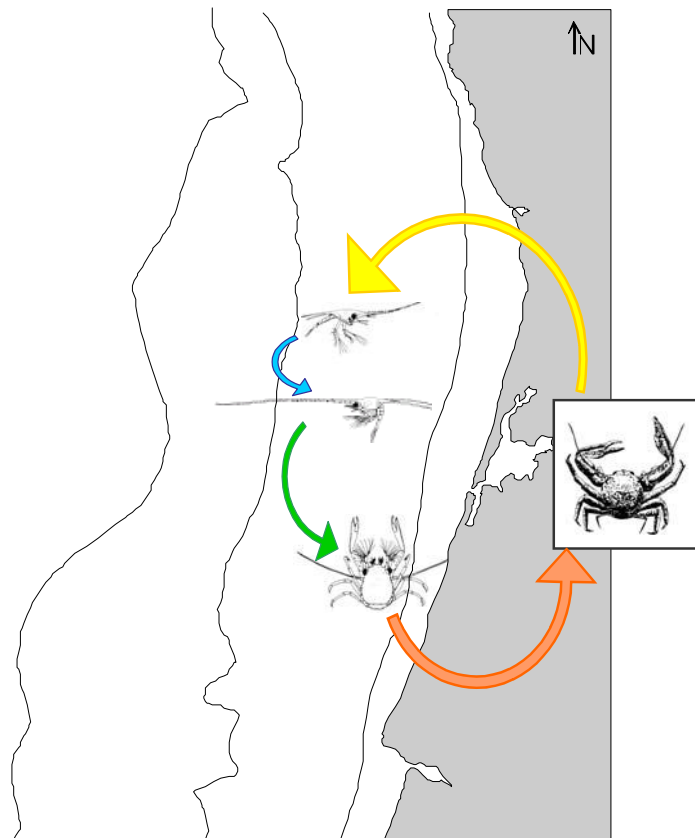


UNIVERSIDADE DO ALGARVE
FACULDADE DE CIÊNCIAS DO MAR E DO AMBIENTE

DINÂMICA LARVAR DE *PISIDIA LONGICORNIS* (LINNAEUS, 1767)
NA COSTA OCIDENTAL DE PORTUGAL CONTINENTAL
ADJACENTE À RIA DE AVEIRO

(dissertação para a obtenção do grau de Mestre em
Estudos Marinhos e Costeiros)

CÁTIA ALEXANDRA VIEIRA BARTILOTTI



FARO

2005

UNIVERSIDADE DO ALGARVE
FACULDADE DE CIÊNCIAS DO MAR E DO AMBIENTE

DINÂMICA LARVAR DE *PISIDIA LONGICORNIS* (LINNAEUS, 1767)
NA COSTA OCIDENTAL DE PORTUGAL CONTINENTAL
ADJACENTE À RIA DE AVEIRO

(dissertação para a obtenção do grau de Mestre em
Estudos Marinhos e Costeiros)

CÁTIA ALEXANDRA VIEIRA BARTILOTTI

FARO

2005

NOME: Cátia Alexandra Vieira Bartilotti

DEPARTAMENTO: Faculdade de Ciências do Mar e do Ambiente EMAC V – Estudos Marinhos e Costeiros

ORIENTADORES: Professora Doutora Margarida Castro e Doutora Antonina dos Santos

DATA: 15 de Abril de 2005

TÍTULO DA DISSERTAÇÃO: Dinâmica larvar de *Pisidia longicornis* (Linnaeus, 1767) na costa ocidental de Portugal Continental adjacente à Ria de Aveiro

JÚRI: Professor Doutor Karim Erzini; Professor Doutor Henrique Queiroga; Professora Doutora Margarida Castro; Doutora Antonina dos Santos

AGRADECIMENTOS

De uma maneira muito sincera reconheço que tudo aquilo quanto possa escrever para agradecer a quem contribuiu de alguma forma para a concretização deste trabalho é sempre pouco. Mesmo assim não posso deixar de demonstrar a minha gratidão para com todos os que partilharam comigo este tempo. Assim, agradeço:

Ao IPIMAR, instituição que me acolheu e que permitiu que dispusesse de meios técnicos e científicos para a realização do trabalho apresentado.

À Doutora Antonina dos Santos, por me ter recebido no IPIMAR, por ser a pessoa que se empenha todos os dias na minha formação científica, por ter corrigido esta tese até ao infinito, sempre com o mesmo entusiasmo e com o lema de “podemos sempre fazer melhor”. O meu reconhecimento passa pela sua amizade, pela confiança depositada no meu trabalho, e pela atenção sempre dispensada a tudo quanto faço. No que se refere ao ProRecruit em particular, não posso deixar de agradecer todas as larvas contadas e identificadas para que eu tivesse tempo para poder dedicar-me ao mestrado. Obrigada pela paixão transmitida a cada objectivo delineado.

Ao Doutor Miguel Santos, por acreditar no meu trabalho ao ponto de me aceitar como sua bolsreira. Obrigada pela preocupação constante pelo meu trabalho, pelas correcções, comentários e sugestões feitas à tese, pelas críticas capazes de me fazer aprender um bocadinho mais sobre a oceanografia da nossa costa.

À Professora Doutora Margarida Castro, que aceitou a orientação da minha tese na Universidade do Algarve, e demonstrou sempre prontidão na resposta às minhas questões.

Ao projecto: “ProRecruit- Shelf processes controlling recruitment to littoral populations in an eastern oceanic boundary: using barnacles and crabs as models” (POCTI/1999/BSE/36663) por ter permitido a minha colaboração, e por me ter confiado os dados a partir dos quais foi possível escrever a presente dissertação. Ao projecto: “SIGAP-Sistemas de Informação Geográfica Aplicada às Pescas” (22-05-01-FDR-00013) que permitiu o meu financiamento durante o período de realização da dissertação.

À Patrícia Lourenço por ter passado muitas horas na lupa a identificar todas as larvas de crustáceos decápodes que se “passearam” na superfície do Oceano.

À Fátima Quintela por ser a boa disposição do laboratório de zooplâncton, e pela amizade.

Aos Ipimarianos que se dispuseram a ajudar nalguma fase deste trabalho, nomeadamente: Alexandra, Alexandre, Juan, Manel, Sofia e Susana. Ao Clube da Marmita pelos almoços partilhados, pela boa disposição, e pelas pausas oportunas e pontuais das 12h30.

Aos EMAC’s porque foram capazes de tornar o nosso mestrado tão único. Aos que ficaram como muito especiais: Carla, Eugénio, Sara e Vanessa.

A todos os amigos que não vêm citados, mas que de algum modo também foram importantes.

Aos que me acompanharam de uma maneira muito presente neste ano, que nem sempre correu bem: Dani, Joana, Miguel, Nuno e Rui. Obrigada por aturarem o meu mau humor, por se terem rido dos meus lapsos de cansaço, por estarem comigo sempre.

À família que cada vez mais é a minha estabilidade. Aos tios, primos e bebé, por me continuarem a mimar. À mãe, avó, nino e Luís, que foram os mais prejudicados e que acreditaram sempre. Obrigada pela vossa paciência, pelo vosso apoio, pelo vosso amor. Obrigada por me ajudarem a ultrapassar os momentos menos bons. Ao avô que teria sentido este fim de uma maneira muito especial, com muito orgulho tanto quanto o que eu sinto por ele.

Dinâmica larvar de *Pisidia longicornis* (Linnaeus, 1767) na costa ocidental de Portugal Continental adjacente à Ria de Aveiro

RESUMO

Este trabalho pretende descrever os padrões de distribuição horizontal, vertical e temporal dos estádios larvares de *Pisidia longicornis* e a sua relação com as condições hidrológicas na plataforma continental Portuguesa. Os dados aqui apresentados foram obtidos a partir de uma campanha oceanográfica realizada ao largo da Ria de Aveiro, entre os dias 9-22 de Maio de 2002. Na análise temporal foram também utilizados dados históricos referentes ao período de Outubro de 1986 a Janeiro de 1989. Os resultados permitem concluir que o estágio recém eclodido é transportado da linha de costa até à plataforma continental, conseguindo manter-se durante o seu desenvolvimento entre os 20-25 km da costa, através de migrações verticais favorecidas pela zona de retenção aí existente. As migrações verticais fazem-se pela subida na coluna de água no período nocturno, com ritmos diferentes consoante o estágio de desenvolvimento. O zoé I, sem um ritmo claro de migração vertical, ascende desde os 25 m de profundidade até à camada superficial. O zoé II inicia a sua migração logo após o pôr-do-sol, desde perto do fundo até aos 10-15 m. O megalopa migra verticalmente na coluna de água entre as 0 e as 4h, desde o fundo até à camada de neuston. Espacialmente, comparando com os estádios de zoé, o megalopa encontra-se em maior abundância nas estações mais próximas da costa, evidenciando um transporte efectivo para os locais de assentamento. A evolução mensal de abundâncias larvares ao longo do ano na área em estudo sugere dois picos de emissão larvar (Março-Abril, Julho-Setembro), reflectindo dois picos de abundância do megalopa (Primavera e final do Verão).

Palavras-chave: *Pisidia longicornis*; zoé; megalopa; distribuição vertical; distribuição horizontal; distribuição temporal.

Larval dynamics of *Pisidia longicornis* (Linnaeus, 1767) in the west coast of Portugal adjacent to Ria de Aveiro

ABSTRACT

This work aims to describe the horizontal, vertical and temporal distribution patterns of larval stages of *Pisidia longicornis* and their relation with hydrological conditions of Portuguese continental shelf. Data presented were obtained with an oceanographic survey conducted off Ria de Aveiro, between 9-22 May of 2002. Historical data from October of 1986 to January of 1989 were also used for temporal analysis. The results permit to conclude that early life stages are transported from shore to the shelf, remaining there in a distance of 20 to 25 km during its larval development, through vertical migrations favoured by the existing retention zone. These migrations are made by the ascension in water column during the night, with different rhythms depending on developmental stage. First zoea without a clear vertical migration rhythm shows however, a synchrony rising from 25 m depth to surficial water layer. Zoea II begins its migration right after sunset, from near bottom to 10-15 m layer. Megalopal stage migrates vertically in water column between 0 and 4h, from the bottom to the neuston layer. Spatially, comparing with the zoeal stages, megalopae are found in higher abundances in the stations closer to the coast, showing that an effective transport to the settlement areas occurs. The seasonal cycle of annual larval abundances in the study area suggests two larval release peaks (March-April, July-September), reflecting two abundance peaks of megalopal stage (Spring and late Summer).

Keywords: *Pisidia longicornis*; zoea; megalopa; vertical distribution; horizontal distribution; temporal distribution.

ÍNDICE

1. Introdução e objectivos.....	1
2. Estado actual dos conhecimentos.....	6
2.1. Ritmos de emissão larvar.....	7
2.2. Dispersão de larvas de crustáceos decápodes.....	9
2.3. Migrações verticais em larvas de crustáceos decápodes.....	10
2.4. Mecanismos de recrutamento em crustáceos decápodes.....	14
2.5. Dinâmica populacional de crustáceos decápodes.....	17
3. Biologia de <i>Pisidia longicornis</i> (Linnaeus, 1767).....	18
4. Caracterização do meio: zona costeira adjacente à Ria de Aveiro.....	23
4.1. Características da Ria de Aveiro.....	24
4.2. Oceanografia da costa Oeste de Portugal.....	25
5. Material e métodos.....	27
5.1. Campanha Oceanográfica.....	28
5.2. Distribuição temporal.....	31
5.3. Distribuição horizontal.....	33
5.4. Procedimento laboratorial.....	34
5.5. Análise dos dados.....	35
6. Resultados.....	36
6.1. Situação oceanográfica.....	37
6.2. Distribuição horizontal das larvas de <i>P. longicornis</i>	42
6.3. Distribuição vertical das larvas de <i>P. longicornis</i>	45
6.4. Distribuição temporal das larvas de <i>P. longicornis</i>	53

7. Discussão.....	59
8. Conclusões.....	67
9. Referências.....	71

1. Introdução e objectivos

As áreas costeiras de zonas tropicais e temperadas são habitadas por cerca de 110000 espécies de invertebrados bentônicos, dos quais aproximadamente 80% possuem uma fase larvar pelágica no seu ciclo de vida, período vital com um papel fundamental nos processos de intercâmbio genético, de recrutamento e consequente renovação de populações e mananciais (Thorson 1964, McConaugha 1992). Destes, os crustáceos decápodes são bastante importantes pois constituem um dos grupos biológicos com pesca dirigida e são muitas vezes elos na cadeia alimentar de inúmeros recursos pesqueiros da nossa costa (dos Santos 1999). A fase de recrutamento é particularmente crítica para estes organismos, uma vez que implica a articulação de duas fases do ciclo de vida separadas espacialmente: a fase larvar planctônica e a fase adulta bentônica, ou seja, do ponto de vista dos recursos, o manancial explorável depende da sobrevivência dos estádios larvares (*e.g.* Roughgarden et al. 1988). A fase larvar constitui assim um período vital no ciclo de vida das várias espécies de decápodes e tem um papel fundamental nos processos de intercâmbio genético, de recrutamento e consequente renovação de populações (Paula 1993).

O desenvolvimento larvar dos decápodes pode ser constituído por três fases separadas por uma metamorfose: nauplius, zoé e megalopa (formas larvares com natação cefálica, torácica e abdominal, respectivamente), segundo a definição estabelecida por Williamson (1969). A fase de nauplius está ausente na maioria dos decápodes, sendo a subordem Dendrobranchiata o único grupo que a inclui no seu ciclo de vida (dos Santos 1999). A fase zoé é a mais representada nas capturas de plâncton e consequentemente, a mais referida em trabalhos de ecologia (*e.g.* Paula 1993). O número de estádios nesta fase, em geral associados a mudas, é muito variável (*e.g.* dos Santos 1999), podendo ser de 2 estádios (*e.g.* nos caranguejos da família Majidae), até cerca de 15 ou mais (*e.g.* nas

lagostas, infraordem Palinura). A fase megalopa corresponde a um estágio larvar único, que faz a transição entre os zoés e a fase adulta.

A percepção de que uma espécie com poucos estádios larvares constituiria um modelo biológico mais simples de estudar, foi a razão da escolha de *Pisidia longicornis* como objecto de estudo neste trabalho, pois o seu desenvolvimento larvar completo inclui dois estádios zoé e um megalopa. Esta espécie é muito abundante em águas pouco profundas de toda a costa portuguesa, e encontra-se associada à zona terminal dos estuários (Paula 1993).

Muito tem sido discutido acerca da variação espaço-temporal no recrutamento de espécies de invertebrados com uma fase larvar planctónica no seu ciclo de vida. No entanto, a grande maioria dos estudos foca o que acontece em estuários e/ou zonas costeiras interiores adjacentes a estuários, descrevendo o recrutamento dos organismos para esses sistemas costeiros (Pineda 1991, Paula 1993, Anger et al. 1994, Wooldridge e Loubser 1996, Queiroga et al. 1997, Paula 1998, Pereira et al. 2000, DiBacco et al. 2001). Poucos trabalhos se centram no que acontece na zona costeira exterior a estes sistemas (Blanton et al. 1995, Wing et al. 1995a, 1995b; Queiroga 1998, Shanks 1998, Blanton et al. 1999, Wing et al. 2003), sendo ainda necessário aprofundar a investigação em dinâmica larvar, nomeadamente no que respeita à distribuição tridimensional durante o ciclo diário e ao condicionamento dos movimentos larvares na coluna de água, provocados pelos factores físicos.

Hines (1986) discutiu os constrangimentos da fase larvar e as suas relações com o estudo dos ciclos de vida de invertebrados marinhos, e concluiu que a investigação em biologia

larvar encontrava-se num período de transição sem qualquer nova perspectiva. Assim, no mesmo trabalho o autor sugere a emergência de novas linhas de investigação direccionadas para o tipo de desenvolvimento larvar, para os problemas relacionados com a demografia, e apresenta também perspectivas no sentido da compreensão das suas estratégias evolutivas. Posteriormente, a investigação em biologia larvar desenvolveu-se no sentido da compreensão dos processos ecológicos que constituem e condicionam a dinâmica desta fase do ciclo de vida de crustáceos decápodes, nomeadamente dos seus padrões de distribuição espaço-temporal (Paula 1989, Wing et al. 1995b, Chen et al. 1997, Queiroga et al. 1997, Christy e Morgan 1998, Eggleston et al. 1998a, Wing et al. 2003). Esta tese pretende alargar a área de investigação à compreensão dos processos determinantes da dinâmica larvar de crustáceos decápodes no meio marinho. Na verdade, este é o primeiro trabalho que compreende os padrões de distribuição espaço-temporal das larvas de crustáceos decápodes relativamente às características hidrográficas da coluna de água na costa portuguesa. Abelló e Guerao (1999) efectuaram o mesmo tipo de trabalho no Mediterrâneo ocidental (junto à costa de Barcelona), no entanto trabalharam apenas com megalopas de *P. longicornis*, sendo que na presente dissertação se discrimina a escala vertical de toda a coluna de água para todos os estádios de desenvolvimento.

Este trabalho pretende descrever os padrões de distribuição vertical larvar de *Pisidia longicornis* e a sua relação com as condições hidrológicas na plataforma continental Portuguesa, adjacente à Ria de Aveiro. Pretende-se também caracterizar a camada preferencial de ocorrência larvar para esta espécie, relacionando-a com a distribuição vertical ao longo do ciclo diário. Finalmente pretendem-se determinar os fluxos larvares, descrevendo a excursão larvar para a zona costeira adjacente, e o seu recrutamento para a população parental, a partir da distribuição espacial dos diferentes estádios larvares. Sendo

assim, definiram-se os seguintes objectivos específicos:

1- Descrever os ritmos de ascensão/ afundamento dos três estádios de desenvolvimento larvar de *P. longicornis*. Com este objectivo pretende-se:

- verificar se a dinâmica larvar na coluna de água, ou seja, a variação vertical larvar de *P. longicornis* (migrações verticais com descida/subida das larvas na coluna de água), está relacionada com a variação dia/noite;

- verificar se existe uma distribuição diferencial dos vários estádios de desenvolvimento larvar de *P. longicornis* na coluna de água, prevendo-se que o primeiro estágio de zoé se encontre mais próximo da superfície, enquanto que o segundo estágio larvar e o megalopa poderão estar em camadas mais profundas;

- averiguar se existe uma camada da coluna de água ocupada preferencialmente pelas larvas de *P. longicornis*, ou seja, verificar a possibilidade de estabelecer a camada média em que as larvas podem ser encontradas (possibilidade de definir um centro de distribuição diurna e nocturna para os diferentes estádios de desenvolvimento larvar de *P. longicornis*);

2- Determinação da distribuição espacial dos estádios larvares de *P. longicornis* na área compreendida entre Espinho e a Figueira da Foz, estabelecendo os fluxos larvares desta espécie na plataforma continental.

3- Descrever evolução mensal de abundâncias larvares de *P. longicornis* na área em estudo. Com este objectivo pretende-se:

EMAC V

- descrever a distribuição temporal de *P. longicornis* relacionando o estágio de desenvolvimento, com a posição ocupada na plataforma continental, ao longo do tempo.

2. Estado actual dos conhecimentos

2.1. Ritmos de emissão larvar

É em geral aceite por vários autores, que os crustáceos decápodes possuem um mecanismo de regulação endógeno, capaz de produzir diferentes padrões de emissão larvar (*e.g.* Forward et al. 1982, Morgan e Christy 1995).

A amplitude da distribuição larvar está inicialmente condicionada pelo momento de emissão e o local do centro de emissão larvar (Paula 1998). Sabendo que existe, na maioria dos casos, uma ritmicidade de emissão larvar semilunar, centrada nas marés vazantes pós-crepusculares (Christy 1978, Saigusa e Hidaka 1978, Wheeler 1978, De Coursey 1979, Bergin 1981, Salmon et al. 1986, Forward 1987, Paula 1989, Saigusa 2000), a magnitude e características locais dos padrões de maré, bem como o espaço temporal da produção larvar, vão ser determinantes na amplitude dos fluxos larvares entre os estuários e a zona costeira adjacente (Christy e Stancyk 1982). Esta ritmicidade influencia directamente a mortalidade larvar e numa última instância também, o recrutamento das larvas para as populações parentais (Queiroga et al. 1994), afectando assim a manutenção das populações adultas.

Grande parte dos trabalhos publicados sobre este tema refere que a combinação da emissão larvar pós-crepuscular durante as marés-cheias de máxima amplitude, tem um valor adaptativo significativo para a maioria das espécies litorais e sublitorais, com ritmos de emissão larvar ligados ao ciclo de maré (*e.g.* Christy 1982, Christy e Stancyk 1982). No entanto, Christy (1986) realizou um estudo com caranguejos numa zona costeira exposta (oceano Pacífico), e concluiu que o valor adaptativo da emissão larvar centrada nas marés de máxima amplitude é restrito a espécies de zonas estuarinas. Salmon et al. (1986) sugerem mesmo que as espécies sublitorais estuarinas podem ser menos dependentes da

amplitude de marés que as espécies litorais. Paula (1989) demonstra que a fase do dia, especialmente o período crepuscular, se sobrepõe ao ciclo semi-lunar de amplitude de maré. Na verdade espécies que vivem no intertidal inferior e nas áreas subtidais protegidas apresentam eclosão larvar nas marés de baixa amplitude, uma vez que as populações parentais são inundadas em todas as marés-cheias (Pereira et al. 2000).

Apesar da importância dos factores já citados existem outros que também condicionam os ritmos de emissão larvar. Paula et al. (2004) verificaram que a emissão larvar de *Macrophthalmus* spp. não é exclusiva do período nocturno, confirmando os resultados obtidos anteriormente em laboratório para *M. grandidieri* (Gove e Paula 2000). Neste caso, provavelmente a emissão larvar é independente da fase do dia porque as larvas deste tipo são muito pequenas e difíceis de detectar pelos predadores. Segundo Christy (1986) e Morgan e Christy (1997) a emissão larvar de várias espécies de caranguejos está relacionada com o tamanho e os padrões de coloração das larvas. Paula et al. (2004) verificaram ainda que *Uca* spp., que também apresenta larvas muito pequenas, não eclode durante a noite (MacDiarmid 1985, Gove e Paula 2000) e que, algumas espécies têm a sua pigmentação coincidente com o espectro de radiação da coluna de água costeira tornando as larvas difíceis de detectar pelos seus predadores (Gove e Mambonhe 2000). Morgan e Christy (1997) afirmam que os peixes planctívoros são importantes agentes selectivos para a sincronia na reprodução de várias espécies de caranguejos, apresentando no seu trabalho, como hipótese, o evitar do predador.

