

Pedro Miguel Alfaia Barcia Ré

Professor Associado com Agregação
Departamento de Zoologia e Antropologia
Faculdade de Ciências da Universidade de Lisboa

BIOLOGIA MARINHA

Faculdade de Ciências da Universidade de Lisboa
2000

ÍNDICE

I- Algumas Características do Ambiente Marinho e Estuarino

- 1.1- Generalidades sobre o meio marinho
 - Alguns aspectos da história da oceanografia
 - Primeiras explorações oceânicas
 - A expedição do *Challenger*
 - Trabalhos pioneiros de Carlos I e Príncipe Alberto de Mônaco
 - Oceanografia moderna (o presente e o futuro)

- 1.2- Propriedades físicas e químicas da água
 - Salinidade
 - Nutrientes
 - Oxigénio dissolvido
 - Concentração hidrogeniónica
 - Temperatura (zonas biogeográficas)
 - Noções de termoclina e picnoclina

- 1.3- Movimentos das massas de água
 - Movimentos periódicos e aperiódicos
 - Marés
 - Ondas e vagas
 - Principais correntes marinhas
 - Afloramento costeiro ou "upwelling" e suas consequências biológicas

- 1.4- Geografia e geomorfologia dos oceanos
 - Oceanos e mares (definição e classificação)
 - Mares limítrofes, mediterrâneos, interiores e fechados
 - Principais acidentes topográficos do fundo dos oceanos (curva hipsográfica ou hipsobatimétrica)

- 1.5- Subdivisões do meio marinho
 - Província nerítica e província oceânica
 - Organismos pelágicos e bentónicos
 - Domínios pelágico e bentónico
 - Zonação vertical do domínio pelágico relativamente à penetração das radiações luminosas (zona eufótica, oligofótica e afótica)
 - Zonação do domínio pelágico (comunidades pelágicas planctónicas e nectónicas)
 - zona epipelágica, mesopelágica, batipelágica, abissopelágica e hadopelágica
 - Zonação do domínio bentónico (sistema litoral e sistema profundo)
 - Andares supralitoral, médiolitoral, infralitoral, circalitoral, batial, abissal e hadal

- 1.6- O meio estuarino
 - Definição de estuário
 - Classificação dos estuários
 - Estuários típicos ou normais (em cunha salina, altamente estratificados, parcialmente estratificados e verticalmente homogéneos)
 - Estuários hipersalinos
 - Estuários fechados
 - Divisão dos estuários em função da salinidade das águas

Classificação das águas salobras
Organismos oligohalinos, verdadeiramente estuarinos, marinhos eurihalinos,
marinhos estenohalinos e migradores
Temperatura, marés e circulação das massas de água

1.7- Bibliografia

II- Ecologia do Plâncton

2.1- Definição e divisões do plâncton

Definição (plâncton, necton e micronecton)
Organismos pelágicos e organismos bentónicos

2.2- Divisões do plâncton

Divisão do plâncton em função das suas dimensões
Divisão do plâncton em função do biótopo (Haliplâncton e Limnoplâncton)
Divisão do plâncton em função da distribuição vertical
pleuston, neuston, plâncton eplipelágico, mesopelágico, batipelágico, abissopelágico,
hadopelágico e epibentónico
Divisão do plâncton em função da duração da vida planctónica
(holoplâncton e meroplâncton)
Divisão do plâncton em função da nutrição (fitoplâncton e zooplâncton)

2.3- Principais tipos de planctontes

Virioplâncton, bacterioplâncton, micoplâncton, fitoplâncton, protozooplâncton e
metazooplâncton
Constituição do bacterioplâncton (planctobactérias e epibactérias)
Constituição do fitoplâncton
Constituição do zooplâncton (formas holo- e meroplanctónicas)

2.4- Adaptações à vida no domínio pelágico

2.5- Métodos de amostragem e de estudo do plâncton

Estratégias de amostragem (colheitas qualitativas e quantitativas)
Bacterioplâncton (garrafas de colheita de água)
Fitoplâncton e microzooplâncton (Redes de plâncton e garrafas de colheita de água,
bombas de filtração)
Zooplâncton (Redes de plâncton)
Tipos de redes de plâncton
Amostragem quantitativa (evitamento, extrusão e colmatagem)
Tipos de arrastos (trajectos verticais, horizontal e oblíquo)
Fixação e conservação dos planctontes
Tipos de fixadores e conservantes e anestésiantes
Armazenagem
Tratamento laboratorial
Fraccionamento das amostras
Tipos de fraccionadores (Folsom, Motoda, pipeta de Stempel)
Triagem e enumeração dos planctontes
Métodos utilizados no estudo quantitativo de amostras de fito- e zooplâncton
Biomassa fitoplanctónica e zooplanctónica
Identificação dos planctontes

