Susana Margarida de Freitas Ferreira



Impacto da eutrofização em

Cyathura carinata (Isopoda), no estuário do Mondego



Departamento de Zoologia

Faculdade de Ciências e Tecnologia

Universidade de Coimbra

Susana Margarida de Freitas Ferreira

Impacto da eutrofização em Cyathura carinata (Isopoda), no estuário do Mondego

Dissertação apresentada à Faculdade de Ciências e Tecnologia da Universidade de Coimbra para a prestação de provas de Mestrado em Ecologia

Coimbra

2001

"Toda a vida é um sonho. Ninguém sabe o que faz, ninguém sabe o que quer, ninguém sabe o que sabe. " Fernando Pessoa

AGRADECIMENTOS

Durante esta viagem, muitos foram aqueles que me acompanharam ao longo das diversas etapas. A todos eles a minha sincera gratidão.

Ao apoio técnico e logístico cedido pelo IMAR- Instituto do Mar, juntamente com o Departamento de Zoologia da Universidade de Coimbra.

À Fundação para a Ciência e Tecnologia pela atribuição de uma bolsa de Mestrado (SFRH/BM/437/2000).

Ao Professor Doutor Miguel Pardal, pela confiança que depositou em mim. Os seus conselhos, orientação, disponibilidade e amizade foram sempre uma mais valia para a minha evolução ao longo deste trabalho.

Ao Professor Doutor João Carlos Marques, por ter permitido o meu ingresso numa extraordinária equipa de investigação marinha e estuarina.

À Doutora Ana Isabel Lillebø, pela sua colaboração, apoio, aconselhamento e disponibilidade constantes.

À Dr^a. Patrícia Cardoso, cuja amizade se estende para além do que as palavras possam expressar.

À Maria Gabriel Fontes, pela prontidão na solução de problemas diversos, boa disposição e amizade.

À Dr^a. Joana Patrício e Dr^a. Sílvia Gonçalves, pela sua companhia e auxílio nos trabalhos de laboratório.

A todos os meus colegas da Hidrobiologia, pelo seu espírito de interajuda e companheirismo.

À minha família por todo o seu apoio, em especial ao meu pai, que nunca objectou ao caminho pelo qual optei seguir a minha vida.

RESUMO

Ao longo das duas últimas décadas, o braço Sul do estuário do Mondego tem sido afectado por um processo de eutrofização, causado por descarga excessiva de nutrientes, a partir de um dos seus tributários, o rio Pranto. Ocasionalmente, tem sido observada a ocorrência de "blooms" macroalgais, nas suas áreas mais internas, acompanhada pela diminuição dos bancos de *Zostera noltii*. A progressiva substituição de produtores primários, tem sido acompanhada por alterações na composição de espécies e estrutura trófica das comunidades biológicas.

De Janeiro de 1993 a Setembro de 1995, procedeu-se a uma monitorização das comunidades bentónicas. Efectuou-se uma amostragem representativa das macrófitas, macroalgas e macrofauna associada, ao longo de um gradiente de eutrofização, no braço Sul do estuário, compreendendo três áreas distintas: 1) o banco de *Zostera noltii*, localizado mais a jusante, foi considerado ainda como uma área não eutrofizada; 2) a zona intermédia; 3) a zona mais eutrofizada, área mais interna, onde esporadicamente ocorrem "blooms" macroalgais.

Estudos anteriores sobre *Cyathura carinata* (Krøyer, 1847), revelaram-na como uma das espécies mais abundantes dos substratos vasosos intertidais, concretamente na zona mais eutrofizada, onde exibiu uma população espacial e temporalmente estável, com uma biomassa significativa, ao longo de todo o ano. A conjugação destes critérios caracterizaram-na como das espécies-chave, na estrutura e funcionamento das comunidades bentónicas.

Na zona intermédia e no banco de *Zostera noltii*, as densidades populacionais de *Cyathura carinata* foram muito inferiores às da zona mais eutrofizada, no entanto, verificou-se um acréscimo contínuo do número de indivíduos, ao longo do tempo. A dispersão espacial poderá ter ocorrido em função de um aumento da similaridade das condições sedimentares, entre as diferentes áreas, como resultado da regressão do coberto de *Zostera noltii*. Porém, uma forte pressão exercida por parasitas, nestas áreas mais a jusante, é também uma hipótese válida para a explicação dessa diferença espacial.

O seguimento desta população, durante 33 meses, permitiu esclarecer algumas das questões levantadas por trabalhos anteriores, cuja duração do período de estudo foi mais reduzido:

- o tempo de vida foi estimado em 23 meses \pm 1 mês;
- a população produziu uma única coorte/ano, no início do Verão;
- verificou-se que 80 a 90% dos indivíduos, com um ano de idade, morreram durante a época de recrutamento, indicando assim uma elevada mortalidade pós-reprodução;
- a variação anual da densidade populacional demonstrou sempre o mesmo padrão;
- confirmou-se a existência de hermafroditismo protogínico, à semelhança de outras populações europeias;
- os valores de produção somática anuais foram muito elevados, quando comparados com os de outras populações europeias, e ainda com os de outras espécies de anfípodes, também originários do estuário do Mondego. No entanto, os seus valores de P/B e E/B foram relativamente baixos;
- a conciliação de todas as sua características coaduna-se com uma estratégia adaptativa do tipo *k*.

Face à ocorrência de "blooms" macroalgais, no estuário do Mondego, *Cyathura carinata* pareceu beneficiar, a curto prazo, da presença de macroalgas verdes, uma vez que estas lhe conferiram, temporariamente, um maior recurso energético e protecção contra eventuais predadores. Todavia, a longo prazo, surgiram alguns efeitos negativos, na sua população, nomeadamente sobre o sucesso reprodutor, que se reflectiu na abundância desta espécie.

ABSTRACT

Through the last two decades, the south arm of the Mondego estuary has been affected by an eutrophication process, related to nutrient discharges from a small tributary, the Pranto river. Occasional macroalgae blooms have been seen in its most inner areas, along with the decrease of the *Zostera noltii* meadows. As a result of the shift on primary producers, changes in species composition and trophic structure of the biological communities were observed.

The benthic communities were monitored from January 1993 to September 1995. Macrophytes, macroalgae and associated macrofauna were sampled, along an eutrophication gradient on the south arm of the Mondego estuary, which complied three distinct areas: 1) the *Zostera noltii* meadow, located more downstream, was still considered as a non eutrophied area; 2) an intermediate zone; 3) - the most eutrophied zone, a more inner area, where macrophytes disappeared giving place to occasional macroalgae blooms.

Previous studies revealed that *Cyathura carinata* (Krøyer, 1847) is one of the most abundant species on the intertidal mud flats, specially at the most eutrophied zone, having a spatial and temporal stable population, that exhibits a significant biomass all over the year. Therefore it was considered as a species that plays a key role in the structure and functioning of the benthic communities.

The population densities of *Cyathura carinata* at the intermediate zone and the *Zostera noltii* meadow were lower than the ones at the most eutrophied zone. Nevertheless, it was possible to observe a continuous increase of the number of individuals, through time, on those two areas. This spatial dispersion could be due to the increasing similarity of sediment conditions between the opposite areas, as a result of macrophyte disappearance. The strong pressure of parasites on the most downstream areas, is also a reasonable hypothesis to explain that spatial difference.

The study of *Cyathura carinata* population during 33 months allowed to clarify some of the established hypothesis proposed by some of its anterior works, based on short monitoring periods:

- the life time was estimated on 23 months ± 1 month;

- the population produced a single cohort per year, at the beginning of summer;
- 80 to 90% of the individuals with one year old died during the recruitment period, revealing a strong post-reproduction mortality;
- the annual variation of the population density followed always the same pattern;
- a protogynous hermaphroditism was verified like in other European populations;
- the annual values of growth production were very high, when compared to other european populations, and to other species of amphipods, also from the Mondego estuary. On the other hand, the turnover values were relatively low;
- the conciliation of all those characteristics resembles approximately a typical
 k selected species

Concerning the occurrence of macroalgae blooms, at the Mondego estuary, *Cyathura carinata* seemed to benefit, on a short term, from the presence of green macroalgae, since that they could temporarily provide higher energetic resources and more efficient protection against eventual predators. However, at a long term, it had some negative consequences, namely on its reproduction effectiveness, which had some reflection on the population densities.

ÍNDICE

I - INTRO	DUÇÃO	
1 - O estuá	rio do Mondego	
	Localização	
1.2 -	Pressões ambientais no estuário do Mondego	
1.3 -	Hidrologia	
1.4 -	Biótopos	
	zação	
	Definição de eutrofização e considerações gerais	
2.2 -	Eutrofização no braço Sul do estuário do Mondego	
3 - Conside	erações gerais sobre <i>Cyathura carinata</i> (Krøyer, 1847)	
3.1 -	Descrição geral	
3.2 -	Fisiologia	
4 - Identifi	cação e justificação dos objectivos	
	CRIAL E MÉTODOS	
	ão e caracterização das áreas de estudo	
	gia e método de amostragem	
	o, separação e conservação do material biológico	
	s físico-químicos	
	Água	
	Sedimento	
	s biológicos	
	laboratorial de <i>Cyathura carinata</i> (Krøyer, 1847)	
	Medidas biométricas	
6.2 -	Determinação de peso	
6.3 -	Distinção de sexos	
6.4 -	Análise do estado de maturação dos ovos	
6.5 -	Análise de dados_	

		Relação entre as medidas biométricas	25		
		➤ Relação entre comprimento cefálico e peso 26			
		➤ Microdistribuição espacial	26		
		Análise modal	27		
		> Aplicação da regressão múltipla à interpretação dos dad	OS		
		biológicos	28		
		Expressão do crescimento através do modelo de crescimento	30		
	6.6 -	Cálculo da produção			
III	- RES	ULTADOS	34		
1 -	Factor	es físico-químicos	34		
2 -	Factor	es biológicos	40		
3 -	Cyathi	ura carinata (Krøyer, 1847)	44		
	3.1 -	Microdistribuição espacial 44			
	3.2 -	Densidade populacional 44			
	3.3 -	Estrutura populacional 47			
	3.4 -	Duração do ciclo de vida 52			
	3.5 -	Crescimento54			
	3.6 -	Reprodução55			
	3.7 -	Parasitismo61			
	3.8 -	Produção65			
IV	- DISC	CUSSÃO	69		
1 -	Factor	es físico-químicos	69		
2 -	Factor	es biológicos	72		
3 -	Cyathi	ura carinata (Krøyer, 1847)	77		
V-	CON	CLUSÕES	97		
VI	- REF	ERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS1	02		

ANEXOS

I - INTRODUÇÃO

1 - O estuário do Mondego

1.1 - Localização

Reconhecido como o maior rio genuinamente português, o Mondego tem a sua origem na Serra da Estrela, mais precisamente na Fonte dos Ferreiros, em Corgo das Mós, a 1547 m de altitude (Gonçalves, 1991). Serpenteando por entre montes e vales, ele percorre 227 Km até alcançar o oceano Atlântico, na zona centro da costa ocidental de Portugal, onde se localiza a cidade da Figueira da Foz. Tendo como principais afluentes o rio Dão, a ribeira de Ançã e o rio Foja, na margem direita, e os rios Alva e Ceira, a ribeira de Cernache e os rios Ega, Arunca e Pranto, na margem esquerda, o Mondego drena uma bacia hidrográfica com uma área de cerca de 6670 Km² (Lourenço, 1986 *in* Marques, 1989).

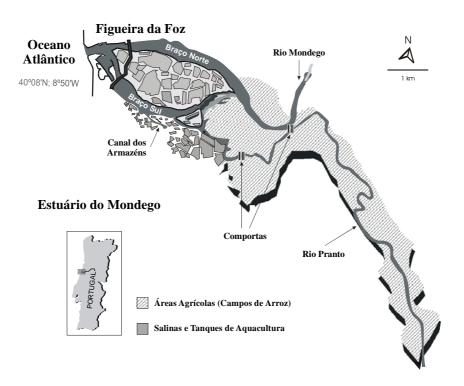


Figura 1 - Localização geográfica do estuário do Mondego.

Localizado a 40°08'N; 8°50'W, o estuário do Mondego (Figura 1) encontra-se exposto a um clima temperado, de Invernos frios e chuvosos, que contrastam com Verões quentes e secos (Lopes, 1999). O estuário caracteriza-se pela presença de uma ilha de aluvião, a Ilha da Murraceira, que a cerca de 7 Km do mar, corta as águas do rio Mondego, separando-as em dois braços, Norte e Sul, que voltam a unir-se a 1 Km de distância da foz. Apresentando uma largura de 2 a 3 Km, que dista entre as margens extremas dos dois braços, esta parte terminal do estuário possui dimensões relativamente pequenas, abrangendo uma área de 1600 ha, ainda que a influência da maré mecânica possa fazer sentir-se até 27 Km mais para montante (Cunha *et al.*, 1997)

1.2 - Pressões ambientais no estuário do Mondego

O estuário do Mondego, à semelhança de outros sistemas afins, encontra-se sob uma forte pressão antropogénica. As actividades nele exercidas, reflectem-se na sua qualidade ambiental (Marques, 1989; Marques *et al.*, 1993 a, b; Pardal, 1998; Pardal *et al.*, 1993, 2000; Lillebø *et al.*, 1999; Martins *et al.*, 2001).

Desde a década de 1960, tem vindo a ser executado um plano de beneficiação da região, no que respeita à produção de energia e ao abastecimento de água às populações, indústria e agricultura (Marques *et al.*, 1999). O regime hidrológico do rio Mondego era extremamente irregular, pelo que inundações frequentes ocorriam, em especial, na extensa planície aluvial, de forte potencial agrícola, da região do Baixo Mondego (Marques *et al.*, 1999). Procedeu-se então à regularização dos seus caudais, construindo-se diversas barragens e confinando-se o trajecto do rio, entre Coimbra e Figueira da Foz, num leito artificial. Estas acções contribuíram, de facto, para o desenvolvimento da região, no entanto, acarretaram consigo diversas perturbações a nível ambiental, mesmo no que respeita aos caudais do rio e às dimensões do próprio estuário (Marques, 1989).

A norte deste último situa-se a Figueira da Foz, um importante centro urbano, cuja população varia sazonalmente entre os 30 a 50 mil habitantes (Pardal & Marques, 1998; Marques *et al.*, 1999). Esta cidade acolhe um porto comercial de

vital importância regional, de onde parte uma fracção significativa da exportação nacional de pasta de papel. O funcionamento deste porto é um dos factores que mais tem gerado alterações na estrutura do estuário e na faixa litoral adjacente (Cunha *et al.*, 1997). A necessidade de ampliar e restruturar as instalações portuárias, para mais e maiores navios, assim como para manter as condições de navegação do estuário, têm feito com que o braço Norte seja alvo de dragagens frequentes. Para além de uma perturbação física dos fundos, as dragagens causam também uma ressuspensão dos sedimentos na coluna de água, determinando assim um ambiente instável para o estabelecimento de organismos bentónicos (Marques *et al.*, 1993 b; Pardal *et al.*, 1993).

A Ilha da Murraceira foi outrora uma planície lodosa intertidal, progressivamente ocupada por vegetação halófita (Cunha *et al.*, 1997). Com a ocupação do estuário, esta ilha foi primeiramente, utilizada como um local de pastagem e de cultivo de milho. A partir do século XVI, começaram a surgir as primeiras saliniculturas (Arroteia, 1985), uma actividade não poluente, que se tornou típica da região e, que ainda permanece. Durante as últimas décadas, tem vindo a assistir-se a um franco declínio desta actividade, em detrimento do florescimento de pisciculturas.

Um outro problema, que afecta o estuário do Mondego, prende-se com as quantidades de fertilizantes que são lançadas nas suas águas, por um dos seus tributários, o rio Pranto. O caudal deste é controlado por um sistema de comportas, situado a 3 Km da sua confluência com o braço Sul (Figura 1). Essa construção teve como principais objectivos: impedir a influência das marés, na região agrícola do Baixo Mondego, e manter os campos de cultivo com uma certa quantidade de água doce, para a prática agrícola. Porém, as irregulares emissões destas águas fluviais têm vindo a ser responsáveis pelos processos de eutrofização, que se têm verificado, durante as últimas décadas, no braço Sul (Pardal, 1998; Pardal *et al.*, 1993, 2000; Flindt *et al.*, 1997; Lillebø *et al.*, 1999; Martins *et al.*, 2001).

Nas águas do estuário são também frequentemente lançados efluentes de algumas indústrias, que têm surgido ao longo suas margens, reclamando para si uma boa porção das suas áreas. Como exemplo, podem ser referenciados os estaleiros de

construção naval e o canal de Armazéns, localizado no braço Sul, onde as marés executam uma diluição de um pequeno fluxo de água doce de origem industrial (Pardal, 1998).

Apesar de tudo, as populações ribeirinhas continuam a explorar a elevada produtividade natural do estuário do Mondego, beneficiando da sua fácil acessibilidade, para obter os recursos vivos nele existentes (Pardal & Marques, 1998). A pesca de caranguejos (*Carcinus maenas*), de enguias (*Angilla anguilla*) e linguados (*Solea vulgaris*) é bastante frequente. Mas a apanha de poliquetas para isco (*e.g.*: *Hediste diversicolor*) e dos bivalves *Cerastoderma edule* (berbigão) e *Scrobicularia plana* (amêijoa), também são uma prática corrente (Marques *et al.*, 1984; Pardal, 1998; Pardal & Marques, 1998).

Face às crescentes transformações, num estuário de dimensões tão reduzidas quanto o do Mondego, foram conduzidos diversos estudos, desde 1984, com o objectivo de compreender a estrutura e o funcionamento das suas comunidades biológicas (Marques, 1989; Marques *et al.*, 1984, 1993 a, b, 1994, 1997, 1999; Marques & Guilhermino, 1988 a, b; Marques & Nogueira, 1991; Pardal, 1995, 1998; Pardal *et al.*, 1993, 2000; Pardal & Marques, 1998; Martins, 1995; Martins *et al.*, 1997, 2001; Cabral *et al.*, 1996, 1999; Lillebø, 1996, 2000; Lillebø *et al.*, 1999; Múrias *et al.*, 1996; Flindt *et al.*, 1997; Lopes, 1999; Lopes *et al.*, 2000; Lopes, 2000).

1.3 - Hidrologia

Os dois braços do Mondego, que circundam a Ilha da Murraceira, constituem dois subsistemas hidrologicamente distintos (Marques *et al.*, 1993 b; Pardal *et al.*, 1993; Lillebø, 1996; Martins *et al.*, 2001).

O braço Norte do estuário é o principal canal de navegação, pelo qual se tem acesso às instalações portuárias. Devido essencialmente às frequentes dragagens dos fundos, a sua profundidade é bastante maior, variando entre os 4 a 8 m na preia-mar, ao passo que, no braço Sul, oscila entre os 2 a 4 m, para uma amplitude de maré variável entre 2 a 3 m (Pardal, 1998).

Na realidade, o fluxo de água doce do rio Mondego circula quase inteiramente através do braço Norte do estuário, devido ao crescente assoreamento das áreas mais a montante do braço Sul. Actualmente, a comunicação entre eles é apenas estabelecida durante a preia-mar de marés de grande amplitude (Pardal & Marques, 1998), fenómeno que tem vindo a agravar-se, pelo aumento da deposição de sedimentos, quer fluviais, quer marinhos (Pardal, 1995, 1998). Assim sendo, a circulação de água, no braço Sul do estuário, depende apenas da influência tidal e do fluxo irregular do rio Pranto. Em função desse regime, pode dizer-se que o hidrodinamismo, do braço Sul do estuário do Mondego, aproxima-se ao de um sistema lagunar costeiro, durante a maior parte do tempo (Pardal, 1998).

Em consequência da diferente fisiografia, a penetração das marés ocorre mais rapidamente no braço Norte, onde as correntes são mais rápidas e as flutuações diárias de salinidade são mais pronunciadas, ao passo que, as flutuações diárias de temperatura são mais acentuadas no braço Sul (Marques, 1989).

Os sedimentos do braço Norte do estuário exibem, de uma forma geral, uma granulometria mais grosseira, reflectindo o seu elevado hidrodinamismo, o qual apresenta fortes variações sazonais, sendo mais pronunciado durante os períodos chuvosos de Outono e Inverno (Duarte & Reis, 1991, 1993; Pardal, 1998). Contrariamente, o braço Sul é fundamentalmente caracterizado pela presença de sedimento vasosos, típicos de sistemas de baixo hidrodinamismo (McLusky, 1989; Duarte, 1990).

1.4 - Biótopos

À semelhança de outros estuários, os biótopos rochosos, no estuário do Mondego, resultam essencialmente de uma intervenção humana. Sendo frequentes em ambos os braços, eles fazem parte das instalações portuárias, dos pilares das pontes, da regularização das margens ou então, são meras pedras ocasionais que ocorrem ao longo do estuário (Marques *et al.*, 1984). Estes biótopos são caracterizados por um povoamento algal intertidal, relativamente denso, e têm sido igualmente objecto de estudo, pois referem-se a cerca de metade do perímetro do

estuário (Marques *et al.*, 1993 b; Lopes, 2000). Geralmente são compostos por *Enteromorpha* sp., na cintura mediolitoral superior, *Fucus vesiculosus*, na inferior, e *Ulva* sp. no limite superior do sublitoral (Marques *et al.*, 1993 b). Perto da embocadura do estuário, onde a influência marinha é mais forte, encontram-se geralmente associadas a estas algas, espécies animais marinhas como as cracas (*Chtamalus stellatus*) e mexilhões (*Mytillus galloprovincialis*) (Marques *et al.*, 1993 a).

No Mondego, os biótopos de substrato móvel surgem nas áreas intertidais e subtidais do estuário. A maior incidência ocorre no braço Sul, onde os sedimentos são mais finos, com teores elevados de carbonatos e matéria orgânica (Marques *et al.*, 1993 a, b; Lopes, 1999). Verifica-se uma gradação da sua granulometria desde o nível supralitoral, onde a vasa é consolidada, até ao subtidal de vasa arenosa e areia fina vasosa (Marques, 1989, Marques *et al.*, 1984, 1993 a). Ao longo da suas extensões surgem sapais dominados por diferentes macrófitas. A *Spartina maritima* ocorre ao nível mediolitoral superior, fazendo uma transição entre os meios terrestre e aquático, ocupando uma área considerável da zona intertidal mais a jusante, enquanto a *Scirpus maritimus*, se encontra nas áreas mais interiores do estuário (Lillebø, 2000). Por seu turno, a macrófita *Zostera noltii*, surge na zona mediolitoral inferior das áreas mais a jusante do braço Sul (Marques & Guilhermino, 1988 a, b; Marques *et al.*, 1993 a, 1997; Pardal, 1995, 1998; Pardal *et al.*, 2001; Lillebø *et al.*, 1999).

Apesar de todas as pressões que se abatem sobre o estuário do Mondego, o seu braço Sul é aquele que permanece menos alterado por intervenção humana directa, pelo que esta zona é tida frequentemente como objecto de estudo, servindo de referência para garantir a sua conservação (Marques *et al.*, 1984, 1993 a, b, 1997; Pardal, 1995, 1998; Pardal *et al.*, 1993, 2000; Pardal & Marques, 1998; Cabral *et al.*, 1999; Lillebø, 2000; Lillebø *et al.*, 1999; Lopes *et al.*, 2000; Lopes, 2000; Martins *et al.*, 2001)

2- Eutrofização

2.1 - Definição de *eutrofização* e considerações gerais

Tendo a sua origem em duas palavras gregas, "eu" (bem) e "trope" (nutrir) (Jørgensen & Richardson, 1996), a eutrofização refere-se ao processo pelo qual as águas de um sistema sofrem um enriquecimento em nutrientes e às manifestações a ele associadas (Deprez et al., 1992), embora existam autores que discordem da inclusão destas últimas (Jørgensen & Richardson, 1996).

Uma das consequências mais frequentes da eutrofização é o aumento extraordinário da produção primária, o qual pode demonstrar-se através de exuberâncias ("blooms") macroalgais (FitzGerald, 1978; Hull, 1987; Vadas & Beal, 1987; Lavery *et al.*, 1991; Hardy *et al.*, 1993; Marques *et al.*, 1993 a, 1999; Everett, 1994; Lillebø, 1996; Lillebø *et al.*, 1999; Flindt *et al.*, 1997; Pardal, 1998; Pardal & Marques, 1998; Pardal *et al.*, 2000) ou de fitoplâncton (Asmus & Asmus, 1985; Deprez *et al.*, 1992; Thomas & Daldorph, 1994).

O processo de eutrofização depende de diferenças temporais da qualidade da água, consequentes de eventos hidrográficos, taxas de sedimentação e disponibilidade de nutrientes (FitzGerald, 1978; Lavery *et al.*, 1991; Marques *et al.*, 1993 a; Flindt *et al.*, 1997; Pardal, 1998). Estes últimos podem ter diversas proveniências como, águas de drenagem terrestre e/ou marinhas, fixação atmosférica e processos de reciclagem inerentes aos sistemas em si (McMahon & Walker, 1998). De facto, o azoto é frequentemente apontado como o elemento limitante da produção primária em sistemas marinhos e estuarinos, assim como o fósforo é geralmente indicado relativamente aos sistemas dulçaquícolas (Hodgkin & Hamilton, 1993). Porém, as alterações desencadeadas pela intervenção humana têm revertido este panorama, desencadeando aumentos da concentração de fósforo (Hodgkin & Hamilton, 1993), de azoto (Deprez *et al.*, 1992; Pardal, 1998), ou de ambos os nutrientes nos sistemas (Hull, 1987).

Porém, os "blooms" macroalgais podem ser controlados por outros factores, para além da disponibilidade de nutrientes. Embora, na maioria dos casos, a

salinidade, temperatura e luminosidade não sejam factores limitantes (FitzGerald, 1978), juntamente com o tipo de substrato e as taxas de crescimento relativo das espécies envolvidas, eles são bastante importantes para determinar as concentrações críticas de nutrientes para as quais ocorrem os "blooms" (Sfriso, 1995). As condições hidrográficas e a herbivoria (Hootsmans & Vermaat, 1985; Howard & Short, 1986; Martins *et al.*, 2001) são igualmente factores que podem controlar a extensão de um "bloom" macroalgal. Mas, mesmo quando estes parâmetros são favoráveis, a taxa de crescimento das algas pode ser inferior à de fornecimento de nutrientes, por motivo de "autosombreamento" ou indisponibilidade de carbono inorgânico (Raffaelli *et al.*, 1998).

A ocorrência de um "bloom" macroalgal causa perturbações químicas e microbiológicas nos sedimentos e na interface água-sedimento (Raffaelli *et al.*, 1998). De facto, para além de constituírem uma fonte directa de alimento, as algas fixas contribuem para diminuir a velocidade de passagem das águas, aumentando assim as taxas de sedimentação (Hull, 1987) e deposição de matéria orgânica. Mais ainda, disponibilizam protecção para diversas espécies bentónicas contra os seus predadores (Hodgkin & Hamilton, 1993; Jørgensen & Richardson, 1996).

Um dos efeitos secundários do aumento da biomassa macroalgal é a diminuição da profundidade de penetração da luz, através da coluna de água, o que se reflecte na distribuição das plantas bentónicas, como as macrófitas. Estas, encontram-se fixas no sedimento, de onde extraem maioritariamente os nutrientes de que necessitam, através dos rizomas, pelo que têm poucas hipóteses de competir com as algas flutuantes, com maiores taxas de crescimento (Hootsmans & Vermaat, 1985; Twilley *et al.*, 1984 *in* Thomas & Daldorph, 1994; Jørgensen & Richardson, 1996; Raffaelli *et al.*, 1998).

Um reflexo do aumento da produção primária é o incremento das concentrações diurnas de oxigénio na coluna de água. Durante os períodos nocturnos, a taxa de consumo de oxigénio não é compensada pela fotossíntese, induzindo situações de hipóxia (ou mesmo anóxia) (Deprez *et al.*, 1992), que podem estender-se ao sedimento adjacente (Hull, 1987; Vadas & Beal, 1987). Esta condição pode ser igualmente provocada pelo aumento dos processos microbiais de

decomposição, face ao consequente incremento do conteúdo de matéria orgânica no sedimento, que em extremo caso de anóxia, conduz à formação de sulfureto de hidrogénio (H₂S), por acção de bactérias redutoras de enxofre (Hull, 1987; Vadas & Beal, 1987; Jørgensen & Richardson, 1996).

Em consequência da redução de oxigénio e da toxicidade do sulfureto de hidrogénio (H₂S), na coluna de água e sedimento, há um aumento da mortalidade de macroinvertebrados que, consoante o grau de tolerância e mobilidade das espécies, ou morrem ou migram (Norkko & Bonsdorff, 1996 b; Pardal, 1998). Esta mortalidade é passível de estender-se a peixes, ou mesmo aos próprios produtores primários, de acordo com o agravamento da situação (Hull, 1987; Vadas & Beal, 1987; Deprez *et al.*, 1992; Hodgkin & Hamilton, 1993; Norkko & Bonsdorff, 1996 a, b; Pardal, 1998; Pardal *et al.*, 2000; Lillebø *et al.*, 1999).

2.2 - Eutrofização no braço Sul do estuário do Mondego

Ao longo das duas últimas décadas, nas áreas mais interiores do braço Sul do estuário do Mondego, têm surgido ocasionalmente "blooms" macroalgais (Martins, 1995; Martins *et al.*, 1997, 2001; Cabral *et al.*, 1996, 1999; Lillebø, 1996; Lillebø *et al.*, 1999; Múrias *et al.*, 1996; Flindt *et al.*, 1997; Marques *et al.*, 1997, 1999; Pardal, 1998; Pardal & Marques, 1998; Pardal *et al.*, 2000; Lopes *et al.*, 2000).

A proliferação de espécies oportunistas, como *Enteromorpha* sp. e *Ulva* sp., principalmente da primeira, têm vindo a acentuar-se nestas áreas do estuário. Considerados como um dos primeiros indícios da ocorrência de processos de eutrofização, especialmente em latitudes boreais e temperadas (Vadas & Beal, 1987), estes "blooms", de tendência anual, surgem no início da Primavera e prolongam-se até aos meses de Junho/Julho (Pardal, 1998; Pardal *et al.*, 2000; Lillebø *et al.*, 1999; Martins *et al.*, 2001).

Paralelamente a esta proliferação das macroalgas, foi sendo observada uma regressão da extensão das áreas ocupadas pela fanerogâmica marinha *Zostera noltii*, de maneira tal, que a sua presença ficou reduzida a cerca de 1 hectare nas áreas

intertidais lodosas mais a jusante do estuário. (Lillebø, 1996; Lillebø *et al.*, 1999; Marques *et al.*, 1997; Pardal, 1998; Pardal & Marques, 1998; Pardal *et al.*, 2000).

É sobejamente conhecida a importância das macrófitas como recursos marinhos, podendo referenciar-se os seguintes exemplos (Phillips & Meñez, 1988):

- a sua presença física reduz a velocidade da água, favorecendo a deposição de partículas em suspensão;
- asseguram refúgio para muitos organismos jovens e adultos;
- fornecem excelentes locais para posturas de ovos de muitas espécies;
- muitos organismos alimentam-se das suas epífitas ou dos seus detritos, mas só algumas espécies de anfípodes, isópodes, aves e peixes as utilizam directamente como um recurso alimentar, devido ao elevado conteúdo de lenhina e outros compostos menos digeríveis (Laborda et al., 1997);
- apresentam valores de produção e taxa de crescimento relativamente elevados;
- para além de produzirem e reterem detritos, libertam matéria orgânica dissolvida, promovendo os ciclos de nutrientes no interior dos próprios estuários.

No seu conjunto, as comunidades de Zosteráceas suportam um elevado número de populações abundantes (Teles-Ferreira, 1994). Relativamente a outros estuários portugueses, com povoamentos semelhantes, o estuário do Mondego encontra-se bastante empobrecido (Marques *et al.*, 1993 a; Pardal 1998), nomeadamente, quando comparado com o estuário do Mira, um sistema considerado como perestrino, pouco influenciado por intervenção humana directa (Teles-Ferreira, 1994).

Assim, a progressiva substituição de *Zostera noltii* por *Enteromorpha*, no braço Sul do estuário do Mondego, reflecte um gradiente de eutrofização de jusante para montante, o qual tem vindo a causar modificações na estrutura e funcionamento das comunidades estuarinas (Marques *et al.*, 1993 a, 1997; Lillebø, 1996; Lillebø *et al.*, 1999; Pardal, 1998; Pardal & Marques, 1998; Pardal *et al.*, 2000).

3 - Considerações gerais sobre Cyathura carinata (Krøyer, 1847)

Cyathura carinata é um isópode típico de águas salobras estuarinas, que apresenta uma vasta distribuição geográfica. De facto, há registos da sua existência ao longo de toda a costa atlântica da Europa e ilhas Britânicas (Bamber, 1985), desde o Báltico (Jażdżewski, 1969; Ólafsson & Persson, 1986) até ao Mediterrâneo (Argano, 1979), mas também na China (Tattersal, 1922 *in* Burbanck, 1967), na parte asiática da ex-URSS (Gurjanova, 1936 *in* Burbanck, 1967), e África do Sul (Barnard, 1925).

3.1 - Descrição geral

Indiferenciados (juvenis ou fêmeas não reprodutoras):

Os indivíduos da espécie *Cyathura carinata* (Figura 2) possuem o corpo alongado e esguio. A largura é quase uniforme, embora a região posterior seja um pouco mais larga que a anterior, principalmente a partir do quarto segmento torácico, o qual é livre e incluso (Cléret, 1960).

A cabeça é subrectangular. Apresenta três prolongamentos frontais, entre os quais se inserem as antenas: um mediano (rostro) e um sob cada bordo lateral. A sua região posterior está encaixada no interior do primeiro segmento livre do pereon, pelo que há pouca mobilidade entre estas duas estruturas. Este último é ligeiramente arqueado, o que confere uma forma côncava à face dorsal do corpo. Os olhos são pequenos e sombreados, estando dispostos nos bordos laterais da cabeça. Os apêndices bucais estão reunidos em um cone ventral, protegido por um lábio anterior e um par de maxilípedes (Cléret, 1960).

O primeiro par de pereópodes (P1 ou gnatópodes) são bastante desenvolvidos. Podendo ser comparáveis aos restantes pereópodes, em termos de comprimento, os seus artículos são muito mais largos. Os pereópodes P2 e P3 só se distinguem dos P4, P5, P6 e P7 pela sua orientação, estando os primeiros dirigidos para a região anterior do corpo, e os restantes orientados para a posterior (Cléret, 1960).

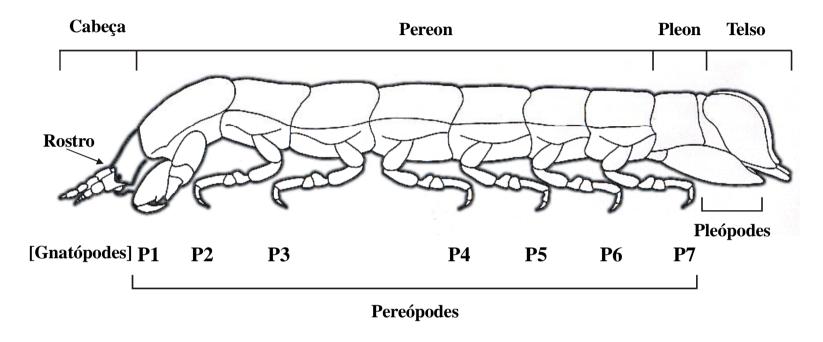


Figura 2 - Ilustração esquemática de *Cyathura carinata* (Krøyer, 1847)

Os pleópodes estão sobrepostos e são todos biramificados; em que cada ramo tem a sua extremidade distal dirigida para trás. O primeiro par é bastante mais desenvolvido que os restantes, pois desempenha uma função de opérculo (Cléret, 1960).

