que também se registou um declínio no pH da água. Porém, a correspondência entre a concentração de clorofila a e o valor de pH não foi tão nítida em Março de 1982 apesar de se ter registado um valor de pH da mesma ordem de grandeza do detectado em Agosto de 1981.

Por outro lado, o pico de clorofila a observado em Setembro de 1982 parece não ter provocado uma alteração significativa do pH, o que pode dever-se à actividade respiratória dos organismos presentes no meio.

2.3. Zooplancton

A densidade das formas zooplanctónicas consideradas (copépodes e cladóceras) foi relativamente baixa no Inverno e início da Primavera (Fig. 9) e o valor mais baixo - 217 indivíduos por m^3 - foi observado em Dezembro de 1981. Porém, este valor sofreu um incremento apreciável, tendo-se registado a densidade de 31 826 indivíduos por m^3 no mês de Abril de 1982, o valor máximo registado neste estudo, o qual corresponde ao pico da Primavera.

Para esta grande densidade contribuíram as cladóceras, muitas das quais eram portadoras de ovos, e representadas por uma elevada percentagem de formas jovens.

Porém, o pico da Primavera não se deve apenas à abundância de cladóceras, mas também de copépodes ciclopóides, como se pode ver na figura 10.

No mês seguinte verificou-se uma redução apreciável na densidade das formas zooplanctónicas, tendo-se capturado apenas 609 indivíduos por m^3 .

Porém, em Junho de 1982, a densidade de copépodes e cladóceras atin

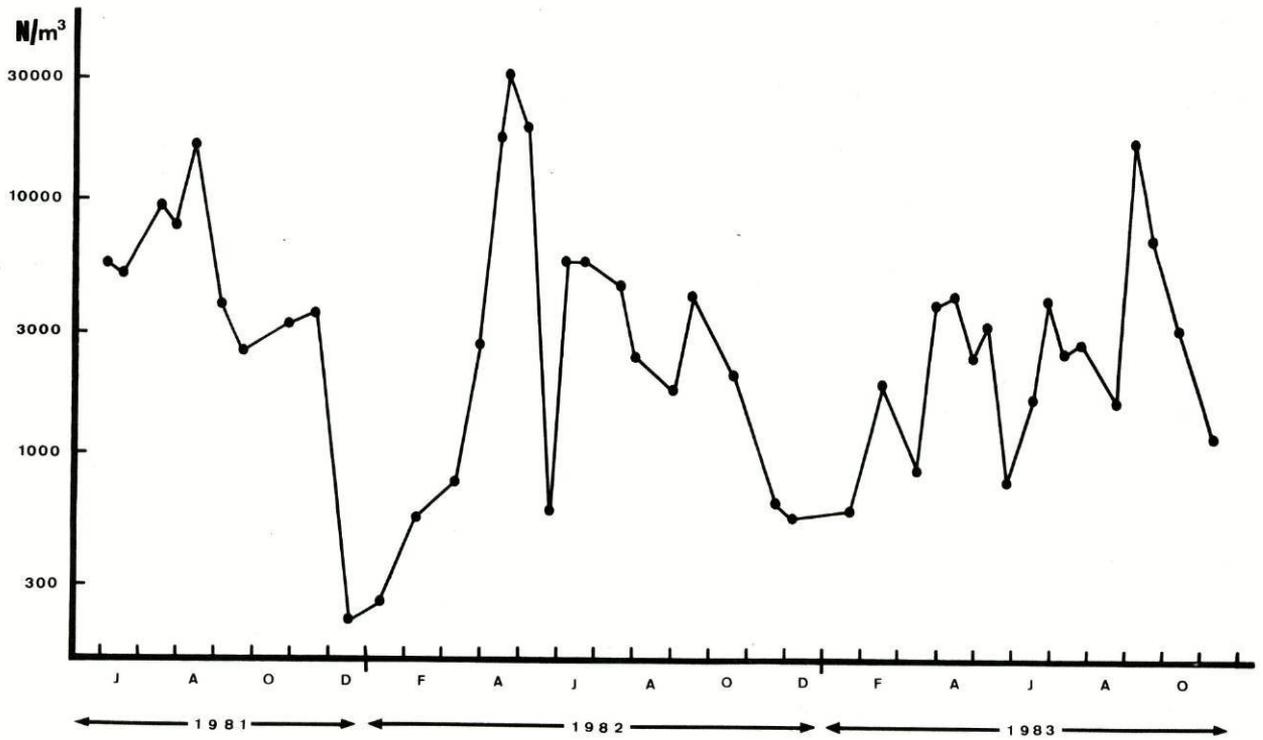


Fig. 9 - Variação da densidade do zooplankton.

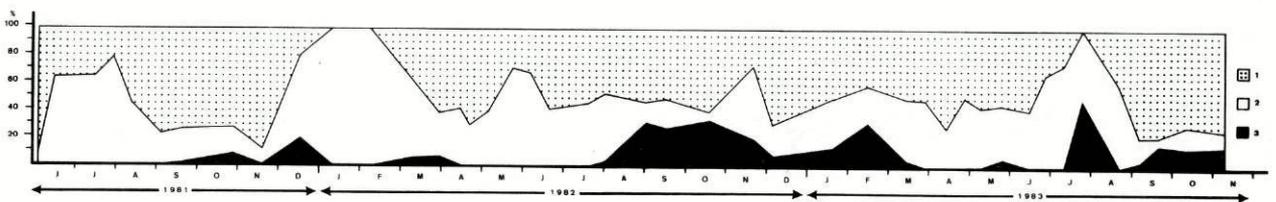


Fig. 10 - Valores percentuais da densidade de cladóceras, ciclopóides e calanóides, em relação ao zooplankton total.

- 1 - cladóceras; 2 - copépodes ciclopóides;
- 3 - copépodes calanóides.

giu o valor de 5 782 indivíduos por m^3 seguindo-se um período caracterizado por um declínio na abundância de zooplâncton, que se foi acentuando até Dezembro do mesmo ano.

No início da Primavera de 1983 observou-se um ligeiro acréscimo, embora o valor mais elevado de densidade registado nessa época do ano tenha sido consideravelmente inferior ao correspondente ao mesmo período do ano transacto.

Nos restantes meses da Primavera e início do Verão as flutuações foram apreciáveis, salientando-se uma densidade elevada no mês de Setembro de 1983 - 17 043 indivíduos por m^3 - tal como havia acontecido em Agosto de 1981, em que a densidade das formas zooplânctónicas atingiu o valor de 16 783 indivíduos por m^3 .

No que respeita à correspondência entre a densidade de zooplâncton e a concentração de clorofila a, salientamos que, no mês de Agosto de 1981, se verificou um pico relativamente a estes dois parâmetros. Este facto sugere um predomínio de consumidores primários (ciclopóides e cladóceras), o que é confirmado pela observação da figura 10.

Seguiu-se um período de redução da concentração de clorofila a, cuja escassez terá provocado um declínio na densidade de zooplâncton.

Porém, em Abril de 1982, observou-se um segundo "bloom" de zooplâncton, que parece ter surgido numa altura em que a concentração de clorofila a era baixa, o que nos leva a admitir a hipótese de ter havido um desenvolvimento de microalgas deficientes em clorofila a ou a presença de células fitoplânctónicas mortas como indica a elevada concentração de feopigmentos de terminados nessa época do ano.

Por outro lado, a recuperação de clorofila a, registada em Setembro de 1982, parece ter tido uma expressão muito pouco significativa na abundância de copépodes e cladóceras, visto apenas se terem capturado 4 261 indivíduos por m^3 , dos quais 1 174 eram calanóides.

Do mesmo modo, desde Dezembro de 1982 até Novembro do ano seguinte, não se observou qualquer paralelismo entre a abundância de zooplâncton e de clorofila a, tendo a comunidade zooplânctônica aumentado particularmente em Setembro de 1983, sem que se tivessem registado valores apreciáveis de clorofila a, pelo que admitimos novamente a hipótese de ter havido um predomínio de algas deficientes naquele pigmento ou então encontrar-se numa forma degradada, como sugere a concentração de feopigmentos observada em Fevereiro de 1983.

Da observação da figura 10 constata-se que a densidade de copépodes calanóides foi geralmente mais baixa que a das restantes formas zooplânctônicas consideradas, não tendo sido capturados em algumas das colheitas efectuadas e o seu número apenas representou mais de 30% das amostras de zooplâncton nas amostragens de Setembro e Outubro de 1982, Fevereiro e Julho de 1983.

De entre o zooplâncton foram identificadas as seguintes formas:

Copépodes ciclopóides

Tropocyclops prasinus

Cyclops abyssorum

Acantocyclops robustus

Copépodes calanóides

Eudiaptomus sp.

Cladóceras

Bosmina longirostris

Ceriodaphnia sp.

Alona sp.

Das formas identificadas, *T. prasinus*, *A. robustus*, *B. longirostris* e *Ceriodaphnia* sp. foram as mais abundantes.

Diremos, em síntese, que a área prospectada se caracteriza por uma considerável amplitude térmica e ainda por apreciáveis oscilações ao ní-

vel da densidade de zooplanton e da concentração de nitratos e de clorofila a.

A interpretação do comportamento de alguns parâmetros é extremamente complexa devido à discrepância, não raro, verificada entre amostragens consecutivas, pelo que se nos afigura do maior interesse o prosseguimento deste estudo, no sentido de contribuir para o conhecimento do eco-sistema, em geral, e das condições em que se desenvolve *A. desmaresti*, em particular.

É provável que após a conclusão das obras de construção da barragem de Crestuma/Lever ocorra um acréscimo de nutrientes e, por conseguinte, da produtividade, sendo igualmente previsível uma diminuição de velocidade da corrente e aumento de profundidade assim como a ausência da influência das marés, o que provavelmente vai afectar a comunidade aquática local. Cremos, no entanto, que o represamento da água não provocará o desaparecimento de *A. desmaresti*, visto sabermos que esta espécie animal existe em alguns lagos de barragens do norte de Portugal.

3. ASPECTOS DE DINÂMICA POPULACIONAL

Atendendo a que um dos objectivos do presente trabalho é saber qual o contributo da população de *A. desmaresti* para a comunidade biótica local afigurou-se-nos ter grande interesse proceder à caracterização da população daquele crustáceo, com base na distribuição da frequência das classes de tamanho (Fig. 11), na abundância dos "indivíduos indiferenciados", machos e fêmeas, nos valores de fecundidade e de proporção de sexos (Tabela 4).

A colheita dos animais foi feita com um "camaroeiro" comum, sendo muito variável o esforço de captura desenvolvido conforme a época do ano.

Segundo as nossas observações, *A. desmaresti* ocupa um biótopo caracterizado pela considerável abundância de vegetação aquática.

Na realidade, este crustáceo dulciaquícola não é comum em áreas desprovidas de qualquer abrigo, plantas ou pedras submersas (JOLY, 1843; GAUTHIER, 1924; REDEKE, 1936; MARGALEF, 1953; VORSTMAN, 1955; DESCOUTURELLE, 1980).

Em consequência da densidade da vegetação aquática no local de amostragem e da agilidade dos animais, não conseguimos ultrapassar algumas dificuldades relacionadas com as colheitas quantitativas, não obstante as inúmeras tentativas levadas a cabo no sentido de quantificar a dinâmica populacional desta espécie animal. Por isso, as amostragens efectuadas são meramente qualitativas e não reflectem o efectivo da população, pelo que os resultados obtidos devem ser interpretados de acordo com esses conditionalismos.

Entendemos dever salientar que nos parece ter grande importância ensaiar outros métodos de colheita, por forma a obter dados quantitativos ou mesmo semi-quantitativos referentes à abundância de *A. desmaresti* no seu habitat, nomeadamente através da uniformização do esforço de captura a desenvolver aquando da colheita dos animais. A obtenção de dados relativos à densida-

DATA	"ind. indiv."		♂		♀		Proporção de sexos $\frac{n^\circ \uparrow}{n^\circ \downarrow}$	Taxa de fecundidade $\frac{n^\circ \downarrow \text{ovíg.}}{n^\circ \text{total } \downarrow} \times 100$
	N	%	N	%	N	%		
16/06/81	2	2,47	—	—	—	—	—	—
16/07/81	176	94,12	—	—	—	—	—	—
30/07/81	152	73,79	—	—	—	—	—	—
13/08/81	142	70,30	—	—	—	—	—	—
4/09/81	40	20,00	—	—	—	—	—	—
21/09/81	13	6,57	—	—	—	—	—	—
28/10/81	14	2,74	—	—	—	—	—	—
19/11/81	0	—	—	—	—	—	—	—
17/12/81	1	0,33	176	57,70	128	41,97	1,38	—
11/01/82	1	0,48	119	57,21	88	42,31	1,35	—
9/02/82	0	—	125	59,52	85	40,48	1,47	—
10/03/82	0	—	93	50,54	91	49,46	1,02	1
31/03/82	0	—	135	59,47	92	40,53	1,47	8
15/04/82	0	—	117	56,80	89	43,20	1,31	16
22/04/82	0	—	114	58,16	82	41,84	1,39	17
6/05/82	0	—	114	58,16	82	41,84	1,39	10
24/05/82	0	—	110	56,99	83	43,01	1,33	39
7/06/82	1	0,49	109	53,69	93	45,81	1,17	72
21/06/82	28	14,00	116	58,00	56	28,00	2,07	93
5/07/82	175	87,50	15	7,50	10	5,00	1,5	100
19/07/82	131	65,50	30	15,00	39	19,50	0,77	77
2/08/82	92	46,00	41	20,50	67	33,50	0,61	9

TABELA 4 - Valores relativos ao estudo de dinâmica populacional de *A. desmaresti*.

N - nº de indivíduos das sub-amostras

DATA	"ind. indif."		♂		♀		Proporção de sexos $\frac{n^{\circ} \text{♂}}{n^{\circ} \text{♀}}$	Taxa de fecundidade $\frac{n^{\circ} \text{♀ ovíg.}}{n^{\circ} \text{total ♀}} \times 100$
	N	%	N	%	N	%		
2/09/82	82	41,00	21	10,50	97	48,50	0,22	—
16/09/82	16	8,00	49	24,50	135	67,50	0,36	—
19/10/82	14	7,00	75	37,50	111	55,50	0,68	—
22/11/82	32	16,33	82	41,84	82	41,84	1,00	—
6/12/82	13	6,50	92	46,00	95	47,50	0,97	—
21/01/83	7	3,50	102	51,00	91	45,50	1,12	—
16/02/83	11	5,50	104	52,00	85	42,50	1,22	—
14/03/83	9	5,42	76	45,78	81	48,80	0,94	—
29/03/83	12	6,00	110	55,00	78	39,00	1,41	1
14/04/83	9	4,50	115	57,50	76	38,00	1,51	5
28/04/83	0	—	141	70,50	59	29,50	2,39	15
10/05/83	2	1,00	114	57,00	84	42,00	1,36	25
26/05/83	0	—	111	55,50	89	44,50	1,25	44
16/06/83	0	—	59	29,50	141	70,50	0,42	89
28/06/83	0	—	98	49,00	102	51,00	0,96	91
11/07/83	1	0,50	76	38,00	123	61,50	0,62	97
25/07/83	89	44,50	67	33,50	44	22,00	1,52	93
22/08/83	142	71,00	16	8,00	42	21,00	0,38	19
7/09/83	81	40,50	19	9,50	100	50,00	0,19	—
21/09/83	82	41,00	31	15,50	87	43,50	0,36	—
12/10/83	2	1,00	77	38,50	121	60,50	0,64	—
10/11/83	3	1,50	98	49,00	99	49,50	0,99	—

TABELA 4 - Valores relativos ao estudo de dinâmica populacional de *A. desmaresti* (Continuação).

de de *A. desmaresti* reveste-se de particular interesse, visto que o seu desconhecimento impossibilita, sô por si, a avaliação da produtividade populacional daquele crustáceo.

Assim, e pelas razões já expostas, procurámos interpretar as variações sazonais relativas à distribuição das classes de tamanho, com base nas amostragens qualitativas efectuadas, durante o período de investigação.

Dos animais capturados retirava-se aleatoriamente uma sub-amostra constituída, na maior parte dos casos, por cerca de 200 indivíduos, que eram mantidos no congelador até ser possível proceder ao seu estudo, isto é, medição do comprimento e identificação do sexo.

Os animais da sub-amostra destinavam-se ao estudo da distribuição da frequência das diferentes classes de tamanho, da taxa de fecundidade e da proporção de sexos, sendo os restantes espécimens da colheita original utilizados para a realização dos ensaios laboratoriais.

3.1. Variação anual das diferentes classes de tamanho

Todos os animais das sub-amostras eram medidos e agrupados em classes de tamanho (com 1 mm de intervalo), sendo o respectivo comprimento total medido desde a ponta do rostro até à extremidade dos urópodes.

Estes dados obtidos mensal ou quinzenalmente, como já foi dito anteriormente, estão representados sob a forma de histogramas, onde além de se indicarem as percentagens dos "indivíduos indiferenciados", fêmeas e machos, está também representada a percentagem das fêmeas ovíferas (Fig. 11).

Inicialmente o nosso plano de trabalho não incluía a identificação do sexo dos indivíduos mas em breve constatámos que essa omissão resultava na perda de informações referentes ao crescimento dos animais, à taxa de fecundidade e à proporção de sexos.

Assim sendo, desde Dezembro de 1981 passámos a determinar o sexo

dos indivíduos através da observação microscópica das características dos pleópodes I e II (DESCOUTURELLE, 1971a, 1971b e 1980), desde que o comprimento dos animais excedesse 13 mm.

Os animais com um comprimento igual ou inferior a 13 mm eram considerados "indivíduos indiferenciados", pelo facto de, indivíduos com esse tamanho não terem ainda dimorfismo sexual aparente.

Em 1981 a nova geração foi observada em meados de Junho, representando então 2,47% da amostra. Este valor aumentou drasticamente até atingir o valor máximo (94,12%), em meados de Julho.

No mês seguinte os "indivíduos indiferenciados" ainda representavam uma fracção considerável da amostra - 70,30% - mas a sua abundância decresceu bruscamente em Setembro e Outubro, não tendo sido capturados na colheita de Novembro.

De salientar, no entanto, que o aparecimento da nova geração foi acompanhado por uma quebra na abundância dos animais de maiores dimensões, cujo efectivo, em meados de Julho, apenas correspondia a 5,88% da amostra.

Em 1982 as primeiras fêmeas ovígeras foram observadas em meados de Março, representando então 1,09% da amostra. O seu número aumentou nos meses da Primavera até atingir a máxima abundância (33,00%), no início de Junho. A partir desta data a percentagem de fêmeas ovígeras sofreu um decréscimo progressivo, representando apenas 3,00% da amostra, no início de Agosto, já não se tendo observado na colheita efectuada em meados de Setembro.

Estes dados permitem concluir que o período reprodutivo, identificado pela presença de fêmeas ovígeras, teve a duração de 6 meses aproximadamente.

A nova geração foi detectada no início de Junho e o valor máximo de efectivos foi registado na primeira colheita do mês de Julho, data em que os "indivíduos indiferenciados" constituíam 87,50% da amostra.

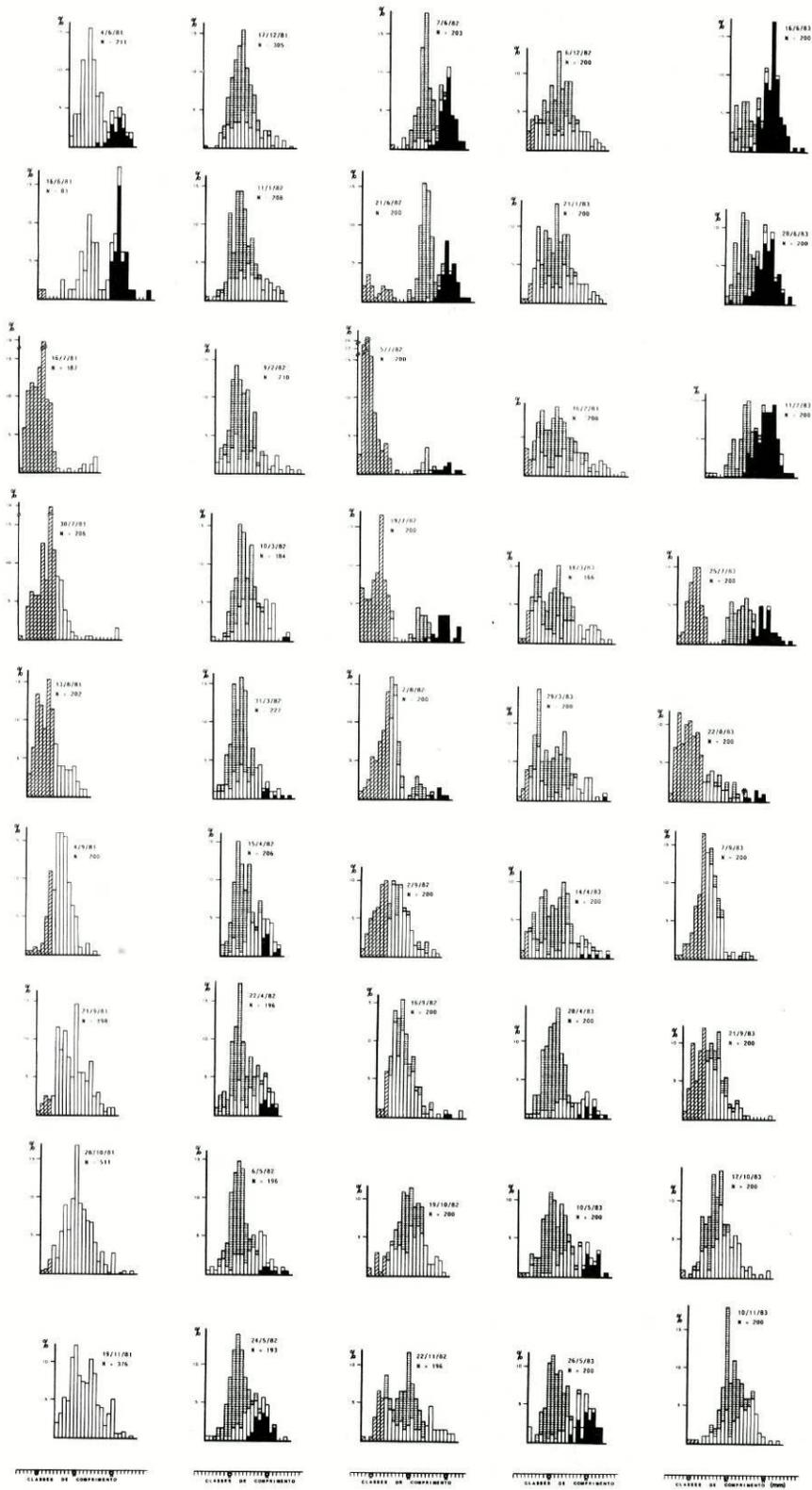


Fig. 11 - Histogramas da frequência das classes de comprimento total (intervalo de 1 mm) de *A. desmaresti*.

 - "indivíduos indiferenciados";
  - machos;
  - fêmeas;
  - fêmeas ovigeras. N - número de indivíduos das sub-amostras estudadas.

Em 1983 as primeiras fêmeas ovígeras foram observadas, tal como em 1982, no mês de Março, embora com um atraso de duas semanas, aproximadamente. A sua abundância atingiu o valor máximo em meados de Junho (62,50% da amostra), tendo decrescido progressivamente até que, em Agosto, a percentagem de fêmeas ovígeras foi apenas 4,00%.

O período reprodutivo teve a duração aproximada de 5 meses, visto que na primeira colheita de Setembro já não foram capturadas fêmeas portadoras de ovos.

Os indivíduos pertencentes à nova geração foram observados pela primeira vez em meados de Julho, data em que constituíam 0,50% da amostra e a sua abundância atingiu o máximo (71,00% da amostra) em Agosto.

De um modo geral os machos foram mais abundantes que as fêmeas, tanto em 1982 como em 1983, com excepção das amostragens efectuadas em Julho, Agosto, Setembro, Outubro e Dezembro de 1982, assim como em algumas colheitas realizadas nos meses de Março, Junho, Julho, Agosto, Setembro e Outubro de 1983 (Tabela 4).

No que diz respeito ao tamanho, as fêmeas apresentavam dimensões geralmente superiores às dos machos, verificando-se, todavia, o inverso nas colheitas de Agosto e Setembro de 1982 e 1983 (Tabela 4).

A fêmea de maiores dimensões, capturada durante o período de realização deste trabalho, media 38 mm enquanto que os machos raramente excediam 28 mm de comprimento total (Fig. 11).

Curiosamente, nos meses de Verão de 1981, 1982 e 1983 verificámos o desaparecimento dos indivíduos de maiores dimensões.

Após dois anos e meio de investigações ficou-nos a impressão de que a ausência daqueles animais se deve, muito provavelmente, à mortalidade que ocorre após o período reprodutivo.

Estamos convictos de que os animais nascidos no Verão atingem a

maturação sexual no ano seguinte e morrem após o período reprodutivo.

Por outro lado, tendo em atenção a alteração dos valores de proporção de sexos (Tabela 4) parece poder-se concluir que o desaparecimento dos machos ocorre mais cedo que o das fêmeas.

De acordo com estas hipóteses admitimos que a longevidade de *A. desmaresti* é cerca de 12-14 meses, sendo ligeiramente maior nas fêmeas.

Efectivamente, já JOLY (1843) e mais tarde REDEKE (1936) haviam constatado, com uma certa surpresa, a redução do número de animais adultos nos meses de Verão.

Mais recentemente, VORSTMAN (1955) e DESCOUTURELLE (1980), trabalhando igualmente com *A. desmaresti*, também verificam o desaparecimento gradual dos animais adultos, atribuindo tal facto à mortalidade verificada no final do período reprodutivo.

Refira-se, no entanto, que este padrão de comportamento não constitui um caso particular, visto que encontramos na literatura diversos estudos referentes a outras espécies de crustáceos que corroboram as nossas observações em relação ao ciclo biológico de *A. desmaresti*.

Assim, BECK & COWELL (1976) referem que a taxa de mortalidade de *Palaeomonetes paludosus* é significativa desde Abril até Outubro, tendo ainda registado a ausência de animais com mais de 31 mm de comprimento, nas colheitas do mês de Outubro. Com base nestas observações, aqueles autores concluíram que a longevidade de *P. paludosus* está limitada a um ano.

Por seu lado, DULEPOV & POIS (1976) referem que os machos do anfí pode *Anisogammarus kygi* morrem após a copulação.

NIELSEN & REYNOLDS (1977) também observaram que os adultos de *Palaeomonetes kadiakensis* morrem com um ano de idade, após a reprodução.

Mais recentemente, GALHANO (1979) refere a ausência de exemplares de *A. desmaresti* com mais de 25 mm de comprimento, nos meses de Inverno,

e a redução do número de animais com mais de 15 mm de comprimento, no mês de Agosto, atribuindo a ausência dos primeiros à mortalidade e à migração, mas não se refere à causa ou causas do desaparecimento dos segundos.

No que respeita à estrutura etária da população de *A. desmaresti*, capturada na albufeira do Carrapatelo, GALHANO (1979) formula a hipótese de estarem presentes três gerações diferentes, no mês de Outubro, o que não corrobora a hipótese de VORSTMAN (1955) nem a nossa relativamente à longevidade de *A. desmaresti*.

Porém, entendemos dever salientar que o nosso método de captura foi diferente do utilizado no Carrapatelo. Aqui, os animais eram capturados com um "camaroeiro" fazendo arrastos horizontais de 5 metros de comprimento, enquanto que no nosso caso, o esforço de captura era variável, conforme a maior ou menor abundância dos animais.

Estamos certos de que esta diferença terá contribuído, pelo menos em parte, para a obtenção de resultados diferentes relativamente à representatividade das diversas classes de tamanho.

Com efeito, nas nossas colheitas, mesmo nos meses de Inverno, as classes de tamanho correspondentes aos indivíduos com mais de 25 mm estiveram representadas, tanto em 1982 como em 1983.

Quanto à duração do período reprodutivo não se verificaram diferenças significativas entre a população de Crestuma (presente estudo) e a do Carrapatelo (GALHANO, op. cit.), onde as fêmeas portadoras de ovos foram observadas desde Maio até Setembro.

De salientar que foi observado um certo paralelismo entre a elevação da temperatura da água e o aparecimento das primeiras fêmeas ovígeras, sugerindo este facto a necessidade de uma temperatura mínima para que se inicie e complete o processo reprodutivo.

Em 1982 e 1983 as primeiras fêmeas ovígeras foram observadas quan-

do a temperatura da água era respectivamente $10,4^{\circ}$ C e $12,1^{\circ}$ C.

Por seu lado, GALHANO (op. cit.) observou as primeiras fêmeas ovígeras na albufeira do Carrapatelo quando a temperatura da água atingia cerca de 13° C.

Todavia, o período reprodutivo de *A. desmaresti* na Holanda estende-se desde Abril/Maio até Julho (VORSTMAN, 1955), o que corresponde à época do ano em que, naquele país, os dias são mais longos tal como acontece desde Março até Outubro, no Norte de África. Com efeito, foi nesta época do ano que GAUTHIER (1924) observou as fêmeas portadoras de ovos. Perante estas observações e visto não ter detectado diferenças significativas entre a temperatura registada nos meses de Julho e Agosto, VORSTMAN (1955) salienta que a temperatura não é o único factor ecológico determinante da duração do período reprodutivo de *A. desmaresti*, admitindo também uma considerável influência do fotoperíodo.

Seria interessante verificar experimentalmente esta hipótese. A confirmar-se teríamos uma via de, em condições controladas, aumentar a produtividade desta espécie.

Com base nos dados apresentados na tabela 5, somos levados a concluir que a dispersão de *A. desmaresti* para o Norte da Europa foi acompanhada de uma ligeira redução na duração do período reprodutivo, muito provavelmente, devido ao abaixamento da temperatura e/ou alteração do fotoperíodo.

Como se pode ver na tabela 5 parece haver uma certa relação entre a duração do período reprodutivo de *A. desmaresti* e as condições ecológicas locais, dado que a época reprodutiva varia com a localização geográfica do biótopo onde os animais se desenvolvem.

LOCAL DE COLHEITA	PERÍODO REPRODUTIVO	REFERÊNCIAS
Holanda	Abril/Maio - Julho	VORSTMAN (1955)
Nordeste de França	Maio - Agosto	DESCOUTURELLE (1980)
Sul de França	Abril - Agosto	JOLY (1843)
Norte de Portugal	Março - Agosto / Setembro	FIDALGO (presente invest.ão)
Argélia	Março - Outubro	GAUTHIER (1924)

TABELA 5 - Período reprodutivo de *A. desmaresti* em diferentes locais de amostragem.

3.2 Fecundidade

Perante as diversas definições de fecundidade julgamos ser conveniente indicar que, neste estudo, adoptámos o conceito de WINBERG (1971), que considera a fecundidade de uma fêmea como sendo o número médio de ovos por postura.

Assim, a fecundidade de *A. desmaresti* foi determinada a partir de uma amostra de 120 fêmeas ovígeras cujos ovos foram removidos dos pleópodes e a sua contagem foi feita com o auxílio de um microscópio estereoscópico.

Antes da remoção dos ovos, as fêmeas eram anestesiadas, sendo para isso colocadas durante alguns segundos em água mineral gaseificada, medindo-se posteriormente o respectivo comprimento total.

No sentido de obstar à sub-estimação da fecundidade apenas se utilizaram fêmeas recentemente chegadas ao laboratório.

666 ovos foi a fecundidade média determinada, tendo o número de ovos oscilado entre 137 e 1 380. O comprimento total das 120 fêmeas observadas variou entre 24 e 35 mm.

Todavia, apesar da variabilidade dos resultados obtidos verificou-se que a fecundidade de *A. desmaresti* aumenta linearmente em função do tamanho da fêmea, podendo tal relação expressar-se pela equação de regressão:

$$N = 39,90 L - 500,49$$

significando N o número de ovos por postura e L o comprimento total das fêmeas (mm).

O coeficiente de correlação entre ambas as variáveis, N e L, é 0,31 e a sua apreciação foi feita segundo as tabelas de FISHER & YATES (SNEDECOR, 1945), o que nos conduziu à rejeição da hipótese nula para o nível de significância de 1%, pelo que aquele coeficiente de correlação é significativamente diferente de zero.

Porém, apesar da significativa correlação encontrada (entre o número de ovos por postura e o comprimento da fêmea) entendemos dever salientar que tal conclusão se baseia num elevado número de observações. Por esta razão parece-nos que a rejeição da hipótese nula se deve interpretar como sendo não só uma consequência da efectiva interdependência entre aquelas duas variáveis, mas também como sendo devida ao elevado número de graus de liberdade utilizados, que são o reflexo do tamanho da amostra analisada.

Em nossa opinião, a dispersão dos resultados encontrados (Fig. 12) pode atribuir-se, por um lado, ao facto de as fêmeas observadas serem portadoras de embriões em diferentes fases de desenvolvimento e, por outro, à possibilidade de a mesma fêmea poder ser portadora de ovos mais que uma vez durante o seu ciclo de vida (GAUTHIER, 1924; NOUVEL, 1939; DESCOUTURELLE, 1980).

Com efeito, parece-nos razoável admitir que uma das causas possíveis da variabilidade encontrada é a mortalidade dos embriões durante o período de incubação, tal como refere REEVE (1969) nos estudos que efectuou sobre *Palaemon serratus*.

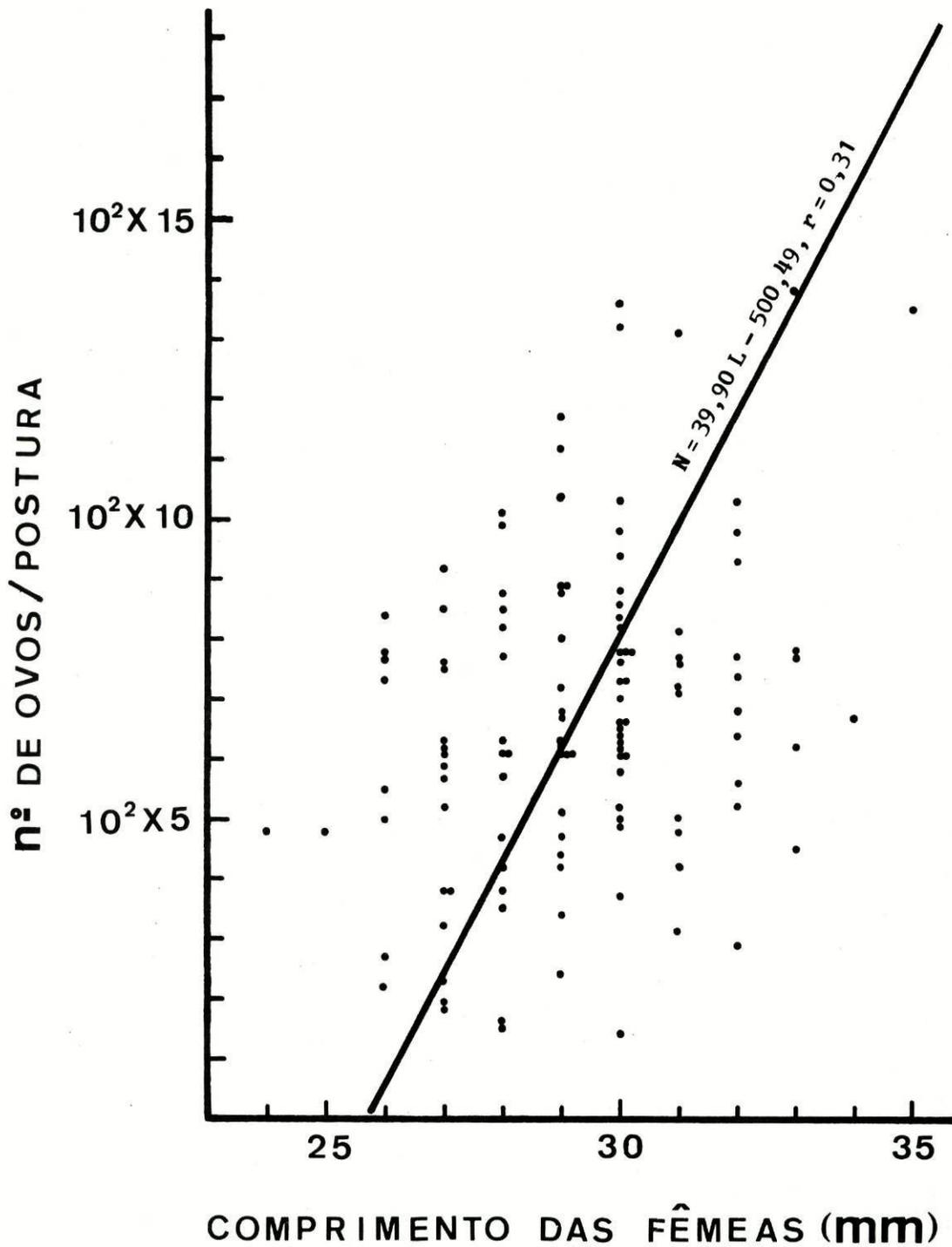


Fig. 12 - Relação entre os valores de fecundidade e os de comprimento total das fêmeas.

De facto, os ovos embrionados provenientes das diferentes fêmeas observadas não se encontravam no mesmo estado de desenvolvimento. Muitos deles eram embriões bem diferenciados enquanto que outros se encontravam no início do período de incubação.

Por outro lado, parece-nos aceitável admitir que, no momento da primeira postura, as fêmeas tenham aproximadamente o mesmo tamanho mas aquelas que, mais tarde, sejam eventualmente portadoras de ovos pela segunda vez terão dimensões superiores às que apresentavam no momento da primeira postura. Nada nos permite concluir que, na segunda postura, a fecundidade das fêmeas seja significativamente diferente da registada na primeira postura.