2. 2. Dispersão de larvas de crustáceos decápodes

São três os tipos de dispersão efectuados por larvas de espécies que se relacionam com o ambiente estuarino durante parte ou a totalidade da sua vida (Cronin e Forward 1982, Queiroga et al. 1997): (1) eclosão e retenção das larvas no estuário; (2) eclosão dentro do estuário e transporte dos primeiros estádios de desenvolvimento para a zona costeira adjacente, seguida da re-invasão do estuário por estádios larvares avançados e/ou juvenis; e (3) eclosão na zona costeira adjacente e migração das larvas ou juvenis para o estuário, utilizado como área de viveiro (*nursery*). Uma das espécies que ocupa a zona superior dos estuários mais estudada é o *Rhithropanopeus harrisi*, cujas larvas descrevem um padrão de distribuição larvar com a retenção activa das larvas, através de um posicionamento vertical pós emissão larvar mais próximo do fundo (Cronin 1982, Lambert e Epifanio 1982).

No caso da eclosão dentro do estuário seguido de transporte para a zona costeira adjacente, as larvas recém eclodidas, posicionam-se à superfície na coluna de água, de modo a maximizar o transporte para o exterior (*e.g.* Queiroga 1996). Assim, o momento da emissão larvar é centrado na maioria dos casos nas marés de grande amplitude, vazantes nocturnas (*e.g.* Hovel & Morgan 1997), e os mecanismos comportamentais que posicionam as larvas na coluna de água (*e.g.* Zeng e Naylor 1996), promovem especificamente o seu rápido transporte em direcção ao mar e não a sua retenção (Christy 1982, Christy e Stancyk 1982, Provenzano et al. 1983, Brookins e Epifanio 1985, Salmon et al. 1986, Epifanio et al. 1988, Queiroga et al. 1994).

Pereira et al. (2000) verificam que a exportação do primeiro estádio larvar de vários crustáceos decápodes para o mar é uma situação comum que segue um padrão semilunar

EMAC V

em estuários com regimes de maré semi-diurnos onde as vazantes noturnas ocorrem durante as marés de menor amplitude. Na verdade esta afirmação não contraria a teoria de Hovel e Morgan (1997), uma vez que os autores afirmam a existência de um atraso da eclosão até poucos dias após os quartos de lua, onde as larvas eclodem já no período noturno, durante as marés de maior amplitude. Desta forma continua a verificar-se uma consistência no que respeita a ambas as teorias, ou seja, a pressão selectiva de evitar o predador (maximização da sobrevivência larvar no período noturno) em paralelo com a rápida migração para o exterior do estuário das larvas (marés vazantes de maior amplitude).

2. 3. Migrações verticais em larvas de crustáceos decápodes

As larvas de crustáceos decápodes distribuem-se ao longo da coluna de água, efectuando migrações verticais que apresentam várias vantagens, entre as quais: diminuição do risco de predação, melhores condições de alimentação, diminuição do stress fisiológico e também como medida de controlo do transporte larvar (Hobbs e Botsford 1992). De um modo resumido as migrações verticais têm como principal objectivo manter as larvas em zonas da coluna de água onde a sobrevivência, a dispersão e a colonização de novos habitats são maximizadas. Só na fase de desenvolvimento de megalopa surge o problema do regresso aos locais de assentamento onde as populações parentais vivem (Cronin e Forward 1979). Também nesta fase do ciclo de vida as migrações verticais são a estratégia adoptada para manter a posição favorável ao transporte adequado e necessário (Dittel e Epifanio 1982, Cronin e Forward 1986, Incze et al. 1987, Little e Epifanio 1991, Forward et al. 1997, Christy e Morgan 1998).

Na costa Oeste de Portugal, mais precisamente na área de estudo deste trabalho, zona costeira adjacente à Ria de Aveiro, Queiroga (1996) demonstrou que as larvas de *Carcinus maenas*, apresentavam um padrão de distribuição espacial específico, em que o primeiro estágio de zoé e o megalopa eram encontrados mais próximos da Ria, e os estádios intermédios estavam presentes em zonas mais exteriores. Por outro lado, no mesmo trabalho o autor demonstrou que as larvas desta espécie aumentavam gradualmente a amplitude de variação vertical na coluna de água. Esta conclusão é concordante com resultados laboratoriais em que se verificou uma amplitude das migrações verticais em últimos zoés e megalopas de *Brachyura* superior à do primeiro estágio de desenvolvimento larvar (Sulkin 1984). Uma vez nos estuários, os megalopas adquirem migrações verticais

relacionadas com o ritmo de maré, aumentando assim o transporte para montante (*e.g.* Little e Epifanio 1991, De Vries et al. 1994, Christy e Morgan 1998, Queiroga 1998).

No entanto, as respostas comportamentais dos estádios larvares traduzidas na sua distribuição vertical reflectem também a percepção de alterações ambientais (Paula 1993). Assim, a luz (*e.g.* Sulkin 1975), salinidade (*e.g.* Latz e Forward 1977) e temperatura (*e.g.* Dawirs 1985) são factores fundamentais no posicionamento vertical das larvas de crustáceos decápodes e nas suas migrações verticais.

Estudos laboratoriais realizados com larvas de crustáceos decápodes demonstraram que as suas reacções ao ciclo luminoso resultam da interacção entre vários factores, tais como, a alteração na intensidade da luz, o estágio de desenvolvimento, o nível de alimentação, a pressão hidrostática, e a ritmicidade circadiana (*e.g.* Forward 1974). Trabalhos realizados com os estádios larvares de *Rhithropanopeus harrisi* (Cronin e Forward 1980, Forward e Cronin 1980) concluíram que a reacção à luz é um factor determinante das migrações verticais. Apresentam-se também como hipóteses da determinação das migrações verticais, a fuga aos predadores (*e.g.* Hobbs e Botsford 1992, Forward e Rittschof 2000) e a distribuição de alimento (*e.g.* Lindley et al. 1994).

Pile et al. (1996) verificaram que a mudança ontogénica no uso do habitat é proporcionada pela relação entre estádios. Parece então que a ontogenia destes organismos é capaz por si só de reflectir diferentes padrões nas migrações verticais. De uma maneira geral verifica-se que o primeiro estágio de zoé se posiciona junto à superfície após a eclosão (*e.g.* Latz e Forward 1977, Schembri 1982). Os estádios larvares intermédios apresentam respostas variáveis, dependentes das espécies consideradas. Na passagem à fase de megalopa

ocorrem alterações profundas das respostas comportamentais, interpretadas como adaptações essenciais à procura de habitats e substratos para o assentamento (Queiroga 1995).

As respostas larvares à salinidade ou temperatura em ensaios laboratoriais (*e.g.* Forward 1989) traduzidas para o habitat natural demonstram que pequenas variações destes parâmetros associados às diferentes massas de água podem alterar o comportamento larvar, reduzindo a capacidade de regulação da sua distribuição em profundidade. A variação da salinidade da água é indubitavelmente uma das maiores causas de mortalidade larvar no plâncton estuarino e costeiro (Morgan 1995) e como consequência é uma das forças ambientais capaz de criar maior pressão selectiva nas larvas de crustáceos (Anger 2003). As respostas metabólicas dos estádios larvares de crustáceos à temperatura são específicas de cada espécie, reflectindo a tolerância metabólica viável das mesmas (Agard 1999). Deste modo, o caudal elevado na entrada dos estuários, a turbulência provocada por eventos de vento forte, a entrada de água doce, e a topografia da bacia em estudo, constituem factores que aumentam a mistura vertical da coluna de água e afectam a distribuição e transporte das larvas planctónicas (Garrison 1999).

A interacção entre os processos de desenvolvimento larvar, o transporte hidrodinâmico e o momento de produção larvar, podem no seu conjunto favorecer a sobrevivência larvar (Fusté e Gili 1991, Bilton et al. 2002).

Actualmente a investigação em ecologia larvar direcciona-se no sentido de perceber como é que a advecção e a estratificação da coluna de água podem influenciar os padrões de migração vertical, uma vez que se sugere que a estrutura da coluna de água e as

descontinuidades causadas pelo fluxo e pela dinâmica da picnoclina sejam os responsáveis pelos padrões variáveis de migrações verticais e distribuição do zooplâncton (Rawlinson et al. 2004). Tal como já foi dito, as condições de intensificação/ relaxamento do afloramento costeiro são muito importantes nos mecanismos de transporte por advecção de larvas planctónicas de espécies costeiras, nomeadamente para a plataforma interior, onde irá ocorrer o assentamento (Pitts 1999).

Santos et al. (2004) afirmam que os processos da dinâmica larvar dependem fortemente das características oceanográficas locais e não podem ser simplesmente explicados com os modelos de Ekman. Na verdade estes processos podem ser muito mais complexos, uma vez que numa mesma região de afloramento, podem existir diferentes áreas onde os padrões de transporte são específicos e dependentes dos aspectos locais. Só agora se começam a desenvolver hipóteses explicativas para o sucesso no recrutamento tendo por base a dinâmica do oceano.

2. 4. Mecanismos de recrutamento em crustáceos decápodes

Os mecanismos de recrutamento larvar para as populações parentais têm sido objecto de estudo aprofundado (Sandifer 1975, Johnson e Gonor 1982, McConnaughey et al. 1992, Boylan e Wenner 1993, Tankersley e Forward 1994, Etherington e Eggleston 2000, Queiroga 2003).

Blackmon e Eggleston (2001) consideram que o recrutamento das espécies marinhas requer uma explicação para o papel da dispersão, uma vez que esta envolve a colonização do substrato (recrutamento propriamente dito), e também a redistribuição dos recrutas através dos eventos de pós-assentamento. Podem existir variações espaço-temporais no assentamento, relacionadas com as flutuações dos factores ambientais. O tipo de sedimento, a profundidade, a salinidade, a turbulência da água, o alimento, e as interacções bióticas constituem factores de controlo do assentamento (*e.g.* Chauvaud et al. 1996).

Vários autores consideram que a distribuição dos megalopas aparece mascarada, pelo facto destas terem uma abundância à superfície residual durante o dia (Forward e Rittschof 1994), estando normalmente confinadas a camadas mais profundas da coluna de água neste período (Strathmann 1982, Lindley 1986, Queiroga 1998). Esta distribuição poderá estar relacionada com as duas etapas diferentes na vida do megalopa, a primeira denominada de *não competente*, correspondendo à etapa em que a larva ainda não atingiu a capacidade fisiológica de efectuar a muda para juvenil, e como tal não evidenciará comportamentos capazes do seu transporte para junto do habitat parental (*e.g.* Paula et al. 2004); se *competente* para o assentamento a larva estará capaz de reconhecer pistas específicas para o transporte para as áreas de assentamento (Epifanio et al. 1988).

Zheng e Kruse (2000) discutiram a importância dos processos oceanográficos no recrutamento de caranguejos do Alasca, e concluíram que para muitas espécies, pode haver um aumento da advecção de ovos de peixes e larvas das áreas de reprodução ao largo, para as áreas de viveiro junto à costa. Shanks (1985, 1988, 1995) apresenta nos seus trabalhos como teoria para o transporte de aproximação à costa de formas larvares de invertebrados e peixes, as ondas internas geradas pelo efeito de maré. À medida que uma onda interna se propaga através de uma massa de água, as larvas de invertebrados e peixes que residam junto à superfície podem ser agrupadas na zona de convergência criada pelas correntes de superfície da própria onda interna e efectuar o seu transporte em direcção à costa. Blanton et al. (1995) verificaram que a advecção de megalopas costeiras depende da sua posição vertical na coluna de água.

Por outro lado, o recrutamento em muitos crustáceos está sujeito a um estrangulamento consequente da mortalidade dos primeiros estádios larvares e da identificação dos locais para o assentamento (Caddy, 1986), hipótese que poderá ter extrema importância prática na gestão e recuperação dos mananciais destes organismos. O mesmo autor sugere ainda que o recrutamento de crustáceos deverá ser expresso não só como função do tamanho do manancial da população parental, do ambiente, dos predadores e competidores, mas também como função da área de habitat disponível a um estágio larvar crítico de pré-assentamento. Vários trabalhos sugerem hipóteses para os padrões de assentamento considerando a escala, fragmentação e diversidade dos habitats em que os organismos se encontram (*e.g.* Eggleston et al. 1998b, 1999; Etherington e Eggleston 2000).

2.5. Dinâmica populacional de crustáceos decápodes

A maioria dos invertebrados marinhos com uma fase larvar planctónica, tem alguma capacidade de dispersão, e poderá trocar indivíduos entre populações, sendo as distribuições e abundâncias larvares na coluna de água afectadas por processos físicos e biológicos diversos e complexos (Eckman 1996). Sulkin e Van Heukelem (1982) apontam como vantagens do comportamento de exportação larvar a diminuição da exposição à predação, a maior estabilidade das condições físico-químicas e a manutenção de trocas genéticas entre populações segregadas espacialmente.

Se pensarmos na definição de população como um conjunto de indivíduos que actua entre si num mesmo espaço físico-temporal, parece fácil perceber que metapopulação consiste num conjunto de populações locais inter-actantes através da troca de indivíduos. Em todos os modelos teóricos é realçada a importância da troca variável de larvas na dinâmica de metapopulações marinhas (*e.g.* Eckman 1996). Assim, o fornecimento de larvas por uma população local é afectado essencialmente por duas fontes de variação: (i) o número de larvas fornecidas ao sistema pela população parental, e (ii) a saída das larvas produzidas pela população local (*e.g.* Gaines e Lafferty 1995). Wing et al. (1998) demonstram que o conhecimento das trocas larvares entre sub populações de um modelo metapopulacional é a única forma de obter uma gestão correcta do manancial em estudo. A quantidade de larvas necessária para manter o fluxo genético entre populações é relativamente pequena, e pode ser intermitente (Scheltema 1986). Alguns autores conseguem mesmo verificar a existência de uma relação entre as densidades larvares e a densidade de adultos (Roughgarden et al. 1988, Possingham e Roughgarden 1990, em trabalhos realizados com larvas de Cirripedia).

3. Biologia de *Pisidia longicornis* (Linnaeus, 1767)

Família PORCELLANIDAE Haworth, 1825

Género *Pisidia* Leach, 1820

Pisidia longicornis (Linnaeus, 1767) (Figura 1)

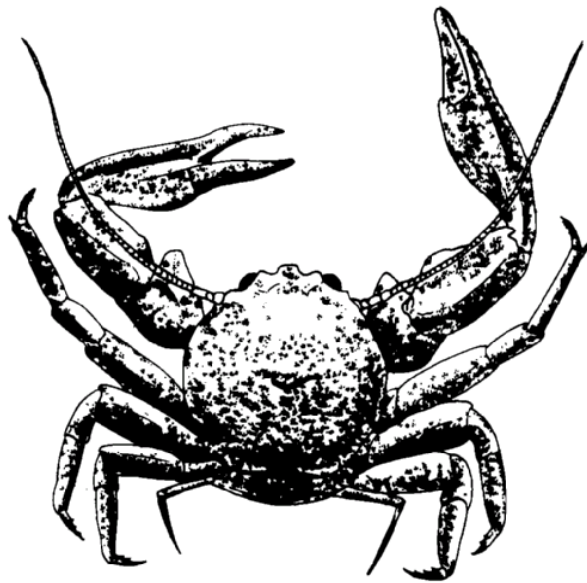


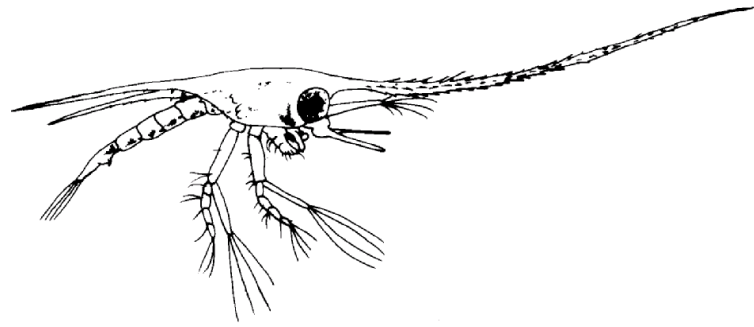
Figura 1: *Pisidia longicornis*, adulto (vista dorsal). Figura redenhada a partir de Zariquiey-Alvarez 1968.

Pisidia longicornis é muito frequente na nossa costa, distribuindo-se ao longo do Atlântico Oriental, desde a Noruega até Angola e em todo o Mediterrâneo (Neves 1977, Udekem d'Acoz 1999). Este porcelanídeo, semelhante a um pequeno caranguejo Brachyura, com uma carapaça até 8 mm, encontra-se descrito e ilustrado em Zariquiey-Alvarez (1968). Apresenta a superfície dorsal da carapaça sem espinhos, tão larga quanto comprida, quase redonda, com uma frente trilobada; pedúnculos oculares curtos, robustos e retracteis e pinças fortes e desiguais.

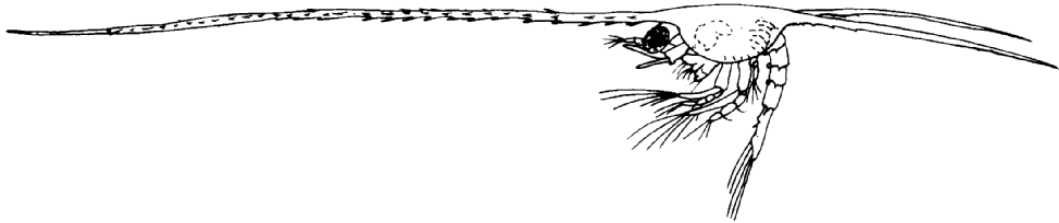
Além de *Pisidia longicornis*, Holthuis (1961) refere a existência de mais duas espécies de *Pisidia*, *Pisidia longimana* e *Pisidia bluteli* para águas europeias. Mais tarde, García-Raso (1987) considerou *P. longimana* como um eco-fenótipo de *P. longicornis*. Esta opinião foi corroborada por Udekem d'Acoz (1995), que concluiu que no Atlântico Europeu existe uma única espécie de *Pisidia* com três formas distintas: *bluteli*, *longicornis*, e *longimana*. Koukouras et al. (2002) refuta esta conclusão readmitindo como válidas as três espécies consideradas anteriormente. Esta problemática que parece longe de terminar, não tem relevância no caso de águas continentais portuguesas, uma vez que só *P. longicornis* é referida como ocorrendo na nossa costa.

P. longicornis habita indiferentemente fundos móveis e rochosos (Udekem d'Acoz 1999) e, distribui-se em geral entre os 30 e os 100 m de profundidade (Zariquiey-Alvarez 1968,). As fêmeas encontram-se ovadas nos meses de Fevereiro, Abril, e de Julho a Setembro (Zariquiey-Alvarez 1968).

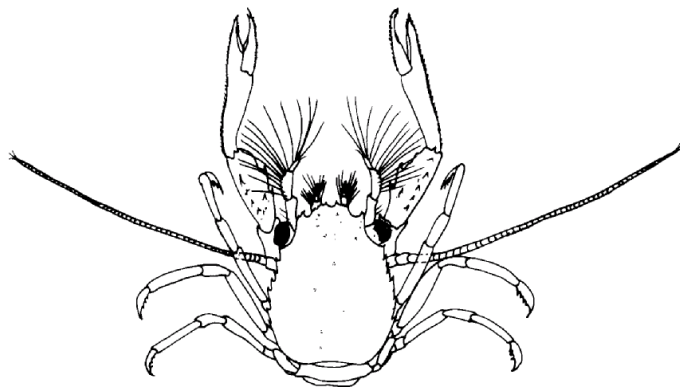
Tal como já foi dito, o desenvolvimento larvar completo desta espécie inclui dois estádios de zoé (Figura 2a, 2b) e um megalopa (Figura 2c). A descrição larvar completa foi feita por Lebour (1943) (González-Gordillo et al. 2001). O tempo de vida larvar deverá rondar os 40 dias (Valdes e Osorio 1983).



(a)



(b)



(c)

Figura 2: *Pisidia longicornis*, a- zoé I (vista lateral); b- zoé II (vista lateral); c- megalopa (vista dorsal).

Figura redenhada a partir de Lebour 1943.

Vários trabalhos realizados em águas europeias com larvas de crustáceos decápodes apresentam-na como a mais abundante dentro dos Anomura (Thiriot 1974, Paula 1987, Fusté e Gili 1991, dos Santos 1999, González-Gordillo 1999). A distribuição anual da abundância larvar de *P. longicornis* foi estudada por vários autores. Robinson e Tully (2000) afirmam que no mar da Irlanda a emissão larvar desta espécie realiza-se entre Março e Setembro. *P. longicornis* ocorre durante todo o ano no plâncton da costa francesa do Canal da Mancha, e no Mediterrâneo (Thiriot 1974, González-Gordillo 1999, Martin 2001). Na costa de Barcelona Fusté (1982) encontrou estas larvas em Junho, Julho e Setembro. Seridji (1971) na baía de Argel menciona a sua presença durante a Primavera e o início do Verão. Finalmente, Kurian (1956) no Mar Adriático cita a sua presença no plâncton em Maio e Agosto, e de Novembro a Janeiro.

Na costa portuguesa, Paula (1987) descreve a sua ocorrência na Baía da S. Torpes durante todo o ano, excepto em Novembro. Mais tarde, o mesmo autor (1993) verifica que no estuário do rio Mira o período de reprodução desta espécie estende-se de Fevereiro a Outubro/ Novembro estando a sua ocorrência máxima centrada no mês de Março. Também os resultados de Robinson e Tully (2000) e González-Gordillo (1999) sugerem duas emissões larvares anuais separadas entre si.

4. Caracterização do meio: zona costeira adjacente à Ria de Aveiro

4.1. Características da Ria de Aveiro

A Ria de Aveiro é um sistema estuarino situado na costa oeste de Portugal continental. A ligação ao mar deste estuário encontra-se aproximadamente centrada numa costa arenosa exposta, com cerca de 60 km de comprimento (Pereira et al. 2000). O regime de marés é semi-diurno, e a amplitude média de maré é de 2,1 m (Queiroga 1998). O padrão de circulação na Ria é classificado como um fluxo de 2 camadas, com mistura vertical (Queiroga 1995, 1998).

4.2. Oceanografia da costa Oeste de Portugal

A posição geográfica de Portugal confere-lhe características muito particulares. A costa ocidental de Portugal Continental caracteriza-se essencialmente, pela existência de dois regimes oceanográficos bem diferenciados: (i) um regime estival, dominado pela ocorrência de afloramento costeiro, sob a influência de um regime de ventos de Norte, e (ii) um regime de Inverno, caracterizado por uma situação geral de convergência costeira, em consequência da mudança sazonal, direcção e intensidade do campo do vento (Fiúza et al. 1982, Barton 1998).

A circulação caracteriza-se por um sistema complexo (*e.g.* Peliz et al. 2002), sujeito a uma forte sazonalidade e variabilidade de mesoescala, apresentando padrões inversos entre o Verão e o Inverno nas camadas superficiais da plataforma e vertente, tal como já foi referido. Durante o Verão, a corrente superficial na plataforma é predominantemente para Sul em associação ao regime de afloramento (Barton 1998). Na ausência de afloramento, a convergência costeira é favorecida por ventos de Sul, sendo a circulação de superfície essencialmente para Norte (Frouin et al. 1990), situação predominante no Inverno.