Como característica da família Anthuridae, os cinco primeiros segmentos do pleon encontram-se fundidos num único (Argano, 1979), o qual é menor que o sétimo segmento de pereon (Kensley, 1997). Porém, no género *Cyathura*, o sexto segmento do pleon é livre, sendo independente do telso (Argano, 1979), que é linguiforme e bastante fino (Cléret, 1960).

> Os machos:

De uma forma geral, apresentam maiores dimensões que as fêmeas e os indiferenciados. Os caracteres sexuais secundários externos só surgem durante a época de reprodução. Distinguem-se pela presença de dois estiletes copuladores, no bordo interior do segundo par de pleópodes. No entanto, também podem diferenciar-se pela exibição de antenas mais grossas, com uma ou duas semi-coroas de sedas, no artículo proximal (Cléret, 1960,) ou pela existência de pequenas sedas na margem exterior dos gnatópodes (Jażdżewski, 1969)

> As fêmeas (reprodutoras):

Podem distinguir-se por dois aspectos: ou adquirem temporariamente três pares de oostegitos nos terceiro, quarto e quinto segmentos torácicos, durante a muda que precede a postura dos ovos, ou então, apresentam um marsúpio ventral dilatado, com ou sem embriões (Cléret, 1960; Sola, 1994).

3.2 - Fisiologia

Cyathura carinata é um organismo infaunal, que integra a macrofauna bentónica de diversos ecossistemas estuarinos europeus. Trata-se de uma espécie euritípica, que suporta um largo espectro de condições ambientais, sendo preponderante em águas salobras pouco profundas, onde predominam os substratos

estáveis de vasa arenosa ou areia vasosa (Jażdżewski, 1969; Bamber, 1985; Marques et al., 1994; Pardal, 1998). Estes organismos habitam em tubos que, ou foram previamente utilizados por poliquetas, ou eles próprios os escavaram. O comprimento daqueles não deverá exceder os cinco primeiros centímetros de profundidade (Ólafsson & Persson, 1986). Consoante o tipo de sedimento, podem também ocupar os espaços intersticiais, mas não são raras as vezes em que, se pode encontrar os juvenis, também na superfície do substrato, sob um coberto algal (Burbanck, 1962).

Tal como outros anfípodes e isópodes, *Cyathura carinata* é praticamente um organismo omnívoro, pelo que se torna complicado definir a sua posição numa estrutura trófica, pois poderá ser incluída em mais de que um nível (Burbanck, 1962). São geralmente considerados como organismos detritívoros, mas também podem alimentar-se de diatomáceas e das porções em decaímento de algas e macrófitas (Sola, 1994). Porém, são igualmente organismos predadores de pequenos invertebrados como poliquetas, oligoquetas, nemátodes e turbelárias (Ólafsson & Persson, 1986), sendo o *Hediste diversicolor* é uma das suas presas preferenciais (Wägele, 1979 a, 1981).

Ólafsson & Persson (1986) mencionam o facto de diversos espécimes de *Cyathura carinata* serem frequentemente encontrados entre os conteúdos estomacais das solhas *Platychtys flesus*, especialmente durante a Primavera. Na realidade, para além desta referência pouco se sabe sobre a predação de *Cyathura carinata*.

No Mondego, a *Platychtys flesus* é reconhecidamente uma das espécies componentes da ictiofauna do estuário. Todavia, em 1992, foram observadas cápsulas cefálicas, de *Cyathura carinata*, nas amostras fecais de pilrito-comum (*Calidris alpina*) e tarambola-cinzenta (*Pluvialis squatarola*), duas das mais representativas aves limícolas deste estuário (Múrias, comunicação pessoal). Curiosamente, essa evidência não voltou a ser revelada em estudos posteriores sobre a dieta dessas aves (Lopes, 1999; Lopes *et al.*, 2000). Actualmente, supõe-se que se trate de uma predação oportunística, dependente das densidades populacionais de *Cyathura carinata*, no entanto, esta é uma hipótese que permanece ainda por esclarecer (Múrias, comunicação pessoal).

Como na generalidade dos isópodes aquáticos, a copulação em Cyathura carinata é coordenada entre mudas das fêmeas. São os machos que, durante a época de reprodução, saem dos seus tubos para encontrar uma fêmea apta a reproduzir-se. É nesta altura que eles passam a exibir os seus caracteres sexuais secundários, modificando o segundo par de pleópodes, na base dos quais desenvolvem um apêndice longo, em forma de estilete, que recebe o esperma e transfere-o para a fêmea, ocorrendo uma fertilização interna. No entanto, só o podem fazer quando, a porção posterior da muda da fêmea sai. Por sua vez, a porção anterior, do exosqueleto da fêmea, descai para formar um marsúpio, onde serão depositados os ovos fecundados. Desta forma, os embriões desenvolvem-se, em segurança, no interior da fêmea. Quando completamente desenvolvidos podem sair do marsúpio, estando aptos para nadar ou alimentar-se sozinhos.

Um dos aspectos mais curiosos, desta espécie, reside no facto de se tratar de um hermafrodita protogínico (Legrand & Juchault, 1963; Juchault, 1966; Jażdżewski, 1969; Bamber, 1985; Marques et al., 1994; Sola, 1994; Martins, 1995; Martins et al., 1997; Pardal, 1998), isto é, todos os indivíduos quando nascem, iniciam uma fase sexual como fêmeas mas, a dada altura, poderão sofrer uma inversão sexual, terminando a sua vida como machos (Juchault, 1966). Este fenómeno foi laboratorialmente observado por Legrand & Juchault (1963) e Juchault (1966) mas, apesar de ser bastante raro nos Malacostraca, o facto foi confirmado, quando Burbanck & Burbanck (1974) reconheceram o mesmo processo em Cyathura polita, obtendo resultados idênticos em experiências semelhantes às daquele.

4 - Identificação e justificação dos objectivos

Desde 1984, que tem vindo a ser desenvolvido um esforço para avaliar a situação das comunidades biológicas do estuário Mondego.

Efectivamente, obteve-se um estudo de referência detalhado das comunidades de zooplâncton (Gonçalves, 1991; Azeiteiro, 1999) e de ictioplâncton (Ribeiro, 1991), bem como das comunidades bentónicas, quer intertidais (Marques, 1989;

Marques & Guilhermino, 1988 a, b; Marques *et al.*, 1993 a; 1997; Pardal, 1998; Pardal & Marques, 1998), quer subtidais (Marques *et al.*, 1993 b; Pardal *et al.*, 1993).

Posteriormente, caracterizou-se estruturalmente os povoamentos, em relação aos parâmetros ambientais, identificando-se as espécies mais susceptíveis de desempenhar um papel chave no funcionamento do ecossistema (Marques, 1989; Marques & Nogueira, 1991; Marques *et al.*, 1994; Lillebø, 1996; Lillebø *et al.*, 1999; Pardal, 1995, 1998; Pardal *et al.*, 2000; Azeiteiro & Marques, 1999).

Cyathura carinata sempre se revelou uma das espécies mais abundantes das comunidades macrobentónicas, tanto em termos de densidade, como de biomassa, especialmente nas áreas mais interiores do braço Sul do estuário do Mondego, onde habitualmente ocorrem "blooms" macroalgais. Esse facto incentivou um estudo sobre a sua dinâmica populacional, biologia e produção secundária, durante o prazo de um ano, de Novembro de 1990 a Dezembro de 1991 (Marques et al., 1994). Este veio confirmar que Cyathura carinata é realmente uma espécie importante para o ecossistema estuarino, pelo que foi elaborado um modelo, que permitiu avaliar os efeitos dos "blooms" macroalgais de Enteromorpha sp. na sua dinâmica populacional (Martins, 1995; Martins et al., 1997).

Para avaliar o impacto do gradiente eutrofização nas comunidades macrobentónicas do braço Sul do estuário do Mondego, nomeadamente sobre *Cyathura carinata*, Pardal (1998) efectuou uma série temporal de 18 meses de amostragem, de 11 de Janeiro de 1993 a 29 de Junho de 1994, conseguindo abranger duas Primaveras completamente distintas, na primeira das quais ocorreu um "bloom" macroalgal e na segunda não. Esta coincidência veio suscitar novas hipóteses relativamente a esta espécie, algumas das quais se opõem às ideias defendidas por Marques *et al.* (1994) e Martins *et al.* (1997).

Considerando que estudos de longo prazo, além de essenciais, são muito raros, resolveu estender-se aquela campanha de amostragem até 27 de Setembro de 1995, perfazendo um total de 33 meses de colheitas. Esta decisão vem contribuir para uma melhor compreensão da espécie e, consequentemente esclarecer algumas das dúvidas levantadas pelos três estudos anteriores (Marques *et al.*, 1994; Martins *et al.*, 1997; Pardal, 1998), nomeadamente:

- qual o tempo de vida de *Cyathura carinata*?
- quantas coortes são produzidas num ciclo anual?
- qual a duração da embriogénese nesta espécie?
- qual o impacto da biomassa macroalgal sobre a biologia, dinâmica populacional e produção secundária de *Cyathura carinata*?
- será que a eutrofização do estuário poderá ameaçar o desempenho desta espécie,
 na estrutura e funcionamento das comunidades biológicas do estuário do Mondego?

Em virtude de acontecimentos recentes, uma das diferenças fundamentais deste trabalho, em relação aos anteriores, refere-se ao facto de se ter descoberto que parte da população de *Cyathura carinata* é parasitada por Trematoda, no estádio de metacercária (Jensen, comunicação pessoal). Face a esta questão, este trabalho pretenderá avaliar certos aspectos relacionados com o parasitismo de *Cyathura carinata*, tais como:

- qual a proporção da população parasitada, no estuário do Mondego?
- haverá diferenças temporais e/ou espaciais entre a população infectada?

O objectivo mais amplo, que se pretende alcançar com este trabalho, consiste em alargar os conhecimentos adquiridos até agora sobre a *Cyathura carinata*, que contribuam para a melhor compreensão do desempenho desta espécie, na estrutura e funcionamento das comunidades biológicas do estuário do Mondego.

II - MATERIAL E MÉTODOS

1 - Descrição e caracterização das áreas de estudo

Ao longo do braço Sul do estuário do Mondego, foram seleccionadas três áreas de amostragem, representativas do gradiente espacial de eutrofização, que nele se verifica, o qual reflecte a evolução temporal deste processo durante as últimas décadas (Figura 3):

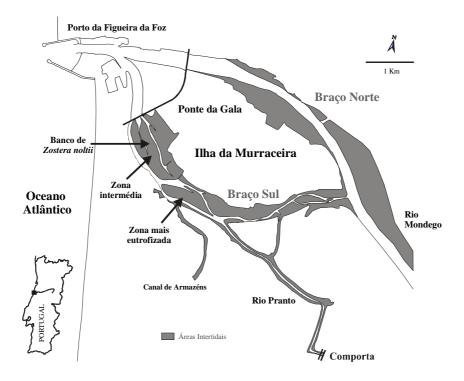


Figura 3 - Localização das zonas de amostragem no braço Sul do estuário do Mondego.

Banco de Zostera noltii

Localizada mais para jusante, esta área foi considerada como uma zona ainda não eutrofizada, representativa da situação original de todo o braço Sul há uns anos atrás, constituindo por isso um ponto de referência. É caracterizada por sedimentos vasosos compactos, cobertos pela macrófita *Zostera noltii*.

> Zona intermédia

Situada um pouco mais para montante, esta área caracterizou-se por possuir um coberto macroalgal, de Chlorophyceae e Rhodophyceae, que tem vindo a aumentar ao longo da última década. Este tem causado uma redução de *Zostera noltii* de forma a que, nesta área, só alguns rizomas daquela macrófita puderam ser encontrados.

> Zona mais eutrofizada

Sendo a área mais a montante, esta zona caracterizou-se pela presença de sedimentos arenosos-vasosos, onde têm sido observados ocasionalmente "blooms" macroalgais, sobretudo de *Enteromorpha* sp.. Outrora foi também uma área com um coberto de *Zostera noltii* (Marques, observação pessoal), mas a substituição de produtores primários, resultante dos processos de eutrofização, conduziu ao seu total desaparecimento.

2 - Estratégia e método de amostragem

A campanha de amostragem foi realizada durante 33 meses, de 11 de Janeiro de 1993 a 27 de Setembro de 1995, durante a baixa-mar de marés vivas. A recolha de amostras foi efectuada quinzenalmente, nos primeiros 18 meses, passando posteriormente a ser realizada com uma periodicidade mensal.

Em cada área de estudo, uma amostra foi inicialmente representada por um conjunto de dez réplicas, mas com a análise dos dados obtidos para os primeiros 12 meses, começaram a ser efectuadas apenas seis, as suficientes para estabilizar a variabilidade natural do sistema (Frontier, 1983).

O método de amostragem, também anteriormente usado por Marques (1989), Marques *et al.* (1993 b, 1994), Martins *et al.* (1997), Pardal (1995, 1998), Pardal *et al.* (2000) e Lillebø, *et al.* (1999), baseou-se numa adaptação da técnica utilizada por Dexter (1979, 1983), em praias arenosas. Para retirar o sedimento, contendo a macrofauna e o coberto vegetal, usou-se um Tubo de Amostragem de Sedimentos Móveis (TASM) (Sousa Reis *et al.*, 1982 *in* Marques, 1989). O seu manejamento revelou-se fácil e eficiente, uma vez que os sedimentos intertidais do estuário são

bastante finos, na sua maioria inferiores a 0,063 mm (Marques, 1989; Pardal, 1998). A sua introdução no sedimento, até 20 cm de profundidade, permitiu a obtenção de réplicas com 141 cm² de superfície e cerca de 31 de volume.

3 - Fixação, separação e conservação do material biológico

Cada réplica efectuada era inserida num saco de rede de nylon, com uma malha calibrada em 0,5 mm. O material recolhido era imediatamente lavado no próprio estuário, realizando-se assim uma primeira remoção do sedimento. Em seguida, cada uma era guardada num frasco plástico, devidamente identificado, contendo formaldeído a 4%, neutralizado com borato de sódio, para fixar os organismos e preservar as suas estruturas calcárias. De forma a evitar eventuais choques osmóticos, recolhia-se água estuarina, do local de amostragem, para utilizar como solvente do fixador.

Em laboratório, procedeu-se à lavagem da diferentes réplicas, utilizando uma pilha de três crivos sobrepostos, com 2, 1 e 0,5 mm de malha, respectivamente. Desta maneira, não só se removeu o formaldeído e vestígios de sedimento que pudessem ter restado, como ainda se dividiu o material biológico, em função das suas dimensões. Seguidamente, os espécimes de *Cyathura carinata* foram separados, tendo sido conservados em etanol a 70%.

O material vegetal foi imediatamente identificado, até ao género para as macroalgas e, até à espécie para a macrófita, sendo posteriormente determinadas as suas biomassas.

4 - Factores físico-químicos

Em cada data de amostragem foram igualmente recolhidos os parâmetros físico-químicos, relativos à água e sedimento, de cada uma das área de estudo.

4.1 - Água

A salinidade, a temperatura, o pH e o oxigénio dissolvido foram medidos *in situ*, mais precisamente, nas poças de água formadas durante a baixa-mar. Considerando que os valores, nelas registados, se aproximam razoavelmente daqueles a que os organismos intertidais ficam expostos (Newel, 1979), eles foram determinados da seguinte forma:

- Temperatura: avaliada através do termistor do salinómetro, com 0,5°C de precisão;
- Salinidade: medida por intermédio da conductividade, utilizando um salinómetro
 Y.S.I. modelo 3 SCT, com 1‰ de precisão;
- Oxigénio dissolvido: determinado pela utilização de um oxímetro WTW modelo OXI 92, com 0,1 mg.l⁻¹ de precisão;
- **pH**: medido com um condutivímetro WTW modelo pH meter 196T.

As concentrações dos nutrientes, amónia (NH₄⁺), nitritos (NO₃⁻), nitratos (NO₂⁻) e fosfatos (PO₄³⁻), foram determinadas por análise laboratorial de amostras de água (250 ml), recolhidas e conservadas a -30°C, em garrafas de plástico.

- **Amónia** (NH₄⁺): foi determinada pelo método de dosagem por azul de indofenol, de acordo com a "American Public Health Association" (APHA) (1971).
- **Nitritos** (NO₃⁻), **Nitratos** (NO₂⁻) e **Fosfatos** (PO₄³-): os seus valores foram avaliados segundo os métodos descritos em Strickland & Parsons (1968), utilizados para a análise de nutrientes e fósforo reactivo.

4.2 - Sedimento

Paralelamente à medição dos parâmetros físico químicos da água, foram recolhidas amostras de sedimento, para posterior análise do teor em matéria orgânica.

 Matéria orgânica: foi determinada em laboratório, através da combustão da amostra, durante oito horas, numa mufla a 450°C, sendo posteriormente expressa em percentagem. O seu cálculo foi feito segundo a expressão:

$$\% M.O. = \frac{(PS - PSLC)}{PS} \times 100$$

em que:

PS = Peso Seco da amostra de sedimento

PSLC = Peso Seco Livre de Cinzas da amostra de sedimento.

5 - Factores biológicos

Em cada colheita foram ainda determinadas as diferentes biomassas vegetais. Durante o processo de triagem de cada réplica, separaram-se as macroalgas, segundo os taxa Chlorophyceae e Rhodophyceae, e a macrófita *Zostera noltii*, em parte aérea e subterrânea, para serem quantificadas separadamente. Em seguida, cada grupo foi seco, durante 48 horas, numa estufa a 60°C. Posteriormente, todo o material foi pesado (balança *SARTORIUS D 200 R*, com uma resolução de 0,01 mg), determinando-se assim o seu peso seco. Por último, cada grupo foi incinerado, durante 8 horas, numa mufla (*Heraeus K R 170 E*) a 450°C, para a determinação do seu peso seco livre de cinzas.

6 - Estudo laboratorial de *Cyathura carinata* (Krøyer, 1847)

6.1 - Medidas biométricas

Quando morrem, os indivíduos de *Cyathura carinata* arqueiam o corpo, em forma de vírgula, o que dificulta a medição do seu comprimento total. Por este motivo, optou-se por determinar apenas o seu comprimento cefálico (*CC* - desde a extremidade do rostro à extremidade da base da cabeça), expresso em mm, após ter-se comprovado a existência de uma relação linear entre este comprimento e o total (*CT* - da extremidade do rostro até ao final do telson) (Figura 4). Essa relação encontra-se enunciada na equação estimada por Marques *et al.* (1994):

$$CT = 0.745133 + 9.01012 * CC$$
 ($r^2 = 0.97$; $N = 115$).

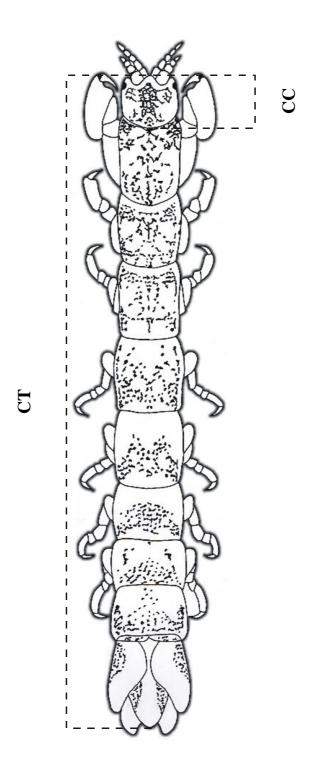


Figura 4 - Representação esquemática das medidas biométricas efectuadas em *Cyathura carinata* (**CC** - comprimento cefálico; **CT** - comprimento total).

Este tipo de procedimento já foi utilizado anteriormente, quer para *Cyathura carinata* (Bamber, 1985; Martins, 1995; Martins *et al.*, 1997; Pardal, 1998), quer para outras espécies, nomeadamente de anfípodes (Marques & Nogueira, 1991; Pardal, 1998; Pardal *et al.*, 2000).

As medições foram efectuadas com o auxílio de um microscópio esteroscópico binocular *Wild M3B*, com resolução de 0,02 mm, a uma ampliação de 40x, utilizando uma ocular micrométrica.

6.2 - Determinação de peso

No presente trabalho, o peso dos indivíduos *Cyathura carinata* foi avaliado através da equação calculada anteriormente por Marques *et al.* (1994), onde se estabelece uma relação entre comprimento cefálico (*CC*) e biomassa (*W*), expressa em g.m⁻² de peso seco livre de cinzas (PSLC):

$$W = 0.0190549 * CC^{2.71815}$$
 (r² = 0.96; N = 800).

6.3 - Distinção de sexos

A forma como se distinguiram machos e fêmeas foi explicada anteriormente, no ponto 3.1 - Descrição geral da Introdução. No entanto, faltou mencionar a maneira pela qual se diferenciou juvenis de fêmeas não reprodutoras. À semelhança de Bamber (1985), esta foi feita com base no comprimento cefálico da menor fêmea reprodutora encontrada, ao longo dos três anos de estudo, a qual apresentava 0,2825 mm, correspondentes a 3,2905 mm de comprimento total.

6.4 - Análise do estado de maturação dos ovos

Em cada fêmea ovígera, procedeu-se à remoção dos ovos do interior do marsúpio, tendo sido efectuadas a sua contagem, medição e análise do seu estado de maturação. Seguindo a classificação proposta por Jażdżewski (1969), também

utilizada por Bamber (1985), Marques *et al.* (1994) e Pardal (1998), identificaram-se os ovos de *Cyathura carinata* em três estádios de maturação (Figura 5):

- Ovos A ovos no primeiro estádio de maturação, ligeiramente oblongos e homogéneos, podendo distinguir-se internamente duas membranas;
- Ovos B ovos muito mais alongados, por vezes em forma de vírgula, sendo possível observar, em alguns casos, os pereópodes e as antenas;
- Ovos C são o último estádio de desenvolvimento, no qual os juvenis se encontram completamente formados, sendo semelhantes aos adultos.

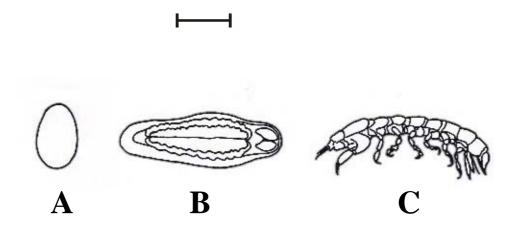


Figura 5 - Representação esquemática dos três estádios de desenvolvimento embrionário, considerados para *Cyathura carinata* (Krøyer, 1847). A linha da escala corresponde a 0,2341 mm, 0,143 mm e 0,4275 mm para os estádios A, B e C, respectivamente.

6.5 - Análise de dados

Relação entre as medidas biométricas

No estabelecimento da relação entre as medidas biométricas, Marques *et al.* (1994) utilizaram uma função linear, do tipo y = f(x) (Sokal & Rohlf, 1987). A relação entre as variáveis foi expressa segundo a equação de regressão:

onde o comprimento total é a variável dependente (y), o comprimento cefálico é a variável independente (x) e, a e b as respectivas constantes.

Marques *et al.* (1994) recorreram ao programa STATIGRAPHICS (versão 4.0, STSC - Statistical Graphics Corporation, 1988) para realizar os respectivos cálculos.

Relação entre comprimento cefálico e peso

A relação entre o comprimento cefálico e o peso seco livre de cinzas (PSLC) dos organismos foi estabelecida segundo a função alométrica (Simpson *et al.*, 1960):

$$W = a C^b$$

onde W é o peso seco livre de cinzas, C é o comprimento cefálico e a e b as respectivas constantes da equação.

Aquela equação permite determinar o peso seco livre de cinzas de um organismo, a partir do seu comprimento cefálico, pelo que os valores estimados serão utilizados posteriormente para o cálculo da produção secundária.

Para realizar os cálculos, Marques *et al.* (1994) recorreram ao programa STATIGRAPHICS (versão 4.0, STSC - Statistical Graphics Corporation, 1988).

> Microdistribuição espacial

A observação do padrão de microdistribuição espacial de uma população pode contribuir para a identificação de possíveis causas de variação das suas densidades, pois o modo como os organismos se distribuem espacialmente, num dado momento, reflecte um processo biológico prévio (*e.g.*: reprodução, morte ou migração).

O padrão de distribuição espacial de *Cyathura carinata* foi analisado para cada estação e data de amostragem, tendo sido consideradas as densidades de cada

réplica. Para tal, aplicou-se o *índice de dispersão*, definido como o quociente da variância das densidades (S^2X) pelo seu valor médio (\overline{X}) (Elliot, 1977):

$$I = \frac{S^2 X}{\overline{X}}$$

A significância do valor de I obtido pode ser testada em função da hipótese nula de que I tem uma distribuição aleatória (variância igual à média). A diferença de I em relação à unidade, pode estimada pelo produto I (n-I), sendo n o número de réplicas da amostra. Este produto apresenta uma distribuição semelhante à do χ^2 , para n-I graus de liberdade. O intervalo de confiança utilizado foi de 95% (p \geq 0,05). (Elliot, 1977).

Conforme o resultado de I, consideram-se três tipos de distribuição:

- I<1 → distribuição regular ou uniforme
- I=1 → distribuição aleatória ou ao acaso
- I>1 → distribuição contagiosa ou em agregados.

> Análise modal

É amplamente reconhecido que muitas espécies de anfípodes (Goedmakers, 1981; Senus & McLachlan, 1986; Marques & Nogueira, 1991; O'Hanlon & Bolger, 1997; Pardal *et al.*, 2000) e isópodes (Kroer, 1989; Marques *et al.*, 1994; Leifsson, 1998) se reproduzem descontinuamente no tempo, originando uma população composta por diferentes grupos etários, geralmente bem definidos, denominados por *coortes*. Para identificar e determinar a idade de cada uma dessas coortes, é frequente recorrer-se à análise estatística da distribuição de frequências de medidas biométricas dos indivíduos, pertencentes às amostras da população em causa, uma vez que só por intermédio de estudos laboratoriais é que se poderia fazer uma determinação directa (Nogueira, 1992).

Partindo do princípio que *Cyathura carinata* se reproduz através de coortes (Marques *et al.*, 1994; Pardal, 1998), admitiu-se que cada uma apresenta uma distribuição normal de comprimentos cefálicos dos indivíduos que as compõem, de forma a que o conjunto das coortes existentes na população, em cada momento, corresponda a uma distribuição polimodal dos mesmos.

A identificação das coortes de *Cyathura carinata*, e o seguimento da sua evolução, foram feitos mediante a utilização do programa ANAMOD, para IBM-pc (Nogueira, 1992), tendo sido consideradas 30 classes de comprimento cefálico, com 0,06 mm de intervalo.

Este programa baseia-se nos pressupostos do método do papel de probabilidades (Cassie, 1963 in Marques, 1989), permitindo adicionalmente testar estatisticamente a análise efectuada (Nogueira, 1992), tendo já sido utilizado por outros autores com bastante sucesso (Marques, 1989; Marques & Nogueira, 1991; Marques *et al.*, 1994; Pardal, 1998; Pardal *et al.*,2000; Lillebø, 1999; Cardoso, 2001).

Aplicação da regressão múltipla à interpretação dos dados biológicos

Pretendeu-se analisar a influência dos factores abióticos (temperatura, salinidade e matéria orgânica) e biológicos (biomassa de Chlorophyceae, Rhodophyceae, rizomas e folhas de *Zostera noltii*), sobre a biomassa e densidade de *Cyathura carinata*, recorrendo a regressão múltipla ("Best subsets regression", "Stepwise regression" e "Analysis regression").

Este procedimento pareceu ser o mais adequado, pois não seria correcto tentar correlacionar a densidade e biomassa de *Cyathura carinata*, com cada um dos parâmetros físico-químicos e biológicos isoladamente, uma vez que estes poderiam estar correlacionados entre si e actuar em conjunto.

A equação de regressão múltipla que exprime a relação entre uma variável dependente (Y) e um número (K) de variáveis independentes (X) é expressa por:

$$Y' = a + b_1 X_1 + b_2 X_2 + ... + b_k X_k$$

em que a, $b_{1...}b_k$ são as constantes cujo valor se pretende calcular e que determinam a maior correlação possível entre os valores observados (Y) e os valores esperados pela equação (Y'). O coeficiente de correlação entre Y e Y' é designado por coeficiente de regressão múltipla ($R_{YY'}$) (Edwards, 1984).

Os valores das constantes de cada equação foram obtidos segundo o método dos mínimos quadrados (Edwards, 1984, 1985) a partir dos seguintes passos:

- cálculo da matriz produto (X'X);
- cálculo do valor produto (X'Y);
- cálculo da matriz inversa $(X'X)^{-1}$;
- cálculo do vector coluna $b(X'X)^{-1}(X'Y)$;
- cálculo da soma total dos quadrados (SS_{tot}), da soma residual dos quadrados (SS_{res}) e da soma dos quadrados para regressão linear (SS_{reg}), respectivamente:

$$SS_{tot} = (Y - \sum X)^2$$

 $SS_{reg} = bX'Y - (\sum Y)^{2/n}$
 $SS_{res} = SS_{tot} - SS_{reg}$

 cálculo do coeficiente de correlação múltipla (RYY') e dos respectivos testes de significância.

Foram aplicados os testes de significância F e t aos valores de coeficiente de regressão múltipla e aos coeficientes de regressão (b_1 , b_2 , b_n) calculados em cada caso.

O valor de *F* é dado pelo quociente entre o valor médio dos quadrados explicados pela regressão e o valor médio dos quadrados residuais (Edwards, 1984, 1985).

A hipótese nula a testar é a de os coeficientes de regressão serem todos iguais a zero. No entanto, este teste não é muito satisfatório, dado que a rejeição da hipótese nula pode significar apenas que um dos coeficientes de regressão seja diferente de zero. O valor de t aplicado aos coeficientes de regressão é dado pelos quocientes do valor de cada coeficiente (b_i) pelo erro padrão (sb_j) correspondente (Edwards, 1984, 1985). Se o teste t do coeficiente de regressão de uma dada variável for significativo,

tal quererá dizer que, se os valores das observações correspondentes a esta variável forem introduzidos por último no cálculo da equação de regressão haverá um aumento significativo nas somas dos quadrados da regressão.

Os cálculos foram realizados com recurso ao programa MINITAB 10.1 software package.

Expressão do crescimento através do modelo de crescimento

A equação generalizada de Von Bertalanffy (VBGF – von Bertalanffy growth function), proposta por Gaschütz *et al.* (1980), continua a ser um dos modelos matemáticos mais utilizados para expressar o crescimento de macroinvertebrados. O facto desta equação considerar a influência de factores sazonais, e permitir prever modificações do crescimento em função do metabolismo, constitui uma vantagem em relação à original. Por este motivo, e à semelhança de outros autores (Bayed & Guillon, 1985 *in* Marques, 1989; Bachelet, 1981 *in* Pardal, 1998; Marques *et al.*, 1994; Pardal, 1998 e Lillebø, 1999), optou-se pela sua utilização para estimar o crescimento de *Cyathura carinata*.

A equação é dada por:

$$Lt = L \infty \left(1 - e^{-[kD(t-to) + C(kD/2\pi)\sin 2\pi(t-ts)]} \right) 1/D$$

em que:

Lt - comprimento do organismo no instante t;

 $L\infty$ - comprimento máximo que o organismo poderá atingir e corresponde à assímptota da curva de crescimento;

t - instante considerado;

 t_0 - instante para o qual o crescimento seria teoricamente nulo, admitindo-se que os organismos tenham crescido sempre ao ritmo previsto pela equação;

 t_s - tempo decorrido entre o início do crescimento (no instante t=0) e o instante em que se verifica a primeira oscilação no crescimento, o qual é expresso por uma curva aproximadamente sinusoidal para o período de um ano;

k - taxa intrínseca de crescimento:

C - constante cujo valor varia entre 0 (e.g.: organismos tropicais onde a variação sazonal é mínima ou inexistente) e 1 (e.g.: organismos de climas temperados frios, em que o crescimento no Inverno é reduzido ou nulo);

D - parâmetro que exprime os desvios à regra de $^2/_3$ do metabolismo. Esta regra denominada versão especial de VBGF, (von Bertalanffy, 1934; Beventon & Holt, 1957 *al in* Gaschutz *et al.*, 1980) em conjunto com outros pressupostos prevê que o consumo de oxigénio, no caso dos peixes, será proporcional a $^2/_3$ do seu peso em gramas. Segundo a respectiva regra D é expresso por:

$$D = 3*(m-d)$$

em que m e d expressam uma proporcionalidade respectivamente, de catabolismo e anabolismo relativamente ao peso do organismo. Sendo assumido que $d={}^2/_3$ e m=1 ou seja D=1.

Na forma generalizada de VBGF o valor de *D*, quando diferente de 1 pode ser calculado por uma equação estabelecida empiricamente sem atender às taxas de crescimento. A equação é dada por:

$$D = 3 \left[1 - (0.6742 + 0.03574 \log_{10} W_{max}) \right]$$

em que W_{max} é o peso máximo atingido por um determinado conjunto de indivíduos, expresso em gramas (g).

Neste caso, dado que não se tem conhecimento do tipo de metabolismo relativo a *Cyathura carinata*, foi atribuído a *D* o valor de 1, à semelhança do procedimento adoptado por Marques *et al.* (1994) e Pardal (1998) para esta mesma espécie, Marques (1989) para *Echinogamarus marinus* (Amphipoda) e Lillebø (1999) e Cardoso (2001) para *Hydrobia ulvae* (Gastropoda).

6.6 - Cálculo da produção

A produção secundária de *Cyathura carinata* foi avaliada com base em métodos de separação de coortes, à semelhança do procedimento adoptado por outros autores (Marques, 1989; Marques & Nogueira, 1991; Marques *et al.*, 1994; Pardal, 1998; Pardal *et al.*, 2000; Lillebø *et al.*, 1999; Cardoso, 2001). Para tal, efectuou-se o cálculo da:

- **produção líquida** ou **somática** (**P**) corresponde à biomassa assimilada num intervalo de tempo por um número constante de indivíduos;
- produção de transferência ou de eliminação (E) corresponde à variação da biomassa num determinado intervalo de tempo, provocada por eliminação de indivíduos (emigração ou transferência para outros níveis da cadeia trófica).

As produções somática e de eliminação de cada coorte foram avaliadas no período decorrido entre dois instantes de amostragem (t e t+1) utilizando as seguintes expressões:

$$P = \left[\left(N_t + N_{t+1} \right) / 2 \right] \left(\overline{W}_{t+1} - \overline{W}_t \right)$$
 para $W_{t+1} > W_t$

$$E = \left[\left(\overline{W}_t + \overline{W}_{t+1} \right) / 2 \right] \left(N_t - N_{t+1} \right) \quad \text{para } N_t > N_{t+1}$$

em que N corresponde à densidade (ind.m⁻²) da coorte em cada instante de amostragem e \overline{w} é a biomassa média individual (peso seco livre de cinzas, PSLC

As produções totais de cada coorte foram dadas por:

$$P = \sum_{t=0}^{t=n} \left[\left(N_t + N_{t+1} \right) / 2 \right] d\overline{W}$$

$$E = \sum_{t=0}^{t=n} \left[\left(\overline{W}_t + \overline{W}_{t+1} \right) / 2 \right] dN$$

em que $d\overline{w}$ e dN representam as variações da biomassa média individual e da densidade da coorte entre cada dois instantes de amostragem.