Porém, LASENBY (1971), citado por GOSHO (1975), refere que a fecundidade de *Mysis* sp. decresce nos sucessivos períodos reprodutivos. A verificar-se o mesmo comportamento em *A. desmaresti*, somos levados a concluir que a fecundidade depende não só do tamanho da fêmea, mas ainda do número de ordem da postura.

Assim sendo, pretender analisar a fecundidade de *A. desmaresti* somente em função do comprimento das fêmeas, parece-nos uma visão demasiado linear, que não permite explicar a enorme variabilidade do número de ovos das fêmeas que apresentam o mesmo tamanho (Fig. 12).

Finalmente, dentro do âmbito do estudo da fecundidade de *A. desmaresti* procedemos também à determinação da taxa de fecundidade, que corresponde à percentagem de fêmeas ovígeras relativamente ao número total de fêmeas observadas (PETRUSEWICZ & MACFADYEN, 1970).

Assim, durante o período de investigação, os valores de taxa de fecundidade de *A. desmaresti* (tabela 4) apresentaram os seguintes valores extremos:

ANO	MÍNIMO	MÁXIMO
1982	1% (Março)	100% (Julho)
1983	1% (")	97% (")

4. ASPECTOS DA BIOLOGIA DE *A. desmaresti*

Após a chegada ao laboratório os animais eram mantidos em aquários, uns a 12^o C e outros a 20^o C, conforme as condições térmicas experimentais a que iriam ser submetidos posteriormente.

Todos os ensaios laboratoriais foram efectuados a 12^o C e a 20^o C, exceptuando-se os destinados à determinação do crescimento dos machos e das fêmeas e os referentes ao estudo do ciclo biológico de *A. desmaresti*. Por razões que oportunamente exporemos, estas experiências apenas foram realizadas a 20^o C.

Os aquários eram iluminados desde as 6 até às 20 horas, sendo a iluminação resultante da combinação de luz natural e de luz artificial (do tipo da luz do dia), produzida por lâmpadas fluorescentes com 25 W de potência.

Deste modo, os animais eram submetidos a um fotoperíodo de 14 horas, o qual corresponde aproximadamente ao fotoperíodo natural nos meses de Verão.

Na maior parte dos casos utilizámos aquários de vidro (18×25×35 cm), que funcionavam em sistema fechado mas independente (Fig. 13). Excepto indicação em contrário, em cada aquário era introduzido um filtro de fundo constituído por uma placa de plástico perfurada e com dois tubos, servindo um para a insuflação do ar sob pressão e o outro para a saída da mistura ar-água.

Esta placa era depois coberta com uma camada de areão que permitia, por um lado, a retenção mecânica das partículas em suspensão na água e, por outro, facilitava a proliferação de bactérias indispensáveis à filtração biológica.

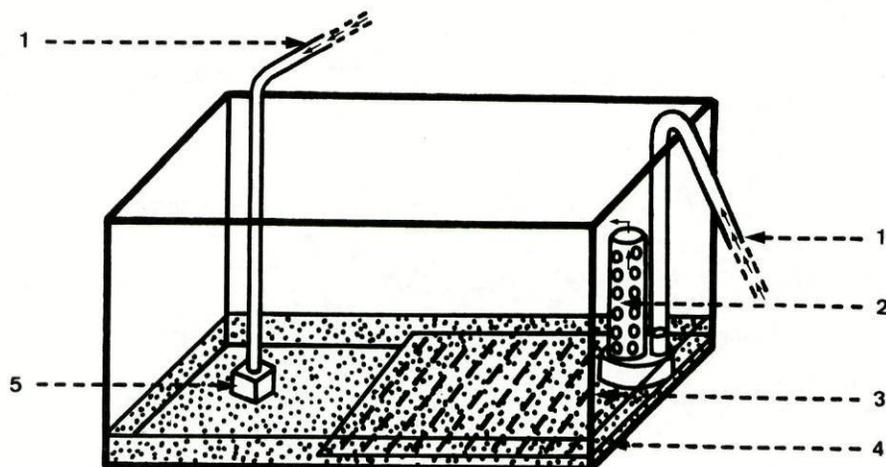


Fig. 13 - Esquema dos aquários utilizados para a aclimação dos animais e para a realização de alguns ensaios laboratoriais.

- 1 - ar; 2 - mistura ar-água; 3 areão;
4 - placa de plástico perfurada; 5 - pedra difusora

Sobre o filtro biológico eram colocados alguns fragmentos de ma crófitas colhidas na área estudada e algumas pedras que serviam de abrigo aos animais.

O arejamento da água dos aquários era reforçado pela introdução de uma pedra difusora de ar, colocada num dos cantos do aquário.

Nos aquários "stock", os animais eram alimentados simultaneamente com lodo, tetramin e microalgas.

O lodo, proveniente do local habitual das colheitas, era constituído por matéria orgânica viva e morta assim como matéria inorgânica.

No sentido de eliminar as partículas e os organismos de maiores dimensões procedia-se à filtração do lodo através de uma rede de nylon com cerca de 200 μ de malha.

As microalgas utilizadas, monocultura de *Scenedesmus* sp., eram cultivadas no meio de Miquel e eram fornecidas aos animais enquanto "frescas"

ou após descongelação.

Tanto o lodo como as microalgas eram congelados sempre que se obtinham em quantidades apreciáveis evitando-se, assim, rupturas de "stock".

Quanto ao tetramin, alimento utilizado em aquarofilia para alimentação de peixes, era reduzido a pó (40-480 μ) com o qual se preparava uma suspensão em água destilada com a concentração de 1 mg/ml.

Com exceção das larvas, os alimentos eram fornecidos aos animais em filtros de fibra de vidro, onde os alimentos ficavam retidos após filtração.

Refira-se ainda que a limpeza dos aquários era feita diariamente e consistia na remoção dos animais mortos, das exúvias, dos restos de alimento e na substituição de cerca de metade da água dos aquários por igual quantidade de água "fresca", proveniente do local das colheitas.

A concentração de amônia contida na água dos aquários "stock" e na dos experimentais era determinada duas vezes por semana, tendo-se verificado que, algumas vezes, atingia o valor de 6,4 mgN/l. Sempre que isto sucedia, procedia-se à substituição total da água do respectivo aquário, visto aquele teor de amônia ultrapassar os limites de tolerância indicados por MADEIRA & RIBEIRO DA CRUZ (1981).

A aclimação dos animais às condições experimentais (térmicas, luminosas e alimentares) durava, pelo menos 24 horas, independentemente das experiências laboratoriais a efectuar posteriormente.

4.1. Curvas de sobrevivência em animais mantidos em laboratório

Dentro da problemática da manutenção e cultura de *A. desmaresti* em laboratório, abordámos o estudo da sua sobrevivência em função da temperatura e da dieta alimentar, tendo para isso realizado experiências laborato-

riais, umas a 12^o C e outras a 20^o C, em que os animais eram alimentados exclusivamente com lodo, tetramin ou microalgas, excepto no aquário controlo onde os animais ficavam desprovidos de alimento.

Em cada aquário eram colocados 100 indivíduos, que incluíam machos e fêmeas, pertencentes a diferentes classes de tamanho, o que correspondia a uma densidade de cerca de 15 animais por litro de água.

Durante o período experimental era feita a contagem diária do número de animais mortos em cada aquário, o que permitiu calcular a respectiva percentagem de sobreviventes e, por conseguinte, construir as curvas de sobrevivência de *A. desmaresti*.

4.1.1. Curvas de sobrevivência em animais mantidos a 12^o C

As curvas apresentadas na figura 14A resultam da média de cinco experiências efectuadas, durante um mês, à temperatura de 12^o C. Da observação destas curvas ressalta que a percentagem de sobreviventes decresce progressivamente até ao 30^o dia, sendo curioso verificar que as curvas correspondentes às experiências efectuadas com lodo e com tetramin se interpenetram durante a primeira quinzena do período experimental. Porém, desde o 15^o até ao 30^o dia, os animais alimentados com o lodo e os alimentados com o tetramin exibiram valores de sobrevivência diferentes, sendo mais elevados os obtidos com tetramin. Por outro lado, os animais alimentados com as microalgas mostraram valores mais elevados de sobrevivência até ao 20^o dia, tendo-se posteriormente registado uma quebra acentuada, que se traduziu na aproximação das curvas correspondentes aos animais alimentados com lodo e com microalgas.

Os resultados de sobrevivência referentes aos animais mantidos no aquário controlo foram apreciavelmente diferentes dos correspondentes aos animais alimentados.

Em síntese, 49%, 43% e 39% foram as percentagens finais de sobreviventes referentes aos animais que haviam sido alimentados respectivamente com tetramin, microalgas e lodo, sendo 31% a correspondente aos animais mantidos em jejum.

4.1.2. Curvas de sobrevivência em animais mantidos a 20° C

As curvas de sobrevivência referentes aos animais mantidos a 20° C, pelo período de um mês, vêm indicadas na figura 14B e os valores representados resultam da média aritmética de quatro experiências.

Ao contrário do que se observa a 12° C, sucede que os valores de sobrevivência obtidos com os animais alimentados com lodo e com microalgas foram sempre muito próximos, sendo algumas vezes coincidentes. Por outro lado, os valores de sobrevivência obtidos quando se utilizou o tetramin como alimento foram sempre mais elevados que os obtidos com as outras dietas alimentares.

Na segunda quinzena do período experimental nota-se que as curvas relativas aos animais alimentados apresentam um planalto indicador de uma taxa de mortalidade muito baixa.

Nos animais desprovidos de alimento regista-se um decréscimo significativo da sobrevivência, o que é visível desde o início do período experimental, mas especialmente na primeira, segunda e terceira semanas.

De entre os alimentos testados foi o tetramin que proporcionou os melhores resultados com 52% de sobreviventes, sendo seguido pelo fitoplâncton e este pelo lodo, nos quais se obtiveram 37% e 36% de sobreviventes respectivamente. Nos animais mantidos em jejum apenas se registaram 18% de sobreviventes.

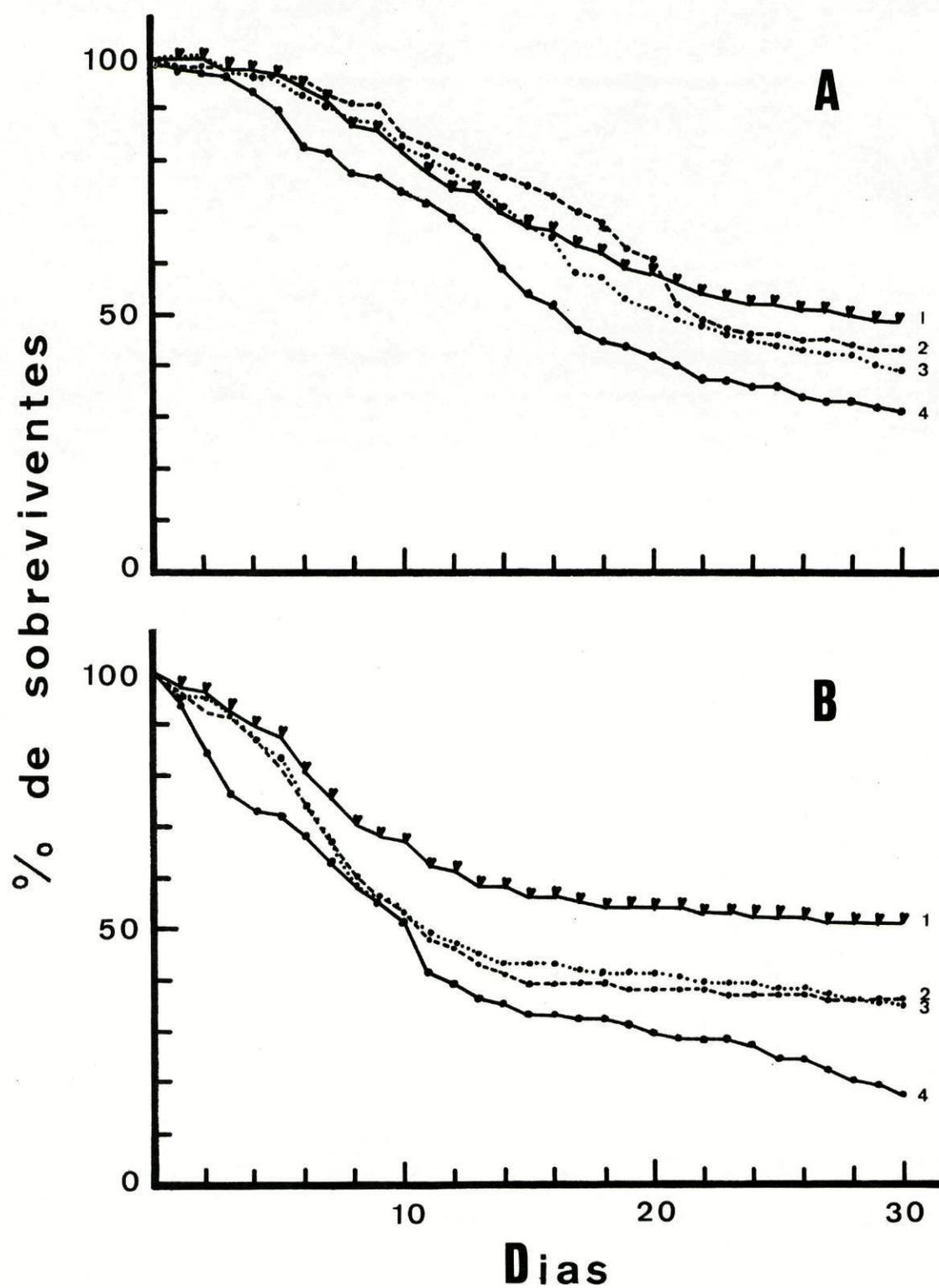


Fig. 14 - Curvas de sobrevivência de *A. desmaresti* em função da temperatura e da dieta alimentar.

A - 12^o C; B - 20^o C.

1-tetramin; 2-microalgas; 3-lodo; 4-controlo.

4.1.3 Discussão dos resultados obtidos

Quanto a nós, a discrepância registada entre as curvas relativas às experiências realizadas a 12^o C e a 20^o C deve-se muito provavelmente à reacção dos animais em relação às condições térmicas. Como se sabe, o metabolismo dos animais poiquilotérmicos é geralmente mais intenso nas temperaturas mais elevadas, o que poderá acelerar a adaptação dos animais às condições ambientais.

Deste modo, após a selecção dos indivíduos mais resistentes será atingido um certo equilíbrio traduzível num decréscimo da taxa de mortalidade em relação à verificada no início do período experimental.

Apesar das diferenças observadas (Tabela 6) verifica-se que, em ambas as temperaturas, o tetramin foi o alimento que proporcionou a mais elevada percentagem de sobreviventes. O segundo alimento foi o fitoplancton, seguido imediatamente pelo lodo, que ocupou o último lugar no conjunto das três dietas fornecidas aos animais.

Todavia, nos animais mantidos a 12^o C, constata-se que a percentagem de sobreviventes no aquário controlo não se afasta tanto dos valores relativos aos animais alimentados, como acontece a 20^o C, o que nos parece atribuível à maior intensidade metabólica dos animais quando mantidos a temperaturas mais elevadas.

Alimento \ Temperatura	12 ^o C	20 ^o C
	Tetramin	49%
Fitoplancton	43%	37%
Lodo	39%	36%
Controlo	31%	18%

TABELA 6 - Valores finais de sobrevivência de *A. desmaresti* em função da temperatura e do alimento.

4.1.4. Valor nutritivo dos alimentos

As curvas de sobrevivência correspondentes aos animais alimentados com microalgas e com lodo foram muito semelhantes (Fig. 14), sendo assinalável a sua quase sobreposição, especialmente a 20° C.

Dado que as microalgas e o lodo são alimentos muito diferentes, do ponto de vista do seu teor em matéria orgânica, pareceria improvável que os resultados finais fossem tão próximos. Todavia, o paralelismo dos valores encontrados em ambas as temperaturas experimentais sugere uma certa constância, pelo que não devemos considerá-los meramente casuais.

Dentro deste quadro colocaram-se-nos algumas questões relacionadas com os baixos valores de sobrevivência obtidos quando se forneceram microalgas aos animais, pelo que admitimos a hipótese de *A. desmaresti* apresentar uma baixa eficiência de filtração de partículas tão pequenas como são as células de *Scenedesmus* (10 μ aproximadamente).

Por outro lado, apesar do elevado teor desta alga em matéria orgânica parece-nos oportuno sublinhar que a avaliação do valor nutritivo de um alimento deve basear-se não só na determinação do seu teor em matéria orgânica, mas também na análise da sua composição química. Se, por um lado, as proteínas, lípidos e carbo-hidratos são fundamentais, por outro, determinadas vitaminas e sais minerais revestem-se de particular importância, ainda que em quantidades vestigiais.

É neste contexto que nos parece razoável admitir que a utilização prolongada de uma só dieta pode conduzir a situações de carências nutritivas, apesar de o alimento ser rico em matéria orgânica e ser facilmente assimilado, como é o caso das microalgas utilizadas.

Sem dúvida que a confirmação ou negação destas hipóteses esclareceria algo mais sobre a biologia de *A. desmaresti*, em laboratório, pelo que seria desejável prosseguir as investigações neste domínio.

Atendendo aos valores de sobrevivência relativos aos animais mantidos em jejum, julgamos ser oportuno salientar que, em nosso entender, a interpretação desses resultados não deve constituir algo de misterioso, visto que, por um lado, *A. desmaresti* apresenta hábitos coprofágicos, que lhe permitem a utilização das fezes cujo teor em matéria orgânica é, por vezes, mais elevado que o do lodo e, por outro, admitimos que, durante períodos de jejum prolongado, *A. desmaresti*, tal como outros animais, utiliza as suas reservas nutritivas, no sentido de satisfazer as necessidades metabólicas.

A confirmar-se esta última hipótese, pensamos que o peso dos animais sofrerá um decréscimo, o que seria interessante verificar, experimentalmente.

4.2. Curvas de mortalidade dos animais mantidos em laboratório

Visando averiguar se a taxa de mortalidade dos animais mantidos em laboratório era constante, durante o período experimental, procedemos à representação gráfica dos valores de sobrevivência (apresentados no sub-capítulo anterior) mas em escala semi-logarítmica. Porém, os diagramas de dispersão assim obtidos não apresentavam uma forma rectilínea, o que nos levou a concluir que a taxa de mortalidade dos animais não era constante.

Assim, com base nas experiências efectuadas para determinar a sobrevivência de *A. desmaresti* e utilizando as mesmas contagens foi possível determinar a taxa de mortalidade dos animais em função da temperatura e da dieta alimentar e, por conseguinte, traçar as respectivas curvas de mortalidade diária (Fig. 15).

4.2.1. Curvas de mortalidade em animais mantidos a 12° C

As curvas apresentadas na figura 15A representam a taxa de morta-

lidade dos animais em função do alimento e resultam da média aritmética de cinco experiências, como ficou dito no sub-capítulo 4.1.1.

No 11º dia do período experimental registou-se a mortalidade máxima dos animais alimentados com tetramin, enquanto que nos indivíduos alimentados com lodo e com microalgas o valor máximo de taxa de mortalidade foi observado no 16º e 21º dias respectivamente.

A curva de mortalidade relativa aos animais mantidos em jejum é caracterizada por diversas oscilações, que dificultam a sua descrição, devendo referir-se, no entanto, que a sua forma é muito diferente da das curvas obtidas com os animais que foram alimentados.

Como já foi referido em relação às curvas de sobrevivência dos indivíduos alimentados com lodo e com fitoplancton também as respectivas curvas de mortalidade apresentam uma forma semelhante, embora o valor máximo obtido seja mais elevado quando são utilizadas microalgas e tenha sido registado cerca de cinco dias mais tarde em relação ao que sucedeu com o lodo.

4.2.2. Curvas de mortalidade em animais mantidos a 20° C

Pela observação da figura 15B constata-se que o valor máximo de taxa de mortalidade foi registado ao fim da primeira semana do período experimental.

A forma das curvas obtidas quando o alimento utilizado é o fitoplancton ou o lodo é semelhante sendo, no entanto, diferente das relativas aos mesmos alimentos mas a 12° C.

Nas últimas três semanas do período experimental, a taxa de mortalidade foi decrescendo sempre com excepção dos animais alimentados com lodo nos quais se registou um ligeiro acréscimo na taxa de mortalidade, nos últimos quatro dias do período experimental.

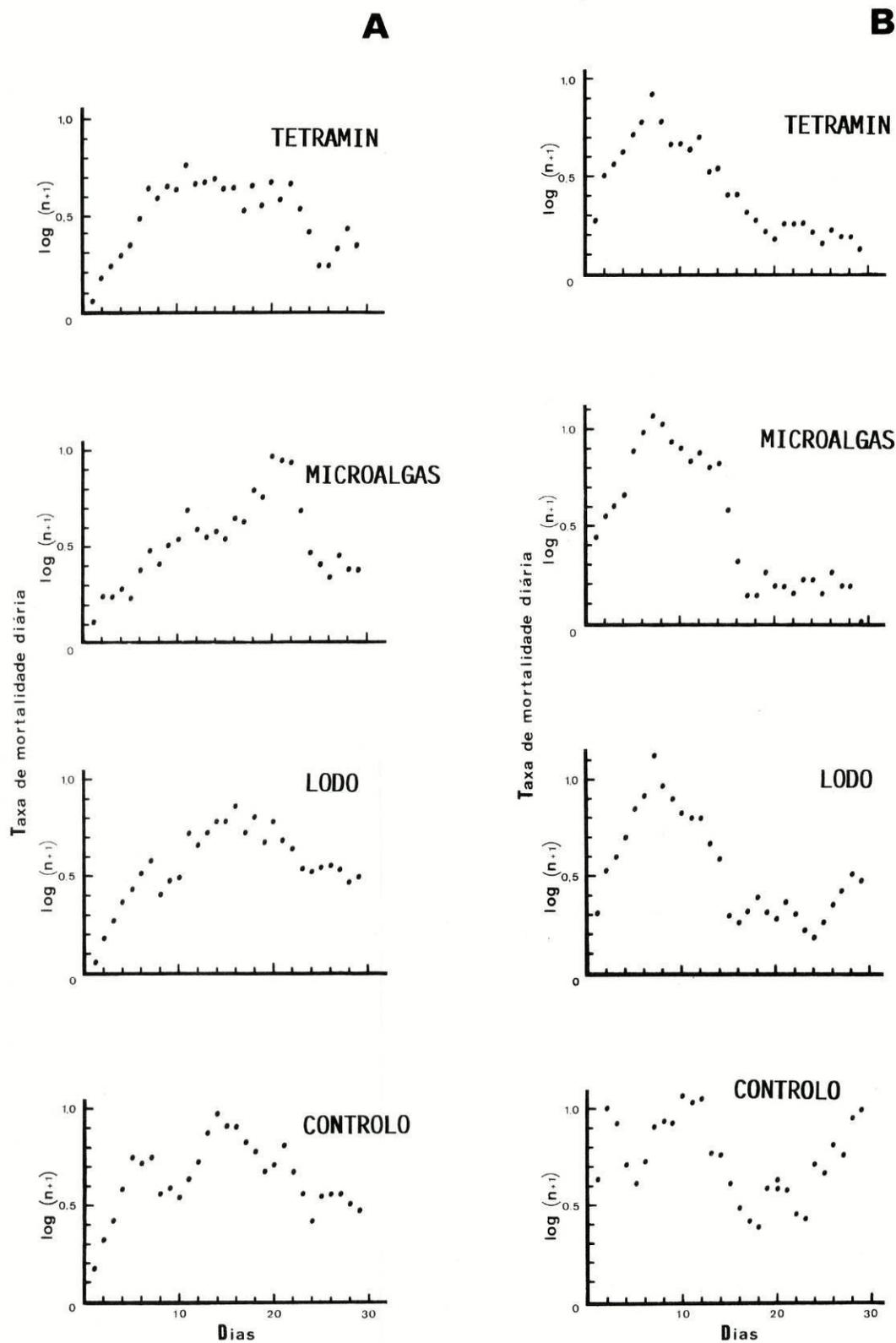


Fig. 15 - Taxa de mortalidade diária de *A. desmaresti* em função da temperatura e da dieta alimentar.

A - 12^o C; B - 20^o C.

A curva de mortalidade respeitante aos animais desprovidos de alimento apresenta diversas oscilações tal como acontece a 12° C.

4.3. Considerações sobre o regime alimentar de *A. desmaresti*

Visando averiguar se *A. desmaresti* apresenta um regime alimentar carnívoro procedemos à realização de ensaios laboratoriais, que consistiam em fornecer aos animais três dietas constituídas por:

- 1 - Cladóceras vivas previamente alimentadas com microalgas marcadas com ^{14}C .
- 2 - Cladóceras mortas, que haviam sido previamente alimentadas com fitoplâncton marcado com ^{14}C .
- 3 - Dieta nº 2 juntamente com microalgas vivas mas não marcadas.

Os resultados obtidos constam da tabela 7 e apesar da sua variabilidade foi possível verificar que *A. desmaresti* ingeriu algumas cladóceras mesmo na presença de microalgas, as quais constituem um dos seus alimentos preferidos.

Efectivamente já REDEKE (1936) havia salientado que *Atyaephyra* sp. se alimentava de clorófitas, cianófitas e diatomáceas bem como detritos de origem animal e vegetal.

Ainda a propósito dos hábitos alimentares de *A. desmaresti* entendemos dever salientar que, ao contrário de NOUVEL (1939), que refere o comportamento canibalístico de *A. desmaresti* quando mantida em cativeiro, não observamos qualquer comportamento agressivo daquele crustáceo em relação aos seus congêneres mesmo quando mantidos em jejum.

Observamos, no entanto, que os animais mortos são rapidamente utilizados como alimento, o que representa uma fonte privilegiada de ácidos ami-

nados e de sais minerais, particularmente o cálcio.

De acordo com as nossas observações somos levados a afirmar que, pelo menos em laboratório, *A. desmaresti* apresenta um regime alimentar diversificado.

Peso seco dos animais (mg)	Peso seco de cladóceras ingeridas/animal ($\mu\text{g}/\text{animal}$)	Peso seco de cladóceras ingeridas/mg de peso seco do animal ($\mu\text{g}/\text{mg}$)	OBSERVAÇÕES
5,865	10,0005	1,7051	Dieta nº 1
9,347	0,7045	0,0754	
6,223	6,872	1,1043	
5,424	3,3965	0,6262	
5,723	25,0700	4,3806	
5,881	0,3795	0,0645	
6,501	29,289	4,5053	Dieta nº 2
5,525	8,1775	1,4801	
7,756	65,1165	8,3956	
8,952	161,1965	18,0068	
12,388	30,0430	2,4252	
9,241	32,2595	3,4909	
7,430	9,745	1,3116	Dieta nº 3
3,334	0,5085	0,1525	
6,413	159,9905	24,9478	
5,892	3,0715	0,5213	
5,446	8,3155	1,5269	
8,364	6,6835	0,7991	

TABELA 7 - Dados referentes ao consumo de cladóceras pelo crustáceo decápode - *A. desmaresti*.

Dieta nº 1 - cladóceras vivas previamente alimentadas com ^{14}C ; dieta nº 2 - cladóceras mortas previamente alimentadas com microalgas marcadas com ^{14}C ; dieta nº 3 - dieta nº 2 misturada com microalgas vivas mas não marcadas.

4.4. Crescimento individual

O estudo do crescimento de *A. desmaresti* consistiu na determinação do aumento do comprimento total dos animais (Δl) verificado durante um certo período de tempo. O valor de Δl foi calculado com base no conhecimento do comprimento que os animais possuíam no início e no final do período experimental.

Os ensaios laboratoriais foram efectuados à temperatura de 20° C, tendo os animais (machos e fêmeas) sido alimentados com uma das três dietas - tetramin, microalgas ou lodo. Quanto às restantes condições ambientais foram as já referidas no início do capítulo 4.

Os valores médios de crescimento individual, calculado em função do alimento e do sexo dos animais, constam da tabela 8, onde pode observar-se que, nos machos, a taxa de crescimento mais elevada foi observada quando se utilizou o tetramin como alimento. A taxa de crescimento relativa aos animais alimentados com lodo foi inferior à obtida com o tetramin e finalmente a mais baixa foi observada nos indivíduos alimentados com as microalgas.

Quanto às fêmeas, os resultados encontrados foram contraditórios em relação aos obtidos com os machos.

Assim, a taxa de crescimento mais elevada foi observada nos indivíduos alimentados com microalgas, seguindo-se-lhes os alimentados com o lodo, enquanto que o tetramin foi o alimento que conduziu à obtenção dos mais baixos valores de crescimento nas fêmeas.

Com base nos resultados obtidos, facilmente se conclui que não é possível escolher a dieta alimentar que faculte o mais rápido crescimento de *A. desmaresti* em laboratório, facto que atribuímos à insuficiência do número de resultados obtidos.

Por outro lado, tendo em atenção os valores de taxa de crescimento obtidos a 20° C, parece-nos não ter muito interesse a repetição das mes-

mas experiências a 12° C, visto que a taxa de crescimento geralmente decresce com a diminuição da temperatura, embora, evidentemente, dentro de certos limites.

	MICROALGAS	TETRAMIN	LODO	MÉDIA (1)
Machos	0,98 ± 1,70 (n = 22)	1,30 ± 2,05 (n = 32)	1,21 ± 1,34 (n = 19)	1,18 ± 1,77 (n = 73)
Fêmeas	1,84 ± 1,84 (n = 14)	0,62 ± 0,56 (n = 10)	1,16 ± 1,32 (n = 6)	1,30 ± 1,49 (n = 30)

TABELA 8 - Valores médios de taxa de crescimento individual de *A. desmaresti* (mm/mês) obtidos experimentalmente em função da dieta alimentar e do sexo dos animais.

(1) - Valor médio de taxa de crescimento individual dos machos e das fêmeas calculado a partir do conjunto dos resultados obtidos com os diferentes alimentos.

Visando comparar os valores de crescimento observados nos animais mantidos em laboratório e os verificados no campo, procedemos à determinação da taxa de crescimento de *A. desmaresti* no seu habitat.

Foi nesse sentido que procedemos à determinação da mediana do comprimento dos animais (Tabela 9) que constituíam as sub-amostras retira-

DATA	"indivíduos indiferenciados" (mm)	machos (mm)	fêmeas (mm)
21/06/82	8,25	—	—
5/07/82	7,24	—	—
19/07/82	10,25	—	—
2/08/82	11,50	16,67	14,96
19/08/82	11,63	16,25	15,34
2/09/82	11,35	16,14	17,06
16/09/82	12,83	17,31	17,17
19/10/82	11,33	19,07	20,75
22/11/82	—	19,71	20,67
6/12/82	—	20,07	21,78
21/01/83	—	19,79	21,29
16/02/83	—	19,65	22,00
14/03/83	—	20,10	20,92
29/03/83	—	20,00	20,50
14/04/83	—	20,55	23,83
28/04/83	—	20,57	26,63
10/05/83	—	20,21	26,00
26/05/83	—	21,38	28,38
16/06/83	—	22,29	29,66
28/06/83	—	22,29	28,71
11/07/83	—	22,78	29,12
25/07/83	—	22,22	29,00

TABELA 9 - Valores relativos à mediana do comprimento dos "indivíduos indiferenciados", machos e fêmeas.

das das amostras originais. Quanto às razões que motivaram a utilização de sub-amostras foram já apresentadas no capítulo 3, devendo referir-se que as sub-amostras aqui utilizadas são as que foram empregadas em 3.1.

Sublinhe-se ainda que o estudo do crescimento dos animais foi efectuado desde Junho de 1982 até Julho do ano seguinte, pelo que as curvas de crescimento apresentadas (Figs. 16 e 17) correspondem a indivíduos da mesma coorte. Foi assim possível estudar o crescimento dos animais desde a fase indiferenciada até à fase adulta.

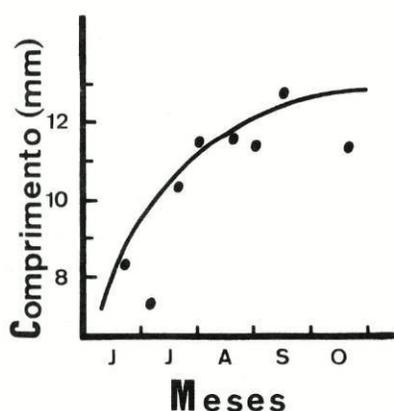


Fig. 16 - Crescimento individual dos "indivíduos indiferenciados" no seu habitat

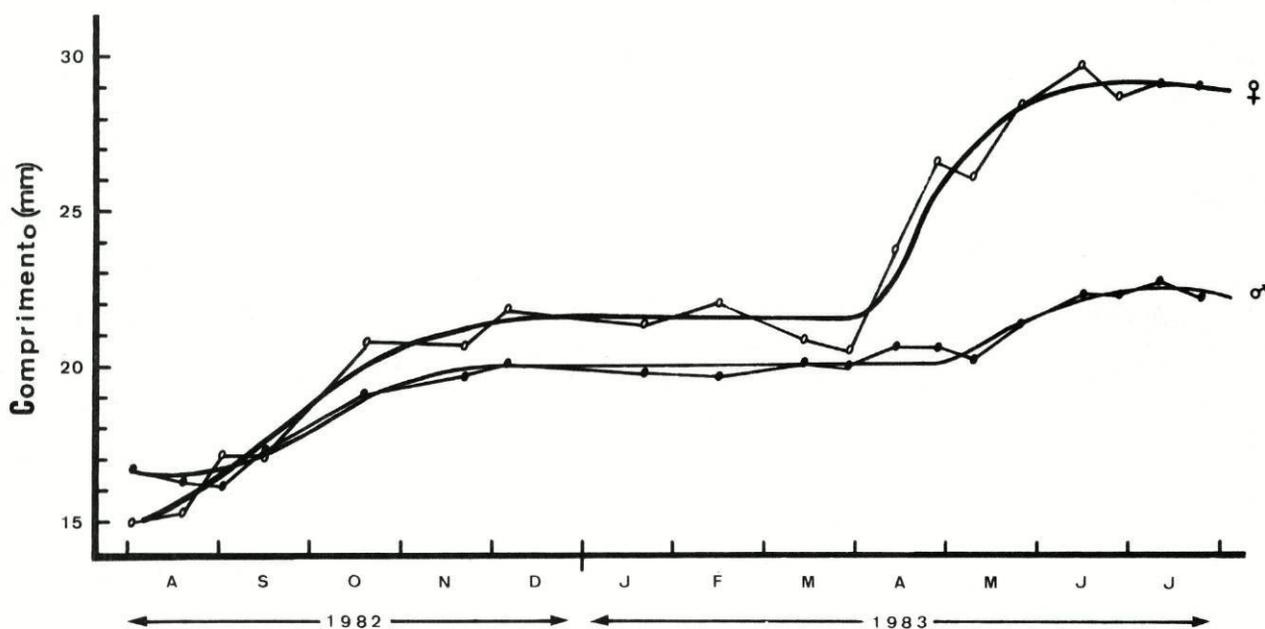


Fig. 17 - Crescimento individual dos machos e das fêmeas no seu habitat.

Com efeito, dada a assimetria da distribuição da frequência das classes de tamanho (Fig. 11) procedemos à determinação da mediana do comprimento dos machos, das fêmeas e dos "indivíduos indiferenciados". A determinação da mediana e não da média aritmética deve-se ao facto de a primeira não ser influenciada pelos valores extremos, ao contrário da média (SNEDECOR *et al.*, 1967).

Da análise da figura 16 constata-se que, desde o início de Junho até ao início de Outubro, o comprimento dos "indivíduos indiferenciados" sofreu um aumento de 5,5 mm, sendo 1,38 mm/mês a respectiva taxa de crescimento.

Por seu lado, o crescimento dos machos e das fêmeas foi estudado com base nas colheitas efectuadas desde Agosto de 1982 até Julho de 1983 e da análise das respectivas curvas de crescimento (Fig. 17) verifica-se que, desde Agosto até Novembro, se registou um acréscimo de 3,5 mm no comprimento dos machos e um aumento de 6,4 mm no das fêmeas.

Porém, desde Dezembro até Março, as duas curvas mantiveram-se mais ou menos paralelas não obstante as fêmeas apresentarem dimensões superiores às dos machos. Durante esta época do ano o comprimento dos machos não sofreu qualquer alteração detectável e o das fêmeas apenas aumentou 0,2 mm.

Contudo, no início da Primavera observou-se um brusco afastamento de ambas as curvas em consequência de um apreciável aumento da taxa de crescimento das fêmeas.

As nossas observações corroboram as de DESCOUTURELLE (1980) que estudou a duração do ciclo de intermuda de *A. desmaresti* em função do sexo e da temperatura e salienta que a frequência de muda não é muito diferente nos machos e nas fêmeas, desde Setembro até Março do ano seguinte.

Porém, aquele autor refere que, desde Abril até Julho, a frequência de muda é geralmente mais baixa nas fêmeas que nos machos, o que atribui

ao facto de esta época do ano corresponder à intensificação da vitelogénese e/ou incubação.

DESCOUTURELLE (op. cit.) salienta ainda a influência da temperatura na duração do período de intermuda, dado que a elevação da temperatura, normalmente verificada na Primavera, acelera o metabolismo da muda, processo fisiológico profundamente relacionado com o crescimento descontínuo, tão característico dos Artrópodes. Todavia, permanecem ainda por esclarecer as diferenças de comportamento observadas nos machos e nas fêmeas. Sem dúvida que a elevação de temperatura, nos meses de Primavera e Verão, favorece o crescimento, porém, as mesmas condições térmicas provocam respostas muito diferentes nos dois sexos, sendo as fêmeas as que manifestam um crescimento mais acentuado.