O fornecimento de larvas ao sistema da costa ocidental Portuguesa supõe-se que ocorra principalmente durante períodos de relaxamento do afloramento, pelo que a interacção entre a distribuição vertical das larvas e o forçamento físico, afectará os padrões de recrutamento (Almeida e Queiroga 2003, Santos et al. 2004).

As descargas dos rios introduzem alguma especificidade ao sistema devido à formação de lentes superficiais menos densas, cuja dinâmica própria pode influenciar a distribuição e sobrevivência das larvas (Santos et al. 2004). Estudos realizados em outros locais (*e.g.*

EMAC V

Grimes e Finucane 1991 no Golfo do México, Sabatés et al. 2001 no mar da Catalunha) revelam que as plumas de água menos salina provenientes da escorrência continental dos rios, constituem zonas favoráveis ao crescimento e sobrevivência de larvas de pequenos peixes pelágicos.

5. Material e métodos

5.1. Campanha Oceanográfica

A campanha ProRecruit'2002 (02050502) realizou-se ao largo da Ria de Aveiro, a bordo do navio de investigação “Noruega”, entre os dias 9 e 22 de Maio de 2002. Foi cumprido um plano de amostragem com 3 partes (Queiroga et al. 2002).

1ª Parte, 11 a 14 de Maio de 2002

Iniciou-se a campanha pela colocação de 2 amarrações de equipamento oceanográfico, uma com correntómetros e sondas de temperatura e salinidade (Microcat), e a outra com uma cadeia de termistores num local com uma profundidade de 64m (Figura 3). Estas amarrações ficaram fundeadas até ao dia 14 de Julho de 2002, data em que foram recolhidas.

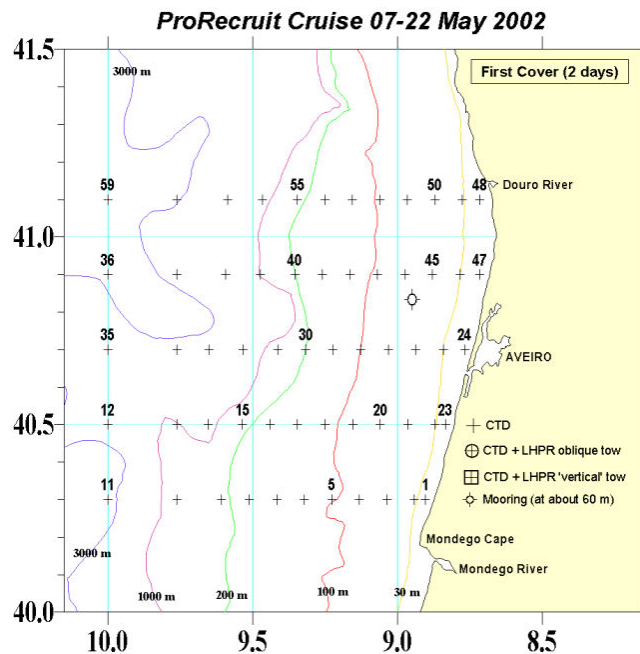


Figura 3: Mapa com a localização das estações de amostragem realizadas durante a primeira parte da campanha, das amarrações de correntómetros e cadeia de termistores (Mooring) e da estação onde se realizou o ponto fixo (Mooring).

Realizaram-se 58 estações oceanográficas com CTD e fluorómetro, entre as latitudes da Figueira da Foz e do Porto e entre as longitudes da costa e 10° W (Figura 3).

2ª Parte, 15 a 17 de Maio de 2002

Realizaram-se 38 estações de oceanografia utilizando CTD com fluorómetro, e 16 estações de plâncton utilizando o amostrador Longhurst Hardy Plankton Recorder (LHPR), entre as latitudes de 40.3° N (Figueira da Foz) e 41.1° N (Espinho), e entre as longitudes da costa e 9.50 a 9.75° W (Figura 4).

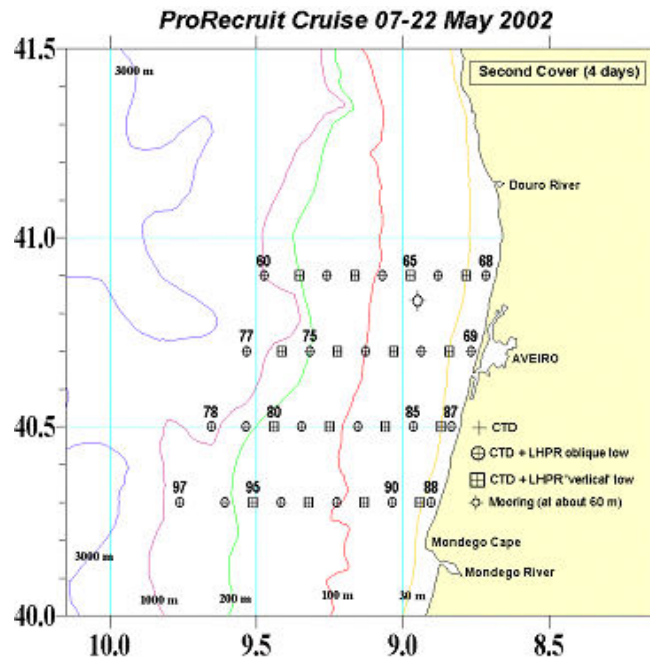


Figura 4: Mapa com a localização das estações de amostragem utilizadas durante a segunda parte da campanha (+ CTD; □ HLPR; ○ Bongo; × WP2).

A cobertura da área de estudo, do ponto de vista da recolha de dados biológicos, foi efectuada durante esta parte da campanha. A utilização do amostrador múltiplo de plâncton (LHPR) permitiu a resolução vertical da coluna de água. O LHPR tem uma rede com 280 µm malha, fluxómetro para medição automática do volume de água filtrado e sensores de

EMAC V

salinidade e temperatura. Fizeram-se arrastos oblíquos desde os 200 m ou próximo do fundo, quando este se encontrava a menos de 200 m, até à superfície com uma velocidade de cerca de 4 nós, em quatro transectos ao longo das batimétricas dos 30 m, 50 m, 130 m e 200 m. Os estratos amostrados foram diferentes conforme a profundidade atingida. Até aos 25 m de profundidade as amostras foram recolhidas de 5 em 5 m, dos 25 aos 65 m recolheram-se amostras com um intervalo de 10 m, dos 65 aos 105 m as amostras representam 20 m da coluna de água, finalmente a partir dos 105 m as amostras foram recolhidas de 50 em 50 m. Estas foram depois fixadas com formol a 4% e transportadas para o laboratório para posterior análise.

3ª Parte, 18 a 21 de Maio de 2002

Nesta última parte, fez-se uma amostragem em ponto fixo. Este ponto localizado a 40°45.9' N e 08°59.0' W, ficava a 63 m de profundidade e a cerca de 21 km de distância da costa. Recolheram-se amostras num período de 67 horas, com registo de temperatura, salinidade e fluorescência (CTD e fluorómetro) de hora a hora, e recolha de amostras de plâncton (arrastos oblíquos com LHPR e arrastos horizontais com rede Neuston), de 2 em 2 horas (Figura 3).

As amostras estratificadas realizadas com o LHPR seguiram a mesma estratégia de amostragem que as da segunda parte ou seja, estratos de 5 em 5 m até à profundidade dos 25 m e de 10 metros até aos 55 m. A rede Neuston amostrou os primeiros 20 cm da coluna de água, a uma velocidade de cerca de 1 a 1,5 nós. Também estas amostras foram fixadas com formol a 4% e posteriormente analisadas em laboratório.

5.2. Distribuição temporal

Para a análise da distribuição temporal de larvas de *P. longicornis* foram utilizados dados provenientes da base de dados construída por dos Santos (1999).

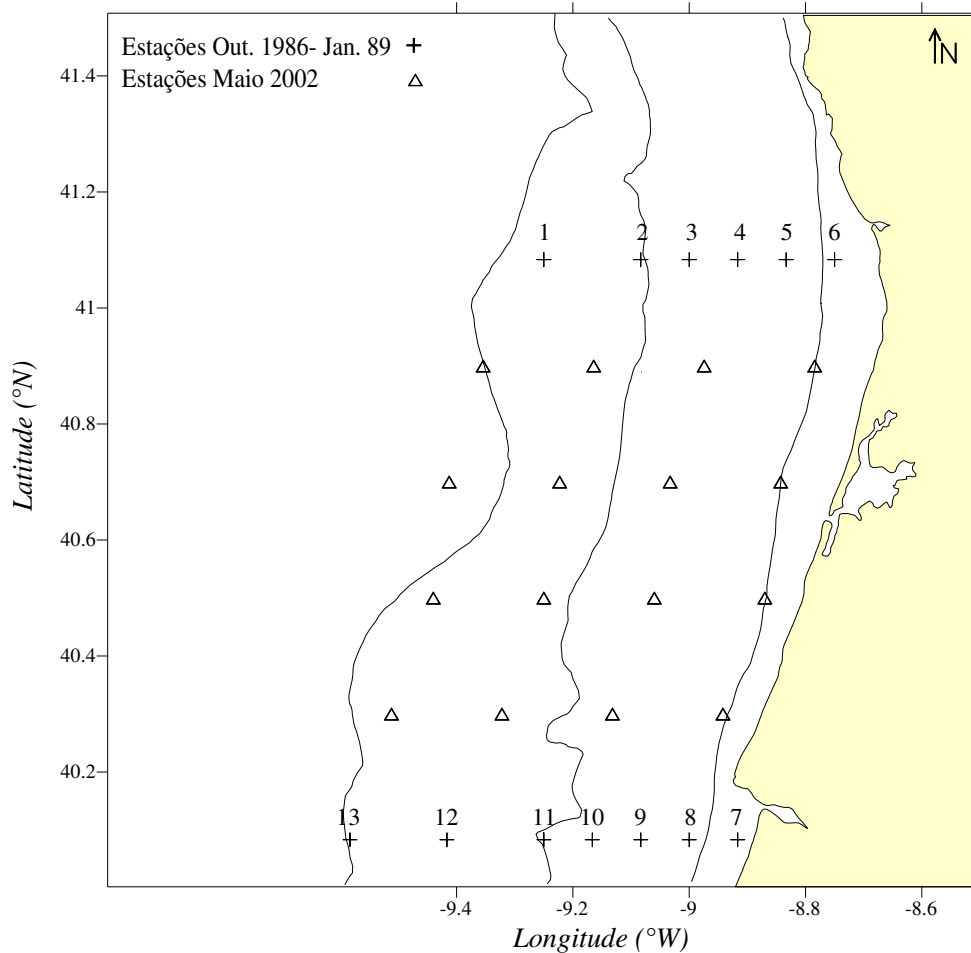


Figura 5: Mapa com a localização das estações de amostragem de Outubro de 1986 a Janeiro de 1989 (estações representadas por +, correspondentes às fiadas em frente a Espinho e em frente à Figueira da Foz) e com as estações de amostragem de Maio de 2002 (estações representadas por Δ, correspondentes à grelha de amostragem do cruzeiro ProRecruit); as linhas paralelas à costa correspondem às batimétricas dos 30 m, dos 100 m e dos 200 m respectivamente.

Os dados extraídos da base de dados, e analisados no presente trabalho provêm de amostras recolhidas em arrastos oblíquos desde cerca dos 200 m de profundidade até à superfície ou de próximo do fundo até à superfície quando a profundidade da estação era

inferior a 200 m, com uma Bongo de 60 cm de abertura, equipada com uma rede com malha de 305 μm . A sua recolha efectuou-se mensalmente, no período compreendido entre Outubro de 1986 e Janeiro de 1989, em dois transectos perpendiculares à costa, um frente a Espinho (41°05' N) e outro em frente à Figueira da Foz (40°05' N) (Figura 5). Os dados apresentados correspondem a abundância de larvas por estágio em ind.m^{-3} . Para a análise da variação temporal das larvas de *P. longicornis* foram construídos mapas de distribuição espacial. Para a construção destes mapas foi necessário calcular a distância das estações de amostragem à costa (em km), utilizando a fórmula:

$$d = r * \pi/180 * \sqrt{[(lat_1 - lat_2)^2 + \cos(lat_1 * \pi/180) * \cos(lat_2 * \pi/180) * (long_1 - long_2)^2]}$$

onde, r é o raio da Terra (6372 km), lat_1 e lat_2 são as latitudes dos pontos considerados, e $long_1$ e $long_2$ são as suas longitudes (com o ponto 1 a corresponder ao ponto na costa, e o ponto 2 a corresponder ao ponto de amostragem no mar).

As abundâncias larvares de *P. longicornis* serão apresentadas como médias mensais ao longo do ano, de maneira a permitir uma análise da variação mensal dos seus estádios larvares, na área em estudo.

5.3. Distribuição horizontal

Para a representação da distribuição horizontal das larvas na área (Figura 4), no caso dos dados provenientes do LHPR, somaram-se todos os estratos amostrados em cada uma das estações, e considerou-se esse valor como a abundância do estágio nesse mesmo ponto, ou seja, a coluna de água foi transposta para um plano único.

Também se utilizaram os dados provenientes da base de dados referida anteriormente. Os dados históricos limitam a Norte e a Sul a grelha de amostragem estabelecida na campanha ProRecruit e, são apresentados em conjunto (Figura 5).

5.4. Procedimento laboratorial

No laboratório mediu-se o biovolume de todas as amostras recolhidas, e procedeu-se à triagem e identificação com lupas binoculares Zeiss KL 1500 LCD, e Wild M8. Sempre que foi necessária uma identificação mais precisa recorreu-se à dissecação e posterior observação dos apêndices e estruturas morfológicas com o auxílio de um microscópio Zeiss. Na identificação dos estádios larvares utilizou-se a chave de identificação de dos Santos e González-Gordillo (2004). Quando o número de larvas nas amostras foi muito elevado procedeu-se ao seu fraccionamento com o auxílio de um “Folsom Plankton Splitter”.

5.5. Análise dos dados

A abundância larvar de *P. longicornis* foi expressa em número de indivíduos por metro cúbico de água filtrada (ind.m⁻³). Os valores do volume de água filtrada são fornecidos directamente pelo LHPR.

Para as redes Bongo e Neuston a abundância foi obtida a partir da fórmula:

$$A = (n \times f) / Vf$$

em que *A* corresponde à abundância de indivíduos por metro cúbico de água, *n* é o número de indivíduos contados, *f* é o fraccionamento realizado e *Vf* é o volume de água filtrado no arrasto. O volume de água filtrado pela rede é calculado a partir da seguinte expressão:

$$Vf = Flux * A$$

em que *Flux* corresponde a uma razão entre o número de revoluções realizadas pelo fluxómetro durante o arrasto e a sua constante de funcionamento, e *A* corresponde à área da boca da rede (Bongo: $\pi * r^2$, com *r* = 0.10 m; Neuston: *I*₁**I*₂, com *I*₁ = 0.80 m e *I*₂ = 0.20 m; Lourenço 2003).

Procedeu-se à logaritmização dos valores de abundância obtidos, sempre que necessário, a partir da expressão:

$$\text{Log}_{10} (A+1)$$

em que *A* corresponde à abundância de indivíduos por metro cúbico de água. Segundo Ibanez (1971) esta é a transformação mais correcta na normalização da distribuição de organismos planctónicos.

EMAC V

A análise dos resultados efectuou-se a partir da interpretação gráfica directa dos valores de abundância. Os gráficos apresentados foram obtidos com os programas Microsoft Excel, bem como Golden Surfer 8 e Grapher 3.

6. Resultados

6.1. Situação oceanográfica

Os resultados traduzem três situações distintas: a situação oceanográfica antes da amostragem biológica, durante a amostragem biológica, e a amostragem em ponto fixo.

Antes do início do cruzeiro de investigação os ventos predominantes (Figura 6) foram de Norte, situação que se traduziu num favorecimento do afloramento costeiro, como se pode ver na figura 7 pelo ressurgimento da massa de água menos salina e mais fria junto à costa. No entanto, imediatamente após o início da campanha, aproximadamente um dia depois, verificou-se uma inversão na direcção do vento, iniciando-se um período de ventos do quadrante Sul.

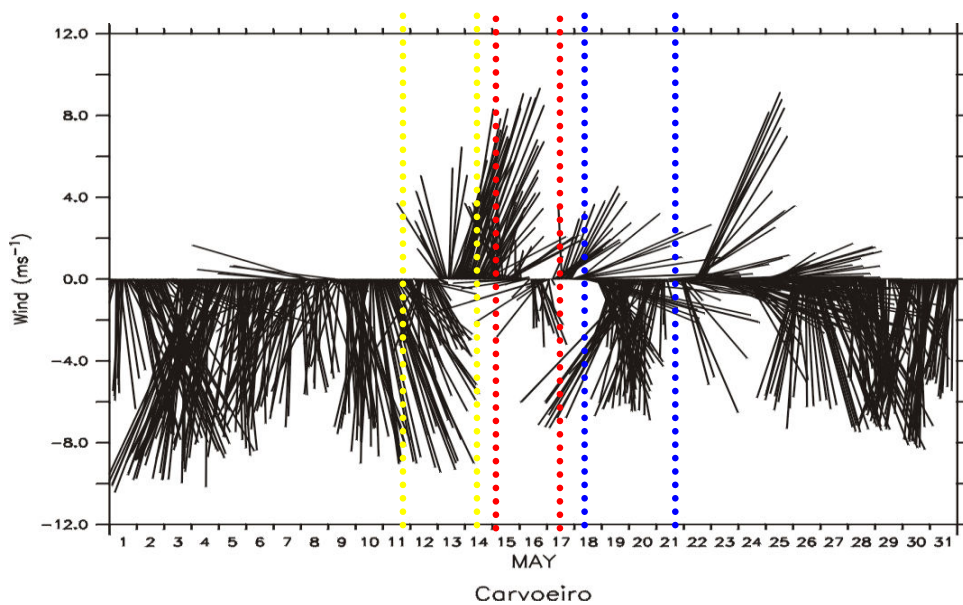


Figura 6: Ventos horários (velocidade do vento em $m.s^{-1}$) obtidos na estação meteorológica do Cabo Carvoeiro do Instituto de Meteorologia, durante Maio de 2022 (tempo representado em dias). As linhas verticais a tracejado indicam as diferentes partes da campanha (a amarelo está representado o intervalo que antecedeu a amostragem biológica; a vermelho está representado o intervalo em que se efectuou a cobertura da amostragem biológica da área; e a azul está representado o intervalo de tempo em que se efectuou a amostragem em ponto fixo).

EMAC V

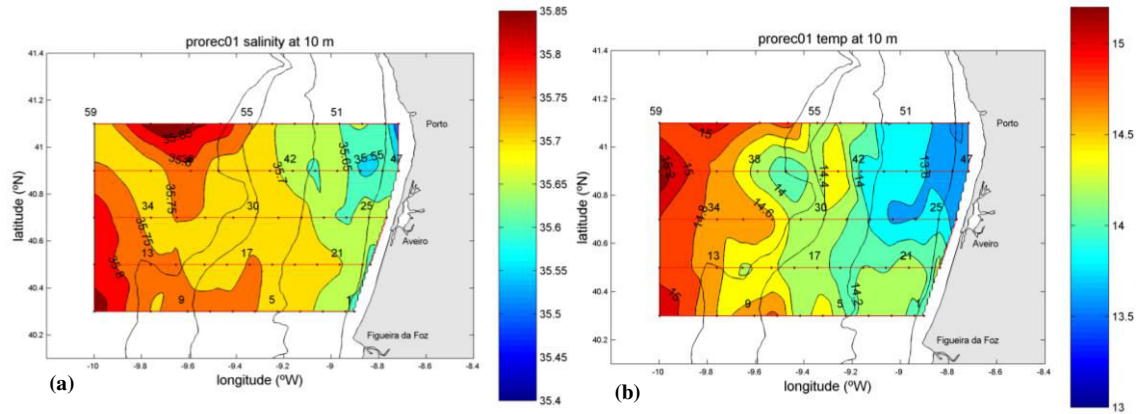


Figura 7: Distribuição da salinidade (a) e da temperatura (b) à profundidade de referência de 10 m, antes da amostragem biológica do cruzeiro ProRecruit.

Esta alteração das condições oceanográficas para uma situação de convergência costeira leva ao aparecimento de uma corrente junto à costa, paralela à mesma, direccionada para Norte, corrente esta que se mantém ao longo de quase todo o cruzeiro (situação assinalada pela linha a tracejado a vermelho, na Figura 8).

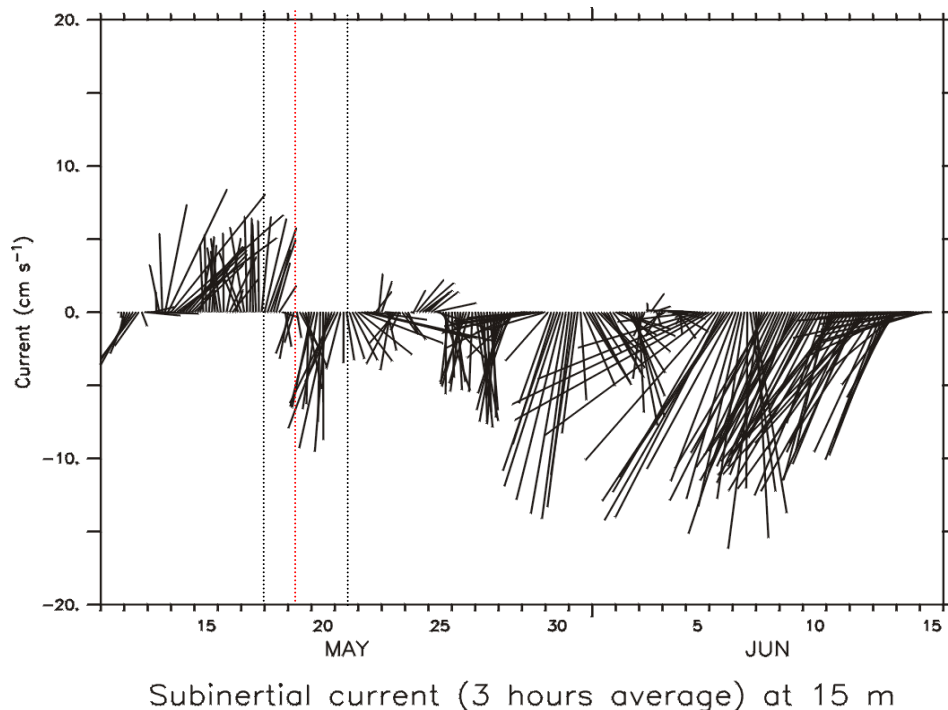


Figura 8: Correntes sub-inerciais (médias de 3 horas) obtidas com o correntómetro colocado a 15 m de profundidade. As linhas verticais a tracejado negro indicam o período de amostragem em ponto fixo; a linha vertical a tracejado vermelho indica a alteração da direcção de corrente.