2.6- Ecologia do fitoplâncton

Constituição

Estudos quantitativos

Biomassa

Distribuição vertical

Variações temporais (principais tipos de variações temporais de larga escala das populações fitoplanctónicas)

Factores que regulam a biomassa fitoplanctónica

Sucessão das populações fitoplanctónicas

Variações espaciais

Marés vermelhas

Produção primária (métodos de estudo)

2.7- Ecologia do zooplâncton

Constituição

Ecossistema neustónico (euneuston, neuston facultativo e pseudoneuston)

Estudos quantitativos

Biomassa (métodos de estudo)

Variações temporais

Variações espaciais

Migrações verticais nictemerais (principais modalidades)

Nutrição e metabolismo

Produção secundária

2.8- Ecologia do ictioplâncton

Constituição e um pouco de história

Interesse do estudo do ictioplâncton

Estudos quantitativos

Variações espacio-temporais

Migrações verticais nictemerais

Ecologia alimentar

Crescimento

Mortalidade

Ecologia do ictioplâncton estuarino

2.9- Bibliografia

III- Ecologia do Bentos

3.1- Definição e divisões do bentos

Zonação dos povoamentos bentónicos

(sistemas de zonação propostos e critérios utilizados)

3.2- Algumas noções de ecologia marinha bentónica

Noção de biocenose/comunidade bentónica

Comunidades/biótopo

Noções de enclave, fácies, cintura, variações estacionais, estrato, modo, substrato

Epibioses (epifauna e epiflora)

Endobioses (endofauna e endoflora)

Espécies características, acompanhantes e acidentais de uma comunidade

Factores ecológicos (bióticos e abióticos) que condicionam a distribuição dos organismos bentónicos

Factores abióticos (climáticos e edáficos)
Factores bióticos

3.3- Organismos bentónicos

Generalidades

Vegetais bentónicos

Categorias taxonómicas (Algas, líquenes e angiospérmicas), ciclos biológicos, Dependência da luz (distribuição batimétrica), influência de alguns factores abióticos (temperatura, hidrodinamismo), exemplos

Animais bentónicos

Relação com o substrato (espécies sésseis, sedentárias, enraizadas, vágeis, escavadoras, perfuradoras, exemplos)

Adaptações à vida bentónica (forma e dimensões, relação entre a superfície de fixação e a superfície total, consistência, formas enraizadas, mecanismos de escavação e de perfuração, mobilidade, exemplos)

Alimentação (micrófagos, suspensívoros, detritívoros, limnívoros, macrófagos, exemplos)

Reprodução (desenvolvimento directo e indirecto, vida planctónica, fixação e distribuição, influência dos factores ambientais, exemplos)

3.4- Métodos de amostragem e de estudo do bentos

Estratégias de amostragem e engenhos utilizados

3.5- Comunidades litorais

Povoamentos litorais de substratos rochosos (zonação, sistemas e critérios)

Andares supra-, médio-, infra- e circalitoral (características, biocenoses, fácies, variações sazonais)

Povoamentos litorais de substratos móveis (zonação)

Andares supra-, médio-, infra- e circalitoral (características, biocenoses, fácies, variações sazonais)

3.6- Comunidades estuarinas e lagunares costeiras

Organismos estuarinos (composição florística e faunística)

Adaptações dos organismos estuarinos (morfológicas, fisiológicas, comportamentais)

Productividade, matéria orgânica e teias tróficas

Principais comunidades

3.7- Comunidades tropicais

Recifes de coral (distribuição, estrutura, tipos e origem)

Recifes em franja, em barreira e atóis

Composição faunística e florística (zonação)

Recifes atlânticos e indo-pacíficos. Principais comunidades

Productividade

Alguns aspectos da biologia dos corais (nutrição, crescimento e calcificação, reprodução e recrutamento)

Mangais (estrutura e adaptações, distribuição, organismos associados, sucessão e mortalidade)

3.8- Comunidades das grandes profundidades marinhas

Zonação (andares batial, abissal e hadal)

Factores físicos prevaletentes (topografia e sedimentos, pressão, temperatura e salinidade, oxigénio, nutrientes)