NOUVEL (1939) também relacionou a taxa de crescimento de *A. desmaresti* com a frequência de muda, tendo adiantado que a taxa de crescimento é muito baixa tanto nos indivíduos adultos como nos imaturos.

Considerando os resultados observados na área prospectada (Tabela 10) somos levados a concluir que a taxa de crescimento de *A. desmaresti*, no meio natural, é apreciável não só nos jovens (Fig. 16), mas ainda nos machos e nas fêmeas durante os meses de Primavera e Verão (Fig. 17).

ÉPOCA DO ANO	"Indivíduos indiferenciados" (mm/mês)	Machos (mm/mês)	Fêmeas (mm/mês)
Junho-Outubro	1,38	—	—
Agosto-Novembro	—	0,88	1,60
Dezembro-Março	—	0,00	0,05
Abril-Julho	—	0,63	1,85

TABELA 10 - Valores de taxa de crescimento individual de *A. desmaresti* na área prospectada.

Como ficou dito, na tabela 8 vêm mencionados os valores de crescimento individual obtidos no laboratório em função da dieta alimentar e do sexo dos animais, podendo aí observar-se que o valor médio de taxa de crescimento dos machos é 1,18 mm/mês e o das fêmeas é 1,30 mm/mês. Porém, considerando a pequena amostragem e a variabilidade dos resultados obtidos, facilmente se conclui que o valor médio de taxa de crescimento dos machos e das fêmeas não é significativamente diferente.

Embora os ensaios laboratoriais destinados à determinação da taxa de crescimento tenham sido efectuados nos meses de Janeiro, Fevereiro e Março de 1983, constata-se que os valores obtidos são superiores aos registados no campo, na mesma época do ano.

De facto, os valores obtidos no laboratório (Tabela 8) são da mesma ordem de grandeza dos registados na área prospectada nos meses de Primavera e Verão (Tabela 10).

Este facto não deve causar surpresa, tendo em atenção que as condições experimentais (térmicas e luminosas) eram idênticas às registadas no campo, durante a Primavera e o Verão.

Diremos ainda que a avaliação do crescimento através dos valores de comprimento não é um método rigoroso, sendo este facto agravado pelas dificuldades inerentes à medição dos animais vivos. Por um lado, a precisão das medições (0,5 mm) é da mesma ordem de grandeza do aumento de comprimento muitas vezes registado e, por outro, o crescimento dos animais pode expressar-se de modo diferente, o que depende da natureza das substâncias acumuladas nos tecidos animais (LUQUET, 1978).

Do mesmo modo, COLE & WAUGH (1959), citados por KATRE & REDDY (1977), afirmam que a determinação do crescimento com base no comprimento ou no diâmetro do corpo dos animais não devem ser considerados como sendo índices reais do crescimento, visto que um aumento de biomassa pode não ser detec

tável ao nível do tamanho dos animais.

Curiosamente, DESCOUTURELLE (1971c) afirma ter encontrado valores negativos de crescimento quando manteve *A. desmaresti* em laboratório, pelo período de um ano. De acordo com o mesmo autor o crescimento de indivíduos com menos de 19 mm de comprimento prossegue lentamente, mas os animais cujo comprimento excede 20,5 mm sofrem uma diminuição de tamanho. Segundo DESCOUTURELLE (op. cit.) esta redução pode ser devida à influência nefasta de determinados parasitas, que poderão contribuir para aumentar a mortalidade dos animais de maiores dimensões e, por conseguinte, reduzir o comprimento médio da população.

4.5. Ciclo biológico de *A. desmaresti*

Tendo em vista a utilização de uma espécie animal na alimentação de animais estabulados, facilmente se alcança o interesse de que se reveste o conhecimento do ciclo de vida e das condições ambientais em que se completa o seu desenvolvimento.

Foi dentro deste quadro que se efectuaram diversas experiências, umas a 12° C e outras a 20° C, no sentido de averiguar as condições laboratoriais em que ocorrem a eclosão e o desenvolvimento larvar de *A. desmaresti*.

Os recipientes utilizados eram de vidro acrílico (15 × 10 × 7 cm) e continham cerca de 600 ml de água. Esta água, proveniente do local das coelheitas, era previamente filtrada e constantemente arejada.

Nesses aquários eram colocados alguns ramos de macrófitas e, contrariamente ao habitual não possuíam filtro biológico, por forma a facilitar a observação e contagem das larvas após a eclosão. Era em recipientes assim preparados que as fêmeas ovígeras eram mantidas individualmente até à eclosão das larvas. Até essa altura, as fêmeas eram alimentadas simultaneamente com lodo, microalgas e tetramin, tal como os animais mantidos nos aquá

rios "stock".

Depois de as larvas eclodirem procedia-se à remoção da fêmea-mãe cujo comprimento total era medido seguidamente.

De 50 fêmeas ovígeras mantidas a 12^o C apenas se obtiveram 21 larvas, o que nos levou a concluir que aquela temperatura não correspondia às condições térmicas minimamente requeridas, pelo menos em laboratório, para a eclosão das larvas de *A. desmaresti*.

De facto, as fêmeas mostravam-se pouco activas e perdiam frequentemente os embriões apesar de alguns já se encontrarem bem diferenciados.

Refira-se a este propósito que, no meio natural, a eclosão das larvas de *A. desmaresti* ocorre quando a temperatura da água atinge cerca de 15^o C.

Foi com base nos resultados obtidos a 12^o C que os ensaios laboratoriais destinados à obtenção de dados sobre natalidade e desenvolvimento larvar passaram a ser realizados apenas a 20^o C.

4.5.1. Natalidade

A obtenção de dados sobre natalidade consistia na determinação do número total de larvas vivas provenientes de cada fêmea ovígera.

Assim, após a eclosão larvar, era feita a contagem diária do número de larvas mortas observadas em cada recipiente, as quais eram provenientes de uma só fêmea, sendo as larvas sobreviventes transferidas para outro aquário que continha água "fresca".

Nesta série de experiências o alimento utilizado foi exclusivamente microalgas, que eram fornecidas sob a forma de algumas gotas de uma suspensão algal, visto as larvas de *A. desmaresti* serem planctónicas.

O valor médio de natalidade foi 528 [±] 151, tendo os valores encontrados oscilado entre um mínimo de 197 larvas e um máximo de 862 larvas.

Na realidade, a figura 18 mostra uma apreciável variabilidade, não sendo visível qualquer correlação entre o número de larvas vivas provenientes de uma fêmea e o comprimento desta. Este facto parece não corroborar a significativa correlação detectada entre o número de ovos por postura e o tamanho das fêmeas (sub-capítulo 3.2.).

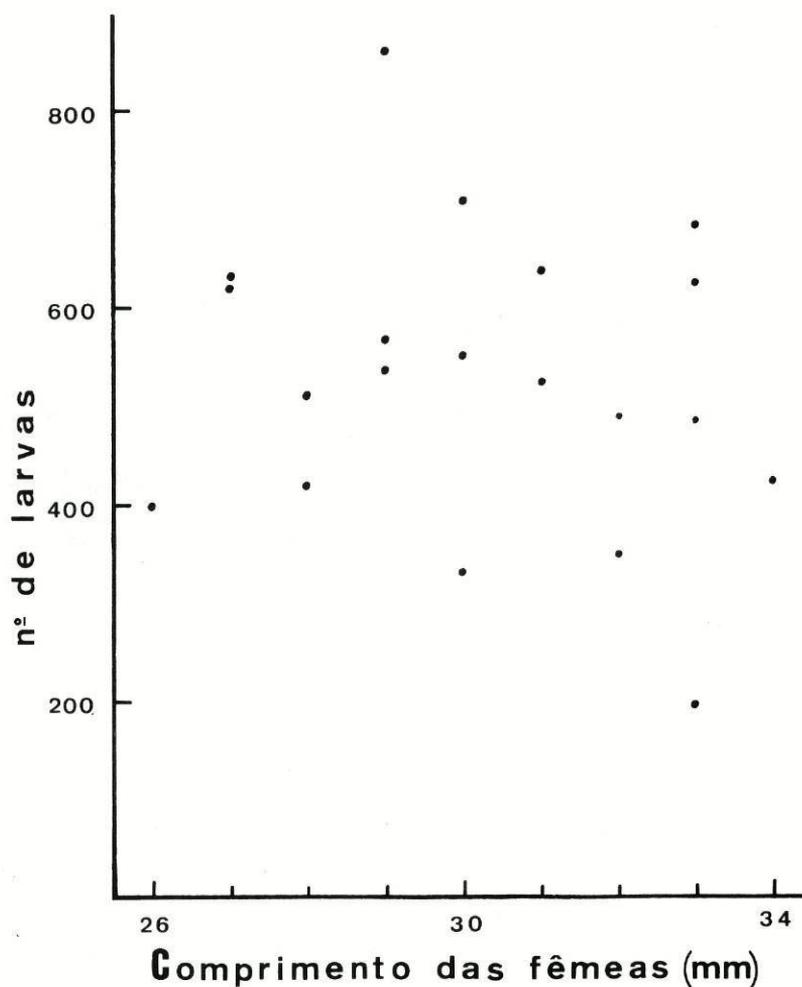


Fig. 18 - Valores de natalidade de *A. desmaresti* em relação ao comprimento das fêmeas.

Contudo, para além das considerações feitas em 3.2. sobre a relação entre a fecundidade e o comprimento das fêmeas convém salientar que a variabilidade do número de larvas provenientes de fêmeas com o mesmo tamanho pode atribuir-se ainda ao facto de as fêmeas mudarem no momento da eclosão

ou algumas horas depois, ficando algumas larvas mortas no interior das exúvias como tivemos, não raras vezes, ocasião de observar.

Do mesmo modo, REEVE (1969) embora trabalhando com *Palaemon serratus* refere que a fecundidade deste crustáceo é superior ao número de larvas vivas provenientes de uma fêmea, atribuindo tal facto à mortalidade ocorrida durante o desenvolvimento embrionário.

Por seu lado, DUGAN *et al.* (1975) observam uma redução apreciável no número de larvas de *Macrobrachium carcinus* comparativamente à fecundidade, avaliada através do número de ovos por postura. De acordo com estes autores a discrepância observada entre os valores de fecundidade e os de natalidade deve-se, por um lado, à mortalidade ocorrida durante o período de incubação e, por outro, à mortalidade verificada durante a eclosão larvar, o que também observámos em *A. desmaresti*, como foi referido anteriormente.

4.5.2. Desenvolvimento das larvas de

A. desmaresti

Nesta série de experiências testámos três alimentos diferentes: microalgas, tetramin reduzido a pó e farelo de arroz micronizado.

Cada recipiente continha 30 larvas, o que correspondia a uma densidade de cerca de 50 larvas por litro de água.

Como ficou dito em 4.5.1. os alimentos eram fornecidos às larvas sob a forma de algumas gotas de uma suspensão previamente preparada com cada uma das dietas anteriormente indicadas.

Quanto ao tetramin e ao farelo de arroz era preparada uma suspensão com a concentração de 1 mg/ml de água e as microalgas fornecidas eram retiradas de uma suspensão algal de concentração desconhecida.

Em todas as experiências realizadas a duração das larvas foi extremamente curta. A figura 19 mostra as melhores curvas de sobrevivência correspondentes aos alimentos ensaiados.

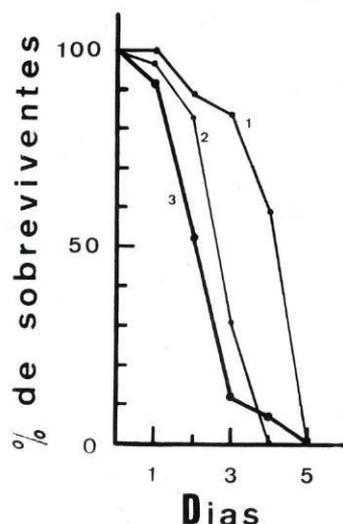


Fig. 19 - Curvas de sobrevivência das larvas de *A. desmaresti* em função da dieta alimentar.

1 - farelo de arroz; 2 - tetramin;
3 - microalgas.

Não obstante o elevado número de ensaios realizados, em 1982 e em 1983, apenas obtivemos o 1º e 2º estados larvares (Fig. 20) quando se utilizou o farelo de arroz e as microalgas como alimento.

Refira-se ainda que o 2º estado larvar, caracterizado fundamentalmente pela presença de 8 pares de sedas no telson (GAUTHIER, 1924), foi observado 4 a 5 dias após a eclosão.

Parece pois poder-se concluir que o desenvolvimento das larvas de *A. desmaresti*, na área prospectada, se processa mais lentamente que na população do norte de África, onde GAUTHIER (op. cit.) observou o 2º estado larvar 3 dias após a eclosão. Ainda de acordo com este autor o desenvolvimento larvar de *A. desmaresti* pode completar-se em 18 dias desde que as condições ambientais sejam ótimas.

Efectivamente, GAUTHIER (op. cit.) observou o desenvolvimento completo das larvas de *A. desmaresti*, em laboratório, mas pena é que a sua descrição seja tão escassa em pormenores relativos às condições ambientais, o que impossibilitou a reconstituição desse habitat.

De facto, apesar dos esforços envidados por forma a conseguir o desenvolvimento completo desta espécie animal em laboratório, não foi possí-

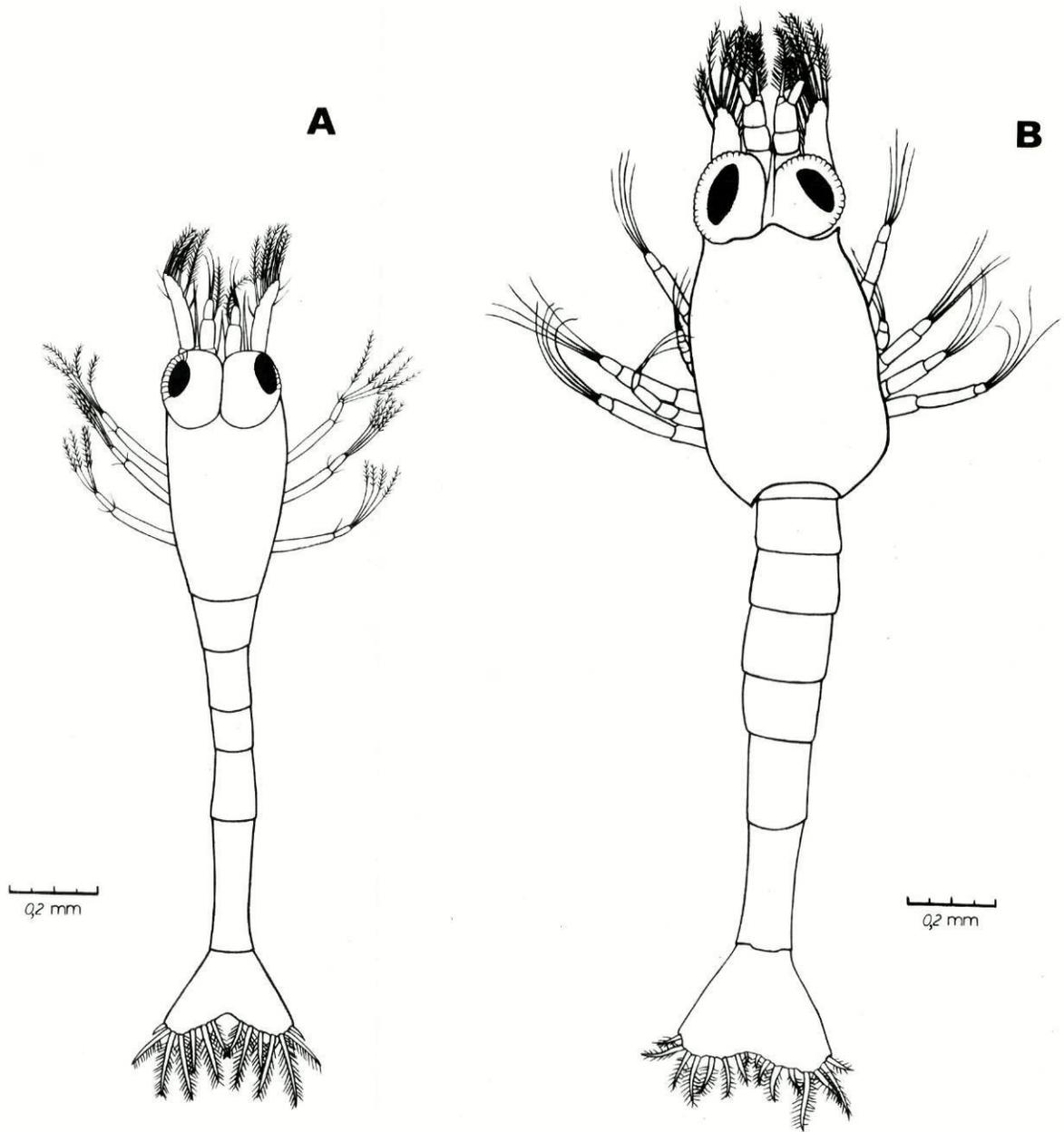


Fig. 20 - Larvas de *A. desmaresti* obtidas em laboratório.

A - estado larvar I; B - estado larvar II.

vel a concretização desse objectivo.

Quanto a nós, o insucesso verificado, muito particularmente quando o alimento fornecido foi o tetramin, deve-se ao tamanho das partículas, que teriam dimensões superiores às exigidas pelas larvas. De facto, a falta de equipamento adequado, durante a realização deste trabalho, não permitiu micronizar convenientemente o tetramin, pelo que foi reduzido a pó, manualmente.

Refira-se a este propósito que as partículas de farelo de arroz apresentavam 50 μ de diâmetro, as de tetramin oscilavam entre 40 μ e 480 μ de diâmetro e as células de *Scenedesmus* sp. apresentavam cerca de 10 μ de largura.

Com base na literatura consultada, imediatamente se constata que, dentre as preocupações prioritárias dos carcinologistas que se dedicaram à cultura de larvas de crustáceos, em laboratório, temos a salientar as referentes às características do alimento (qualidade, quantidade, dimensões das partículas), as relativas à qualidade da água (salinidade, amónia, nitritos, oxigénio dissolvido) e às condições térmicas e luminosas.

Assim, LING (1969b) e ARDILL *et al.* (1973) referem que o tamanho das partículas alimentares têm reflexos evidentes na sobrevivência das larvas.

Com efeito, as partículas de grandes dimensões, além de terem um diâmetro superior à cavidade bucal dos indivíduos, depositam-se mais facilmente no fundo do aquário apesar da circulação da água provocada pelo seu arejamento. Deste modo, as larvas são atraídas para o fundo do aquário, onde acabam por morrer, visto serem planctónicas.

Outro aspecto a considerar diz respeito à quantidade de alimento que se deve fornecer às larvas. Porém, determinar a dose certa de alimento não é tarefa fácil. Por um lado, a sub-alimentação retarda o crescimento (HA-

GOOD & WILLIS, 1976) e, por outro, a sobre-alimentação facilita a proliferação bacteriana (ARDILL *et al.*, 1973) e o acréscimo de nitritos (DUGAN *et al.*, 1975; HAGOOD & WILLIS, 1976). Em parte é por isso que, hoje em dia, a tendência é para fornecer o alimento em pequenas quantidades e com grande frequência.

Com efeito, DUGAN *et al.* (1975) indicam que as larvas de *Macrobrachium* sp. crescem mais rapidamente quando lhes são fornecidas pequenas quantidades de alimento mas várias vezes por dia.

No que respeita a qualidade dos alimentos, julgamos que deveriam ser utilizados outros, para além dos já testados neste trabalho. Possibilitar-se-ia assim a satisfação das exigências das larvas em relação às dimensões das partículas e à sua digestibilidade.

Através da observação macroscópica verificámos que o tubo digestivo das larvas se apresentava com coloração diferente, de acordo com o alimento que lhes havia sido fornecido. Podemos, pois, afirmar que as larvas ingeriram os alimentos fornecidos, mas não temos qualquer indicação sobre a sua digestibilidade.

Como já referimos anteriormente, o tetramin foi reduzido a pó manualmente, o que terá permitido a obtenção de algumas partículas de dimensões compatíveis com as da cavidade bucal das larvas de *A. desmaresti*. Porém, outras partículas seriam possivelmente muito grandes, sendo por isso insuficiente a quantidade de alimento fornecido às larvas.

Perante a escassez de referências respeitantes ao desenvolvimento larvar de *A. desmaresti* fomos levados a utilizar alguns dados relativos a outras espécies de crustáceos dulciaquícolas. Com base nas observações dos diversos autores, que a seguir indicamos, constata-se que a salinidade parece desempenhar um papel importante no desenvolvimento larvar de certos crustáceos de água doce, muito particularmente quando mantidos em laboratório.

Assim, LING & MERICAN (1962) observaram que as larvas de *Macro-*

brachium rosenbergii não sobrevivem, para além de 4 dias, quando mantidas em água doce. Por isso, ensaiaram diferentes salinidades, tendo obtido os melhores resultados de sobrevivência com uma mistura de água doce e água salgada, na proporção de 15 a 20% de água salgada.

Por seu lado, LEWIS & WARD (1965) referem que o método mais adequado para cultivar as larvas de *Macrobrachium carcinus* consiste em utilizar água salgada. Ainda de acordo com estes autores as larvas desse crustáceo dulciaquícola apenas sobrevivem alguns dias quando mantidas em água doce.

Observações efectuadas no campo levaram LING (1969b) a concluir que os adultos de *M. rosenbergii*, embora habitando na água doce, migram para jusante na época da eclosão larvar, que ocorre na água salobra bem como o desenvolvimento das larvas daquele crustáceo.

O mesmo autor (op. cit.) refere ainda ter tido a oportunidade de observar a deslocação dos jovens para montante até encontrarem as condições propícias para atingirem o estado adulto.

Por outro lado, através de experiências laboratoriais, obteve a confirmação dos resultados anteriormente encontrados por LING & MERICAN (1962) respeitantes à influência da salinidade sobre a sobrevivência das larvas.

Assim, com base nesses resultados experimentais, LING (op. cit.) concluiu que, mesmo no laboratório, as larvas de *M. rosenbergii* necessitam de uma salinidade de 12⁰/oo-14⁰/oo, pelo facto de, nestas condições ter obtido os melhores valores de sobrevivência larvar.

Por seu lado, CHOUDHURY (1971) investigou a influência da salinidade da água sobre as larvas de *M. carcinus*, tendo obtido os valores mais elevados de sobrevivência e de crescimento quando a água utilizada apresentava uma salinidade de 14⁰/oo-17,5⁰/oo.

Do mesmo modo, ARDILL *et al.* (1973) também salientaram que as larvas de *M. rosenbergii* apenas sobrevivem e se desenvolvem em água salobra

(14⁰/oo-18⁰/oo), apesar de os animais adultos viverem na água doce.

Mais recentemente, ROTHBARD (1977) refere que o crescimento das larvas de *M. nipponese* se verifica em água cuja salinidade é aumentada gradualmente até 15⁰/oo.

No mesmo ano, HUNTE (1977) cultivou, com sucesso, as larvas de dois crustáceos dulciaquícolos, *Atya innocous* e *Micratya poeyi*, utilizando água com uma salinidade de 30⁰/oo e 32⁰/oo respectivamente.

Um outro exemplo é referido por RAJYALAKSHMI (1980) em relação a *M. malcolmsonii* cujos adultos são dulciaquícolos. De acordo com este autor a eclosão verifica-se em água doce mas o desenvolvimento larvar prossegue em água salobra, para onde as larvas são transportadas pela água das chuvas, que normalmente se verificam durante o período reprodutivo.

Embora não tenhamos encontrado qualquer referência ao papel da salinidade sobre a sobrevivência das larvas de *A. desmaresti* somos, no entanto, levados a admitir a sua eventual influência em relação às larvas mantidas em laboratório.

Refira-se, entretanto, que esta hipótese foi formulada tendo em consideração o elevado número de referências encontradas na literatura consultada em relação à influência da salinidade sobre o desenvolvimento larvar de outras espécies animais também de água doce.

Como ficou dito no capítulo 2, a salinidade da água colhida na área onde se capturaram os animais é muito baixa, pelo que apenas admitimos esta hipótese, tendo em vista o artificialismo das condições experimentais.

Deve, no entanto, sublinhar-se que, em nosso entender, a qualidade do alimento fornecido e, muito especialmente, as dimensões das partículas alimentares são sem dúvida as principais responsáveis pelo insucesso dos resultados obtidos, pelo que urge prosseguir a realização de ensaios laboratoriais no âmbito da manutenção e cultura das larvas de *A. desmaresti* em laboratório.

5. BALANÇO ENERGÉTICO DE *A. desmaresti*

O estudo de um eco-sistema necessita de investigação sistemática no que diz respeito à sua estrutura e funcionamento, devendo prestar-se especial atenção ao balanço energético dos organismos que o constituem.

Com efeito, conhecer o fluxo energético através dos componentes de um eco-sistema representa não só um meio para avaliar a importância relativa dos organismos pertencentes a populações com diferentes taxas metabólicas, mas constitui ainda uma via para comparar eco-sistemas entre si.

A relação entre os termos do balanço energético de um indivíduo (quando expressos em unidades energéticas) é dada pela equação:

$$C = P + R + U + F$$

ou

(1)

$$C = A + U + F$$

em que C representa a energia contida no alimento consumido, P é quantidade de energia utilizada para a produção de novos tecidos e dos produtos de reprodução, R é a quantidade de energia destinada à manutenção dos processos metabólicos, A significa a quantidade de energia assimilada e U e F representam respectivamente a quantidade de energia contida nos produtos excretados e nas fezes.

Neste capítulo ocupar-nos-emos da determinação de alguns parâmetros que integram a equação do balanço energético de *A. desmaresti*, nomeadamente a taxa de ingestão alimentar, a produtividade e a taxa respiratória.

Os valores de taxa de ingestão alimentar e de produtividade foram determinados em função da temperatura e do alimento, enquanto que os valores de taxa respiratória foram calculados de acordo com a temperatura e o sexo dos animais.

Procuramos ainda determinar a eficiência de assimilação de *A. desmaresti* em função da temperatura e da dieta alimentar, o valor calórico e a

composição química dos animais e de alguns alimentos utilizados na sua alimentação quando mantidos em laboratório.

As experiências relativas à taxa de ingestão alimentar, produtividade e eficiência de assimilação foram efectuadas no Laboratório de Limnologia do Instituto Max Planck de Plön (República Federal da Alemanha).

Essas experiências foram realizadas em Agosto e Setembro de 1981 e nos meses de Setembro e Outubro do ano seguinte.

Todos os animais utilizados nesses ensaios foram capturados no rio Douro, no local habitual das colheitas, e foram transportados para o referido laboratório, onde foram submetidos às condições ambientais já indicadas no capítulo 4, excepto indicação em contrário.

O lodo fornecido aos animais assim como a água utilizada nos aquários eram provenientes de Shöchsee, lago situado nas imediações do Instituto Max Planck, em Plön.

A determinação do peso seco dos alimentos e das fezes era feita após filtração dos mesmos através de filtros de fibra de vidro, que eram secos na estufa, durante 2 horas, à temperatura de 105° C.

A secagem dos animais era feita durante igual período de tempo e à mesma temperatura.

As pesagens eram feitas com a microbalança Cahn, que permitia a realização de pesagens com a precisão de 0,1 µg.

Sempre que se pretendia determinar a percentagem de matéria orgânica contida nas amostras procedia-se à sua combustão na mufla, por um período de 6 horas, à temperatura de 550° C.

5.1. Taxa de ingestão alimentar

Determinar a quantidade de alimento ingerido por um animal, durante um certo intervalo de tempo, reveste-se de significativo interesse, visto

que constitui uma indicação das necessidades alimentares e nutritivas desse organismo.

Com efeito, a dinâmica alimentar de uma espécie animal reflecte as suas relações tróficas, pelo que o seu conhecimento contribui para definir qual o papel desse organismo no interior do eco-sistema. Não podemos também deixar de referir o interesse do conhecimento deste parâmetro em animais estabulados.

Dentro deste contexto foram efectuadas experiências, umas a 12^o C e outras a 20^o C, que consistiam em fornecer aos animais diferentes alimentos previamente marcados com fósforo radioactivo (³²P), mais concretamente lodo, tetramin e microalgas.

Para além destes ensaios fizeram-se ainda algumas tentativas, no sentido de determinar a taxa de ingestão alimentar através das áreas de "grazing" observadas nos filtros, que continham o alimento fornecido aos animais.

5.1.1. Avaliação da taxa de ingestão alimentar por intermédio do emprego de alimentos marcados com ³²P.

A duração das experiências não excedia 15-20 minutos contados a partir do momento em que os animais começavam a ingerir o alimento marcado. Este período de tempo foi estabelecido com base em ensaios preliminares, que permitiram determinar o tempo de passagem do alimento pelo tubo digestivo dos animais.

Na figura 21 vem indicado esquematicamente o protocolo das experiências efectuadas e a marcação dos alimentos com o ³²P foi feita segundo o processo a seguir indicado.

Na véspera das experiências era feita a marcação das microalgas, que consistia na inoculação de ³²P numa suspensão de *Scenedesmus* sp., que continuava a desenvolver-se nesse meio, durante mais 16 horas, por forma a que, no dia seguinte, a actividade específica das algas fosse suficientemente elevada

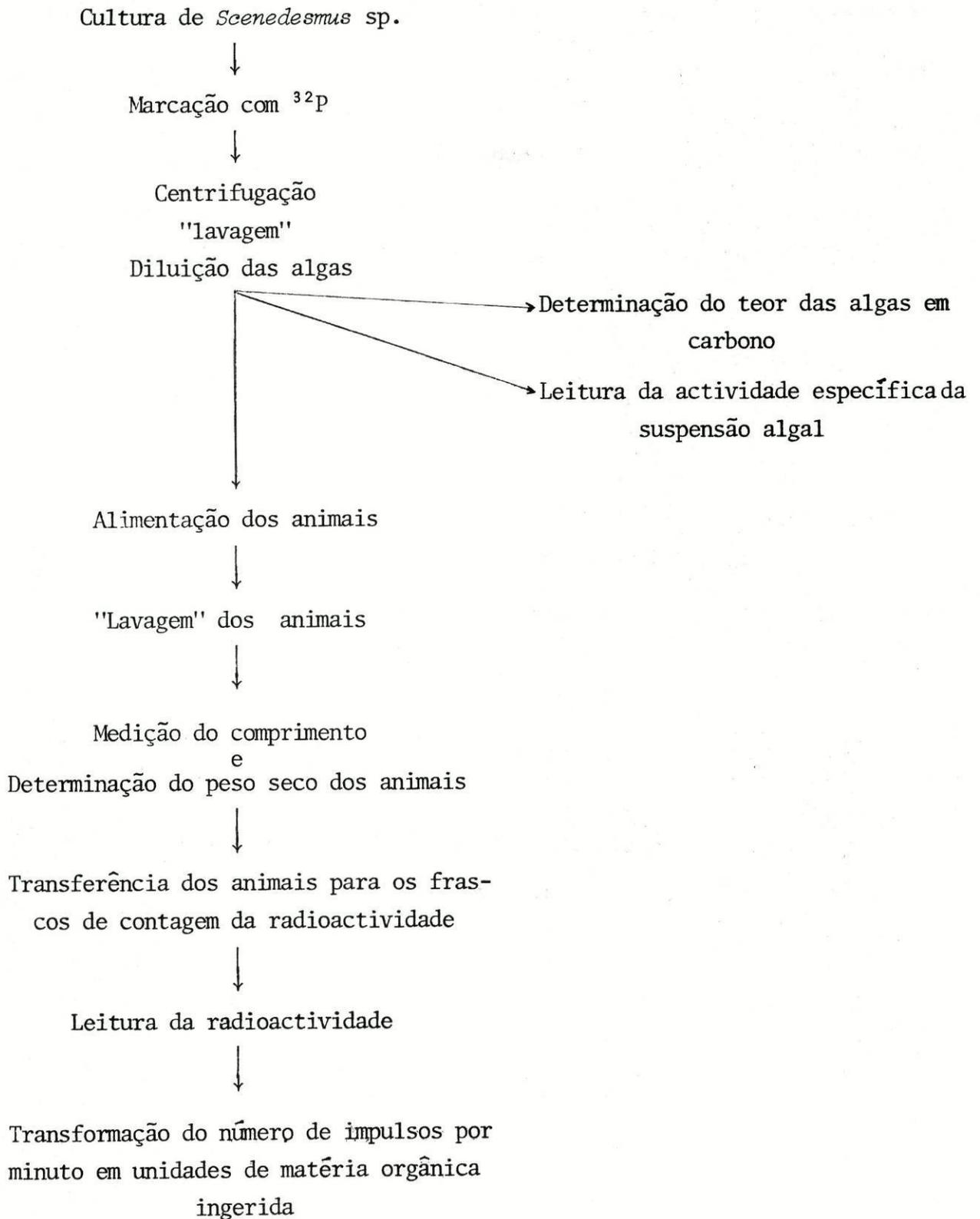


Fig. 21 - Representação esquemática do processo experimental.

da. Procurava-se assim garantir a marcação homogênea das microalgas e, por con seguinte, evitar a introdução de erros resultantes da sua incompleta marcação pelo ^{32}P , o que teria reflexos inevitáveis ao nível dos valores de taxa de ingestão alimentar.

Após a marcação das algas e antes de serem utilizadas como alimento, procedia-se à sua centrifugação, "lavagem" e diluição em água do lago previamente filtrada. Desta suspensão eram retiradas três amostras, que eram utilizadas para a determinação da quantidade de carbono contido nas algas. Eram igualmente retiradas duas sub-amostras de 0,5 ml, que se destinavam à determinação da actividade específica das algas fornecidas aos animais. Estas duas amostras eram filtradas através de filtros de membrana (0,45 μm), os quais eram transferidos individualmente para os frascos de contagem da radioactividade. Esta era contada durante três minutos num aparelho de cintilação líquida (Packard, Tricarb 460 CD) e a actividade específica da matéria orgânica contida nas algas era determinada tendo em consideração a radioactividade daquelas amostras e o teor das algas em matéria orgânica, avaliado indirectamente a par tir do seu teor em carbono.

O lodo e o tetramin eram marcados com ^{32}P por intermédio da adição de um certo volume de uma suspensão de microalgas previamente marcadas conforme o processo anteriormente descrito. Assim, na véspera das experiências em que se utilizava o lodo e o tetramin como alimento, procedia-se à inoculação de cerca de 2 ml da suspensão das microalgas marcadas em cerca de 50 ml da sus pensão do lodo ou do tetramin.

Os alimentos testados eram fornecidos aos animais em filtros de fi bra de vidro, que se colocavam nos aquários experimentais. Cada filtro continha 10-20 ml da suspensão "stock" de um dos alimentos anteriormente referidos e a sua substituição fazia-se sempre que a quantidade de alimento retido nos filtros era considerado insuficiente, procurando-se assim evitar o declínio da taxa de ingestão alimentar.

Os recipientes experimentais continham cerca de 600 ml de água do lago filtrada e eram colocados em banho-maria, uns a 12° C e outros a 20° C.

No final dos ensaios os animais eram "lavados" e era medido o seu comprimento total, sendo seguidamente transferidos para os frascos de contagem da radioactividade, que continham cerca de 20 ml de água.

Através do emprego do método de Cerenkov foi feita a determinação da radioactividade dos animais, a qual foi contada durante três minutos, no aparelho de cintilação líquida anteriormente referido.

Uma vez conhecida a actividade específica das microalgas fornecidas aos animais (na forma de suspensão algal ou misturadas com o lodo ou com o tetramin) efectuava-se a transformação do número de impulsos por minuto (c.p.m), correspondentes à radioactividade dos animais previamente alimentados com os alimentos marcados pelo ^{32}P , em unidades de matéria orgânica ingerida (C), através da equação:

$$C = C_R \times R \quad (2)$$

em que C representa o peso seco de matéria orgânica contida no alimento ingerido (μg), C_R significa o inverso da actividade específica da matéria orgânica contida no alimento marcado (μg matéria orgânica/c.p.m.) e R é a radioactividade dos animais expressa em c.p.m.

Os valores de C foram expressos em μg de matéria orgânica ingerida por animal por hora e em μg de matéria orgânica ingerida por mg de matéria orgânica contida nos animais por hora. A transformação das primeiras unidades nas segundas foi feita com base na determinação do peso seco dos animais a partir do respectivo comprimento total (Fig.22) e ainda considerando que os animais contêm em média 82% de matéria orgânica (Tabela 11).