Os cálculos para a determinação da biomassa média da população (\overline{B}) e das proporções P/\overline{B} e E/\overline{B} foram também efectuados segundo os procedimentos seguidos por Marques (1989), Marques & Nogueira, (1991), Marques *et al.* (1994), Pardal (1998), Pardal *et al.* (2000), Lillebø *et al.* (1999) e Cardoso (2001), de acordo com o método proposto por Allen (1971).

A biomassa média (\overline{B}) de uma população constituída por coortes sucessivas é dada por:

$$\overline{B} = \left(\frac{1}{T}\right) \sum_{n=1}^{N} \left(\overline{B}_n t\right)$$

em que:

T – período de tempo ao longo do qual a população foi estudada

N – número de coortes sucessivas constituintes da população, ao longo do período T

 \overline{B} – biomassa média da coorte de ordem n

t − período de duração da coorte de ordem n

De modo semelhante, a produção da população (P_p) (líquida ou de transferência) será dada por:

$$\mathbf{P}_p = \sum_{n=1}^N \mathbf{P}_{cn}$$

em que P_{cn} é a produção da coorte de ordem n durante o período t da sua duração.

III - RESULTADOS

1 - Factores físico-químicos

Não se tendo verificado diferenças espaciais significativas, ao longo do braço Sul do estuário do Mondego, a temperatura da água (Figura 6) reflectiu a influência das estações do ano, uma vez que, os seus valores foram distintamente mais elevados nos meses de Verão. A temperatura mais baixa que se registou foi de 8,3°C, em 25 de Janeiro de 1993, no banco de *Zostera noltii*, ao passo que a mais alta foi de 32,6°C, em 6 de Julho do mesmo ano, na zona mais eutrofizada.

TEMPERATURA - ÁGUA

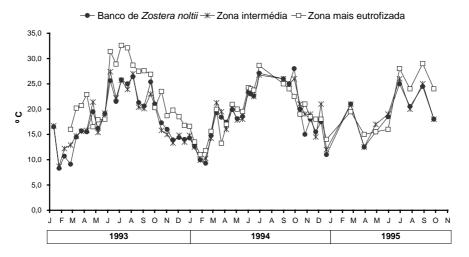


Figura 6 - Variação da temperatura, nas três zonas de estudo, de 11 de Janeiro de 1993 a 27 de Setembro de 1995.

A precipitação (Figura 7) também denotou variação sazonal, em que os meses de Verão apresentaram os seus valores mais baixos. Este parâmetro assumiu uma influência considerável sobre o regime de abertura do sistema de comportas do rio Pranto, o qual permitiu o escoamento das suas águas, de acordo com os níveis requeridos pela prática da orizicultura. Isto foi tanto mais evidente quando se comparou os períodos de Outono/Inverno de 1992/93, 1993/94 e 1994/95. O

primeiro correspondeu a uma época de fraca precipitação, que determinou o quase permanente encerramento daquelas comportas. Em oposição, o segundo registou precipitações elevadas, conduzindo à abertura das mesmas, segundo uma periodicidade praticamente diária. Por seu turno, o Outono/Inverno de 1994/95 representou a uma situação intermédia, relativamente aos correspondentes períodos dos anos anteriores, mas durante o qual não foram fornecidas quaisquer informações relativamente às condições das comportas (Pardal, 1998; Martins *et al.*, 2001).

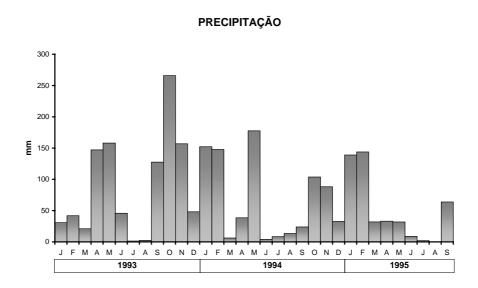


Figura 7 - Variação da precipitação mensal, na cidade de Coimbra , de Janeiro de 1993 a Setembro de 1995.

À semelhança da temperatura, a salinidade (Figura 8) também demonstrou valores mais elevados durante os meses quentes de Primavera/Verão. Porém, este parâmetro denotou a forte influência exercida pela abertura do sistema de comportas do rio Pranto, pelo que as diferenças mais relevantes, entre os três anos de estudo, remontaram aos períodos de Outono/Inverno. O de 1992/93, em que as comportas

Uma vez que não se efectuam recolhas de dados meteorológicos na cidade da Figueira da Foz, optou-se pela apresentação dos da cidade de Coimbra, localizada a cerca de 40 Km Leste de distância daquela, assumindo-se que não existem diferenças significativas entre elas (dados fornecidos pelo Instituto Geofísico da Universidade de

-

Coimbra).

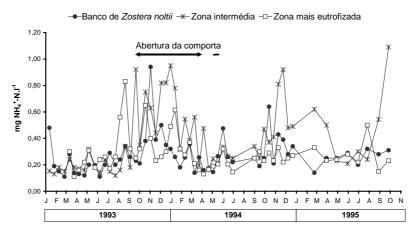
estiveram quase sempre encerradas, apresentou valores de salinidade bastante elevados, praticamente semelhantes aos de Primavera/Verão. Em oposição, o de 1993/94 foi o que registou os valores mais baixos (4,5‰ na zona mais eutrofizada), em função da frequente abertura das comportas, consequente da abundante precipitação que se fez sentir nessa altura. Da mesma forma, o Outono/Inverno de 1994/95 representou uma situação intermédia entre os dois anos anteriores.

SALINIDADE - ÁGUA -Banco de Zostera noltii ---- Zona intermédia -□-- Zona mais eutrofizada 40,0 Abertura da comporta 35,0 30,0 25.0 <u>_</u> 20,0 15.0 10.0 5,0 $\mathsf{F}\ \mathsf{M}\ \mathsf{A}\ \mathsf{M}\ \mathsf{J}$ SOND FMAMJJ SOND 1993 1994

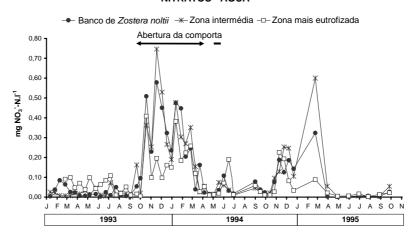
Figura 8 - Variação da salinidade, nas três zonas de estudo, de 11 de Janeiro de 1993 a 27 de Setembro de 1995.

Quanto às concentrações de nutrientes azotados (Figura 9), quantificados nas poças de água, a amónia foi o elemento mais preponderante de todos, seguindo-se-lhe os nitratos e, por último, os nitritos. Estes nutrientes revelaram também um padrão sazonal de variação da sua concentração, semelhante entre si, o qual se revelou bastante influenciado pelo ritmo de abertura das comportas do rio Pranto. Esta situação foi mais evidente no Outono/Inverno de 1993/94, ao longo do qual a abertura foi efectuada de uma forma quase diária, tendo sido observados incrementos acentuados das suas concentrações, durante esse período de tempo. Em 1994/95, registou-se também um comportamento semelhante, que conjuntamente com a diminuição da salinidade e os valores de precipitação, pareceu indicar uma abertura frequente das comportas nessa altura.

AMÓNIA - ÁGUA



NITRATOS - ÁGUA



NITRITOS - ÁGUA

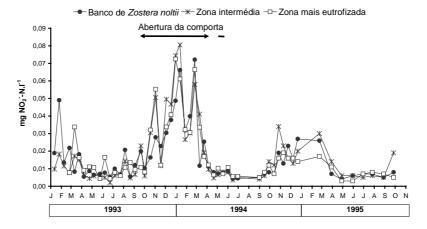


Figura 9 - Variação das concentrações dos nutrientes azotados, nas três zonas de estudo, de 11 de Janeiro de 1993 a 27 de Setembro de 1995.

Resultados Resultados

Em oposição aos nutrientes azotados, a concentração de fosfatos (Figura 10) não apresentou qualquer aumento com a abertura do sistema de comportas do rio Pranto. Pelo contrário, demonstrou um aumento sazonal da sua concentração durante os meses quentes de Verão, à semelhança dos resultados de outros estudos deste mesmo sistema (Pardal, 1998; Lillebø, 2000; Lopes, 2000; Martins, 2000).

FOSFATOS - ÁGUA -Banco de Zostera noltii --- Zona intermédia -□- Zona mais eutrofizada 0.20 Abertura da comporta 0,18 mg PO₄3-P.Γ1 0,12 0,08 0,06 J F M A M J J A S O N MAMJ SOND F M A M J Α SOND 1993 1994 1995

Figura 10 - Variação da concentração de fosfatos, nas três zonas de estudo, de 11 de Janeiro de 1993 a 27 de Setembro de 1995.

A concentração diurna de oxigénio dissolvido (Figura 11) não demostrou qualquer variação sazonal evidente. Os seus valores variaram entre os 5,5 mg.l⁻¹, no banco de *Zostera noltii* (30 de Dezembro de 1993) e os 31 mg.l⁻¹, na zona mais eutrofizada (24 de Fevereiro de 1993), tendo ocorrido bastantes flutuações ao longo do período de estudo.

Os valores de pH (Figura 12) apresentaram oscilações frequentes, variando entre 6,94 (30 de Dezembro de 1993) e 9,56 (20 de Abril de 1994), ambos registados no banco de *Zostera noltii*. Este parâmetro não pareceu demonstrar uma influência significativa da abertura das comportas do rio Pranto, porém, as suas flutuações de maior amplitude denotaram uma certa relevância, uma vez que frequentemente traduzem a ocorrência de processos biogeoquímicos complexos (Pardal, 1998).

OXIGÉNIO - ÁGUA

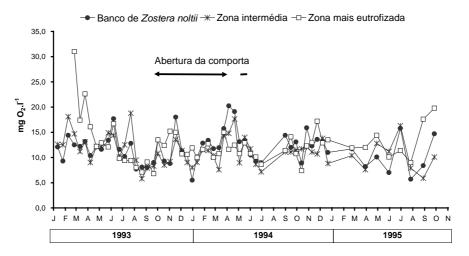


Figura 11 - Variação da concentração de oxigénio, nas três zonas de estudo, de 11 de Janeiro de 1993 a 27 de Setembro de 1995.

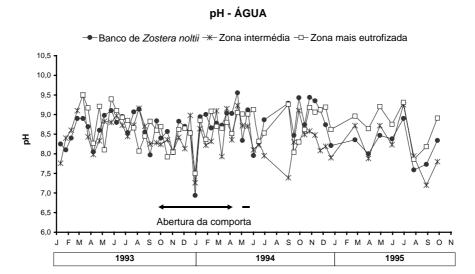


Figura 12 - Variação de pH, nas três zonas de estudo, de 11 de Janeiro de 1993 a 27 de Setembro de 1995.

Os resultados de teor de matéria orgânica do sedimento revelaram a existência de um nítida diferença entre as três áreas estudadas (Figura 13). O banco de *Zostera noltii* foi a que demonstrou quase sempre teores mais elevados, sendo os valores da zona intermédia bastante semelhantes aos daquela. Em contraste, a zona

mais eutrofizada foi aquela que apresentou sempre teores de matéria orgânica inferiores aos das outras duas áreas. No entanto, nesta zona pareceu haver uma certa sazonalidade deste parâmetro, visto que os seus valores mais elevados se verificaram durante os meses de Primavera/Verão e, os inferiores, nos meses de Outono/Inverno. Ao longo do tempo de estudo, foi também possível verificar um decréscimo do teor de matéria orgânica do banco de *Zostera noltii*, embora esta tendência não tivesse sido muito acentuada.

MATÉRIA ORGÂNICA - SEDIMENTO

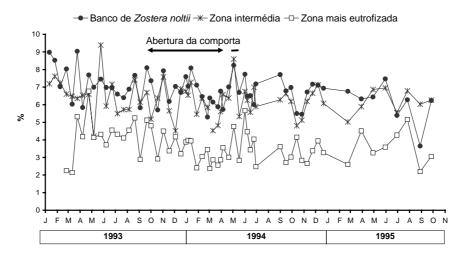


Figura 13 - Variação da percentagem de matéria orgânica do sedimento nas três zonas de estudo, de 11 de Janeiro de 1993 a 27 de Setembro de 1995.

2 - Factores biológicos

Comparando a biomassa de macroalgas ao longo do gradiente de eutrofização, no braço sul do estuário do Mondego, existiram diferenças óbvias entre as três zonas estudadas (Figura 14).

> Zona mais eutrofizada

Na zona mais interna do braço Sul, já há muitos anos que a macrófita Zostera noltii desapareceu por completo (Marques, comunicação pessoal). Nesta área, as Rhodophyceae foram praticamente inexistentes. No entanto, no que respeita

à biomassa das macroalgas verdes, foi possível destacar três situações distintas, durante o período de estudo.

Na primeira metade de 1993, observou-se um extraordinário crescimento da biomassa de *Enteromorpha* sp. e *Ulva* sp.. Este ter-se-á desenvolvido maioritariamente em duas fases distintas. Inicialmente, ocorreu um aumento acentuado da sua biomassa, até o princípio de Abril, atingido um máximo de 446 g.m⁻² PSLC. Nessa altura, verificou-se um primeiro decréscimo dos seus valores. Posteriormente, em finais de Maio, houve uma nova retoma do crescimento, até ao seu súbito desaparecimento, antes do início de Julho. Este comportamento terá correspondido a um "bloom" macroalgal, de consideráveis proporções, fenómeno que tem sido ocasionalmente observado, ao longo da última década, nas áreas mais interiores do estuário (Pardal, 1998).

Contrariamente, em 1994, cujo Inverno verificou precipitações abundantes e baixas salinidades, em virtude da regular e frequente abertura das comportas do rio Pranto, foi registada uma total ausência de macroalgas.

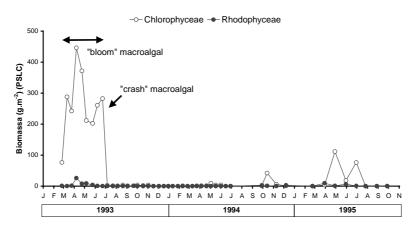
O ano de 1995 foi uma combinação dos dois anteriores. Apesar de ter ocorrido o desenvolvimento de alguma biomassa macroalgal, durante a Primavera desse ano, este não foi suficiente para ser considerado como um "bloom" macroalgal, ou para desencadear os processos que o caracterizam.

> Zona intermédia

Esta zona terá sido também ocupada pela macrófita *Zostera noltii*, pois ainda foi possível encontrar alguns dos seus rizomas, ainda que estes não tivessem sido quantificados.

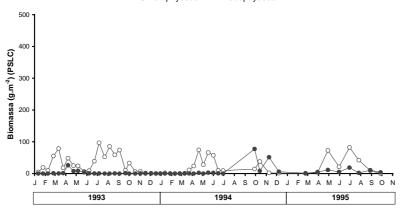
Comparativamente à área anterior, as macroalgas verdes foram menos expressivas e as suas biomassas semelhantes entre os três anos de estudo. Paralelamente, as macroalgas vermelhas foram muito mais abundantes, tendo a sua biomassa sido mais elevada, exactamente durante o Outono de 1994, quando foram aproximadamente proporcionais às macroalgas verdes.

Zona mais eutrofizada



Zona intermédia

-○- Chlorophyceae -●- Rhodophyceae



Banco de Zostera noltii

->- Chlorophyceae -●- Rhodophyceae

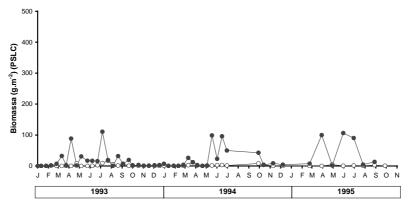


Figura 14 - Variação da biomassa macroalgal, nas três zonas de estudo, de 11 Janeiro de 1993 a Setembro de 1995.

> Banco de Zostera noltii

As macroalgas verdes foram praticamente inexistentes nesta área, durante os três anos de estudo. Em oposição, as macroalgas vermelhas revelaram biomassas comparativamente proporcionais, tendo sido claramente mais elevadas nesta área, relativamente às duas anteriores (Figura 14).

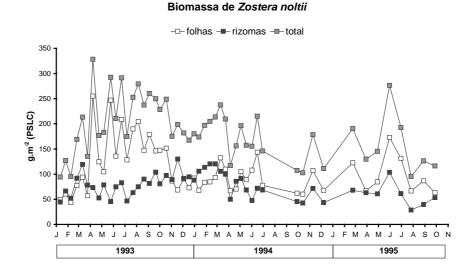


Figura 15 - Variação da biomassa de *Zostera noltii*, na zona não eutrofizada, de 11 Janeiro de 1993 a Setembro de 1995.

Quanto à macrófita *Zostera noltii*, foi possível distinguir um padrão sazonal de variação da sua biomassa (Figura 15). Durante os períodos primaveris e estivais, observou-se um incremento, correspondente sobretudo ao crescimento de novas folhas, tendo sido alcançado um máximo em Abril de 1993 (328,4 g.m⁻² PSLC). Porém, estes valores foram decrescendo ao longo do ano e, nos períodos de Outono/Inverno de 1992/93 e 1993/94, a biomassa dos rizomas registada foi mesmo superior à das suas folhas.

Comparando os três anos em questão, distinguiu-se uma tendência para o decréscimo da abundância desta macrófita. A Primavera de 1994 registou um incremento de biomassa bastante inferior, ao idêntico período de 1993. Em 1995, continuou o seu declínio, tendo alcançado o seu valor mínimo no mês de Julho desse ano (95,3 g.m⁻² PSLC).

3 - Cyathura carinata (Krøyer, 1847)

3.1 - Microdistribuição espacial

O cálculo do índice de dispersão, de cada amostragem quinzenal, demonstrou que a população de *Cyathura carinata* exibiu uma distribuição espacial do tipo contagioso ou agregado. Para as três zonas de amostragem, obtiveram-se valores sempre superiores à unidade, resultado que se revelou de acordo com os de Marques *et al.* (1994), em outras duas áreas intertidais, sem qualquer coberto vegetal, deste mesmo estuário, e de Pardal (1998).

3.2 - Densidade populacional

Comparando as três zonas estudadas, *Cyathura carinata* apresentou diferentes densidades populacionais ao longo do braço Sul do estuário do Mondego (Figura 16):

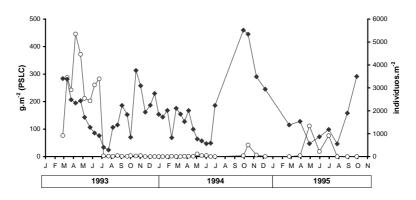
> Zona mais eutrofizada

A zona mais eutrofizada foi aquela que denotou uma população mais estável e abundante (1 850 \pm 1 156 ind.m⁻²; \bar{x} \pm s), onde pôde definir-se um padrão anual de variação de densidade. O comportamento deste padrão provou ser semelhante aos descritos anteriormente por Marques *et al.* (1994) e Pardal (1998). Os seus valores mais elevados registaram-se sempre durante os períodos de Outono/Inverno, sofrendo um declínio contínuo e acentuado até ao final da Primavera. Nessa altura, a densidade populacional voltava a apresentar um novo acréscimo, devido à ocorrência de recrutamento.

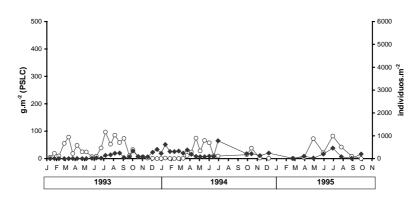
Durante os 33 meses de estudo, as densidades desta zona, variaram de acordo com os valores apresentados na Tabela I. As diferenças mais evidentes verificaramse entre os valores máximos outonais de cada ano. Os de 1993, quando ocorreu o"bloom" macroalgal, e os de 1995, ano em que houve o desenvolvimento de alguma

Zona mais eutrofizada

- Chlorophyceae → Cyathura carinata



Zona intermédia



Banco de Zostera noltii

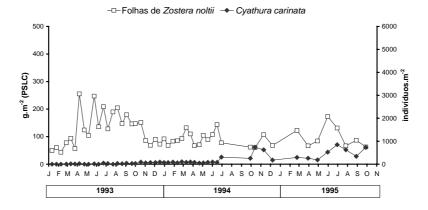


Figura 16 - Variação da densidade de *Cyathura carinata* e de biomassas vegetais, de 11 Janeiro de 1993 a Setembro de 1995.

alga (sem que se atingisse as proporções de um "bloom"), foram bastante inferiores aos de 1994, em que as algas foram praticamente inexistentes. Estas observações fazem crer que, a ocorrência de macroalgas e de "crash" algal, durante o período estival, tenha tido, de alguma forma, um certo impacto sobre a população.

TABELA I - Densidades populacionais máximas e mínimas de *Cyathura carinata*, na zona mais eutrofizada do braço Sul do estuário do Mondego, ao longo do presente estudo.

	DENSIDADE P	OPULACIONAL		
	(indivíduos.m ⁻²)			
ANO	Mínima	Máxima		
1993	291	3 759		
1993	22 de Julho	18 de Outubro		
1994	567	5 518		
1994	1 de Junho	28 de Setembro		
1995	556	3 499		
1993	26 de Julho	27 de Setembro		

Mais ainda, a densidade inicial de 1993 (3 404 ind.m⁻², em 25 de Fevereiro) foi bastante próxima do máximo outonal desse ano. Assim, supõe-se que as densidades máximas do Outono anterior de 1992, em que não houve a ocorrência de qualquer "bloom" (Pardal, comunicação pessoal), tenha sido também superior ao de 1993, vindo reforçar aquela mesma suspeita.

> Zona intermédia

Na zona intermédia existiram algumas oscilações anuais (Figura 16), porém, esta revelou um padrão menos evidente, principalmente porque as densidades populacionais registadas foram muito inferiores às da área anterior (171 \pm 157 ind.m⁻²; \bar{x} \pm s). Partindo de uma situação inicial de quase total inexistência de indivíduos, o número destes foi aumentando ao longo do tempo, sobretudo após a ocorrência de recrutamentos. As densidades máximas desta área verificaram-se após o Verão de 1994 (780 ind.m⁻², em 29 de Junho), tornando a

27 de Setembro foi a última data de amostragem de 1995, pelo que tem de considerar-se a possibilidade da densidade populacional poder ter aumentado ainda mais, durante esse ano.

diminuir em seguida, para não conseguir voltar a atingir esses mesmos valores, na mesma época de 1995 (461 ind.m⁻², em 29 de Junho).

➢ Banco de Zostera noltii

No banco de *Zostera noltii*, o comportamento de *Cyathura carinata* foi completamente distinto (Figura 16). O início do estudo, demonstrou a total ausência desta espécie, contudo, a sua densidade populacional foi aumentando constantemente, ao longo do tempo (172 \pm 220 ind.m⁻²; $\bar{x} \pm s$). A densidade máxima, registada nesta área, foi obtida a 29 de Junho de 1995, contando com 851 ind.m⁻².

A influência dos factores abióticos (temperatura, salinidade e matéria orgânica do sedimento) e biológicos (biomassa de macroalgas verdes e vermelhas, rizomas e folhas de *Zostera noltii*), sobre a biomassa e densidade de *Cyathura carinata*, foi analisada por regressão múltipla ("Best subsets regression", "Stepwise regression" e "Analysis regression" - MINITAB 10.1 software package) para cada uma das áreas, tendo em consideração a totalidade do tempo de estudo. No entanto, não foi encontrada qualquer correlação plausível entre as densidades e as biomassas desta espécie, com aqueles parâmetros físico-químicos e biológicos.

3.3 - Estrutura populacional

A estrutura populacional de *Cyathura carinata* foi interpretada com base na análise de histogramas de frequência relativa de classes de comprimento cefálico, a qual permitiu a identificação de coortes e o seu seguimento (Figura 17).

De facto, o método de análise modal utilizado, só permitiu o cumprimento deste objectivo para a zona mais eutrofizada, visto que somente esta apresentou uma população suficientemente abundante para o concretizar. Na sua globalidade, os ajustamentos realizados poderão ser avaliados como razoáveis, face aos resultados dos testes G obtidos.

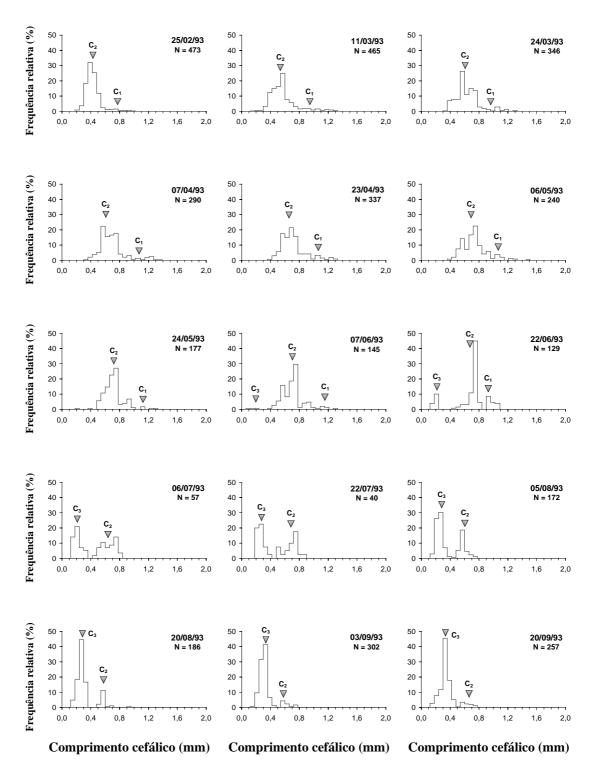


Figura 17 - Evolução da estrutura da população de *Cyathura carinata*, na zona mais eutrofizada, de 25 de Fevereiro de 1993 a Setembro de 1995. Encontram-se assinaladas as respectivas coortes identificadas (**C**) e o número de indivíduos da amostra (**N**).

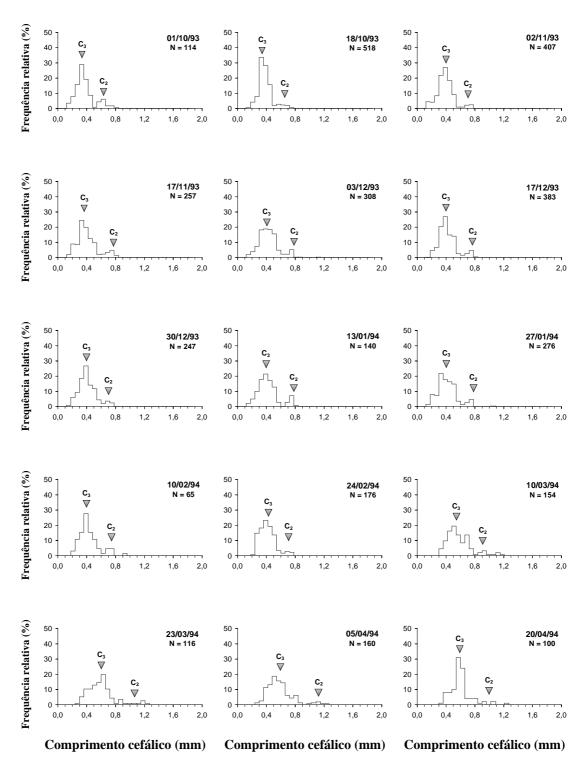


Figura 17 (continuação) - Evolução da estrutura da população de *Cyathura carinata*, na zona mais eutrofizada, de 25 de Fevereiro de 1993 a Setembro de 1995. Encontram-se assinaladas as respectivas coortes identificadas (**C**) e o número de indivíduos da amostra (**N**).

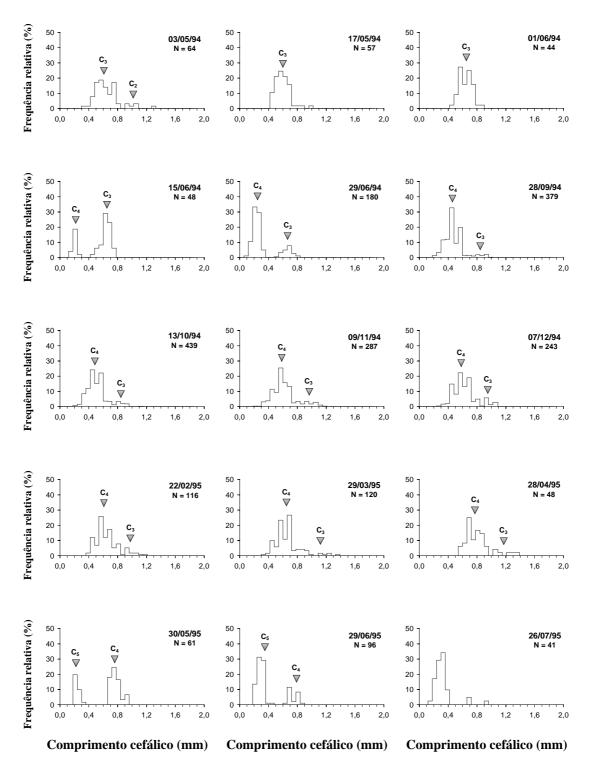
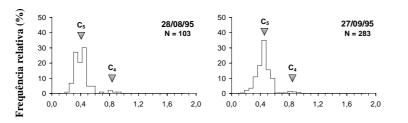


Figura 17 (continuação) - Evolução da estrutura da população de *Cyathura carinata*, na zona mais eutrofizada, de 25 de Fevereiro de 1993 a Setembro de 1995. Encontram-se assinaladas as respectivas coortes identificadas (**C**) e o número de indivíduos da amostra (**N**).



Comprimento cefálico (mm) Comprimento cefálico (mm) Comprimento cefálico (mm)

Figura 17 (continuação) - Evolução da estrutura da população de *Cyathura carinata*, na zona mais eutrofizada, de 25 de Fevereiro de 1993 a Setembro de 1995. Encontram-se assinaladas as respectivas coortes identificadas (**C**) e o número de indivíduos da amostra (**N**).

Foi possível reconhecer a existência de cinco coortes, ao longo do período de estudo, tendo sido estimados, a cada instante, os seus comprimentos cefálicos médios e respectivos desvios padrão (Figura 18).

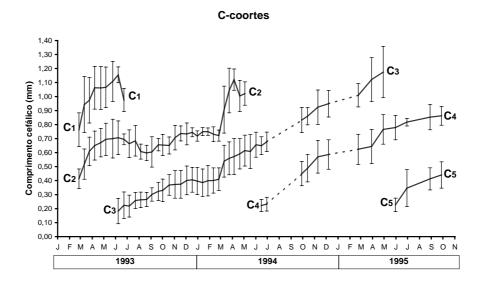


Figura 18 - Crescimento linear das coortes (**C**) (comprimento cefálico médio ± desvio padrão) de *Cyathura carinata*, na zona mais eutrofizada, de 11 de Janeiro de 1993 a 27 de Setembro de 1995.

Um dos primeiros resultados, a ser evidenciado, refere-se ao facto da população de *Cyathura carinata* se ter reproduzido uma única vez, por ano, no estuário do Mondego. Esta observação foi confirmada pelo aparecimento das novas coortes C₃, C₄ e C₅ em 1993, 1994 e 1995, respectivamente. Estas foram detectadas

Resultados Resultados

com os comprimentos cefálicos médios de 0,1825, 0,2229 e 0,2275 mm, correspondentes aos comprimentos totais de 2,3895, 2,7553 e 2,7949 mm. Segundo esta linha de raciocínio, as coortes C_1 e C_2 deverão equivaler, respectivamente, aos recrutamentos ocorridos em 1991 e 1992 (Figura 18).

3.4 - Duração do ciclo de vida

A duração de vida de *Cyathura carinata*, no estuário do Mondego, foi avaliada em função do seguimento das coortes detectadas através da análise modal (Figura 18). A coorte C₃ foi a única que permitiu um cálculo directo, tendo vivido durante 23 meses. A idade das restantes foi estimada com base no aparecimento de novas coortes e o desaparecimento das mais antigas (Tabela II), constituindo uma

TABELA II - Cálculo da provável duração de vida, de cada uma das coortes identificadas, de 11 de Janeiro de 1993 a 27 de Setembro de 1995, na zona mais eutrofizada do braço Sul do estuário do Mondego.

Coorte	Início	Fim	Duração
C_1	Junho de 1991	Junho de 1993	24 meses ± 1 mês
C_2	Junho de 1992	Maio de 1994	23 meses \pm 1 mês
C_3	Junho de 1993	Maio de 1995	23 meses \pm 1 mês
\mathbf{C}_4	Junho de 1994	-	-
C_5	Junho de 1995	-	-

boa apreciação, visto que esta espécie só se reproduziu uma vez por ano, sensivelmente pela mesma altura. Conjugando todos os resultados, a coorte C_1 pareceu viver mais um mês, perante a situação de ocorrência de um "bloom" macroalgal, relativamente à coorte C_3 , que se extinguiu em 1995, quando houve alguma macroalga no sistema.

Apesar do tempo de vida de *Cyathura carinata* ter sido estimado em ± 24 meses, deduziu-se que somente 10 a 20% dos indivíduos conseguiram perfazer os dois anos de idade. Através da observação da variação da percentagem de cada uma das coortes identificadas (Figura 19), verificou-se que a meio dos Verões de 1993, 1994 e 1995, havia uma redução de 80 a 90% dos indivíduos pertencentes às

coortes recrutadas nos respectivos anos anteriores. Esta diminuição, coincidente com a época de recrutamento, pareceu traduzir uma forte mortalidade pós-reprodução, a qual contribuiu para explicar as baixas densidades populacionais registadas durante aquela altura do ano.

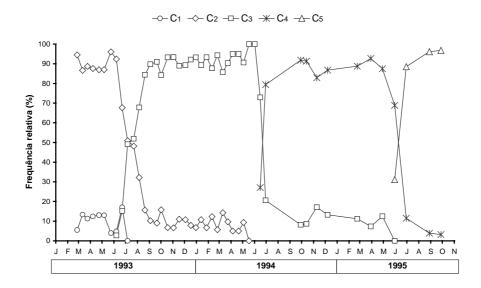


Figura 19 - Variação da percentagem de sobrevivência de cada uma das coortes (**C**) de *Cyathura carinata*, identificadas na zona mais eutrofizada, de 11 de Janeiro de 1993 a 27 de Setembro de 1995.

Os comprimentos cefálicos médios máximos atingidos pelas coortes C₁, C₂ e C₃ foram de 1,1551, 1,1212 e 1,1751 mm, os quais correspondem aos comprimentos totais de 11,1527, 10,8473 e 11,3329 mm, respectivamente. No entanto, os machos apresentaram, de forma geral, comprimentos superiores aos das fêmeas. O comprimento cefálico médio dos cem maiores machos rondou $1,1817 \pm 0,059$ mm, enquanto o das fêmeas reprodutoras foi de $0,8645 \pm 0,085$ mm (correspondentes aos comprimentos totais de 10,7222 \pm 0,606 mm e 7,8638 ± 0,845 mm, respectivamente). Estas diferenças reflectiram-se na análise modal do crescimento das coortes, sobretudo nas suas fases de vida terminais (coortes C_1 e C_2 , Figura 18).

3.5 - Crescimento

A identificação e o seguimento das coortes através da análise modal (Figura 18), permitiu depreender que o seu crescimento foi contínuo ao longo de toda a sua vida, embora as suas taxas fossem variáveis com o tamanho (idade) e a temperatura (sazonalidade), sendo superiores nas fases iniciais e durante os meses mais quentes de Primavera/Verão.