Algumas particularidades da fauna das grandes profundidades marinhas
(distribuição, biomassa, nutrição, adaptações, dimensões, órgãos dos sentidos,
formações esqueléticas, reprodução e desenvolvimento)
Composição dos povoamentos (andares batial, abissal e hadal) exemplos
Comunidades associadas às fontes hidrotermais

3.9- Bibliografia

IV- Ecologia do Necton

4.1- Definição e divisões do necton

Necton oceânico e necton costeiro

4.2- Composição do necton oceânico

Necton holoeipelágico e necton meroepipelágico

4.3- Adaptações do necton oceânico

Flutuabilidade

Locomoção

Forma geral e resistência do corpo

Defesa e camuflagem

Órgãos dos sentidos e ecolocalização

Reprodução e ciclos de vida

Migrações

Adaptações especiais exibidas pelas aves e mamíferos marinhos

4.4- Métodos de amostragem e de estudo do necton

4.5- Ecologia do necton

Ecologia alimentar e teias tróficas

4.6- Bibliografia

V- Interações Simbióticas

5.1- Definições e divisões

Comensalismo

Mutualismo

Parasitismo

5.2- Interações simbióticas no meio marinho

Tipos e composição das associações (vegetal-animal e entre animais)

Origem e distribuição das associações

Modificações resultantes das associações

Valor intrínseco da associação

5.3- Bibliografia

I- ALGUMAS CARACTERÍSTICAS DO AMBIENTE MARINHO E ESTUARINO

1.1- Generalidades sobre o meio marinho

Cerca de 71% da superfície do planeta é ocupada pelos oceanos ou seja aproximadamente $361 \times 10^6 \text{ km}^2$. A profundidade média dos oceanos é de cerca de 3.6 km e o seu volume médio é de aproximadamente $1370 \times 10^6 \text{ km}^3$. Os oceanos constituem o maior repositório de organismos do planeta uma vez que existe vida em maior ou menor abundância em todos os domínios do meio marinho. Altitude média das terras emersas 840m. Profundidade média dos oceanos 3795m. Maior profundidade oceânica 11500m (fossa de Mariana, oceano Pacífico). Principais características dos oceanos.

Alguns aspectos da história da Oceanografia

Primeiras explorações oceânicas

Oceanografia física, oceanografia química, oceanografia geológica e oceanografia biológica. Primeiros estudos efectuados. As viagens das descobertas. A teoria de Forbes (1815/1854)- a zona azoica (não existência de vida em profundidades superiores a 550m). A colheita de *Hyalonema lusitanica* por Bocage em 1864.

A expedição do Challenger

Os trabalhos de Wyville Thomson (1830/1882). A realização de numerosas explorações das grandes profundidades abissais por W. Thomson (1868/1870). O início do estudo científico dos oceanos é marcado pela expedição do *HMS Challenger* (1872/1876). Principais resultados da expedição. John Murray (1841/1914) assistente de W. Thomson encarrega-se da edição dos *Challenger Reports* (50 volumes com os resultados científicos da expedição).

Trabalhos pioneiros de Carlos I e Príncipe Alberto de Mónaco

As campanhas oceanográficas levadas a cabo pelo Príncipe Alberto do Mónaco. Principais resultados. Fundação do Museu oceanográfico de Mónaco. As campanhas realizadas em Portugal sob o impulso do rei D. Carlos de Bragança (1889/1908). Primeira campanha oceanográfica (1896). Resultados publicados em 1897. Os navios oceanográficos e os conhecimentos adquiridos. Os equipamentos oceanográficos e os trabalhos realizados. O primeiro laboratório de Biologia Marinha em Portugal. Centenário da Oceanografia Portuguesa.

Oceanografia moderna (o presente e o futuro)

Incremento e importância actual das Ciências do Mar. Resolução de problemas práticos (biologia das pescas e regulação dos *stocks* pesqueiros, exploração de jazidas *offshore* de petróleo, de metais, etc.). Equipamentos oceanográficos actuais (navios, engenhos, Projectos de investigação internacionais). Panorama e perspectivas da investigação oceanográfica em Portugal.