Como se pode observar na Tabela 12, os valores de taxa de ingestão alimentar relativos ao lodo e ao tetramin são mais elevados que os correspondentes às microalgas, pelo que admitimos a hipótese de que tais resultados se

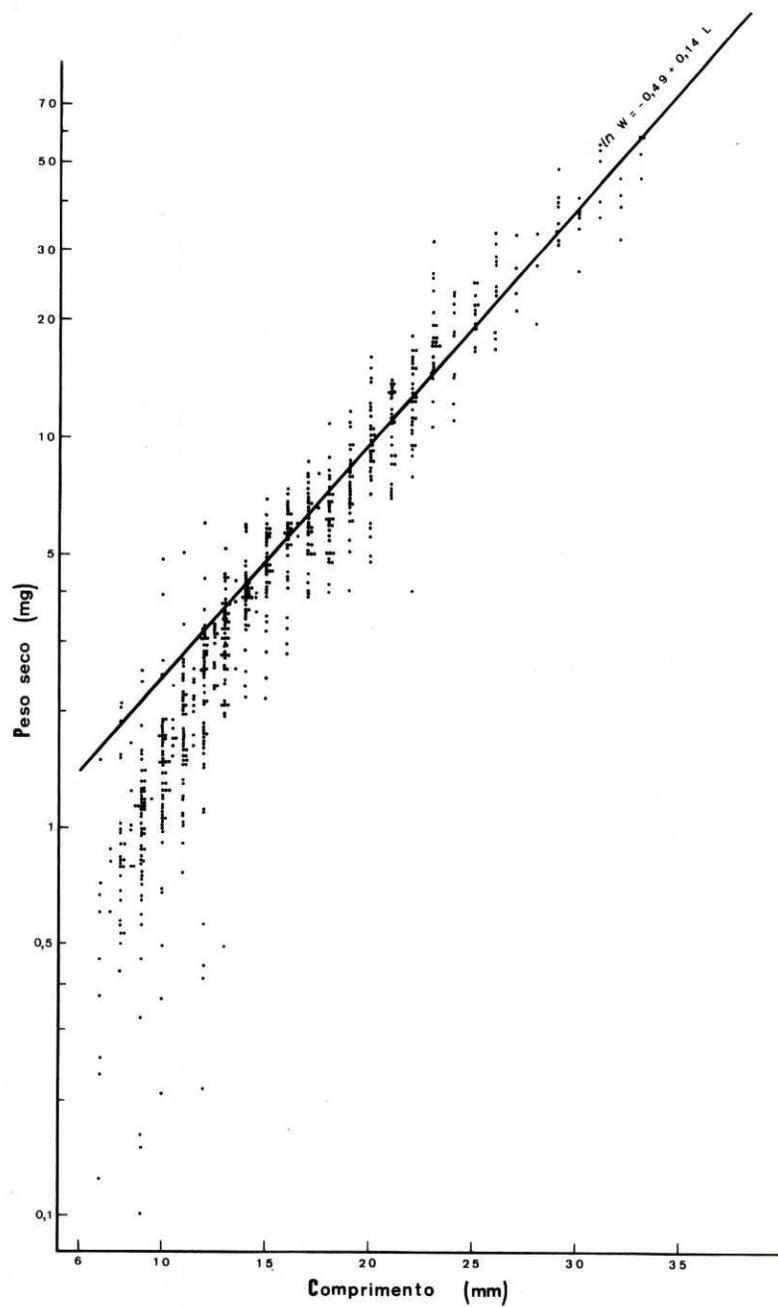


Fig. 22 - Relação entre os valores de peso seco e os de comprimento total de *A. desmaresti* (transcrito de FIDALGO, 1983a).

W - peso seco (mg)

L - comprimento total dos animais (mm)

PESO SECO DOS ANIMAIS (mg)	PESO SECO DAS CINZAS (mg)	PESO SECO MATÉRIA ORGÂNICA (mg)	% MATÉRIA ORGÂNICA
13,148	2,246	10,902	82,918
9,410	1,450	7,960	84,591
6,575	1,231	5,344	81,278
4,073	0,782	3,291	80,800
10,562	2,025	8,537	80,827
8,783	1,789	6,994	79,631
13,904	2,667	11,237	80,818
4,213	0,888	3,325	78,922
5,229	0,886	4,343	83,056
8,151	1,572	6,579	80,714
5,541	0,970	4,571	82,494
17,631	3,279	14,352	81,402
7,230	1,297	5,933	82,061
5,992	0,837	5,155	86,031
4,064	0,742	3,322	81,742
13,880	1,772	12,108	87,233
10,271	1,852	8,419	81,969
8,021	1,504	6,517	81,249
9,802	1,729	8,073	82,361
6,047	1,071	4,976	82,289

TABELA 11 - Determinação do teor dos animais em matéria orgânica.

ALIMENTO	TEMPERATURA (° C)	$\bar{X} \pm$ S.D.		MÍNIMO		MÁXIMO	
		$\mu\text{g}/\text{animal}/\text{h}$	$\mu\text{g}/\text{mg}/\text{h}$	$\mu\text{g}/\text{animal}/\text{h}$	$\mu\text{g}/\text{mg}/\text{h}$	$\mu\text{g}/\text{animal}/\text{h}$	$\mu\text{g}/\text{mg}/\text{h}$
MICROALGAS	12	$0,18 \pm 0,16$ (n = 43)	$0,03 \pm 0,02$ (n = 43)	0,05	0,01	0,76	0,09
		$3,70 \pm 6,57$ (n = 55)	$0,55 \pm 0,83$ (n = 55)	0,11	0,02	37,36	6,48
TETRAMIN	20	$66,63 \pm 67,58$ (n = 47)	$25,67 \pm 27,17$ (n = 47)	0,07	0,02	252,43	111,40
		$67,56 \pm 91,10$ (n = 45)	$19,98 \pm 26,02$ (n = 45)	0,06	0,02	363,98	107,27

TABELA 12 - Valores de taxa de ingestão alimentar de *A. desmaresti* em função do alimento e da temperatura.

\bar{X} - Valor médio; S.D. - Desvio-padrão; n - número de determinações efectuadas

podem atribuir, por um lado, à ingestão selectiva das microalgas quando misturadas com o lodo ou com o tetramin e, por outro, os valores encontrados poderão ser um reflexo do modo como foi feita a marcação das dietas não algais.

É claro que ao efectuarmos os cálculos partimos do princípio de que as suspensões de lodo e de tetramin se encontram homogeneamente marcadas pelo ^{32}P , o que dificilmente corresponde à realidade atendendo, por um lado, ao pequeno volume do inóculo utilizado e, por outro, à dificuldade de incorporação do fósforo naqueles dois alimentos não algais.

Apesar dos condicionalismos referidos em relação à marcação de lodo e de tetramin, entendemos que ambas as hipóteses anteriormente formuladas carecem de confirmação, sendo por isso desejável proceder à realização de experiências nesse sentido, o que não foi possível no decurso do presente estudo devido a escassez de tempo.

Como se pode ver na figura 23 os valores de taxa de ingestão alimentar relativos aos animais exclusivamente alimentados com microalgas mostram uma considerável variabilidade tanto a 12°C como a 20°C .

Contudo, apesar da apreciável amplitude de variação dos valores determinados, verifica-se que os obtidos a 20°C são mais elevados que os calculados a 12°C , sendo $0,55\ \mu\text{g}/\text{mg}/\text{h}$ e $0,03\ \mu\text{g}/\text{mg}/\text{h}$ os respectivos valores médios (Tabela 12).

A omissão da representação gráfica referente aos valores de taxa de ingestão alimentar individual deve-se ao facto de considerarmos que os resultados expressos em relação à unidade de matéria orgânica dos animais são mais vantajosos do ponto de vista comparativo, tanto entre animais pertencentes à espécie em estudo como em relação a outras.

Para além do "stress" a que os animais eram submetidos, devido à manipulação, poder-se-á atribuir a enorme variabilidade dos valores encontrados a um apreciável número de factores entre os quais salientamos o metabolis-

mo da muda.

À semelhança do que se passa com a maior parte dos crustáceos, o ciclo de muda de *A. desmaresti* é muito complexo (DRACH & TCHERNIGOVZEFF, 1967; HUGET, 1972 e DESCOUTURELLE, 1980) e a sua dinâmica alimentar é profundamente influenciada por aquele fenómeno fisiológico. De facto, tivemos ocasião de verificar um decréscimo no consumo de alimento e na quantidade de fezes produzidas, no dia da muda.

Do mesmo modo, KATRE & REDDY (1977) salientam que a muda condiciona o apetite de *Palaemon lamarrei*, visto aqueles autores terem verificado uma diminuição do consumo de alimento no dia da muda.

Por outro lado, LAMPERT (1977a) salienta que, em experiências de curta duração, os valores de taxa de ingestão alimentar podem ser fortemente influenciados pela adaptação dos animais às condições experimentais.

Dentro deste contexto os resultados obtidos parecem sugerir que o método utilizado não permite a avaliação correcta da quantidade de alimento ingerido por *A. desmaresti*. Deve ainda considerar-se a hipótese de esta espécie animal se alimentar descontinuamente, podendo eventualmente apresentar um ritmo nictemeral nos seus hábitos alimentares, o qual poderá influenciar fortemente os valores de taxa de ingestão alimentar determinados a partir de experiências tão curtas quanto as efectuadas no presente estudo. É evidente que um período de 15-20 minutos não corresponde ao tempo mínimo necessário para facultar aos animais uma boa adaptação às condições experimentais. Porém, entendemos não ser desejável alongar as experiências, por forma a evitar a libertação de fezes marcadas com ^{32}P , o que resultaria na sub-estimação dos valores de taxa de ingestão alimentar.

5.1.2. Avaliação da taxa de ingestão alimentar a partir da observação das áreas de "grazing"

Como habitualmente, o alimento era fornecido aos animais em fil-

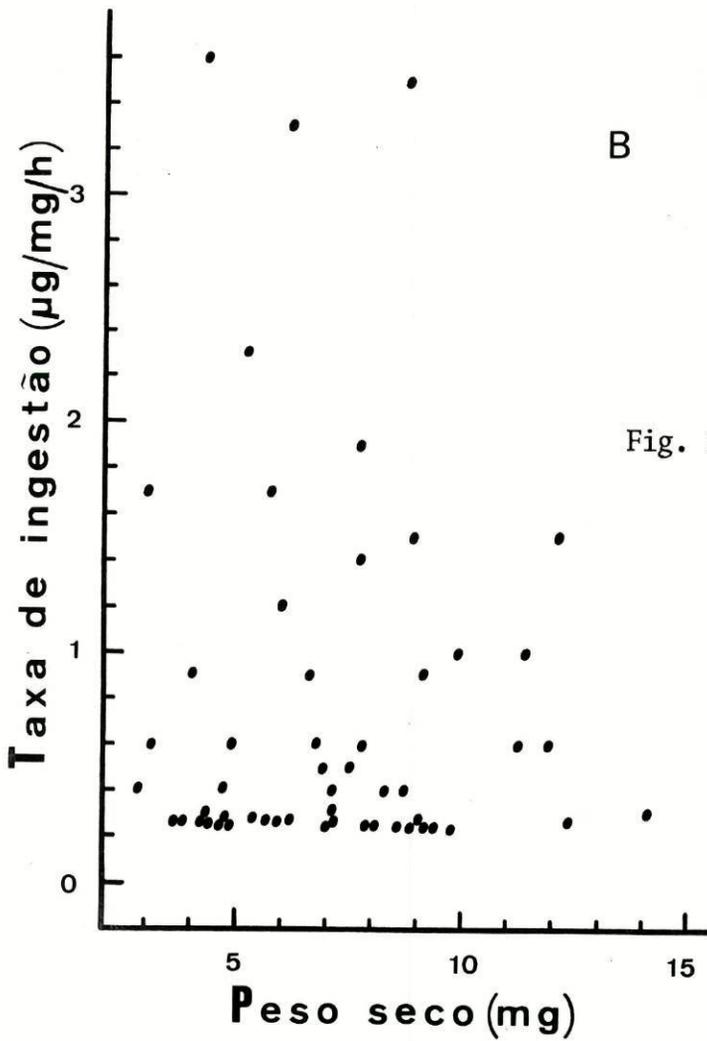
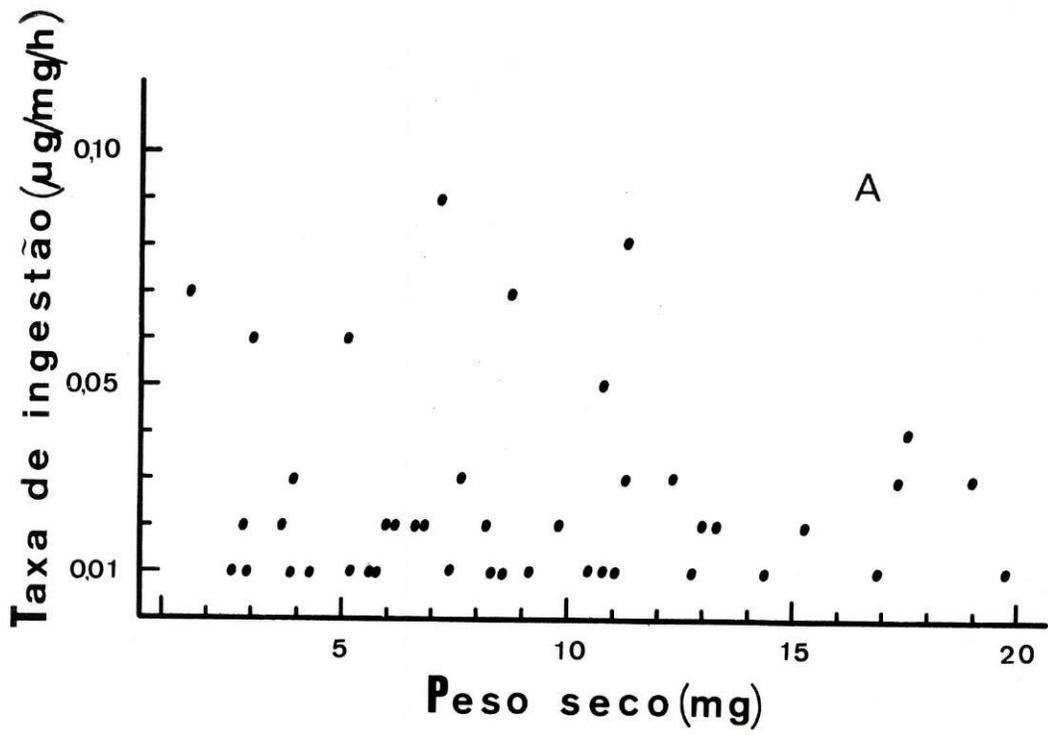


Fig. 23 - Valores de taxa de ingestão alimentar de *A. desmaresti* em função da temperatura. A - 12° C; B - 20° C.

tros de fibra de vidro e as "manchas" neles observadas, após os indivíduos se terem alimentado, reflectem a quantidade de alimento removido pelos animais. Deste modo, as áreas de "grazing" deveriam permitir calcular, ainda que indirectamente, a quantidade de alimento ingerido durante o período experimental.

É claro que para determinar a taxa de ingestão alimentar era necessário desenhar as áreas de "grazing" e converter a sua superfície em unidades de peso seco de alimento consumido num certo intervalo de tempo, sendo para isso indispensável utilizar filtros controlo, que seriam colocados em aquários que diferiam dos experimentais por não conterem animais.

Os filtros testemunho continham um volume de suspensão dos alimentos testados (lodo, tetramin e microalgas) igual à dos filtros experimentais, colocados à disposição dos animais, e destinavam-se a determinar a quantidade de alimento fornecido aos animais e a quantidade de alimento removido dos filtros não em consequência da alimentação dos animais mas, antes, em consequência do arejamento da água.

Apesar das tentativas efectuadas não foi possível obter resultados satisfatórios, o que se deve, por um lado, à facilidade com que os animais removem os alimentos do filtro sem que tal corresponda à ingestão de alimento e, por outro, às dificuldades inerentes à obtenção de áreas de "grazing" com forma regular e bem definida. Na verdade, as áreas observadas nos filtros eram muito irregulares (Fig. 24), dada a agilidade dos animais e a facilidade com que os alimentos flutuam quando colocados na água. Por isso, fomos levados a abandonar o método anteriormente descrito, embora o mesmo tenha sido utilizado por STREIT (1975).

Com efeito, este autor embora tenha salientado a irregularidade das áreas de "grazing" do gasterópode *Ancylus fluviatilis* refere que foi possível observar a alternância de períodos de intensa actividade alimentar com períodos de inactividade.

De referir que as experiências efectuadas tiveram a duração de 7 a 8 horas, o que deveria permitir uma razoável adaptação dos animais às condições experimentais. Porém, pelas razões anteriormente expostas, a observação das áreas de "grazing" nem sequer permitiu obter informações semelhantes às referidas por STREIT (op. cit.) e muito menos determinar a taxa de ingestão alimentar de *A. desmaresti*.

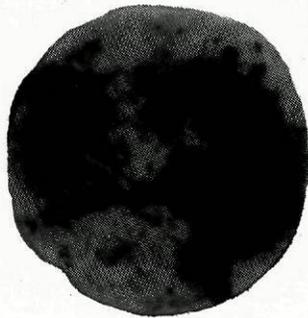
5.2. Produtividade

Visando avaliar o contributo de *A. desmaresti* para a comunidade biótica em que está integrada, procedemos à determinação da produtividade deste crustáceo dulciaquícola, tendo em consideração o seu eventual interesse como alimento para animais pertencentes a níveis tróficos superiores.

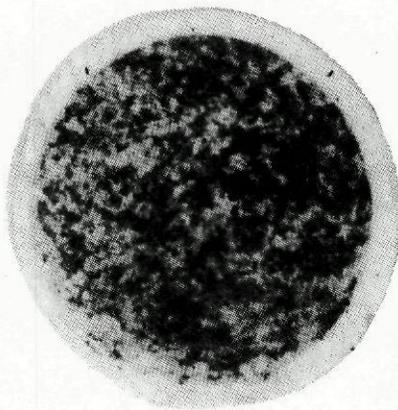
Foi dentro deste contexto que efectuámos experiências laboratoriais no sentido de calcular a quantidade de matéria orgânica incorporada nos tecidos dos animais, após lhes terem sido fornecidos diferentes alimentos marcados com carbono radioactivo (^{14}C) - microalgas, lodo, tetramin e uma dieta resultante da mistura de lodo e tetramin de tal modo que cada um destes alimentos fornecia igual quantidade de matéria orgânica.

A marcação dos alimentos com ^{14}C era feita na véspera das experiências conforme o processo descrito no sub-capítulo anterior. A única diferença diz respeito ao radioisótopo utilizado que, neste caso, foi o ^{14}C e não o ^{32}P como sucedeu nas experiências destinadas a avaliar a taxa de ingestão alimentar.

Além destas experiências laboratoriais conducentes à avaliação da produtividade individual, procurámos também obter valores não só de produtividade individual, mas ainda populacional, a partir de dados de campo.



A



B

Fig. 24 - Áreas de "grazing" observadas quando o alimento utilizado foi lodo (A) e microalgas (B).

5.2.1. Produtividade individual de *A. desmaresti* determinada experimentalmente

As experiências destinadas a calcular a quantidade de matéria orgânica acumulada nos tecidos dos animais foram efectuadas conforme o esquema da figura 25.

Como habitualmente, o alimento era fornecido aos animais em filtros de fibra de vidro, que continham cerca de 40 ml da suspensão algal "stock" ou da suspensão das dietas não algais anteriormente referidas, as quais haviam sido previamente marcadas com ^{14}C . Esses filtros eram colocados em recipientes que continham cerca de 600 ml de água do lago filtrada e constantemente arejada, e em cada aquário eram colocados 3 ou 4 animais pertencentes a diferentes classes de tamanho.

Os aquários assim preparados eram mantidos, uns a 12°C e outros a 20°C e durante o período experimental, que durava cerca de 24 horas, os animais eram alimentados com as dietas marcadas.

Todavia, nas séries de experiências em que os animais eram alimentados exclusivamente com microalgas marcadas, introduzimos algumas alterações, que consistiam em alimentar alguns animais, durante mais 4 horas, com as mesmas microalgas mas não marcadas. Visava-se assim remover as algas marcadas do tubo digestivo dos animais. Porém, considerando que os valores obtidos, num e noutro caso, não apresentavam diferenças significativas, passámos a alimentar os animais apenas com as algas marcadas durante 24 horas.

No final das experiências os animais eram mortos, "lavados" e secos na estufa para determinação do respectivo peso seco e eram colocados individualmente nos frascos de contagem da radioactividade, sendo humedecidos com uma gota de água destilada.

Cada animal era coberto com 1 ml de solueno 350, solubilizador dos tecidos animais e, após a solubilização que se verificava a 45°C e durante a

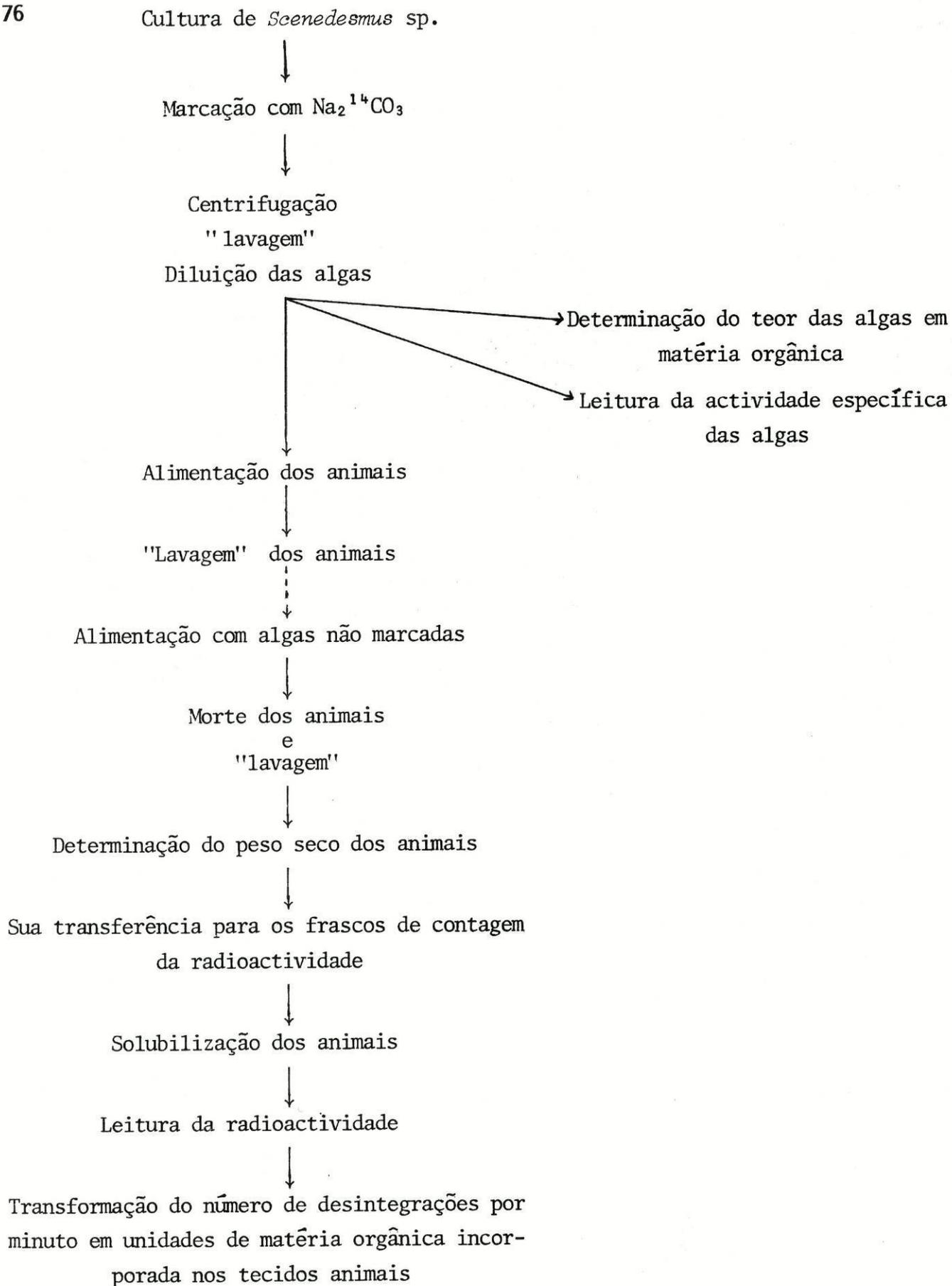


Fig. 25 - Representação esquemática do processo experimental.

noite, adicionavam-se a cada frasco 15 ml de tolueno - líquido cintilante.

A radioactividade dos animais era contada, durante 5 minutos, no aparelho de cintilação líquida já referido anteriormente (sub-capítulo 5.1.).

Os cálculos referentes à determinação da quantidade de matéria orgânica incorporada pelos animais, durante o período experimental, foram efectuados segundo a equação (2), a qual já foi indicada no sub-capítulo anterior. A única diferença diz respeito às unidades em que se expressam a actividade específica dos animais que, neste caso, são desintegrações por minuto (d.p.m.) e não impulsos por minuto (c.p.m.).

Os valores de produtividade foram expressos em μg de matéria orgânica incorporada por animal por hora e em μg de matéria orgânica incorporada por mg de matéria orgânica do animal por hora. A transformação das primeiras unidades nas segundas foi feita segundo o processo referido em 5.1.

Os valores de produtividade obtidos com o lodo e com a dieta constituída pela mistura de lodo e tetramin foram muito superiores aos valores de produtividade encontrados nos animais que foram alimentados tanto com o tetramin como com as microalgas (Tabela 13).

Com base nos resultados encontrados, somos levados a formular a hipótese de que as dietas não algais não ficaram marcadas homogeneamente com o ^{14}C , e admitimos também a hipótese de os animais preferirem o tetramin às microalgas e estas em relação ao lodo.

Como já foi indicado no sub-capítulo 5.1. a propósito da marcação dos alimentos não algais, apenas utilizámos 2 ml de uma suspensão de algas marcadas. Este inóculo era adicionado a cerca de 50 ml de uma suspensão de lodo ou tetramin.

Deste modo e porque só as algas estavam marcadas, facilmente se compreende que, no caso de os animais ingerirem selectivamente as algas, tal facto traduzir-se-á numa sobreavaliação da produtividade, verificando-se o inver-

ALIMENTO	TEMPERATURA (° C)	$\bar{X} \pm S.D.$		MÍNIMO		MÁXIMO	
		$\mu\text{g}/\text{animal}/\text{h}$	$\mu\text{g}/\text{mg}/\text{h}$	$\mu\text{g}/\text{animal}/\text{h}$	$\mu\text{g}/\text{mg}/\text{h}$	$\mu\text{g}/\text{animal}/\text{h}$	$\mu\text{g}/\text{mg}/\text{h}$
MICROALGAS	12	4,59 \pm 5,08 (n = 92)	1,26 \pm 1,16 (n = 92)	0,01	0,01	29,30	4,82
	20	12,52 \pm 14,62 (n = 80)	3,74 \pm 2,82 (n = 80)	0,01	0,02	87,70	12,55
	12	1,00 \pm 0,43 (n = 5)	0,38 \pm 0,12 (n = 5)	0,49	0,23	1,54	0,54
TETRAMIN	20	2,01 \pm 2,89 (n = 5)	0,42 \pm 0,37 (n = 5)	0,13	0,06	7,14	1,05
	12	32,40 \pm 28,58 (n = 6)	13,80 \pm 11,91 (n = 6)	0,20	0,19	67,39	32,92
50% TETRAMIN: : 50% LODO	20	54,07 \pm 43,30 (n = 6)	16,13 \pm 6,91 (n = 6)	7,87	4,68	105,22	25,39
	12	41,60 \pm 37,35 (n = 6)	17,46 \pm 15,53 (n = 6)	0,26	0,33	96,21	37,45
LODO	20	54,83 \pm 44,26 (n = 6)	11,78 \pm 10,41 (n = 6)	0,48	0,14	115,93	28,96

TABELA 13 - Valores de produtividade individual de *A. desmaresti* em função do alimento e da temperatura.

\bar{X} - valor médio; S.D. - desvio-padrão; n - número de determinações efectuadas

so se os animais preferirem o lodo ou o tetramin em detrimento das algas.

Dado o reduzido número de resultados obtidos com as dietas não algais apenas representamos graficamente os valores de produtividade obtidos com as microalgas em função da temperatura e, pelas razões indicadas no subcapítulo anterior, somente apresentamos o diagrama de dispersão correspondente aos valores de produtividade expressos em μg de matéria orgânica incorporada por mg de matéria orgânica dos animais por hora (Fig. 26).

Apesar da variabilidade dos valores determinados com os alimentos testados, verifica-se que o valor médio de produtividade obtido a 12°C é inferior ao correspondente aos animais mantidos a 20°C , com exceção dos indivíduos alimentados com lodo (Tabela 13).

É curioso verificar que, não obstante a variabilidade dos valores obtidos quando se forneceram microalgas aos animais, os resultados encontrados em 1981 e 1982 se interpenetram, o que nos leva a considerá-los como réplicas e não meramente casuais.

Com base nos valores relativos aos indivíduos mantidos a 20°C e alimentados com microalgas constata-se que os animais incorporam cerca de 0,4% do respectivo peso seco por hora, o que equivale à incorporação de cerca de 10% por dia. Quanto a nós, estes valores sugerem uma boa taxa de incorporação de matéria orgânica, bastando para isso lembrar que o peso seco dos animais testados oscilou entre 0,6 mg e 21,5 mg.

Todavia, comparando os valores médios de taxa de ingestão alimentar, determinados através do emprego do ^{32}P , com os valores médios de produtividade, calculados por intermédio da utilização do ^{14}C , constata-se a incompatibilidade desses resultados, visto que os valores médios de produtividade são mais elevados que os correspondentes à quantidade de matéria orgânica ingerida pelos animais, durante o período experimental.

Deve, entretanto, referir-se que, em nosso entender, os valores

de produtividade determinados correspondem a uma sobreavaliação da produtividade líquida, visto que um período de 24 horas, embora permita uma boa adaptação dos animais às condições experimentais, não é suficiente para os indivíduos atingirem o equilíbrio metabólico.

Contudo, a variação dos valores encontrados não deve ser atribuída à imprecisão do método utilizado, nem tão pouco deve causar surpresa, tendo em atenção a variabilidade individual e o elevado número de factores que afectam a produtividade de um animal.

De facto, os animais utilizados nas experiências apresentavam dimensões diferentes e incluíam "indivíduos indiferenciados", machos e fêmeas.

A idade dos animais é um factor que também deve ser considerado na interpretação dos valores de produtividade. Os animais jovens incorporam mais matéria orgânica que os adultos, o que se deverá traduzir em valores mais elevados de produtividade dos primeiros em relação aos segundos.

Na verdade, na figura 26 e, particularmente na figura 26A, observa-se um nítido decréscimo de produtividade à medida que o tamanho dos animais aumenta.

5.2.2. Produtividade de *A. desmaresti* calculada a partir dos valores de crescimento observados no campo

Com base nas curvas de crescimento dos machos e das fêmeas apresentadas no capítulo 4, procedemos à transformação dos valores de crescimento expressos em unidades de comprimento (mm) para unidades de peso seco (mg). Esta transformação foi feita tendo em consideração a relação existente entre os valores de peso seco e os de comprimento total dos animais (Vide Fig. 22, sub-capítulo 5.1.).

Assim, foi possível estimar a produtividade dos machos e das fêmeas (Fig. 27) desde Agosto de 1982 até Julho do ano seguinte. No caso das fêmeas

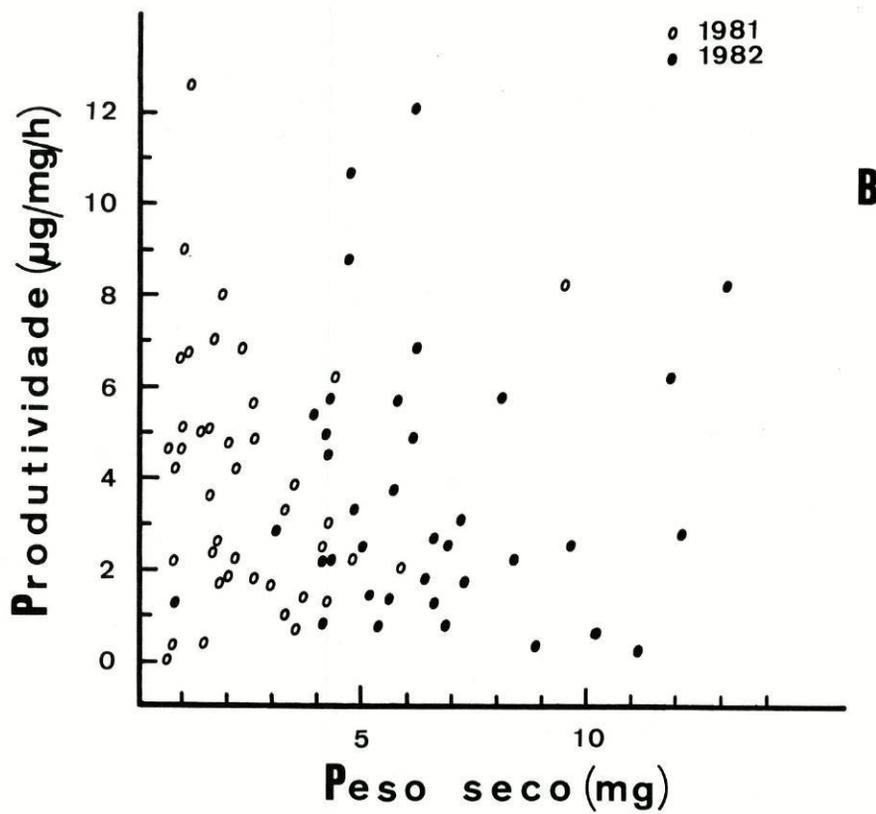
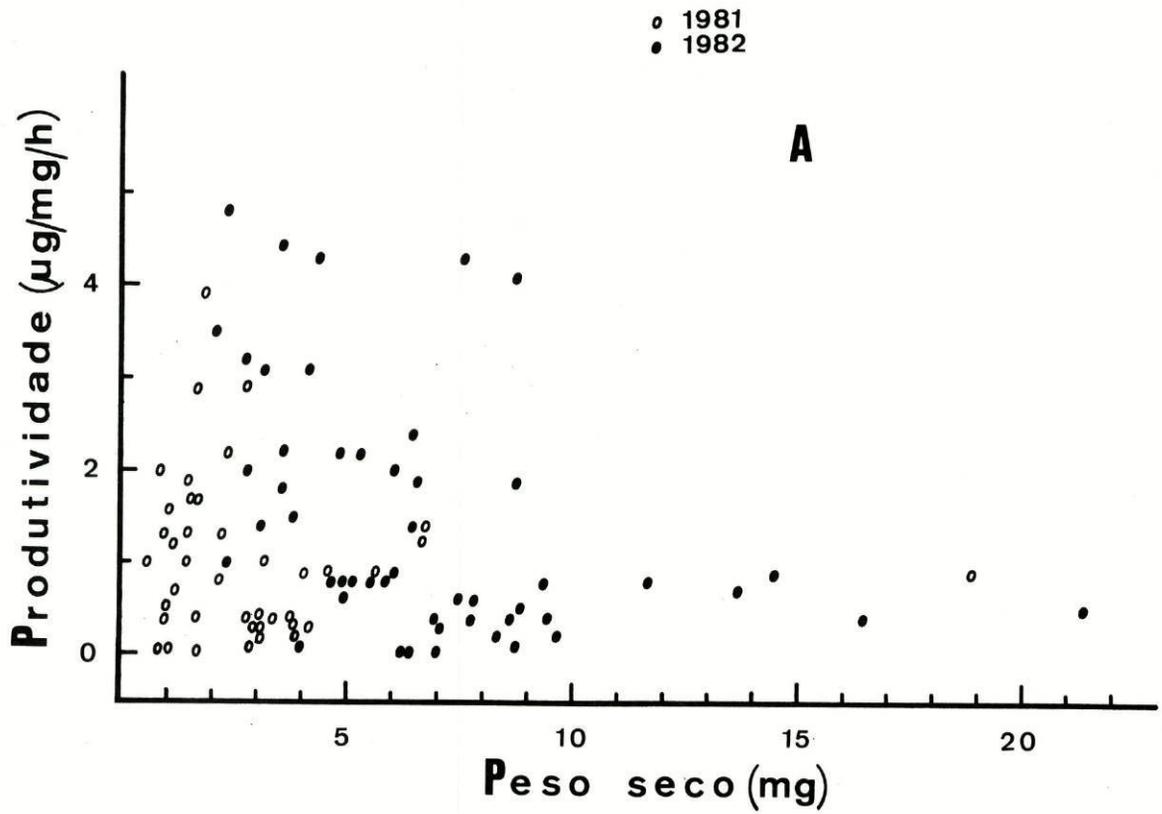


Fig. 26 - Valores de produtividade individual de *A. desmaresti* em função da temperatura.

A - 12° C; B - 20° C.

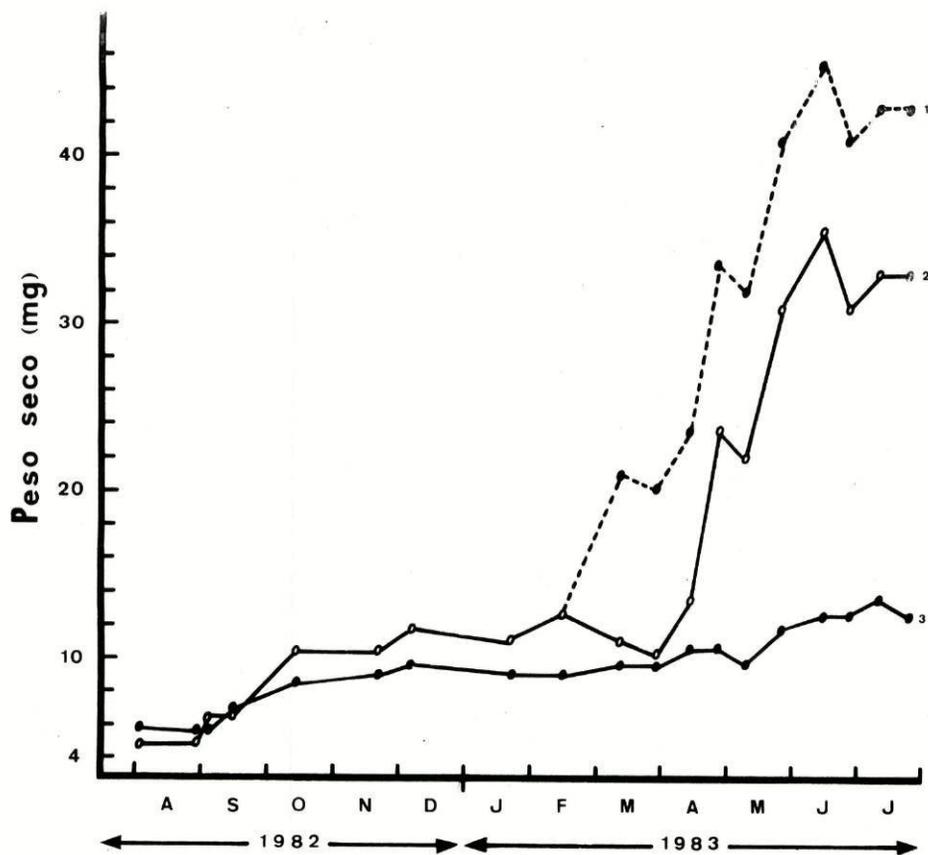


Fig. 27 - Valores de produtividade individual de *A. desmaresti* no seu habitat.