Em função do exposto, recorreu-se à aplicação de um modelo matemático de crescimento, à semelhança do utilizado por Marques *et al.* (1994), o qual também foi adoptado por Pardal (1998). Como a série temporal de que dispunham não lhes permitia seguir uma coorte completa, estes autores recorreram a uma corte pluricomposta, simulada pela composição de duas coortes. No presente caso, a corte C₃ foi inteiramente definida, desde o momento em que recrutou, até ao seu desaparecimento. Assim, os seus dados foram empregues na aplicação da equação generalizada de von Bertalanffy (Gaschütz *et al.*, 1980), que admite um ajustamento sazonal, para uma melhor conciliação entre o crescimento previsto pelo modelo e as projecções dos pontos, correspondentes aos valores médios de comprimento cefálico, obtidos através da análise modal (Figura 20 e Tabela III).

TABELA III - Aplicação de um modelo matemático de crescimento aos dados relativos à coorte C₃, detectada na zona mais eutrofizada. Os valores dos parâmetros foram estimados com um ajustamento sazonal (Gaschütz et al., 1980).

	\mathbf{L}^{∞}	t_0	k	D	C	$t_{\rm s}$	\mathbf{r}^2
_	1,76265	-0,078215	0,4989283	1,0	0,5937541	-0,023657	0,9543432

A duração de vida da coorte C_3 foi estimada em 694 dias, o que se assemelha aos 23 meses mínimos teóricos de Pardal (1998), e aos 18 a 22 meses (596 \pm 65 dias) propostos por Marques *et al.* (1994). O valor de $L\infty$ obtido foi apenas ligeiramente superior ao comprimento cefálico do maior indivíduo observado, o qual media 1,5 mm.

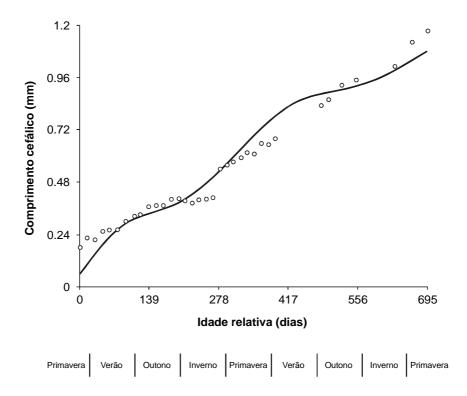


Figura 20 - Aplicação do modelo matemático de crescimento aos dados da coorte C₃. Os pontos projectados correspondem aos valores determinados pela análise modal e a curva representa a previsão do modelo matemático de crescimento.

Há a salientar que o crescimento extremamente acentuado, reflectido nas fases terminais das coortes C_1 e C_2 , resultou apenas de um artefacto produzido pela análise modal conjunta de machos e fêmeas. Uma vez que aqueles são predominantes nas fases mais avançadas e que apresentam comprimentos, em geral, muito superiores aos das fêmeas, acabaram por originar assim um aumento artificial dos comprimentos cefálicos médios das coortes.

3.6 - Reprodução

À semelhança de outras populações europeias de *Cyathura carinata* (Legrand & Juchault, 1963; Juchault, 1966; Jażdżewski, 1969; Wägele, 1979 b; Bamber, 1985; Sola, 1994; Sola & Arzubialde, 1993), também no estuário do Mondego, se evidenciou a existência de um hermafroditismo protogínico, como já havia sido referido por Marques *et al.* (1994), Martins *et al.* (1997) e Pardal (1998).

O cálculo da proporção sexual (Figura 21) demonstrou que, os machos desta população, só puderam ser encontrados, no estuário do Mondego, durante uma determinada época do ano. Os primeiros machos surgiram entre Janeiro e Fevereiro de cada ano, e o seu número foi aumentando ao longo da Primavera, para voltar a decrescer durante o Verão, desaparecendo definitivamente por altura do mês de Agosto. Durante o período de estudo, verificou-se um decréscimo contínuo desta proporção sexual. Os seus valores máximos alcançados em 1993, 1994 e 1995 foram de 0,32, 0,27 e 0,16, respectivamente.

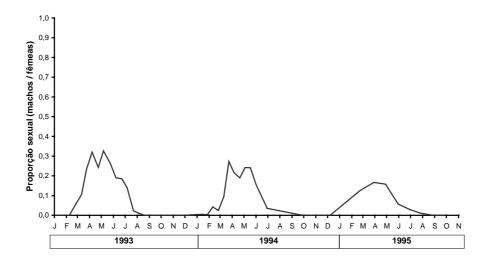


Figura 21 - Variação da proporção sexual de *Cyathura carinata*, de 11 de Janeiro de 1993 a 27 de Setembro de 1995.

Como os machos apresentam, de uma maneira geral, tamanhos superiores aos das fêmeas, é bastante credível que a maioria dos indivíduos nasça, se desenvolva como fêmea e, a dada altura do seu ciclo de vida, se converta em macho. À semelhança dos resultados de Juchault (1966), os dados obtidos apontam para que a maioria dos machos sejam realmente indivíduos pertencentes às coortes com dois anos de idade. Este facto torna-se mais evidente pelos crescimentos acentuados das fases terminais das coortes C_1 e C_2 , e pelos respectivos desvios padrão elevados (Figura 18). No entanto, a média dos dez machos mais pequenos (Tabela IV), encontrados em cada época de reprodução, enquadra-se nos comprimentos cefálicos

médios (e respectivos desvios padrão) das coortes com um ano de idade, o que confirma a hipótese de que algumas fêmeas se convertem a macho, logo no primeiro ano de vida. Mais ainda, pela média das dez maiores fêmeas reprodutoras, que se enquadra nos valores das coortes com dois anos de idade, concluiu-se que alguns espécimes permaneceram sempre como fêmeas até ao final da sua vida.

TABELA IV - Valores médios dos comprimentos cefálicos dos dez menores e maiores, machos e fêmeas reprodutoras de *Cyathura carinata*, encontrados em cada época de reprodução, de 11 de Janeiro de 1993 a 27 de Setembro de 1995.

	MENORES			MAIORES		
	Data	CCmédio	Data	CCmédio		
	1993	0,4839 <u>+</u> 0,0403	1993	1,2939 <u>+</u> 0,0321		
Machos	1994	$0,5818 \pm 0,0424$	1994	$1,1575 \pm 0,0447$		
	1995	$0,6270 \pm 0,0710$	1995	1,2126 <u>+</u> 0,0818		
	1993	0,4878 <u>+</u> 0,0771	1993	1,0351 <u>+</u> 0,0191		
Fêmeas	1994	0,5696 <u>+</u> 0,0313	1994	0,8989 <u>+</u> 0,0892		
	1995	$0,6792 \pm 0,0340$	1995	$0,9072 \pm 0,0535$		

CC - Comprimento Cefálico (mm)

Cerca de um mês e meio após o aparecimento dos primeiros machos na população, começaram a surgir as primeiras fêmeas ovígeras. Estas puderam ser encontradas uma vez por ano, durante o período alongado de Março a Setembro, apresentando um valor máximo durante o mês de Junho (Figura 22). Este padrão anual parece ser bastante característico da espécie, visto que foi bastante consistente para os três anos de estudo.

Atendendo que tanto os machos como as fêmeas puderam reproduzir-se ao final do primeiro ano de vida (Tabela IV e Figura 18), consideraram-se 8 a 10 meses como tempo máximo requerido para que os indivíduos desta população alcançassem a maturidade sexual. Este cálculo baseou-se nos intervalos de tempo que mediaram entre, a época de recrutamento desta espécie e, o aparecimento posterior dos primeiros machos e fêmeas ovígeras na população, à semelhança do proposto por Marques *et al.* (1994) e Pardal (1998).

Desta forma tem-se que, os indivíduos de *Cyathura carinata* originam uma única coorte anual e, como o seu ciclo de vida dura cerca de dois anos,

reproduzem-se um máximo de duas vezes, no total, uma vez que a sua maturidade sexual é alcançada antes de perfazerem um ano de idade.

Da observação da variação da percentagem de juvenis (Figura 22), confirmou-se a existência de uma única época de reprodução por ano. De facto, durante o início de cada Verão, surgiu um pico anual, aproximadamente um mês após o das fêmeas ovígeras, que foi decrescendo ao longo do decorrer do tempo.

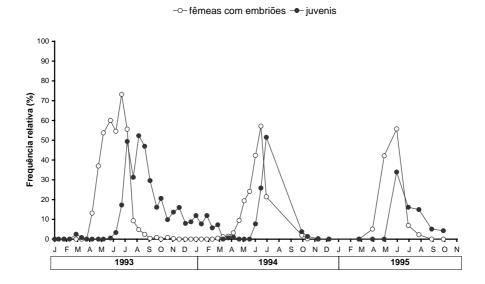


Figura 22 - Variação das percentagens de fêmeas ovígeras de *Cyathura carinata*, em relação ao total de fêmeas, e de juvenis (sexo indeterminado), em relação à população total, de 11 de Janeiro de 1993 a 27 de Setembro de 1995, no estuário do Mondego.

Comparando as percentagens de juvenis, de cada Verão, às correspondentes percentagens de fêmeas ovígeras (Figura 22), verificou-se que, na presença de macroalgas, o número de juvenis que conseguiu recrutar foi inferior ao verificado na sua ausência. Assim, em 1993, em que houve um "bloom" macroalgal, a proporção de fêmeas ovígeras foi superior à de 1994, em que não houve macroalgas. No entanto, a proporção de juvenis foi semelhante entre os dois anos. Em 1995, quando voltou a surgir alguma alga, a percentagem de fêmeas ovígeras foi aproximadamente idêntica à de 1994, porém a de juvenis foi bastante inferior. Em função do exposto, a presença das macroalgas parece ter impacto sobre o sucesso reprodutor de

Cyathura carinata, nomeadamente através do possível aumento da mortalidade de juvenis.

A análise da aplicação de técnicas de regressão múltipla revelou que percentagem de juvenis seria influenciada pelos parâmetros físico-químicos e biológicos. Demonstrou-se correlacionada positivamente com a temperatura (**Temp**) e negativamente com a biomassa de macroalgas verdes (**BChlo**), reflectindo abertamente a ocorrência da actividade sexual e do recrutamento, durante a Primavera/Verão, e a confirmação da hipótese proposta. O modelo de regressão múltipla, que traduz essa relação, encontra-se expresso na equação:

$$Arcsen\sqrt{\frac{\% \ juvenis}{100}} = -0.272 - 0.0446 \ ln \ (BChlo + 1) + 0.0303 \ Temp$$

$$(N = 46; \ R^2 = 57,10\%).$$

Os ovos nos diferentes estádios de maturação (Figura 23), só foram encontrados durante a Primavera/Verão dos vários anos estudados, confirmando os resultados anteriores. Baseando-se na diferença temporal entre os picos de embriões

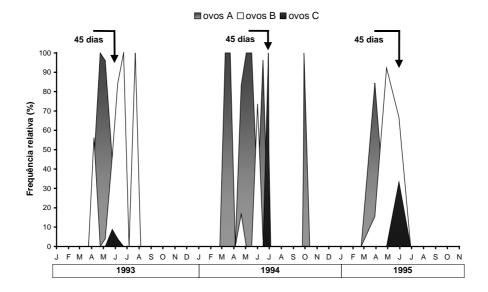


Figura 23 - Variação das percentagens ovos nos diferentes estádios de maturação (A, B e C) de *Cyathura carinata*, de 11 de Janeiro de 1993 a 27 de Setembro de 1995, no estuário do Mondego.

nos primeiro e último estádios (A e C), o desenvolvimento embrionário foi estimado em aproximadamente 45 dias. Este valor encontra-se de acordo com o que foi afirmado por Pardal (1998) e não com o avaliado por Marques *et al.* (1994), que mencionava possíveis 32 dias.

No que respeita à fecundidade das fêmeas de *Cyathura carinata*, no estuário do Mondego, não se procedeu à sua avaliação no presente trabalho, por motivo de insuficiência de dados. Por conseguinte, preferiu usar-se os dados obtidos por Marques *et al.* (1994), os quais se referem ao período de Novembro de 1990 a Dezembro de 1991, pouco mais de um ano antes do início do presente estudo.

Marques *et al.* (1994) conseguiram comprovar a existência de uma correlação entre as dimensões das fêmeas (**CC** - comprimento cefálico) e o número de ovos, nos estádios A e B, presentes nos seus marsúpios, tendo sido expressa pelas seguintes equações:

Ovos
$$A = -10.8101 + 28.8591 CC$$
 (N = 56; $r^2 = 0.27$)

Ovos
$$B = -68,6464 + 105,995$$
 CC $(N = 24; r^2 = 0,50)$

A manipulação destas equações deve ser feita com muita ponderação, uma vez que os modelos de regressão explicam pouca da variabilidade existente, motivo pelo qual não devem ser consideradas como medidas de previsão do número de ovos de uma fêmea.

Aqueles autores (Marques *et al.*, 1994) não encontraram qualquer correlação para os ovos no estádio C, no entanto, existem diversas possíveis explicações para que tal aconteça, nomeadamente: a insuficiência do tamanho da amostra (N=7); as alterações causadas pelas entradas e saídas dos juvenis do interior do marsúpio das fêmeas; assim como as perdas, causadas pela abertura das lâminas do marsúpio, sob o stress da captura.

Marques *et al.* (1994) avaliaram também as dimensões dos embriões nos seus diferentes estádios de desenvolvimento (Tabela V), tendo concluído que, ao longo deste processo, aqueles terão sofrido incrementos de 51% do diâmetro médio e 246%

do seu volume. Os embriões do estádio C demonstraram um comprimento cefálico médio de 0.171 ± 0.02 mm, o qual é ligeiramente inferior aos obtidos para as novas coortes, que surgiram ao longo do período de estudo, identificadas através da análise modal de histogramas de frequência relativa.

TABELA V - Variação do diâmetro médio e volume dos ovos A e B de *Cyathura carinata*, bem como do comprimento cefálico médio dos embriões no estádio C (Marques *et al.*, 1994).

	Dimensões médias	Desvio padrão	Volume	Tamanho		
	(mm)	(mm)	(mm ³)	da amostra		
estádio A	0,398	0,06	0,025	46		
estádio B	0,602	0,05	0,086	30		
estádio C (embriões)	0,171 (comprimento cefálico)	0,02	-	30		

3.7 - Parasitismo

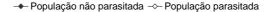
Ao longo deste estudo foi bastante frequente encontrar indivíduos de *Cyathura carinata* parasitados por Trematoda, na fase de metacercária. Estas estruturas, localizadas na porção ventral, demonstraram dimensões bastante razoáveis (Tabela VI), em relação ao tamanho dos indivíduos.

TABELA VI - Variação do diâmetro médio e volume das metacercárias parasitas de Cyathura carinata.

	Diâmetro médio	Desvio padrão	Volume	Tamanho
	(mm)	(mm)	(mm ³)	da amostra
metacercárias	0,2942	0,0537	0,0133	786

Ao observar a variação da população parasitada (Figura 24), destacou-se o seu contínuo aumento ao longo do tempo. Na realidade, no início de 1993, a população infectada era bastante reduzida, aproximadamente 10%, tendo aumentado para 20%, no ano seguinte, e alcançado os 30% no final de 1995. Entretanto, verificaram-se decréscimos da sua proporção, ao longo da Primavera, com a quase

Resultados Resultados



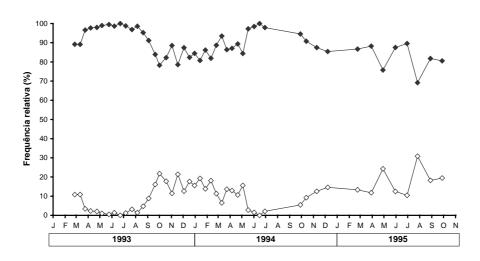


Figura 24 - Proporção da população de *Cyathura carinata* parasitada por Trematoda, no braço Sul do estuário do Mondego, de 11 de Janeiro de 1993 a 27 de Setembro de 1995.

extinção durante os meses de Verão. No Outono e Inverno seguintes, registava-se um novo incremento, demonstrando uma variação anual paralela à da densidade populacional de *Cyathura carinata*.

Na realidade, esse crescimento da população parasitada ficou a dever-se aos expressivos aumentos verificados nas zonas intermédia e não eutrofizada (banco de *Zostera noltii*) (Figura 25), em especial nesta última, onde o número de metacercárias por cada indivíduo de *Cyathura carinata* infectado se tornou bastante elevado (11 metacercárias/indivíduo infectado, em 22 de Fevereiro de 1995) (Figura 26).

A zona mais eutrofizada foi aquela onde a população se revelou menos parasitada (Figura 25). Porém, em 1994 (ano em que não houve qualquer desenvolvimento de macroalgas) registou-se, nesta zona, um aumento do número de indivíduos infectados, relativamente ao ano anterior, o qual voltou a diminuir em 1995, quando surgiu novamente alguma alga (Figura 24).

As consequências do parasitismo sobre *Cyathura carinata* não são verdadeiramente conhecidas. No entanto, colocam-se as possibilidades de impedimento do desenvolvimento gametogénico (Muus, 1967) e aumento da sua mortalidade, à semelhança do que acontece para o anfípode *Corophium volutator*

(Muus, 1967; Jensen & Mouritsen, 1992; Jensen *et al.*, 1998; Mouritsen & Jensen, 1997; Mouritsen *et al.*, 1997).

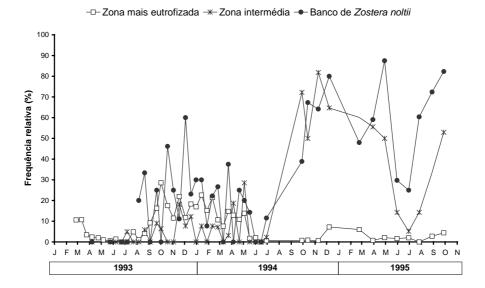


Figura 25 - Proporção da população parasitada de *Cyathura carinata*, em cada uma das três zonas estudadas, de 11 de Janeiro de 1993 a 27 de Setembro de 1995.

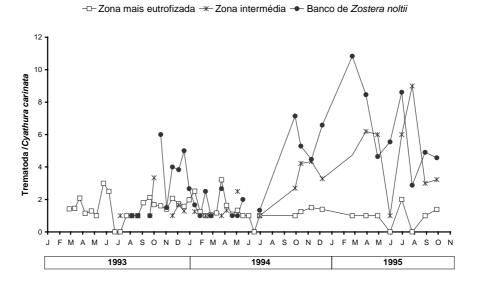


Figura 26 - Número médio de metacercárias por cada indivíduo de *Cyathura carinata* parasitado, em cada uma das três zonas estudadas, de 11 de Janeiro de 1993 a 27 de Setembro de 1995.

Em função dos resultados obtidos, surgiu a suspeita de que a maioria das fêmeas parasitadas morre sem se reproduzir, uma vez que, com a diminuição da população, durante a época de reprodução, ocorreu o quase total desaparecimento de indivíduos parasitados (Figura 24). Desta forma, calcularam-se as percentagens de fêmeas ovígeras parasitadas e não parasitadas, em relação ao respectivo total (Figura 27), para tentar descortinar se a reprodução é ou não afectada.

Pelos dados obtidos, foram poucas as fêmeas reprodutoras parasitadas, e entre estas só foram encontradas fêmeas com marsúpios vazios ou com embriões no primeiro estádio de desenvolvimento (ovos A). Esta observação suscitou a suspeita de que, uma vez parasitadas por Trematoda, as fêmeas ovígeras fossem incapazes de conduzir o desenvolvimento embriogénico até ao final. Tanto mais que, a existência de um pico de ovos A (Figura 23), correspondentes a duas fêmeas igualmente portadoras de metacercárias (Figura 27), em 28 de Setembro de 1994 (já para além do limite da época de reprodução), pareceu reforçar essa suspeição.

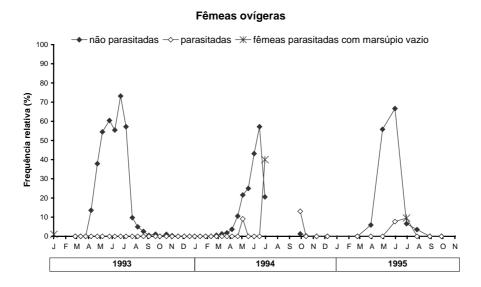


Figura 27 - Proporção de fêmeas ovígeras parasitadas e não parasitadas, em relação aos respectivos totais, no estuário do Mondego, de 11 de Janeiro de 1993 a 27 de Setembro de 1995.

3.8 - Produção

Uma vez conhecidas as densidades e a estrutura da população de *Cyathura carinata*, na zona mais eutrofizada, procedeu-se ao cálculo das respectivas biomassas (g.m⁻²). Posteriormente, avaliaram-se as produções somática e de eliminação anuais, comparando-se também os valores obtidos para os períodos de Fevereiro a Junho cada ano (4 meses), correspondentes à época em que ocorreu o "bloom" macroalgal, em 1993 (Tabela VII).

Quanto à produção somática, os seus valores anuais foram mais elevados em 1994, em que não houve macroalgas verdes no sistema, comparativamente a 1993 e 1995. Porém, no que respeita aos períodos de 4 meses dos diferentes anos estudados, constatou-se que na ausência de macroalgas verdes (1994), a produção somática foi estimada em aproximadamente ¹/₃ do seu valor anual, julgando-se por isso que tenha sido mais ou menos regular ao longo do ano. Contrariamente, em 1993 e 1995, a contribuição do período primaveril para a produção anual, foi bastante superior (≥ 50%). Assim, os resultados obtidos apontam para que, as macroalgas verdes induzam uma variação diferencial da produção somática, causando um aumento temporário dos seus valores, durante a Primavera, e uma diminuição dos mesmos, à escala anual.

A produção de eliminação, em termos anuais, foi proporcionalmente semelhante para 1993 e 1994. Porém, registou-se uma situação semelhante à da produção somática, relativamente à comparação dos períodos primaveris, no que respeita à presença/ausência de macroalgas verdes.

Relativamente à biomassa média da população, a situação verificada foi análoga às anteriores. Os seus valores anuais foram superiores na ausência de macroalgas. Todavia, no que respeita aos períodos de 4 meses, o valor estimado, durante o "bloom" macroalgal de 1993, foi substancialmente maior que o seu respectivo valor anual, ao passo que o do período primaveril de 1994, correspondeu a cerca de metade.

TABELA VII - Comparação dos valores de produção somática (P), produção de eliminação (E), biomassa média da população (\overline{B}) e das proporções P/\overline{B} e E/\overline{B} estimados para *Cyathura carinata*, na zona mais eutrofizada do estuário do Mondego, ao longo do período de estudo .

Ano	P		E		B		P/B		$\mathbf{E} / \overline{\mathbf{B}}$	
1993	20,14	23,88	24,20	37,72	13,58	6,76	1,48	3,53	1,78	5,58
1993	g.m ⁻² 4 meses ⁻¹	g.m ⁻² ano ⁻¹	g.m ⁻² 4 meses ⁻¹	g.m ⁻² ano ⁻¹	g.m ⁻² 4 meses ⁻¹	g.m ⁻² ano ⁻¹	(4 meses)	(ano)	(4 meses)	(ano)
1994	9,72	31,86	13,12	35,80	5,52	10,69	1,76	2,98	2,38	3,35
1994	g.m ⁻² 4 meses ⁻¹	g.m ⁻² ano ⁻¹	g.m ⁻² 4 meses ⁻¹	g.m ⁻² ano ⁻¹	g.m ⁻² 4 meses ⁻¹	g.m ⁻² ano ⁻¹	(4 meses)	(ano)	(4 meses)	(ano)
1995	6,33	8,36	13,83	14,55	6,81	6,77	0,93	1,23	2,03	2,14
1993	g.m ⁻² 4 meses ⁻¹	g.m ⁻² 7 meses ⁻¹	g.m ⁻² 4 meses ⁻¹	g.m ⁻² 7 meses ⁻¹	g.m ⁻² 4 meses ⁻¹	g.m ⁻² 7 meses ⁻¹	(4 meses)	(7 meses)	(4 meses)	(7 meses)

Os valores anuais de 1993 e 1994 foram calculados para um período de 12 meses a partir de 24 de Fevereiro de 1993. A amostragem de 1995 só foi efectuada até 27 de Setembro, pelo que só puderam ser contabilizados 7 meses. Os valores correspondentes a 4 meses referem-se à ocorrência do "bloom" macroalgal, de Fevereiro a Junho de 1993, e à comparação dos seus valores com os dos idênticos períodos de 1994 e 1995.

No que respeita às relações P/\overline{B} e E/\overline{B} , não foram encontradas diferenças muito significativas entre os três anos de estudo. Os seus valores, em termos anuais, foram apenas ligeiramente superiores em 1993, enquanto que, o período primaveril de 1994, pareceu contribuir mais significativamente para o respectivo valor anual, que os dos anos em que se observou a presença de macroalgas verdes.

De maneira a poder compreender-se melhor a variação da produtividade, nomeadamente, no que respeita à presença de macroalgas, procedeu-se ao seu cálculo mensal.

Os valores mensais de produção somática (Figura 28) demonstraram uma certa tendência para aumentar nos períodos primaveris, tendo sido indubitavelmente superiores na Primavera de 1993, a quando da ocorrência do "bloom" macroalgal.

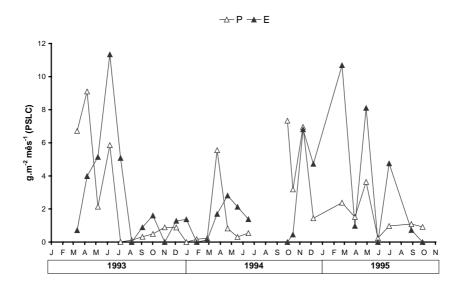


Figura 28 - Variação mensal da produção estimada para *Cyathura carinata*, na zona mais eutrofizada do estuário do Mondego, de 11 de Janeiro de 1993 a 27 de Setembro de 1995 (P - Produção somática; E - Produção de eliminação).

Por sua vez, a produção de eliminação (Figura 28) também revelou uma certa disposição para aumentar no final da Primavera, como consequência da morte dos indivíduos reprodutores e dos pertencentes à coorte mais antiga. Os seus valores mais elevados registaram-se em 1993 e 1995, na presença de macroalgas verdes. Consequentemente, a proporção P/\overline{B} (Figura 29) apresentou incrementos no final do

Resultados Resultados

Inverno, e a proporção E/\overline{B} , (Figura 29) no início do Verão, tendo esta última sido ligeiramente superior na presença de macroalgas.

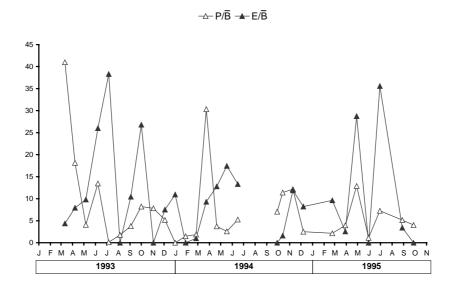


Figura 29 - Variação mensal das proporções de produção estimadas para *Cyathura carinata*, na zona mais eutrofizada do estuário do Mondego, de 11 de Janeiro de 1993 a 27 de Setembro de 1995 (P - Produção somática; E - Produção de eliminação; \overline{B} - Biomassa média da população).

IV - DISCUSSÃO

1- Factores físico-químicos

A mistura de massas de água, doce e marinha, gera um ambiente específico, que torna um estuário em algo mais que uma simples área de transição (Odum, 1971).

O braço Sul do estuário do Mondego é caracterizado quase como um sistema lagunar baixo hidrodinamismo. costeiro. de que exibe características predominantemente marinhas (Marques, 1989; Marques et al., 1993 b, 1997; Lillebø, 1996; Flindt et al., 1997; Pardal, 1995, 1998; Pardal & Marques, 1998; Lopes, 2000; Martins, 2000). Os únicos fluxos de água doce que nele imperam, resultam do irregular escoamento das águas fluviais do Pranto e do pequeno curso do esteiro dos Armazéns, uma vez que o assoreamento, das suas áreas a montante, tem impedido a passagem do rio Mondego (Pardal, 1998; Pardal & Marques, 1998; Marques et al., 1999; Lopes, 2000).

De uma forma geral, as flutuações dos parâmetros ambientais, registadas em 1994/95, demonstraram-se coerentes com os resultados obtidos e descritos por Pardal (1998), relativamente ao período de 11 de Janeiro de 1993 a 29 de Junho de 1994. Os valores obtidos reproduziram uma forte dependência da sazonalidade e das condições climáticas regionais, facto enaltecido pelas reduzidas dimensões do estuário (Pardal, 1998; Lopes, 2000).

A temperatura, a salinidade e a precipitação, demonstraram um padrão de variação influenciado pelas estações do ano. As duas primeiras registaram os seus maiores valores durante os meses mais quentes de Primavera/Verão, enquanto os mais baixos se verificaram nos períodos de Outono/Inverno. Como seria de esperar, a precipitação mostrou um comportamento inverso.

Em termos de temperatura da água, não se verificaram diferenças espaciais ao longo do braço Sul do estuário. No entanto, a zona mais eutrofizada revelou inicialmente valores ligeiramente mais elevados, em relação às outras duas áreas de estudo. Esta observação deve ser analisada com alguma ponderação. No presente

caso, deveu-se fundamentalmente a uma artificialidade resultante do processo de amostragem, uma vez que, a grande maioria das campanhas foi conduzida durante o início do dia. A zona mais eutrofizada foi sistematicamente a última a ser realizada. Consequentemente, por altura da recolha dos parâmetros, a temperatura atmosférica seria mais elevada, que ao início da manhã, o que se terá reflectido na temperatura das suas poças de água (Pardal, 1998).

Como já mencionado anteriormente, a abertura do sistema de comportas do rio Pranto é condicionada, consoante o regime de precipitação e as necessidades dos agricultores da região do Baixo Mondego. O ano de 1993 foi o término de cinco anos de seca em Portugal, período durante o qual as comportas do rio Pranto foram abertas apenas esporadicamente (Pardal, 1998). Em oposição, o Outono de 1993 e o Inverno de 1994 foram muito chuvosos. Para controlar os níveis de água, a montante do estuário, as comportas foram sistematicamente abertas, a um ritmo quase diário, em que a influência do fluxo de água doce, no braço Sul do estuário, foi mais acentuada (Pardal, 1998). Em 1994/95 ocorreu uma situação intermédia, relativamente aos dois anos anteriores, em que a abertura das comportas voltou a reflectir a sazonalidade da precipitação, sendo mais frequente durante o período de Outono/Inverno.

A salinidade foi um dos parâmetros mais influenciados pelo regime das comportas, sendo as diferenças mais notáveis entre os dois primeiros anos de estudo. O quase permanente fecho, ao longo do Inverno de 1993, manteve os seus valores constantemente elevados e semelhantes aos dos meses de Primavera/Verão. Com o aumento da precipitação, durante o Outono/Inverno de 1993/94, verificou-se uma diminuição da salinidade, em função do fluxo de água doce, proveniente do rio Pranto.

Os compostos azotados foram também influenciados pelo funcionamento das comportas, como já evidenciado por outros estudos (Pardal, 1998; Lillebø, 2000; Martins, 2000). Na coluna de água, registaram-se incrementos das suas concentrações, essencialmente nos períodos de Outono/Inverno de 1993/94 e 1994/95, durante os quais se verificaram precipitações mais abundantes. Estes terão tido origem dulçaquícola, correspondendo, na maioria das vezes, à abertura do sistema de comportas do rio Pranto, nas alturas de maior precipitação.

O fósforo dissolvido, na coluna de água, revelou um comportamento oposto ao dos compostos azotados. Os seus valores mínimos registaram-se nos períodos invernais, durante a abertura do sistema de comportas do rio Pranto, tendo aumentado durante os meses mais quentes de Verão. Este fenómeno parece ser comum dos sistemas estuarinos, estando geralmente relacionado com a quantidade de matéria orgânica acumulada nos sedimentos (Sfriso *et al.*, 1987, 1988; Valiela, 1995; Jørgensen & Richardson, 1996). Todavia, a quantidade de fósforo, foi provavelmente subestimada, visto que só foi avaliada a sua porção dissolvida. Supõe-se que tenha ocorrido uma acumulação de fósforo no sedimento, durante os meses de Outono/Inverno, em que as comportas foram habitualmente abertas. Esse armazenamento terá ocorrido em função da sedimentação de matéria orgânica particulada, a qual terá chegado ao estuário, em suspensão na coluna de água, depositando-se principalmente durante o período de estofa da preia-mar (Pardal, 1998).

Quanto ao oxigénio dissolvido, das poças de água do braço Sul do estuário do Mondego, não foi possível estabelecer qualquer relação sazonal evidente. Porém, a Primavera de 1993, registou elevados valores deste parâmetro, na zona mais eutrofizada. Tal poderá ter sido devido ao incremento de biomassa macroalgal verificado nesse ano. Durante os períodos diurnos, a sua produção fotossintética provavelmente terá originado a sobressaturação de oxigénio das águas superficiais (Pardal, 1998).

O pH é um dos parâmetros que resulta da interacção de diversos factores, inclusive da actividade fotossintética e respiração dos diversos organismos (Bachelet, 1979 in Calvário, 1995; Parsons et al., 1990). Teoricamente, é reconhecido que a água marinha apresenta valores de pH superiores à água doce, variando entre os 7,5 e os 8,5 (Parsons et al., 1990; Valiela, 1995). Na mistura das diferentes massas de água, a maioria dos processos biogeoquímicos verifica-se a salinidades mais baixas, para as quais, o pH apresenta valores mínimos, sendo reconhecido o seu papel de controlo sobre muitas das reacções aquosas, como a dissolução de óxidos metálicos (McLusky, 1989). Não se tendo verificado diferenças significativas entre as áreas de

estudo, o pH não pareceu revelar-se muito influenciado pelo fluxo de água doce do rio Pranto.

O conteúdo de matéria orgânica dos sedimentos revelou-se bastante distinto entre a zona mais eutrofizada e as outras duas áreas, como já havia sido verificado em estudos anteriores (Marques, 1989; Marques et al., 1993 a, b; Lillebø, 1996, 2000; Lillebø et al., 1999; Pardal, 1998; Martins, 2000). De facto, as diferenças registadas encontraram-se relacionadas com a composição granulométrica dos próprios sedimentos (Lillebø, 1996). É generalizadamente aceite que, os sedimentos vasosos apresentam uma maior área de adsorsão (Dale in Parsons et al., 1990), pelo que o teor orgânico tende a aumentar com a diminuição do diâmetro das suas partículas (Bordovskiy, 1965 in Martins, 2000). Por outro lado, existem outros factores influentes como, a hidrodinâmica de cada uma das áreas e a presença de macrófitas. O primeiro determina a composição dos sedimentos, visto que as partículas mais pequenas depositam-se geralmente em áreas de menor hidrodinamismo (McLusky, 1971, 1989). O segundo contribui para uma maior estabilização dos sedimentos, onde aquelas plantas se encontram (Phillips & Meñez, 1988; Hillman et al., 1989 in Martins, 2000). Desta forma verificou-se que a zona mais eutrofizada, com sedimentos mais grosseiros e desprovidos de um coberto vegetal estável, foi a que apresentou uma concentração de matéria orgânica inferior. Contrariamente, o banco de Zostera noltii e a zona intermédia caracterizaram-se pela presença de sedimentos vasosos, com elevados teores de matéria orgânica.