1.2- Propriedades físicas e químicas da água

Salinidade

A água dos oceanos contém em solução uma quantidade variável de sólidos e de gases. Em 1000g de água salgada podemos encontrar cerca de 35g de substâncias dissolvidas que se englobam na designação geral de sais. Por outras palavras 96,5% da água salgada é constituída por água e 3,5% por substâncias dissolvidas. A quantidade total destas substâncias dissolvidas é designada salinidade. A salinidade é habitualmente definida em partes por mil (‰). As substâncias dissolvidas incluem sais inorgânicos, compostos orgânicos provenientes dos organismos marinhos e gases dissolvidos. A maior parte do material dissolvido é composto por sais inorgânicos presente sob a forma iónica. Seis iões inorgânicos totalizam 99,28% em peso da matéria sólida. Quatro iões adicionais representam 0,71% em peso de tal modo que estes dez iões totalizam 99,99% em peso das substâncias dissolvidas. A salinidade nos oceanos pode variar entre 34 e 37‰, e a sua média é de aproximadamente 35‰. Apesar desta variação a proporção relativa dos diversos sais mantêm-se sensivelmente constante. As diferenças de salinidade são sobretudo devidas à dinâmica entre a evaporação e a precipitação. Os valores mais elevados são registados nas regiões tropicais onde a evaporação registada é elevada, e os valores mais baixos podem ser observados nas zonas temperadas. A salinidade nas regiões costeiras é mais variável e pode oscilar entre valores próximos de 0‰ nas regiões adjacentes a estuários e valores por vezes superiores a 40‰ no Mar vermelho e no Golfo Pérsico.

Nutrientes

De entre as restantes 0.01% de substâncias dissolvidas na água do mar podem encontrar-se diversos sais inorgânicos que desempenham um papel crucial no ciclo vital dos organismos marinhos. Os Nutrientes (fosfatos e nitratos entre outros) são utilizados pelos vegetais fotoautotróficos na síntese de matéria orgânica através do processo fotossintético. O dióxido de silício é incorporado nas carapaças das Diatomáceas e Radiolários. Ao contrário do que acontece com os principais iões que se encontram dissolvidos na água dos oceanos numa concentração aproximadamente constante, os nutrientes podem apresentar concentrações muito variáveis como resultado da produção biológica, rareando próximo da superfície das águas e sendo mais abundantes em águas mais profundas. A existência de sais dissolvidos na água do mar determina em grande parte a maioria das suas propriedades. A densidade aumenta até se atingir o ponto de congelação ao contrário do que acontece com a água pura em que a máxima densidade é atingida aos 4°C. Este é de -1,9°C quando a salinidade é de 35‰. A densidade da água salgada decresce consideravelmente após a congelação o que resulta na flutuabilidade dos gelos.

Oxigénio dissolvido

A solubilidade dos gases na água salgada é função da temperatura. Quanto mais baixa for a temperatura maior é solubilidade. A uma temperatura de 0°C um corpo de água com 35‰ de salinidade pode conter 8ml de O₂ por litro. A uma temperatura de 20°C a quantidade de oxigénio dissolvido é de cerca de 5,4ml/l. O oxigénio não se encontra naturalmente dissolvido de um modo uniforme no meio marinho. Habitualmente as maiores concentrações encontram-se nos primeiros 10 a

20m da coluna de água, onde a actividade fotossintética e difusão atmosférica conduzem à sobresaturação. O teor em oxigénio dissolvido diminui sensivelmente com a profundidade. Os valores mínimos são atingidos na província oceânica entre os 500 e os 1000m de profundidade. Abaixo desta zona o teor em oxigénio tende a aumentar quase nunca atingindo os valores das camadas superficiais. Os valores mínimos são usualmente devidos à actividade biológica enquanto que o seu aumento abaixo desta zona deve ser associado ao influxo das águas mais frias que geralmente são proveniente das regiões polares.

Concentração hidrogeniónica

A solubilidade do dióxido de carbono é distinta da do oxigénio, atingindo por vezes valores mais elevados no meio marinho relativamente ao ar atmosférico. O maior reservatório de CO₂ é o ião Bicarbonato. A concentração em dióxido de carbono é deste modo raras vezes um factor limitante. A concentração hidrogeniónica (pH) no meio marinho é usualmente alcalina, variando entre 7,5 e 8,4. O sistema dióxido de carbono-ácido carbónico-bicarbonato ($\text{HCO}_3^- \leftrightarrow \text{H}^+ + \text{CO}_3^{2-}$) tende a atingir um equilíbrio e actua como tampão mantendo o Ph entre os valores extremos acima mencionados.