1 - fêmeas ovíferas; 2 - fêmeas; 3 - machos.

consideramos não só a fracção de produtividade correspondente ao crescimento somático, mas ainda a fracção destinada à produção de ovos, tendo para isso determinado o peso seco dos ovos produzidos por uma fêmea ovígera, durante o período reprodutivo. Esse cálculo foi feito com base no valor médio de fecundidade das fêmeas (sub-capítulo 3.2.) e ainda considerando que o peso seco médio de um ovo é 0,015 mg. Este valor foi obtido com base na pesagem de 10 amostras de 100 a 200 ovos.

As curvas apresentadas na figura 27 representam a produtividade dos machos e das fêmeas correspondente a 12 meses. Da análise destas curvas imediatamente se constata que a produtividade das fêmeas é superior à dos machos, o que é notoriamente visível desde Março até Julho. Com efeito, esta época do ano coincide com o período reprodutivo e também com o período em que a taxa de crescimento das fêmeas é apreciavelmente superior à dos machos como já foi referido no capítulo 4.

Nos meses de Primavera e Verão verifica-se que as diferenças relativas aos valores de produtividade dos machos e das fêmeas se tornam mais aparentes, tendo-se registado um acréscimo de cerca de 3 mg e 20 mg de peso seco respectivamente.

Porém, considerando não apenas o crescimento somático, mas ainda a produção de ovos, constata-se que a produtividade das fêmeas é apreciavelmente mais elevada que a dos machos como se pode ver na figura 27.

5.2.3. Produtividade de *A. desmaresti* na albufeira do Carrapatelo

Pelas razões já apresentadas no capítulo 3 não foi possível obter amostras quantitativas de *A. desmaresti* na área prospectada, o que impede o cálculo de produtividade da população a partir dos dados de campo.

Assim, para termos uma ideia, ainda que aproximada, da produtividade de *A. desmaresti* na área prospectada procedemos à determinação da produtivi

dade daquele crustáceo na albufeira do Carrapatelo, tendo para isso utilizado os valores de densidade e de peso médio individual obtidos por GALHANO (1979). Com base nestes dados e empregando o método gráfico (Fig. 28), constatamos que a produtividade anual de *A. desmaresti* é cerca de 4,25 g de peso seco por m², sendo 6,10 g por m² por ano o valor de produtividade populacional, calculado pela fórmula de MASSE (1968).

Embora desconhecendo a densidade de *A. desmaresti* na área de Crestuma ficou-nos a impressão de que a sua abundância neste local é superior à registada no Carrapatelo.

Julgamos dever realçar que esta apreciação é puramente subjectiva, baseando-se tão somente na facilidade de obtenção de quantidades apreciáveis de animais, durante a maior parte do ano.

Assim sendo, parece-nos legítimo admitir que a produtividade da população de *A. desmaresti* em Crestuma é, pelo menos, da mesma ordem de grandeza da correspondente à população do Carrapatelo.

5.3. Metabolismo respiratório

Como se sabe, uma fracção da energia utilizada para a manutenção dos processos vitais é libertada no eco-sistema, sob a forma de energia calorífica, ao contrário da energia contida, por exemplo, nas fezes e mesmo nas exúvias, as quais podem servir de alimento para animais pertencentes a outros níveis tróficos.

No âmbito do estudo do balanço energético de *A. desmaresti*, facilmente se alcança o interesse de que se reveste o conhecimento da sua taxa respiratória.

Com efeito, o metabolismo respiratório, traduzido por intermédio do consumo de oxigénio, é um indicador das diferentes funções de um organismo, as quais resultam da acção conjunta de factores endógenos e exógenos, nomeada-

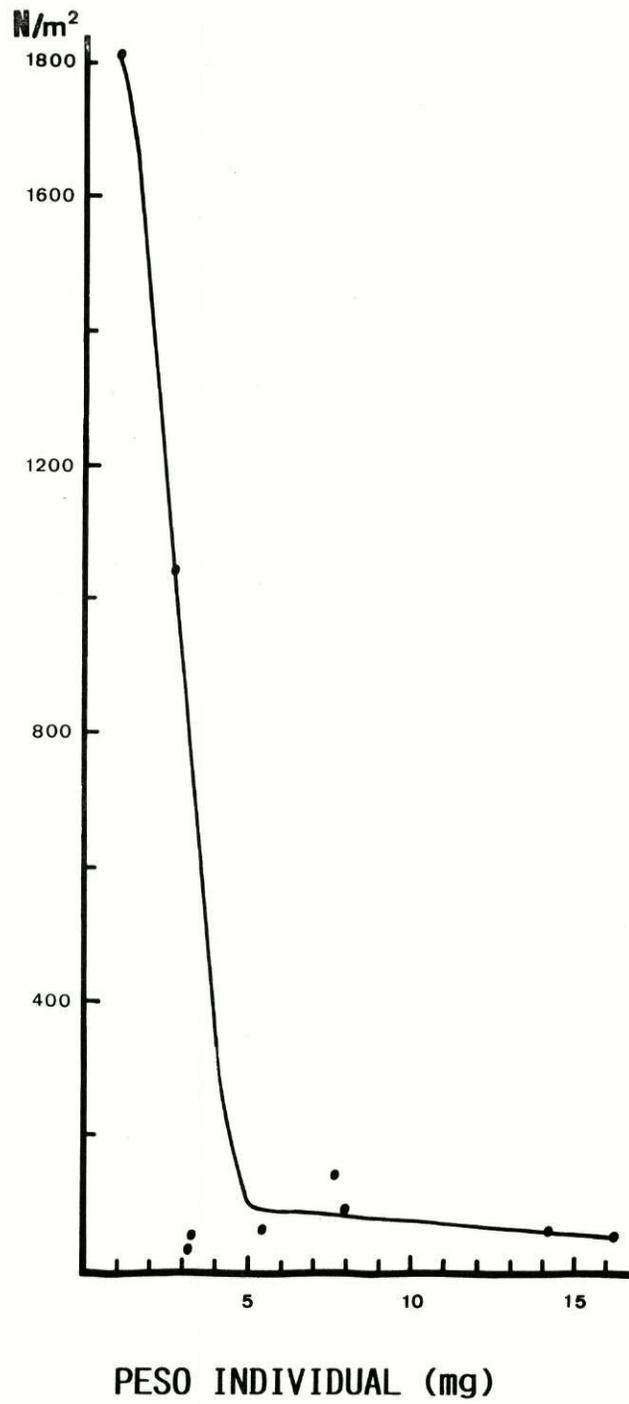


Fig. 28 - Produtividade populacional de *A. desmaresti*, na albufeira do Carrapatelo.

mente o sexo, a idade, o estado fisiológico, a temperatura, etc.

Da interacção destes factores resulta uma enorme variabilidade nos valores de taxa de consumo de oxigénio, pelo que ao estudar-se o metabolismo respiratório de uma espécie animal deverá ter-se em atenção a influência de cada um daqueles factores.

Visando obter dados relativos ao metabolismo respiratório de *A. desmaresti* efectuámos diversas determinações, umas a 12^o C e outras a 20^o C, tendo em todas elas utilizado animais aclimatados à temperatura experimental, durante pelo menos 24 horas, antes do início das medições do consumo de oxigénio.

Durante o período de aclimação os animais eram alimentados exclusivamente com tetramin ficando, no entanto, desprovidos de alimento, durante o período de medição do oxigénio.

A determinação do consumo de oxigénio foi feita em sistema fechado através do emprego de um eléctrodo de oxigénio (Biological Oxygen Monitor YSI, modelo 53) e a câmara respiratória continha 8-10 ml de água destilada previamente saturada de ar.

O consumo de oxigénio era determinado tendo em consideração as concentrações inicial e final de oxigénio dissolvido na água do respirómetro, onde os animais eram colocados individualmente por um período que raramente excedia 10 minutos. Refira-se ainda que os cálculos de taxa respiratória foram feitos a partir de dois registos gráficos, correspondendo um desses registos à calibração do eléctrodo e o outro à medição do consumo de O₂ de cada animal.

No final de cada medição determinava-se o comprimento total dos indivíduos e identificava-se o respectivo sexo sempre que tal era possível.

A determinação do peso seco dos animais era feito indirectamente a partir do respectivo comprimento total cujo valor era substituído na seguin-

te equação de regressão:

$$\ln W = -0,49 + 0,14 L \text{ (FIDALGO, 1983a)}$$

em que L significa o comprimento total dos animais (mm) e W representa o peso seco (mg).

Os valores de taxa respiratória individual e específica foram expressos respectivamente em $\mu\text{l O}_2$ consumido por animal por hora e em $\mu\text{l O}_2$ consumido por mg de peso seco por hora.

A taxa de consumo de oxigénio é uma função do peso dos animais, podendo tal relação expressar-se através da equação :

$$R = a W^b \text{ ou } R' = a W^{b-1}$$

Nestas equações R e R' representam respectivamente as taxas respiratórias, individual e específica, sendo a primeira expressa em volume de O_2 consumido por animal por unidade de tempo e a segunda em volume de O_2 consumido por unidade de peso do animal por unidade de tempo, W representa o peso dos animais, a corresponde à quantidade de O_2 consumido por um animal cujo peso é igual à unidade e b é uma constante que indica o grau de dependência da actividade metabólica relativamente ao peso do animal.

Dos dados por nós obtidos, apenas se apresentam os diagramas de dispersão correspondentes aos valores de taxa de respiração específica (R') determinados a 12°C e a 20°C (Fig. 29).

A omissão da representação gráfica correspondente aos valores de taxa de respiração individual deve-se ao facto de considerarmos que os valores de R' são mais vantajosos do ponto de vista comparativo relativamente a outros indivíduos, subtraindo-se assim a influência do tamanho dos animais, que é um dos factores a considerar na análise dos valores de consumo de oxigénio.

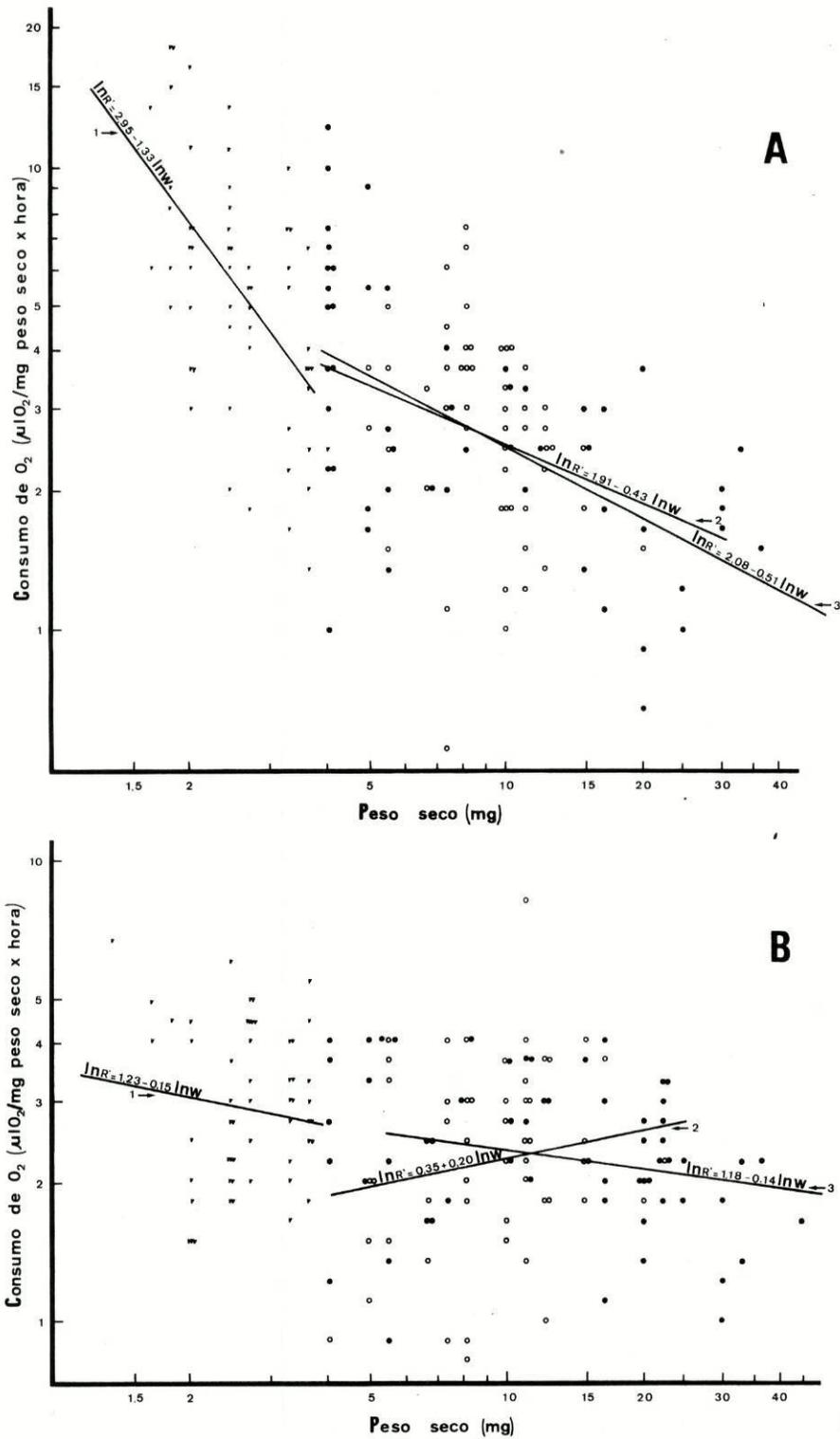


Fig. 29 - Relação entre os valores de taxa respiratória específica e os de peso seco dos animais em função da temperatura.

A - 12^o C; B - 20^o C.

1 - "indivíduos indiferenciados";

2 - machos;

3 - fêmeas.

Porém, na tabela 14 vêm indicados os valores médios de \underline{R} e \underline{R}' e as respectivas equações de regressão assim como outros elementos julgados úteis para a análise dos resultados obtidos, análise essa que foi feita em função do sexo e da temperatura.

Da observação das figuras 29A e 29B constata-se que, na sua globalidade, os valores de \underline{R}' correspondentes aos "indivíduos indiferenciados", aos machos e às fêmeas apresentam uma considerável dispersão, quer a 12° C quer a 20° C.

Com base nos resultados encontrados, constata-se que a taxa de consumo de oxigênio de *A. desmaresti* varia em função do peso seco dos animais, verificando-se que, de um modo geral, os animais de menores dimensões consomem mais oxigênio por unidade de peso comparativamente aos de maiores dimensões. Assim, os valores obtidos neste estudo parecem confirmar as observações de ZEUTHEN (1953), que encontra uma significativa correlação entre o consumo de oxigênio e o tamanho dos animais.

Por outro lado, através do teste t de "Student", procedemos à comparação estatística dos valores médios de \underline{R}' , calculados a 12° C e a 20° C, tendo a hipótese nula sido apenas rejeitada no caso dos "indivíduos indiferenciados" ($t_{106} = 6,10, P \ll 0,1\%$).

Deste modo, com base nos resultados encontrados, não foi possível detectar a influência da temperatura sobre o metabolismo respiratório de *A. desmaresti*, o que contraria as observações de diversos autores (HART, 1980; ROUX, 1982), entre outros.

Em nosso entender a discrepância constatada entre os nossos resultados e os referidos na literatura consultada deve-se, por um lado, à considerável variabilidade dos valores determinados e, por outro, aos mecanismos de adaptação dos animais em relação às condições experimentais.

Curiosamente, o consumo médio de oxigênio foi ligeiramente mais

TEMP. (°C)	SEXO	Nº de deter- mina- ções	W ± S.D. (mg)	R ± S.D. ($\mu\text{lO}_2/\text{an.}/$ /h)	R' ± S.D. ($\mu\text{lO}_2/\text{mg}$ peso seco/ /h)	Mínimo		Máximo		Equações de regressão	
						R $\mu\text{lO}_2/\text{an.}/$ /h	R' $\mu\text{lO}_2/\text{mg}$ peso seco/ /h	R $\mu\text{lO}_2/\text{an.}/$ /h	R' $\mu\text{lO}_2/\text{mg}$ peso seco/ /h	R = a W ^b	R' = a W ^{b-1}
12	"ind. indif.	56	2,55 [±] -1,28	14,03 [±] -1,67	5,50 [±] -1,82	5,11	1,39	36,04	18,54	R=19,11W,r=-0,16 -0,33	R'=19,11W,r=-0,55 -1,33
	♂	52	8,99 [±] -1,34	23,73 [±] -1,68	2,64 [±] -1,66	3,96	0,54	59,45	7,09	R= 6,75W,r=0,32 0,57	R'= 6,75W,r=-0,24 -0,43
	♀	51	8,90 [±] -2,05	23,51 [±] -1,89	2,64 [±] -1,90	4,03	0,64	79,00	12,27	R= 8,00W,r=0,56 0,49	R'= 8,00W,r=-0,56 -0,51
20	"ind. indif.	54	2,68 [±] -1,26	7,94 [±] -1,55	2,96 [±] -1,48	3,23	1,52	19,47	6,98	R= 3,42W,r=0,45 0,85	R'= 3,42W,r=-0,09 -0,15
	♂	52	9,48 [±] -1,46	20,98 [±] -1,95	2,21 [±] -1,65	3,72	0,82	85,99	7,78	R= 1,42W,r=0,67 1,20	R'= 1,42W,r=0,15 0,20
	♀	59	12,50 [±] -1,97	28,74 [±] -2,00	2,30 [±] -1,47	5,03	0,91	84,00	4,05	R= 3,25W,r=0,84 0,86	R'= 3,25W,r=-0,24 -0,14

TABELA 14 - Valores relativos à determinação da taxa respiratória de *A. desmaresti*.

W - peso seco dos animais; S.D. - desvio padrão; R - taxa respiratória individual; R' - taxa respiratória específica; r - coeficiente de correlação entre R e W; a e b - constantes.

elevado a 12° C do que a 20° C, embora essas diferenças não sejam estatisticamente significativas, com excepção das referentes aos "indivíduos indiferenciados", como foi dito anteriormente.

Do mesmo modo, ALCARAZ (1974a) não encontra uma correlação significativa entre a elevação da temperatura e a quantidade de oxigênio consumido por *Palaemonetes elegans*. Este autor salienta que o biótopo de *P. elegans* é caracterizado por bruscas e fortes modificações ambientais, pelo que admite a hipótese de *P. elegans* possuir mecanismos adaptativos em relação às condições do meio.

Refira-se a este propósito que *A. desmaresti* foi capturada num local caracterizado por fortes variações térmicas, tendo-se registado um mínimo de cerca de 6° C e um máximo de 25° C, aproximadamente.

Na realidade, as temperaturas experimentais, 12° C e 20° C, estão incluídas no intervalo de variação da temperatura da água do rio Douro, no local das colheitas, pelo que nos parece plausível a hipótese formulada por ALCARAZ (1974a) relativamente aos mecanismos de adaptação dos animais face à flutuação das condições ambientais. Assim sendo, tais mecanismos actuarão no sentido de diminuir a acção da temperatura sobre o metabolismo respiratório, não sendo por isso, facilmente detectável, nessas circunstâncias, o papel daquele factor ecológico.

PRUS (1976) regista valores de consumo de oxigênio ligeiramente mais elevados a 15° C do que a 10° C, não tendo, no entanto, encontrado diferenças significativas entre o consumo de oxigênio dos machos e das fêmeas de *Asellus aquaticus*.

Mais recentemente, ROUX (1982) salienta que as condições experimentais em que são feitas as determinações do consumo de oxigênio se revestem de uma importância fundamental, adiantando ainda que essas medições deveriam ser efectuadas à mesma hora do dia, no sentido de eliminar a eventual influên

cia do ritmo nictemeral.

Com efeito, ROUX (1983, comunicação pessoal), ao colocar o anfípode *Gammarus* sp. num respirómetro igual ao utilizado no presente trabalho, obteve valores mais elevados de consumo de oxigénio do que os determinados para a mesma espécie animal mas utilizando recipientes de maiores dimensões.

É dentro deste quadro que KAMLER (1969) recomenda o emprego do método polarográfico mas com fluxo contínuo, o que, segundo aquela autora, facilita o controlo das condições experimentais, contrariamente ao que sucede nas experiências efectuadas em circuito fechado. Neste caso as condições do meio variam, por um lado, devido à redução de oxigénio e, por outro, devido ao aumento da concentração de metabolitos.

Ainda segundo aquela autora os resultados obtidos em sistema fechado dependem da duração das experiências, sendo especialmente elevados no início, o que não se verifica nos respirómetros com fluxo contínuo em que o consumo de oxigénio é independente da duração das experiências.

Pelas razões expostas, KAMLER (1969) defende que os valores de consumo de oxigénio obtidos em sistema fechado não devem ser utilizados em estudos do balanço energético, atribuindo-lhes, contudo, um valor relativo, que se pode revelar importante em estudos comparativos entre organismos submetidos a diferentes condições ambientais.

Todavia, no presente trabalho as experiências foram feitas em sistema fechado e a sua duração foi demasiado curta em relação ao mínimo de 5 horas preconizado por KAMLER (1969).

Refira-se, no entanto, que o volume útil do respirómetro utilizado é cerca de 11 ml, o que impede o prolongamento das experiências efectuadas, pelo que raramente excediam 10 minutos.

Com efeito, é necessário ter em atenção a tensão de oxigénio dissolvido na água do respirómetro, pelo que, no final de cada medição, a quanti

dade de ar contido na água era superior a 50% de saturação. Visava-se assim evitar situações desfavoráveis para os animais em experimentação, tendo aquele valor sido estabelecido com base no indicado por ROUX (1982).

Retomando novamente os estudos do metabolismo respiratório efectuados por KAMLER (1969) em crustáceos dulciaquícolas, entendemos ser oportuno referir que aquela autora verifica que a primeira hora das experiências é caracterizada por uma elevação do consumo de oxigénio, o que pode falsear significativamente os resultados finais, caso sejam tratados globalmente.

Do mesmo modo, PATTEE (1965) regista um acréscimo no metabolismo de *Ancylus fluviatilis* e *Asellus aquaticus* nas primeiras cinco horas de experimentação.

Teria sido interessante a observação e registo da actividade locomotora dos animais, durante a sua permanência na câmara respiratória, o que poderia facilitar a interpretação dos resultados encontrados.

Com efeito, KAMLER (1970) e ROUX (1982) referem que os movimentos dos animais correspondem a uma forma de adaptação, no sentido de regularem o seu metabolismo em condições desfavoráveis. KAMLER (1970) salienta ainda que a alteração das condições ambientais, nomeadamente através da elevação da temperatura ou do abaixamento da concentração de oxigénio, se traduz num aumento da frequência dos movimentos respiratórios de *Perlodes intricata*.

Todavia, para além dos factores que já referimos como sendo responsáveis pela variabilidade dos valores encontrados, entendemos dever salientar o "stress" que resultou do facto de termos colocado os animais em água destilada e não em água do rio filtrada ou mesmo esterilizada.

Com o emprego de água destilada procurava-se evitar a introdução de partículas alimentares no respirómetro e, por conseguinte, minorar a contaminação bacteriana que, sem dúvida, influenciaria o consumo de oxigénio. Visava-se ainda evitar o emprego de antibióticos, os quais afectam, muito pro-

vavelmente, o comportamento dos animais, apesar de aqueles produtos químicos terem sido utilizados por diversos autores (ZEISS, 1963; ANRAKU, 1964; KAMLER, 1969; KIBBY, 1971).

De facto, estamos convictos de que a água destilada, longe de resolver os problemas anteriormente referidos, funcionou como um factor de "stress" devido às diferenças de pressão osmótica a que os indivíduos foram submetidos sendo, por conseguinte, inevitável o estabelecimento do equilíbrio iónico entre o meio externo e os animais.

Do exposto facilmente se compreende a necessidade de alterar as condições experimentais em que se efectuaram as medições, nomeadamente através da utilização de um maior volume de água que permita a realização de experiências mais longas e faculte aos animais um espaço vital, por forma a diminuir a influência nefasta do confinamento.

Todavia, não obstante a dispersão dos resultados obtidos e as contradições anteriormente indicadas em relação aos dados referidos na literatura consultada, procedemos à comparação do valor médio de taxa respiratória específica de *A. desmaresti* com a de *Palaemonetes varians*, à temperatura de 12° C (ALCARAZ, 1974a).

Os elementos utilizados na comparação vêm indicados na tabela 15.

	Taxa respiratória específica	Peso dos animais	Referências
<i>A. desmaresti</i>	♂ - 2,29 μO_2 /mg peso seco/h ♀ - 2,23 μO_2 /mg peso seco/h	12,5 mg peso seco " " " "	FIDALGO (presente estudo)
<i>P. varians</i>	0,389 μO_2 /mg peso fresco/h	50 mg peso fresco	ALCARAZ (1974a)

TABELA 15 - Valores de taxa respiratória específica de *A. desmaresti* e *P. varians*.

Pena é que estes valores estejam expressos em unidades diferentes, o que dificulta a sua apreciação. Porém, não encontramos na literatura consultada um exemplo mais elucidativo, visto que as condições experimentais em que se determina o consumo de oxigênio variam de autor para autor, sendo igualmente diferentes as dimensões dos animais utilizados. Contudo, considerando que o peso seco de *P. varians* corresponde a cerca de 25% do seu peso fresco, à semelhança do que sucede com *A. desmaresti*, somos levados a concluir que os nossos resultados são mais elevados que os encontrados por ALCAZ (op. cit.), o que em parte atribuímos às condições experimentais em que se efectuaram as medições do consumo de oxigênio.

Ainda com a finalidade de comparar os valores de R' com os valores de produtividade (sub-capítulo 5.2.) procuramos expressar os primeiros em unidades de carbono, tendo para isso considerado que 1 ml de oxigênio equivale a 0,5363 mg de carbono (LAMPERT, 1984) e que o quociente respiratório é igual à unidade.

Indicam-se na tabela 16 os valores médios de produtividade individual e de taxa respiratória específica de *A. desmaresti*, expressando-se os dois parâmetros em unidades de carbono.

Produtividade ($\mu\text{gC}/\text{mg}$ peso seco/h)	Temperatura ($^{\circ}\text{C}$)	Taxa respiratória específica ($\mu\text{gC}/\text{mg}$ peso seco/h)
0,98	12	"indivíduos indiferenciados" - 2,95 ♂ - 1,29 ♀ - 1,29
3,07	20	"indivíduos indiferenciados" - 1,59 ♂ - 1,19 ♀ - 1,23

TABELA 16 - Valores de taxa respiratória específica e de produtividade individual de *A. desmaresti*.

Estes valores indicam que as perdas metabólicas dos animais mantidos a 12^o C são mais elevadas que os valores de produtividade determinados à mesma temperatura, verificando-se o contrário nos indivíduos mantidos a 20^o C, em que a taxa respiratória específica é inferior ao valor médio de produtividade.

Refira-se ainda que os resultados obtidos a 12^o C sugerem uma sobreavaliação dos valores de taxa respiratória.

Com efeito, segundo ODUM (1968) a quantidade de energia acumulada nos tecidos dos animais de pequenas dimensões é geralmente mais elevada que a destinada à manutenção dos processos vitais, verificando-se o contrário em relação aos organismos de maiores dimensões.

Diremos para finalizar que, ao analisar os valores obtidos, convém não desprezar a influência simultânea da temperatura, do sexo e do tamanho dos animais sobre o seu metabolismo respiratório. Com efeito, os animais utilizados nas experiências efectuadas a 12^o C foram diferentes dos utilizados a 20^o C, mas em ambas as temperaturas as fêmeas apresentavam dimensões superiores às dos machos. Assim sendo, para além da influência da temperatura, do sexo e do estado fisiológico dos animais, temos também de considerar o tamanho o que, sem dúvida, contribui para a variabilidade e dificuldade de interpretação dos valores obtidos.

5.4. Eficiência de assimilação

Ao efectuar-se o estudo de qualquer espécie animal com a finalidade de a manter em cativeiro, é essencial averiguar qual o alimento mais conveniente que permite obter valores mais elevados de eficiência de assimilação.

Visando atingir esse objectivo procurámos calcular a eficiência de assimilação de *A. desmaresti* em função da temperatura e da dieta alimentar, tendo para isso empregado dois métodos - o gravimétrico e o descrito por

CONOVER (1966a).

Inicialmente procedemos à determinação gravimétrica da quantidade de alimento consumido e de fezes eliminadas, porém, tendo em atenção as dificuldades encontradas, pareceu-nos razoável ensaiar o método descrito por CONOVER (op. cit.). Este método mostrou-se muito mais vantajoso que o gravimétrico, pelo que passámos a utilizá-lo em todas as experiências efectuadas posteriormente.

Nos ensaios em que foi aplicado o método gravimétrico a dieta fornecida aos animais era constituída exclusivamente por lodo, porém, devido aos baixos valores de eficiência de assimilação obtidos com este alimento, passámos a utilizar alimentos mais ricos em matéria orgânica. Foi dentro deste quadro que testámos diferentes dietas alimentares, desde o lodo, tetramin, microalgas até diferentes proporções dos dois primeiros alimentos.

Refira-se ainda que, em todas as experiências efectuadas, os animais eram mantidos em jejum, por um período de 24 horas, antes de lhes ser fornecido o alimento que se pretendia testar. Visava-se assim eliminar a influência do conteúdo gástrico sobre os valores de eficiência de assimilação correspondentes a cada um dos alimentos utilizados.

5.4.1. Método gravimétrico

Após alguns ensaios preliminares destinados a averiguar quais as melhores condições experimentais passámos a adoptar a metodologia que a seguir se descreve.

Os animais eram colocados individualmente em recipientes com cerca de 600 ml de água, previamente filtrada, e constantemente arejada por meio de uma pedra difusora de ar.

Os indivíduos eram mantidos à temperatura de 12^o C e eram exclusivamente alimentados com lodo, durante cerca de 6 horas. No final deste período

do de tempo os animais eram removidos dos aquários experimentais assim como os filtros, que ainda continham restos de lodo. Em seguida procedia-se à filtração do conteúdo de cada recipiente.

O produto retido no filtro, depois de seco e pesado, permitia calcular a quantidade de alimento consumido (C_1) e a de fezes eliminadas pelos animais (F_1).

A determinação do peso seco de alimento fornecido aos animais em experimentação era feita usando filtros testemunho através dos quais se filtrava um volume conhecido de suspensão de lodo.

Era ainda feita a correcção dos valores de C_1 e F_1 , tendo em atenção o peso seco de alimento que havia sido removido dos filtros, mas não ingerido pelos animais. Esta correcção era efectuada por intermédio de alguns filtros testemunho colocados em aquários preparados como os experimentais mas sem animais.

Obviamente que temos de admitir que o alimento retirado dos filtros é ingerido pelos animais, com excepção do removido dos filtros testemunho em consequência do seu manuseamento e do arejamento da água.

Uma vez conhecida a quantidade de alimento consumido (C_1) e das fezes produzidas (F_1) determinava-se o respectivo teor em matéria orgânica, \underline{C} e \underline{F} .

Com base nos valores de \underline{C} e de \underline{F} procedia-se à determinação da percentagem de matéria orgânica assimilada pelos animais, por intermédio da equação:

$$\frac{C - F}{C} \times 100 \quad (3)$$

em que \underline{C} e \underline{F} significam respectivamente o peso seco de matéria orgânica contido no alimento consumido e nas fezes eliminadas.

Para cada animal eram determinados os valores C_1 , C , F_1 e F a par

tir dos quais se calculava a quantidade de matéria orgânica assimilada, A, empregando a fórmula:

$$A = C - F$$

Na tabela 17 vêm mencionados os resultados obtidos, os quais apresentaram os seguintes valores extremos:

	Mínimo (mg)	Máximo (mg)
C ₁	0,10	9,87
C	0,06	5,90
F ₁	0,09	9,60
F	0,06	5,99
A	<0,00	0,79
$\frac{A}{C} \times 100$	<0,00	16,96

A última coluna da tabela 17 refere-se aos valores de eficiência de assimilação calculados pela equação (3).

Cerca de 37% dos resultados obtidos correspondem a valores negativos de eficiência de assimilação, sendo o valor médio e o desvio padrão das restantes determinações igual a 8,49% e 5,01% respectivamente.

5.4.2. Método de CONOVER

Segundo o método descrito por CONOVER (1966a) a eficiência de assimilação é dada pela equação:

$$U' = \left[\frac{(F' - E')}{(1-E')F'} \right] \times 100 \quad (4)$$

em que U' significa a percentagem de assimilação, F' representa a fracção de matéria orgânica contida no alimento e E' corresponde à mesma fracção mas con

C ₁ (mg)	C (mg)	F ₁ (mg)	F (mg)	A (mg)	$\frac{A}{C} \times 100$
1,24	0,86	1,88	1,27	<0,00	<0,00
1,75	1,17	1,92	1,05	0,12	10,59
1,37	0,94	1,40	0,93	0,01	1,06
1,50	1,03	1,49	0,88	0,15	14,56
0,90	0,62	0,87	0,54	0,08	12,90
3,50	2,52	3,40	2,27	0,25	9,92
3,74	2,69	4,05	2,53	0,16	5,95
3,51	2,52	3,66	2,35	0,17	6,75
2,92	1,88	2,41	1,57	0,31	16,49
2,93	1,89	2,58	1,61	0,28	14,81
2,84	1,83	2,69	1,68	0,15	8,20
4,21	2,75	4,26	2,82	<0,00	<0,00
2,32	1,51	3,32	2,41	<0,00	<0,00
2,66	1,73	2,50	1,58	0,15	8,67
2,57	1,67	2,80	1,73	<0,00	<0,00
3,07	2,14	2,75	1,83	0,31	14,49
3,36	2,34	3,48	2,29	0,05	2,14
3,45	2,24	3,36	1,86	0,38	16,96
3,57	2,32	3,49	2,17	0,15	6,47
3,55	2,31	3,64	2,24	0,07	3,03
1,40	0,89	1,21	0,78	0,11	12,36
1,42	0,90	1,15	0,75	0,15	16,67
1,49	0,95	1,31	0,83	0,12	12,63
8,86	5,83	9,60	5,99	<0,00	<0,00
8,75	5,76	7,77	4,97	0,79	13,72
8,97	5,90	8,80	5,70	0,20	3,39
3,12	1,96	3,07	1,85	0,11	5,61
0,78	0,49	0,87	0,52	<0,00	<0,00

TABELA 17 - Valores referentes à determinação da eficiência de assimilação de *A. desmaresti*, através do método gravimétrico.

C₁ - peso seco do alimento consumido; C - peso seco da matéria orgânica contida no alimento; F₁ - peso seco das fezes; F - peso seco da matéria orgânica contida nas fezes; A - quantidade de matéria orgânica assimilada; $\frac{A}{C} \times 100$ - eficiência de assimilação.

C ₁ (mg)	C (mg)	F ₁ (mg)	F (mg)	A (mg)	$\frac{A}{C} \times 100$
2,95	1,85	2,73	1,74	0,11	5,95
5,86	3,81	6,20	3,93	< 0,00	< 0,00
5,04	3,27	4,90	3,31	< 0,00	< 0,00
0,15	0,10	0,21	0,13	< 0,00	< 0,00
2,71	1,72	2,60	1,65	0,07	4,07
2,26	1,43	3,14	1,60	< 0,00	< 0,00
1,70	1,08	1,72	1,05	0,03	2,78
1,51	0,96	1,29	0,85	0,11	11,46
1,29	0,82	1,54	0,99	< 0,00	< 0,00
4,87	3,09	4,68	3,15	< 0,00	< 0,00
5,21	3,30	5,52	3,51	< 0,00	< 0,00
5,54	3,51	5,29	3,40	0,11	3,13
0,10	0,06	0,09	0,06	0,00	0,00
3,08	1,95	3,07	1,99	< 0,00	< 0,00
5,85	3,77	5,92	3,96	< 0,00	< 0,00
6,07	3,91	6,34	4,13	< 0,00	< 0,00
5,54	3,57	5,82	3,75	< 0,00	< 0,00
2,45	1,58	2,67	1,77	< 0,00	< 0,00
0,75	0,48	1,15	0,84	< 0,00	< 0,00
2,67	1,70	2,45	1,62	0,08	4,71
2,66	1,69	2,80	1,64	0,05	2,96
2,71	1,72	2,47	1,56	0,16	9,30
0,95	0,61	0,90	0,57	0,04	6,56
2,82	1,79	2,34	1,58	0,21	11,73

TABELA 17 - Valores referentes à determinação da eficiência de assimilação de *A. desmaresti*, através do método gravimétrico (Continuação).

tida nas fezes.