Consequência destas alterações da direcção do vento, a distribuição dos campos hidrológicos torna-se bastante complexa, uma vez que se observa uma distribuição zonal da salinidade e temperatura, com alguns resíduos das condições de afloramento costeiro existentes antes do cruzeiro (Figura 9). É possível observar junto à costa, a Norte, a presença de uma massa de água menos salina e mais fria correspondente aos resquícios das estruturas de afloramento verificadas antes do cruzeiro.

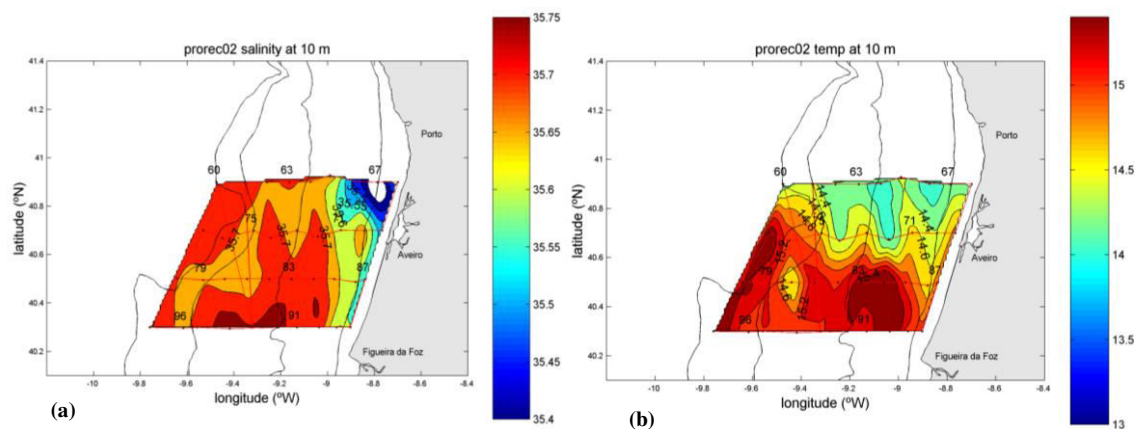


Figura 9: Distribuição da salinidade (a) e da temperatura (b) à profundidade de referência de 10 m, durante a amostragem biológica do cruzeiro ProRecruit (segunda parte do cruzeiro).

Durante a amostragem no ponto fixo, observa-se a ocorrência de um mínimo de salinidade na camada dos 15 aos 30 m (Figura 10a), valor este que se regista entre duas picnoclinas (Figura 10b). A salinidade (Figura 10a) variou entre os 35,71 às 10h do terceiro dia de amostragem a cerca de 47 m de profundidade, e os 35,06 às 16h do início do terceiro dia de amostragem a cerca de 5 m de profundidade. A partir das 16h do segundo dia de amostragem, surgem águas menos salinas à superfície (Figura 10a), águas estas que deverão estar a ser advectadas de Norte, pois que a corrente também reverteu nesta altura (Figura 8). Esta advecção continua, atingindo-se um novo mínimo de salinidade perto das 12h do dia seguinte, efeito notado até cerca de 25 m de profundidade. Verifica-se também

que durante o ponto fixo o vento reverte a sua direcção, mas a estrutura da coluna de água em duas camadas mantém-se, continuando a haver estratificação.

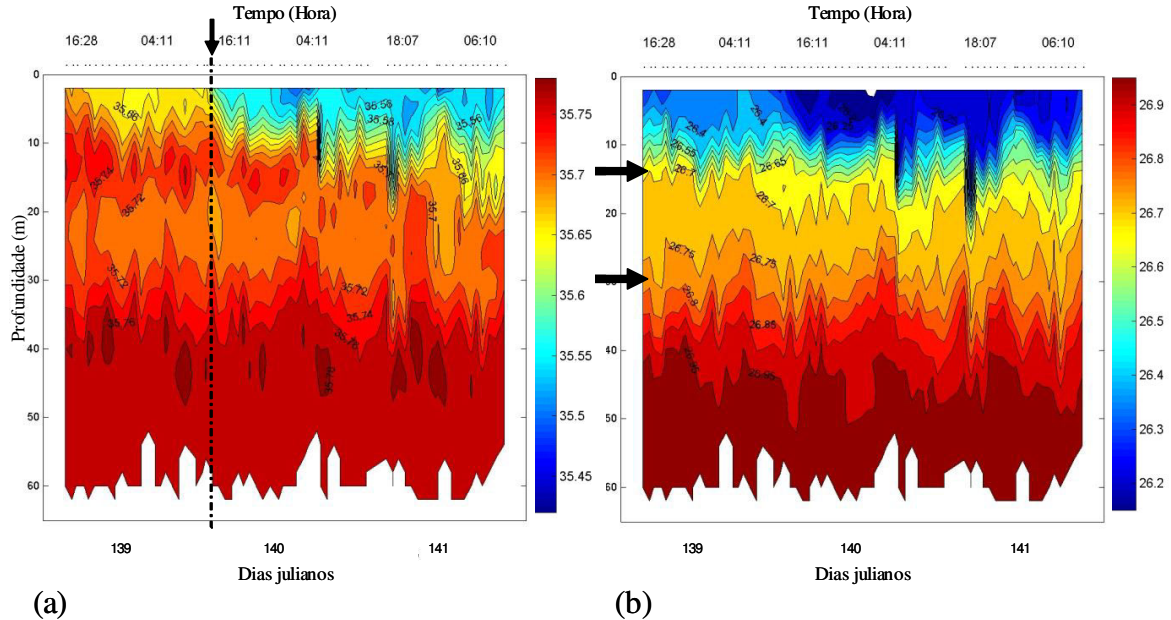


Figura 10: Distribuição vertical da salinidade (a) e da densidade (σ_t) (b) durante a amostragem em ponto fixo do cruzeiro ProRecruit ao longo do tempo (Dias julianos contados a partir do dia 1 de Janeiro de 2002). Linha a tracejado representa a chegada da lente de água menos salina.

A figura 11 apresenta os resultados relativos à temperatura ao longo das 67 horas de amostragem no ponto fixo, na coluna de água.

Durante a amostragem no ponto fixo, a temperatura (Figura 11) variou entre os 13,14 ° C às 22h do terceiro dia de amostragem (140,92) a cerca de 53 m de profundidade, e os 16,04 ° C às 18h desse mesmo dia (140,75) a cerca de 2,5 m de profundidade. A termoclina encontrava-se entre os 10 e os 20 m.

EMAC V

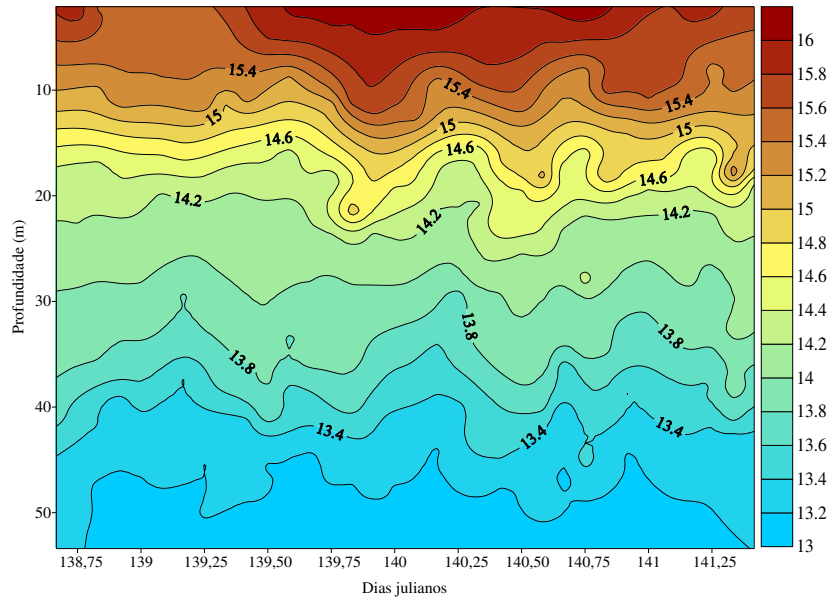


Figura 11: Variação da temperatura ($^{\circ}$ C) ao longo do tempo (Dias julianos contados a partir do dia 1 de Janeiro de 2002) na coluna de água.

6.2. Distribuição horizontal das larvas de *P. longicornis*

As figuras 12, 13 e 14 apresentam os resultados da abundância (ind.m^{-3}) dos três estádios de desenvolvimento de *P. longicornis*, na área de estudo, obtidos com dados históricos e na campanha ProRecruit.

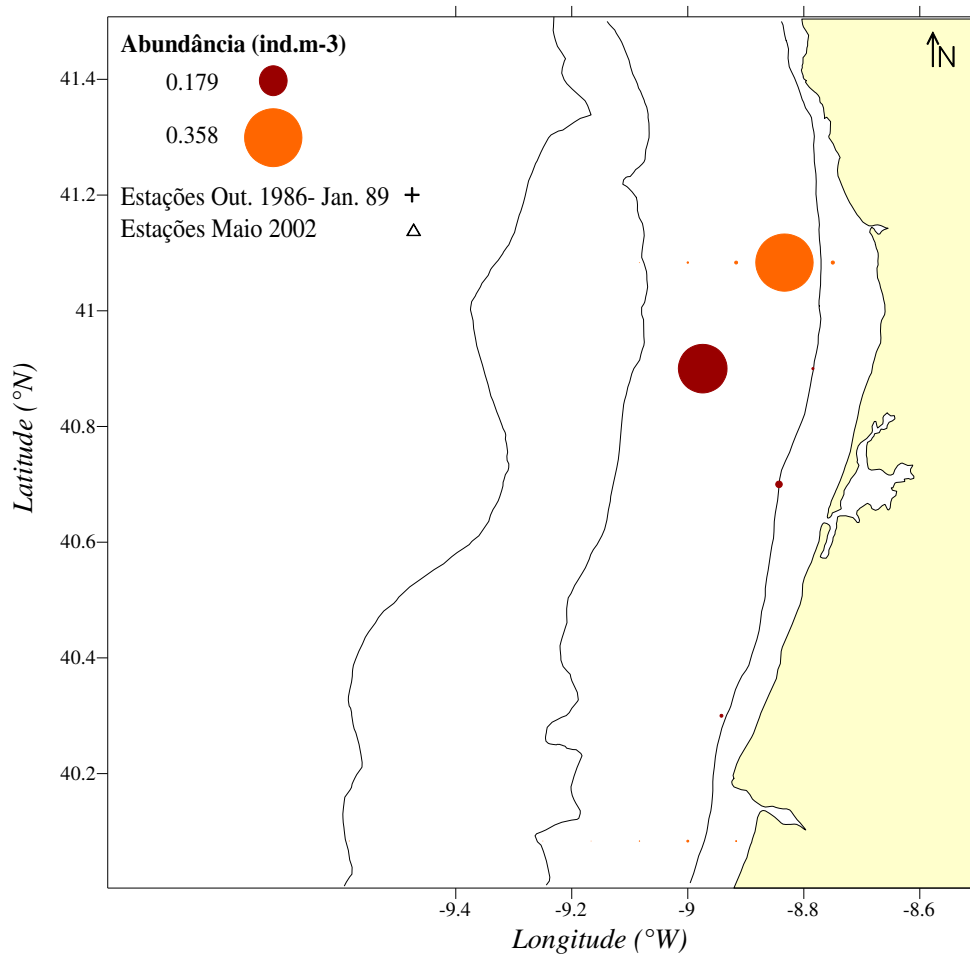


Figura 12: Distribuição espacial de zoé I de *Pisidia longicornis* entre Espinho e a Figueira da Foz; abundância expressa em ind.m^{-3} ; as 3 linhas paralelas à costa representam as batimétricas dos 30, 100 e 200 m, respectivamente.

O primeiro estágio de zoé de *P. longicornis* distribui-se dentro da plataforma continental, até cerca de 30 km da costa (Figura 12). O gráfico demonstra que os transectos a Norte da Ria de Aveiro têm sempre um maior número de indivíduos (máximo registado 0,358

ind.m⁻³) independentemente da época em que se recolheram os dados. A distribuição deste estágio larvar sugere uma concentração das abundâncias a Norte da Ria de Aveiro entre os 20 e os 25 km da costa, registando-se também algumas abundâncias mais próximas da costa nos transectos a Sul.

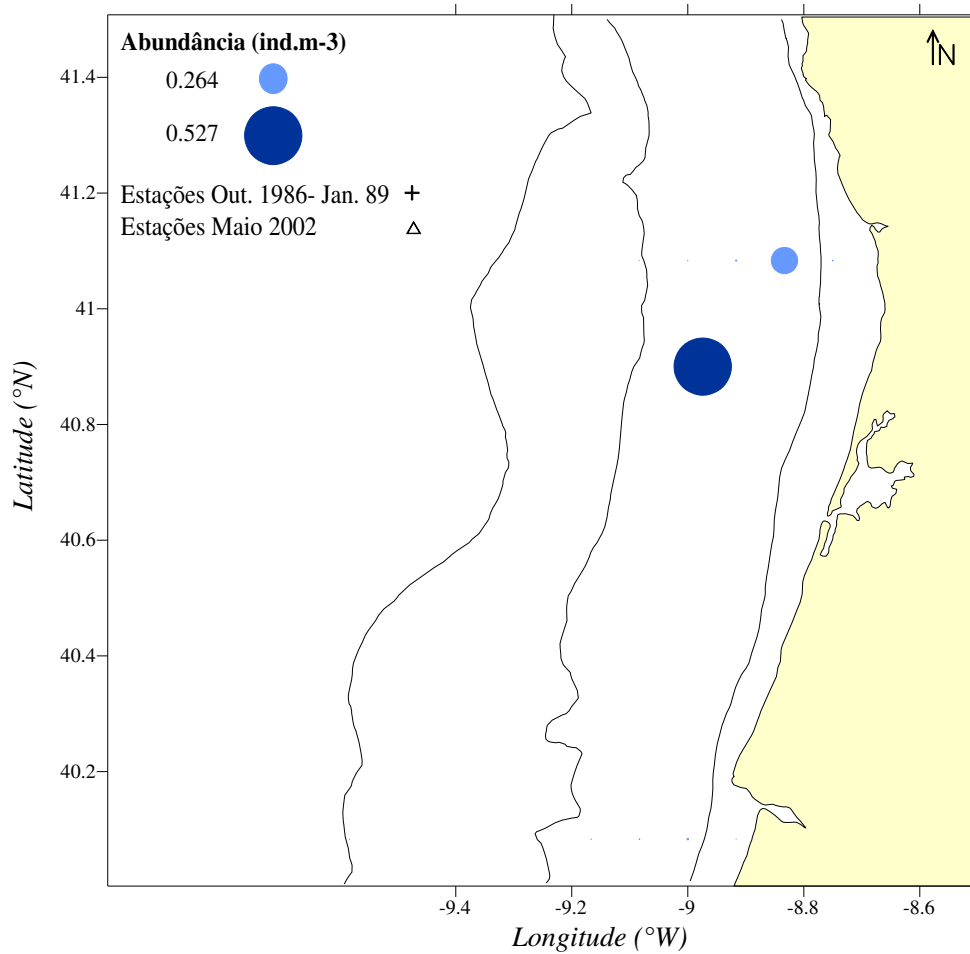


Figura 13: Distribuição espacial de zoé II de *Pisidia longicornis* entre Espinho e a Figueira da Foz; abundância expressa em ind.m⁻³; as 3 linhas paralelas à costa representam as batimétricas dos 30, 100 e 200 m, respectivamente.

O segundo estágio de desenvolvimento de *P. longicornis* apresenta os seus valores de abundância nos mesmos pontos de amostragem que zoé I, para todas as épocas analisadas (Figura 13). Este estágio parece ter uma menor dispersão larvar, pois está ausente em quase

toda a grelha de amostragem. Os dois pontos onde são atingidos os seus máximos correspondem exactamente às estações que apresentaram também os picos de abundância para o primeiro estágio de desenvolvimento. Foi este o estágio larvar mais abundante durante o período da campanha ($0,527 \text{ ind.m}^{-3}$).

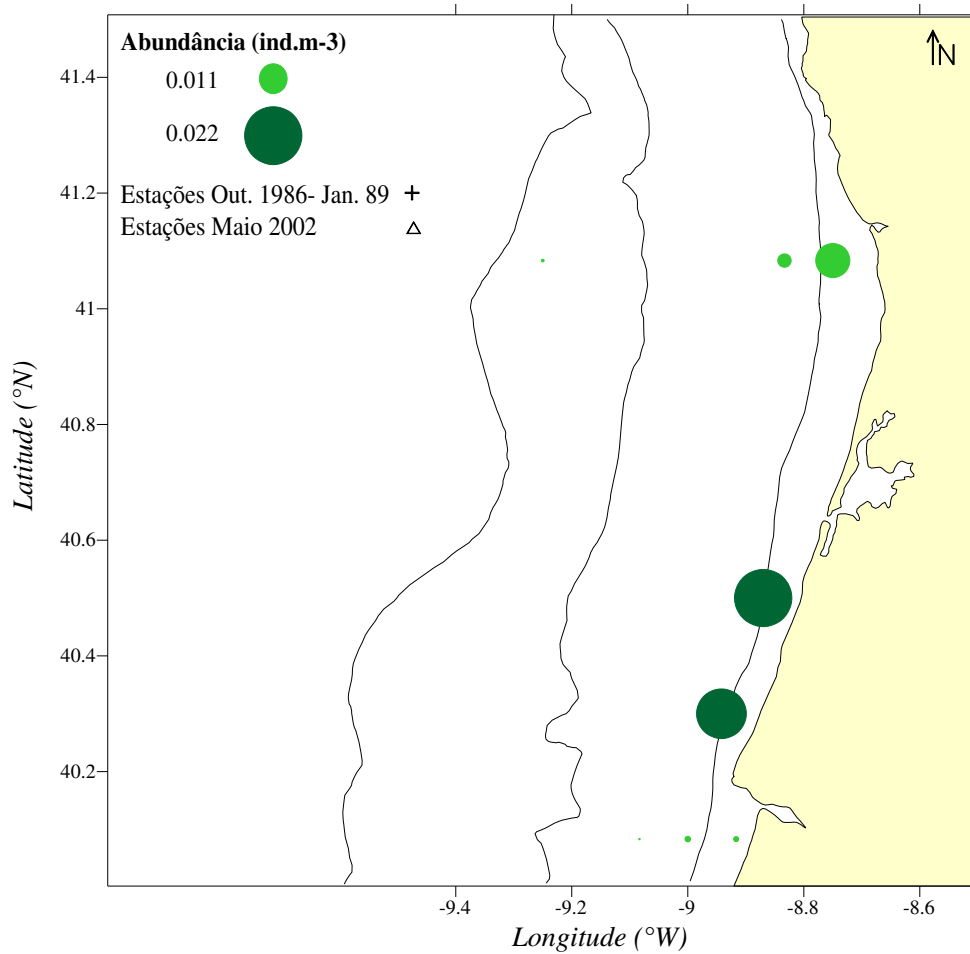


Figura 14: Distribuição espacial do megalopa de *Pisidia longicornis* entre Espinho e a Figueira da Foz; abundância expressa em ind.m^{-3} ; as 3 linhas paralelas à costa representam as batimétricas dos 30, 100 e 200 m, respectivamente.

Os megalopas (Figura 14) têm uma distribuição diferente dos zoés, estando os máximos de abundância ($0,022 \text{ ind.m}^{-3}$) localizados nos transectos a Sul da Ria de Aveiro. Entre 1986 e 1989 os megalopas encontraram-se mais representados a Norte da Ria de Aveiro, ao

EMAC V

contrário do verificado na campanha de Maio de 2002 que regista abundâncias apenas nos transectos a Sul.

Este estágio larvar encontra-se mais próximo da costa, apresentando os seus picos de distribuição a cerca de 7 km da linha de costa.

As diferenças entre os valores de abundância registados entre os dados históricos (Outubro 1986 a Janeiro 1989), e os dados de Maio de 2002, poderão dever-se aos diferentes métodos de recolha utilizados, uma vez que os primeiros foram obtidos com uma rede Bongo (arrastos oblíquos desde próximo do fundo até à superfície), e os de Maio de 2002 foram obtidos com o LHPR (amostras estratificadas verticalmente que permitem a discriminação da coluna de água em várias camadas). Entre outras diferenças o LHPR permite velocidades de arrasto de 4 -5 milhas náuticas tendo naturalmente uma eficiência de recolha diferente.

6.3. Distribuição vertical das larvas de *P. longicornis*

Nas figuras 15 a 20 apresentam-se os resultados relativos à abundância dos três estádios de desenvolvimento de *P. longicornis*, em todos os estratos da coluna de água amostrados, durante o ponto fixo. As áreas a cinzento nas figuras 15, 17 e 19 correspondem ao período noturno, compreendido entre as 22 horas da noite e as 6 horas da manhã. Tendo em conta que a camada de neuston foi amostrada com uma rede diferente da restante coluna de água, as eficiências de captura serão distintas e os valores de abundância apresentados têm naturalmente escalas diferentes.

- Zoé I

O primeiro estágio de desenvolvimento não foi o mais abundante na coluna de água durante o período de amostragem (Figura 15). Não existe um ritmo de migração vertical, apesar de ocorrer a subida das larvas na coluna de água de camadas mais profundas para a superfície, durante a noite.

A camada preferencial de ocorrência deste estágio larvar parece situar-se entre os 5 e os 10 m de profundidade, onde se encontram 30% dos valores de abundância registados. Na verdade, o zoé I distribui-se muito próximo da superfície, estando cerca de 70% das abundâncias entre a superfície e os 15 m. A partir dos 25 m de profundidade as abundâncias decrescem muito, sendo que a partir dos 45 m de profundidade não se registam ocorrências, resultado que está de acordo com a profundidade atingida pela pluma vinda do interior.