Temperatura (zonas biogeográficas)

A temperatura pode ser definida como a medida da energia do movimento molecular. Varia horizontalmente nos oceanos em função da latitude e também verticalmente em função da profundidade. A temperatura tem um papel fundamental nos ciclos vitais e distribuição dos organismos marinhos. Os processos vitais (metabólicos) da grande maioria destes organismos têm lugar usualmente entre os 0 e os 40°C. Alguns organismos podem no entanto tolerar temperaturas superiores ou inferiores a estes limites. Entre os limites térmicos acima referidos o metabolismo é dependente da temperatura. Em geral, e se se considerarem os organismos poiquilotérmicos, os processos metabólicos podem ser aumentados num factor de 2 por cada aumento de 10°C. Tomando como base as temperaturas superficiais dos oceanos e a distribuição dos organismos marinhos, podem considerar-se quatro grandes zonas biogeográficas distintas: (i) Polar; (ii) Temperada fria; (iii) Temperada quente e (iv) Tropical. Existem naturalmente áreas de transição e os limites entre as zonas mencionadas podem variar numa base estacional.

Noções de termoclina e picnoclina

A temperatura nos oceanos varia acentuadamente em função da profundidade. As temperaturas superficiais nas regiões tropicais podem variar entre os 20 e os 30°C ao longo do ano. Nas regiões temperadas as temperaturas variam de um modo cíclico atingindo-se valores mais elevados nos períodos estivais. Abaixo da superfície das águas a temperatura tende a decrescer de um modo não uniforme. A zona em que a temperatura decresce mais rapidamente (50-300m) designa-se por termoclina. Abaixo da termoclina a temperatura continua a decrescer mas a um ritmo muito inferior, de tal modo que as águas profundas são quase isotérmicas. A termoclina é uma estrutura persistente nas regiões tropicais, e forma-se nas regiões temperadas nos períodos primaveril e estival. A termoclina está ausente nas regiões polares. Apresenta uma extensão vertical inferior nas águas costeiras relativamente às águas oceânicas. A temperatura tem um efeito marcada sobre uma outra propriedade da água, a densidade. Quanto maior for a temperatura menor é a densidade. A

densidade é também uma função da salinidade. Salinidades mais altas correspondem a densidades elevadas. No entanto como a salinidade é uma propriedade mais conservativa é sobretudo a temperatura que mais afecta a densidade no meio marinho. A rápida mudança de temperatura que produz a termoclina está igualmente na base da mudança brusca de densidade designada por pycnoclina.

1.3- Movimentos das massas de água

Como resultado das diferenças registadas na temperatura e na salinidade e no seu efeito na densidade da água, as águas dos oceanos podem ser separadas em distintas massas de água. As massas de água superficiais incluem as águas bem misturadas da superfície dos oceanos acima da termoclina. As massas de água mais profundas possuem características físicas e químicas próprias e podem ser encontradas abaixo da termoclina. As camadas superficiais das águas dos oceanos encontram-se em constante movimento. Este movimento é produzido essencialmente por acção dos ventos.

Movimentos periódicos e aperiódicos

Marés

Ondas e vagas

Podem distinguir-se por comodidade dois tipos principais de movimentos das massas de água: (i) periódicos e (ii) aperiódicos. Os movimentos periódicos os mais evidentes são as marés (oscilações verticais do nível das águas). A sua origem é astronómica. Resultam da atracção exercida sobre o conjunto dos oceanos pela Lua e pelo Sol. Esta acção pode provocar as chamadas ondas de maré e as correntes de maré. A Preia-mar e Baixa-mar de águas vivas e de águas mortas registam-se quando a Lua e Sol se encontram em conjuntura e em quadratura respectivamente. De entre os movimentos aperiódicos podem mencionar-se as ondas e as vagas que são causadas fundamentalmente pelos ventos. O seu carácter é periódico mas estas manifestam-se de um modo episódico, ou seja aperiodicamente.

Principais correntes marinhas

As correntes são movimentos aperiódicos das massas de água que têm por resultado o seu transporte horizontal. As principais correntes marinhas são determinadas por acção de cinturões de ventos de direcção persistente que se sucedem latitudinalmente. Estes ventos têm origem no aquecimento diferencial das massas de ar atmosférico e na força de Coriolis (resultante do movimento de rotação da Terra). As correntes prevalecentes nos oceanos não seguem no entanto a mesma direcção das cinturões de ventos. Estas são deflectidas em turbilhões, por acção da força de Coriolis, que se traduzem num desvio para a direita no Hemisfério Norte e num desvio para a esquerda no Hemisfério Sul. Os padrões de correntes circulares designados por turbilhões ou vórtices podem ser encontrados em todas as bacias oceânicas (principais correntes oceânicas: correntes do Golfo, do Atlântico Norte e Sul, do Labrador, das Canárias, do Brasil, de Benguela, Equatoriais etc.). A maioria das correntes age unicamente sobre as massas de água superficiais. A energia do vento é transmitida às massas de água actuando de modo diferencial ao longo da coluna de água. Com o aumento da profundidade a energia é gradualmente dissipada e o movimento transmitido decresce. Por acção da força de Coriolis, as sucessivas camadas de água são deflectidas relativamente às imediatamente anteriores. O resultado é a espiral de Ekman.