Nas experiências em que se empregou este método foram testados os seguintes alimentos: microalgas, tetramin, lodo e ainda três dietas constituídas por diferentes proporções dos dois últimos alimentos, mais concretamente 80% de tetramin e 20% de lodo, 50% de ambos os alimentos e 20% de tetramin e 80% de lodo.

Por uma questão de simplificação e rapidez de leitura ao referirmos, no texto, as dietas compostas por tetramin e lodo apenas indicaremos a percentagem de matéria orgânica proveniente de cada um destes alimentos, sendo o tetramin designado por T e o lodo por L.

A determinação da eficiência de assimilação de *A. desmaresti* foi feita a 12° C e a 20° C, sendo a duração das experiências cerca de 12 horas, visto que se considerou que este período de tempo permitia a obtenção de fezes em quantidade suficiente para se determinar o seu teor em matéria orgânica.

Tanto a fracção de matéria orgânica contida nas fezes (E') como a contida nos alimentos testados (F') eram calculadas após combustão de várias amostras, durante 6 horas, à temperatura de 550° C.

Eficiência de assimilação de *A. desmaresti* em função da temperatura e do alimento

Os valores médios de $\underline{F'}$, $\underline{E'}$ e $\underline{U'}$, que vêm indicados nas tabelas 18 e 19, resultaram de várias determinações cujo número, \underline{n} , consta das referidas tabelas.

Representam-se na figura 30 os valores de eficiência de assimilação ($\underline{U'}$) determinados em função da temperatura e da percentagem de matéria orgânica contida nos alimentos testados, tendo-se observado uma relação curvilínea entre os valores de $\underline{U'}$ e $\underline{F'}$.

Alimentos	F' \pm S.D. (%)	E' \pm S.D. (%)	U' \pm S.D. (%)
Microalgas	97,30 \pm 1,13 (n = 15)	45,86 \pm 8,01 (n = 7)	97,56 \pm 0,70 (n = 7)
Tetramin	92,25 \pm 2,91 (n = 11)	48,38 \pm 1,53 (n = 4)	92,11 \pm 0,48 (n = 4)
80%Tetramin:20%Lodo	71,61 \pm 0,73 (n = 6)	52,98 \pm 2,68 (n = 5)	55,12 \pm 4,64 (n = 5)
50%Tetramin:50%Lodo	65,16 \pm 0,46 (n = 6)	58,39 \pm 2,67 (n = 6)	24,55 \pm 8,06 (n = 6)
20%Tetramin:80%Lodo	61,29 \pm 0,51 (n = 8)	61,36 \pm 1,38 (n = 6)	4,11 \pm 3,26 (n = 3)*
Lodo	39,27 \pm 4,29 (n = 7)	68,75 \pm 2,70 (n = 7)	< 0 (n = 7)

TABELA 18 - Valores médios de eficiência de assimilação de *A. desmaresti* e de matéria orgânica contida nos alimentos testados e nas fezes produzidas pelos animais mantidos a 12° C.

U' - percentagem de assimilação; F' - fracção de matéria orgânica contida nos alimentos; E' - fracção de matéria orgânica contida nas fezes; S.D. - desvio padrão; n - número de determinações efectuadas.

* Observaram-se ainda 3 valores inferiores a 0.

Alimentos	F' \pm S.D. (%)	E' \pm S.D. (%)	U' \pm S.D. (%)
Microalgas	97,40 \pm 1,08 (n = 19)	39,50 \pm 13,69 (n = 7)	98,13 \pm 1,07 (n = 7)
Tetramin	93,48 \pm 3,43 (n = 18)	55,56 \pm 13,21 (n = 11)	92,28 \pm 3,31 (n = 11)
80%Tetramin:20%Lodo	71,61 \pm 0,73 (n = 6)	36,96 \pm 7,24 (n = 8)	75,97 \pm 7,92 (n = 8)
50%Tetramin:50%Lodo	65,16 \pm 0,46 (n = 6)	55,23 \pm 4,71 (n = 6)	32,93 \pm 12,70 (n = 6)
20%Tetramin:80%Lodo	61,29 \pm 0,51 (n = 8)	58,81 \pm 2,45 (n = 8)	9,37 \pm 8,87 (n = 8)
Lodo	30,22 \pm 4,96 (n = 17)	56,28 \pm 4,83 (n = 17)	< 0 (n = 17)

TABELA 19 - Valores médios de eficiência de assimilação de *A. desmaresti* e de matéria orgânica contida nos alimentos testados e nas fezes produzidas pelos animais mantidos a 20^o C.

U'- percentagem de assimilação; F' - fracção de matéria orgânica contida nos alimentos; E' - fracção de matéria orgânica contida nas fezes; S.D. = desvio padrão; n = número de determinações efectuadas.

A equação de regressão correspondente aos valores de eficiência de assimilação obtidos a 12° C é: $y = -2901 + 632,43 \sqrt{x} - 33,35 x$ e a correspondente a 20° C é: $y = -1384,10 + 292,31 \sqrt{x} - 14,40 x$.

Nestas equações y representa os valores de eficiência de assimilação (U') e x os valores correspondentes à fracção de matéria orgânica contida nos alimentos (F').

O coeficiente de correlação entre os valores de U' e F' calculados a 12° C foi 0,99 e o correspondente aos valores de U' e F' obtidos a 20° C foi 0,95, devendo referir-se que, em ambas as temperaturas experimentais, o coeficiente de correlação foi altamente significativo (SNEDECOR, 1945).

Por intermédio do teste t de "Student" procedemos à comparação dos valores médios de eficiência de assimilação referentes a ambas as temperaturas, tendo a hipótese nula sido aceite ($t_{86} = 0,38$, $P > 50\%$), pelo que parece não haver evidência estatística da influência da temperatura sobre a eficiência de assimilação de *A. desmaresti*, nas condições térmicas em que se realizaram os ensaios laboratoriais.

Procedemos ainda à análise estatística das diferenças observadas entre os valores de U' encontrados a 12° C e a 20° C relativos a cada um dos alimentos testados. Esta análise foi feita através do teste U de Mann-Whitney (SIEGEL, 1956), sendo a hipótese nula apenas rejeitada em relação ao alimento constituído por 80% T e 20% L (Tabela 20).

Na sua globalidade os nossos resultados corroboram os de CONOVER (1966b) e os de DAGG (1976), que referem não ter detectado uma influência significativa da temperatura sobre a eficiência de assimilação do copépode *Calanus hyperboreus* e do anfípode *Calliopius laeviusculus* respectivamente.

Refira-se, no entanto, que as conclusões dos diversos autores em relação ao papel da temperatura sobre a eficiência de assimilação nem sempre são concordantes, havendo alguns que indicam a obtenção de valores mais eleva

dos de eficiência de assimilação quando aumenta a temperatura ambiental (SCHINDLER, 1968).

Alimento	n ₁	n ₂	U
Microalgas	7	7	14
Tetramin	4	11	19
80% Tetramin:20% Lodo	5	8	1*
50% " :50% "	6	6	10
20% " :80% "	3	8	11

TABELA 20 - Análise estatística da influência da temperatura sobre a eficiência de assimilação de *A. desmaresti*, através do teste U de Mann-Whitney.

n₁ - número de resultados obtidos a 12^o C; n₂ - número de resultados obtidos a 20^o C; U - constante estatística do teste.

* A hipótese nula foi rejeitada para o nível de significância de 1%.

Estas divergências não devem causar surpresa tendo em consideração as diferenças de comportamento das espécies animais em relação às variações térmicas, sendo natural esperar-se uma maior influência da temperatura sobre os processos metabólicos dos indivíduos estenotérmicos.

Como já foi dito anteriormente, o método de CONOVER (1966a) é francamente mais vantajoso que o gravimétrico, visto não ser necessário, com o seu emprego, determinar a quantidade de alimento ingerido pelos animais nem a quantidade de fezes produzidas.

De facto, se por um lado, a recolha das fezes é uma tarefa delicada, muito especialmente quando se trabalha com animais que apresentam hábi

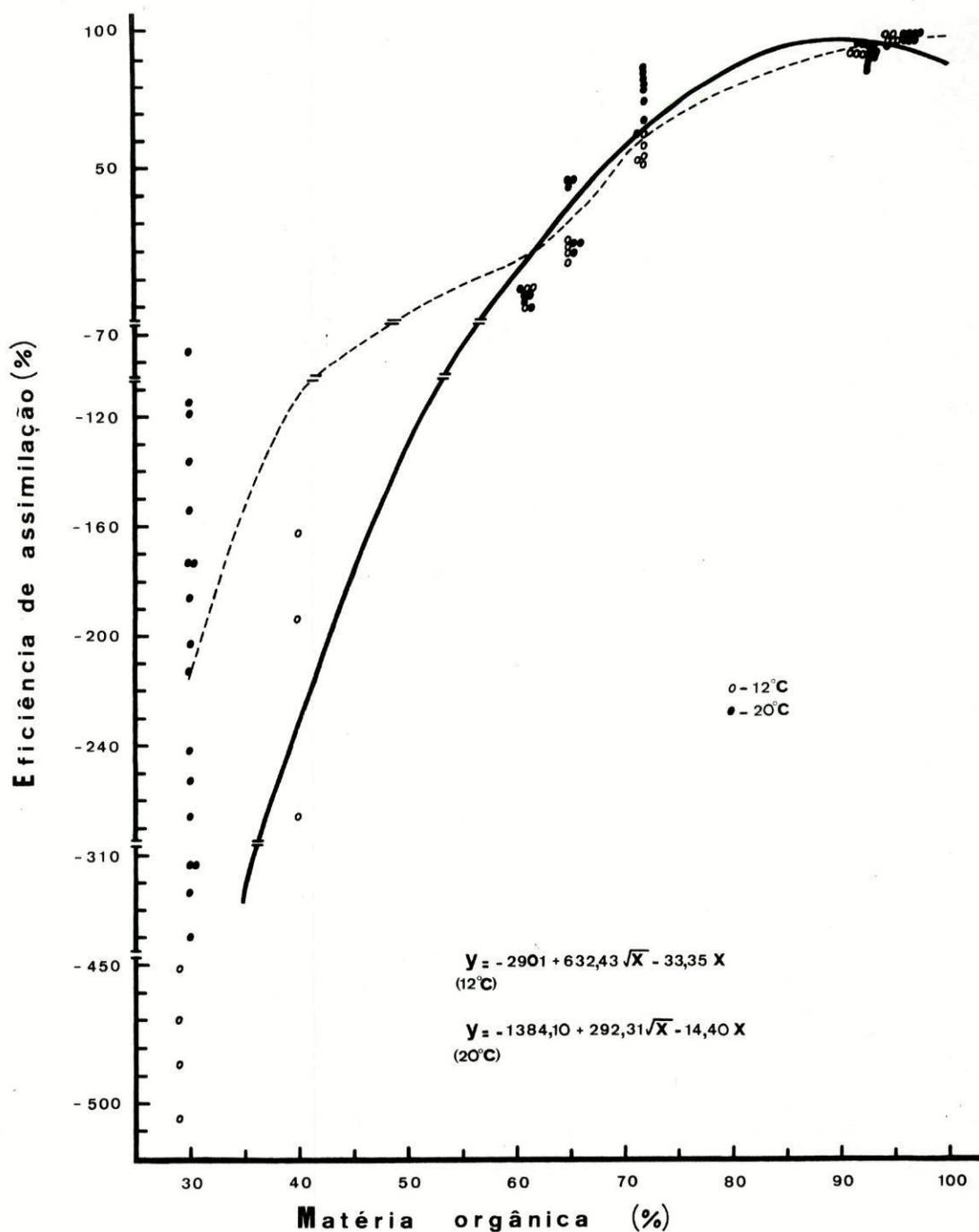


Fig. 30 - Relação entre os valores de eficiência de assimilação de *A. desmaresti* e os de percentagem de matéria orgânica contida nos alimentos testados.

tos coprofágicos, por outro, determinar a quantidade de alimento consumido é uma tarefa igualmente árdua devido à dificuldade de separação das fezes e dos restos de alimento, facto que é agravado no meio aquático.

Todavia, para além das vantagens que o emprego do método de CONOVER (1966a) apresenta, convém referir também as suas limitações. Com efeito, o emprego deste método pressupõe que apenas a fracção orgânica dos alimentos é significativamente afectada pelos processos digestivos (CONOVER, 1966a), o que não corresponde inteiramente à verdade. De referir que o autor deste método salienta que alguns dos componentes orgânicos dos alimentos não são ingeridos pelos animais, visto que se dissolvem na água no momento da sua utilização e outros são eliminados como produtos de excreção, o que poderá corresponder a uma sobreavaliação dos valores de eficiência de assimilação.

Por seu lado, JOHANNES & SATOMI (1967) referem que nem toda a matéria orgânica contida nas fezes resulta do alimento ingerido durante o período de experimentação.

Com efeito, as fezes contêm alguma matéria orgânica proveniente dos alimentos anteriormente assimilados como, por exemplo, substâncias mucosas e secreções intestinais (FORSTER, 1953; GAULD, 1957; REEVE, 1963; LAUTENS CHLAGER *et al.*, 1978).

Mais recentemente, PRUS (1971) baseando-se na capacidade do isópode *Acellus aquaticus* para acumular ou eliminar sais minerais contesta a viabilidade do método de CONOVER, tendo salientado que o teor das fezes em matéria mineral não era igual ao do alimento ingerido, pelo que considera o método gravimétrico mais rigoroso que o descrito por CONOVER (*op. cit.*).

Todavia, CONOVER (1966a) alimentou o copépode *Calanus finmarchicus* com uma suspensão de diatomácias, tendo concluído que a sílica não era afectada no decurso dos processos digestivos.

Deve, entretanto, sublinhar-se que, embora PRUS (*op. cit.*) tam-

bém tenha trabalhado com uma espécie aquática, estamos certos de que não foi confrontado com as dificuldades que anteriormente referimos, em relação à de terminação gravimétrica da eficiência de assimilação de *A. desmaresti*, visto que alimentava os animais com folhas de *Alnus glutinosa* e não com microalgas, tetramin ou lodo, como sucedeu no presente estudo.

Apesar das limitações inerentes ao emprego do método de CONOVER (1966a) e tendo em consideração as razões anteriormente expostas, foi este o método utilizado na maior parte das experiências destinadas à avaliação da eficiência de assimilação de *A. desmaresti*, em laboratório.

5.4.3. Considerações sobre os resultados obtidos

Como ficou dito, os primeiros resultados de eficiência de assimilação de *A. desmaresti* foram obtidos por intermédio do emprego do método gravimétrico, tendo sido conduzidos, pelas razões anteriormente expostas, ao mé todo descrito por CONOVER (op. cit.).

Efectivamente, as fezes eliminadas pelos animais, previamente ali mentados com lodo, eram mais ricas em matéria orgânica que aquele alimento, o que, quanto a nós, explica os valores negativos de U' obtidos (Tabelas 18 e 19).

Refira-se, no entanto, que o lodo fornecido aos animais, embora contendo 30-39% de matéria orgânica, era muito rico em lenhina, visto ser recolhido numa zona onde havia uma considerável abundância de macrófi tas em decomposição. Por isso, o carbono orgânico contido no lodo corresponde muito provavelmente, a uma forma degradada e, por conseguinte, não digerível pelos animais. Este facto contribuiu certamente para os baixos valores de eficiência de assimilação encontrados quando se alimentaram os animais com lodo.

Os valores médios de E' e F' (Tabela 18) mostram claramente que a fracção de matéria orgânica contida nas fezes e nos alimentos fornecidos aos

animais variam inversamente, pelo que, em nosso entender, os valores negativos de U' não se devem atribuir à imprecisão do método de CONOVER mas, muito provavelmente, à libertação de substâncias mucosas e/ou membranas peritróficas (Fig. 31) que envolvem as fezes.

Outra fonte responsável pela matéria orgânica contida nas fezes e, provavelmente, a mais significativa, diz respeito à fracção do alimento não digerido e ainda às bactérias, protozoários e fungos que, não raro, proliferam no material fecal.

As membranas peritróficas já foram observadas em diversos animais como, por exemplo, *Caridea* (FORSTER, 1953), *Copepoda Calanoidea* (GAULD, 1957), *Caridina laevis* (PILLAY, 1960), *Artemia salina* (REEVE, 1963), *Amphipoda* (LAUTENSCHLAGER *et al.*, 1978).

A função de tais membranas permanece ainda desconhecida mas FORSTER (1953) e GAULD (1957) sustentam que elas protegem o epitélio intestinal contra a acção abrasiva dos alimentos.

Por seu lado, REEVE (1963) e LAUTENSCHLAGER *et al.* (1978) apontam que as membranas peritróficas desempenham um papel fisiológico relacionado com a regulação da taxa com que o alimento atravessa o tubo digestivo.

Ainda de acordo com as observações de GAULD (1957) e LAUTENSCHLAGER *et al.* (1978) as membranas peritróficas facilitam a sedimentação das fezes nas zonas de intensa actividade alimentar.

A percentagem de matéria orgânica contida nas fezes produzidas por *A. desmaresti* e os hábitos coprofágicos deste crustáceo contribuem para o esclarecimento dos valores de sobrevivência observados nos animais mantidos em jejum por períodos que, excepcionalmente, excederam dois meses.

É claro que a sobrevivência dos indivíduos mantidos em jejum não se deve atribuir apenas à reingestão das fezes, ainda que enriquecidas pela presença de matéria orgânica proveniente das membranas peritróficas, das bac-

térias, etc., mas também à utilização das próprias reservas nutritivas, o que deverá traduzir-se numa perda de peso dos animais.

Por seu lado, FORSTER (1953) observa que *Hippollite* sp. e *Palaemonetes* sp. subsistem em jejum, por longos períodos de tempo, devido à ingestão das fezes, que são ricas em protozoários e, por isso, constituem uma fonte alimentar apreciável.

Em síntese e, com base no exposto, parece pois poder concluir-se que *A. desmaresti* contribui para a formação e enriquecimento do sedimento, o que se deve ao papel que esta espécie animal desempenha em relação à aceleração da deposição do material em suspensão, intervindo assim como agente biogeoquímico no seu habitat.

É dentro deste quadro que FRANKENBERG & SMITH (1967), embora trabalhando com *Palaemonetes pugio*, salientam a inegável importância da coprofagia nas relações tróficas entre os componentes da comunidade biótica, tendo referido que a defecação associada à coprofagia constituem um mecanismo importante para a transferência de energia no interior do eco-sistema.

Por seu lado, os estudos de WIESER (1966) revelam que o isópode *Porcellio scaber* não sobrevive, por muito tempo, quando alimentado exclusivamente com folhas de *Populus nigra*, apesar de estas constituírem a principal dieta de *P. scaber* no seu nicho espacial. De acordo com WIESER (op. cit.), *P. scaber*, quando mantido em cativeiro, necessita de reingerir as próprias fezes, por forma a manter a quantidade de cobre necessário aos processos digestivos.

Todavia, FRANKENBERG & SMITH (op. cit.) para além dos aspectos positivos da coprofagia, focam também alguns aspectos negativos relacionados com a possibilidade de transmissão de parasitas através das cadeias tróficas.

Retomando a análise dos valores experimentais obtidos, diremos

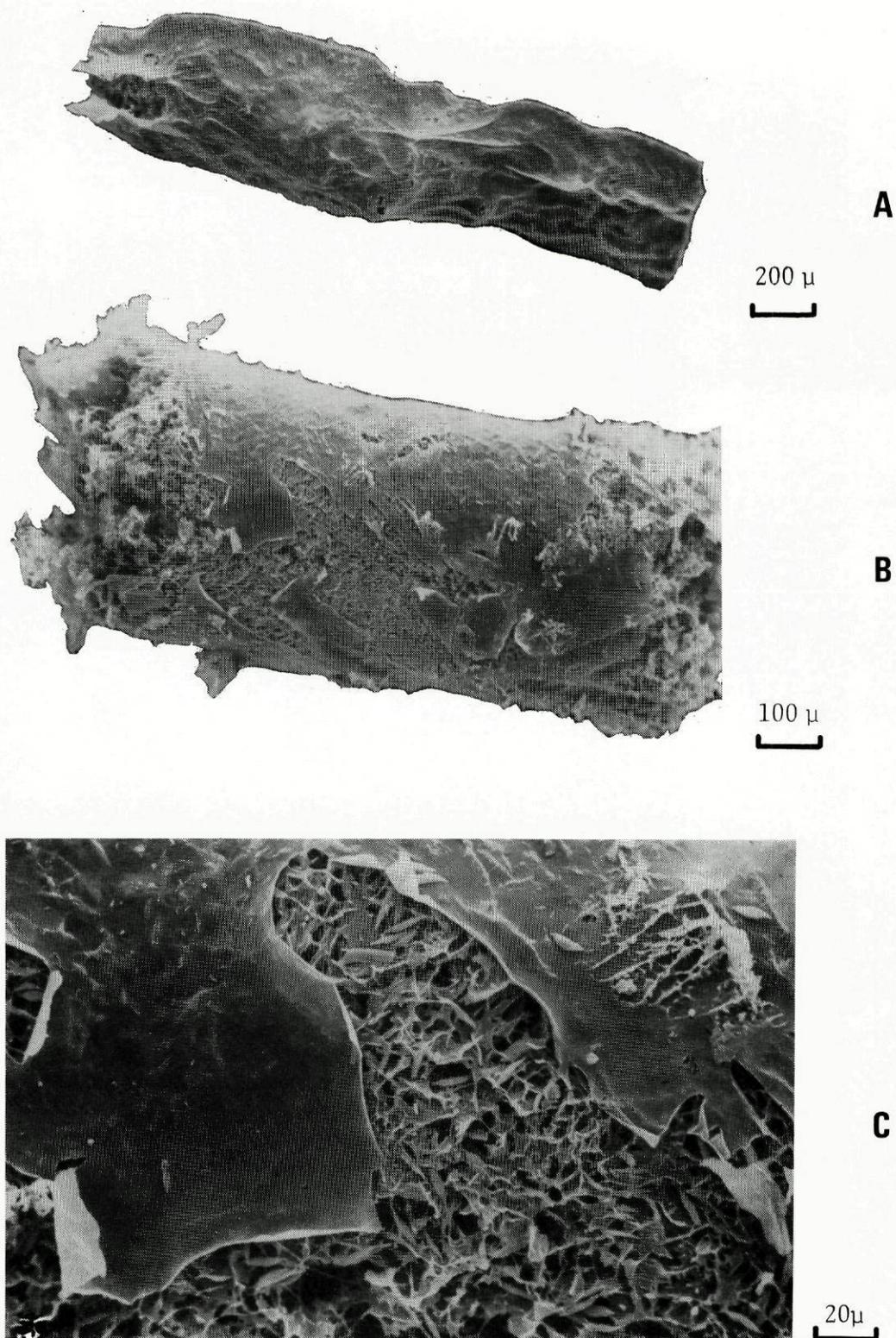


Fig. 31 - Membranas peritróficas de *A. desmaresti* (fotografias obtidas com o microscópio "Scanning").

- A - Membrana peritrófica intacta;
- B - " " parcialmente destruída;
- C - Pormenor do conteúdo fecal.

que os valores de E', mais elevados nos indivíduos mantidos a 12^o C (Tabela 18) do que naqueles que foram mantidos a 20^o C (Tabela 19), talvez se possam atribuir, por um lado, à menor actividade das enzimas digestivas a 12^o C e, por outro, à taxa de ingestão alimentar cujos valores são mais elevados a 20^o C que a 12^o C (sub-capítulo 5.1.). Este facto poderá intensificar a coprofagia, contribuindo assim para um melhor aproveitamento da matéria orgânica eliminada nas fezes.

Com base no exposto salientamos as seguintes conclusões:

- 1 - Atendendo às limitações do método gravimétrico, limitações essas resultantes das características dos alimentos utilizados e ainda dos hábitos coprofágicos de *A. desmaresti*, foi o método descrito por CONOVER (1966a) que mostrou maiores vantagens para a determinação da eficiência de assimilação desta espécie animal.
- 2 - De entre os alimentos testados foi o constituído unicamente por *Scenedesmus* sp., que conduziu aos valores mais elevados de eficiência de assimilação, tanto a 12^o C como a 20^o C.
- 3 - As fezes produzidas por *A. desmaresti* eram mais ricas em matéria orgânica que o lodo, o que é atribuível, por um lado, à presença de matéria orgânica não digerida e ainda de bactérias, protozoários e fungos que nelas se desenvolvem e, por outro, às substâncias mucosas e/ou membranas peritróficas que envolvem as fezes.
- 4 - *A. desmaresti* parece desempenhar um papel considerável como agente biogeoquímico no seu habitat devido, por um lado, aos hábitos coprofágicos e, por outro, ao seu regime alimentar

diversificado.

- 5 - Com base na análise estatística efectuada parece poder-se concluir que a temperatura não influencia significativamente a eficiência de assimilação de *A. desmaresti*, pelo menos nas condições térmicas em que se efectuaram os ensaios laboratoriais.

5.5. Valor energético

Como foi referido inicialmente, um dos objectivos do presente estudo é averiguar quais as possibilidades de utilizar *A. desmaresti* como alimento para animais pertencentes a níveis tróficos superiores.

Por outro lado, a cultura de organismos susceptíveis de serem utilizados directa ou indirectamente pelo Homem deve assentar no conhecimento do seu valor nutritivo, que pode ser avaliado por calorimetria directa ou através da análise da composição química. Assim, dentro deste contexto e procurando também contribuir para o conhecimento do balanço energético de *A. desmaresti*, procedemos à determinação do valor calórico dos animais de diferentes idades e sexos, das fezes e das exúvias, bem como dos alimentos ensaiados - microalgas tetramin e lodo.

Quanto à composição bioquímica obtiveram-se valores de proteínas, de lípidos e de carbo-hidratos nos animais, no tetramin e no lodo.

No que diz respeito às microalgas apresentam-se os valores referentes a *Scenedesmus quadricauda*, valores esses obtidos por AARONSON (1972), citado por AARONSON *et al.* (1980).

5.5.1. Calorimetria directa

O material analisado foi recolhido no mês de Setembro de 1983 e

foi armazenado no congelador até haver disponibilidade para o seu estudo. Este era precedido pela homogeneização do material biológico após secagem na estufa, durante 24 horas, à temperatura de 60^o C.

Sublinhe-se, todavia, que, antes da congelação, os animais ficavam desprovidos de alimento por um período de 48 horas. Deste modo, visava-se eliminar a influência do conteúdo gástrico nas determinações a efectuar subsequentemente.

O valor calórico foi calculado a partir de amostras com 10 a 20 mg de peso seco, que eram queimadas na microbomba de PHILLIPSON previamente calibrada com ácido benzóico (PHILLIPSON, 1964).

Os resultados obtidos vêm mencionados na tabela 21 e foram expressos em joules e calorias por mg de peso seco e em joules e calorias por mg de matéria orgânica.

Do material estudado foram os ovos embrionados que apresentaram o valor calórico mais elevado, facto que não deve constituir surpresa, tendo em atenção a abundância de reservas nutritivas, que constituem o alimento dos embriões durante o seu desenvolvimento.

Quanto às formas definitivas foram as fêmeas que apresentaram o valor calórico mais elevado, sendo seguidas pelos machos e estes pelos "indivíduos indiferenciados". Embora não tenhamos analisado fêmeas portadoras de ovos, parece-nos que o valor calórico das fêmeas não ovígeras, mais elevado que o dos restantes animais, pode reflectir a acumulação de lípidos necessários à ovulogénese, visto que, como ficou dito, o material foi recolhido em Setembro, época do ano em que algumas fêmeas, embora não sendo portadoras de ovos, encontram-se naturalmente em gametogénese.

Quanto às fezes verifica-se que o seu valor calórico é baixo, podendo, todavia, ser utilizadas como alimento por alguns componentes do ecossistema.

MATERIAL	Nº de deter- mina- ções	A.I. \pm S. D. joules/mg peso seco (cal./mg)	A.F. \pm S. D. joules/mg mat. orgânica (cal./mg)	OBSERVAÇÕES * joules/mg mat.org. (cal./mg mat. org.)
Microalgas	4	17,34 \pm 0,64 (4,13 \pm 0,15)	25,12 \pm 0,38 (5,98 \pm 0,09)	
Tetramin	5	20,66 \pm 0,96 (4,92 \pm 0,23)	23,32 \pm 1,08 (5,55 \pm 0,26)	20,41 (4,86)
Lodo	6	1,99 \pm 0,52 (0,47 \pm 0,12)	15,97 \pm 2,55 (3,80 \pm 0,61)	0,63 (0,15)
Ovos embrio- nados	5	24,30 \pm 0,83 (5,79 \pm 0,20)	25,53 \pm 0,91 (6,08 \pm 0,22)	
"Ind. indif."	5	18,27 \pm 0,44 (4,35 \pm 0,10)	20,57 \pm 1,48 (4,90 \pm 0,35)	} 20,37 (4,85)
♂	6	19,68 \pm 0,98 (4,69 \pm 0,23)	22,99 \pm 1,21 (5,48 \pm 0,29)	
♀ não ovíge- ras	5	21,43 \pm 4,24 (5,10 \pm 1,01)	24,36 \pm 4,43 (5,80 \pm 1,05)	
Exúvias	5	8,98 \pm 1,86 (2,14 \pm 0,44)	15,79 \pm 2,63 (3,76 \pm 0,63)	
Fezes	2	10,95 \pm 0,45 (2,61 \pm 0,11)	11,97 \pm 0,18 (2,85 \pm 0,04)	

TABELA 21 - Valor calórico médio do material analisado.

A.I. - Valor calórico expresso em joules por mg de peso seco

A.F. - " " " " " " " " matéria orgânica

S.D. - Desvio padrão

NOTA: Os valores entre parêntesis estão expressos em calorias

* Valor calórico obtido com base na composição química

Com efeito, a matéria orgânica nelas contida encontra-se numa forma degradada e não digerível, o que diminui o seu valor nutritivo.

Por seu lado, o valor calórico das exúvias é da mesma ordem de grandeza do relativo às fezes.

Porém, tendo em atenção a frequência da muda (cerca de 8 dias, à temperatura de 20^o C) e considerando que uma exúvia representa cerca de 14% do peso seco do respectivo animal, somos levados a pensar que a muda é um processo fisiológico que não deve ser ignorado ao estudar-se o balanço energético de *A. desmaresti*.

As exúvias contribuem para o enriquecimento do eco-sistema em quitina e proteínas, que poderão servir de alimento a alguns organismos presentes no meio.

5.5.2. Análise da composição bioquímica

O estudo da composição bioquímica de *A. desmaresti*, do tetramin e do lodo foi feito a partir de amostras previamente secas na estufa, durante cerca de 24 horas, à temperatura de 105^o C.

A análise bioquímica do material anteriormente referido consistiu na determinação de proteínas e lípidos, tendo o teor em carbo-hidratos sido calculado por subtracção, após doseamento daqueles compostos químicos e determinação das cinzas.

5.5.2.1. Proteínas

O doseamento das proteínas contidas no material analisado foi efectuado seguindo o método micro-Kjeldhal descrito por MUNRO & FLECK (1969).

Da análise dos resultados obtidos (Tabela 22) imediatamente resalta que o teor proteico dos animais é muito mais elevado que o do lodo e até mesmo que o do tetramin.

Todavia, apesar de o lodo analisado apenas conter cerca de 1,86% de proteínas convém sublinhar que os valores de sobrevivência obtidos quando se alimentaram os animais com este alimento (Sub-capítulo 4.1.) parecem indicar que o seu valor nutritivo não é muito diferente do das microalgas fornecidas aos indivíduos em laboratório.

De facto, tendo em consideração a composição química do lodo (1,86% de proteínas) e a de *S. quadricauda* (54% de proteínas), segundo AARONSON (1972), pareceria pouco provável que as respectivas curvas de sobrevivência fossem tão semelhantes. Por essa razão, e tendo em vista esclarecer algo mais sobre o valor nutritivo desses alimentos, entendemos que seria desejável analisar não só os valores de sobrevivência, mas também os de crescimento.

Porém, como ficou dito em 4.4., dada a elevada variabilidade dos valores de crescimento verificados em laboratório, não foi possível extrair uma conclusão segura em relação ao melhor alimento a fornecer aos animais.

Por outro lado, apesar de *Scenedesmus* sp. apresentar um elevado teor em proteínas também não é menos verdade que o seu valor nutritivo depende do facto de as algas serem utilizadas enquanto frescas ou após congelação e descongelação. De facto, a congelação provoca a destruição da parede celular e naturalmente diminui o valor nutritivo das algas em consequência da perda de alguns constituintes algais, porventura essenciais para os animais.

Refira-se a este propósito que, na maior parte das experiências de sobrevivência, as algas fornecidas aos animais haviam sido previamente congeladas, o que terá certamente contribuído para diminuir o seu valor nutritivo. Porém, dada a dificuldade em obter diariamente algas em quantidade suficiente para alimentar os animais, optámos por armazená-las no congelador, evitando assim rupturas de "stock".

	Proteínas (%)	Lípidos (%)	Carbo-hidratos (%)	Cinzas (%)	Referências
Animais	63,80	9,30	9,02	17,88	FIDALGO (pre- sente estudo)
<i>Scenedesmus quadricauda</i>	54,00	2,00	?	?	AARONSON (1972)
Tetramin	49,88	5,59	36,78	7,75	FIDALGO (pre- sente estudo)
Lodo	1,86	0,08	0,63	97,43	FIDALGO (pre- sente estudo)

TABELA 22 - Valores relativos ao teor em proteínas, lípidos, carbo-hidratos e cinzas dos animais e de alguns alimentos.

5.5.2.2. Lípidos, carbo-hidratos e cinzas

Os lípidos foram extraídos das amostras seguindo o método descrito por KORN & MACEDO (1973).

Como se pode observar na tabela 22, o valor mais elevado de lípidos foi encontrado nos animais, seguindo-se o tetramin, as microalgas e, por último, o lodo.

Em relação aos carbo-hidratos, estes foram calculados, como ficou dito, por subtração após conhecimento do teor proteico, lipídico e mineral das amostras.

Do material analisado foi o tetramin que apresentou o valor mais elevado em carbo-hidratos (36,78 %), enquanto que os animais e o lodo apresentaram respectivamente 9,02 % e 0,63 %.

Tal como era de esperar foi o lodo que apresentou o mais elevado teor em cinzas, apesar de ter sido previamente filtrado através de uma rede de nylon

com cerca de 200 μ de malha. Com esta filtração pretendia-se remover as partículas orgânicas e inorgânicas de maiores dimensões.

É claro que a composição química do lodo fornecido aos animais variava de acordo com o local onde era recolhido e ainda com as condições meteorológicas que precediam a sua recolha.

Dos resultados obtidos por calorimetria directa e através da análise da composição química pode verificar-se que os valores determinados pelo primeiro método são ligeiramente superiores aos obtidos pelo método químico, como se pode ver na tabela 21.

6. CONSIDERAÇÕES FINAIS E CONCLUSÕES

O estudo da biologia de uma espécie animal e da sua dinâmica populacional necessita, para poder ser interpretado, do conhecimento das características do meio que ela habita.

Era portanto necessário que o estudo da população de *A. desmaresti* fosse acompanhado da caracterização ecológica do meio.

Assim, com base nos dados obtidos na área prospectada verifica-se que *A. desmaresti* ocupa um biótopo abrigado de água doce, com temperaturas variando entre cerca de 6^o C e 25^o C.

Esta zona virá a sofrer profundas alterações após a construção da barragem de Crestuma/Lever, cujo primeiro enchimento está previsto para o início de 1985.

De entre as modificações mais prováveis, resultantes do represamento da água, contam-se a ausência de dinâmica das marés bem como a acumulação de nutrientes, o que se deverá traduzir no incremento da produtividade primária e secundária.

Por outro lado, tendo em atenção a inter-relação existente entre a actividade fotossintética e o pH da água é igualmente previsível uma maior amplitude de variação dos valores deste factor ecológico. Este aspecto poderá revestir-se de particular importância, visto que o risco de toxicidade, provocado pelos compostos amoniacais presentes na água, aumenta com a elevação do pH (LIEBMANN, 1960; TERVER, 1982).

Porém, é de prever que tais alterações ambientais não tenham influência significativa na população de *A. desmaresti*, visto que esta espécie também existe em outras albufeiras do norte de Portugal.

No que respeita a biologia de *A. desmaresti* foram abordados funda-

mentalmente dois aspectos: de dinâmica populacional e do balanço energético.

Relativamente à dinâmica populacional, procurámos obter dados sobre o ciclo biológico, fecundidade, proporção de sexos e distribuição das diferentes classes de tamanho, bem como valores de crescimento, de sobrevivência e de mortalidade dos animais.

No âmbito do estudo do balanço energético procurámos determinar a taxa de ingestão alimentar, a produtividade, a taxa de consumo de oxigénio dos animais, tendo-se ainda calculado a eficiência de assimilação de *A. desmaresti* em função do alimento e da temperatura.

Fez-se também a determinação do valor calórico e da composição química dos animais e de alguns alimentos no sentido de se contribuir para a avaliação do valor nutritivo dos mesmos e ainda ser possível expressar, em unidades energéticas, alguns dos parâmetros que integram a equação do balanço energético de *A. desmaresti*.

No decurso deste trabalho surgiram obviamente algumas dificuldades, salientando-se, entre outras, as relativas ao método de captura dos indivíduos no seu habitat e em laboratório, as relacionadas com certas técnicas destinadas à obtenção de dados sobre determinados aspectos da biologia de *A. desmaresti*.