EMAC V

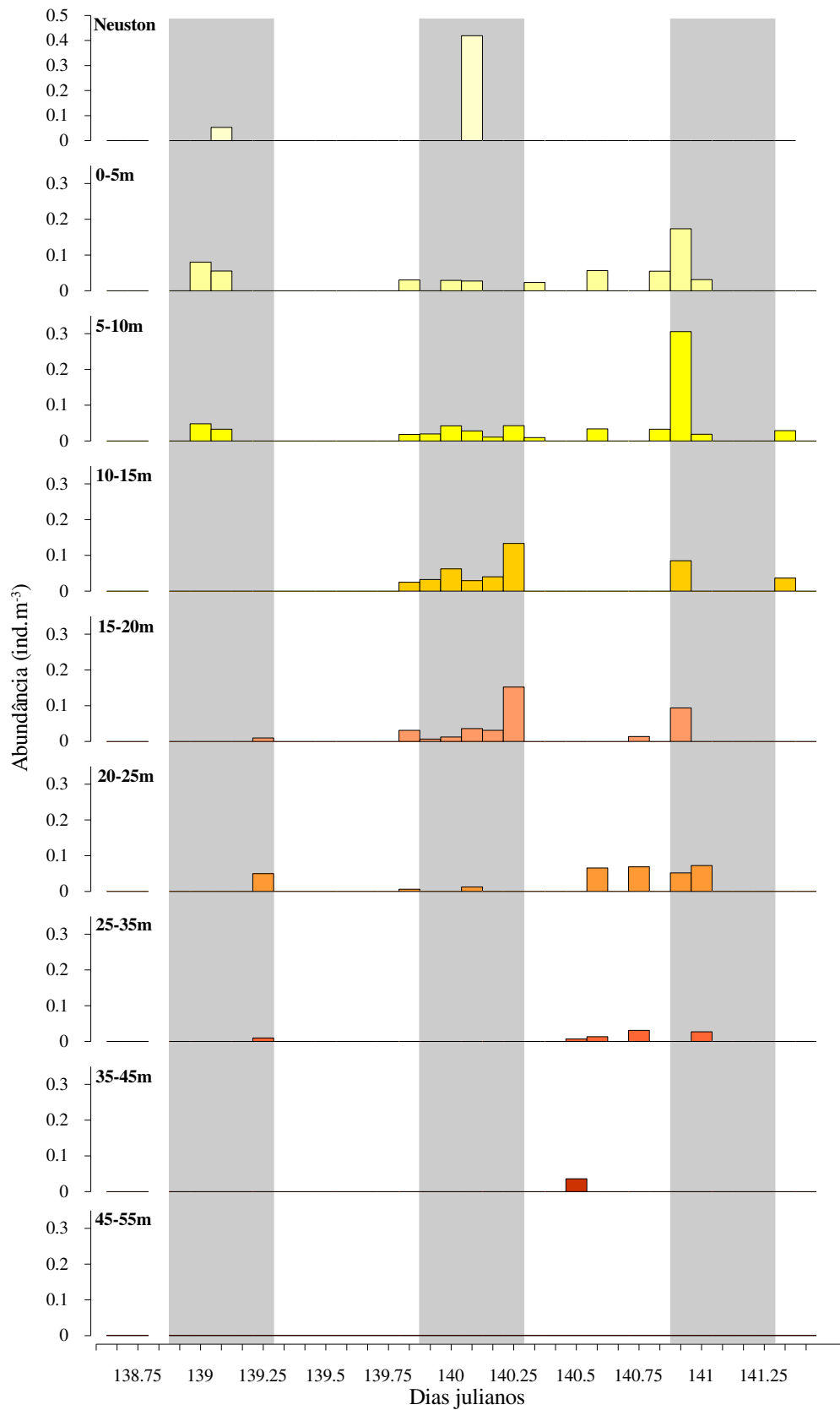


Figura 15: Variação da abundância de zoé I de *Pisidia longicornis* (ind.m⁻³) ao longo do tempo (representado em Dias julianos contados a partir do dia 1 de Janeiro de 2002) na coluna de água; áreas a cinzento correspondem ao período noturno.

EMAC V

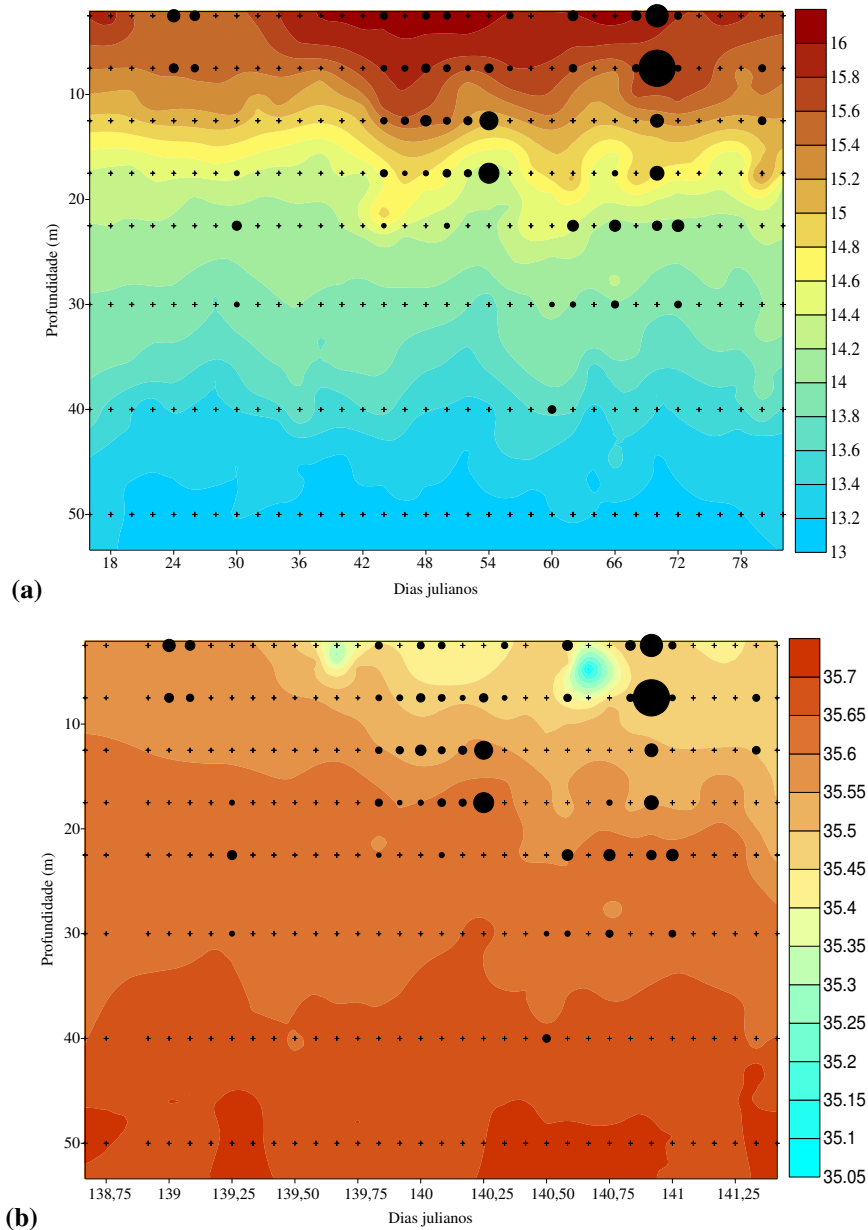


Figura 16: Variação da abundância (ind.m^{-3}) de zoé I de *Pisidia longicornis* ao longo do tempo (representado em Dias julianos contados a partir do dia 1 de Janeiro de 2002) na coluna de água (profundidade em m), relacionada com a temperatura (a) e salinidade (b).

O zoé I está claramente associado à chegada da lente de água menos salina (Figura 15), na segunda noite (tempo 140,08), correspondente ao máximo deste estágio de desenvolvimento ($0,42 \text{ ind.m}^{-3}$, na camada de neuston). Provavelmente terá ocorrido uma emissão larvar pouco tempo antes. Assim, o estágio recém eclodido ao ser escoado dos estuários na lente de menor salinidade é efectivamente transportado até esta zona da

plataforma continental. Observando os resultados da figura 16 é possível verificar que as larvas recém chegadas, a partir da terceira noite, adquirem um ritmo de migração vertical síncrono, com uma rápida subida na coluna de água até à camada subsuperficial (0-5 m) logo após o ocaso (22h), seguindo-se um decréscimo das abundâncias larvares na coluna de água até às 0h.

- Zoé II

O segundo estágio de desenvolvimento (Figura 17) atinge a camada de neuston só na primeira noite, com um pico de abundância registado às 2h (tempo 139,08).

Neste estágio a migração vertical é evidente, notando-se claramente um ritmo de ascensão larvar no período nocturno. A migração até à camada subsuperficial (0-5 m) começa logo após o pôr-do-sol (20h). Há uma ausência total de zoé II imediatamente após o nascer do dia, na camada de neuston. As maiores abundâncias foram registadas entre os 5 e os 20 m, estando os picos centrados às 2h, com um máximo registado na segunda noite, na camada dos 10 aos 15 m ($1,83 \text{ ind.m}^{-3}$).

Entre os 10 e os 15 m de profundidade encontramos cerca de 34% dos valores registados para este estágio, pelo que se pode considerar esta a camada modal de ocorrência no período nocturno para este estágio. Este zoé encontra-se a profundidades maiores relativamente ao zoé I, estando aproximadamente 73% das abundâncias registadas entre os 5 e os 20 m.

EMAC V

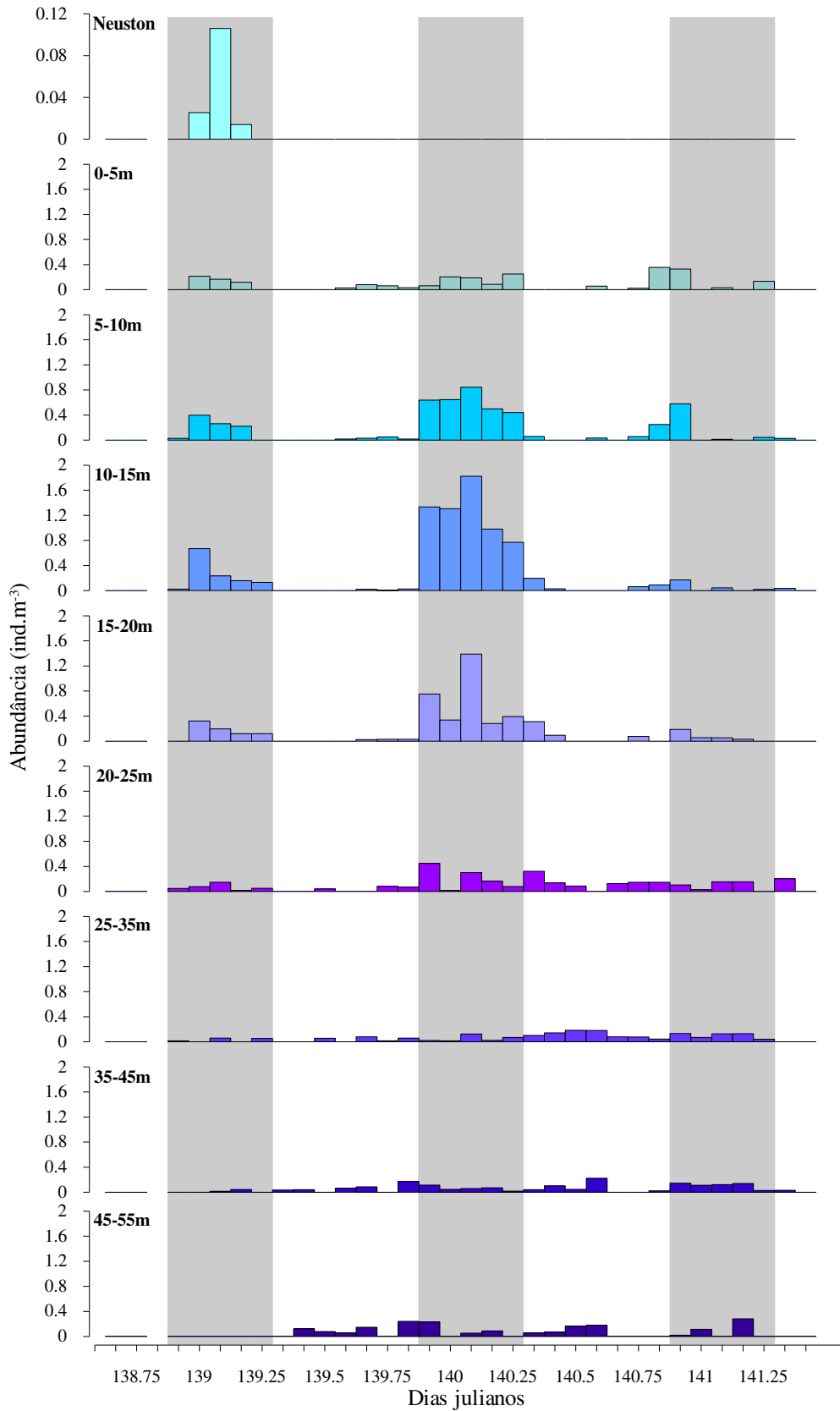


Figura 17: Variação da abundância de zoé II de *P. longicornis* (ind.m⁻³) ao longo do tempo (representado em Dias julianos contados a partir do dia 1 de Janeiro de 2002) na coluna de água; áreas a cinzento correspondem ao período noturno.

EMAC V

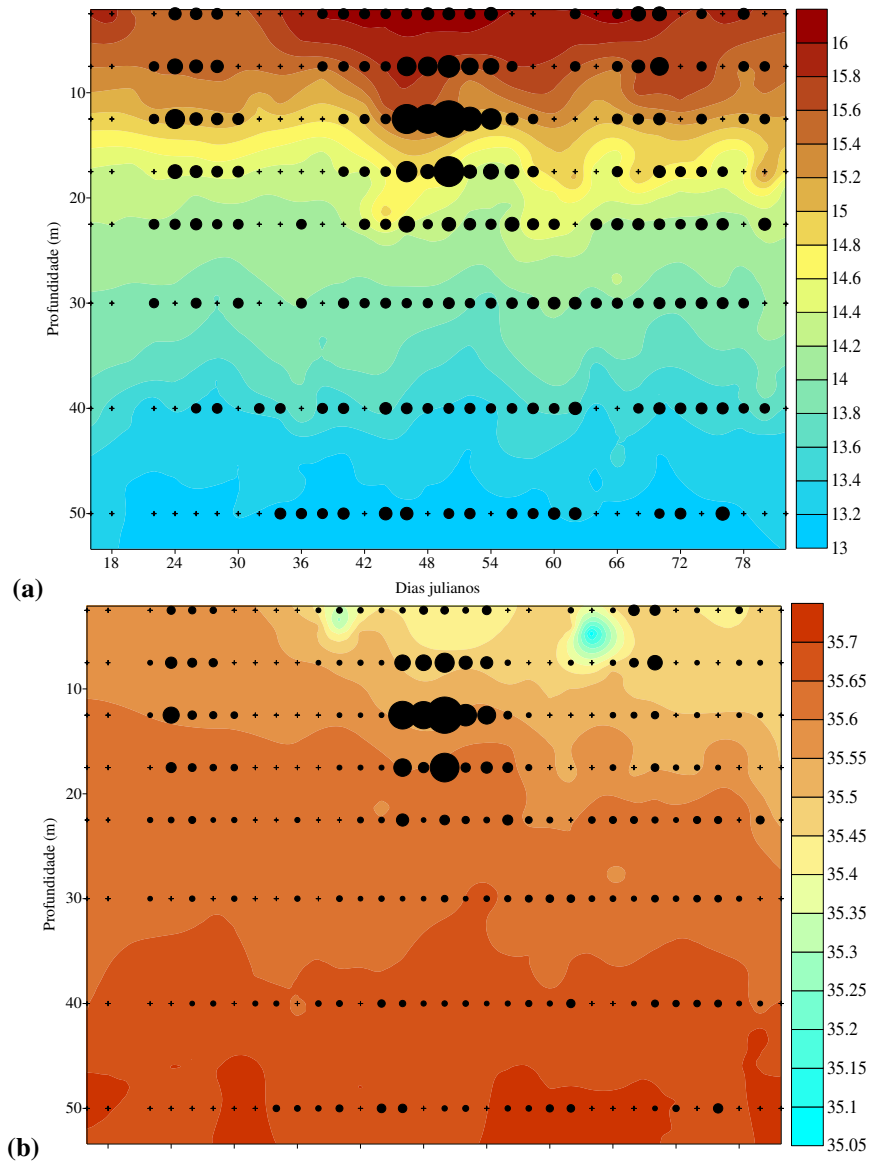


Figura 18: Variação da abundância (ind.m^{-3}) de zoé II de *Pisidia longicornis* ao longo do tempo (representado em Dias Julianos contados a partir do dia 1 de Janeiro de 2002) na coluna de água (profundidade em m), relacionada com a temperatura (a) e salinidade (b).

Também para este estágio existe uma relação entre a sua distribuição e a chegada da lente de água menos salina ao ponto fixo de amostragem (Figura 18). No entanto, contrariamente ao primeiro estágio, o zoé II parece estar associado às camadas de águas mais salinas, razão pela qual as suas migrações verticais afundam na coluna de água à medida que a pluma menos salina chega pela superfície, ou seja, na primeira noite alcança a camada de neuston, na segunda noite localiza-se entre os 5-15 m e na terceira noite as

abundâncias diminuem muito. Provavelmente a maioria dos indivíduos deste estágio foi advectada do ponto fixo com a chegada da pluma.

- Megalopa

O último estágio de desenvolvimento larvar (Figura 19) está bem presente na camada de neuston, mas somente no período noturno e com abundâncias muito elevadas. Parece clara a existência de um ritmo de migração vertical muito marcado, com a ascensão das larvas no período noturno, com os picos de abundância centrados nas 2h de cada uma das noites. O início da ascensão larvar dá-se por volta das 22h. O máximo de abundância registrado na camada de neuston ocorre às 2h do segundo dia (tempo 140,08) com 5,27 ind.m⁻³. Verifica-se uma sincronia absoluta no ritmo de ascensão larvar na coluna de água, traduzido pela distribuição das barras de abundância da figura. Este estágio não ocorre na coluna de água durante o dia, razão para supor que se distribuam junto ao fundo (camada não amostrada) e façam uma rápida migração até à superfície durante a noite.

Aproximadamente 60% dos megalopas encontram-se entre os 5 e os 20 m durante a noite. Assim pode considerar-se esta como a camada modal de ocorrência para este período e estágio larvar.

Este estágio tem a sua distribuição associada a salinidades mais oceânicas, uma vez que aquando da progressão da lente de água menos salina, o megalopa diminui consideravelmente a sua abundância nas camadas superiores (Figura 20).

EMAC V

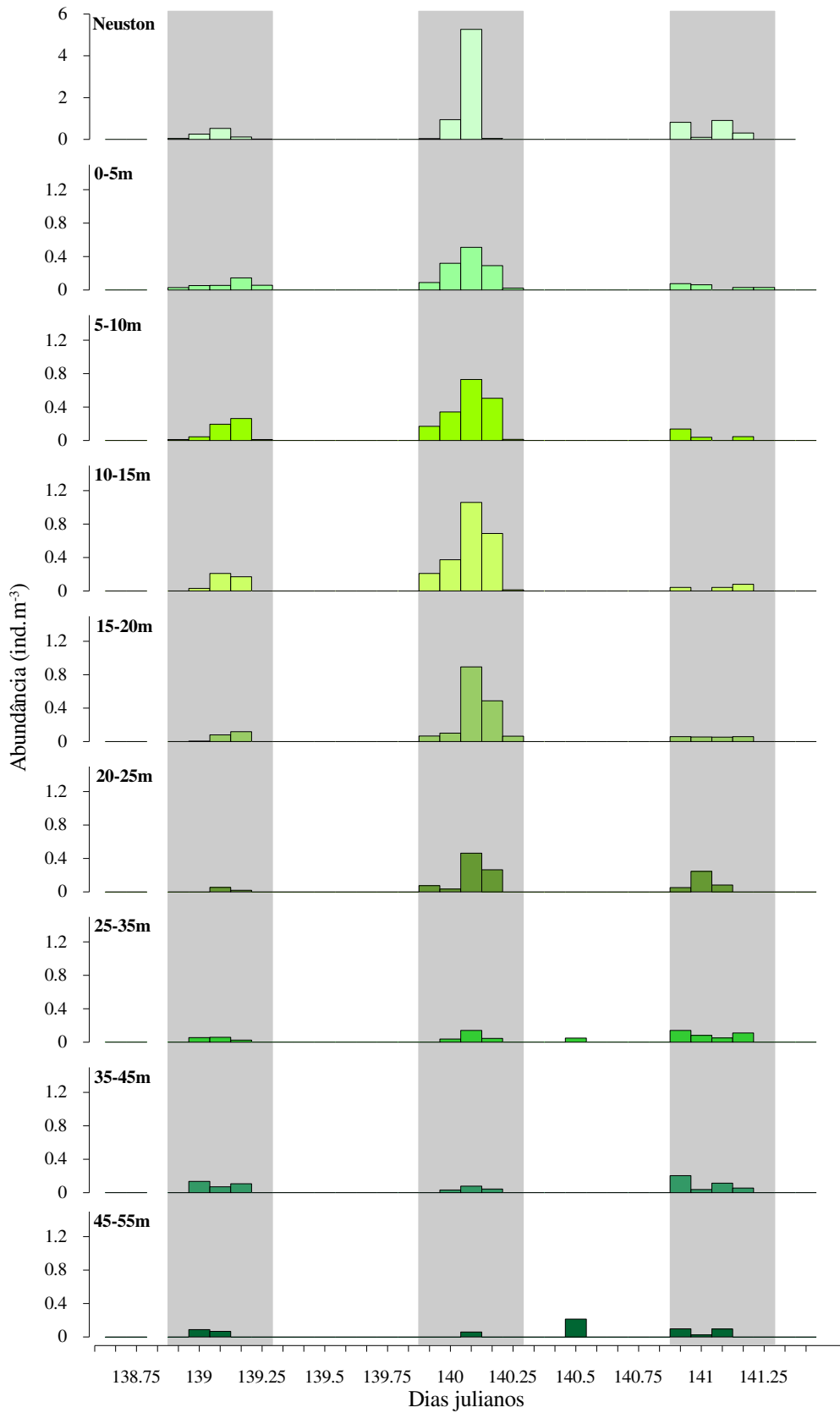


Figura 19: Variação da abundância de megalopas de *P. longicornis* (ind.m⁻³) ao longo do tempo (representado em Dias julianos contados a partir do dia 1 de Janeiro de 2002) na coluna de água; áreas a cinzento correspondem ao período noturno.