2 - Factores biológicos

O azoto e o fósforo são normalmente apontados como os factores limitantes dos sistemas marinho e dulçaquícola, respectivamente (Barnes & Hughes, 1988; McLusky, 1989; Hodgkin & Hamilton, 1993; Valiela, 1995). No entanto, o aumento da produtividade primária pode ser desencadeado por intervenção humana, através do enriquecimento das águas estuarinas em fósforo (Hodgkin & Hamilton, 1993), azoto (Deprez *et al.*, 1992), ou ambos os nutrientes (Hull, 1987).

A eutrofização de sistemas costeiros tem vindo a expandir-se à escala mundial, gerando-se uma onda de preocupação em relação a este fenómeno. Em virtude da sua globalização, tem-se procedido à realização de diversos estudos, com o objectivo de tentar descortinar os mecanismos que o desencadeiam e as consequências que dele advém (Hull, 1987; Sfriso *et al.*, 1987; Vadas & Beal, 1987; Beukema, 1991; Beukema & Cadée, 1997; Beukema *et al.*, 1999; Lavery *et al.*, 1991; Raffaelli *et al.*, 1991, 1998; Deprez *et al.*, 1992; Hardy *et al.*, 1993; Hodgkin & Hamilton, 1993; Everett, 1994; Sfriso, 1995; Norkko & Bonsdorff, 1996 a, b; McMahon & Walker, 1998; Flindt *et al.*, 1999).

Uma das potenciais consequências do processo de enriquecimento das águas, em nutrientes, relaciona-se com possíveis alterações da estrutura das comunidades macrobentónicas, nomeadamente a substituição de produtores primários (Lavery *et al.*, 1991; Hardy *et al.*, 1993; Hodgkin & Hamilton, 1993; Thomas & Daldorph, 1994; Laborda *et al.*, 1997; Peralta *et al.*, 1997; Marques *et al.*, 1997; Pardal, 1998).

Com o aumento da produtividade primária e proliferação de espécies oportunistas, é frequente gerar-se uma competição entre macrófitas (formas fixas ao solo por raízes, de crescimento lento) e macroalgas (formas geralmente livres e flutuantes, de crescimento rápido), por luz e nutrientes.

Apesar de possuir a capacidade de extrair nutrientes, directamente da coluna de água, através das folhas, as macrófitas dependem essencialmente da absorção da água intersticial sedimentar pelos rizomas (Iizumi & Hattori, 1982; Thursby & Harlin, 1982 *al. in* McMahon & Walker, 1998). Por esse motivo, encontram-se em desvantagem perante o maior potencial de crescimento das macroalgas, visto que estas se caracterizam por um relação superfície/volume elevada, a qual lhes confere uma maior eficiência de extracção de nutrientes (Daldorph & Thomas, 1991 *in* Thomas & Daldorph, 1994).

Quando o crescimento de macroalgas oportunistas é estimulado, a penetração da luminosidade, na coluna de água, é afectada e as macrófitas poderão extinguir-se das áreas mais profundas dos estuários, ficando condicionadas às áreas mais superficiais. Mas também neste nível enfrentam a possibilidade de serem afectadas, pois as macroalgas poderão atingir tamanhas biomassas, que formem espessos

tapetes capazes de cobrir as macrófitas, impedindo-as de fotossintetizar. Sob estas condições, é compreensível que a demanda de oxigénio, origine uma situação de anóxia, que causa a mortalidade das próprias algas e de outros organismos bentónicos, de tolerância e/ou mobilidade reduzidas (Deprez *et al.*, 1992; Jørgensen & Richardson, 1996; Norkko & Bonsdorff, 1996 b; Pardal, 1998). Várias destas situações de colapso resultam na morte das macrófitas, cuja decomposição irá também contribuir para o aumento de nutrientes disponíveis, para fitoplâncton e macroalgas (Flindt *et al.*, 1999).

Ao longo das duas últimas décadas, tem sido ocasionalmente observada a ocorrência de "blooms" macroalgais no estuário do Mondego, com especial incidência nas áreas interiores do braço Sul (Martins, 1995, 2000; Martins *et al.*, 1997, 1999, 2001; Lillebø, 1996; Lillebø *et al.*, 1999; Flindt *et al.*, 1997; Marques *et al.*, 1997, 1999; Pardal, 1998; Pardal & Marques, 1998; Pardal *et al.*, 2000; Lopes *et al.*, 2000). Estes "blooms" constituem uma das manifestações mais comuns do processo de eutrofização (Vadas & Beal, 1987), e a sua repetição ao longo do tempo, terá originado processos análogos aos descritos acima, conduzindo ao progressivo desaparecimento da macrófita *Zostera noltii*. Esta planta, que outrora ocupou uma porção significativa de toda a área intertidal do braço Sul, ficou praticamente confinada a uma área de cerca de 1 hectare, na zona mais a jusante do estuário. A diminuição de bancos de *Zostera noltii* tem sido igualmente observada em outros estuários europeus (Sola, 1994; Sola & Arzubialde, 1993; Philippart, 1995 a, b; Laborda *et al.*, 1997; Peralta *et al.*, 1997).

Tal como em trabalhos anteriores (Lillebø, 1996; Lillebø et al., 1999; Pardal, 1998), o período de estudo demonstrou que, ao longo do gradiente de eutrofização, ocorreu uma diminuição de macroalgas vermelhas e um aumento de macroalgas verdes. A substituição de macrófitas por Rhodophyceae, e a destas por Chlorophyceae, já foi igualmente observada por outros autores, noutros sistemas (Hardy et al., 1993). Essa sucessão de produtores primários poderá dever-se eventualmente a uma maior susceptibilidade, das algas Rhodophyceae, aos efeitos tóxicos de efluentes urbanos e industriais (Borowitzka, 1972; Tewari & Joshi, 1988 al. in Hardy et al., 1993), e a factores físico-químicos como, a salinidade, turbidez ou

taxas de sedimentação (Moss *et al.*, 1973; Kjaji & Norton., 1979 *al. in* Hardy *et al.*, 1993).

Contrariamente a certos sistemas costeiros portugueses, como o de Alvor (Gordo, 1982), em que as macroalgas verdes predominantes são formas livres e flutuantes (e.g.: Ulva sp.), no braço Sul do estuário do Mondego, imperam diversas espécies de Enteromorpha sp., maioritariamente Enteromorpha intestinalis (Martins, 2000; Martins et al., 1999), que se fixam a qualquer substrato, inclusivamente conchas de Cerastoderma edule e Scrobicularia plana. Esta diferença pode dever-se fundamentalmente a um maior hidrodinamismo do Mondego, visto que em áreas mais protegidas também se verifica a presença de Ulva sp..

No que respeita à variação da biomassa das macroalgas verdes, a monitorização da zona mais eutrofizada compreendeu três anos distintos.

Durante o primeiro semestre de 1993 verificou-se o desenrolar de um "bloom" macroalgal. O seu desenvolvimento procedeu-se em duas fases distintas: inicialmente houve um crescimento acentuado e contínuo até Abril, quando ocorreu uma primeira mortalidade algal; depois seguiu-se uma retoma do crescimento, durante o mês de Maio, sucedendo o seu súbito desaparecimento, no final do mês de Junho ("crash" algal).

Em oposição, no respectivo período de 1994, registou-se apenas uma presença vestigial de macroalgas verdes.

Por sua vez, o ano de 1995, demonstrou uma quantidade considerável daquelas macroalgas, apesar de ter ficado bastante aquém de poder ser considerada como um "bloom" macroalgal.

Estas diferenças interanuais de biomassa de macroalgas verdes explicam-se fundamentalmente pela hidrodinâmica do braço Sul do estuário, a qual é bastante influenciada pela precipitação e gestão do fluxo do rio Pranto (Martins *et al.*, 2001). Em anos em que ocorre uma elevada precipitação durante o Inverno, as comportas do Pranto são frequentemente abertas. O fluxo de água doce, que penetra então no braço Sul, causa uma diminuição da salinidade, da penetração da luz na coluna de água, assim como um aumento da velocidade das correntes, turbulência sedimentar e da razão N:P (Martins, 2000; Martins *et al.*, 1999, 2001). Esta descrição ajusta-se ao

ocorrido em 1994, em que a conjugação daquela série de factores contribuiu para reduzir o crescimento de *Enteromorpha* sp. e aumentar a sua exportação para o oceano Atlântico (Pardal, 1998; Martins *et al.*, 1999). O ano de 1993 registou temperaturas elevadas, constituindo o culminar de um período de cinco anos de baixas precipitações, em Portugal. Durante o Inverno desse ano, o fluxo de água doce foi bastante limitado, em função das raras aberturas das comportas do rio Pranto (Pardal, 1998). As condições que imperaram, nessa altura, foram inversas às de 1994 (embora a razão N:P permanecesse elevada), facilitando a fixação das macroalgas e fomentando o seu crescimento, tendo desencadeado a ocorrência de um "bloom" (Martins *et al.*, 2001).

No braço Sul do estuário do Mondego, a variação sazonal da biomassa de *Zostera noltii* revelou-se semelhante às descritas para outras populações europeias, apresentando valores superiores durante a época estival (Philippart, 1995 a, b; Auby & Labourg, 1996). A redução da área ocupada por esta macrófita, foi igualmente corroborada pela diminuição da sua biomassa foliar, na Primavera de 1994. Aquele povoamento encontrou-se bastante debilitado durante esse período, podendo dificilmente afirmar-se que seria uma zona desprovida de qualquer impacto humano directo. Para além do mais, a remoção de sedimentos, infligida pelos pescadores de apanha de bivalves e poliquetas, contribuiu igualmente para a perturbação desta área (Pardal, comunicação pessoal).

As alterações ambientais induzidas reflectiram-se nas comunidades macrobentónicas, nomeadamente a nível da estrutura trófica (Pardal, 1998). Comparativamente ao estuário do Mira, geralmente aceite como um sistema perestrino (Teles-Ferreira, 1994), a macrofauna do braço Sul do estuário do Mondego encontrava-se bastante empobrecida, parecendo ter ocorrido uma substituição de espécies de tendência herbívora, por espécies fundamentalmente detritívoras, ao longo do gradiente de eutrofização (Pardal, 1998).

3 - Cyathura carinata (Krøyer, 1847)

A população de *Cyathura carinata* demonstrou uma variação espacial distinta, ao longo do braço Sul do estuário do Mondego. De facto, a sua densidade populacional decresceu, das áreas mais interiores do estuário, em direcção ao banco de *Zostera noltii*, como referido anteriormente (Pardal, 1998).

A zona mais eutrofizada foi efectivamente a que revelou uma maior abundância e estabilidade populacionais, permitindo reconhecer a existência de um padrão de variação anual da densidade desta espécie. As maiores densidades anuais foram observadas durante os períodos de Outono/Inverno, sendo procedidas por um decréscimo da população. Este declínio prolongava-se até ao princípio do Verão seguinte, quando se alcançavam as densidades mínimas anuais, em função da morte dos indivíduos reprodutores e dos pertencentes à coorte mais idosa. Posteriormente, em resultado do processo de recrutamento, surgia um novo aumento da população, até aos meses de Outono/Inverno, quando tornava a verificar-se uma diminuição do número de efectivos.

A variação desse padrão foi idêntica à descrita por Marques et al. (1994), Martins et al. (1997) e Pardal (1998), para esta mesma população, tendo revelado-se bastante consistente, ao longo dos três anos de estudo. De facto, este padrão está de acordo com OS verificados para outras populações europeias Cyathura carinata, como as do canal de Kiel (Alemanha) (Wägele, 1979 b), de Kingsnorth (Kent, Reino Unido) (Bamber, 1985), do Mar Báltico (costa Sul da Suécia) (Ólafsson & Persson, 1986) e do estuário de Bidasoa (Golfo de Vizcaya, Espanha) (Sola, 1994; Sola & Arzubialde, 1993). Apesar da semelhança entre elas, existem desfasamentos temporais relativamente a alguns dos processos biológicos. Estes dever-se-ão provavelmente a diferenças de temperatura, em função da latitude em que se localiza cada população (Jażdżewski, 1969; Bamber, 1985; Sola, 1994; Sola & Arzubialde, 1993; Marques *et al.*, 1994; Pardal, 1998).

Em concordância com os resultados obtidos pelos estudos anteriores (Marques *et al.*, 1994; Pardal, 1998), a microdistribuição espacial da

Cyathura carinata revelou-se do tipo contagioso ou agregado, nas três áreas de estudo consideradas. Na realidade, certos autores referem *Cyathura carinata* como um organismo de mobilidade reduzida, virtualmente incapaz de nadar (Bamber, 1985; Marques *et al.*, 1994; Sola, 1994). Esta ideia é apoiada por um estudo sobre o movimento de uma população da aparentada espécie americana, *Cyathura polita* (Burbanck *et al.*, 1964). Esta foi seguida, "in situ", por marcação radioactiva de alguns indivíduos adultos com zinco⁶⁵. Ao final de um ano, os resultados obtidos, por aqueles autores, não foram completamente satisfatórios, devido à elevada mortalidade verificada. No entanto, demonstram que, na realidade, as *Cyathura* tem tendência a deslocar-se muito pouco, sendo 180 cm a distância máxima, percorrida por aqueles que se afastaram do local demarcado.

Não obstante, existem algumas referências sobre a capacidade de locomoção de *Cyathura carinata*. Ao realizar algumas experiências laboratoriais, Jażdżewski (1969) observou que existiam indivíduos capazes de nadar, sob a forma típica dos isópodes, com a região dorsal voltada para baixo. Ainda que admitisse que esse comportamento fosse um pouco invulgar nesta espécie, menciona o exemplo de um macho que conseguiu perfazer uma distância de 10 cm, no interior de uma caixa de petri. Omer-Cooper (1916 *in* Burbanck, 1962) também escreveu sobre a observação da dispersão de juvenis, em Christchurch Harbour (Hants, Reino Unido), os quais se deslocavam para outras áreas, nadando durante o dia, auxiliados pelas correntes de marés mais calmas.

Apesar de poder deslocar-se pelos seus próprios meios, a mobilidade de *Cyathura carinata* é bastante restrita, não conseguindo perfazer mais que alguns centímetros de distância. Não obstante, aquelas observações e a possível deslocação passiva, em favor das correntes, poderão eventualmente explicar a dispersão espacial de *Cyathura carinata*, que se verificou ao longo do braço Sul. Tal como já havia sido alegado por Pardal (1998), registou-se uma clara movimentação de alguns destes organismos, essencialmente juvenis, da zona mais eutrofizada do estuário para as áreas localizadas mais a jusante.

Das três áreas estudadas, a zona intermédia, do braço Sul do estuário, foi a mais perturbada por directa intervenção humana. Pescadores, de apanha de bivalves e

poliquetas ("isco"), surgiram frequentemente nesta zona, revolvendo o sedimento, causando instabilidade para a macrofauna bentónica (Pardal, 1998). Desta forma, é relativamente compreensível que se tenham verificado, nesta zona, bastantes oscilações das densidades populacionais. No entanto, esta área registou incrementos da abundância de organismos, sempre imediatamente a seguir à época de reprodução. Essa observação foi bastante mais evidente, após o Verão de 1993, em que a dispersão de juvenis foi provavelmente auxiliada pela abertura do sistema de comportas do rio Pranto, consequente da intensa precipitação que se fez sentir. A diminuição da salinidade e o aumento da velocidade das correntes hidráulicas, verificadas nessa altura, terá possivelmente promovido a deslocação de alguns indivíduos, tanto de juvenis como de adultos, a partir da zona mais eutrofizada, quer por locomoção voluntária e/ou arrastamento passivo. Consequentemente, foi durante o Verão de 1994, que se registaram as densidades populacionais mais elevadas desta área, as quais não voltaram a ser observadas no Verão de 1995.

Simultaneamente, ao longo deste estudo, foi sendo presenciado um crescimento contínuo da população de *Cyathura carinata* no banco de *Zostera noltii*. À semelhança da área anterior, também aqui os aumentos populacionais ocorreram após o recrutamento dos juvenis, tendo a densidade máxima sido registada durante o Verão de 1995, um ano após o da zona intermédia. A deslocação dos organismos terá certamente tido origem em ambas as áreas situadas mais para montante.

A ocorrência destas deslocações, em direcção às zonas menos eutrofizadas do estuário, localizadas para jusante, apoia os dados de Marques *et al.* (1993 b), os quais teriam sido também confirmados anteriormente por Pardal (1998). Contudo, crê-se que não ocorreram movimentações de indivíduos, desta espécie, para o exterior do estuário.

O banco de *Zostera noltii* e a zona intermédia apresentaram características sedimentares, bastante semelhantes entre si, sendo ambas representadas por vasa enriquecida em matéria orgânica. Com o progressivo desaparecimento daquela macrófita, foi sendo verificado um decréscimo do conteúdo de matéria orgânica nestas áreas. Teoricamente, terá ocorrido também um aumento da sua granulometria,

o que se traduz numa aproximação, das suas condições sedimentares, às da zona mais eutrofizada. Esta transformação constitui uma hipótese explicativa para o aumento da densidade de *Cyathura carinata*, nestas zonas, coadunando-se com as constantes referências, de como esta espécie demonstra uma certa preferência por sedimentos de areias grossas a areias finas vasosas (Bamber, 1985; Ólafsson & Persson, 1986; Sola, 1994; Marques *et al.*, 1994; Pardal, 1998). Mesmo em procedimentos experimentais, vários autores mencionam, como mantiveram diversos indivíduos, em laboratório, fornecendo-lhes uma matriz sedimentar, composta por areia fina (Legrand & Juchault, 1963; Juchault, 1966; Jażdżewski, 1969; Wägele, 1979 b)

Contudo, Burbanck (1967) descreve a forma como os organismos do género *Cyathura* necessitam de substratos estáveis para subsistir, não conseguindo resistir a períodos de dissecação prolongados. Fundamentando-se nesta afirmação, Ólafsson & Persson (1986) justificam assim, a distribuição preferencial da população de *Cyathura carinata*, que eles estudaram (Mar Báltico, na costa Sul da Suécia), por zonas que possuíam coberto vegetal de macrófitas, o que se opõe ao sugerido acima.

O processo de amostragem, por eles utilizado, permitiu-lhes concluir que aquela população apresentava uma deslocação de indivíduos, sobretudo durante as épocas de Outono/Inverno, das áreas de sedimento descoberto, para os tufos de vegetação, dominada por *Zostera marina* e *Rupia* sp.. Estes autores avançaram com três possíveis explicações para semelhante comportamento, relativamente às macrófitas:

- melhor protecção contra potenciais predadores;
- maior abundância de alimento disponível;
- maior estabilidade face à perturbação dos sedimentos, que se agravava durante os períodos invernais.

Esta última possibilidade foi apontada como a mais provável, visto que os dados de que dispunham, não indicavam qualquer aumento da pressão predatória, nem escassez de alimento, por não haver crescimento significativo durante essas estações do ano.

Ainda que os sedimentos, da zona mais eutrofizada do braço Sul, sejam bastantes estáveis, em virtude do baixo hidrodinamismo, daquela área mais interna

do estuário, estes autores afirmaram o contrário do que se sucedeu no Mondego. Para além do mais, Sola & Arzubialde (1993) descreveram também o decréscimo da população de *Cyathura carinata*, no estuário de Bidasoa (Golfo de Vizcaya, Espanha), o qual se verificou paralelamente à regressão da macrófita *Zostera noltii*, ao longo de cinco anos de estudo. Sola (1994) observou que, de uma forma geral, aquela população se desenvolveu em sedimentos estáveis, saturados de água intersticial, com um considerável conteúdo de matéria orgânica (superior a 4%). Baseando-se nas afirmações anteriores de Burbanck (1967) e Ólafsson & Persson (1986), aqueles autores avançaram a relação com a cobertura vegetal dos sedimentos, como uma eventual justificação para a evolução demográfica de *Cyathura carinata*. Esta hipótese é também totalmente oposta ao observado no braço Sul do estuário do Mondego.

Apesar disso, Sola (1994) referiu que as amostras, por ele efectuadas, não revelaram qualquer preferência de *Cyathura carinata*, por um tipo especial de sedimento, conteúdo de matéria orgânica, ou nível intertidal. À semelhança do ocorrido no braço Sul do estuário do Mondego, esta impossibilidade de demonstrar uma relação com qualquer parâmetro físico-químico reflecte eventualmente a natureza eurítipica desta espécie. Perante o seu potencial para ocupar qualquer uma das áreas estudadas, surge então uma outra hipótese passível de explicar a dispersão espacial de *Cyathura carinata*: o parasitismo por Trematoda (Sola, 1994).

Tal como o anfípode *Corophium volutator*, *Cyathura carinata* é um hospedeiro intermediário secundário daqueles parasitas (Muus, 1967; Jensen & Mouritsen, 1992; Mouritsen & Jensen, 1997; Mouritsen *et al.*, 1997; Jensen *et al.*, 1998), alguns dos quais pertencentes à espécie *Maritrema subdolum* (Jensen, comunicação pessoal). As formas adultas destes Trematoda, ocorrem no sistema digestivo das aves, e os seus ovos são emitidos para o exterior, através das fezes destas últimas. Ao serem ingeridos por *Hydrobia ulvae* (gastrópode hospedeiro intermediário primário), os ovos eclodem, e as larvas instalam-se nas gónadas daquele organismo, onde sofrem uma série de transformações até atingirem o estado de cercária. Posteriormente, os parasitas deixam aquele gastrópode e procuram um hospedeiro intermediário secundário, neste caso *Cyathura carinata*. Quando o

encontram, perfuram o seu exosqueleto, por acção de enzimas quitino e proteolíticas, e instalam-se na cavidade do corpo, onde enquistam, assumindo a forma de metacercária. O ciclo de vida destes Trematoda só ficará completo, quando os organismos parasitados forem ingeridos pelas aves (Mouritsen & Jensen, 1997; Mouritsen *et al.*, 1997; Jensen *et al.*, 1998).

No início de 1993, a população parasitada de *Cyathura carinata*, no estuário do Mondego, rondava os 10%, mas a sua proporção foi aumentando progressivamente, ao longo do tempo, atingindo os 30%, no final de 1995. Esta evolução deveu-se fundamentalmente aos acréscimos ocorridos na zona intermédia e no banco de *Zostera noltii*, os quais se verificaram à medida que, as densidades populacionais de *Cyathura carinata* iam também aumentando. Esta diferença dever-se-á provavelmente, ao facto de que, aquelas áreas apresentam uma maior abundância e estabilidade de *Hydrobia ulvae* (Lillebø, 1996; Lillebø, *et al.*, 1999; Cardoso, 2001).

As elevadas densidades deste gastrópode são bastante importantes para determinar a abundância dos parasitas, nomeadamente das cercárias. O impacto destas, sobre *Cyathura carinata*, será também determinado pela proporção entre o primeiro e o segundo hospedeiros intermediários (Mouritsen & Jensen, 1997). Por exemplo, em Højer (Dinamarca), durante o Verão de 1995, foi encontrada uma proporção de 1 000 ind.m⁻² parasitados de *Hydrobia ulvae* (aproximadamente 20% da população total) para 40 000 ind.m⁻² parasitados de *Corophium volutator*. Em 1990, uma ano em que as temperaturas atmosféricas foram bastante elevadas, a população parasitada de *Hydrobia ulvae* ascendeu a 12 000 ind.m⁻², determinando o desaparecimento da população de *Corophium volutator* (Mouritsen *et al.*, 1997).

Apesar de uma primeira análise parecer indicar que a proporção da população parasitada de *Hydrobia ulvae*, no banco de *Zostera noltii*, é algo reduzida (a rondar os 5%) (Jensen, comunicação pessoal *in* Cardoso, 2001), as suas elevadas densidades reflectem-se numa maior abundância de cercárias e consequentemente, numa maior pressão sobre *Cyathura carinata*.

Entre as três áreas estudadas, a zona mais eutrofizada foi a que registou os menores índices de parasitismo. A única excepção ocorreu durante o ano de 1994,

em que a proporção da população parasitada conseguiu alcançar os 30%. Essa observação pode ter três hipóteses explicativas:

- 1) As biomassas macroalgais e a tolerância das cercárias aos baixos valores de oxigénio dissolvido da interface água-sedimento. Na presença de macroalgas, podem ser induzidas situações de hipóxia, ou mesmo anóxia, durante os períodos nocturnos. Caso os tremátodes sejam sensíveis às variações deste factor, explicar-se-á a redução do número de indivíduos de *Cyathura carinata* parasitados, nos anos de 1993 e 1995.
- 2) A presença de macroalgas e o refúgio que esta concede à macrofauna bentónica contra os seus predadores (Soulsby *et al.*, 1982; Hull, 1987; Buschmann, 1990; Raffaelli *et al.*, 1998). No caso das aves limícolas, existem várias evidências de como algumas espécies preferem evitar áreas com coberto de macroalgas, no estuário do Mondego (Cabral *et al.*, 1996, 1999). No caso de 1993 e 1995, a presença daquelas aves, na área mais eutrofizada, seria menos frequente, interrompendo-se assim o ciclo de vida dos parasitas. Pelo que, desta forma, se pode também explicar a menor quantidade de indivíduos parasitados, verificada naqueles anos.
- 3) O comportamento de *Hydrobia ulvae*, ao longo do gradiente de eutrofização. Na zona mais eutrofizada, os indivíduos desta espécie foram maioritariamente juvenis, porque na ausência de coberto algal, os de maiores dimensões foram mais facilmente predados (Lillebø, 1996; Lillebø, *et al.*, 1999; Cardoso, 2001). Como os juvenis ainda não possuem gónadas desenvolvidas, não pode ocorrer o desenvolvimento larvar dos tremátodes (Jensen, comunicação pessoal), e o seu ciclo de vida fica interrompido. Porém, em 1993, *Hydrobia ulvae* revelou um comportamento oportunista face aos recursos disponíveis pelo "bloom" macroalgal. Verificou-se então um aumento da sua população, nesta zona, em virtude de uma dispersão espacial, proveniente do banco de *Zostera noltii*, e de outras áreas de sapal adjacentes (Lillebø, 1996; Lillebø, *et al.*, 1999; Cardoso, 2001). Foi durante essa altura, que se observaram indivíduos de maiores dimensões, que permitissem o desenvolvimento dos parasitas. Com base neste acontecimento, pode também justificar-se assim o incremento da população parasitada de *Cyathura carinata*, que se verificou nesta zona, a partir do Verão de 1993. Como *Hydrobia ulvae*

desapareceu após o "crash algal" (Lillebø, 1996; Lillebø, *et al.*, 1999; Cardoso, 2001), e não voltou a haver desenvolvimento de macroalgas, durante o ano seguinte, houve uma recuperação da população, a partir do Verão de 1994 para o de 1995. Esta dever-se-á possivelmente ao decréscimo do parasitismo, verificado durante o período estival, consequente da elevada mortalidade dos indivíduos de *Cyathura carinata*, que ocorre durante as épocas de recrutamento.

Concluindo, o reduzido número de espécimes de *Cyathura carinata*, no banco de *Zostera noltii*, poderá atribuir-se às elevadas densidades de *Hydrobia ulvae*. A sua evolução, nesta área do estuário, poderá ser uma história de episódios de colapso, eventualmente, seguidos por fases de recuperação, à semelhança do ocorrido em *Corophium volutator* (Mouritsen *et al.*, 1997). No Verão de 1993, registaram-se as densidades mínimas de *Hydrobia ulvae*, observadas no banco de *Zostera noltii* (23 854 ind.m⁻²) (Cardoso, 2001), quando os indivíduos de *Cyathura carinata* eram praticamente inexistentes. Posteriormente, verificou-se uma recuperação de ambas as populações e, durante o Verão de 1995, registaram-se as suas maiores abundâncias, (185 788 ind.m⁻² *versus* 851 ind.m⁻², respectivamente). Em função dos valores mencionados, é bastante verosímil crer que o período de amostragem, considerado neste estudo, tenha reflectido uma fase de recuperação da população de *Cyathura carinata*, nas áreas mais a jusante do estuário.

Os efeitos do parasitismo de Trematoda, em *Cyathura carinata*, ainda não são conhecidos, mas crê-se que metacercárias, com diâmetro superior a 0,3 mm, possam causar danos severos aos seus hospedeiros (Jensen, comunicação pessoal). As dimensões médias, encontradas no estuário do Mondego, foram de 0,2942 ± 0,0537 mm. Mais ainda, face à elevada percentagem da população parasitada, no banco de *Zostera noltii* (superior a 70%), ao aumento do número médio de metacercárias por cada indivíduo parasitado, e ao aparente insucesso da reprodução das fêmeas infectadas (Muus, 1967), poderia estar eminente um novo episódio de desaparecimento total, desta espécie, naquela área em questão.

Actualmente, têm surgido novas referências de populações europeias de *Cyathura carinata* infectadas por Trematoda, inclusive no estuário do Cávado (Portugal) (Schulenburg & Wägele, 1998; Schulenburg *et al.*, 1999). A população do

estuário de Bidasoa também apresentou elevadas taxas de infecção por Trematoda, tendo afectado quase 100 % dos indivíduos, em determinadas ocasiões (Sola, 1994). Baseando-se na descrição de Muus (1967), sobre a mortalidade e incapacidade de reprodução de *Corophium volutator*, Sola (1994) sugeriu-o também como uma hipótese que justificasse o decréscimo populacional de *Cyathura carinata*.

Em suma, tanto a evolução das características sedimentares das áreas de estudo, como o impacto do parasitismo por Trematoda, são hipóteses plausíveis para explicar a distinta distribuição espacial de *Cyathura carinata*, ao longo do braço Sul do estuário do Mondego. Porém, não pode ser negligenciada a possibilidade daquela poder dever-se a outros factores, nomeadamente, quando se dispõe de uma carência de outro tipo de dados como, por exemplo, os parâmetros ecofisiológicos da espécie.

A interpretação da influência dos factores ambientais, sobre a população de *Cyathura carinata*, no estuário do Mondego, tem vindo a sofrer uma evolução, à medida que se vai ampliando o seu período de monitorização.

Primeiramente, Marques *et al.* (1994) estabeleceram, para a zona mais eutrofizada, uma relação positiva da abundância destes organismos com a salinidade e concentração de nitratos, e uma correlação negativa daquela com a temperatura e a matéria orgânica, num ano em que não ocorreu qualquer desenvolvimento de macroalgas.

Utilizando os dados da biomassa macroalgal, dos primeiros doze meses do presente estudo, e os de *Marques et al.* (1994), sobre a população de *Cyathura carinata*, Martins (1995) procurou estabelecer um modelo que simulasse o impacto dos "blooms" macroalgais sobre a dinâmica populacional daquela espécie. Durante o período de tempo, correspondente ao "bloom", foi estabelecido um incremento do conteúdo de matéria orgânica dos sedimentos, com o qual se relacionou positivamente a biomassa daquele isópode, tendo sido beneficiado temporariamente (Martins, 1995). Porém, o "crash" algal ocorreu quando se registaram as densidades mínimas anuais, durante a época de reprodução. Não dispondo de mais dados, Martins *et al.* (1997) concluíram que as elevadas biomassas

algais afectavam a sobrevivência daqueles organismos, em função da formação de possíveis períodos de anóxia nocturnos.

Ao avaliar o impacto da eutrofização, nas comunidades macrobentónicas do braço Sul do estuário do Mondego, Pardal (1998) efectuou uma campanha de amostragem, correspondente aos primeiros dezoito meses do corrente estudo, confirmando a correlação positiva da matéria orgânica com a biomassa de *Cyathura carinata*, verificada anteriormente por Martins (1995). Ainda assim, os seus resultados comprovaram igualmente as correlações negativas entre a densidade/biomassa e a temperatura, à semelhança de Marques *et al.* (1994). Ao demonstrar que, no final da segunda Primavera, abrangida pelo estudo, as densidades populacionais daquele organismo voltavam a decrescer, mesmo na ausência de macroalgas, Pardal (1998) concluiu que o impacto destas, sobre aquela população, seria pouco acentuado, podendo mesmo ocorrer algum benefício com a sua presença.

Ao alargar o prazo de monitorização para 33 meses, não foi possível estabelecer qualquer correlação entre os factores ambientais e as densidades/biomassas de *Cyathura carinata*, para qualquer uma das áreas de amostragem consideradas. Todavia, os "blooms" macroalgais pareceram exercer uma influência negativa sobre as densidades desta população, na zona mais eutrofizada do braço Sul do estuário. Considerando o padrão anual de variação da densidade desta espécie, pôde constatar-se que a população pós-"bloom" macroalgal atingiu densidades máximas bastante inferiores às do ano a seguir, em que não ocorreu qualquer desenvolvimento de alga.

Em função da considerável duração da monitorização da população de *Cyathura carinata*, na zona mais eutrofizada do braço Sul do estuário do Mondego, foi possível identificar e seguir a evolução de múltiplas coortes, que permitiu definir e esclarecer certas questões formuladas pelos trabalhos anteriores (Marques *et al.*,1994; Pardal, 1998).

A primeira das quais, refere-se ao facto de *Cyathura carinata* produzir apenas uma única coorte anual, cujo recrutamento se estende desde os finais de Maio até ao final do mês de Agosto. Foi provavelmente, em consequência deste prolongado

período de reprodução que, Marques *et al.* (1994) conseguiu distinguir o aparecimento de duas coortes, no ano de 1991, estimando o desenvolvimento embrionário, com base nos 32 dias que mediaram entre os seus recrutamentos. Em função dos resultados que obtiveram da análise modal, estes autores estimaram a duração do ciclo de vida, desta espécie, entre 18 a 22 meses, pois ao final de 15 dias, após o recrutamento da segunda coorte, não foram capazes de as seguir isoladamente.

O presente estudo avaliou a idade de uma coorte num máximo de dois anos, em que a mais antiga desaparece por altura do recrutamento de uma nova, coexistindo apenas duas coortes anualmente. Este resultado vai (até certo ponto) de encontro ao estimado por Pardal (1998). A diferença reside no facto, deste autor ter alvitrado a possibilidade de uma coorte poder viver um máximo de três anos, quando pudesse beneficiar da presença um "bloom" macroalgal, uma vez que a sua análise modal permitiu distinguir uma terceira coorte, no início deste estudo. Tal poderá ter resultado do facto de que, de uma forma geral, os organismos em 1993 apresentaram maiores dimensões relativamente a 1994, sobretudo, porque a proporção de machos, presente na população, foi igualmente superior. Na vasta bibliografia, são bastante reconhecidos os benefícios imediatos, que as populações de macrofauna bentónica podem obter da presença de macroalgas, nomeadamente, a maior abundância de recursos alimentares e a mais eficiente protecção contra os seus predadores (Soulsby et al., 1982; Hull, 1987; Buschmann, 1990; Everett, 1994; Cabral et al., 1996, 1999; Lillebø, 1996; Lillebø et al., 1999; Raffaelli et al., 1998; Pardal et al., 2000; Cardoso, 2001). Efectivamente, a coorte C₁ do presente estudo, parece ter sido favorecida pelo "bloom", conseguindo viver mais um mês, relativamente às coortes C₂ e C₃, tendo coexistido com esta última durante 15 dias.

A estimativa de dois anos, para a duração do ciclo de vida de *Cyathura carinata*, no estuário do Mondego, encontra-se em concordância com a maioria de outras populações desta espécie (Legrand & Juchault, 1963; Juchault, 1966; Bamber, 1985; Sola, 1994; Sola & Arzubialde, 1993). Somente as populações de Puck Bay (Mar Báltico, Polónia) (Jażdżewski, 1969), do canal de Kiel (Alemanha) (Wägele, 1979 b) e de Kingsnorth (Kent, Reino Unido) (Bamber, 1985)

pareceram poder viver até aos três anos de idade. Porém, tal como observado em Arcachon (Amanieu, 1969) e no estuário de Bidasoa (Sola, 1994; Sola & Arzubialde, 1993), a população do estuário do Mondego registou, ao longo do Verão, uma diminuição de 80 a 90% dos indivíduos com um ano de idade, a qual terá correspondido a uma mortalidade pós-reprodução.