Afloramento costeiro ou "upwelling" e suas consequências biológicas

Em certas áreas e em condições favoráveis, os movimentos laterais das massas de água induzidos pelo vento, podem ser responsáveis pelo afloramento costeiro ou "upwelling". Ao longo das margens Este das bacias oceânicas, no Hemisfério Norte e no Hemisfério Sul, as correntes de superfície induzidas pelo vento que se desenvolvem paralelamente às massas continentais dirigem-se para o Equador. Por acção da força de Coriolis estas águas superficiais são deflectidas numa direcção perpendicular às margens. Estas são por sua vez substituídas por águas profundas que são transportadas em direcção à superfície. Estes fenómenos de afloramento costeiro ou "upwelling" (correntes ascendentes de águas frias e ricas em nutrientes) podem afectar sobremaneira a produção de uma área costeira sendo numerosas as consequências biológicas. Estima-se que cerca de 50% da produção piscícola mundial se efectua nestas zonas.

1.4- Geografia e geomorfologia dos oceanos

Oceanos e mares (definição e classificação)

Mares limítrofes, mediterrâneos, interiores e fechados

Apesar das principais bacias oceânicas se encontrarem em contacto, por uma questão de conveniência, dividiram-se os oceanos do globo em quatro áreas distintas: os oceanos Pacífico, Atlântico, Índico e Ártico (por ordem decrescente de dimensões). Consideram-se ainda os mares, que relativamente aos oceanos apresentam uma menor superfície, menor profundidade, maior proximidade dos continentes e comunicações entre si ou com os oceanos menos amplas e menos profundas. Os mares podem ser classificados em: (i) limítrofes (em geral mares epicontinentais, situados na margem dos continentes, na orla das grandes extensões oceânicas) - mar da Arábia, mar de Bengala, mar do Norte (...); (ii) mediterrâneos (situados no interior dos continentes efectuando-se a comunicação com os oceanos por estreitos de pequena profundidade) - mar Mediterrâneo, mar Vermelho, mar das Caraíbas (...); (iii) interiores (comunicam por um estreito apertado e pouco profundo com outro mar) - mar Báltico, mar Negro; (iv) fechados (não comunicam nem com outros mares nem com os oceanos, o seu estudo é do domínio da Limnologia) - mar Cáspio. Os oceanos Pacífico, Índico e Atlântico convergem na área do continente Antártico que é deste modo circundado por um corpo de água contíguo. Os oceanos não se encontram uniformemente distribuídos no globo. Cobrem cerca de 80% da área do Hemisfério Sul e somente 61% da área do Hemisfério Norte, onde se encontra a maior concentração de massas continentais.

Principais acidentes topográficos do fundo dos oceanos (curva hipsográfica ou hipsobatimétrica)

Nas margens das massas continentais os oceanos apresentam profundidades reduzidas. A plataforma continental (a extensão imersa dos continentes) ocupa 7 a 8% da área total dos oceanos. Esta apresenta uma extensão muito variável, desde cerca de 400km na costa do Canadá até alguns quilómetros na costa Oeste dos Estados Unidos da América. Esta plataforma estende-se desde a superfície das águas até uma profundidade média de cerca de 200m. No limite da plataforma continental existe um acidente abrupto dos fundos marinhos, a vertente ou talude continental que se estende até uma profundidade máxima de 2500 a 3000m. Em profundidades

superiores estende-se uma vasta área plana e coberta de sedimentos de origem variada, a planície abissal que representa cerca de 92% dos oceanos. A planície abissal pode ser recortada por diversas ravinas abissais (longas e estreitas depressões de paredes quase verticais) que se estendem desde o limite inferior da planície abissal (6000/6500m) até às maiores profundidades conhecidas (ca. 11000m). A planície abissal é recortada por cristas ou cordilheiras submarinas que foram detectadas em todos os oceanos. A crista médio-atlântica que bisecta o oceano Atlântico em duas bacias (Este e Oeste) estende-se ininterruptamente desde a Islândia até ao Atlântico Sul onde comunica com uma cordilheira idêntica do oceano Pacífico. Ocasionalmente estas cristas oceânicas afloram à superfície formando ilhas vulcânicas como é o caso do arquipélago dos Açores, Ascensão e Tristão da Cunha (...). Estas extensas cristas oceânicas marcam os limites das diversas placas tectónicas e são frequentemente locais de intensa actividade vulcânica.