EMAC V

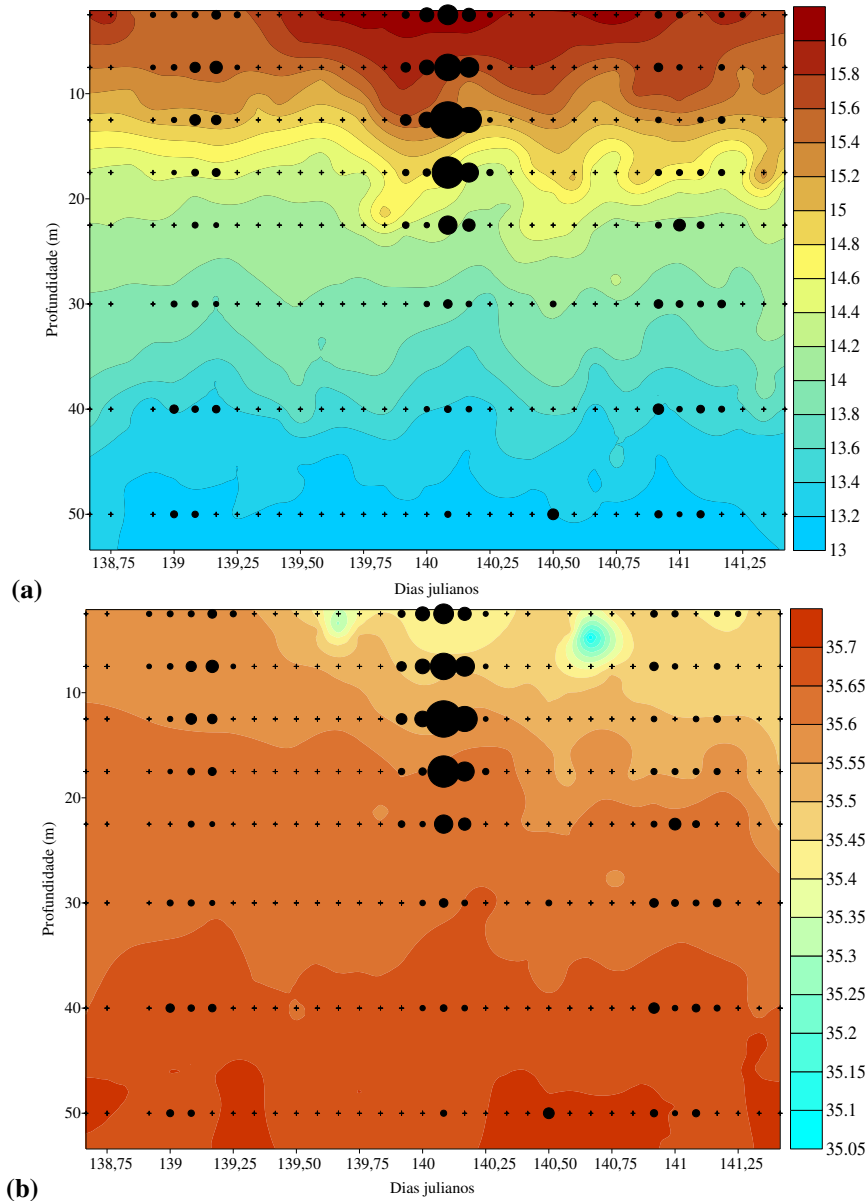


Figura 20: Variação da abundância (ind.m^{-3}) de megalopas de *Pisidia longicornis* ao longo do tempo (representado em Dias Julianos contados a partir do dia 1 de Janeiro de 2002) na coluna de água (profundidade em m), relacionada com a temperatura (a) e salinidade (b).

Da análise das figuras 16, 18 e 20 verifica-se que as larvas de *P. longicornis* não apresentam qualquer dificuldade em atravessar a termoclina (localizada entre os 10 e os 20 m de profundidade).

6.4. Distribuição temporal das larvas de *P. longicornis*

Os valores apresentados nos gráficos das figuras 21, 23 e 25, correspondem às abundâncias médias mensais dos estádios larvares de *P. longicornis* ao longo do ano para o período de Outubro de 1986 a Janeiro de 1989.

No caso do zoé I podemos verificar (Figura 21) que apresenta dois picos de abundância mensal ao longo do ano, o que traduz uma emissão larvar bimodal pela população adulta, sendo o primeiro pico de emissão no início da Primavera (Março e Abril) e o segundo durante o Verão (Julho a Outubro). Verifica-se também que o transecto de Espinho apresenta valores de abundância muito superiores ao transecto mais a Sul. Entre Maio e Outubro existe um decréscimo acentuado da abundância de zoé I. Verifica-se a ausência total da actividade reprodutora entre Novembro e Janeiro.

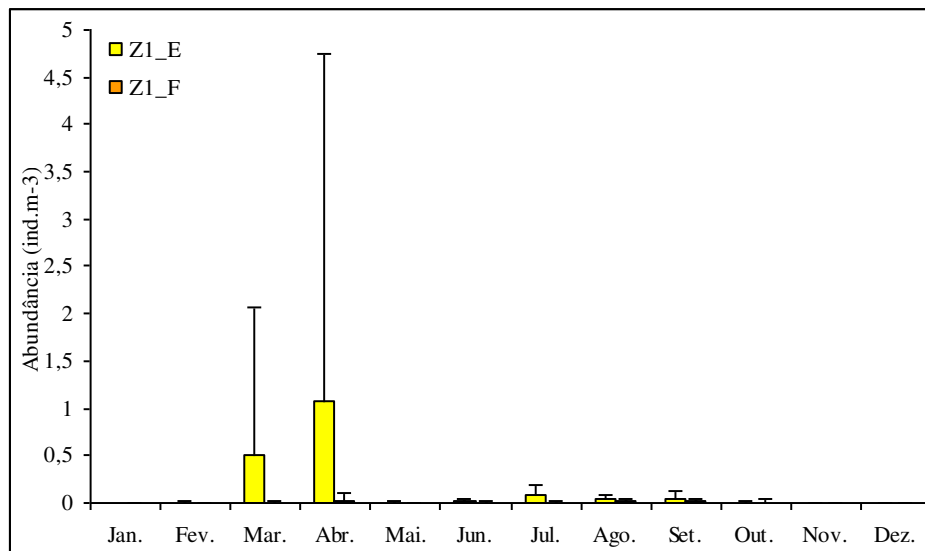


Figura 21: Abundâncias médias (\pm DP) mensais (ind.m⁻³) de zoé I de *P. longicornis*, entre Outubro de 1986 e Janeiro de 1989, nas fiadas de Espinho (Z1_E) e Figueira da Foz (Z1_F).

EMAC V

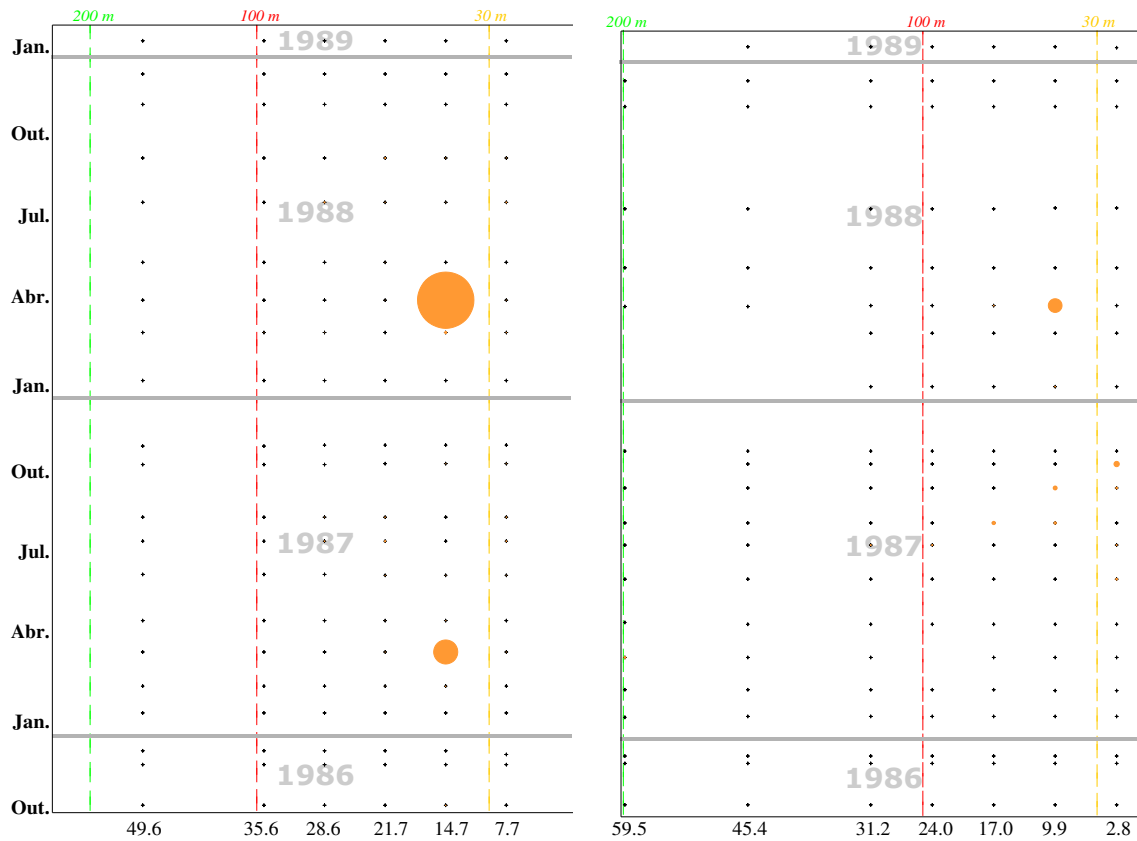


Figura 22: Diagrama representativo da abundância de zoé I de *P. longicornis* (ind.m⁻³) entre Outubro de 1986 e Janeiro de 1989 em Espinho (gráfico do lado esquerdo) e na Figueira da Foz (gráfico do lado direito); estações representadas por +; eixo dos $\mathcal{X}\mathcal{X}$ representa a distância (em km) entre a costa e o largo; eixo dos $\mathcal{Y}\mathcal{Y}$ representa os meses amostrados; as linhas verticais correspondem às batimétricas dos 30 m (a amarelo), dos 100 m (a vermelho), e dos 200 m (a verde); escala da Figueira da Foz representada no gráfico corresponde a 1/10 da escala representada para Espinho.

Considerando o período de Outubro de 1986 a Janeiro de 1989, para o qual existem dados relativos à variação mensal ao longo do ano, podemos dizer que o zoé I (Figura 22) distribui-se em zonas verdadeiramente costeiras, com máximos registados a cerca de 15 km da costa. Os seus picos de ocorrência surgem em Março e Abril, com excepção de 1987 na zona da Figueira da Foz, em que este pico de abundância não ocorreu, registando-se apenas valores no Verão.

EMAC V

A ocorrência mensal do segundo estágio de desenvolvimento (Figura 23) é semelhante à do zoé I, apresentando um pico de abundância no início da Primavera (Março e Abril) e outro durante o Verão (Julho a Outubro). O pico de abundância registrado entre Julho e Outubro para este estágio larvar apresenta valores mais elevados no transecto da Figueira da Foz. Naturalmente existe um desfasamento entre a ausência deste estágio larvar na coluna de água e a presença do zoé I, pelo que o zoé II não é registado na água entre Dezembro e Fevereiro (atraso de cerca de um mês).

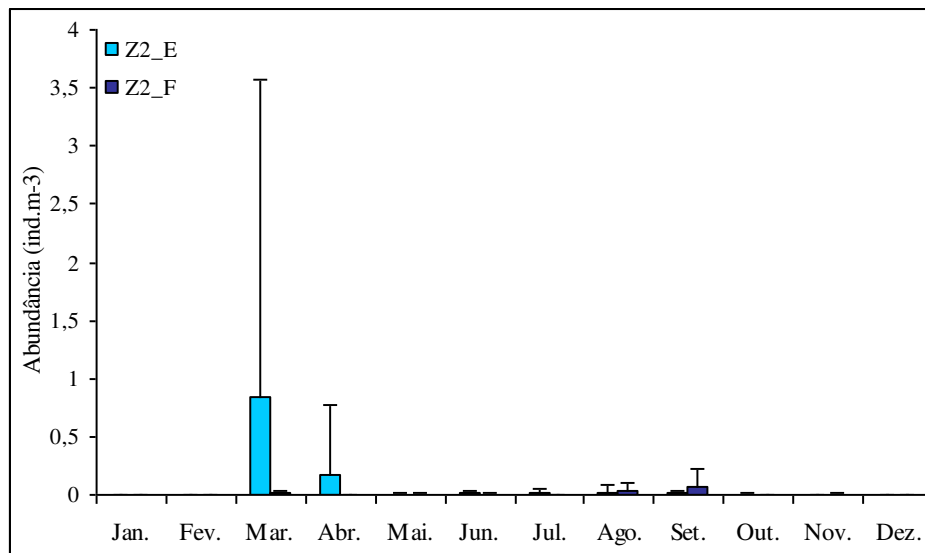


Figura 23: Abundâncias médias (\pm DP) mensais (ind.m^{-3}) de zoé II de *P. longicornis*, entre Outubro de 1986 e Janeiro de 1989, nas fiadas de Espinho (Z1_E) e Figueira da Foz (Z1_F).

O segundo estágio de desenvolvimento (Figura 24) também apresenta maiores abundâncias no transecto Norte. A sua distribuição em ambos os locais, nunca vai além dos 25 km de distância à costa. Existe uma total concordância no que respeita aos locais de ocorrência dos dois zoés, pelo que a Norte, os picos de ocorrência surgem em Março de 1987 e Abril de 1988. A Sul, apenas se registaram valores entre Agosto e Outubro.

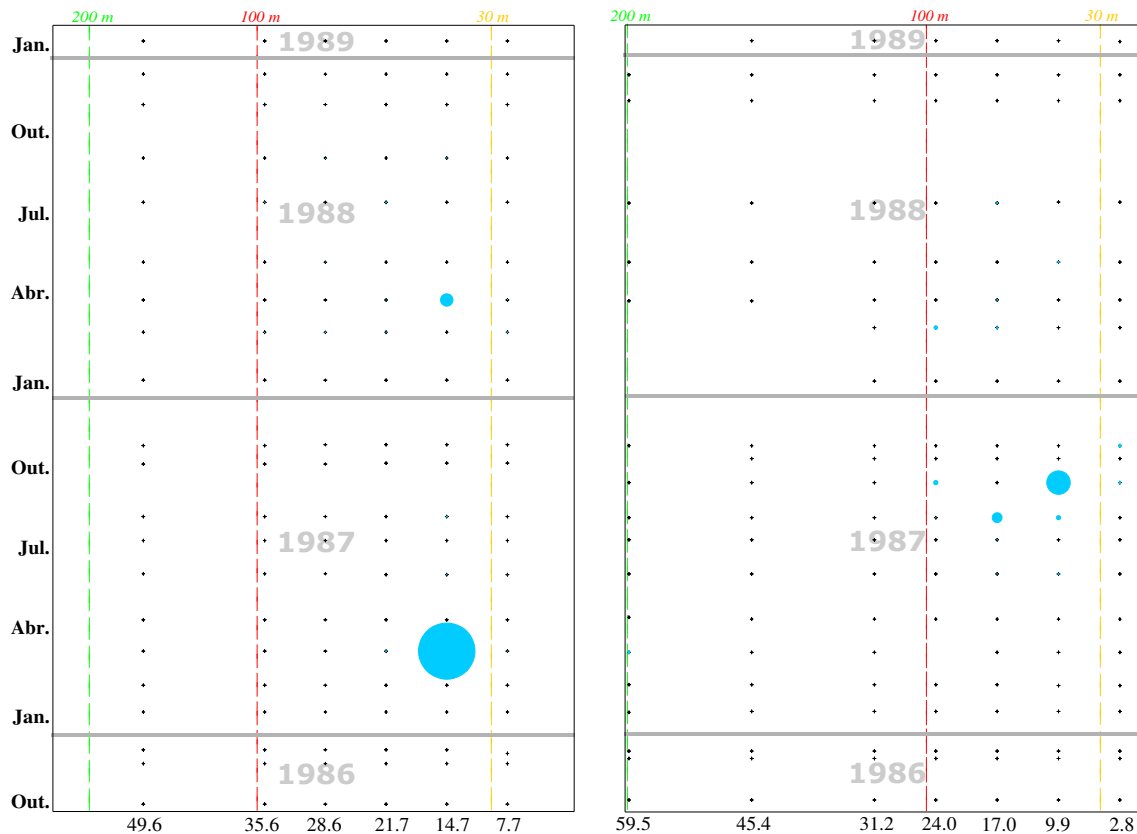


Figura 24: Diagrama representativo da abundância de zoé II de *P. longicornis* (ind.m⁻³) entre Outubro de 1986 e Janeiro de 1989 em Espinho (gráfico do lado esquerdo) e na Figueira da Foz (gráfico do lado direito); estações representadas por +; eixo dos $\mathcal{X}\mathcal{X}$ representa a distância (em km) entre a costa e o largo; eixo dos $\mathcal{Y}\mathcal{Y}$ representa os meses amostrados; as linhas verticais correspondem às batimétricas dos 30 m (a amarelo), dos 100 m (a vermelho), e dos 200 m (a verde); escala da Figueira da Foz representada no gráfico corresponde a 1/10 da escala representada para Espinho.

A evolução mensal da abundância do megalopa ao longo do ano (Figura 25) apresenta um pico de abundância no início da Primavera (em Abril) e outro durante o Verão (em Agosto). Os valores de abundância para este estágio são mais baixos que os registados para os zoés. Também não se registaram ocorrências de megalopas na coluna de água entre Novembro e Fevereiro.

Após a análise dos dados históricos, verifica-se que os megalopas distribuídos a Norte da Ria de Aveiro (Figura 14) correspondem na sua maioria ao primeiro máximo registado

entre Agosto e Outubro de 1987 (Figura 26), valor que descreve o máximo de abundância mensal para este estádio nos dois transectos analisados entre Outubro de 1986 e Janeiro de 1989.

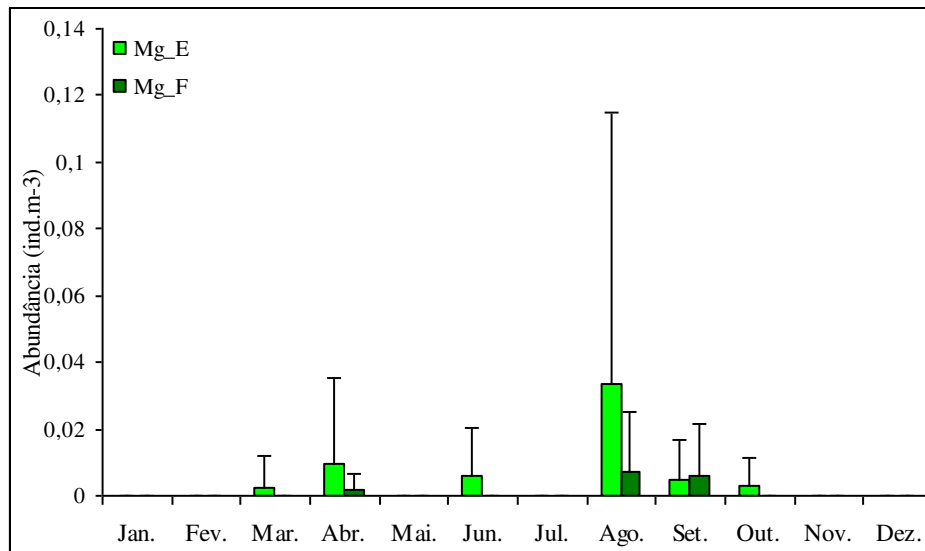


Figura 25: Abundâncias médias (\pm DP) mensais (ind.m⁻³) de megalopa de *P. longicornis*, entre Outubro de 1986 e Janeiro de 1989, nas fiadas de Espinho (Z1_E) e Figueira da Foz (Z1_F).

Este estádio parece adoptar um comportamento mais costeiro, pois há uma aproximação das abundâncias larvares à costa, com os máximos de abundância registados entre os 7 e os 8 km da costa (Figura 26).

De realçar os valores de abundância do transecto a Norte, que em 1987 apresentam o seu primeiro pico de ocorrência de megalopas no plâncton no final do mês de Março com valores bastante baixos, pico a que se segue o máximo do ano registado durante o Verão. Em 1988 parece haver uma troca dos máximos, ou seja, no início do mês de Abril o primeiro pico registado corresponde ao máximo de abundância anual para o megalopa, e o segundo pico (de Verão) está representado com valores muito baixos. De notar que este

pico do início da Primavera encontra-se espacialmente mais afastado da costa que o segundo pico do Verão.

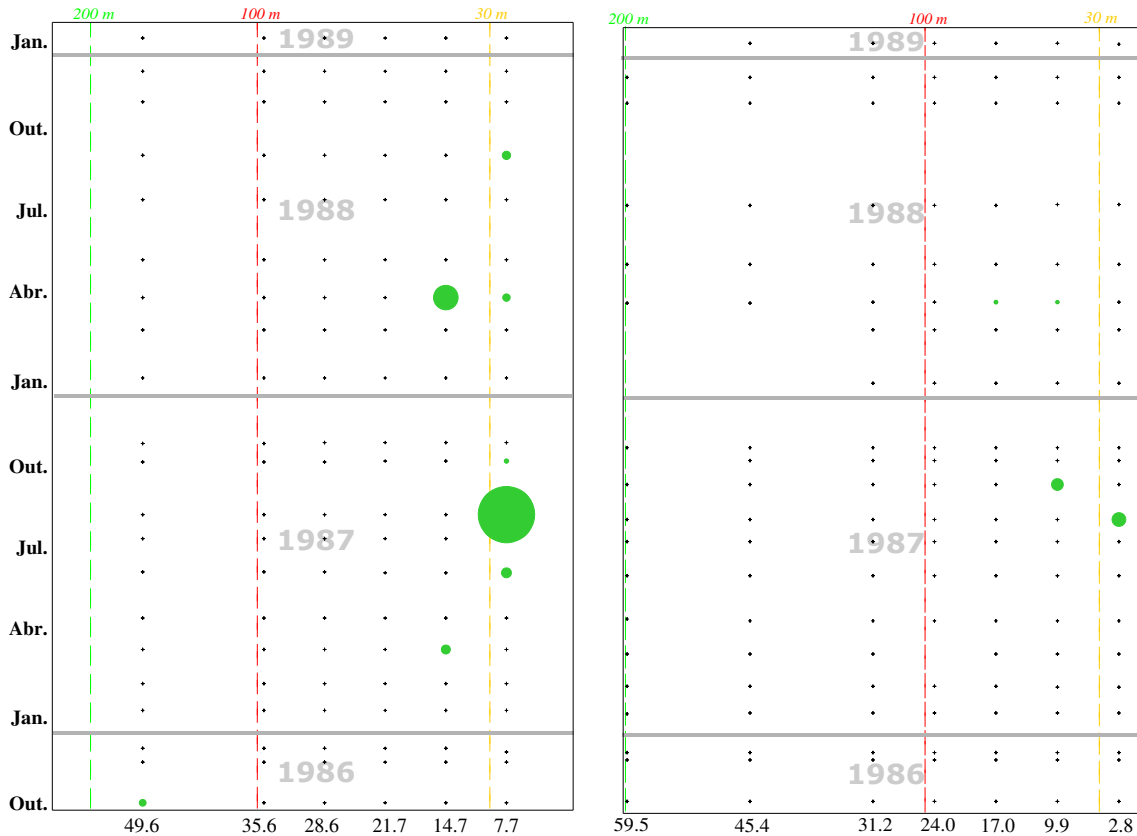


Figura 26: Diagrama representativo da abundância do megalopa de *P. longicornis* (ind.m⁻³) entre Outubro de 1986 e Janeiro de 1989 em Espinho (gráfico do lado esquerdo) e na Figueira da Foz (gráfico do lado direito); estações representadas por +; eixo dos $\mathcal{X}\mathcal{X}$ representa a distância (em km) entre a costa e o largo; eixo dos $\mathcal{Y}\mathcal{Y}$ representa os meses amostrados; as linhas verticais correspondem às batimétricas dos 30 m (a amarelo), dos 100 m (a vermelho), e dos 200 m (a verde); escala da Figueira da Foz representada no gráfico corresponde a 1/10 da escala representada para Espinho.