À semelhança de outras populações europeias de *Cyathura carinata* (Cléret, 1960; Legrand & Juchault, 1963; Juchault, 1966; Jażdżewski, 1969; Wägele, 1979 b; Bamber, 1985; Sola, 1994; Sola & Arzubialde, 1993), a do estuário do Mondego também apresentou a ocorrência de hermafroditismo protogínico. De facto, os machos desta espécie só foram encontrados desde Fevereiro a Agosto de cada ano, surgindo cerca de um mês e meio antes do aparecimento das primeiras fêmeas ovígeras. Com base na altura do ano em que eles surgiram, e sabendo que podem reproduzir-se com um ano de idade, estimou-se em 8 a 10 meses, o tempo máximo requerido para alcançar a maturidade sexual, como também descrito por Marques *et al.* (1994) e Pardal (1998). O mesmo comportamento foi verificado nas diversas populações europeias, surgindo apenas alguns desfasamentos temporais entre elas (Tabela VIII), em função da variação da latitude.

Apesar de ter registado uma mortalidade elevada, o trabalho experimental de Legrand & Juchault (1963) e Juchault (1966) serviu de base para a investigação de outras populações. Estes autores demonstraram que, a maioria dos indivíduos de Salses e Roscoff, que se tinham reproduzido como fêmeas, ao final de um ano de idade, sofriam uma inversão sexual para macho, no ano seguinte. No entanto, ressaltaram o facto de que, alguns indivíduos puderam permanecer sempre como fêmeas e, de que alguns outros se tornaram machos, logo no primeiro ano de idade, após terem passado por uma pré-puberdade feminina. O mesmo padrão de desenvolvimento foi observado, por Burbanck & Burbanck (1974), na americana *Cyathura polita*. A única excepção relaciona-se com a população do Mar Báltico, na costa Sul da Suécia. Ólafsson & Persson (1986) concluíram que os indivíduos só se reproduziam no segundo ano de idade e, consequentemente, não haveria ocorrência de hermafroditismo. As maiores dimensões dos machos seriam devidas a um

crescimento mais rápido, como havia sido verificado para o anfípode *Jassa falcata* (Nair & Anger, 1979 *in* Ólafsson & Persson, 1986).

A proporção sexual de *Cyathura carinata* demonstrou um claro decréscimo, ao longo do período de estudo, sofrendo uma redução de ¹/₃ para valores aproximadamente inferiores a ¹/₅, sendo estes últimos semelhantes aos obtidos por Marques *et al.* (1994). A proporção sexual, avaliada no estuário do Mondego, aproximou-se da mencionada para costa britânica do Canal da Mancha (Bamber, 1985), mas à medida que se avança latitudinalmente para Norte, registou-se uma tendência para o seu aumento (Jażdżewski, 1969; Ólafsson & Persson, 1986).

Aqueles valores são ecologicamente importantes para a proliferação desta população, traduzindo a capacidade de um macho em fecundar diversas fêmeas disponíveis, o que teoricamente reflecte uma maior proporção de juvenis. Porém, os machos terão de deixar os seus tubos, no sedimento, e procurar fêmeas receptivas. Isto resulta numa competição entre os machos (Bamber, 1985) e numa maior taxa da sua mortalidade, por arrastamento ou predação. Muito provavelmente, os valores de 1993 poderão ter sido devidos a uma protecção dos machos, pela presença de macroalgas, que exerceu uma camuflagem contra os seus potenciais predadores. No entanto, em 1995, apesar da existência de macroalgas verdes, continuou a verificar-se o decréscimo da proporção sexual. Se eventualmente se verificasse o seu prolongamento, nos anos seguintes, a população do estuário do Mondego poderia ficar ameaçada, se o número de machos se tornasse insuficiente para as fêmeas potencialmente reprodutoras, podendo causar assim uma diminuição do número de efectivos, em cada recrutamento.

As diferenças temporais registadas no aparecimento de machos, nas diversas populações de *Cyathura carinata*, reflectiram-se igualmente na ocorrência dos seus

TABELA VIII - Sumário de diversos parâmetros relativos a diferentes populações europeias de *Cyathura carinata*, ordenadas segundo um gradiente latitudinal, de Norte para Sul (simbologia: * ausência de informação).

Referência	Local	Densidade (ind.m ⁻²)	Duração do ciclo de vida (meses)	Período de recrutamento	Machos (m)	Fêmeas (f)	m/f	
Muus, 1967	várias localidades (Dinamarca)	média: 200 - 400 máxima: 3 000	24	Julho a ?	*	*	*	
Ólafsson & Persson, 1986	Costa Sul da Suécia	mínima: 437 máxima: 4 253	24	Junho a Julho Março a Julho		Março a Agosto	1	
Jazdzewski, 1965	Golfo de Gdansk (Polónia)	*	36	Agosto a Setembro	Junho a Setembro	Julho a Setembro	1,18	
Wägele, 1979	Canal de Kiel (Alemanha)	*	36	Julho a Setembro	Maio a Julho	Junho a Setembro	1	
Bamber, 1985	Kingsnorth (Kent), (Reino Unido)	média: 538 máxima: 4 040	36	Maio a Agosto	Março a Agosto	Março a Setembro	0,25	
Cléret, 1960	várias localidades (França)	*	*	*	Abril a Setembro	*	0,57	
Legrand & Juchault, 1963 Juchault, 1966	(Arcanchon, Roscoff e Salses) (França)	*	24	Junho a Setembro	Fevereiro a Setembro	*	*	
Amanieu, 1969	Arcachon (França)	*	12	Abril a Julho	*	Abril a ?	*	
Sola, 1994; Sola & Arzubialde, 1993	Estuário de Bidasoa (Espanha)	167,7 <u>+</u> 93,2 (1º ano; depois ♣)	24	Julho a Setembro	Fevereiro a Agosto	Abril a setembro	0,25	
Marques et al., 1994	Estuário do Mondego (Portugal)	*	18 a 22	Junho a Agosto	Março a Setembro	Abril a Setembro	0,22	
Pardal, 1928	Estuário do Mondego (Portugal)	mínima: 291 máxima: 3 759	24 (eventualmente 36)	Maio a Agosto	Fevereiro a Agosto	Março a Setembro	0,27 a 0,32	
Este trabalho	Estuário do Mondego (Portugal)	mínima: 291 máxima: 5 518	23 <u>+</u> 1	Maio a Agosto	Fevereiro a Agosto	Março a Setembro	0,16 a 0,32	

TABELA VIII (continuação) - Sumário de diversos parâmetros relativos a diferentes populações europeias de *Cyathura carinata*, ordenadas segundo um gradiente latitudinal, de Norte para Sul (simbologia: * ausência de informação).

Referência	Hermafroditismo protogínico	Embriogénese	Maturação sexual	Indivíduos reprodutores	Comprimento total dos indivíduos	Crescimento	Produção (g.m⁻² ano⁻¹)	
	protognico	(dias)	(mm)	(%)	(mm)			
Muus, 1967	*	*	*	*	? a 14	*	*	
Ólafsson & Persson, 1986	sim	21 a 28	*	0 (1º ano de vida)	1,25 a 12,5	cessa no Inverno	Coorte ₁₉₈₀ : 2,044 Coorte ₁₉₈₁ : 1,577 (2 anos; peso húmido; crivo 1 mm)	
Jazdzewski, 1965	sim	28 a 35 (21, em laboratório)	7,5	57,3 (total da população)	2 a 14,5	cessa no Inverno	*	
Wägele, 1979	sim	21	8	48,9 (total da população)	2 a 16	cessa no Inverno	*	
Bamber, 1985	sim	*	7,5	92,5 (total da população)	2,57 a 18,73	contínuo no Inverno; cessa na reprodução	0,75 (PSLC; crivo 0,5 mm)	
Cléret, 1960	*	*	7	*	3 a 14	*	*	
Legrand & Juchault, 1963 Juchault, 1966	sim	*	*	*	? a 14	*	*	
Amanieu, 1969	*	*	6,5	89,1 (1º ano de vida)	*	diminui no Inverno; cessa na reprodução	*	
Sola, 1994; Sola & Arzubialde, 1993	sim	*	8 mm	80 a 85 (1º ano de vida)	1,27 a 14,73	contínuo no Inverno; cessa na reprodução	0,73 (PSLC; crivo 1 mm)	
Marques et al., 1994	sim	32	8,13 <u>+</u> 1,65	*	? a 14,8 contínuo; diminui no Inverno		5,7 a 9,9 (PSLC; crivo 0,5 mm)	
Pardal, 1928	sim	45	0,4878 <u>+</u> 0,0771	*	1,71 a 14,26	contínuo; diminui no Inverno	11,8 a 19,623 (PSLC; crivo 0,5 mm)	
Este trabalho	sim	45	0,4878 <u>+</u> 0,0771	80 a 90 % (1º ano de vida)	1,71 a 14,26	contínuo; diminui no Inverno	23,88 a 31,86 (PSLC; crivo 0,5 mm)	

períodos de recrutamento. A tendência generalizada é de que, as populações mais a Norte, desenvolvam a sua reprodução mais tarde, relativamente às do Sul. Esta constatação conduziu às sugestões de Jażdżewski (1969) e Bamber (1985), segundo os quais, a temperatura é provavelmente o mais importante factor, no controlo da época de reprodução desta espécie. As correlações positivas observadas entre a temperatura e as percentagens de juvenis de *Cyathura carinata*, pareceu confirmar exactamente essa hipótese. A mesma relação já havia sido mencionada anteriormente por Marques *et al.* (1994) e Pardal (1998), inclusivamente, em relação também às fêmeas ovígeras.

Face às macroalgas verdes, as percentagens de juvenis e de fêmeas ovígeras pareceram assumir respostas antagónicas. Aparentemente, a proporção de fêmeas ovígeras foi beneficiada pela sua presença. Porém, em termos relativos, o número correspondente de juvenis, que conseguiram recrutar, comparativamente a um ano sem desenvolvimento daquelas algas, foi inferior. Esta relação foi confirmada pela correlação negativa, estabelecida entre a percentagem de juvenis e as macroalgas verdes, a qual foi concordante com os resultados de Pardal (1998), cujos dados também demonstraram uma correlação positiva entre as fêmeas ovígeras e aquelas algas.

Os diferentes resultados obtidos poderão ser explicados mediante a hipótese de uma mortalidade diferencial dos juvenis, causada por uma maior sensibilidade aos efeitos induzidos pela presença das macroalgas (e.g.: libertação de substâncias tóxicas, diminuição de oxigénio dissolvido na coluna de água, aprisionamento dos juvenis na matriz algal, etc...). A possibilidade de uma mortalidade dos embriões, no interior do marsúpio, ou ainda a perda dos ovos, quando a fêmea é submetida a condições de "stress", também não pode ser excluída. Todavia, o decréscimo do sucesso reprodutor das fêmeas, foi mais um indício do impacto negativo das macroalgas sobre a população de *Cyathura carinata*, no estuário do Mondego.

Avaliando a duração do desenvolvimento embrionário de *Cyathura carinata*, de maneira distinta da de Marques *et al.* (1994), Pardal (1998) estimou-o em ± 45 dias, através da diferença de tempo que mediou entre, o surgir dos primeiros ovos na população e, o momento em que se detectou a nova coorte recrutada. Este

valor correspondeu também à diferença de tempo entre os valores máximos da frequência relativa dos ovos, no primeiro e último estádio de desenvolvimento, em que estes últimos são juvenis já completamente formados, prestes a sair do marsúpio das fêmeas. Os valores estimados, neste trabalho, foram concordantes com aquele resultado. Porém, seria interessante proceder a uma estimativa mais precisa, mediante a realização de procedimentos laboratoriais.

O crescimento de *Cyathura carinata* demonstrou-se sempre contínuo ao longo da vida destes organismos, tendo revelado uma variação das suas taxas consoante a temperatura e o seu tamanho. Estas revelaram-se superiores durante as fases iniciais da sua vida, decrescendo durante os meses mais frios de Outono e Inverno, como havia sido referido pelos estudos anteriores desta mesma população (Marques *et al.*, 1994; Pardal, 1998).

Mais uma vez registaram-se diferenças significativas, entre as populações de diferentes latitudes. Apesar das populações meridionais (Bamber, 1985; Marques *et al.*, 1994; Sola, 1994; Sola & Arzubialde, 1993) terem verificado um decréscimo das taxas de crescimento de *Cyathura carinata*, durante os meses de Outono/Inverno, o seu crescimento nunca cessou como nas populações setentrionais (Jażdżewski, 1969; Wägele, 1979 b; Ólafsson & Persson, 1986). Segundo Nelson (1980 *in* Bamber, 1985), a maturidade sexual ocorre em função do tamanho dos indivíduos. Como o crescimento das populações setentrionais é mais lento, a maturidade sexual ocorre mais tarde, o que se reflecte no aparecimento dos machos, fêmeas ovígeras, e, consequentemente, na época de reprodução, bem como na duração do ciclo de vida. Por este motivo, aquelas populações registaram uma baixa incidência de indivíduos, que se reproduziram com um ano de idade. No caso da população da costa Sul da Suécia (Ólafsson & Persson, 1986), esta situação foi extrema, ao ponto de aqueles autores rejeitarem a hipótese de hermafroditismo protogínico, uma vez que os organismos só se reproduziam com dois anos de idade.

Da análise dos diferentes resultados, obtidos para as diversas populações europeias de *Cyathura carinata*, pode deduzir-se que, em função do gradiente latitudinal, de Norte para Sul, se verifica (Tabela VIII):

- uma evolução para crescimento contínuo, ao longo do ciclo de vida;
- uma maturidade sexual mais precoce e uma antecipação período de recrutamento (Bamber, 1985);
- um aumento da proporção de indivíduos que se reproduzem ao final do primeiro ano de idade (Bamber, 1985);
- uma diminuição da proporção sexual machos/fêmeas;
- uma diminuição da idade máxima das coortes.

Em diversas espécies de anfípodes, costumam verificar-se variações intraespecíficas nos padrões reprodutivos, em função da latitude, nomeadamente a conversão de ciclos univoltinos para multivoltinos (Marques & Nogueira, 1991; Sainte-Marie, 1991; Wilson Jr. & Parker, 1996; Pardal, 1998; Pardal *et al.*, 2000). Contrariamente a isto, todas as populações de *Cyathura carinata*, que já foram mencionadas, demonstraram ciclos de vida univoltinos, isto é, produziram uma geração por ano, o que se encontra de acordo com o pressuposto de que, os ciclos de vida poderão ser evolutivamente estáveis (Maynard Smith, 1974 *in* Marques *et al.*, 1994).

À luz da hipótese "stability-time" (Sanders, 1969), a pressão ambiental de um estuário sob clima temperado, como o do Mondego, resultaria na evolução de ciclos de vida com estratégias adaptativas oportunistas do tipo *r*. Os anfípodes *Echinogammarus marinus* (Marques & Nogueira, 1991), *Amphitoe valida* (Pardal, 1998; Pardal *et al.*, 2000) e *Melita palmata* (Pardal, 1998) enquadram-se indubitavelmente neste cenário, exibindo um ciclo de vida multivoltino, em que as fêmeas se reproduzem várias vezes, ao longo de todo o ano. Em oposição, os indivíduos de *Cyathura carinata* exibem um ciclo univoltino, reproduzindo-se apenas um máximo duas vezes, ao longo de toda a sua vida, frequentemente como fêmeas no primeiro ano e, como machos no segundo (embora existam excepções). Como as suas populações costumam exibir densidades consideráveis, durante longos períodos de tempo, num mesmo local, os resultados obtidos parecem sugerir que, em ambientes estuarinos, populações mais abundantes, de estratégias com tendência para o tipo *k* possam ser preferencialmente seleccionadas (Marques *et al.*, 1994).

Discussão 95

A produção da *Cyathura carinata*, no estuário do Mondego, foi outro aspecto que se revelou bastante afectado pela presença de macroalgas. De uma maneira geral, ambas as produções somática e de eliminação, bem como a biomassa média da população, demonstraram valores mais elevados na presença de macroalgas. Isso ficou bem patente pelos elevados valores calculados, para os quatro meses de 1993, em que decorreu o "bloom" macroalgal. Aparentemente, este resultado pode reflectir os benefícios imediatos que a população pode adquirir da presença das algas. Porém, o "bloom" representou uma porção considerável dos valores da produção anual de 1993, principalmente no que respeita à produção somática, a qual, em termos anuais, acabou por ser bastante inferior à de 1994. Por conseguinte, na ausência de macroalgas, os valores de produção parecem ser mais constante e melhor repartidos ao longo do ano.

A comparação da produção secundária de *Cyathura carinata*, com a de outras populações, é algo problemática, em função do método de cálculo e/ou das técnicas de amostragem, utilizados pelos diversos autores (*e.g.*: a malha, empregue na crivagem das amostras, influencia as densidades e as dimensões dos organismos recolhidos). De qualquer forma, os valores de produção somática obtidos (23,88 e 31,86 g.m⁻² ano⁻¹ em 1993 e 1994; 8,36 g.m⁻² 7 meses⁻¹ em 1995), na zona mais eutrofizada, foram bastante elevados, em comparação com os de outras populações europeias. No Reino Unido, Bamber (1985) utilizou uma metodologia e cálculo semelhantes, estimando a produção somática em 0,75 g.m⁻² ano⁻¹. No Norte de Espanha, Sola (1994) avaliou-a em 0,730 g.m⁻² ano⁻¹, porém, utilizou uma malha de 1 mm para seleccionar os organismos, pelo que os seus valores são mais subestimados. Na costa Sul da Noruega, Ólafsson & Persson (1986) avaliaram a produção somática de duas coortes separadamente, estimando o valor de cada uma em 2,044 e 1,557 g (peso húmido).m⁻² 2 anos⁻¹, respectivamente.

Relativamente a outras espécies macrobentónicas, existentes no estuário do Mondego, para as quais foram utilizadas as mesmas metodologias, é interessante comparar as suas produções com as de *Cyathura carinata*.

Para os anfípodes *Amphitoe valida* (Pardal, 1998; Pardal *et al.*, 2000) e *Melita palmata* (Pardal, 1998), os valores de produção foram bastante inferiores aos

96 Discussão

daquela população , enquanto os de *Echinogammarus marinus* (Marques & Nogueira, 1991) foram consideravelmente aproximados (Tabela XIX). Todavia, os valores de "turnover" foram bastante superiores, o que acaba por reforçar a ideia de estratégia de tipo *r* adoptada por estas espécies.

TABELA XIX - Valores de produção somática e relação P/\overline{B} para três populações de antípodes do estuário do Mondego (Marques & Nogueira, 1991; Pardal, 1998; Pardal *et al.*, 2000)

		AMPHIPODA	
	Echinogammarus marinus	Amphitoe valida	Melita palmata
P	6,36-8,808 g.m ⁻² ano ⁻¹	0,409-0,531 g.m ⁻² ano ⁻¹	0,456 g.m ⁻² ano ⁻¹
P/B	6,1-6,3	7,063-9,972	11,49

Num estudo análogo, efectuado para o gastrópode $Hydrobia\ ulvae$, paralelo a este trabalho, Cardoso (2001) procedeu também ao cálculo e comparação da sua produção anual, de 11 de Janeiro de 1993 a 27 de Setembro de 1995, ao longo do braço Sul do estuário do Mondego (Tabela X). Perante uma situação de "bloom" macroalgal, na zona mais eutrofizada, os seus valores de produção foram aproximadamente o dobro dos de $Cyathura\ carinata$. Porém, em 1994, na ausência de macroalgas, verificou-se a situação inversa, ao passo que, em 1995, os resultados foram bastante semelhantes. Contudo, tal como nos anfípodes mencionados, a relação P/\overline{B} daquele gastrópode foi sempre bastante mais elevada.

TABELA X - Valores de produção somática e relação P/\overline{B} para a população de *Hydrobia ulvae*, na zona mais eutrofizada do braço Sul do estuário do Mondego (Cardoso, 2001)

		Hydrobia ulvae	
	1993	1994	1995
P	45,73 g.m ⁻² ano ⁻¹	10,87 g.m ⁻² ano ⁻¹	8,50 g.m ⁻² 7 meses ⁻¹
P/B	13,06	11,47	11,49

V - CONCLUSÕES

Cyathura carinata revelou-se um organismo estuarino com uma variação espacial distinta, ao longo do gradiente de eutrofização, como anteriormente referido por Pardal (1998). De facto, a sua população demonstrou-se significativamente mais estável e abundante na zona mais eutrofizada. Porém, foi sendo registado um aumento contínuo das suas densidades, nas áreas localizadas mais para jusante. A dispersão de Cyathura carinata ocorreu no sentido da regressão dos bancos de Zostera noltii, contudo, este comportamento foi contrário aos observados em outras populações europeias (Ólafsson & Persson., 1986; Sola, 1994; Sola & Arzubialde, 1993). Não obstante, esta coincidência poderá ser explicada por duas eventuais hipóteses:

- 1) Face à ocorrência de ocasionais "blooms" macroalgais, no braço Sul do estuário, a regressão da macrófita *Zostera noltii* foi sendo acompanhada por um decréscimo do conteúdo de matéria orgânica do sedimento, e consequente aumento teórico da sua granulometria. Então assistiu-se a uma progressiva similaridade das condições sedimentares, entre as três áreas de estudo, sendo amplamente reconhecida a preferência de *Cyathura carinata*, por sedimentos com uma certa quantidade de areia. Uma vez que este sistema é caracterizado por um baixo hidrodinamismo, a questão da necessidade de estabilidade dos sedimentos, fomentada pela presença de macrófitas, não constitui um problema à permanência desta espécie, como nos outros sistemas referidos (Ólafsson & Persson, 1986; Sola, 1994; Sola & Arzubialde, 1993).
- 2) O facto de *Cyathura carinata* ser um organismo euritípico, pode eventualmente conferir-lhe um potencial para ocupar qualquer uma das áreas estudadas. Todavia, a sua ausência nas zonas mais a jusante, no início de 1993, poderá ter sido devida a um colapso anterior da população, em função de uma elevada pressão exercida pelo parasitismo de Trematoda. O progressivo crescimento das densidades populacionais, verificado nessas áreas, poderá ter correspondido a uma possível recuperação, à semelhança da suspeita para o estuário de Bidasoa (Norte de Espanha) (Sola, 1994), e do ocorrido para *Corophium volutator*, em Højer (Mar de Wadden, Dinamarca) (Mouritsen *et al.*, 1997). Considerando a expressão

dos resultados obtidos (inclusivamente, se se considerar a suspeita de aumento da mortalidade dos organismos parasitados, e de impossibilidade de fêmeas ovígeras infectadas conseguirem completar o desenvolvimento embrionário dos seus ovos), o parasitismo pareceu exercer uma considerável influência negativa sobre a esta população.

Actualmente, em Ecologia é frequente ser necessário lidar com questões relacionadas com a previsão do comportamento de um dado sistema, perante uma determinada situação. Estudos de curta duração são, à partida, inadequados para avaliar o impacto de qualquer factor, sobre uma determinada população (ou comunidade) biológica, caso não se disponha, em antemão, de uma informação exaustiva sobre a mesma. Por este motivo, tornam-se imprescindíveis, estudos de monitorização, bastante mais prolongados, de maneira a poder dispor-se de elementos suficientes, para realizar uma gestão e ordenamento adequados à preservação da evolução natural do sistema em causa.

Perante a problemática da eutrofização dos ecossistemas, à escala global, estudos de longo prazo tornam-se fundamentais para compreender os mecanismos que a desencadeiam, e as consequências que dela advém. A ocorrência de "blooms" macroalgais é uma das suas manifestações mais frequentes, porém, a sua frequência no estuário do Mondego é ainda um acontecimento esporádico. Daí se deduz a importância que, uma longa série de dados consistentes assume, para se poder inferir a sua influência, sobre uma determinada população, ou mesmo no ecossistema.

A monitorização de *Cyathura carinata*, no estuário do Mondego, constitui uma ilustração perfeita do que foi exposto acima O seu prolongamento para 33 meses, veio confirmar algumas das ideias dos estudos anteriores (Marques *et al.*, 1994; Martins, 1995; Martins *et al.*, 1997; Pardal, 1998), contradizer outras tantas, para além de esclarecer algumas das questões por eles levantadas, nomeadamente quanto ao impacto de um "bloom" macroalgal na sua população.

1) Cyathura carinata revelou um padrão anual de variação de densidade populacional sempre consistente, para os diferentes estudos e durante o período de

monitorização, não se demonstrando afectado pela ocorrência do "bloom" macroalgal.

- 2) A identificação e o seguimento das diferentes coortes, através da análise modal de histogramas de distribuição de classes de comprimento cefálico, permitiram estimar a duração do seu ciclo de vida e do número de coortes produzidas anualmente. Na realidade, *Cyathura carinata* pareceu viver cerca de 23 meses ± 1 mês, apresentando um ciclo univoltino, com a produção de uma única coorte anual. Assim sendo, as fêmeas desta espécie reproduzem-se duas vezes no máximo, o que não se adapta a uma estratégia adaptativa do tipo *r*. No entanto, verificou-se que 80 a 90% dos indivíduos, de uma dada coorte, morriam ao completarem um ano de idade, durante a época de recrutamento, indicando uma elevada mortalidade pós-reprodução. Estes factos também não se revelaram afectados pelas macroalgas.
- 3) Em 1993, a biomassa macroalgal parece ter beneficiado temporariamente a população, devido à maior disponibilidade de recursos nutritivos e eficiente protecção contra predadores. Aparentemente, as proporções de machos e de fêmeas ovígeras foram superiores, relativamente a 1994, e a coorte antiga (C_1) viveu mais um mês, em comparação às que desapareceram em 1994 e 1995 $(C_2 e C_3)$.
- 4) Contrariamente ao que foi afirmado por Pardal (1998), a população de *Cyathura carinata* demonstrou-se afectada pelo "bloom" macroalgal, mas não pelo motivo declarado por Martins *et al.* (1997). Efectivamente, após a ocorrência daquele fenómeno, o qual coincidiu com a época de reprodução, verificou-se um decréscimo da densidade populacional. Este correspondeu à variação do seu padrão anual (morte dos indivíduos reprodutores e dos da coorte com dois anos de idade), e não a uma consequência directa dos efeitos negativos das macroalgas sobre os organismos, nomeadamente, a ocorrência de períodos de anóxia nocturna (Martins *et al.*, 1997). Porém, as densidades máximas anuais desta população, em 1993, foram bastante inferiores às registadas para o ano de 1994, em que não houve macroalgas, e possivelmente também para o de 1995.
- 5) A diferença entre o número máximo de efectivos da população, entre os diferentes anos de monitorização, reflectiu exactamente o decréscimo da proporção

de juvenis, que ocorreu nos anos em que surgiram macroalgas, nomeadamente 1993 e 1995. Esta diminuição do sucesso reprodutor de *Cyathura carinata*, na presença de macroalgas, evidenciou assim um dos maiores impactos, que os "blooms" poderão exercer sobre a sua população.

6) A produção de *Cyathura carinata* revelou-se bastante elevada relativamente às de outras populações europeias, bem como às de outras espécies de anfípodes. De uma maneira geral, as produções somática e de eliminação, assim como a biomassa média da população, foram incrementadas pela presença das macroalgas, o que espelha os benefícios imediatos que delas obtém. Porém, a produção desta espécie também se demonstrou afectada pelo "bloom" macroalgal. O período durante o qual ocorreu o seu desenvolvimento, correspondeu a uma porção substancial dos valores anuais da produção secundária. Essa alteração foi expressa pelos valores ligeiramente mais elevados das razões P/B e E/B, que pareceram indiciar exactamente as perturbações que o "bloom" causou na evolução daqueles organismos.

Em suma, no estuário do Mondego, *Cyathura carinata* parece beneficiar, a curto prazo, da presença de uma certa quantidade de macroalgas, uma vez que estas lhe conferem, temporariamente, um maior recurso energético e protecção contra eventuais predadores. Todavia, a ocorrência de um extenso "bloom" macroalgal exerce alguns efeitos negativos, na sua população, nomeadamente sobre o seu sucesso reprodutor, que se reflecte na abundância desta espécie, a longo prazo.

A população de *Cyathura carinata* revelou-se bastante abundante e temporalmente estável num mesmo local, a zona mais eutrofizada do braço Sul. Conjugando este factor, com as características do seu ciclo de vida e valores de produção elevados, pode deduzir-se a sua importância na estrutura e funcionamento das comunidades biológicas do estuário do Mondego, mais concretamente nas áreas interiores.

A ocorrência ocasional de um "bloom" macroalgal pareceu não representar uma ameaça imediata para a população de *Cyathura carinata*, na zona mais eutrofizada do estuário, uma vez que o seu sucesso reprodutor e estratégia adaptativa

lhe permitiram recuperar no ano seguinte. Todavia, uma série de "blooms" anuais consecutivos, poderia eventualmente causar uma redução do seu número de efectivos, que pusesse em risco a permanência desta espécie no estuário. Considerando aquela situação, também outras espécies-chave seriam afectadas, induzindo severas alterações no estuário do Mondego.

Apesar da longa série temporal abrangida por este estudo, muitas questões permanecem ainda por esclarecer. Algumas dúvidas pendentes seriam ainda importantes, para conseguir prever, com maior clareza, o comportamento desta população, face ao processo de eutrofização. Entre eles:

- os efeitos do parasitismo, e a relação com os outros hospedeiros, constituem um dos pontos de maior obscuridade neste trabalho, sendo talvez por isso, um dos mais interessantes para a continuação de um estudo futuro.
- a ausência de estudos ecofisiológicos desta espécie, relativos não só quanto a esta população, mas também a nível mundial, continua a ser uma lacuna que necessita de ser colmatada.
- por último, o prolongamento da série temporal seria extremamente útil, de maneira a poder confirmar algumas das conclusões obtidas, inclusive se se conseguisse abranger a ocorrência de um outro "bloom" macroalgal, que permitisse a comparação com os dados de 1993.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Allen, K. R. (1971). Relation between production and biomass. *Journal of Fisheries Research Board of Canada*, **28**: 1573-1581.
- Amanieu, M. (1969). Variations saisonières de la taille et cycle reproducteur à Arcachon de *Cyathura carinata* (Krøyer). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **4**: 79-89.
- American Public Health Association, American Water Works Association & Water Pollution Control Federation (1971). Standard Methods for the Examination of Water and Wastewater. Thirteenth edition. APHA, Washington, D. C., 874 p.
- Arroteia, J. C. (1985). Figueira da Foz: a cidade e o mar. Comissão de Coordenação da Região Centro, Coimbra, 115 p.
- Argano, R. (1979). Guide per il Riconoscimento delle specie animali delle acque interne italiene .5. Isopodi (Crustacea Isopoda). Collana del Projetto Finalizzato "Promozione della Qualità dell'Ambiente". Consiglio Nazionale delle Ricerche AQ/1/43, Verona, 64 p.
- Asmus, H. & R. Asmus (1985). The importance of grazing food chain for energy flow and production in three intertidal sand bottom communities of the northern Wadden Sea. *Helgoländer Meeresuntersuchungen*, **39**: 273-301.
- Azeiteiro, U. M. M. (1999). Ecologia pelágica do braço Sul do estuário do rio Mondego. Tese de Doutoramento. Faculdade de Ciências e Tecnologia da Universidade de Coimbra, 156 p.
- Azeiteiro, U. M. M. & J. C. Marques (1999). Temporal and spatial structure in the suprabenthic community of a shallow estuary (Western Portugal: Mondego river estuary). *Acta Oecologica*, **20** (4): 333-342.

- Auby, I. & P.-J. Labourg (1996). Seasonal dynamics of *Zostera noltii* Hornem. In the Bay of Arcachon (France). *Journal of Sea Research*, **35** (4): 269-277.
- Bamber, R. N. (1985). The autoecology of *Cyathura carinata* (Crustacea: Isopoda) in a cooling water discharge lagoon. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, **65**. 181-194.
- Barnard, K. H. (1925). A revision of the family Anthuridae (Crustacea Isopoda), with remarks on certain morphological peculiarities. *Journal of the Linnean Society London*, **36**: 139-141.
- Barnes, R. S. K. & R. N. Hughes (1988). An introduction to marine ecology. Second edition. Blackwell Scientific Publications, Oxford, 351 p.
- Beukema, J. J. (1991). Changes in composition of the bottom fauna of a tidal area during a period of eutrophication. *Marine Biology*, **111**: 293-301.
- Beukema, J. J. & G. C. Cadée (1997). Local differences in macrobenthic response to enhanced food supply caused by mild eutrophication in a Wadden Sea area: food is only locally a limiting factor. *Limnology Oceanography*, **42** (6): 1424-1435.
- Beukema, J. J.; E. C. Flach; R. Dekker & M. starink (1999). A long-term study of the recovery of the macrozoobenthos on large defaunated plots on a tidal flat in the wadden Sea. *Journal of Sea Research*, **42**: 235-254.
- Burbanck, M. P. & W. D. Burbanck (1974). Sex reversal of female *Cyathura polita* (Stimpson, 1855) (Isopoda, Anthuridae). *Crustaceana*, **26**: 110-112.
- Burbanck, W. D. (1962). An ecological study of the distribution of the isopod *Cyathura polita* (Stimpson) from brackish waters of Cape Cod, Massachusetts. *The American Midland Naturalist*, **67** (2): 449-476.
- Burbanck, W. D.; R. Grabske & J. R. Comer (1964). The use of the radioisotope, Zinc65, in a preliminary study of the population movements of the estuarine isopod *Cyathura polita* (Stimpson, 1855). *Crustaceana*, **7** (1): 17-20.