Pretendendo-se obter colheitas quantitativas, a captura é, neste caso, dificultada, devido à grande mobilidade destes animais e ao tipo de distribuição que apresentam. Assim, optámos por fazer colheitas em que se prospectava exclusivamente o nicho espacial, sendo variável o esforço de captura desenvolvido.

Deste modo, foi possível determinar a frequência das classes de tamanho, a fecundidade e a proporção de sexos.

Relativamente ao ciclo biológico de *A. desmaresti* está muito longe de ser conseguido o seu desenvolvimento completo em laboratório. De facto, fo-

ram muitas as tentativas efectuadas mas apenas se obtiveram os dois primeiros estados larvares, parecendo-nos que este insucesso se deve atribuir, por um lado, ao tamanho das partículas alimentares fornecidas às larvas e, por outro, às características químicas da água utilizada nos aquários. Estamos porém convictos de que, com equipamento capaz de micronizar o alimento de modo a obter partículas de dimensões adequadas, poderemos alcançar melhores resultados.

Dificuldades foram também encontradas em relação à determinação da taxa de ingestão alimentar, visto que tanto a observação das áreas de "grazing" como a utilização de alimentos marcados com ^{32}P são métodos que, como normalmente acontece em biologia, apresentam muitas limitações.

A inaplicabilidade do primeiro método resulta da irregularidade da forma que as áreas de "grazing" apresentam, sendo por isso difícil determinar as respectivas dimensões, sem o que é impossível calcular a taxa de ingestão alimentar.

Quanto ao segundo método enferma dos erros resultantes da marcação não homogênea do lodo e do tetramin, visto que apenas as microalgas adicionadas às suspensões não algais se encontravam marcadas com ^{32}P . De referir ainda os aspectos negativos decorrentes da realização de experiências tão curtas quanto as realizadas (15-20 minutos) para a determinação dos valores de taxa de ingestão alimentar.

Porém, o tempo de duração destas experiências foi estabelecido com base em ensaios preliminares destinados a determinar o tempo de passagem dos alimentos pelo tubo digestivo dos animais, não podendo por isso alongar-se.

Do mesmo modo, as experiências destinadas à determinação da produtividade revelaram os problemas já referidos em relação à marcação não homogênea das dietas não algais, diferindo tão somente o radioisótopo utilizado que, neste caso, foi o ^{14}C e não o ^{32}P .

Se é certo que a determinação da taxa de consumo de oxigênio parece

não apresentar problemas de ordem metodológica dada a infinidade de estudos feitos neste domínio por diversos autores, embora em relação a outras espécies animais, também não é menos verdade que as condições experimentais em que se efectuam as determinações são de extrema importância, podendo influenciar significativamente o comportamento dos animais em experimentação e, conseqüentemente, o seu metabolismo respiratório.

Assim, o volume de água colocada na câmara respiratória deve ser suficiente para a manutenção das actividades normais dos animais em experimentação. Por outro lado, a duração das experiências não deve ser demasiado curta, como sucedeu no presente estudo, pois há que reduzir o "stress" resultante do manuseamento e adaptação dos indivíduos às novas condições impostas pelo confinamento.

Porém, dadas as características do respirómetro utilizado, seria impensável realizar experiências de 4 a 5 horas como preconizam diversos autores (ZEISS, 1963; PATTEÉ, 1965; KAMLER, 1969; etc.), o que sem dúvida se reflecte nos resultados obtidos.

Deve, entretanto, sublinhar-se que, apesar dos condicionalismos referidos, obtivemos resultados sobre os quais faremos algumas considerações que nos permitem extrair conclusões ou, pelo menos, formular algumas hipóteses.

Assim, através de colheitas periódicas de *A. desmaresti* foi possível, por observação das fêmeas ovíferas, determinar a duração do período reprodutivo, que se estende de Março até Agosto ou Setembro, sendo os primeiros jovens capturados em Junho ou Julho.

Cerca de um mês mais tarde regista-se a abundância máxima de indivíduos jovens, verificando-se simultaneamente o desaparecimento dos animais pertencentes à geração anterior. Este facto sugere que a longevidade de *A. desmaresti* não é superior a 14 meses.

Por outro lado, dada a alteração da proporção de sexos nos meses

de Verão (capítulo 3, tabela 4), somos levados a concluir que os machos desaparecem mais cedo que as fêmeas, pelo que a longevidade destes parece ser ligeiramente inferior à das fêmeas.

A partir dos valores de crescimento registados no campo constata-se que a taxa de crescimento dos animais jovens é superior à dos machos adultos, mesmo nos meses de Primavera e Verão, sendo, no entanto, menor que a das fêmeas.

Não obstante as fêmeas apresentarem dimensões geralmente superiores às dos machos verifica-se que, desde Dezembro até Março, as respectivas curvas de crescimento se mantêm aproximadamente paralelas não tendo o comprimento dos machos sofrido qualquer alteração detectável e o das fêmeas apenas sofreu um aumento de 0,2 mm.

Contudo, no início da Primavera, regista-se uma acentuada alteração na taxa de crescimento dos animais.

É evidente que a elevação de temperatura verificada nessa época do ano favorece o crescimento dos animais, porém, as mesmas condições térmicas provocam respostas diferentes nos dois sexos, sendo as fêmeas que mostram um crescimento mais acentuado.

De facto, embora desconhecendo os mecanismos determinantes da mais elevada taxa de crescimento das fêmeas comparativamente aos machos parece-nos que esta diferença de comportamento está relacionada com a sexualidade dos animais.

Por outro lado, os valores de crescimento determinados no laboratório, embora obtidos nos meses de Inverno, aproximam-se dos registados no campo, na Primavera e Verão, o que não deve causar estranheza, atendendo a que as condições laboratoriais (térmicas e luminosas) são idênticas às registadas no campo, nessa época do ano.

Porém, os valores relativos ao crescimento das fêmeas em laborató-

rio são ligeiramente superiores aos dos machos, mas as diferenças encontradas não são significativas do ponto de vista estatístico, o que atribuímos à deficiência de amostragem e à variabilidade dos resultados obtidos.

Quanto aos valores de crescimento obtidos em laboratório, em função do alimento e do sexo dos animais, foram muito irregulares. Deste modo, não foi possível escolher qual dos alimentos testados proporciona o melhor crescimento dos animais mantidos em cativeiro.

Conhecer os hábitos alimentares de uma espécie animal reveste-se de particular interesse no âmbito do estudo da biologia e do eventual aproveitamento dessa mesma espécie, através da sua introdução em novos biótopos.

Na realidade, a introdução de espécies alóctones num determinado meio deve ser precedida de um estudo exaustivo da biologia dos organismos utilizados, assim como das potencialidades do local onde se pretende efectuar essa biomanipulação, por forma a evitar desequilíbrios irreversíveis.

Foi neste contexto que foram efectuados alguns ensaios laboratoriais que permitiram verificar que *A. desmaresti* é capaz de utilizar cladóceas como alimento, mesmo na presença de microalgas.

De facto, *A. desmaresti* apresenta um regime alimentar diversificado, desde partículas minerais e orgânicas, fitoplancton e zooplancton, até cadáveres da própria espécie.

Porém, não observámos qualquer comportamento agressivo dos animais em relação aos seus congêneres, ainda que mantidos em jejum, ao contrário do referido por NOUVEL (1939), que salienta o comportamento canibalístico dos indivíduos mantidos em cativeiro.

Embora de entre os alimentos testados alguns (microalgas e tetramin) tivessem valor calórico igualmente elevado, os melhores valores de sobrevivência foram obtidos quando se forneceu tetramin aos animais.

A forma das curvas de sobrevivência obtidas em experiências reali-

zadas a 12^o C e a 20^o C apresenta algumas diferenças, devendo assinalar-se, no entanto, que em ambas as temperaturas experimentais, o tetramin permitiu obter os valores mais elevados de sobrevivência, sendo seguido pelas microalgas e estas pelo lodo.

Por outro lado, verificamos com uma certa surpresa que os valores de sobrevivência obtidos com as microalgas e o lodo foram muito semelhantes, facto que pareceria improvável atendendo às diferenças referentes ao valor calórico e à composição química de ambos os alimentos.

Todavia, o paralelismo dos resultados obtidos a 12^o C e a 20^o C, com estes dois alimentos, sugere que os respectivos resultados não são meramente casuais. Porém, a interpretação dos mesmos coloca algumas questões dentre as quais destacamos as relativas ao valor nutritivo das microalgas, não obstante o seu elevado valor calórico.

Com efeito, o uso prolongado de uma só dieta alimentar pode provocar carências nutritivas apesar de esse alimento ser bem assimilado pelos animais como é o caso das microalgas utilizadas.

É evidente que a avaliação do valor nutritivo dos alimentos tem de basear-se não só na determinação do seu valor calórico, mas também na análise da sua composição química, que deve incluir o doseamento dos prótidos, lípidos e glúcidos e a representação específica dos ácidos aminados, ácidos gordos, sais minerais e vitaminas. Só assim será possível avaliar com todo o pormenor o valor nutritivo dos alimentos, tendo em atenção a importância de determinados constituintes, ainda que presentes em doses mínimas.

Da observação da curva controlo obtida a 20^o C ressalta que a percentagem de sobreviventes é apreciavelmente inferior em relação aos animais que foram alimentados. A diferença entre as curvas de sobrevivência obtidas a 12^o C, com os animais alimentados e os mantidos em jejum, não é tão nítida como a 20^o C, o que, em nosso entender, é explicável pela redução das necessida-

des alimentares dos animais mantidos a temperaturas mais baixas.

De facto, o metabolismo dos animais poiquilotérmicos varia em função da temperatura, sendo geralmente mais intenso nas temperaturas mais elevadas.

Por outro lado, o valor máximo da taxa de mortalidade diária dos animais mantidos a 12^o C é observada no 11^o, 16^o e 21^o dias do período experimental, nos indivíduos alimentados respectivamente com tetramin, lodo e microalgas, enquanto que naqueles que foram mantidos a 20^o C, o valor máximo de taxa de mortalidade é observado ao fim da primeira semana do período experimental.

Em consequência do exposto parece-nos que as diferenças referidas são explicáveis com base na mais elevada intensidade metabólica dos animais mantidos a 20^o C. Assim, os indivíduos com menor capacidade de resistência e adaptação às condições térmicas experimentais serão rapidamente eliminados, prevendo-se o aparecimento de um período caracterizado por uma baixa taxa de mortalidade, o que de facto acontece a 20^o C nos animais que foram alimentados.

Os primeiros valores de eficiência de assimilação de *A. desmaresti* foram determinados através do emprego do método gravimétrico e utilizando o lodo como alimento.

Porém, atendendo às dificuldades inerentes ao emprego deste método, em breve se reconheceu a necessidade de utilizar o método descrito por CONOVER (1966a). Este revelou-se mais vantajoso que o primeiro, visto não ser necessário determinar quantitativamente o alimento consumido nem as fezes produzidas pelos animais. Este segundo aspecto reveste-se de particular importância devido às dificuldades resultantes dos hábitos coprofágicos de *A. desmaresti*.

Se é certo que a coprofagia dificulta a determinação gravimétrica das fezes produzidas, também não é menos verdade que pode revestir-se de significativa importância para os animais colocados em situação de escassez alimen-

tar ou mesmo desprovidos de alimento. Todavia, não podemos deixar de referir que, nessas circunstâncias, os indivíduos utilizam as próprias reservas nutritivas, o que levará certamente a uma perda de peso.

De facto, o teor em matéria orgânica das fezes de *A. desmaresti* é, não raras vezes, superior ao do alimento, o qual constitui um dos alimentos deste crustáceo, no seu habitat.

Pensamos, no entanto, que o valor nutritivo das fezes não deve ser interpretado apenas em função do seu teor em matéria orgânica, dado que elas são constituídas em grande parte, por substâncias que já se encontram numa forma degradada, o que diminui o seu valor como alimento.

Retomando a discussão dos valores de eficiência de assimilação obtidos por intermédio do emprego do método de CONOVER (op. cit.), diremos que a relação entre aquela eficiência ecológica e a percentagem de matéria orgânica contida nos alimentos fornecidos aos animais é uma função curvilínea expressa pela equação $y = a + b\sqrt{x} + cx$, em que y significa a percentagem de assimilação, x significa a percentagem de matéria orgânica contida nos alimentos e a , b e c são constantes.

A comparação estatística dos valores médios de eficiência de assimilação obtidos a 12° C e a 20° C, comparação essa feita por intermédio do teste t de "Student", leva-nos a concluir que a temperatura parece não influenciar significativamente a eficiência de assimilação de *A. desmaresti*. Deste modo, os nossos resultados corroboram as observações de CONOVER (1966b) relativamente à acção da temperatura sobre a eficiência de assimilação de *Calanus finmarchicus*.

Porém, o método descrito por CONOVER (1966a) considera que apenas a fracção orgânica dos alimentos é significativamente afectada pelos processos digestivos. Este pressuposto tem a contestação de alguns autores, que sustentam que a fracção mineral dos alimentos também varia durante a sua passagem pe

lo tubo digestivo (PRUS, 1971) e, além disso, JOHANNES & SATOMI (1967) salientam que nem toda a matéria orgânica contida nas fezes resulta inteiramente do alimento testado, sendo assinalável a presença de substâncias mucosas e membranas peritróficas que envolvem as fezes (FORSTER, 1953; GAULD, 1957; REEVE, 1963; LAUTENSCHLAGER *et al.*, 1978).

Todavia, os valores obtidos pelo método de CONOVER parecem ser bons indicadores da eficiência de assimilação, pelo menos, do ponto de vista comparativo, visto que os valores encontrados, particularmente a 12^o C, mostram que a fracção orgânica das fezes (E') vai aumentando à medida que a percentagem de matéria orgânica contida nos alimentos (F') decresce (Tabela 18). De notar que os valores de eficiência de assimilação decrescem drasticamente quando F' é inferior a 40%, devido à maior riqueza das fezes em matéria orgânica comparativamente a alguns dos alimentos fornecidos aos animais. Assim, a utilização de alimentos com baixo teor em matéria orgânica prejudica certamente os animais, dado que a quantidade eliminada é superior à ingerida.

Teria sido interessante calcular a eficiência de assimilação de *A. desmaresti* por intermédio da conjugação dos valores de taxa de ingestão alimentar, de produtividade e de taxa respiratória. Porém, não foi possível atingir esse objectivo devido à diversidade dos métodos empregados na determinação dos parâmetros que integram a equação do balanço energético.

Como foi referido anteriormente, a taxa de ingestão alimentar e a produtividade foram calculadas através do emprego de alimentos marcados respectivamente com ³²P e com ¹⁴C e as perdas metabólicas foram estimadas por intermédio da medição do consumo de oxigénio.

Por seu lado, o crescimento dos animais foi avaliado através do aumento de comprimento que, por sua vez, era convertido em unidades de peso seco.

Perante a diversidade das unidades utilizadas facilmente se compreende a necessidade de expressar todos os resultados em unidades energéticas, sen-

do para isso indispensável conhecer o valor calórico e a actividade específica dos alimentos fornecidos aos animais, o valor calórico dos animais, o coeficiente oxicalórico, etc.

Por outras palavras, tendo em vista que todas as transformações podem introduzir erros na equação do balanço energético seria, sem dúvida, desejável expressar directamente os parâmetros determinados nas mesmas unidades, procurando assim evitar-se a introdução de imprecisões resultantes dos pressupostos que estão implícitos em algumas transformações unitárias.

No que respeita aos valores de produtividade foram calculados a partir de experiências que consistiam em fornecer aos animais alimentos marcados com ^{14}C , por um período de cerca de 24 horas. Embora consideremos que este período de tempo permite uma boa adaptação dos animais às condições experimentais, julgamos também que não é suficiente para o restabelecimento do equilíbrio metabólico. Por essa razão, pensamos que os valores obtidos representam uma sobre-avaliação da produtividade individual.

De facto, os valores determinados são superiores aos de taxa de ingestão alimentar, calculados a partir de experiências em que os animais foram alimentados durante 15 a 20 minutos, com dietas marcadas com ^{32}P .

Estamos convictos de que as experiências destinadas à avaliação da taxa de ingestão alimentar foram demasiado curtas, não permitindo por isso a adaptação dos animais às condições experimentais. Porém, a sua duração foi estabelecida com base nos nossos ensaios preliminares destinados a estimar o tempo de passagem dos alimentos pelo tubo digestivo dos animais, pelo que as experiências não devem alongar-se, pois não pode permitir-se a eliminação de fezes marcadas com ^{32}P , facto que resultaria na subestimação dos valores de taxa de ingestão alimentar.

Finalmente, em relação às condições experimentais em que foi feita a determinação dos valores de taxa respiratória, julgamos poder afirmar que os

valores encontrados não reflectem o metabolismo dos animais, em consequência do "stress" a que foram submetidos durante a medição dos consumo de oxigénio.

Assim, a resposta dos indivíduos representa principalmente a sua reacção ao manuseamento e às condições impostas pelo confinamento, muito especialmente quando se trabalha com animais muito activos como é o caso de *A. desmaresti*.

Os factores referidos explicam, pelo menos em parte, que o valor médio do consumo de oxigénio dos jovens tenha sido significativamente mais elevado a 12^o C que a 20^o C, contrariando assim o que normalmente vem referido na literatura, no âmbito da relação entre o metabolismo respiratório e a elevação da temperatura (HART, 1980).

A realização de experiências tão curtas, quanto as efectuadas no presente estudo, é muito contestada por diversos autores (ZEISS, 1963; PATTEÉ, 1965; KAMLER, 1969 e 1970; ROUX, 1982; MATHIEU, 1983), que afirmam que o consumo de oxigénio sofre um inexplicável acréscimo nas primeiras horas da medição, sendo por isso desejável realizar experiências de longa duração (4 a 5 horas).

Porém, experiências com esta duração apenas são exequíveis em respirómetros com dimensões superiores às do utilizado no presente trabalho. É evidente que o volume de água contida na câmara respiratória deve fornecer aos animais espaço suficiente para a manutenção das actividades normais. Por outro lado, é necessário reduzir o risco de a tensão de oxigénio baixar para além dos valores críticos e, ao mesmo tempo, evitar a acumulação de metabolitos, os quais poderão afectar a taxa de consumo de oxigénio.

Contudo, apesar dos condicionalismos referidos, é possível verificar que a taxa respiratória específica aumenta quando diminui o tamanho dos animais, o que corrobora as observações de outros autores (ZEUTHEN, 1953; ALCARAZ, 1974a).

Em síntese, e apesar das limitações que foram apontadas, julgamos algo ter contribuído para o conhecimento da biologia de *A. desmaresti* e do seu eventual interesse econômico e poder formular as seguintes conclusões:

1.

Na área estudada, o período reprodutivo de *A. desmaresti* prolonga-se de Março até Agosto ou Setembro e a taxa máxima de fecundidade observa-se no mês de Julho.

A fecundidade, definida como o número de ovos por postura (WINBERG, 1971), aumenta linearmente em função do tamanho das fêmeas, podendo traduzir-se através da equação de regressão:

$$N = 39,90L - 500,49$$

onde \underline{N} representa o número de ovos por postura e \underline{L} corresponde ao comprimento total das fêmeas (mm).

2.

Paralelamente ao incremento da abundância dos "indivíduos indiferenciados" observa-se o desaparecimento gradual dos animais de maiores dimensões, pertencentes à geração anterior. Este facto sugere que a longevidade de *A. desmaresti* está limitada a um ciclo anual.

3.

Com base nos dados obtidos no campo, constata-se que a taxa de crescimento dos jovens é superior à dos machos adultos mas inferior à das fêmeas, sendo ainda de referir que, nos meses de Inverno, as curvas de crescimento dos machos e das fêmeas se mantêm sensivelmente paralelas.

Porém, no início da Primavera, observa-se um incremento considerável na taxa de crescimento dos animais, mormente nas fêmeas.

4.

Atendendo aos valores de sobrevivência e aos de eficiência de assimilação obtidos verifica-se que, dentre os alimentos testados, é o tetramin que se mostra mais adequado para a manutenção e cultura dos animais em laboratório.

Não obstante o elevado valor calórico das microalgas e a elevada eficiência com que são assimiladas pelos animais, verifica-se que os valores de sobrevivência obtidos após 30 dias de experimentação, são semelhantes aos encontrados com o lodo, cujo valor calórico é inferior ao das microalgas.

Este facto leva-nos a formular a hipótese de que as microalgas são deficientes em elementos indispensáveis para os animais ou são dificilmente ingeridas devido às suas reduzidas dimensões (10 μ m aproximadamente).

5.

De um modo geral, os valores de eficiência de assimilação determinados a 20^o C são ligeiramente superiores aos encontrados a 12^o C, não sendo, no entanto, significativas as respectivas diferenças, salvo quanto aos valores obtidos com a dieta constituída por 80% de tetramin e 20% de lodo.

6.

Apesar das críticas formuladas por alguns autores (JOHANNES & SATO MI, 1967; PRUS, 1971) em relação ao emprego do método de CONOVER para a determinação da eficiência de assimilação, entendemos dever sublinhar que este método é sem dúvida mais vantajoso que o gravimétrico atendendo, por um lado às

características dos alimentos fornecidos aos animais e, por outro, aos hábitos coprofágicos de *A. desmaresti*.

7.

Os valores de taxa de ingestão alimentar de *A. desmaresti* apresentaram-se muito baixos, não sendo por isso possível articulá-los com os de produtividade, facto que atribuímos à curta duração das experiências e ainda à influência do estado fisiológico dos animais, o que condiciona apreciavelmente o seu comportamento alimentar.

Com efeito, os animais não se alimentam no dia da muda, sendo ainda de admitir que **se alimentam descontinuamente**.

8.

Não obstante as limitações resultantes das condições experimentais em que se determinaram os valores de taxa de consumo de oxigénio verifica-se que a taxa respiratória de *A. desmaresti* é uma função do peso dos animais, e a taxa respiratória específica diminui à medida que aumenta o tamanho dos individuos.

9.

Tendo em consideração os valores de fecundidade, o elevado teor dos animais em proteínas, a ausência de canibalismo e ainda o seu contributo para a recirculação dos nutrientes no interior do eco-sistema, afigura-se-nos legítimo concluir que *A. desmaresti* representa um contributo razoável para a comunidade biótica em que está integrada.

10.

Quanto à sua utilização em aquacultura, conquanto possamos admitir

que é um bom alimento para animais de valor económico elevado, não podemos para já afirmar que tenha grande interesse como cultura de apoio, totalmente mantida sob controlo, visto ainda não dominarmos convenientemente o seu ciclo de vida.

No estado actual dos nossos conhecimentos julgamos que o incremento de produção de *A. desmaresti*, quando tal se afigure conveniente, poderá ser conseguido tanto através da instalação de abrigos no seu habitat como por intermédio da introdução desta espécie animal num meio que apresente características ecológicas compatíveis com a sua biologia. Todavia, em ambos os casos, torna-se imprescindível conhecer as potencialidades locais, por forma a não perturbar a homeostasia dos eco-sistemas onde se pretendam efectuar essas intervenções.

7. SUMMARY AND CONCLUSIONS

In studying the biology of an animal species and its population dynamics one needs to know the environmental conditions where such organisms are living. For that reason the population of *Atyaephyra desmaresti* was studied at the same time as the ecological characterization of the prospected area was carried out.

Thus, based upon the obtained results concerning the studied area it can be determined that *A. desmaresti* habitat is a protected one, with water temperatures from 6° to 25° C.

It is considered that this area will be a stage of strong changes because of the damming of the water resulting from the building of the Crestuma/Lever barrage, whose first filling up is expected in 1985.

Among the most likely modifications, resulting from the damming of the water should be noted the absence of tides as well as a higher concentration of nutrients. This will increase not only the primary productivity but also the secondary one.

On the other hand, bearing in mind the relationship between the photosynthetic activity and the water pH it is reasonable to expect a higher variability in the pH values.

This fact will be of significant importance because of the toxic effects of ammonium and ammonia increase with increasing pH values (LIEBMANN, 1960; TERVER, 1982).

However, it is thought that such modifications will not disturb the population of *A. desmaresti* in the prospected area, because this freshwater shrimp is also found in some reservoirs in the north of Portugal.

Concerning the biology of *A. desmaresti*, it was mainly studied from the point of view of its population dynamics and its energy budget.

So, related to the first point an attempt was made to obtain some data concerning the biological cycle, fecundity, sex ratio, distribution of different size classes, as well as about the growth, survival and mortality rate of the animals.

Relative to the energy balance of *A. desmaresti* an attempt was made to estimate the rate of feeding, productivity, oxygen consumption and it was also estimated the assimilation efficiency.

The caloric value and the chemical composition of the animals and some foods were also evaluated in order to obtain some information about their nutritive value and the possibility of converting the estimated parameters of the energy budget to the same units.

During the performance of the present study there were some difficulties related to the capture of animals in field and some troubles concerning the obtaining of data about the biology of *A. desmaresti* in the laboratory.

The obtaining of quantitative samples is hard because of the mobility and kind of distribution of that freshwater shrimp. Thus, it was decided just to get qualitative samples and the capture effort was variable according to the abundance of the animals. In this way it was possible to estimate the frequency of the size classes, the fecundity and the sex ratio.

The biological cycle of *A. desmaresti* is quite far from being completely developed in the laboratory. In fact, several attempts were made but only two larval stages were achieved. In our opinion this is due to the size of food particles that were supplied to the larvae and to the chemical features of the water used in the aquaria. However, we are hopeful that with suitable equipment for grinding very finely tested foods it will be possible to obtain better results.

There were also some difficulties related to the estimation of the rate of feeding either by means of the observation of grazing areas or

by employing ^{32}P labelled foods. Both of these methods showed some limitations as usually happens in biological studies.

Because of the irregular shape of the grazing areas it was very difficult to draw the "spots" left in the filters which contained food that had been supplied to the animals. Thus, without knowing the area of such "spots" was impossible to estimate the feeding rate.

Concerning the use of ^{32}P labelled foods it must be pointed out that the accuracy of the estimated values depends on the homogeneous labelling of foods. This is very difficult to achieve, mainly in the case of tetramin and mud because only the algal suspension was ^{32}P labelled. On the other hand, the experiments were very short.

However, the duration of the experiments was based on preliminary experiments to estimate the time for the passage of food through the digestive tube of the animals, and this time determined the duration of the experiment.

In the same way the essays which were carried out to estimate the productivity showed the same problems already mentioned above relative to the labelling of foods. In this case the radioisotope used was ^{14}C and not ^{32}P as was used in the estimation of the rate of feeding.

The determining of the rate of consumption of oxygen would not appear to present problems of methodology, given the large number of studies carried out by others in this field, although in relation to other species. However, it is equally true that the experimental conditions in which the determining is carried out are extremely important, since they can significantly influence the behaviour of the animals concerned, and consequently their respiratory metabolism. So, in this context the amount of water contained in the respirometer should be enough to allow the maintenance of the normal activities of the animals. The duration of the measurements should be longer than it was in the present study in order to reduce the stress coming from

the handling and adaptation of the animals to their confinement.

However, owing to the small volume of our respirometer it was impossible to carry out such long experiments as several authors defend (ZEISS Jr., 1963; PATTEE, 1965; KAMLER, 1969). Undoubtly this will be reflected in the obtained results.

Despite limitations referred to the employed methods we obtained some results which deserve some consideration and allow us to draw some conclusions or at least, to formulate some hypotheses.

Thus, based on the regular samplings of *A. desmaresti* it was possible to state that its reproductive period lasts from March to August or September. The first juveniles were collected in June or July and their greatest abundance was registered one month later. Simultaneously the older animals belonging to the previous generation become more and more scarce. This fact led us to assume that longevity of *A. desmaresti* is limited to an annual cycle.

In the summer months there was a change in the sex ratio (Table 4) and for that reason it is thought that adult males die off earlier than females. So, males longevity will be slightly shorter than that of the females.

Considering the growth in the field, it appears that the growth rate of juveniles is higher than that of adult males, even in spring and summer, but it is lower than that of females.

Although females are usually bigger than males it may be observed that from December to March the respective growth curves of males and females were quite close and more or less parallel. In fact, the growth in males was not detectable and females increased by 0.2 mm.

However, at the beginning of spring it is observed a marked change in the growth rate of both sexes. Obviously the increase in temperature in that season of the year is favourable to the growth of the animals but it is not yet possible to determine why the same temperature conditions result in different rates of growth in the adult animals, with a more marked growth

rate on the part of the females, though it may be suggested that this difference is related to the sexuality of the animals.

However, the estimated values of growth in the laboratory were obtained in winter but they are quite close to those registered in the field in spring and summer months. This is not striking bearing in mind that laboratory conditions (temperature and photoperiod) were similar to those registered in the field in spring and summer.

The obtained growth values according to the food and the animal's sex were very irregular. For that reason, it was not possible to choose which of the tested foods allows the best growth of the animals in captivity.

However, the estimated values of growth for females were slightly higher than those of males but such differences are not statistically significant which it is suggested to be due to the variability of the obtained results and to the small size of the sample.

The knowledge of the feeding habits of an animal species is of particular interest from the point of view of its biology and also its eventual exploitation through its introduction in new biotops.

In this context, some laboratory experiments were designed to test whether *A. desmaresti* is a carnivorous animal and it was possible to observe that *A. desmaresti* ingested some cladocerans even in the presence of microalgae which are very appreciated by the shrimps.

Indeed, *A. desmaresti* is an omnivorous species, at least, in the laboratory and it is able to ingest different kinds of food such as mineral and organic particles, phytoplankton, zooplankton and even the carcasses of its own species.

However, contrary to NOUVEL (1939) who reported the cannibalistic behaviour of *A. desmaresti*, no aggressive behaviour was observed even when the animals were deprived of food.

In any way, this raises some questions concerning the introduc-

tion of *A. desmaresti* in a new biotop.

In fact, the introduction of allochthonous species in a different biotop should be based on a previous study of the biology of those organisms as well as the potentialities of the site where this kind of manipulation is intended in order to avoid irreversible disequilibria.

Some differences were registered in the survival curves obtained in experiments carried out at 12° C and 20° C. However, in both experimental temperatures, tetramin gave the highest percentage of survivors. The second best food was *Scenedesmus* sp. and the third one was mud.

Surprisingly, the survival values with respect for microalgae and mud were very similar. This would seem unlikely because of the differences of these two foods with respect to their caloric value and chemical composition.

Nevertheless, the respective survival curves were overlapping al most all the time either at 12° C or at 20° .

The explanation of the obtained results is very probable related to the food value of microalgae despite its high caloric value.

In fact, the use of only one diet, for long periods of time, can result in food needs even if that diet is well assimilated by the animals.

It is obvious that the estimation of the nutritive value of foods must be based not only on their caloric value, but also on their chemical com position, namely protids, lipids, carbo-hydrates, amino acids, fatty acids, minerals and vitamins.

Although it was not possible to find out definitively which of the tested foods shows the best growth of the animals it seems reasonable to assume that tetramin is the most suitable for the maintenance and rearing of *A. desmaresti* in captivity.

This conclusion is based on the connection of survival values and assimilation efficiency values that were obtained when tetramin was used as food.

The first values of assimilation efficiency were estimated by employing the gravimetric method and by supplying mud to the animals.

However, considering the difficulties in using this method, it was soon considered advisable to try the ash ratio method of CONOVER (1966a). This method was much more practical than the gravimetric one, because it is not necessary to know either the amount of food consumed or the amount of feces produced. This last detail is very important owing to the coprophagous habits of *A. desmaresti*.

In fact, coprophagy causes difficulties for the gravimetric estimation of the feces produced but such behaviour can be important when animals do not have enough food. In these cases animals are also able to mobilize their own nutritive reserves which will decrease their weight.

A. desmaresti produces feces whose organic matter content is higher than that of mud which is one of the foods of the shrimps in the field.

However, high assimilation efficiency and low energetic value of feces suggest a very low nutritive value because most of the substances contained in feces were already digested and are no longer digestible.

To return to the discussion about the estimated values of assimilation efficiency by employing the ash ratio method it can be stated that the relationship between that ecological efficiency and the percentage of organic matter in the tested foods is a curvilinear function. This can be expressed by the equation: $y = a + b \sqrt{x} + cx$, where y is the percentage of assimilation, x is the percentage of organic matter in the foods, a , b and c are constants.

The comparison between the mean values of the assimilation efficiency at 12° C and 20° C was performed by the t-test and the null hypothesis was not rejected. Therefore, it seems that temperature does not have a significant influence on the assimilation efficiency of *A. desmaresti*. So, these results are in accordance with those of CONOVER (1966b) who did not find a

significant effect of temperature on the assimilation efficiency of *Calanus finmarchicus*.

However, by using the ash ratio method of CONOVER (1966a) it is assumed that only the organic fraction of foods is significantly affected by digestive processes. This assumption has received some critical comments from some authors who argue that the mineral fraction of foods is also affected during their passage through the gut (PRUS, 1971).

JOHANNES & SATOMI (1967) point out that not all the organic matter contained in the feces results entirely from the tested food as there are also some mucous substances and peritrophic membranes surrounding the feces (FORSTER, 1953; GAULD, 1957; REEVE, 1963; LAUTENSCHLAGER *et al.*, 1978).

Nevertheless the values estimated by the CONOVER method seem to represent a good indication of the assimilation efficiency, at least under a comparison point of view.

We can still observe that the values obtained mainly at 12^o C, show that the organic fraction in the feces (E') increased as the organic fraction in the foods (F') decreased (Table 18).

The assimilation efficiency decreased drastically when F' was lower than 40% owing to the higher organic matter content in feces. Thus, the ingestion of foods with a low organic matter content will be harmful to the animals because the amount of ingested organic matter is lower than the released one.

It would be interesting to estimate the assimilation efficiency of *A. desmaresti* by means of productivity values (P), oxygen consumption (R) and the rate of feeding (C). Unfortunately it was not possible to achieve this objective because of the diversity of the methods which were employed to estimate some the referred parameters of the energy budget of *A. desmaresti*.

As we already mentioned, the rate of feeding and the productivi

ty were estimated by using labelled foods and the oxygen consumption was measured by using an oxygen electrode.

The growth was estimated taking into consideration the increase in the total body length of the animals, during a certain period of time. Then length values were converted into dry weight units.

Because of the high diversity of units it may easily be understood how necessary it is to use energetic units. So, it is essential to know the caloric value and the specific activity of foods which were supplied to the animals, the caloric value of the animals, the oxicaloric coefficient, etc.

Moreover, considering that all transformations can be a source of error it would be advisable to express directly all the parameters of the energy balance in the same units.

The productivity values were estimated by supplying ^{14}C labelled foods to the animals, for about 24 hours. This period of time was thought to be enough to allow a good adaptation of the animals to the experimental conditions but it is not long enough for animals to be able to reach a metabolic equilibrium. For that reason, it is stated that the estimated \underline{P} values correspond to an overestimation of the individual productivity. In fact, these values are higher than those of the rate of feeding. It is necessary to point out that the experiments designed to estimate the feeding rate were very short (15-20 minutes) but they can not be longer in order to avoid the release of ^{32}P labelled feces. This fact would represent an underestimation of the rate of feeding.

Finally, concerning the measurement of the oxygen consumption, it should be pointed out that the estimated values do not reflect the normal metabolism of the animals because of the stress they were submitted in the respirometer.

A. desmaresti is a very active animal. So, it can easily be un-

derstood that while in the respiratory chamber for a short period of time the animals react mainly to the handling and confinement. This explains, by extension, that the mean value of the oxygen consumption in juveniles has been significantly higher at 12^o C than at 20^o C. This is not in accordance with some recorded data related to the relationship between the respiratory metabolism and the increasing of temperature (HART, 1980).

In fact, several authors (ZEISS Jr., 1963; PATTEE, 1965; KAMLER, 1969 e 1970; ROUX, 1982; MATHIEU, 1983) contest the performance of very short experiments such as those carried out in this study. According to them the amount of consumed oxygen is quite high in the beginning of the measurements. For that reason they stipulate long experiments with 4-5 hours of duration.

However, with a small respirometer (11 ml of volume and 2 cm of diameter) it is not possible to perform longer experiments which undoubtedly would allow a better adaptation of the animals to the experimental conditions.

It is obvious that the volume of water in the respirometer should be enough to give the animals space enough to maintain their normal activities. On the other hand, a bigger volume of water should be used in the respirometer in order to permit the animals to maintain their normal activities while at the same time it would not allow the oxygen tension to fall below the critical values.

However, despite all these limitations it is still clear that the specific respiratory rate increases as far as the body size decreases. This is in accordance with other authors (ZEUTHEN, 1953; ALCARAZ, 1974a).

Finally, and in spite of the limitations already described, it is felt that this study has contributed to the knowledge of *A. desmaresti* biology and its eventual economic interest and at the same time to draw some conclusions:

1.

In the studied area the reproductive period of *A. desmaresti* extends from March till August or September and the maximal fecundity ratio is registered in July.

The fecundity, i.e., the number of eggs per brood (WINBERG, 1971) is a linear function of female size and can be expressed by the regression equation: $N = 39.90 L - 500.49$, where N represents the clutch size and L means the total body length of females (mm).

2.

In the summer months there is a considerable increase in the abundance of juveniles and at the same time older animals disappear. This fact suggests that *A. desmaresti* longevity is confined to an annual cycle.

3.

Considering the field data we observe that the rate of growth in "immature animals" is higher than that of adult males but lower than that of females.

In the winter months the growth curves of adult males and females are more or less parallel.

However, at the beginning of spring there is a high increase in the length of the animals, mainly the females.

4.

Based upon the survival values and the assimilation efficiency ones we are led to conclude that tetramin is the most suitable food for the maintenance and rearing of *A. desmaresti*, under laboratory conditions.