7. Discussão

Com este estudo foi possível descrever com sucesso a ecologia larvar de *Pisidia longicornis*, na região da plataforma continental adjacente à Ria de Aveiro.

- Distribuição vertical das larvas de *P. longicornis*

A abundância do primeiro estágio larvar de *P. longicornis* à superfície (camada de neuston), no período noturno, encontra-se de acordo com o descrito por Drake et al. (1998), que afirmam que o zoé I desta espécie é mais abundante à superfície durante a noite. O primeiro zoé encontra-se associado à chegada da bolsa de água menos salina no segundo dia, que se desloca para o largo; provavelmente a maioria das larvas está a ser escoada dos sistemas estuarinos a Norte da Ria de Aveiro, nesta lente de água menos salina.

O zoé II parece preferir profundidades um pouco maiores relativamente ao estágio anterior, uma vez que 34% dos indivíduos se encontram entre os 10 e os 15 m, comportamento também observado por Roman e Boicourt (1999) para os estádios larvares de alguns caranguejos como *Uca*. A distribuição vertical descrita para *Uca* está relacionada com o estágio de desenvolvimento, o que nos leva a supor que também para os estádios larvares de *P. longicornis* a ontogenia é um elemento decisivo na posição ocupada na coluna de água.

As mudanças ontogénicas na osmoregulação em crustáceos decápodes existem e evidenciam uma forte função de controlo hiper-osmótico na eclosão, fraca ou ausente nos estádios larvares subsequentes, e novamente forte capacidade reguladora no megalopa (Charmantier et al. 2002, Anger 2003). O primeiro estágio larvar de *P. longicornis* deverá

estar sujeito a grandes gradientes osmóticos, daí que seja capaz de efectuar as suas migrações verticais desde a superfície até aos 25 m de profundidade onde já não é tão sentido o efeito da lente de água menos salina; o zoé II efectuará migrações que favoreçam o seu desenvolvimento óptimo, evitando a camada de água menos salina; o megalopa migra para a superfície, durante o período nocturno, supondo o retorno à zona costeira.

Relativamente aos megalopas, os resultados permitem-nos concluir que estes efectuam as suas migrações durante a noite, desde o fundo até à camada de neuston, comportamento também descrito por Abelló e Guerao (1999). A sua presença na coluna de água, durante o tempo de amostragem é quase exclusiva no período nocturno. Durante o dia este estágio larvar deverá manter-se junto ao fundo, uma vez que é encontrado com baixos valores de abundância em toda a coluna de água. Esta é uma hipótese que deverá ser testada em futuros trabalhos, mas que parece fazer sentido já que não existem explicações do ponto de vista oceanográfico que expliquem este desaparecimento diurno em dias consecutivos.

O segundo zoé é provavelmente advectado do ponto fixo com a chegada da segunda bolsa de água menos salina, uma vez que na terceira noite surge com abundâncias bastante inferiores nas camadas de sua preferência. O mesmo parece acontecer, com menor intensidade aos megalopas. O megalopa migra para a superfície uma vez que verticalmente as suas abundâncias são elevadas na camada de neuston, situação verificada em todas as noites do período de amostragem. Este comportamento está de acordo com as teorias de Pineda (1991), Shanks (1995) e Eggleston et al. (1998a) que supõem que a advecção superficial em direcção à costa, conseqüente do relaxamento de uma condição de afloramento, seja o mecanismo adoptado por este estágio no transporte para os locais de assentamento. Provavelmente as migrações verticais do megalopa reflectem mecanismos

de transporte/retenção na plataforma observados em outras espécies neste mesmo local (Peliz et al. 2004), ou seja, durante o período de amostragem não ocorre um transporte efectivo para os locais de assentamento.

Os resultados apresentados parecem apontar para uma relação entre o fornecimento larvar e os mecanismos de transporte físico, dos megalopas de *P. longicornis*, semelhante à descrita por Shanks nos seus trabalhos, ou seja, a presença dos megalopas na camada de superfície poderá ser interpretada como uma estratégia de transporte para junto da costa, através de ondas internas (Shanks 1985, 1988, 1995, Shanks e Wright 1987, Shanks et al. 2000). Também o relaxamento da frente de afloramento tem sido apontado como uma hipótese para a explicação do fornecimento de megalopas à costa, para a Ria de Aveiro (Almeida e Queiroga 2003), o que no entanto, não pode ser corroborado pelos resultados obtidos no presente estudo, uma vez que apesar de se ter verificado o relaxamento do afloramento os campos de salinidade e temperatura continuaram a revelar condições de afloramento suficientemente intensas .

Santos et al. (2004) verificam que os padrões de transporte larvar são dependentes de vários aspectos locais. Estes autores referem que nesta zona em particular ocorre um mecanismo de retenção vertical, razão que justifica a retenção de larvas de peixe numa mesma área e que justifica também que os estádios larvares de *P. longicornis* não sejam completamente advectados da plataforma em condições de afloramento costeiro.

- Distribuição espacial das larvas de *P. longicornis*

A distribuição larvar de *P. longicornis* na costa ocidental de Portugal continental está intimamente relacionada com a hidrografia do local, facto também constatado por Abelló e Guerao (1999) para o Mediterrâneo ocidental, quando consideraram que existe uma forte ligação entre a distribuição dos megalopas desta espécie e a hidrografia costeira. Durante a nossa experiência, verificou-se que as condições oceanográficas da área apresentaram características particulares, e condicionaram de maneira diferente a distribuição larvar dos diferentes estádios. Estas condições são idênticas às descritas por Peliz et al. (2002) para a mesma área, em que se verifica um relaxamento do afloramento semelhante ao do presente estudo, apesar dos campos de temperatura e salinidade continuarem a revelar condições de afloramento suficientemente intensas.

Santos et al. (2004) afirmam que as condições oceanográficas locais favorecem a retenção larvar: eventos de afloramento costeiro durante a época de reprodução podem influenciar significativamente a distribuição larvar do ictioplâncton. Os autores descrevem a associação entre ovos e larvas de *Sardina pilchardus* com uma lente de água menos salina na zona adjacente à Ria de Aveiro, que provavelmente estariam a ser advectados no seu interior. O mesmo pode acontecer com *P. longicornis*, mas de modo diferente devido às migrações verticais, que são de pouca amplitude nas larvas de *S. pilchardus* (Santos *com. pess.*).

Podemos supor estarmos perante uma situação em que o zoé I, depois de um transporte inicial, se mantém no mesmo local efectuando migrações verticais. Drake et al. (1998) afirmam que no interior do estuário do Río San Pedro, na Baía de Cádiz, nunca encontram estádios larvares mais velhos que o zoé I para esta espécie, supondo a exportação deste estádio para a zona costeira adjacente, o que deverá também ocorrer com as larvas de *P.*

longicornis, relativamente à Ria de Aveiro e outros sistemas costeiros. A área de distribuição do zoé II sendo exactamente a mesma que a do estágio anterior, prova que as migrações verticais em conjunto com a possível zona de retenção referida por Santos et al. (2004) para a área, permitem que larvas de espécies costeiras provenientes da Ria de Aveiro ou das zonas costeiras a Norte deste sistema, possam aí completar o seu desenvolvimento larvar, e assim, proporcionar um bom recrutamento para as áreas onde ocorrem as populações parentais.

Os megalopas estão relativamente aos dois primeiros estádios numa posição mais costeira, o que indicia o seu sucesso na aproximação aos locais de assentamento, junto das populações adultas.

Verifica-se que a abundância dos zoés é mais elevada nos transectos a Norte da Ria de Aveiro, e os megalopas apresentam os seus máximos a Sul. Este padrão de distribuição deverá estar relacionado com os processos oceanográficos desta região. Em conclusão, a área a norte da Ria de Aveiro deverá constituir uma zona de retenção, não só para ovos e larvas de peixes (Santos et al. 2004) mas também para larvas de crustáceos das quais *P. longicornis* são um exemplo, como o nosso trabalho demonstra. No entanto, as estratégias utilizadas pelos diferentes grupos do meroplâncton, capazes desta retenção é que são distintas. A distribuição do ictioplâncton (ovos e larvas de peixes) está claramente associada à lente de água menos salina transportada e retida naquela zona, ao passo que larvas de *P. longicornis* após o transporte para a zona de retenção deverão efectuar migrações verticais que as ajudam a manter-se no mesmo local.

- Distribuição temporal

Os resultados obtidos encontram-se em concordância com o descrito por outros autores para a distribuição anual de larvas de *P. longicornis* no plâncton (Paula 1993, González-Gordillo 1999, Robinson e Tully 2000). As larvas de *P. longicornis* apresentam uma distribuição bimodal na região adjacente à Ria de Aveiro, sugerindo duas emissões larvares anuais separadas, ou seja entre Fevereiro e Março, e entre Outubro e Novembro.

O facto dos megalopas ocorrerem um pouco mais afastados da linha de costa na Primavera (a cerca de 15 km), que durante o final do Verão (a aproximadamente 8 km), poderá ser devido a diferentes causas. Esta situação pode ser devida a diferentes locais de emissão das larvas. Smaldon (1972) verificou diferentes períodos de ocorrência larvar de duas populações de *P. longicornis* no plâncton, conforme considerava fêmeas do litoral, ou do sublitoral. Outra razão, e a mais provável neste caso, é que as diferenças na ocorrência larvar estejam associadas aos padrões de circulação costeira locais. Sabendo-se que nesta região existem condições de transporte costa-largo, mas também de retenção (Santos et al. 2004), e que durante a Primavera se verifica um mínimo no regime de afloramento (Fiúza et al. 1982), o transporte dos megalopas vai ocorrer para Norte (Frouin et al. 1990), com uma tendência para um maior afastamento da linha de costa (Santos et al. 2004).

Os dois picos de ocorrência temporal de megalopas de *P. longicornis* estão separados espacialmente na área considerada. O da primavera ocorre principalmente no transecto a Norte, e o do Verão é mais significativo no transecto a Sul. O primeiro pico, em Espinho,

EMAC V

estará relacionado com a zona de retenção existente nesta época do ano, naquele local (Santos et al. 2004). Já as larvas que ocorrem na área da Figueira da Foz deverão ter sido transportadas como consequência do afloramento costeiro, o qual pressupõe um transporte para Sul (Peliz et al. 2002), no Verão.

EMAC V

8. Conclusões

Pisidia longicornis revelou-se um excelente modelo ecológico para a compreensão dos fenómenos envolvidos na ecologia larvar de crustáceos decápodes na costa ocidental de Portugal Continental. Todos os objectivos propostos neste trabalho foram atingidos e permitiu tirar as seguintes conclusões:

- As condições hidrológicas não corresponderam a uma situação típica de afloramento. No entanto, apesar de uma situação favorável à convergência costeira continuou a existir estratificação e os campos de salinidade e temperatura continuaram a revelar condições de afloramento suficientemente intensas;

- Os processos de transporte dos zoés I de *P. longicornis* são fortemente dependentes das características oceanográficas locais. O transporte das áreas de eclosão até à plataforma continental pode fazer-se através da lente de água menos salina vinda da costa;

- A migração vertical de todos os estádios larvares de *P. longicornis* está relacionada com o ciclo circadiano, ocorrendo a sua subida na coluna de água durante a noite, com os máximos de abundância registados durante este período para todos os estádios larvares, e a migração para as camadas inferiores durante o dia. Cada estágio descreve um ritmo de ascensão/afundamento distinto, e um centro de distribuição larvar nocturno distinto. O zoé I tem o seu centro entre os 5 e os 10 m, o zoé II tem-no entre os 10 e os 15 m e o megalopa tem o seu máximo entre a superfície e os 25 m (sendo o seu centro de distribuição, em profundidade, entre os 10 e os 15 m). Importante no caso do megalopa são as abundâncias registadas na neuston durante o período nocturno que nos permite

considerar, que a deslocação para a superfície destas larvas será para permitir o transporte para junto da costa;

- As migrações verticais descrevem um movimento de ascensão na coluna de água no período nocturno, com ritmos diferentes para os diferentes estádios de desenvolvimento. O zoé I, com um padrão mais débil devido à sua condição de recém-chegado, ascende na coluna de água desde cerca de 25 m de profundidade até à camada subsuperficial. Por seu lado, o zoé II inicia a sua migração logo após o pôr-do-sol, desde próximo do fundo até à camada subsuperficial, atingindo um máximo na camada dos 10-15 m às 2 horas. Finalmente, o megalopa migra verticalmente na coluna de água entre as 0 e as 4 horas, desde o fundo até à camada de neuston onde surge, relativamente aos zoés, com abundâncias muito elevadas. Os megalopas encontram-se com maiores abundâncias mais próximo da costa, havendo efectivamente uma aproximação aos locais de assentamento por parte deste último estágio larvar;

- Todos os estádios larvares de *P. longicornis* ocorrem na plataforma continental, numa área que, em geral, não ultrapassa os 30 km de distância à costa. Os zoés mantêm-se sempre no mesmo local, sendo as migrações verticais e as condições oceanográficas, os mecanismos que permitem a retenção larvar na área, descrita como zona de retenção. O megalopa ocorre sempre numa posição mais costeira evidenciando o sucesso do seu deslocamento para os locais do assentamento. A área de retenção parece ser um fenómeno recorrente, naquele local e traduz um comportamento específico na dinâmica larvar. As migrações verticais associadas aos processos oceanográficos descritos por Santos et al. (2004) parecem ser os mecanismos que permitem a sua retenção nesta região da plataforma continental portuguesa;

EMAC V

- O ciclo anual planctónico de *P. longicornis* na área em estudo apresenta dois picos de emissão larvar (Março-Abril e Julho-Setembro), sugerindo dois episódios de recrutamento (Março-Abril e Agosto-Outubro), com implicações no local de assentamento.

9. Referências

- Abelló,P. e Guerao,G. (1999) Temporal variability in the vertical and mesoscale spatial distribution of crab megalopae (Crustacea: Decapoda) in the Northwestern Mediterranean. *Estuar. Coast. Shelf. Sci.*, **49**, 129-139.
- Agard,J.B.R. (1999) A four-dimensional response surface analysis of the ontogeny of physiological adaptation to salinity and temperature in larvae of the palaemonid shrimp *Macrobrachium rosenbergii* (de Man). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **236**, 209-233.
- Almeida,M.J. e Queiroga,H. (2003) Physical forcing of onshore transport of crab megalopae in the northern Portuguese upwelling system. *Estuar. Coast. Shelf. Sci.*, **57**, 1091-1102.
- Anger,K. (2003) Salinity as a key parameter in the larval biology of decapod crustaceans. *Inv. Rep. Dev.*, **43** (1), 29-45.
- Anger,K., Spivak,E., Bas,C., Ismael,D., Luppi,T. (1994) Hatching rhythms and dispersion of decapod crustacean larvae in a brackish coastal lagoon in Argentina. *Helgoländer Meeresunters*, **48**, 445-466.
- Barton,E.D. (1998) Eastern boundary of the North Atlantic: Northwest Africa and Iberia. In: A.Robinson & K.H. Brink (Eds.) *The sea*. Vol. 11, John Willey & Sons, New York, 1062p.
- Bergin,M.E. (1981) Hatching rhythms in *Uca pugilator* (Decapoda: Brachyura). *Mar. Biol.*, **63**, 151-158.
- Bilton,D.T., Paula,J., Bishop,J.D.D. (2002) Dispersal, genetic differentiation and speciation in estuarine organisms. *Estuar. Coast. Shelf. Sci.*, **55**, 937-952.
- Blackmon,D.B., e Eggleston,D.B. (2001) Factors influencing planktonic, post-settlement dispersal of early juvenile blue crabs (*Callinectes sapidus* Rathbun). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **257**, 183-203.

- Blanton,J., Wenner,E., Werner,F., Knott,D. (1995) Effects of wind-generated coastal currents on the transport of blue crab megalopae on a shallow continental shelf. *Bull. Mar. Sci.*, **57** (3), 739-752.
- Blanton,J.O., Werner,F.E., Kapolnai,A., Blanton,B.O., Wenner,E.L. (1999) Wind-generated transport of fictitious passive larvae into shallow tidal estuaries. *Fish. Oceanogr.*, **8** (Suppl. 2), 210-223.
- Boylan,J.M. e Wenner,E.L. (1993) Settlement of brachyuran megalopae in a South Carolina, USA, estuary. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **97**: 237-246.
- Brookins,K.G. e Epifanio,C.E. (1985) Abundance of Brachyuran Larvae in a Small Coastal Inlet over six Consecutive Tidal Cycles. *Estuaries*, **8** (1), 60-67.
- Caddy,J.F. (1986) Modelling stock- recruitment processes in Crustacea: some practical and theoretical perspectives. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **43**, 2330-2344.
- Charmantier,G., Giménez,L., Charmantier-Daures,M., Anger,K. (2002) Ontogeny of osmoregulation, physiological plasticity and larval export strategy in the grapsid crab *Chasmagnathus granulata* (Crustacea, Decapoda). *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **229**, 185-194.
- Chauvad,L., Thouzeau,G., Grall,J. (1996) Experimental collection of great scallop postlarvae and other benthic species in the Bay of Brest : settlement patterns in relation to spatio-temporal variability of environmental factors. *Aquac. International*, **4**, 263-288.
- Chen,Y.H., Shaw,P.T., Wolcott,T.G. (1997) Enhancing estuarine retention of planktonic larvae by tidal currents. *Estuar. Coast. Shelf. Sci.*, **45** (4), 525-533.
- Christy,J.H. (1978) Adaptive significance of reproductive cycles in the fiddler crab *Uca pugilator*: a hypothesis. *Science*, **199**, 453-455.

- Christy, J.H. (1982) Adaptive significance of semilunar cycles of larval release in fiddler crabs (Genus *Uca*): test of an hypothesis. *Biol. Bull.*, **163**, 251-263.
- Christy, J.H. (1986) Timing of larval release by intertidal crabs on an exposed shore. *Bull. Mar. Sci.*, **39** (2), 176-191.
- Christy, J.H. e Stancyk, S.E. (1982) Timing of larval production and flux of invertebrate larvae in a well-mixed estuary. In: U S Kennedy (ed.) *Estuarine Comparisons*. Academic press, NY, pp. 489-503.
- Christy, J.H. e Morgan, S.G. (1998) Estuarine immigration by crab postlarvae: mechanisms, reliability and adaptive significance. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **174**, 51-65.
- Cronin, T.W. (1982) Estuarine Retention of Larvae of the Crab *Rhithropanopeus harrisi*. *Estuar. Coast. Shelf Sci.*, **15**, 207-220.
- Cronin, T.W. e Forward, R.B. Jr. (1979) Tidal Vertical Migration: An Endogenous Rhythm in Estuarine Crab Larvae. *Science*, **207**, 1020-1022.
- Cronin, T.W. e Forward, R.B. Jr. (1980) The effects of starvation on phototaxis and swimming of larvae of the crab *Rhithropanopeus harrisi*. *Biol. Bull.*, **158**, 283-294.
- Cronin, T.W. e Forward, R.B. Jr. (1982) Tidally timed behavior: effects on larval distributions in estuaries. In: US Kennedy (ed) *Estuarine Comparisons*. Academic press, NY, pp. 505-520.
- Cronin, T.W. e Forward, R.B. Jr. (1986) Vertical migration cycles of crab larvae and their role in larval dispersal. *Bull. Mar. Sci.*, **39** (2), 192-201.
- Dawirs, R.R. (1985) Temperature and larval development of *Carcinus maenas* (Decapoda) in the laboratory; predictions of larval dynamics in the sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **24**, 297-302.
- De Coursey, P. (1979) Egg hatching rhythms in three species of fiddler crabs. In: Naylor, E. and Hartnoll, R.G. (eds) *Cyclic Phenomena in Marine Plants and Animals*.

Proceedings of the 13th European Marine Biological Symposium. Pergamon Press, Oxford, pp. 399-405.

- De Vries, M.C., Tankersley, R.A., Forward, R.B. Jr., Kirby-Smith, W.W., Luettich, R.A. Jr. (1994) Abundance of estuarine crab larvae is associated with tidal hydrologic variables. *Mar. Biol.*, **118**, 403-413.
- DiBacco, C., Sutton, D., McConnico, L. (2001) Vertical migration behavior and horizontal distribution of brachyuran larvae in a low-inflow estuary: implications for bay-ocean exchange. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **217**, 191-206.
- Dittel, A.I. e Epifanio, C.E. (1982) Seasonal abundance and vertical distribution of crab larvae in Delaware Bay. *Estuaries*, **5**, 197-202.
- dos Santos, A. (1999) Larvas de Crustáceos Decápodes ao Largo da Costa Portuguesa. Tese de Doutoramento, Universidade de Lisboa, Lisboa, Portugal.
- dos Santos, A. e González-Gordillo (2004) Illustrated key for the identification of the Pleocyemata (Crustacea: Decapoda) zoeal stages, from the coastal region of southwestern Europe. *J. Mar. Biol. Ass. U. K.*, **84**, 205-227.
- Drake, P., Arias, A.M., Rodríguez, A. (1998) Seasonal and tidal abundance patterns of decapod crustacean larvae in a shallow inlet (SW Spain). *J. Plank. Res.*, **20** (3), 585-601.
- Eckman, J.E. (1996) Closing the larval loop: linking larval ecology to the population dynamics of marine benthic invertebrates. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **200**, 207-237.
- Eggleston, D.B., Armstrong, D.A., Elis, W.E., Patton, W.S. (1998a) Estuarine fronts as conduits for larval transport: hydrodynamics and spatial distribution of Dungeness crab postlarvae. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **164**, 73-82.