- Burbanck, W. D. (1967). Evolutionary and ecological implications of the Zoogeography, physiology and morphology of *Cyathura* (Isopoda). *In*: George H. Lauf, (ed.), *Estuaries*. Publ. American Association for the Advancement of Science, Washington, D. C., **83**: 564-573.
- Buschmann, A. H. (1990). Intertidal macroalgae as a refuge and food for Amphipoda in central Chile. *Aquatic Botany*, **36**: 237-245.
- Cabral, J. A.; T. Múrias; R. J. Lopes & J. C. Marques (1996). Macroalgal blooms and macrohabitat selection by waders; study in the Mondego estuary (western Portugal). *Airo*, **7** (1): 1-6.
- Cabral, J. A.; M. A. Pardal; R. J. Lopes; T. Múrias & J. C. Marques (1999). The impact of macroalgae blooms on the use of the intertidal area and feeding behaviour of waders (Charadrii) in the Mondego estuary (west Portugal). *Acta Oecologica*, **20** (4): 417-428.
- Calvário, J. A. O. (1995). Estrutura e dinâmica das comunidades macrobênticas da Ria Formosa (Ria Faro-Olhão). Tese de Doutoramento. Universidade do Algarve, 337 p.
- Cardoso, P. G. M. (2001). Impacto da eutrofização na dinâmica populacional e produção de *Hydrobia ulvae* no estuário do Mondego. Tese de Mestrado. Faculdade de Ciências e Tecnologia da Universidade de Coimbra, 138 p.
- Cléret, J.-J. (1960). Étude de *Cyathura carinata* (Kröyer) (Isopode, Anthuridae). 1. Redescription de l'éspèce et discusson systématique. *Cahiers de Biologie Marine*, **1**: 433-452.
- Cunha, P. P.; J. Pinto & J. L. Dinis (1997). Evolução da fisiografia e ocupação antrópica na área estuarina do rio Mondego e região envolvente (Portugal centro-oeste), desde 1947. *Territorium*, **4**: 99-124.
- Deprez, M.; H. Rybarczyk; J. G. Wilson; J. P. Ducrotoy; F. Suer; R. Olives & B. Elkaim (1992). Biological impact of eutrophication in the bay of Somme and

- the induction and impact of anoxia. *Netherlands Journal of Sea Research*, **30**: 149-159.
- Duarte, D. N. R. (1990). Caracterização dos sedimentos do estuário do Mondego. Relatório de actividades.
- Duarte, D. R. D. & R. B. P. Reis (1991). Transporte e distribuição anual de sedimentos infratidais no estuário do Mondego. *In* Resumos do 3º Congresso Nacional de Geologia, Coimbra, 106 p.
- Duarte, D. R. D. & R. B. P. Reis (1993). Contribuição para a caracterização hidrodinâmica do estuário do rio Mondego. *In* Resumos da 3ª Reunião do Quaternário Ibérico, Coimbra, 104 p.
- Dexter, D. M. (1979). Community structure and seasonal variation in intertidal Panamian sandy beaches. *Estuarine and Coastal Marine Science*, **9**: 543-558.
- Dexter, D. M. (1983). Community structure of intertidal sandy beaches in New South Wales, Australia. *In* "Sandy beaches as ecosystems", Ed. A. McLachan & Erasmus, W. Junk Publishers: *The Hage*: 461-472.
- Edwards, A. L. (1984). An introduction to linear regression and correlation. Second edition. W. H. Freeman & Company, New York, 206 p.
- Edwards, A. L. (1985). Multiple regression and analysis of variance and covariance. Second edition. W. H. Freeman & Company, New York, 221 p.
- Elliot, J. M. (1977). Statistical analysis of samples of benthic invertebrates. Second edition. Freshwater Biological Association, Scientific Publication, 25, 160 p.
- Everett; R. A: (1994). Macroalgae in marine soft sediment communities: effects on benthic faunal assemblages. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **175**: 253-274.

- FitzGerald Jr., W. J. (1978). Environmental parameters influencing the growth of *Enteromorpha clathrata* (Roth) J. Ag. In the intertidal zone of Guam. *Botanica Marina*, **21**: 207-220.
- Flindt, M. R.; L. Kamp-Nielsen; J. C. Marques, M. A. Pardal; M. Bocci; G Bendoricchio; J. Solomonsen, S. N. Nielsen & S. E: Jørgensen (1997). Description of the three shallow estuaries: Mondego River (Portugal), Roskilde Fjord (Denmark) and the Lagoon of Venice (Italy). *Ecological Modelling*, 102: 17-31.
- Flindt, M. R.; M. A. Pardal; A. I. Lillebø; I. Martins & J. C. Marques (1999).

 Nutrient cycling and plant dynamics in estuaries: a brief review. *Acta Oecologica*, **20** (4): 237-248.
- Frontier, S. (1983). Stratégies d'échantillonnage en Écologie. Les presses de l'université laval, 494 p.
- Gaschütz, G.; D. Pauly & N. David (1980). A versatile basic program for fitting weight and seasonally oscillating length growth data. Pelagic, Demersal and Shellfish Cttes, 23 p.
- Goedmakers, A. (1981). Population dynamics of three gammarid species (Crustacea: Amphipoda) in a French chalk stream. Part II. Standing crop. *Bijdragen tot de Dierkund*, **51** (1): 31-69.
- Gonçalves, F. J. M. (1991). Zooplâncton e ecologia larvar de crustáceos decápodes no estuário do rio Mondego. Tese de Doutoramento. Faculdade de Ciências e Tecnologia da Universidade de Coimbra, 329 p.
- Gordo, L. S. (1982). Aspects of the growth and density of *Cerastoderma edule* in the Alvor salt marsh, south Portugal. *Arquivos do Museu Bocage*, A, **I** (19): 435-452.

- Hardy, F. G.; S. M. Evans & M. A. Tremayne (1993). Long-term changes in the marine macroalgae of three polluted estuaries in north-east England. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **172**: 81-92.
- Hodgkin, E. P. & B. H. Hamilton (1993). Fertilisers and eutrophication in southwestern Australia: setting the scene. *Fertiliser Research*, **36**: 95-103.
- Hootsmans, M. J. M. & J. E: Vermaat (1985). The effect of periphyton-grazing on the growth of *Zostera marina* L. under experimental conditions. *Aquatic Botany*, **22**: 83-88.
- Howard, R. K. & F. T: Short (1986). Seagrass growth and survivorship under the influence of epiphyte grazers. *Aquatic Botany*, **24**: 287-302.
- Hull, S. C. (1987). Macroalgal mats and species abundance: a field experiment. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, **25**: 519-532.
- Jażdżewski, K. (1969). Biology of two hermaphroditic Crustacea, *Cyathura carinata* (Krøyer) (Isopoda) and *Heterotanais oerstedi* (Krøyer) (Tanaidacea) in waters of the Polish Baltic Sea. *Zoologica Poloniae*, **19**: 5-25.
- Jensen, K. T. & K. N. Mouritsen (1992). Mass mortality in two common soft-bottom invertebrates, *Hydrobia ulvae* and *Corophium volutator* the possible role of trematodes. *Helgoländer Meeresuntersuchungen*, **46**: 329-339.
- Jensen, T.; K. T. Jensen & K. N. Mouritsen (1998). The influence of the trematode Microphallus claviformes on two congeneric intermediate host species (Corophium): infection characteristics and host survival. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 227: 35-48.
- Jørgensen, B. B. & K. Richardson (1996). Eutrophication: definition, history and effects. *In* Bo Barker Jørgensen and Katherine Richardson (eds.). Eutrophication in coastal marine ecosystems (Coastal and estuarine studies, 52). American Geophysical Union, Washington, DC, 273 p.

- Juchault, P. (1966). Contribution a l'étude de la différenciation sexuelle male chez les Crustacés Isopodes. Thèses présentées a la Faculté des sciences de l'Université de Poitiers pour obtenir le grade de Docteur ès Sciences Naturelles, 111 p.
- Kensley, B. (1997). Identification, distribution, and aspects of ten Anthuridean Isopod species from the shallow continental shelf of the U.S. Gulf and east coast. *Gulf Research Reports*, **9** (4): 277-302.
- Kroer, N. (1989). Life cycle characteristics and reproductive patterns of *Idotea* spp. (Isopoda) in the Limjord, Denmark. *Ophelia (International Journal of Marine Biology)*, **30**: 63-74.
- Laborda, A. J.; I. Cimadevilla; L. Capdevila & J. R. García (1997). Distribución de las praderas de *Zostera noltii* Hornem., 1832 en el litoral del norte de España. *Publicaciones Especiales del Instituto Español de Oceanografía*, **23**: 273-282.
- Lavery, P. S.; R. J. Lukatelich & A. J. McComb (1991). Changes in the biomass and species composition of macroalgae in a eutrophic estuary. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, **33**: 1-22.
- Legrand, J. J. & P. Juchault (1963). Mise en évidence d'un hermaphroditism protogynique fonctionel chez l'Isopode Anthuridé *Cyathura carinata* (Krøyer) et étude du mechanisme de l'inversion sexuelle. *Comptes rendus de l'Académie des Sciences de Paris*, **256**: 2931-2933.
- Leifsson, B. R. (1998). Life cycles, breeding periods and vertical distribution of *Idotea granulosa* Rathke and *I. pelagica* Leach (Crustacea, Isopoda) on icelandic shores. *Sarsia*, **83**: 1-13.
- Lillebø, A. I. B. (1996). Estrutura populacional, dinâmica e produção de *Hydrobia ulvae* (Pennant) (Mollusca: Prosobranchia) ao longo de um gradiente de eutrofização no estuário do Mondego (Portugal). Tese de

- Mestrado. Faculdade de Ciências e Tecnologia da Universidade de Coimbra, 111 p.
- Lillebø, A. I. B. (2000). The effect of salt marshes plants on the nutrient dynamics in the Mondego estuary (Portugal). Tese de Doutoramento. Faculdade de Ciências e Tecnologia da Universidade de Coimbra, 159 p.
- Lillebø, A. I.; M. A. Pardal & J. C. Marques (1999). Population structure, dynamics and production of *Hydrobia ulvae* (Pennant) (Mollusca: Prosobranchia) along an eutrophication gradient in the Mondego estuary (Portugal). *Acta Oecologica*, **20** (4): 289-304.
- Lopes, N. L. B. R. C. (2000). Estrutura trófica da comunidade macrobentónica associada ao coberto de *Fucus vesiculosos* do estuário do Mondego (Portugal). Tese de Mestrado. Faculdade de Ciências e Tecnologia da Universidade de Coimbra, 98 p.
- Lopes, R. J. S. P. (1999). Impacto das aves limícolas sobre os macroinvertebrados nas áreas intertidais do estuário do Mondego (Portugal). Tese de Mestrado. Faculdade de Ciências e Tecnologia da Universidade de Coimbra, 80 p.
- Lopes, R. J.; M. A. Pardal & J. C. Marques (2000). Impact of macroalgal blooms and wader predation on intertidal macroinvertebrates: experimental evidence from the Mondego estuary (Portugal). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **249**: 165-179.
- Marques, J. C., (1989). Amphipoda (Crustacea) bentónicos da costa portuguesa: estudo taxonómico, ecológico e biogeográfico. Tese de Doutoramento em Ecologia Animal. Universidade de Coimbra, 394 p.
- Marques, J. C.; J. André; R. Girão; F. Gonçalves; L. Guilhermino & A. Mortágua (1984). Estudo bionómico dos povoamentos bentónicos do estuário do Mondego (Portugal). Resultados preliminares. Actas do 4º Simpósio Ibérico de estudos de Bentos Marinho, Lisboa, 21-25 Maio. Vol. I: 147-157.

- Marques, J. C. & L. Guilhermino (1988 a). Moluscos do estuário do Mondego (zona intertidal). Inventariação faunística e análise da repartição ecológica das espécies. *Actas do Colóquio Luso-Espanhol sobre Ecologia das Bacias Hidrográficas e Recursos Zoológicos*, Porto, Portugal: 245-252.
- Marques, J. C. & L. Guilhermino (1988 b). Crustáceos Peracarídeos do estuário do Mondego (zona intertidal). Inventariação faunística e análise da repartição ecológica das espécies. *Actas do Colóquio Luso-Espanhol sobre Ecologia das Bacias Hidrográficas e Recursos Zoológicos*, Porto, Portugal: 253-260.
- Marques, J. C. & A. (1991). Life cycle, population dynamics and production of *Echinogammarus marinus* (Leach) (Amphipoda) in the Mondego estuary (Portugal). *Oceanologica Acta*, **11**: 213-223.
- Marques, J. C.; P. Maranhão & M. A. Pardal (1993 a). Human impact assessment on the subtidal macrobenthic community structure in the Mondego estuary (western Portugal). *Estuarine*, *Coastal and Shelf Science*, **37**: 403-419.
- Marques, J. C.; L. B. Rodrigues & J. A. Nogueira (1993, b). Intertidal macrobenthic communities in the Mondego estuary (western Portugal). *Vie Milieu*, **43** (2/3): 177-187.
- Marques, J. C.; I. Martins; C. Teles-Ferreira & S. Cruz (1994). Population dynamics, life history, and production of *Cyathura carinata* (Krøyer) (Isopoda: Anthuridae) in the Mondego estuary, Portugal. *Journal of Crustacean Biology*, **14** (2): 258-272.
- Marques, J. C.; M. A. Pardal; S. Nielsen & S. Jørgensen (1997). Analysis of the properties of exergy and biodiversity along an estuarine gradient of eutrophication. *Ecological Modelling*, **102**: 155-167.
- Marques, J. C.; M. A. Pardal & A. I. Lillebø (1999). Comunidades biológicas do estuário do Mondego: quinze anos de estudo. *Cadernos de Ecologia*, **2**: 45-76.

- Martins, I. I. C. (1995). Modelling the effects of green macroalgal blooms on the population dynamics of *Cyathura carinata* (Crustacea: Isopoda) in the Mondego estuary (Portugal). Tese de Mestrado. Faculdade de Ciências e Tecnologia da Universidade de Coimbra, 131 p.
- Martins, I. I. C. (2000). Green macroalgal blooms and seagrasses in a shallow eutrophic estuary (the Mondego estuary, Portugal): dynamics, controlling factors and possible evolutionary scenarios. Tese de Doutoramento. Faculdade de Ciências e Tecnologia da Universidade de Coimbra, 141 p.
- Martins, I.; J. C. Marques; S. E. Jørgensen & S. Nielsen (1997). Modelling the effects of green macroalgal blooms on the population dynamics of *Cyathura carinata* (Crustacea: Isopoda) in an eutrophied estuary. *Ecological Modelling*, **102**: 33-53.
- Martins, I.; J. M. Oliveira; M. R. Flindt & J. C. Marques (1999). The effect of salinity on the growth rate of the macroalgae *Enteromorpha intestinalis* (Chlorophyta) in the Mondego estuary (west Portugal). *Acta Oecologica*, **20** (4): 259-265.
- Martins, I.; M. A. Pardal; A. I. Lillebø; M. R. Flindt & J. C. Marques (2001). Hydrodynamics as a major factor controlling the ocurrence of green macroalgal blooms in a eutrophic estuary. A case study on the influence of precipitation and river manegement. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, **52**: 165-177.
- McLusky, D. S. (1971). Ecology of estuaries. Heinemann Educational Books Ltd, London, 144 p.
- McLusky, D. S. (1989). The estuarine ecosystem. Second Edition. Chapman & Hall, New York, 215 p.
- McMahon, K. & D. I. Walker (1998). Fate of seasonal, terrestrial nutrient inputs to a shallow seagrass dominated embayment. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, **46**: 15-25.

- Mouritsen, K. N. & K. T. Jensen (1997). Parasite transmission between soft-bottom invertebrates: temperature mediated infection rates and mortality in *Corophium volutator. Marine Ecology Progress Series*, **151**: 123-134.
- Mouritsen, K. N.; T. Jensen & K. T. Jensen (1997). Parasites on an intertidal *Corophium*-bed: factors determining the phenology of microphallid trematodes in the intermediate host populations of the mud-snail *Hydrobia ulvae* and the amphipod *Corophium volutator*. *Hydrobiologia*, **335**: 61-70.
- Múrias, T.; J. A. Cabral; J. C. Marques & J. D. Goss-Custard (1996). Short-term effects on intertidal macroalgal blooms on the macrohabitat selection and feeding behaviour of wading birds in the Mondego estuary. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, **43**: 677-688.
- Muus, B. J. (1967). The fauna of Danish estuaries and lagoons. Distribution and ecology of dominating species in the shallow reaches of the mesohaline zone. *Meddelelser Fra Danmarks Fiskeri – Og Havundersøgelser*, **5**: 1-316.
- Nogueira, A. J. A. (1992). ANAMOD extracção dos componentes modais de distribuições de frequências de variáveis biométricas. Trabalho de síntese apresentado para prestação de provas de aptidão pedagógica e capacidade científica. Departamento de Zoologia da Universidade de Coimbra, 67 p.
- Newel, R. C. (1979). Biology of the intertidal Animals. Marine Ecological Surveys Ltd, Faversham, Kent, U.K., 781 p.
- Norkko, A. & E. Bonsdorff (1996 a). Rapid zoobenthic community responses to accumulations of drifting algae. *Marine Ecology Progress Series*, **131**: 143-157.
- Norkko, A. & E. Bonsdorff (1996 b). Population responses of coastal zoobenthos to stress induced by drifting algal mats. *Marine Ecology Progress Series*, **140**: 141-151.

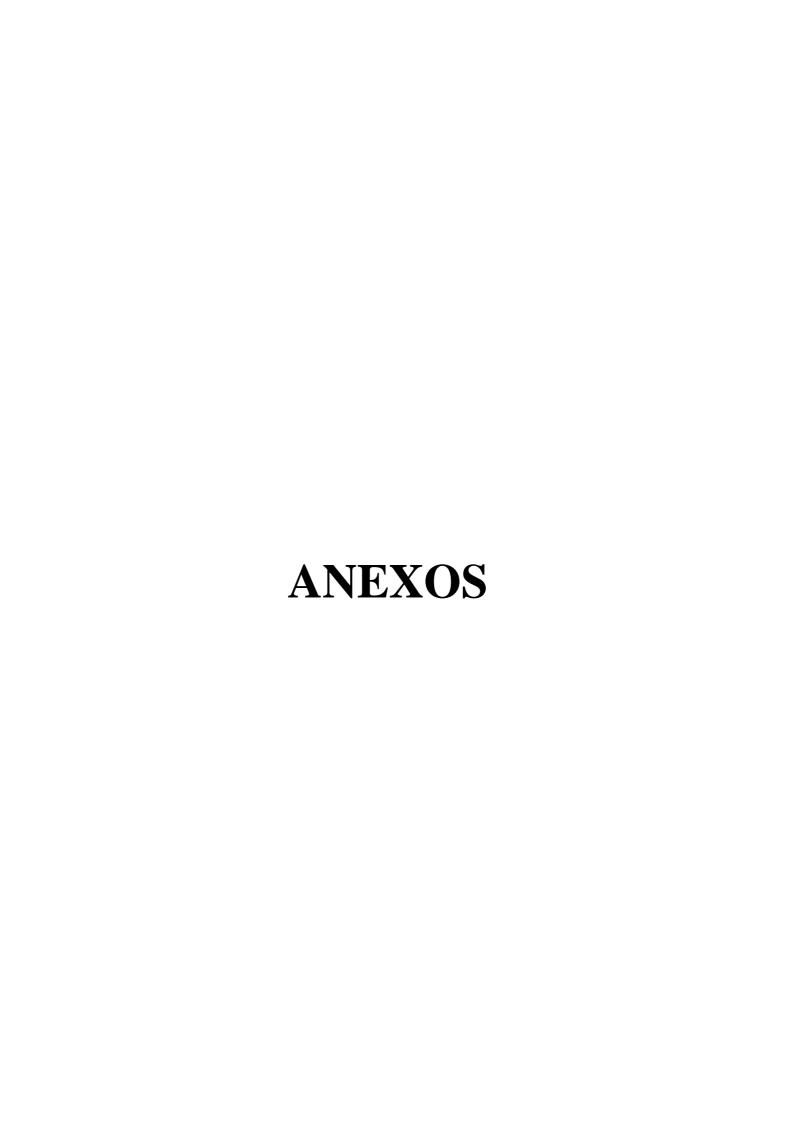
- Odum, E. P. (1971). Fundamentals of Ecology. Third Edition. W. B. Saunders Company, Philadelphia, 927 p.
- O'Hanlon, R. P. & T Bolger (1997). Aspects of the life story and reproductive biology of the introduced terrestrial amphipod *Arcitalitrus dorrieri* (Hunt) at two sites in Co. Galway, Ireland. *Journal of Natural History*, **31**: 1175-1202.
- Ólafsson, E. B. & L.-E. Persson (1986). Distribution, life cycle and demography in a brackish water population of the isopod *Cyathura carinata* (Kröyer) (Crustacea). *Estuarine*, *Coastal and Shelf Science*, **23**: 673-687.
- Pardal, M. A. C. (1995). Variação espacial e temporal das populações de poliquetas no estuário do Mondego. Dinâmica e produção de *Amage adspersa* (Grube,1863). Tese de Mestrado. Faculdade de Ciências e Tecnologia da Universidade de Coimbra, 121 p.
- Pardal, M. A. C. (1998). Impacto da eutrofização nas comunidades macrobentónicas do braço Sul do estuário do Mondego. Tese de Doutoramento. Faculdade de Ciências e Tecnologia da Universidade de Coimbra, 322 p.
- Pardal, M. A.; J. C. Marques & G. Bellan (1993). Spatial distribution and seasonal variation of subtidal polychaete populations in the Mondego estuary (western Portugal). *Cahiers de Biologie Marine*, **34**: 497-512.
- Pardal, M. A. & J. C. Marques (1998). Impacto das actividades humanas na qualidade ecológica do estuário do Mondego. Possíveis soluções para o futuro. *Sociedade e território*, **27**: 62-69.
- Pardal, M. A.; J. C. Marques; I. Metelo; A. I. Lillebø & M. R. Flindt (2000). Impact of eutrophication on the life cycle, population dynamics and production of *Amphitoe valida* (Amphipoda) along na estuarine spatial gradient (Mondego estuary, Portugal). *Marine Ecology Progress Series*, **196**: 207-219.
- Parsons, T. R.; M. Takahashi & B. Hargrave (1990). Biological Oceanographic Processes. Third edition, Pergamon Press.

- Philippart, C. J. M. (1995 a). Effects of shadding on growth, biomass and population maintenance of the intertidal seagrass *Zostera noltii* Hornem. In the Dutch Wadden Sea. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **188**: 199-213.
- Philippart, C. J. M. (1995 b). Seasonal variation in growth and biomass of an intertidal *Zostera noltii* stand in the Dutch Wadden Sea. *Netherlands Journal of Sea Research*, **33** (2): 205-218.
- Phillips, R. C. & E. G. Meñez (1988). *Seagrasses*. SmithSonian Contributions to the Marine Sciences, number 34. SmithSonian Institution Press.
- Peralta, G.; I. Hérnandez; J. C. Pérez-Lloréns; J. J. Vergara & R. R. Pino (1997). Dinámica estacional de *Ulva* spp. (Chlorophyta) en el estuario del río Palmones (Algeciras, Cádiz). *Publicaciones Especiales, Instituto Español de Oceanografia*, **123**: 283-290.
- Raffaelli, D.; J. Limia; S. Hull & S. Pont (1991). Interactions between the amphipod *Corophium volutator* and macroalgal mats on estuarine musflats. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, **71**: 899-908.
- Raffaelli, D. G.; J. A. Raven & L. J. Poole (1998). Ecological impact of green macroalgal blooms. *Oceanography and Marine Biology: an Annual Review*, **36**: 97-125.
- Ribeiro, R. G. L. G. (1991). Ecologia do ictioplâncton e reprodução da Anchova *Eugraulis encrasicolus* (L.) (Pisces, Engraulidae) no estuário do rio Mondego. Tese de Doutoramento. Faculdade de Ciências e Tecnologia da Universidade de Coimbra, 394 p.
- Sainte-Marie, B. (1991). A review of reproductive bionomics of aquatic gammaridean amphipods: variation of life history traits with latitude, depth, salinity and superfamily. *Hydrobiologia*, **23**: 189-227.

- Sanders, H. L. (1969). Marine benthic diversity; a comparative study. *American Naturalist*, **102**: 243-282.
- Schulenburg, J. H. G. v. d. & J.-W. Wägele (1998). Molecular characterisation of digenetic trematods associated with *Cyathura carinata* (Crustacea: Isopoda) with a note on the utility of 18S ribosomal DNA for phylogenetic analysis in the Digenea (Platyhelminthes: Trematoda). *International Journal of Parasitology*, **28**: 1425-1428.
- Schulenburg, J. H. G. v. d., U. Englisch & J.-W. Wägele (1999). Evolution of ITS1 in the Digenea (Platyhelminthes: Trematoda). 3'end sequence conservation and its philogenetic utility. *Journal of Molecular Evolution*, **48**: 2-12.
- Senus, P. & A. McLachlan (1986). Growth, production and a partial energy budget for the amphipod, *Talorchestia capensis* (Crustacea, Talitridae) in the eastern cape, South Africa. *Marine Ecology*, **7** (2): 165-179.
- Sfriso, A.; A. Marcomini & B. Pavoni (1987). Relationships between macroalgal biomass and nutrient concentrations in a hypertrophic area of the Venice Lagoon. *Marine Environmental Research*, **22**: 297-312.
- Sfriso, A.; B. Pavoni & A. A. Orio (1988). Annual variations of nutrients in the Lagoon of Venice. *Marine Pollution Bulletin*, **19** (2): 54-60.
- Sfriso, A. (1995). Temporal and spatial responses of growth of *Ulva rigida* C. Ag. to environmental and tissue concentrations of nutrients in the lagoon of Venice. *Botanica Marina*, **38**: 557-573.
- Simpson, G. G.; A. Roe & R. C: Lewotin (1960). Quantitative zoology. Ed. Harcourt, Brace & Company, New York, Burlingame, 440 p.
- Sokal, R. & F. J. Rohlf (1987). Introduction to biostatistics. W. H. Freeman and Company, New York. Second edition, 363 p.
- Sola, J. C. E. (1994). Estudio de la comunidad reducida de *Macoma* en el estuario del Bidasoa. Evolución de la estructura y biolgía de las especies dominantes

- (dinámica poblacional, reproduccion, crecimiento y producción secundaria). Memoria que para optar al grado de Doctor en Biología. Facultad de Biología de la Universidad de Navarra, 526 p.
- Sola, J. C. & M. Arzubialde (1993). Dinámica de poblaciones y biología de *Cyathura carinata* en el estuario del Bidasoa. *Publicaciones Especiales del Instituto Español de Oceanografía*, **11**: 57-64.
- Soulsby, P. G.; D. Lowthion & M. Houston (1982). Effects of macroalgal mats on the ecology of intertidal mudflats. *Marine Pollution Bulletin*, **13** (5): 162-166.
- Strickland, J. D. H. & T. R. Parsons (1968). A pratical handbook of seawater analysis. Fisheries Research Board of Canada, Ottawa. Bulletin 167, 311 p.
- Teles-Ferreira, C. M. (1994). Estrutura trófica da comunidade macrobentónica dos povoamentos de *Zostera noltii* Hornem. e *Zostera marina* L. do estuário do rio Mira. Tese de Mnestrado. Faculdade de Ciências e Tecnologia da Universidade de Coimbra, 115 p.
- Thomas, J. D. & P. W. G. Daldorph (1994). The influence of nutrient and organic enrichment on a community dominated by macrophytes and gastropod molluscs in a eutrophic drainage channel: relevance to snail control and conservation. *Journal of Applied Ecology*, **31**: 571-588.
- Vadas, R. L. & B. Beal (1987). Green algal ropes: a novel estuarine phenomenon in the Gulf of Maine. *Estuaries*, **10**: 171-176.
- Valiela, I. (1995). Marine ecological processes. Second edition. Springer-Verlag, New York, 686 p.
- Wägele, J.-W. (1979 a). Die homologie der mundwerkzenge von *Cyathura carinata* (Kröyer, 1847) (Crustacea, Isopoda, Anthuridae). *Zoologischer Anzeiger*, Jena **203** (5/6): 334-341.

- Wägele, J.-W. (1979 b). Der fortpflanzungszyklus von *Cyathura carinata* (Isopoda, Anthuridae) in Nord-Ostsee-Kanal. *Helgoländer wissenschaftlich Meeresuntersuchungen*, **32**: 295-304.
- Wägele, J.-W. (1981). Fine structure and function of the digestive tract of *Cyathura carinata* (Krøyer) (Crustacea, Isopoda). *Zoomorphology*, **98**: 69-88.
- Wilson Jr., W. H. & K. Parker (1996). The life history of the amphipod Corophium volutator: the effects of temperature and shore bird predation. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **196**: 239-250.



ANEXO I

Cyathura carinata (Krøyer, 1847)

TABELA 1.1 - Matriz referente aos valores de densidade e biomassa de *Cyathura carinata*, no braço Sul do estuário do Mondego, no período compreendido entre 11 de Janeiro de 1993 e 27 de Setembro de 1995.

	Zo	na mais eutrofi	zada		Zona interméd	ia	Bai	nco de Zostera n	oltii
Data		ades (ind.m ⁻²)	biomassa		ades (ind.m ⁻²)	biomassa		ades (ind.m ⁻²)	biomassa
	(total)	(só com cabeça)	(g.m ⁻²)	(total)	(só com cabeça)	(g.m ⁻²)	(total)	(só com cabeça)	(g.m ⁻²)
11-01-93	-	-	-	0	0	0,0000	0	0	0,0000
25-01-93	-	-	_	7	7	0,0223	0	0	0,0000
08-02-93	-	-	_	0	0	0,0000	0	0	0,0000
25-02-93	3404	3355	7,5516	0	0	0,0000	7	7	0,0223
11-03-93	3376	3298	17,7464	0	0	0,0000	14	7	0,0158
24-03-93	2482	2454	16,4758	7	7	0,0107	8	8	0,0335
07-04-93	2340	2285	18,8843	7	7	0,0395	24	24	0,0573
23-04-93	2433	2390	21,2116	0	0	0,0000	0	0	0,0000
06-05-93	1716	1702	16,4582	0	0	0,0000	0	0	0,0000
24-05-93	1277	1255	10,7659	14	14	0,0309	16	8	0,0335
07-06-93	1028	1028	8,7392	28	28	0,0494	0	0	0,0000
22-06-93	915	915	8,0950	21	21	0,0361	50	43	0,0198
06-07-93	404	404	1,4285	142	128	0,1056	28	28	0.0139
22-07-93	291	284	1,0794	163	149	0,1730	0	0	0,0000
05-08-93	1277	1220	2,2290	234	220	0,2180	35	35	0,0916
20-08-93	1383	1319	1,5913	241	227	0,4058	21	21	0,0322
03-09-93	2234	2142	2,6531	50	50	0,1122	43	43	0,0453
20-09-93	1830	1823	2,6365	78	78	0,2906	28	28	0,0255
01-10-93	844	809	1,4685	333	333	0,5686	28	28	0,1385
18-10-93	3759	3681	6,1501	92	85	0,1388	92	85	0,1375
02-11-93	3092	2887	5,3531	71	71	0,1899	57	57	0,0750
17-11-93	1943	1823	4,0972	78	78	0,2016	71	71	0,1597
03-12-93	2241	2184	5,5546	277	270	0,8127	71	71	0,2222
17-12-93	2752	2716	6,2283	404	369	1,1076	92	92	0,2571
30-12-93	1844	1752	3,7114	227	206	0,6444	71	71	0,1503
13-01-94	1726	1655	3,9702	615	567	1,6437	71	71	0,1782
27-01-94	2014	1957	4,4864	312	312	0,8797	92	78	0,2108
10-02-94	827	768	1,9901	307	272	0,9146	64	57	0,2349
24-02-94	2104	2080	4,4053	331	319	0,9466	106	99	0,3482
10-03-94	1856	1820	9,8759	236	213	1,7951	83	83	0,6821
23-03-94	1525	1371	8,3058	378	343	4,1275	95	95	1,1187
05-04-94	2009	1891	10,4730	189	177	2,1254	83	83	0,6965
20-04-94	1194	1182	6,6359	95	95	0,9467	47	47	0,4546
03-05-94	768	757	5,2985	83	71	0,4368	59	59	0,8255
17-05-94	686	674	3,4779	83	83	0,6586	83	83	0,6709
01-06-94	567	520	3,1973	106	106	0,7776	95	95	0,8002
15-06-94	591	567	2,5466	89	89	0,3392	83	83	0,5530
29-06-94	2234	2128	3,5560	780	745	0,7622	307	284	0,8649
28-09-94	5518	5376	17,4183	213	201	0,6724	255	241	0,8214
13-10-94	5343	5189	19,6459	213	177	0,6645	738	709	2,7388
09-11-94	3487	3392	21,2924	130	106	0,6132	626	615	3,4912
07-12-94	2943	2872	18,3043	241	213	0,9844	177	165	0,8556
22-02-95	1383	1371	9,5752	12	12	0,0844	296	284	1,8546
29-03-95	1537	1418	10,7589	106	106	0,6836	260	236	1,5929
28-04-95	567	567	6,9190	24	24	0,3929	189	189	1,5438
30-05-95	865	865	5,9882	199	184	0,4625	525	511	1,7623
29-06-95	1182	1135	3,0121	461	461	1,3368	851	827	1,8267
26-07-95	556	485	0,6934	83	83	0,3698	626	626	1,4535
28-08-95	1897	1826	5,1005	12	12	0,0264	343	319	1,0007
27-09-95	3499	3345	8,6578	201	201	0,7110	733	721	2,5670

TABELA 1.2 - Matriz referente à evolução temporal do comprimento cefálico médio (**CCmédio**), e dos respectivos desvio padrão (s), das coortes de *Cyathura carinata*, identificadas por análise modal, na zona mais eutrofizada do braço Sul do estuário do Mondego, no período compreendido entre 25 de Fevereiro de 1993 e 27 de Setembro de 1995.

-				Zona n	nais eutrof	izada				
Data	Coo	rte 1	Coor	rte 2	Coo	rte 3	Coo	rte 4	Coo	rte 5
	CCmédio	s	CCmédio	s	CCmédio	s	CCmédio	s	CCmédio	s
11-01-93	-	-	-	-	!		<u> </u>			
25-01-93	-	-	-	-	į		į			
08-02-93		-	-	-	į					
25-02-93	0,7631	0,1213	0,4137	0,0694	ĺ		į			
11-03-93	0,9423	0,1999	0,5176	0,1079	ŀ					
24-03-93	0,9734	0,1623	0,6085	0,1023						
07-04-93	1,0627	0,1525	0,6499	0,1033	į		į			
23-04-93	1,0620	0,1536	0,6712	0,1018						
06-05-93	1,0664	0,1447	0,6947	0,1149						
24-05-93	1,1079	0,1423	0,6999	0,1386						
07-06-93	1,1551	0,0566	0,7061	0,1198	0,1825	0,0904				
22-06-93	0,9755	0,0816	0,6951	0,0385	0,2247	0,0943				
06-07-93	'		0,6636	0,0984	0,2179	0,0781				
22-07-93			0,6841	0,1084	0,2578	0,0580	}			
05-08-93	İ		0,6071	0,0531	0,2630	0,0550				
20-08-93	İ		0,5974	0,0554	0,2655	0,0496				
03-09-93	•		0,6049	0,1085	0,3011	0,0475				
20-09-93	į		0,6565	0,0443	0,3232	0,0650				
01-10-93	į		0,6535	0,0753	0,3304	0,0807				
18-10-93	į		0,6511	0,0602	0,3687	0,0733				
02-11-93	•		0,7066	0,0868	0,3726	0,0987				
17-11-93	•		0,7367	0,0536	0,3740	0,1000				
03-12-93	•		0,7336	0,0781	0,4012	0,1024	}			
17-12-93	:		0,7451	0,0316	0,4058	0,0885				
30-12-93	İ		0,7186	0,0366	0,3971	0,0964	i }			
13-01-94	İ		0,7494	0,0287	0,3851	0,0977				
27-01-94	į		0,7501	0,0264	0,3994	0,1086	į			
10-02-94	İ		0,7315	0,0530	0,4006	0,0896				
24-02-94	İ		0,7214	0,0397	0,4103	0,0800				
10-03-94	į		0,9070	0,1674	0,5388	0,1140				
23-03-94	<u>[</u>		1,0438	0,1594	0,5588	0,1173				
05-04-94			1,1212	0,0759	0,5722	0,1281	į			
20-04-94	•		1,0037	0,1114	0,5915	0,1077				
03-05-94			1,0216	0,0832	0,6139	0,1102	•			
17-05-94	•				0,6076	0,1208	}			
01-06-94	•		•		0,6560	0,0893				
15-06-94	•				0,6494	0,0641	0,2229	0,0434		
29-06-94	ĺ				0,6772	0,0688	0,2320	0,0491		
28-09-94	İ				0,8322	0,0891	0,4497	0,0865		
13-10-94					0,8594	0,0613	0,4882	0,0978		
09-11-94	į				0,9242	0,1225	0,5698	0,1159		
07-12-94	İ		į		0,9484	0,0946	0,5860	0,1054		
22-02-95	İ				1,0095	0,0834	0,6236	0,1074		
29-03-95	ļ		ļ		1,1212	0,1559	0,6443	0,1218		
28-04-95	•				1,1751	0,1835	0,7654	0,1055		
30-05-95					ł		0,7785	0,0872	0,2275	0,0475
29-06-95			<u> </u>		ļ		0,8172	0,0272	0,3459	0,1322
28-08-95	!				!		0,8535	0,0904	0,4129	0,0787
27-09-95	!						0,8629	0,0674	0,4403	0,0939

TABELA 1.3.1 - Matriz referente à composição da população de *Cyathura carinata*, na zona mais eutrofizada do braço Sul do estuário do Mondego, de 11 de Janeiro de 1993 a 27 de Setembro de 1995. (Simbologia: **I** - infectados por Trematoda; **NI** - não infectados; **T** - total de indivíduos).