Despite the high caloric value of microalgae and the high efficiency with which animals assimilate that food we state that microalgae and mud result in a similar percentage of survivors. This can be due to:

- 1) The absence in the microalgae of some micro nutrients which, very probably, are essential for *A. desmaresti*;
- 2) The low efficiency of the shrimps in filtering such small cells (about 10 μm).

5.

Usually the assimilation efficiency values estimated at 20^o C are slightly higher than those at 12^o C but such differences are not significant, with exception of the diet composed by 80% of tetramin and 20% of mud.

6.

Despite the critical comments of some authors (JOHANNES & SATO-MI, 1967; PRUS, 1971) relative to the ash ratio method of CONOVER (1966a) it is thought that this method is more advantageous than the gravimetric one to estimate the assimilation efficiency of *A. desmaresti*. This is due to the foods' features and to the coprophagous habits of *A. desmaresti*.

7.

The estimated values of the feeding rate were very low and for that reason it was impossible to co-ordinate them with those of individual productivity. We think that one of the reasons is the short duration of the experiments which were performed to estimate the rate of feeding. A second reason is the influence of the physiological state of the animals which greatly conditions their feeding behaviour.

In fact, they do not feed on the day of moulting and it is also possible they feed at irregular intervals.

8.

Despite the experimental conditions in which the oxygen consumption was estimated it is possible to confirm that the respiratory rate depends on the animals weight and the specific respiratory rate decreases as far as the animals size increases.

9.

Bearing in mind the fecundity values, the high protein content, the absence of cannibalism and its role in the recirculation of nutrients within the ecosystem it seems reasonable to assume that *A. desmaresti* represents a good contribution to its biotic community.

10.

Concerning its utilization in aquaculture we assume that *A. desmaresti* is a good food for the animals with high economic value. However, at this moment, it is not thought advisable to maintain the animals under controlled conditions in the laboratory as their biological cycle is not completely known.

In the present state of knowledge of *A. desmaresti* it seems that increasing its production can be achieved by putting some shelters in the field or by introducing this animal species in a new biotope with certain ecological features.

However, in both cases, it is absolutely essential to know the local potentialities in order to prevent any changes in the equilibrium of the ecosystems where such manipulations are planned to be put in practice.

8. BIBLIOGRAFIA

- AARONSON, S., BERNER, T. & DUBINSKY, Z., 1980 - Microalgae as a source of chemicals and natural products. In: Algae biomass production and use. G. Shelef & C.J. Soeder (Editors). Elsevier - North Holland Biochemical Press, Amsterdam, New York, Oxford. pp. 852.
- ALCARAZ, M., 1974a - Consumo de oxígeno en función del tamaño y la temperatura en crustáceos. Invest. Pesquera 38 (2). 289-304.
- , 1974b - Respiración en Crustáceos: Influencia de la concentración de oxígeno en el medio. Invest. Pesquera 38 (2): 397-411.
- AQUACOP (Équipe d'Aquaculture de Centre Océanologique du Pacifique), 1976 - Incorporation de protéines végétales dans un aliment composé pour crevettes *Macrobrachium rosenbergii*. Aquaculture 8: 71-80.
- ANRAKU, M., 1964 - Influence of the cape cod canal on the hydrography and on the copepods in buzzards bay and cape cod bay, Massachusetts. II. Respiration and feeding. Woods Hole Oc. Inst. 9 (2):195-206.
- ARDILL, D., JENSON, R., JUGNARAIN, B. & THOMPSON, R. K., 1973 - The introduction of the freshwater prawn, *Macrobrachium rosenbergii* (De Man), into Mauritius. Rev. Agric. Sucr. Île Maurice 52 (1): 6-11.
- ATKINSON, J. M., 1977 - Larval development of freshwater prawn, *Macrobrachium* *lar* (Decapoda, Palaemonidae), reared in the laboratory. Crustaceana 33 (2): 119-132.
- BECK, J. T. & COWELL, B. C., 1976 - Life history and ecology of the freshwater caridean shrimp, *Palaemonetes paludosus* (Gibbes). The Amer. Midl. Natur. 96 (1): 52-65.
- BERTALANFFY, L. VON, 1957 - Quantitative laws in metabolism and growth. Quarterly Rev. Biol. 32: 217-231.

- BERTALANFFY, L. VON, 1964 - Basic concepts in quantitative biology of metabolism. Helgoländer Wiss. Meeresunters 9: 5-37.
- BUTLER, E. I., CORNER, E. S. & MARSHALL, S. M., 1969 - On the nutrition and metabolism of zooplankton. VI. Feeding efficiency of *Calanus* in terms of nitrogen and phosphorus. J. Mar. Biol. Ass. U. K. 49: 977-1001.
- CHAMPALBERT, G. & GAUDY, R., 1972 - Étude de la respiration chez des copépodes de niveaux bathymétriques variés dans la région sud marroccaine et canarienne. Marine Biology 12 (2): 159-169.
- CHINNAYYA, B., 1974 - Oxygen consumption of *Caridina weberi* (Decapoda: Atyidae) in relation to temperature, starvation and size. Broteria, Ser. trimestral: Ciências Naturais 43: 151-164.
- CHOUDHURY, P. C., 1971 - Responses of larval *Macrobrachium carcinus* (L.) to variations in salinity and diet (Decapoda, Palaemonidae). Crustaceana 20 (2): 113-120.
- COLLARDEAU, C., 1961 - Influence de la température sur la consommation d'oxygène de quelques larves trichoptères. Hydrobiologia 18 (3): 252-264.
- COLLARDEAU-ROUX, C., 1964 - Influence de la température sur la consommation d'oxygène de *Micropterna testacea* (Gmel.) (Trichoptera, Limnophilidae). Hydrobiologia 27: 385-394.
- CONOVER, R. J., 1966a - Assimilation of organic matter by zooplankton. Limnol. Oceanogr. 11: 338-345.
- , 1966b - Factors affecting the assimilation of organic matter by zooplankton and the question of superfluous feeding. Limnol. Oceanogr. 11: 346-354.

- CORREIA SILVA, S. & REGNAULT, M., 1980 - Variations de la consommation d'oxygène chez la crevette *Palaemon serratus* Pennant au cours du cycle d'intermue. Cahiers Biol. Mar. XXI: 279-286.
- DAGG, M. J., 1976 - Complete carbon and nitrogen budgets for the carnivorous amphipod, *Calliopius laeviusculus* (Kroyer). Int. Rev. ges. Hydrobiol. 61 (3): 297-357.
- DAJOZ, R., 1974 - Dynamique des populations. Collection d'écologie 6. Masson et Cie., Paris.
- DESCOUTURELLE, G., 1971a - Différenciation des caractères sexuels femelles chez la crevette d'eau douce *Atyaephyra desmaresti* (Millet) (Crustacea, Decapoda, Natantia). Compt. Rend. Séan. Soc. Biol. 169 (6), pp. 1412.
- , 1971b - Roles des appendices sexuels mâles dans la copulation et d'un receptacle seminal femelle dans la ponte chez *Atyaephyra desmaresti* Millet (Crustacea, Decapoda, Natantia). Bull. Ac. Soc. Lorr. Sci. 10 (1): 9-14.
- , 1971c - Zoologie - Mise en évidence d'une décroissance généralisée chez la crevette d'eau douce *Atyaephyra desmaresti* Millet (Crustacea, Decapoda, Natantia) maintenue en élevage. C. R. Ac. Sci. Paris, T. 272, Sér. D, pp. 1391-1393.
- , 1972 - Durée des stades d'intermue chez la crevette d'eau douce *Atyaephyra desmaresti* Millet (Crustacea, Decapoda, Natantia). Cas des femelles en repos sexuel et des mâles. Comp. Rend. Séan. Soc. Biol. 166 (1), pp. 179.
- , 1976 - Influence de la température et de la sexualité sur la durée des stades d'intermue chez la crevette d'eau douce *Atyaephyra desmaresti* Millet. Vie et Milieu 26 (2), Sér. C: 149-162.

- DESCOUTURELLE, G., 1979 - Existence de seuils dans la regulation thermique du cycle d'intermue chez la crevette d'eau douce *Atyaephyra desmaresti desmaresti* (Millet, 1931) (Decapoda, Caridea). Crustaceana, Suppl. 5: 167-175.
- , 1980 - Contribution à l'étude du controle de l'évolution sexuelle, de la croissance, de la mue et de leurs interactions chez la crevette d'eau douce *Atyaephyra desmaresti desmaresti* (Millet, 1931). Thèse présentée à l'Université de Nancy I.
- DESCOUTURELLE, G. & FRENTZ, R., 1970 - Différenciation des caractères sexuels des mâles chez la crevette d'eau douce *Atyaephyra desmaresti* Millet (Crustacea, Decapoda, Natantia). Compt. Rend. Séan. Soc. Biol. 164 (12): 2614-2618.
- DOBKIN, S., 1963 - The larval development of *Palaemonetes paludosus* (Gibbes, 1850) (Decapoda, Palaemonidae), reared in the laboratory. Crustaceana 6 (1): 41-61.
- DRACH, P. & TCHERNIGOVITZEFF, C., 1967 - Sur la méthode de détermination des stades d'intermue et son application générale aux crustacés. Vie et Milieu 18 (3A): 595-609.
- DUGAN, C. C., HAGOOD, R. W. & FRANKS, T. A., 1975 - Development of spawning and mass larval rearing techniques for brackish - freshwater shrimps of the genus *Macrobrachium* (Decapoda, Palaemonidae). Florida Marine Research Publications 12: 1-28.
- DULEPOV, V. I. & POIS, V. O., 1976 - Ecology of the amphipod *Anisogammarus kygi* inhabiting laguna lake (Kunashir is., Kurile Isls.). Ekologiya 6: 61-68.
- EDMONDSON, W. T., 1974 - Secondary production. Mitt. Intern. Verein. Limnol. 20: 229-272.

- EDMONDSON, W. T. & WINBERG, G. G., 1971 - A manual on methods for the assessment of secondary productivity in fresh waters (1.st Ed.), I.B.P. Handbook n° 17. Blackwell Scientific Publications, Oxford, Edinburgh.
- ELLIOTT, J. M. & DAVISON, W., 1975 - Energy equivalents of oxygen consumption in animal energetics. Oecologia (Berl.) 19: 195-201.
- FIDALGO, M. L., 1983a - Oxygen consumption in *Atyaephyra desmaresti* Millet (Crustacea, Decapoda, Natantia). Publ. Inst. Zool. "Dr. A. Nobre" 176.
- , 1983b - About the assimilation efficiency of the freshwater shrimp *Atyaephyra desmaresti* Millet. Trabalho apresentado no XXII Congresso Internacional de Limnologia, realizado em Lyon e aceite para publicação na revista Verh. Int. Ver. Limnol.
- FISCHER, Z., 1970 - The elements of energy balance in grass carp (*Ctenopharyngodon idella* Val.), Part I, Pol. Arch. Hydrobiol. 17: 421-434.
- , 1972a- The elements of energy balance in grass carp (*Ctenopharyngodon idella* Val.), Part II. Fish fed with animal food. Pol. Arch. Hydrobiol. 19 (1): 65-82.
- , 1972b- The energy budget of *Lestes sponsa* (Hans.) during its larval development. Pol. Arch. Hydrobiol. 19 (2): 215-222.
- FORSTER, G. R., 1951 - The biology of the common prawn *Leander serratus* Pennant. Journ. Mar. Biol. Ass. U. K. 30: 333-360.
- , 1953 - Peritrophic membranes in the Caridea (Crustacea, Decapoda). Journ. Mar. Biol. Ass. U. K. 32: 315-318.

- FRANKENBERG, D., COLES, S. L. & JOHANNES, R. E., 1967 - The potential trophic significance of *Callinassa major* fecal pellets. Limnol. Oceanogr. 12: 113-120.
- FRANKENBERG, D. & SMITH, L. Jr., 1967 - Coprophagy in Marine Animals. Limnol. Oceanogr. 12 (3): 443-449.
- GALHANO, M. H., 1979 - Seasonal changes in *Atyaephyra desmaresti* Millet (Decapoda, Natantia). Publ. Inst. Zool. "Dr. A. Nobre" 145 e Anais da Fac. Ciên. 61 (1-4): 11-26.
- GALHANO, M. H., BRANCO, R. & MACHADO, M. M., 1976 - About the productivity in reservoirs. First results obtained at Carrapatelo impoundment (River Douro). Publ. Inst. Zool. "Dr. A. Nobre" 131.
- GAUDY, R., 1974 - Feeding four species of pelagic copepods under experimental conditions. Marine Biology 25: 125-141.
- , 1975 - Étude de la respiration chez des copépodes pélagiques méditerranéens (bassin occidental et Mer Ionienne) et de ses variations en fonction de la bathymétrie des espèces et de leur origine géographique. Marine Biology 29: 109-118.
- , 1977 - Étude des modifications du métabolisme respiratoire de populations d'*Acartia clausi* (Crustacea: Copepoda) après passage dans le circuit de refroidissement d'une centrale thermo-électrique. Marine Biology 39: 179-190.
- GAULD, D. T., 1957 - A peritrophic membrane in calanoid copepods. Nature 179: 325-326.
- GAUTHIER, H., 1924 - Recherches sur le développement larvaire d'*Atyaephyra desmaresti* (Millet, 1832) (Décapodes, Natantia, Caridea, Atyidés). Bull. Soc. Hist. Nat. Afr. Nord 15: 337-376.

- GOLLEY, F. B., 1961 - Energy values of ecological materials. Ecology 42: 581-584.
- GOLTERMAN, H. L., 1971 - Methods for chemical analysis of freshwaters (3rd Ed.). I.B.P. Handbook n° 8. Blackwell Scientific Publications. Oxford, Edinburgh.
- GOSHO, M. E., 1975 - The introduction of *Mysis relicta* into freshwater lakes. Report prepared under contract "Ross Lake Fishery Investigations". Seattle Department of Lighting. 66 pp.
- GRIFFITHS, D., 1977 - Caloric variation in Crustacea and other animals. J. Anim. Ecol. 46: 593-605.
- GRODZINSKI, W., KLEKOWSKI, R. Z. & DUNCAN, A., 1975 - Methods for ecological bioenergetics. I.B.P. Handbook n° 24. Blackwell Scientific Publications, Oxford, London, Edinburgh and Melbourne.
- HAGOOD, R. W. & WILLIS, S. A., 1976 - Cost comparisons of rearing larvae of freshwater shrimp, *Macrobrachium acanthurus* and *M. rosenbergi*, to juveniles. Aquaculture 7: 59-74.
- HALCROW, K. & BOYD, C. M., 1967 - The oxygen consumption and swimming activity of the amphipod *Gammarus oceanicus* at different temperatures. Comparative Biochemistry and Physiology, 23: 233-242.
- HART, R. C., 1980 - Oxygen consumption in *Caridina nilotica* (Decapoda: Atyidae) in relation to temperature and size. Freshwater Biology 10: 215-222.
- , 1981 - Population dynamics and production of the tropical freshwater shrimp *Caridina nilotica* (Decapoda: Atyidae) in the littoral of Lake Sibaya. Freshwater Biology 11: 531-547.

- HAYDEN, R. P. & RINGO, R. D., 1963 - Introduction of *Palaemonetes paludosus*, a freshwater shrimp, into the lower Colorado River. Calif. Fish. Game 49: 304-306.
- HEISEY, D. & PORTER, K. G., 1977 - The effect of ambient oxygen concentration on filtering and respiration rates of *Daphnia galeata mendotae* and *Daphnia magna*. Limnol. Oceanogr. 22: 839-845.
- HOLOPAINEN, I. J. & RANTA, E., 1977 - Carbon dioxide output in the respiration of three *Pisidium* species (Bivalvia, Sphaeriidae). Oecologia 30: 1-8.
- HOSHI, T., 1957 - Studies on the physiology and ecology of plankton. XII. Changes in O₂ consumption of the daphnid, *Simocephalus vetulus*, with the decrease of O₂ concentration. Sci. Rep. Tohoku Univ., ser. 4 (Biol.), 23: 27-33.
- HUBBELL, S. P., SIKORA, A. & PARIS, O. H., 1965 - Radiotracer, gravimetric and calorimetric studies of ingestion and assimilation rates of an isopod. Hlth. Phys. 11: 1485-1501.
- HUGUET, D., 1972 - Les stades d'intermue chez *Atyaephyra desmaresti* Millet (Crustacea, Decapoda, Caridea, Atyidae). Bull. Mus. Nat. Hist. Nat., 3.ème Sér., 89: 1149-1153.
- HUNTE, W., 1977 - Laboratory rearing of the atyid shrimps *Atya innocous* Herbst and *Micratya poeyi* Guérin-Meneville (Decapoda, Atyidae). Aquaculture 11: 373-378.
- , 1979a - The complete larval development of the freshwater shrimp *Micratya poeyi* (Guérin-Meneville) reared in the laboratory (Decapoda, Atyidae). Crustaceana, supp. 5: 153-166.

- HUNTE, W., 1979b - The complete larval development of the freshwater shrimp *Atya innocous* (Herbst) reared in the laboratory (Decapoda, Atyidae). Crustaceana, suppl. 5: 231-242.
- , 1980 - The laboratory rearing of larvae of the shrimp *Macrobrachium faustinums* (Decapoda, Palaemonidae). Carib. J. Sci. 16 (1-4): 57-62.
- IVLEV, V. S., 1939 - Transformation of energy by aquatic animals. Int. Rev. ges. Hydrobiol. Hydrogr. 38: 449-458.
- IVLEVA, I. V., 1973 - Quantitative correlation of temperature and respiratory rate in poikilotherm animals. Pol. Arch. Hydrobiol. 20: 283-300.
- JOHANNES, R. E., 1964 - Uptake and release of phosphorus by a benthic marine amphipod. Limnol. Oceanogr. 9: 235-242.
- JOHANNES, R. E. & SATOMI, M., 1966 - Composition and nutritive value of fecal pellets of a marine crustacean. Limnol. Oceanogr. 11: 191-197.
- , 1967 - Measuring organic matter retained by aquatic invertebrates. J. Fish. Res. Bd. Can. 24 (11): 2467-2471.
- JOLY, N., 1843 - Études sur les moeurs, le développement et les métamorphoses d'une petite salicoque d'eau douce (*Caridina desmarestii*). Ann. Sci. Nat. Zool. 19 (2.ème série): 34-86.
- KAMLER, E., 1969 - A comparison of the closed-bottle and flowing-water methods for measurement of respiration in aquatic invertebrates. Pol. Arch. Hydrobiol. 16 (29): 31-49.

- KAMLER, E., 1970 - The main parameters regulating the level of energy expenditure in aquatic animals. Pol. Arch. Hydrobiol. 17 (30): 201-216.
- KATRE, S. & REDDY, S. R., 1977 - Laboratory studies on food intake, growth and conversion efficiency of *Palaemon lamarrei* in relation to body size. Aquaculture 11: 247-261.
- KIBBY, H. V., 1971 - Energetics and population dynamics of *Diaptomus gracilis*. Ecol. Monogr. 41: 311-327.
- KLEKOWSKI, R. Z., 1970 - Bioenergetic budgets and their application for estimation of production efficiency. Pol. Arch. Hydrobiol. 17: 55-80.
- KLEKOWSKI, R. Z., PRUS, T. & ZYROMSKA-RUDZKA, H., 1967 - Elements of energy budget of *Tribolium castaneum* (Hbst) in its developmental cycle. In: Secondary productivity of terrestrial ecosystems. K. Petruzewicz (Ed.).
- KLEKOWSKI, R. Z., SCHIEMER, F. & DUNCAN, A., 1979 - A bioenergetic study of a benthic nematode, *Plectus palustris* De Man 1880, throughout its life cycle. I. The respiratory metabolism at different densities of bacterial food. Oecologia (Berl.) 44: 119-124.
- KORN, S. & MACEDO, D., 1973 - Determination of fat content in fish with a non-toxic, noninflammable solvent. J. Fish. Res. Bd. Can. 30: 1880-1881.
- KROGH, A., 1914 - The quantitative relation between temperature and standard metabolism in animals. Int. Z. phys.-chem. Biol. 1: 491-508.
- LAMOTTE, M., 1972 - Bilans énergétiques et production à l'échelle des individus et à l'échelle des populations. Ann. Soc. Roy. Zool. Belgique 103 (1): 21-36.

- LAMOTTE, M. & MEYER, J.-A., 1978 - Utilisation des taux de renouvellement P/B dans l'analyse du fonctionnement énergétique des écosystèmes. C. R. Acad. Sci. Paris 286 (Sér. D): 1387-1389.
- LAMPERT, W., 1975 - A tracer study on the carbon turnover of *Daphnia pulex*. Verh. Internat. Verein. Limnol. 19: 2913-2921.
- LAMPERT, W., 1977a - Studies on the carbon balance of *Daphnia pulex* as related to environmental conditions. I - Methodological problems of use of ^{14}C for the measurement of carbon assimilation. Arch. Hydrobiol. Suppl. 48 (3-4): 287-309.
- , 1977b - Studies on the carbon balance of *Daphnia pulex* De Geer as related to environmental conditions. II - The dependence of carbon assimilation on animal size, temperature, food concentration and diet species. Arch. Hydrobiol. Suppl 48 (3-4): 310-335.
- , 1977c - Studies on the carbon balance of *Daphnia pulex* De Geer as related to environmental conditions. III - Production and production efficiency. Arch. Hydrobiol. Suppl. 48 (3-4): 336-360.
- , 1977d - Studies on the carbon balance of *Daphnia pulex* De Geer. IV-Determination of the "threshold" concentration as a factor controlling the abundance of zooplankton species. Arch. Hydrobiol. Suppl. 48 (3-4): 361-368.
- , 1978 - Release of dissolved organic carbon by grazing zooplankton. Limnol. Oceanogr. 23: 831-834.
- , 1984 - The measurement of respiration. In: DOWNING, J. A. & RIGLER, F. H. - A Manual on methods for the assessment of secondary productivity in freshwaters. I.B.P. Handbook n° 17 (2nd Ed.). Blackwell Scientific Publications. Oxford, London, Edinburgh, Boston, Melbourne.

- LASSERRE, P. & RENAUD-MORNANT, J., 1971a - Biologie Marine - Consommation d'oxygène chez un crustacé méiobenthinterstitiel de la sous-classe des Mystacocarides. C. R. Acad. Sc. Paris 272: 1011-1014.
- , 1971b - Biologie Marine - Interprétation écophysologique des effets de température et de salinité sur l'intensité respiratoire de *Derocheilocaris remanei biscayensis* Delamare, 1953 (Crustacea, Mystacocarida). C. R. Acad. Sc. Paris 272: 1159-1162.
- LAUTENSCHLAGER, K. P., KAUSHIK, N. K. & ROBINSON, J. B., 1978 - The peritrophic membrane and faecal pellets of *Gammarus lacustris limnaeus* Smith. Freshwater Biology 8: 207-211.
- LEWIS, J. B., & WARD, J., 1965 - Developmental stages of the palaemonid shrimp *Macrobrachium carcinus* (L.). Crustaceana 9 (2): 137-148.
- LIEBMANN, H., 1960 - Handbuch der frischwasser und abwasserbiologie. Band II. R. Oldenbourg, München.
- LINDEMAN, R. L., 1942 - The trophic-dynamic aspect of ecology. Ecology 23: 399-418.
- LING, S. W., 1969a - The general biology and development of *Macrobrachium rosenbergii* (De Man). FAO Fish. Rep. (57), vol. 3: 589-606.
- , 1969b - Methods of rearing and culturing *Macrobrachium rosenbergii* (De Man). FAO Fish. Rep. (57), vol. 3: 607-619.
- LING, S. W. & MERICAN, A. B. O., 1962 - Notes on the life and habits of the adults and larval stages of *Macrobrachium rosenbergii* (De Man). Indo-Pac. Fish. Council. Proc. 9th sess., Sec. 2: 55-61.
- LORENZEN, C. J., 1967 - Determination of chlorophyll and phaeo-pigments: spectrophotometric equations. Limnol. Oceanogr. 12 (2): 343-346.

- LUQUET, P., 1978 - Critères d'appréciation des besoins alimentaires et de leur satisfaction. Océanis 4 (5): 349-352.
- MACFADYEN, A., 1948 - The meaning of productivity in biological systems. J. Anim. Ecol. 17 (1): 75-80.
- MADEIRA, M. A. & RIBEIRO DA CRUZ, A. M., 1981 - Introdução ao estudo da filtração biológica em circuitos fechados de água doce. Relatórios de Actividades do Aquário Vasco da Gama 10: 1-40.
- MANN, K. H., 1964 - The pattern of energy flow in the fish and invertebrate fauna of the River Thames. Verh. Int. Verein. Limnol. 15: 485-495.
- MARGALEF, R., 1953 - Los crustaceos de las aguas continentales ibericas. Biología de las aguas continentales. Inst. Flor. Invest. Exper., Madrid.
- MASSÉ, H., 1968 - Sur la productivité des peuplements marins benthiques. Cahiers de Biologie Marine 9: 363-372.
- MATHIEU, J., 1983 - Le métabolisme respiratoire de *Niphargus* (Amphipode hypogé). Déterminisme de sa variabilité par la comparaison de deux populations de *Niphargus rhenorhodanensis*. Thèse présentée devant l'Université Claude Bernard, Lyon I.
- MCNEILL, S. & LAWTON, J. H., 1970 - Annual production and respiration. Nature 225: 472-474.
- MORGAN, M. D., GOLDMAN, C. R. & RICHARDS, R. C., 1981 - Impact of introduced populations of *Mysis relicta* on zooplankton in oligo trophic subalpine lakes. Verh. Internat. Verein. Limnol. 21: 339-345.
- NEWELL, R. C., 1969 - Effect of fluctuations in temperature on the metabolism of intertidal invertebrates. Am. Zool. 9: 293-307.

- NEWELL, R. C., ROY, A. & ARMITAGE, K. B., 1976 - An analysis of factors affecting the oxygen consumption of the isopod *Ligia oceanica*. Physiological Zoology 49 (1): 109-137.
- NIELSEN, L. A. & REYNOLDS, J. B., 1977 - Population characteristics of a freshwater shrimp, *Palaemonetes kadiakensis* Rathbun. Trans. Missouri Acad. Scien. 10-11: 44-57.
- NILSSON, L. M., 1974 - Energy budget of a laboratory population of *Gammarus pulex* (Amphipoda). Oikos 25: 35-42.
- NIVAL, P., NIVAL, S. & PALAZZOLI, I., 1972 - Données sur la respiration de différents organismes communs dans le plancton de Villefranche-sur-Mer. Marine Biology 17 (1): 63-76.
- NOUVEL, L., 1932 - Les caractères sexuels secondaires de l'abdomen des crustacés Natantia. Bull. Mus. Hist. Nat. 4 (2.ème Sér.): 407-409.
- , 1939 - Observations sur la biologie d'*Atyaephyra desmaresti*. Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse 75: 243-251.
- ODUM, E. P., 1968 - Energy flow ecosystems: a historical review. Am. Zool. 8: 11-18.
- OGASAWARA, Y, KOSHIO, S. & TAKI, Y., 1979 - Responses to salinity in larvae from three local populations of the freshwater shrimp, *Macrobrachium nipponense*. Bull. Jap. Soc. Sci. Fish. 45 (8): 937-943.
- PATTEÉ, E., 1962 - Méthodes de mesure du métabolisme respiratoire chez les animaux aquatiques. Hydrobiologia 19 (1): 40-56.
- , 1965 - Sténothermie et eurythermie . Les invertébrés d'eau douce et la variation journalière de température. Ann. Limnol. 1 (3): 281-434.

- PECHENIK, J. A. & FISCHER, N. S., 1979 - Feeding, assimilation and growth of mud snail larvae, *Nassarius obsoletus* (Say), on three different algal diets. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 38: 57-80.
- PETERS, R. H., 1984 - Methods for the study of feeding, grazing and assimilation by zooplankton. In: DOWNING, J. A. & RIGLER, F. H. - A Manual on methods for the assessment of secondary productivity in freshwaters. I.B.P. Handbook n° 17 (2^{sd} Ed.). Blackwell Scientific Publications. Oxford, London, Edinburgh, Boston, Melbourne.
- PETRUSEWICZ, K. & MACFADYEN, A., 1970 - Productivity of terrestrial animals. Principles and Methods. I.B.P. Handbook n° 13. Blackwell Scientific Publications. Oxford, Edinburgh.
- PHILLIPSON, J., 1964 - A miniature bomb calorimeter for small biological samples. Oikos 15: 130-139.
- , 1970 - The "best estimate" of respiratory metabolism: its applicability to field situations. Pol. Arch. Hydrobiol. 17 (30): 31-41
- PILLAI, R. S., 1960 - Studies on the shrimp *Caridina laevis* (Heller). 1. The digestive system. J. Mar. Biol. Ass. India 2 (1): 57-74.
- PRUS, T., 1971 - The assimilation efficiency of *Asellus aquaticus* L. (Crustacea, Isopoda). Freshwater Biology 1: 287-305.
- , 1972 - Energy requirement, expenditure and transformation efficiency during development of *Asellus aquaticus* L. (Crustacea, Isopoda). Pol. Arch. Hydrobiol. 19 (1): 97-112.
- , 1976 - Experimental and field studies on ecological energetics of *Asellus aquaticus* L. (Isopoda). II. Respiration at various temperatures as an element of energy budget. Ekol. Pol. 24 (4): 607-621.

- PRUS, T., 1977 - Experimental and field studies on ecological energetics of *Asellus aquaticus* L. (Isopoda). IV. Energy budget of a population in the littoral zone of Powsińskie lake. Ekol. Pol. 25 (4): 593-623.
- PURCELL, J. E., 1983 - Digestion rates and assimilation efficiencies of Siphonophores fed zooplankton prey. Marine Biology 73: 257-261.
- RAJYALAKSHMI, T., 1980 - Comparative study of the biology of the freshwater prawn, *Macrobrachium malcolmsoni*, of Godavari and Hooghly River systems. Proc. Indian Natn. Sci. Acad. 45 (1): 72-89.
- RANTA, E. & HAKALA, I., 1978 - Respiration of *Mysis relicta* (Crustacea, Malacostraca). Arch. Hydrobiol. 83 (4): 515-523.
- RAO, Ch. N., SHAKUNTALA, K. & REDDY, S. R., 1981 - Moults and reproduction relationship in the freshwater prawn *Macrobrachium lauchesterei* (De Man). Proc. Indian Natn. Sci. Acad. 90 (1): 39-52.
- RAYMONT, J. E. G., 1959 - The respiration of some planktonic copepods. III. The oxygen requirements of some American species. Limnol. Oceanogr. 4: 479-491.
- RAZOULS, S., 1972 - Influence des conditions expérimentales sur le taux respiratoire des copépodes planctoniques. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 9: 145-153.
- REDEKE, H. C., 1936 - La crevette d'eau douce, *Atyaephyra desmaresti* (MILL.) dans les Pays-Bas. Mém. Mus. Hist. Nat. Belg. 3 (2.ème Sér.): 227-231.
- REEVE, M. R., 1963 - The filter-feeding of *Artemia*. III. Faecal pellet and their associated membranes. J. Exp. Biol. 40: 215-221.

- REEVE, M. R., 1969 - The laboratory culture of the prawn *Palaemon serratus*.
Fish. Invest. London 26 (1) (Ser. 2): 1-38.
- RICHMAN, S., 1964 - Energy transformation studies on *Diaptomus oregonensis*.
Verh. Int. Ver. Limnol. 15: 654-659.
- RICKER, W. E., 1958 - Handbook of computations for biological statistics of fish populations. Bull. Fish. Res. Bd. Can. 119, 300 pp.
- ROSS, R. M., 1982 - Energetics of *Euphausia pacifica*. I. Effects of body carbon and nitrogen and temperature on measured and predicted production. Marine Biology 68: 1-13.
- ROTHBARD, S., 1977 - Observations on adult forms and experiments in growth of larvae of the freshwater shrimp: *Macrobrachium nipponese* (De Haan). Bamidgeh 29 (4): 115-124.
- ROUX, C., 1982 - Les variations du métabolisme respiratoire et de l'activité de quelques invertébrés dulçaquicoles sous l'influence de divers facteurs écologiques. Thèse présentée devant l'Université Claude Bernard Lyon I pour obtenir le grade de docteur d'état ès-Sciences.
- SATOMI, M. & POMEROY, L. R., 1965 - Respiration and phosphorus excretion in some marine populations. Ecology 46: 877-881.
- SCHINDLER, D. W., 1968 - Feeding, assimilation and respiration rates of *Daphnia magna* under various environmental conditions and their relations to production estimates. J. Anim. Ecol. 37: 369-385.
- SHOKITA, S., 1973 - Abbreviated larval development of the freshwater prawn, *Macrobrachium shokitai* Fujino et Baba (Decapoda, Palaemonidae) from Iriomote Island of the Ryukyus. Annot. Zoolog. Japon. 46 (2): 111-126.

- SIEGEL, S., 1956 - Nonparametric statistics for the behavioral sciences. McGraw Hill Series in Psychology. McGraw Hill Book Company. New York, Toronto, London. 312 pp.
- SNEDECOR, G. W., 1945 - Métodos estatísticos aplicados à experimentação agrícola e biológica. Serviço editorial da Repartição de Estudos, Informação e Propaganda. Ministério da Educação. Direcção-Geral dos Serviços Agrícolas. 469 pp.
- SNEDECOR, G. W. & COCHRAN, W. G., 1967 - Statistical Methods. (6th Ed.). The IOWA State University Press. Ames, IOWA, U. S. A. 593 pp.
- SOKAL, R. R. & ROHLF, F. J., 1969 - Biometry. The principles and practice of statistics in biological research. W. H. Freeman and Company. San Francisco.
- SOROKIN, JU. I., 1968 - The use of ^{14}C in the study of nutrition of aquatic animals. Mitt. Int. Ver. Limnol. 16: 1-41.
- SOROKIN, JU. I. & PANOV, D. A., 1966 - The use of ^{14}C for the quantitative study of the nutrition of fish larvae. Int. Rev. ges. Hydrobiol. 51 (5): 743-753.
- STREIT, B., 1975 - Experimentelle untersuchungen zum stoffhanshalt von *Ancylus fluviatilis* (Gastropoda, Basommatophora). I - Ingestion, assimilation, wachstum und eiablage. Arch. Hydrobiol. Suppl 47 (4): 458-514.
- STRICKLAND, J. D. H. & PARSONS, T. R., 1972 - A practical handbook of seawater analysis. Fish. Res. Bd. Can. Bulletin 167 (2.^{sd} Ed.) pp. 311.
- SWINGLE, H. S., 1968 - Biological means of increasing productivity in ponds. Proc. World Symp. Warm-Water Pond Fish. Cult. FAO Fish. Rep. 44: 243-257.

- TARGETT, T. E., 1978 - Respiratory metabolism of temperature acclimated *Fundulus heteroclitus* (L.): Zones of compensation and dependence. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 32: 197-206.
- TEAL, J. M. & CAREY, F. G., 1967 - Respiration of a Euphausiid from the Oxygen Minimum Layer. Limnol. Oceanogr. 12 (3): 548-549.
- TERVER, D., 1982 - Manuel d'Aquariologie. 1/ L'Aquarium eau douce. Eau de mer. Réalisations Éditoriales Pédagogiques, S.A.R.L., Paris.
- TROUBAT, J. J., 1975 - Un Échantillonneur de crevettes d'eau douce en milieu d'herbier. Cah. O.R.S.T.O.M. 9 (4) (Sér. Hydrobiol.): 291-294.
- VORSTMAN, A. G., 1955 - Investigations on the life cycle of *Atyaephyra desmaresti* (Mill.). Verh. Int. Ver. Limnol. 12: 469-477.
- WALNE, P. R., 1976 - Factors affecting the relation between feeding and growth in bivalves. In: Harvesting polluted waters. Devik, O. (Ed.). Plenum Press, New York. 324 pp.
- WELCH, H. E., 1968 - Relationships between assimilation efficiencies and growth efficiencies for aquatic animals. Ecology 49 (4): 755-759.
- WELSH, B. L., 1975 - The role of the grass shrimp, *Palaemonetes pugio*, in a tidal marsh ecosystem. Ecology 56: 513-530.
- WICKINS, J. F., 1972a - Developments in the laboratory culture of the common prawn, *Palaemon serratus* Pennant. Fish. Invest., London 27 (4) (Ser. II): 1-23.
- , 1972b - Experiments on the culture of the spot prawn *Pandalus platyceros* Brandt and the giant freshwater prawn *Macrobrachium rosenbergii* (De Man). Fish. Invest., London 27 (5) (Ser. II): 1-23.

- WICKINS, J. F., 1972c - The food value of brine shrimp, *Artemia salina* L., to larvae of the prawn, *Palaemon serratus* Pennant. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 10: 151-170.
- WIDDOWS, J. & BAYNE, B. L., 1971 - Temperature acclimation of *Mytilus edulis* with reference to its energy budget. J. Mar. Biol. Ass. U. K. 51: 827-843.
- WIESER, W., 1966 - Copper and the role of isopods in degradation of organic matter. Science 153: 67-69.
- WINBERG, G. G., 1971 - Methods for the estimation production of aquatic animals. G. G. Winberg (Ed.). Academic Press, London, New York. 175 pp.
- ZEISS, Jr., F. R., 1963 - Effects of population densities on zooplankton respiration rates. Limnol. Oceanogr. 8 (1): 110-115
- ZEUTHEN, E., 1953 - Oxygen uptake as related to body size in organisms. The Quarterly Review Biology 28 (1): 1-12.
- , 1970 - Rate of living as related to body size in organisms. Pol. Arch. Hydrobiol. 17: 21-30.