1.5- Subdivisões do meio marinho

Província nerítica e província oceânica

Organismos pelágicos e bentónicos

Domínios pelágico e bentónico

O meio marinho constitui o maior meio aquático do planeta. Como tal torna-se necessário subdividi-lo em diversas zonas tanto no domínio pelágico como no domínio bentónico. A província nerítica é constituída pelas massas de água que ocorrem sobre os fundos da plataforma continental. A província oceânica inclui as restantes massas de água oceânicas. Os organismos pelágicos vivem no seio das massas de água sem dependerem do fundo para completar os seus ciclos vitais. O domínio pelágico é constituído pelas águas oceânicas longe das massas continentais. Os organismos bentónicos são aqueles cuja vida está directamente relacionada com o fundo, quer vivam fixos, quer sejam livres. O domínio bentónico é constituído pelas regiões adjacentes às comunidades bentónicas. Pode-se ainda considerar as províncias nerítica e oceânica.

Zonação vertical do domínio pelágico relativamente à penetração das radiações luminosas (zona eufótica, oligofótica e afótica)

Verticalmente o domínio pelágico pode ser subdividido em diversas zonas. Se se considerar a penetração das radiações luminosas distinguem-se a zona eufótica ou fótica, a zona oligofótica ou crepuscular e a zona afótica ou disfótica. A zona eufótica estende-se desde a superfície das águas até à profundidade de compensação (nível em que a produção de oxigénio através do processo fotossintético contrabalança exactamente o oxigénio absorvido pela respiração e outros processos metabólicos) dos vegetais fotoautotróficos. A profundidade de compensação é muito variável de região para região podendo atingir valores extremos próximos de 200m (profundidade média 50m). A zona oligofótica é limitada superiormente pela profundidade de compensação e inferiormente pela profundidade máxima à qual a visão humana tem percepção da luz quando o sol se encontra no ponto máximo da sua trajectória aparente (valor médio 500m, varia entre 300 e 600m). A zona afótica estende-se para baixo da zona oligofótica e corresponde à zona de obscuridade total.

Zonação do domínio pelágico (comunidades pelágicas planctónicas e nectónicas)- zona epipelágica, mesopelágica, batipelágica, abissopelágica e hadopelágica

O domínio pelágico pode ainda ser subdividido em diversas zonas se se considerar as comunidades pelágicas (planctónicas e nectónicas). A zona epipelágica corresponde à zona eufótica sendo limitada inferiormente pela profundidade de compensação. É a zona onde se encontram os vegetais fotoautotróficos (0-50m). A zona mesopelágica é limitada inferiormente pela isotérmica dos 10 °C (700/1000m). A zona batipelágica estende-se até à isotérmica dos 4 °C (2000/4000m). A zona abissopelágica corresponde às águas oceânicas que se estendem sobre os fundos da grande planície abissal (limite inferior 6000/6500m). Finalmente a zona hadopelágica ocorre sobre os fundos das ravinas hadais (entre os 6000 e os 11000m).

Zonação do domínio bentónico (sistema litoral e sistema profundo)

O domínio bentónico pode ser subdividido em diversas regiões ou andares (espaço vertical do domínio bentónico marinho, onde as condições ecológicas, função da situação relativamente ao nível médio das águas, são sensivelmente constantes ou variam regularmente entre dois níveis que marcam os seus limites). Vários são os sistemas de zonação propostos para o domínio bentónico. Todos eles baseiam-se na composição e modificação das comunidades bentónicas e nunca em factores físicos ou químicos. Pérès propôs em 1961 uma zonação do domínio bentónico que agrupa os diversos andares em dois sistemas distintos: (i) o sistema litoral ou fital e (ii) o sistema profundo ou afital. O sistema litoral ou fital engloba os andares em que ocorrem vegetais fotoautotróficos (andares supralitoral, médiolitoral, infralitoral e circalitoral) ao contrário do sistema profundo ou afital onde se incluem os restantes andares do domínio bentónico (andares batial, abissal e hadal). Outros sistemas de zonação. Exemplos.