																	Fêmeas r	enroduto	rac			
Data	PO	PULAÇ	άΩ		machos			juvenis		fêm nê	io reproc	lutoras	f	êm lâminas		f	êm ovos A	epi oduto	fêm ovos B			îêm ovos C
Data	NI	I	T	NΙ	I	T	NΙ	I	Т	NI	I	T	N I	I	т	NI	I T	NΙ	I	T	NI	I T
11-01-93	0	0	0			0			0	1		0			0		0	I.		0		0
25-01-93	0	0	0			0			0	į		0	İ		0	İ	0	į		0		0
08-02-93	0	Ö	0			0			0	1		0	!		0		0	ļ		0		Õ
25-02-93	429	51	480	26		26	12		12	391	51	442	i		0	i	0	Ì		0		0
11-03-93	425	51	476	45		45	4		4	376	51	427	l		0	i	0	ļ		0		0
24-03-93	338	12	350	66		66			0	272	12	284	!		0		0	ļ		0		0
07-04-93	290	7	297	71		71			0	189	7	196	25		25	4	4	1		1		Õ
23-04-93	336	7	343	67		67			0	167	7	174	61		61	41	41	-		0		0
06-05-93	193	2	195	48		48			0	66	2	68	61		61	13	13	5		5		0
24-05-93	179	1	180	37		37			0	56	1	57	68		68	9	9	7		7	2	2
07-06-93	143	2	145	22		22	3		3	52	2	54	59		59	3	3	3		3	1	1
22-06-93	129	0	129	18		18	18		18	23	-	23	69		69		0	ĭ		1		0
06-07-93	57	0	57	5		5	27		27	6		6	19		19	İ	0	i		0		0
22-07-93	39	2	41	_		0	12		12	23	2	25	3		3	!	0	1		1	!	0
05-08-93	178	2	180	1		1	103		103	71	2	73	3		3	i	0	1		0	ĺ	0
20-08-93	187	8	195	-		0	102	4	106	83	4	87	2		2	i	0	ļ		0		Õ
03-09-93	286	29	315			0	89	5	94	196	24	220	1		1	i	0	i		0	i	0
20-09-93	216	42	258			0	40		40	174	42	216	2		2	l	0	ŀ		0		0
01-10-93	85	34	119			0	24	3	27	61	31	92	}		0	1	0	ł		0		0
18-10-93	437	93	530			0	50	1	51	383	92	475	4		4	i	0	i		0		0
02-11-93	386	50	436			0	59	2	61	326	48	374	1		1	l	0	ļ		0		0
17-11-93	214	60	274			0	43	1	44	171	59	230	į		0	į	0	į		0		0
03-12-93	279	37	316			0	24	1	25	255	36	291	i		0	i	0	i		0		0
17-12-93	317	71	388			0	30	4	34	287	67	354	İ		0	İ	0	İ		0		0
30-12-93	216	44	260			0	32		32	184	44	228	į		0	į	0	į		0	į	0
13-01-94	113	33	146			0	14		14	99	33	132	i		0	i	0	i		0		0
27-01-94	241	43	284			0	37	1	38	204	42	246	İ		0		0	į		0		0
10-02-94	55	15	70	1		1	6		6	48	15	63	į		0	į	0	į		0	į	0
24-02-94	159	19	178	1		1	14	1	15	144	18	162	İ		0	İ	0	į		0		0
10-03-94	145	12	157	8	1	9			0	137	11	148	!		0		0	ļ		0		0
23-03-94	110	19	129	14	2	16	1		1	95	17	112	į		0	į	0	į		0		0
05-04-94	148	22	170	25	1	26	2		2	121	21	142	į		0	İ	0	į		0		0
20-04-94	90	11	101	13	1	14			0	72	10	82	5		5	!	0	ļ		0		0
03-05-94	56	9	65	13	1	14			0	36	7	43	7		7	i	1 1	i		0		0
17-05-94	57	1	58	11		11			0	39	1	40	5		5	2	2	ļ		0		0
01-06-94	47	1	48	5		5			0	27	1	28	12		12	1	1	2		2	ļ	0
15-06-94	50	0	50	3		3	12		12	13		13	17		17	3	3	2		2	i	0
29-06-94	168	1	169	4		4	99		99	47	1	48	17		17	l	0	1		0	1	1
28-09-94	386	3	389			0	12		12	370	3	373	4		4	!	0	!		0	!	0
13-10-94	448	4	452			0	6		6	441	4	445	1		1	l	0	1		0	l	0
09-11-94	293	2	295			0	1		1	292	2	294			0	1	0	1		0		0
07-12-94	231	18	249			0			0	231	18	249	ļ		0	l	0	ļ		0	ļ	0
22-02-95	110	7	117	11		11			0	99	7	106			0		0	l		0	l	0
29-03-95	129	1	130	19		19			0	106	1	107	3		3	1	1	1		0	}	0
28-04-95	47	1	48	6		6	4.0		0	18	1	19	21		21	1	1	1		1	i .	0
30-05-95	60	1	61	2		2	18		18	7		7	31	1	32	İ	0	1		1	1	1
29-06-95	98	2	100	4		4	26		26	64	2	66	4		4	!	0	!		0		0
26-07-95	47	0	47	1		1	16		16	28		28	2		2	į	0	į		0	į	0
28-08-95	104	3	107			0	7		7	97	3	100	•		0	İ	0	1		0	l	0
27-09-95	283	13	296			0	16		16	267	13	280			0		0			0		0

TABELA 1.3.2 - Matriz referente à composição da população de *Cyathura carinata*, na zona intermédia do braço Sul do estuário do Mondego, de 11 de Janeiro de 1993 a 27 de Setembro de 1995. (Simbologia: **I** - infectados por Trematoda; **NI** - não infectados; **T** - total de indivíduos).

Data																	Fêmeas re						
	PO	PULAÇ	ÃO		machos			juvenis		fêm nâ	io reprodu	toras	f	êm lâminas		fêm ov			m ovos B		fên	ovos C	
	ΝI	I	T	NΙ	I	T	NΙ	I	Т	NΙ	I	T	NΙ	I	Т	NI I		NΙ	I	Т	ΝΙ	I	T
11-01-93	0	0	0			0			0			0			0		0			0			0
25-01-93	1	0	1			0			0	1		1	i		0		Õ	i		0			0
08-02-93	0	0	0			ő			0	'		0	•		0		Õ			ő			0
25-02-93	0	0	0			0			0	i		0	İ		0		0			0			0
11-03-93	0	0	0			0			0	İ		0	İ		0		0			0			0
24-03-93	1	0	1			0			0	1		1	İ		0		0			0			0
07-04-93	1	0	1	1		1			0	1		0	İ		0		0			0			0
23-04-93	0	0	0			0			0	1		0	!		0		0			0			0
06-05-93	0	0	0			0			0	1		0	İ		0		0			0			0
24-05-93	2	0	2			0	1		1	ļ		0	1		1		0			0			0
07-06-93	4	0	4	1		1	2		2	- 1		1	j		0		0	i		0			0
22-06-93	3	0	3			0	1		1	- 1		1	- 1		1		0			0			0
06-07-93	19	1	20			0	9		9	9	1	10	- 1		1		0			0			0
22-07-93	23	0	23	1		1	8		8	14		14	į		0		0			0			0
05-08-93	33	0	33			0	9		9	23		23	1		1	i	0	į		0			0
20-08-93	32	2	34			0	3		3	28	2	30	- 1		1		0			0			0
03-09-93	7	0	7			0			0	7		7	1		0		0			0			0
20-09-93	10	1	11			0	2		2	8	1	9	i		0		0			0			0
01-10-93	44	3	47			0	8		8	36	3	39	1		0		0			0			0
18-10-93	13	0	13			0	2		2	11		11	•		0		0			0			0
02-11-93	10	0	10			0	1		1	9		9	•		0		0			0			0
17-11-93	9	2	11			0	1		1	8	2	10	•		0		0			0			0
03-12-93	36	3	39			0	4		4	32	3	35	1		0		0			0			0
17-12-93	50	7	57			0	4		4	46	7	53	İ		0		0	l		0			0
30-12-93	32	0	32			0	2		2	30		30	•		0		0			0			0
13-01-94	48	4	52			0			0	48	4	52	į		0		0			0			0
27-01-94	22	0	22			0			0	22		22	İ		0		0			0			0
10-02-94	24	2	26	1		1			0	23	2	25	į		0		0	į		0			0
24-02-94	26	2	28	1		1		1	1	25	1	26	į		0		0			0			0
10-03-94	20	0	20	5		5			0	15		15]		0		0			0			0
23-03-94	31	1	32	15	1	16			0	15		15			0	1	1			0			0
05-04-94	13	3	16	2	3	5			0	8		8	3		3		0	0.4		0			0
20-04-94	8	0	8	3		3			0	2		2	i .		0	2,5	2,5	0,5		0,5			0
03-05-94	5	2	7	2		0			0	2	2	4	2		2	1	1	į		0			U
17-05-94	7	0	7	2		2			0	2		2	3		3	0.5	0	0.5		0			U
01-06-94	9	0	9			0	4		4	1		1	3		3	0,5	0,5	0,5		0,5			U
15-06-94	5	0	5			0	1		1	4		4	,		0	i	0	į		0			U
29-06-94 28-09-94	43	1	44			0	20		20	21	1	22 12	2	1	2		0			0			U
28-09-94 13-10-94	5 9	13 9	18 18			0	4		4	9	12 9	12	1	1	2		0 0	1		0			0
09-11-94	2	9	18			0			0	2	9	11	İ		0		0	ĺ		0			0
07-12-94		11	17			0			0		11		1		0		0			0			0
22-02-95	6 1	0	1/			0			0	6	11	17 1	•		0		0	}		0			0
29-03-95		5	9	1					0	1 2	5	7	1		0	1	1	}		0			0
29-03-95	4 1	1		1		1			0	L 2	5 1	1	i		0	1	-	i		0			0
28-04-95 30-05-95			2	1		1	5			-		7	2				0 0						0
29-06-95	12 37	2	14 39			0	5 6		5 6	5 26	2 2	28	2 5		2 5		0	i		0			0
26-07-95	6	1	39 7			0	U		0	6	1	7	,		0		0			0			0
28-08-95	0	1	1			0			0		1	1	İ		0		0	ļ		0			0
27-09-95	8	9	17			0			0	8	9	17	ļ		0		0			0			0

TABELA 1.3.3 - Matriz referente à composição da população de *Cyathura carinata*, no banco de *Zostera noltii* do braço Sul do estuário do Mondego, de 11 de Janeiro de 1993 a 27 de Setembro de 1995. (Simbologia: **I** - infectados por Trematoda; **NI** - não infectados; **T** - total de indivíduos).

																	Fê	meas re	produtoras				
Data	PC	PULAÇ	ÃO		machos			juvenis		fêm nâ	io reprod	utoras	f	êm lâminas		fêr	n ovos A		fêm ovo	s B	1	êm ovos C	
Dutu	NΙ	I	Т	NΙ	I	T	NΙ	I	Т	NΙ	I	T	NΙ	I	Т	ΝΙ	I	T	NI I	T	NΙ	I	T
11-01-93	0	0	0	1		0			0	1		0			0			0		0			0
25-01-93	0	0	Õ	i		0	i		0	i		0	i		0	i		0	i	0	i		0
08-02-93	0	Ö	Õ	į.		ő			0	1		0	1		0	1		0	1	Õ	1		0
25-02-93	0	1	1	i		0	i		0	i	1	1	İ		0	İ		0	i	0	i		0
11-03-93	1	1	2	ļ.		0			0	1	1	2	İ		0	•		0	l	0	1		0
24-03-93	1	0	1	1		1			0	i		0	İ		0	İ		0	İ	0	i		0
07-04-93	3	0	3	1		1			0	2		2	į		0	İ		0	İ	0	1		0
23-04-93	0	0	0	ļ.		0			0	ļ		0]		0	!		0	1	0	!		0
06-05-93	0	0	0	İ		0			0	İ		0	į		0	İ		0	ļ	0	į		0
24-05-93	2	0	2	1		1			0	1		1	1		0			0	1	0	1		0
07-06-93	0	0	0	i		0			0	i		0	į		0	i		0	į	0	i		0
22-06-93	7	0	7	į		0	5		5	2		2	i		0	İ		0	İ	0	i		0
06-07-93	4	0	4	į		0	4		4	1		0	•		0	1		0	1	0	1		0
22-07-93	0	0	0	İ		0	ĺ		0	1		0	i		0	İ		0	i	0	i		0
05-08-93	4	1	5	i		0	1	1	2	2		2	1		1	i		0	i	0	i		0
20-08-93	2	1	3	l		0	l		0	2	1	3	1		0	1		0	l	0	1		0
03-09-93	6	0	6	ļ		0	3		3	3		3	İ		0	!		0	1	0	!		0
20-09-93	3	1	4	İ		0	2		2	1	1	2	į		0	İ		0	İ	0	1		0
01-10-93	4	0	4	į		0	į		0	4		4	į		0	į		0	İ	0	į		0
18-10-93	7	6	13	İ		0	2		2	5	6	11	į		0	İ		0	ļ	0	į		0
02-11-93	6	2	8	ļ		0			0	6	2	8	1		0	!		0	1	0	1		0
17-11-93	8	1	9	į		0	2		2	6	1	7	•		0	•		0	1	0	1		0
03-12-93	4	6	10	ļ		0			0	4	6	10	1		0	!		0	!	0	!		0
17-12-93	10	3	13	1		1	2		2	7	3	10	•		0			0	•	0	1		0
30-12-93	7	3	10	1		1	1	1	2	5	2	7	•		0	•		0	1	0	1		0
13-01-94	7	3	10	1		1	2		2	4	3	7	İ		0	i		0	i	0	i		0
27-01-94	12	1	13	1		1			0	11	1	12	İ		0	•		0	l	0	1		0
10-02-94	7	2	9	2		2			0	5	2	7	İ		0	i		0	İ	0	i		0
24-02-94	11	4	15	3		3			0	7	4	11	1		1	İ		0	İ	0	İ		0
10-03-94	7	0	7	2		2			0	3		3	1		1	1		1	İ	0	i		0
23-03-94	5	3	8	3	1	4			0	1	2	3	1		1	į		0	i	0	i		0
05-04-94	7	0	7	3		3	i		0	2		2	2		2	i		0	i	0	i		0
20-04-94	3	1	4	į	1	1			0	2		2			0	1		1	1	0	1		0
03-05-94	4	1	5	1		1			0	2	1	3	- 1		1			0	!	0	1		0
17-05-94	6	1	7	1		1	ĺ		0	1	1	2	4		4	i		0	i	0	i		0
01-06-94	8	0	8	3		3	1		1	1		1	2		2	1		1	l	0	i		0
15-06-94	7	0	7	1		1	3		3	1		1	2		2	1		0	l	0	1		0
29-06-94	23	3	26	!		0	4		4	17	1	18	2	2	4			0	1	0	1		0
28-09-94	11	7	18	İ		0	i		0	11	5	16	İ		0	İ	2	2	i	0	i		0
13-10-94	17	35	52	1		0	1		1	16	35	51	Ī		0	1		0	1	0	1		0
09-11-94	19	34	53	İ		0	i		0	19	34	53	İ		0	İ		0	İ	0	i		0
07-12-94	3	12	15	į		0	į		0	3	12	15	į		0	İ		0	l	0	1		0
22-02-95	13	12	25	5		5	į		0	8	12	20	į		0	į		0	i	0	į		0
29-03-95	9	13	22	3		3	l		0	4	13	17	- 1		1	1		1	İ	0	1		0
28-04-95	2	14	16	1	2	2	!		0	1	12	13	- 1		1	!		0]	0	!		0
30-05-95	26	11	37	1	1	2	15		15	7	10	17	3		3	İ		0	İ	0	i		0
29-06-95	54	18	72	ļ	1	1	2		2	51	15	66	- 1	2	3	!		0	1	0	!		0
26-07-95	21	32	53	į .		0	l		0	21	32	53	ł		0	ŀ		0	l	0	1		0
28-08-95	8	21	29	ļ		0	l		0	8	21	29	1		0	1		0	1	0	1		0
27-09-95	11	51	62	İ		0	i		0	11	51	62	i		0	l		0	•	0	i		0

TABELA 1.4 - Matriz referente ao cálculo das biomassas médias e das produções de cada coorte de *Cyathura carinata*, na zona mais eutrofizada do braço Sul do estuário do Mondego, no período compreendido entre 25 de Fevereiro de 1993 e 27 de Setembro de 1995. A simbologia utilizada é baseada em Marques (1989):

N - densidade da coorte (ind.m⁻²)

B - biomassa da coorte (g.m⁻²)

 \overline{W} - biomassa média individual (g) [B/N]

 $d\overline{W}$ - crescimento do peso médio dos indivíduos da coorte entre dois instantes de amostragem $(\overline{W}_{t+1} - \overline{W}_t)$ para $(\overline{W}_{t+1} > \overline{W}_t)$

 \overline{N} dt - densidade média da coorte entre dois instantes de amostragem $[(N_t + N_{t+1})/2]$

dN - variação da densidade da coorte entre dois instantes de amostragem $(N_t - N_{t+1})$ para $(N_t > N_{t+1})$

 \overline{W} dt - biomassa média individual no período entre dois instantes de amostragem [$(\overline{W}_t + \overline{W}_{t+1})/2$]

 $\overline{N} dt * d\overline{W}$ - produção somática (**P**)

 $dN*\overline{W}dt$ - produção de eliminação (E)

 \overline{B} – biomassa média da coorte de ordem n

t – período de duração da coorte de ordem n

T – período de tempo ao longo do qual a população foi estudada

										P	E	$\overline{\mathbf{B}}$
Data	Dias	Coorte	N	В	\mathbf{w}	dW	Ndt	dN	Wdt	Ndt*dW	dN*Wdt	$(1/T)^*(B_{nt})$
			(ind.m ⁻²)	(g.m ⁻²)	(g.ind ⁻¹)					(g)	(g)	(g)
25-Fev-93	0	1	187	1,7108	0,0091							
11-Mar-93	14	1	450	7,2959	0,0162	0,0071	318,6204		0,0127	2,2541	0,0000	0,0665
24-Mar-93	27	1	280	4,9534	0,0177	0,0015	364,8711	170,2994	0,0170	0,5458	2,8884	0,0840
07-Abr-93	41	1	290	6,5280	0,0225	0,0048	285,0577		0,0201	1,3601	0,0000	0,0848
23-Abr-93	57	1	318	7,1302	0,0224		304,0719		0,0225	0,0000	0,0000	0,1153
06-Mai-93	70	1	223	5,0585	0,0227	0,0003	270,3291	94,8414	0,0226	0,0686	2,1402	0,0836
24-Mai-93	88	1	50	1,2699	0,0252	0,0025	136,6750	172,4669	0,0239	0,3392	4,1278	0,0601
07-Jun-93	102	1	50	3,1204	0,0628	0,0376	50,0559	0,7713	0,0440	1,8845	0,0339	0,0324
22-Jun-93	117	1	156	2,7786	0,0178		102,8298		0,0403	0,0000	0,0000	0,0467
									total	6,4523	9,1904	0,5464

TABELA 1.4 (continuação) - Matriz referente ao cálculo das biomassas médias e das produções de cada coorte de *Cyathura carinata*, na zona mais eutrofizada do braço Sul do estuário do Mondego, no período compreendido entre 25 de Fevereiro de 1993 e 27 de Setembro de 1995. A simbologia utilizada é baseada em Marques (1989):

Data	Dias	Coorte	N	В	w	dW	Ndt	dN	Wdt	P Ndt*dW	E dN*Wdt	$\overline{\mathbf{B}}$ $(1/T)^*(\mathbf{B}_{nt})$
			(ind.m ⁻²)	(g.m ⁻²)	(g.ind ⁻¹)					(g)	(g)	(g)
25 E 02	0	2	2017	5.5655	0.0017							
25-Fev-93	0	2	3217	5,5657	0,0017	0.0015	2071 2706	200 0000	0.0025	4.4567	0.71.41	0.1000
11-Mar-93	14	2	2926	9,3083	0,0032	0,0015	3071,3796	290,8008	0,0025	4,4567	0,7141	0,1098
24-Mar-93	27	2	2202	10,8759	0,0049	0,0018	2564,1289	723,7006	0,0041	4,5058	2,9381	0,1384
07-Abr-93	41	2	2050	12,1050	0,0059	0,0010	2125,9423	152,6726	0,0054	2,0569	0,8278	0,1697
23-Abr-93	57	2	2115	13,6372	0,0064	0,0005	2082,4281	caa 1 50 c	0,0062	1,1267	0,0000	0,2172
06-Mai-93	70	2	1493	10,5700	0,0071	0,0006	1804,1709	622,1586	0,0068	1,1405	4,2078	0,1660
24-Mai-93	88	2	1227	8,8609	0,0072	0,0001	1359,8251	266,5331	0,0072	0,1971	1,9062	0,1845
07-Jun-93	102	2	950	7,0319	0,0074	0,0002	1088,4371	276,2429	0,0073	0,1908	2,0199	0,1174
22-Jun-93	117	2	619	4,3916	0,0071		784,8493	330,9326	0,0072	0,0000	2,3976	0,0904
06-Jul-93	132	2	206	1,2857	0,0063		412,5340	413,6979	0,0067	0,0000	2,7596	0,0449
22-Jul-93	148	2	140	0,9509	0,0068	0,0005	172,8717	65,6268	0,0065	0,0932	0,4279	0,0189
05-Ago-93	162	2	411	2,0161	0,0049		275,4346		0,0058	0,0000	0,0000	0,0219
20-Ago-93	177	2	216	1,0128	0,0047		313,2103	195,2012	0,0048	0,0000	0,9375	0,0240
03-Set-93	194	2	229	1,1138	0,0049	0,0002	222,4091		0,0048	0,0360	0,0000	0,0191
20-Set-93	211	2	164	0,9976	0,0061	0,0012	196,7712	64,8744	0,0055	0,2383	0,3545	0,0189
01-Out-93	222	2	133	0,7990	0,0060		148,8008	31,0664	0,0060	0,0000	0,1874	0,0104
18-Out-93	239	2	253	1,5039	0,0059		193,3121		0,0060	0,0000	0,0000	0,0206
02-Nov-93	254	2	205	1,5198	0,0074	0,0015	229,1781	48,3570	0,0067	0,3387	0,3228	0,0239
17-Nov-93	269	2	214	1,7748	0,0083	0,0009	209,3648		0,0079	0,1864	0,0000	0,0261
03-Dez-93	285	2	240	1,9703	0,0082		226,8706		0,0083	0,0000	0,0000	0,0316
17-Dez-93	299	2	215	1,8453	0,0086	0,0004	227,7464	24,5295	0,0084	0,0807	0,2057	0,0282
30-Dez-93	312	2	124	0,9603	0,0078	-,	169,6070	91,7492	0,0082	0,0000	0,7489	0,0192
13-Jan-94	326	2	185	1,6080	0,0087	0.0009	154,2935		0,0082	0.1447	0.0000	0,0190
27-Jan-94	340	2	135	1,1750	0,0087	0,0000	159,7956	50,1180	0,0087	0,0035	0,4365	0,0205
10-Fev-94	354	2	102	0,8292	0,0081	-,	118,2702	32,9329	0,0084	0,0000	0,2777	0,0148
24-Fev-94	368	2	120	0,9374	0.0078		110,6555	32,7327	0,0080	0,0000	0,0000	0,0130
10-Mar-94	382	2	265	3,8760	0,0146	0,0068	192,3648		0,0112	1,3025	0,0000	0,0355
23-Mar-94	395	2	147	3,1540	0,0214	0,0068	206,2687	117,9074	0,0112	1,4017	2,1237	0,0482
05-Abr-94	408	2	100	2,6122	0,0214	0,0046	123,8825	46,8650	0,0237	0,5692	1,1110	0,0395
20-Abr-94	423	2	60	1,1491	0,0192	0,0040	80,0750	40,7500	0,0237	0,0000	0,9220	0,0393
03-Mai-94	436	2	72	1,4548	0,0202	0,0009	65,8692	-10,7500	0,0220	0,0624	0,0000	0,0238
03-Wai-94	430	4	14	1,4340	0,0202	0,0009	03,0092		0,0197	0,0024	0,0000	0,0179
									total	18,1319	25,8268	1,7342

TABELA 1.4 (continuação) - Matriz referente ao cálculo das biomassas médias e das produções de cada coorte de *Cyathura carinata*, na zona mais eutrofizada do braço Sul do estuário do Mondego, no período compreendido entre 25 de Fevereiro de 1993 e 27 de Setembro de 1995. A simbologia utilizada é baseada em Marques (1989):

										P	E	B
Data	Dias	Coorte	N	В	w	dW	Ndt	dN	Wdt	Ndt*dW	dN*Wdt	$(1/T)*(B_{nt})$
			(ind.m ⁻²)	(g.m ⁻²)	(g.ind ⁻¹)					(g)	(g)	(g)
07-Jun-93	102	3	28	0,0053	0,0002							
22-Jun-93	117	3	140	0,0459	0,0003	0,0001	83,9521		0,0003	0,0119	0,0000	0,0004
06-Jul-93	132	3	199	0,0601	0,0003		169,0457		0,0003	0,0000	0,0000	0,0008
22-Jul-93	148	3	151	0,0722	0,0005	0,0002	174,7705	47,5994	0,0004	0,0307	0,0186	0,0011
05-Ago-93	162	3	866	0,4375	0,0005	0,0000	508,5800		0,0005	0,0136	0,0000	0,0038
20-Ago-93	177	3	1167	0,6050	0,0005	0,0000	1016,7897		0,0005	0,0134	0,0000	0,0082
03-Set-93	194	3	2005	1,4626	0,0007	0,0002	1586,0910		0,0006	0,3352	0,0000	0,0185
20-Set-93	211	3	1666	1,4732	0,0009	0,0002	1835,2288	339,1256	0,0008	0,2843	0,2737	0,0263
01-Out-93	222	3	711	0,6674	0,0009	0,0001	1188,1992	954,9336	0,0009	0,0649	0,8707	0,0124
18-Out-93	239	3	3506	4,4386	0,0013	0,0003	2108,1879		0,0011	0,6896	0,0000	0,0458
02-Nov-93	254	3	2887	3,7586	0,0013	0,0000	3196,3219	618,6430	0,0013	0,1143	0,7944	0,0649
17-Nov-93	269	3	1729	2,2744	0,0013	0,000	2308,1352	1157,7304	0,0013	0,0308	1,5150	0,0477
03-Dez-93	285	3	2001	3,1851	0,0016	0,0003	1865,1295		0,0015	0,5158	0,0000	0,0461
17-Dez-93	299	3	2537	4,1646	0,0016	0,0001	2268,7537		0,0016	0,1137	0,0000	0,0543
30-Dez-93	312	3	1720	2,6629	0,0015		2128,3930	816,2508	0,0016	0,0000	1,3018	0,0468
13-Jan-94	326	3	1541	2,1947	0,0014		1630,7065	179,1222	0,0015	0,0000	0,2662	0,0359
27-Jan-94	340	3	1879	2,9550	0,0016	0,0001	1710,2044		0,0015	0,2537	0,0000	0,0380
10-Fev-94	354	3	725	1,1497	0,0016	0,0000	1302,2299	1154,0671	0,0016	0,0168	1,8221	0,0303
24-Fev-94	368	3	1984	3,3574	0,0017	0,0001	1354,8446		0,0016	0,1443	0,0000	0,0333
10-Mar-94	382	3	1591	5,6441	0,0035	0,0019	1787,6352	393,7152	0,0026	3,3182	1,0315	0,0665
23-Mar-94	395	3	1378	5,3971	0,0039	0,0004	1484,2313	213,0926	0,0037	0,5484	0,7954	0,0757
05-Abr-94	408	3	1909	7,9742	0,0042	0,0003	1643,1175		0,0040	0,4283	0,0000	0,0917
20-Abr-94	423	3	1134	5,1865	0,0046	0,0004	1521,4250	774,2500	0,0044	0,5998	3,3876	0,1041
03-Mai-94	436	3	696	3,5209	0,0051	0,0005	915,1692	438,2616	0,0048	0,4449	2,1104	0,0597
17-Mai-94	450	3	686	3,3742	0,0049		691,0192	10,0384	0,0050	0,0000	0,0501	0,0509
01-Jun-94	465	3	567	3,4348	0,0061	0,0011	626,5000	119,0000	0,0055	0,7137	0,6531	0,0539
15-Jun-94	479	3	431	2,5399	0,0059	.,	498,9786	136,0428	0,0060	0,0000	0,8130	0,0441
29-Jun-94	493	3	411	2,7132	0,0066	0,0007	420,8730	20,1684	0,0062	0,2994	0,1260	0,0388
28-Set-94	584	3	451	5,2205	0,0116	0,0050	431,0806	.,	0,0091	2,1385	0,0000	0,3808
13-Out-94	599	3	463	5,8404	0,0126	0,0011	457,0381		0,0121	0,4829	0,0000	0,0875
09-Nov-94	626	3	595	9,1546	0,0154	0,0028	528,9674		0,0140	1,4587	0,0000	0,2135
07-Dez-94	654	3	390	6,4339	0,0165	0,0011	492,5892	205,2834	0,0159	0,5514	3,2721	0,2302
22-Fev-95	731	3	155	3,0311	0,0196	0,0031	272,4909	234,9132	0,0180	0,8315	4,2343	0,3844
29-Mar-95	766	3	112	2,9218	0,0260	0,0065	133,6945	42,6796	0,0228	0,8628	0,9722	0,1099
28-Abr-95	796	3	71	2,0954	0,0295	0,0035	91,6383	41,4327	0,0278	0,3244	1,1508	0,0794
	,,,	2		2,075.	0,0275	0,0055	,1,0505	,.527	0,0270	0,52	1,1200	0,07,74
									total	15,6357	25,4590	2,2893

TABELA 1.4 (continuação) - Matriz referente ao cálculo das biomassas médias e das produções de cada coorte de *Cyathura carinata*, na zona mais eutrofizada do braço Sul do estuário do Mondego, no período compreendido entre 25 de Fevereiro de 1993 e 27 de Setembro de 1995. A simbologia utilizada é baseada em Marques (1989):

										P	E	$\overline{\mathbf{B}}$
Data	Dias	Coorte	N	В	w	dW	Ndt	dN	Wdt	Ndt*dW	dN*Wdt	$(1/T)*(B_{nt})$
			(ind.m ⁻²)	(g.m ⁻²)	(g.ind ⁻¹)					(g)	(g)	(g)
15-Jun-94	479	4	160	0,0516	0,0003							
29-Jun-94	493	4	1587	0,5701	0,0004	0,0000	873,6270		0,0003	0,0323	0,0000	0,0046
28-Set-94	584	4	5067	10,9981	0,0022	0,0018	3326,9194		0,0013	6,0268	0,0000	0,5552
13-Out-94	599	4	4880	13,2439	0,0027	0,0005	4973,4619	186,3314	0,0024	2,7008	0,4551	0,1918
09-Nov-94	626	4	2892	11,9450	0,0041	0,0014	3886,0327	1988,5271	0,0034	5,5063	6,8052	0,3587
07-Dez-94	654	4	2553	11,3809	0,0045	0,0003	2722,4108	338,7166	0,0043	0,8904	1,4545	0,3445
22-Fev-95	731	4	1228	6,4821	0,0053	0,0008	1890,5091	1325,0868	0,0049	1,5521	6,4509	0,7255
29-Mar-95	766	4	1425	8,2184	0,0058	0,0005	1326,3055		0,0055	0,6499	0,0000	0,2714
28-Abr-95	796	4	496	4,5738	0,0092	0,0034	960,5496	928,1914	0,0075	3,3083	6,9529	0,2024
30-Mai-95	828	4	596	5,7458	0,0096	0,0004	546,0032		0,0094	0,2375	0,0000	0,1742
29-Jun-95	858	4	135	1,4911	0,0110	0,0014	365,5049	460,0953	0,0103	0,4971	4,7518	0,1145
28-Ago-95	918	4	74	0,9118	0,0124	0,0014	104,5304	61,8536	0,0117	0,1443	0,7236	0,0760
27-Set-95	948	4	111	3,4388	0,0128	0,0004	171,5256		0,0126	0,0642	0,0000	0,0688
									total	21,6100	27,5939	3,0084
30-Mai-95	828	5	269	0,0918	0,0003							
29-Jun-95	858	5	1047	1,1132	0,0011	0,0007	657,9952		0,0007	0,4758	0,0000	0,0191
28-Ago-95	918	5	1823	3,1383	0,0017	0,0007	1434,9696		0,0014	0,9435	0,0000	0,1345
27-Set-95	948	5	3388	6,9434	0,0020	0,0003	2605,5641		0,0019	0,8557	0,0000	0,1595
									total	2,2750	0,0000	0,3572

Impacto da eutrofização em *Cyathura carinata* (Isopoda), no estuário do Mondego.

ERRATA

Página:	Linha:	Onde se lê:	Deve ler-se:
17	18	a Cyathura carinata	Cyathura carinata
28	8	0,06 mm	aproximadamente 0,06 mm
32	17	para $W_{t+1} > W_t$	$\text{para } \overline{W}_{t+1} > \overline{W}_t$
78	9	as Cyathura	Cyathura

Página:	Linha:	Onde se lê:	Deve ler-se:	
110	1	Marques, J. C. & L. Guilhermino (1988 a)	Marques, J. C. & L. Guilhermino (1988)	
110	6	Marques, J. C. & L. Guilhermino (1988 b)	Marques, J. C.; A. Nogueira & L. S. B.	
			Rodrigues (1988)	
Referência	as relacion	adas:		
	15 a 16	(Marques, 1989; Marques et al., 1984, 1993	(Marques, 1989; Marques et al., 1984, 1988	
4		a, b, 1994, 1997, 1999; Marques &	1993 a, b, 1994, 1997, 1999; Marques &	
		Guilhermino, 1988 a, b; Marques & Nogueira,	Guilhermino, 1988; Marques & Nogueira,	
		1991; Pardal, 1995, 1998;	1991; Pardal, 1995, 1998;	
6	19 a 21	Marques & Guilhermino, 1988 a, b; Marques et	Marques & Guilhermino, 1988; Marques et	
		al., 1993 a, 1997; Pardal, 1995, 1998; Pardal	al., 1988, 1993 a, 1997; Pardal, 1995, 1998;	
		et al., 2001; Lillebø et al., 1999	Pardal <i>et al.</i> , 2001; Lillebø <i>et al.</i> , 1999	

	Página:	Linha:	Coluna:	Onde se lê:	Deve ler-se:
•	90 e 91	12	1	Pardal, 1928	Pardal, 1998
	91	10	4	8 mm	8
	91	12 e 13	4	$0,4878 \pm 0,0771$	$5,1403 \pm 1,4398$
	91	12 e 13	6	1,71 a 14,26	2,29 a 14,26