- Eggleston,D.B., Etherington,L.L., Elis,W.E. (1998b) Organism response to habitat patchiness: species and habitat-dependent recruitment of decapod crustaceans. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **223**, 111-132.
- Eggleston,D.B., Elis,W.E., Etherington,L.L., Dahlgren,C.P., Posey,M.H. (1999) Organism response to habitat fragmentation and diversity: habitat colonization by estuarine macrofauna. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **236**, 107-132.
- Epifanio,C.E., Little,K.T., Rowe,P.M. (1988) Dispersal and recruitment of fiddler crab larvae in the Delaware River estuary. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **43**, 181-188.
- Etherington,L.L. e Eggleston (2000) Large-scale blue crab recruitment: linking postlarval transport, post-settlement planktonic dispersal, and multiple nursery habitats. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **204**, 179-198.
- Fiúza,A.F.G., Macedo,M.E., Guerreiro,M.R. (1982) Climatological space and time variation of the Portugal coastal upwelling. *Oceanologica Acta*, **5** (1), 31-40.
- Forward,R.B. Jr (1974) Negative phototaxis in crustacean larvae: possible functional significance. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **16**, 11-17.
- Forward,R.B. Jr. (1987) Larval release rhythms of Decapod Crustaceans: an overview. *Bull. Mar. Sci.*, **41** (2), 165-176.
- Forward,R.B. Jr. (1989) Behavioral responses of crustacean larvae to rates of salinity change. *Biol. Bull.*, **176**, 229-238.
- Forward,R.B. Jr. e Cronin,T.W. (1980) Tidal rhythms of activity and phototaxis of an estuarine crab larvae. *Biol. Bull.*, **158**, 295-303.
- Forward,R.B. Jr., Lohmann,K., Cronin,T.W. (1982) Rhythms in larval release by an estuarine crab (*Rhithropanopeus harrisi*). *Biol. Bull.*, **163**, 287-300.
- Forward,R.B. Jr. e Rittschof,D. (1994) Photoresponses of crab megalopae in offshore and estuarine waters: implications for transport. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **182**, 183-192.

- Forward,R.B. Jr., Swanson,J., Tankersely,R.A., Welch,J.M. (1997) Endogenous swimming rhythms of blue crab, *Callinectes sapidus*, megalopae: effects of offshore and estuarine cues. *Mar. Biol.*, **127**, 621-628.
- Forward,R.B. Jr. e Rittschof,D. (2000) Alteration of photoresponses involved in diel vertical migration of a crab larva by fish mucus and degradation products of mucopolysaccharides. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **245**, 277-292.
- Frouin,R., Fiúza,A.F.G., Ambar,I., Boyd,T.J. (1990) Observations of a Poleward Surface Current off the Coasts of Portugal and Spain During Winter. *J. Geoph. Res.*, **95**, nº C1, 679-691.
- Fusté,X. (1982) Ciclo anual de las larvas de Crustáceos Decápodos de la costa de Barcelona. *Inv. Pesq.*, **46** (2), 287-303.
- Fusté,X. e Gili,J.-M. (1991) Distribution pattern of decapod larvae off the north-western Iberian Península coast (NE Atlantic). *J. Plank. Res.*, **13** (1), 217-228.
- Gaines,S.D. e Lafferty,K.D. (1995) Modeling the dynamics of Marine Species: The importance of incorporating larval dispersal. In: McEdward, L. (ed) *Ecology of marine invertebrate larvae*. CRC Press, Boca Raton, pp. 342-389.
- García-Raso,J.E. (1987) Consideraciones taxonómicas sobre algunas especies de Crustáceos Decápodos de fondos de concrecionamiento calcáreo y *Posidonia oceanica*: *Pisidia longicornis*-*Pisidia longimana* y *Galathea bolivari*-*Galathea cenanroii*. *Inv. Pesq.*, **51** (2), 277-292.
- Garrison,L.P. (1999) Vertical migration behavior and larval transport in brachyuran crabs. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **176**, 103-113.
- González-Gordillo,J.I. (1999) Estados larvarios planctónicos de los crustáceos decápodos de las bahías de Cádiz y Algeciras: aspectos morfológicos y ecológicos. Tese de

Doutoramento, Consejo Superior de Investigaciones Científicas, Puerto Real, Espanha.

- González-Gordillo, J.I., dos Santos, A., Rodríguez, A. (2001) Checklist and annotated bibliography of decapod crustacean larvae from the Southwestern European coast (Gibraltar Strait area). *Sci. Mar.*, **65** (4), 275-305.
- Gove, D.Z. e Mambonhe, R.J. (2000) Larval emission in crab species (*Uca annulipes*, *Uca vocans*, *Uca chlorophthalmus* and *Sesarma guttatum*) from Saco da Inhaca mangrove, Inhaca Island, southern Mozambique. In: *Macrobenthos of Eastern African mangroves: life cycles and reproductive biology of exploited species, Final report ERBIC 18-CT96-0127*, Part B, Florence, pp. 13-30.
- Gove, D.Z. e Paula, J. (2000) Rhythmicity of larval release in three species of intertidal brachyuran crabs (Crustacea, Brachyura) from Inhaca island, Mozambique. *Mar. Biol.*, **136**, 685-691.
- Grimes, C.B. e Finucane, J.H. (1991) Spatial distribution and abundance of larval and juvenile fish, chlorophyll and macrozooplankton around the Mississippi River discharge plume, and the role of the plume in fish recruitment. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **75**, 109-119.
- Hines, A.H. (1986) Larval problems and perspectives in life histories of marine invertebrates. *Bull. Mar. Sci.*, **39** (2), 506-525.
- Hobbs, R.C. e Botsford, L.W. (1992) Diel vertical migration and timing of metamorphosis of larvae of the Dungeness crab *Cancer magister*. *Mar. Biol.*, **112**, 417-428.
- Holthuis, L.B. (1961) Report on a collection of Crustacea Decapoda and Stomatopoda from Turkey and the Balkans. *Zool. Verh. Leiden.*, **47**, 1-67.

- Hovel, K.A. e Morgan, S.G. (1997) Planktivory as a selective force for reproductive synchrony and larval migration. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **157**, 79-95.
- Ibanez, F. (1971) Effect des transformations des données dans l'analyse factorielle en ecologie planctonique. *Cahiers océanographiques*, **23** (6), 545-561.
- Incze, L.S., Armstrong, D.A., Smith, S.L. (1987) Abundance of larval tanner crabs (*Chionoecetes* spp.) in relation to adult females and regional oceanography of the southeastern Bering sea. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **44**, 1143-1156.
- Johnson, G.E. e Gonor, J.J. (1982) The Tidal Exchange of *Callinassa californiensis* (Crustacea, Decapoda) Larvae Between the Ocean and the Salmon River Estuary, Oregon. *Estuar. Coast. Shelf Sci.*, **14**, 501-516.
- Koukouras, A., Mavidis, M., Noël, P.Y. (2002) The genus *Pisidia* Leach (Decapoda, Anomura) in the Northeastern Atlantic Ocean and the Mediterranean Sea. *Crustaceana*, **75** (3-4), 451-463.
- Kurian, C.V. (1956) Larvae of Decapod Crustacea from the Adriatic Sea. *Acta Adriat.*, **6** (3), 1-108.
- Lambert, R. e Epifanio, C.E. (1982) A Comparison of Dispersal Strategies in Two Genera of Brachyuran Crab in a Secondary Estuary. *Estuaries*, **5** (3), 182-188.
- Latz, M.I. e Forward, R.B. Jr. (1977) The effect of salinity upon phototaxis and geotaxis in a larval crustacean. *Biol. Bull.*, **153**, 163-179.
- Lebour, M.V. (1943) The larvae of the genus *Porcellana* (Crustacea Decapoda) and related forms. *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.*, **25**, 721-737.
- Lindley, J.A. (1986) Vertical distributions of decapod crustacean larvae and pelagic post-larvae over Great Sole Bank (Celtic Sea) in June 1983. *Mar. Biol.*, **90**, 545-549.

- Lindley, J.A., Williams, R., Conway, D.V.P. (1994) Variability in dry weight and vertical distributions of decapod larvae in the Irish Sea and North Sea during the sea. *Mar. Biol.*, **120**, 385-395.
- Little, K.T. e Epifanio, C.E. (1991) Mechanisms for the re-invasion of an estuary by two species of brachyuran megalopae. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **68**, 235-242.
- Lourenço, P. (2003) Ritmos diários das larvas de Crustáceos Decápodes em águas superficiais, na costa Noroeste de Portugal. Relatório de Estágio, IPIMAR/ Universidade de Aveiro, Aveiro, Portugal.
- MacDiarmid, A.B. (1985) Sunrise release of larvae from the panulirid rock lobster *Jasus edwardsii*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **21**, 313-315.
- Martin, J. (2001) Les larves de crustacés décapodes des côtes françaises de la Manche. Identification, période, abondance. Edições Ifremer, França.
- McConaughy, J.R. (1992) Decapod Larvae: Dispersal, Mortality, and Ecology. A Working Hypothesis. *Amer. Zool.*, **32**, 512-523.
- McConnaughey, R.A., Armstrong, D.A., Hickey, B.M., Gunderson, D.R. (1992) Juvenile dungeness crab (*Cancer magister*) recruitment variability and oceanic transport during the pelagic larval phase. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **49**, 2028-2044.
- Morgan, S.G. (1995) Life and death in the plankton: larval mortality and adaptation. In: McEdward, L. (ed) *Ecology of marine invertebrate larvae*. CRC Press, Boca Raton, pp. 279-321.
- Morgan, S.G. e Christy, J.H. (1995) Adaptive significance of the timing of larval release by crabs. *Amer. Nat.*, **145**, 457-479.
- Morgan, S.G. e Christy, J.H. (1997) Planktivorous fishes as selective agents for reproductive synchrony. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **209**, 89-101.

- Neves,A.M. (1977) Crustáceos Decápodes marinhos de Portugal Continental existentes no Museu Bocage. III. Anomura. *Arquivos do Museu Bocage*, 2ª Sér., **6** (10), 153-206.
- Oishi,K. e Saigusa,M. (1997) Night time emergence patterns of planktonic and benthic crustaceans in a shallow subtidal environment. *J. Oceanogr.*, **53** (6), 611-621.
- Paula,J. (1987) Seasonal distribution of Crustacea Decapoda larvae in S. Torpes bay, South-western Portugal. *Inv. Pesq.*, **51** (Supl. 1), 267-275.
- Paula,J. (1989) Rhythms of larval release of decapod crustaceans in the Mira Estuary, Portugal. *Mar. Biol.*, 100, 309-312
- Paula,J. (1993) Ecologia da Fase Larvar e Recrutamento de Crustáceos Decápodes do Estuário do Rio Mira. Tese de Doutoramento, Universidade de Lisboa, Lisboa, Portugal.
- Paula,J. (1998) Larval retention and dynamics of the prawns *Palaemon longirostris* H. Milne Edwards and the *Crangon crangon* Linnaeus (Decapoda, Caridea) in the Mira estuary, Portugal. *Inv. Rep. Dev.*, **33** (2-3), 221-228.
- Paula,J., Bartilotti,C., Dray,T., Macia,A., Queiroga,H. (2004) Patterns of temporal occurrence of brachyuran crab larvae at Saco Mangrove creek, Inhaca Island (South Mozambique): implications for flux and recruitment. *J. Plank. Res.*, **26** (10), 1163-1174.
- Peliz,A., Rosa,T.L., Santos,A.M., Pissarra,J.L. (2002) Fronts, jets and counter-flows in the Western Iberian upwelling system. *J. Mar. Systems*, **35**, 61-77.
- Peliz,A., Marchesiello,P., Dubert,J. (2004) A nested configuration of Western Iberia with application to Crab Larvae dispersal/recruitment. In: *2004 ROMS/TOMS European Workshop*, Venice, Italy, pp. 18-20.
- Pereira,F., Pereira,R., Queiroga,H. (2000) Flux of decapod larvae and juveniles at a station in the lower Canal de Mira (Ria de Aveiro, Portugal) during one lunar month. *Inv.*

- Rep. Dev.*, **38** (3), 183-206.
- Pile,A.J., Lipcius,R.N., Montfran,J.van, Orth,R.J. (1996) Density-dependent settler-recruit-juvenile relationships in blue crabs. *Ecol. Monographs*, **66** (3), 277-300.
- Pineda,J. (1991) Predictable Upwelling and the Shoreward Transport of Planktonic Larvae by Internal Tidal Bores. *Science*, **253**, 548-551.
- Pitts,P.A. (1999) Effects os summer upwelling on the abundance and vertical distribution of fish and crustacean larvae off central Florida's Atlantic coast. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 235, 135-146.
- Possingham,H.P. e Roughgarden,J. (1990) Spatial population dynamics of a marine organism with a complex life cycle. *Ecology*, **71** (3), 973-985.
- Provenzano,A.J., Jr., McConaughy,J.R., Philips,K.B., Johnson,D.F., Clark,J. (1983) Vertical distribution of first stage larvae of blue crab, *Callinectes sapidus*, at the mouth of Chesapeake bay. *Estuar. Coast. Shelf. Sci.*, **16**, 489-499.
- Queiroga,H. (1995) Processos de dispersão e recrutamento das larvas do caranguejo *Carcinus maenas* (L.) na Ria de Aveiro. Tese de Doutoramento, Universidade de Aveiro, Aveiro, Portugal.
- Queiroga,H. (1996) Distribution and drift of the crab *Carcinus maenas* (L.) (Decapoda, Portunidae) larvae over the continental shelf of northern Portugal in April 1991. *J. Plank. Res.*, **18** (11), 1981-2000.
- Queiroga,H. (1998) Vertical migration and selective tidal stream transport in the megalopa of the crab *Carcinus maenas*. *Hydrobiologia*, **375/376**, 137-149.
- Queiroga,H. (2003) Wind forcing of crab megalopae recruitment to an estuary (Ria de Aveiro) in the northern Portuguese upwelling system. *Inv. Rep. Dev.*, **43** (1), 47-54.

- Queiroga,H., Costlow,J.D., Moreira,M.H. (1994) Larval abundance patterns of *Carcinus maenas* (Decapoda, Brachyura) in Canal de Mira (Ria de Aveiro, Portugal). *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **111**, 63-72.
- Queiroga,H., Costlow,J.D., Moreira,M.H. (1997) Vertical migration of the crab *Carcinus maenas* first zoea in an estuary: implications for tidal stream transport. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **149**, 121-132.
- Queiroga,H. e equipa (2002) *The ProRecruit Project- Shelf Processes controlling recruitment to littoral populations in an eastern oceanic boundary: using barnacles and crabs as models*. POCTI/1999/BSR/36663, 1º Relatório de Execução Material, Aveiro, pp. 71-85.
- Rawlinson,K.A., Davenport,J., Barnes,D.K.A. (2004) Vertical migration strategies with respect to advection and stratification in a semi-enclosed lough: a comparison of mero- and holozooplankton. *Mar. Biol.*, **144**, 935-946.
- Robinson,M. e Tully,O. (2000) Dynamics of a subtidal population of the porcellanid crab *Pisidia longicornis* (Decapoda: Crustacea). *J. Mar. Biol. Ass. U. K.*, **80**, 75-83.
- Roman,M.R. e Boicourt,W.C. (1999) Dispersion and recruitment of crab larvae in the Chesapeake Bay plume: physical and biological controls. *Estuaries*, **22** (3A), 563-574.
- Roughgarden,J., Gaines,S., Possingham,H. (1988) Recruitment dynamics in complex life cycles. *Science*, **241**, 1460-1466.
- Sabatés,A., Salat,J., Olivar,M.P. (2001) Advection of continental water as an export mechanism for anchovy, *Engraulis encrasicolus*, larvae. *Scientia Marina*, **65** (Suppl.1), 77-87.

- Saigusa, M. (2000) Hatching of an estuarine crab, *Sesarma haematocheir*: factors affecting the timing of hatching in detached embryos, and enhancement of hatching synchrony by the female. *J. Oceanogr.*, **56** (1), 93-102.
- Saigusa, M. e Hidaka, T. (1978) Semilunar rhythm in the zoea-release activity of the land crabs *Sesarma*. *Oecologia*, **37**, 163-176.
- Salmon, M., Seiple, W.H., Morgan, S.G. (1986) Hatching rhythms of fiddler crabs and associated species at Beaufort, North Carolina. *J. Crust. Biol.*, **6**, 24-36.
- Sandifer, P.A. (1975) The Role of Pelagic Larvae in Recruitment to Populations of Adult Decapod Crustaceans in the York River Estuary and Adjacent Lower Chesapeake Bay, Virginia. *Estuar. Coast. Mar. Sci.*, **3**, 269-279.
- Santos, A.M.P., Peliz, A., Dubert, J., Oliveira, P.B., Angélico, M.M., Ré, P. (2004) Impact of a winter upwelling event on the distribution and transport of sardine (*Sardina pilchardus*) eggs and larvae off western Iberia: a retention mechanism. *Cont. Shelf Res.*, **24**, 149-165.
- Scheltema, R.S. (1986) Long-distance dispersal by planktonic larvae of shoal-water benthic invertebrates among central Pacific Islands. *Bull. Mar. Sci.*, **39** (2), 241-256.
- Schembri, P.J. (1982) Locomotion, feeding, grooming and the behavioral responses to gravity, light and hydrostatic pressure in the stage I zoea larvae of *Ebalia tuberosa* (Crustacea: Decapoda: Leucosiidae). *Mar. Biol.*, **72**, 125-134.
- Seridji, R. (1971) Contribution à l'étude des larves de Crustacés Décapodes en Baie d'Alger. *Pelagos*, **3** (2), 1-105.
- Shanks, A.L. (1985) The behavioral basis of internal wave induced shoreward transport of the megalopae of *Pachygrapsus crassipes*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **24**, 289-295.

- Shanks,A.L. (1988) Further support for the hypothesis that internal waves can cause shoreward transport of larval invertebrates and fishes. *Fish. Bull.*, **86** (4), 703-714.
- Shanks,A.L. (1995) Orientated swimming by megalopae of several eastern North Pacific crab species and its potential role in their onshore migration. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **186**, 1-16.
- Shanks,A.L. (1998) Abundance of post-larval *Callinectes sapidus*, *Penaeus* spp., *Uca* spp., and *Libinia* spp. Collected at an outer coastal site and their cross-shelf transport. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **168**, 57-69.
- Shanks,A.L. e Wright,W.G. (1987) Internal-wave-mediated transport of cyprids, megalopae, and gammarids and corelated longshore differences in the settling rate of intertidal barnacles. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **114**, 1-13.
- Shanks,A.L., Largier,J., Brink,L. (2000) Demonstration of the onshore transport of larval invertebrates by the shoreward movement of an upwelling front. *Limnol. Oceanogr.*, **45** (1), 230-236.
- Smaldon,G. (1972) Population structure and breeding biology of *Pisidia longicornis* and *Porcellana platycheles*. *Mar. Biol.*, **17**, 171-179.
- Strathmann,R.R. (1982) Selection for retention or export of larvae in estuaries. In: US Kennedy (ed.) *Estuarine Comparisons*. Academic press, NY, pp. 521-536.
- Sulkin,S.D. (1975) The influence of light in the depth regulation of crab larvae. *Biol. Bull.*, **148**, 333-343.
- Sulkin,S.D. (1984) Behavioral basis of depth regulation in the larvae of brachyuran crabs. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **15**, 181-205.
- Sulkin,S.D. e Van Heukelem,W. (1982) Larval recruitment in the crab *Callinectes sapidus* Rathbun: An amendment to the concept of larval retention in estuaries. In: Kennedy, V (ed.) *Estuarine Comparisons*. Academic Press, New York, pp. 459-475.

- Tankersley,R.A. e Forward,R.B. Jr. (1994) Endogenous swimming rhythms in estuarine crab megalopae: implications for flood-tide transport. *Mar. Biol.*, **118**, 415-423.
- Thiriot,A. (1974) Larves de Décapodes Macrura et Anomura, espèces européennes; caractères morphologiques et observations écologiques. *Thalassia Jugoslavica*, **10** (1-2), 341-378.
- Thorson,G. (1964) Light as an ecological factor in the dispersal and settlement of larvae of marine bottom invertebrates. *Ophelia*, **1**, 167-208.
- Udekem d'Acoz, C. d'. (1995) Contribution a la connaissance des Crustacés Décapodes Helléniques II : Penaeidea, Stenopodidea, Palinuridea, Homaridea, Thalassinidea, Anomura, et note sur les Stomatopodes. *Bios (Macedonia, Greece)*, **3**, 51-77.
- Udekem d'Acoz, C. d'. (1999) Inventaire et distribution des crustacés décapodes de l'Atlantique nord-oriental, de la Méditerranée et des eaux continentales adjacentes au nord de 25°N. *Patrimoines naturels (M.N.H.N./S.P.N.)*, **40**, 1-383.
- Valdes,J.L. e Osorio,M.T.A. (1983) Datos preliminares sobre el desarrollo larvario de *Macropipus puber* (Linnaeus, 1767) y *Pisidia longicornis* (Linnaeus, 1767) en condiciones de laboratorio. *Inf. Téc. Inst. Esp. Oceanogr.*, **16**, 1-18.
- Wheeler,D.E. (1978) Semilunar hatching periodicity in the mud fiddler crab *Uca pugnax* (Smith). *Estuaries*, **1** (4), 268-269.
- Williamson,D.I. (1969) Names of larvae in the Decapoda and Euphausiacea. *Crustaceana*, **16**, 210-213.
- Wing,S.R., Botsford,L.W., Largier,J.L., Morgan,L.E. (1995a) Spatial structure of relaxation events and crab settlement in the northern California upwelling system. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **128**, 199-211.

- Wing,S.R., Largier,J.L., Botsford,L.W., Quinn,J.F. (1995b) Settlement and transport of benthic invertebrates in an intermittent upwelling region. *Limnol. Oceanogr.*, **40** (2), 316-329.
- Wing,S.R., Botsford,L.W., Quinn,J.F. (1998) The impact of coastal circulation on the spatial distribution of invertebrate recruitment, with implications for management. In: G.S.Jamieson & A.Campbell (Eds.) *Proceedings of the North Pacific Symposium on Invertebrate Stock Assessment and Management*. 125, Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci., Canadá, pp. 285-294.
- Wing,S.R., Botsford,L.W., Morgan,L.E., Diehl,J.M., Lundquist,C.J. (2003) Inter-annual variability in larval supply to populations of three invertebrate taxa in the northern California Current. *Estuar. Coast. Shelf Sci.*, **57**, 859-872.
- Wooldridge,T.H., Loubser,H. (1996) Larval release rhythms and tidal exchange in the estuarine mudprawn, *Upogebia africana*. *Hydrobiologia*, **337**, 113-121.
- Zariquiey-Alvarez,R. (1968) Crustáceos Decápodos Ibéricos. *Inv. Pesq.*, **32**, 1-510.
- Zeng,C. e Naylor,E. (1996) Endogenous tidal rhythms of vertical migration in field collected zoea-1 larvae of the shore crab *Carcinus maenas*: implications for ebb tide offshore dispersal. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **132**, 71-82.
- Zheng,J. e Kruse,G.H. (2000) Recruitment patterns of Alaskan crabs in relation to decadal shifts in climate and physical oceanography. *ICES J. Mar. Sci.*, **57**, 438-451.