Andares supralitoral, méolitoral, circalitoral, batial, abissal e hadal

O andar supralitoral é caracterizado pelas comunidades bentónicas que suportam ou exigem uma emersão contínua. Apenas excepcionalmente sofrem uma imersão. Estão sujeitas à acção da humectação. O andar médiolitoral é composto pelas comunidades que suportam ou exigem emersões e imersões periódicas. Constituem a maioria das comunidades intermareais. O andar infralitoral é composto por comunidades sempre imersas ou raramente emersas (nível superior). O seu limite inferior é conferido pela profundidade compatível com a vida das algas fotófilas ou zosteráceas (15/20m - latitudes elevadas, 30/40m Mediterrâneo, 24m costa de Portugal). O andar circalitoral estende-se desde o limite inferior do andar infralitoral até ao nível compatível com a presença de algas ciáfilas (algas que toleram luminosidades muito atenuadas). Estende-se por vezes até à extremidade da plataforma continental (150/200m). O andar batial engloba as comunidades da vertente ou talude continental (limite inferior 2500/3000m). O andar abissal é caracterizado pelas comunidades da planície abissal e por vezes pela parte inferior da vertente continental. (limite inferior 6000/6500m). O andar hadal engloba as comunidades das ravinas hadais, extendendo-se até uma profundidade máxima de cerca de 11000m.

1.6- O meio estuarino

Definição de estuário

A palavra estuário é originária do latim *aestuarium*. Muitas definições têm sido propostas para os estuários. Um estuário pode ser definido como "um corpo de água semi-fechado que possui uma conexão com o mar e em que a água salgada se dilui de um modo mensurável com a água doce proveniente da drenagem continental". Esta definição exclui diversos tipos de estuários, nomeadamente os que são temporariamente isolados do mar durante a estação seca e os estuários hipersalinos, entre outros. Mais recentemente Day em 1981 define um estuário como: "Um corpo de água que se encontra permanentemente ou periodicamente aberto ao mar e no seio do qual existe uma variação mensurável da salinidade devido à mistura de água salgada com água doce proveniente da drenagem terrestre". Em termos genéricos um estuário é portanto uma região de interface entre um rio e o oceano. Este conceito implica o estabelecimento e a realização de importantes e complexas interações entre os dois meios postos em contacto.

Classificação dos estuários

Existem numerosos tipos de estuários com características variadas. Os Físicos, Químicos, Geólogos e Biólogos classificaram os estuários de modo variado. Os estuários em três principais categorias: (i) estuários típicos ou normais; (ii) estuários hipersalinos e (iii) estuários fechados.

Estuários típicos ou normais (em cunha salina, altamente estratificados, parcialmente estratificados e verticalmente homogêneos)

A maioria dos estuários são do tipo normal ou *positivo*, isto é a salinidade aumenta de montante para jusante. Existe ainda uma nítida tendência para a circulação preponderante se realizar em direcção ao mar ao longo de um ciclo de maré completo. Os estuários típicos ou normais podem ser subdivididos em quatro categorias de acordo com o grau de estratificação salina das suas águas: (i) estuários em cunha salina- estuários típicos ou normais em que existe uma corrente de água salgada junto ao fundo e uma corrente de água doce à superfície, não havendo mistura entre as duas, estas condições são raramente satisfeitas, com a possível excepção de alguns fiordes; (ii) estuários altamente estratificados- estuários típicos ou normais em que existe uma corrente de água salgada junto ao fundo, uma corrente de água doce à superfície e entre estas uma camada de água com características intermédias separada por haloclinas marcadas, a maioria dos fiordes pertence a esta categoria; (iii) estuários parcialmente estratificados- estuários típicos ou normais em que o gradiente salino vertical apresenta graus variados de mistura ou estratificação entre as camadas de água superficial e de fundo que exibem sentidos opostos de direcção da corrente, a maioria dos estuários pertence a esta categoria (Exemplos: Estuários do Tamisa, Sena, Tejo, Hudson, Chesapeake); (iv) estuários verticalmente homogêneos- estuários típicos ou normais em que a salinidade decresce de jusante para montante sem existir um gradiente vertical de estratificação das águas, esta inexistência de um gradiente vertical salino é devida à mistura que ocorre nos estuários pouco profundos sob a influência de fortes correntes provocadas pela maré.

Estuários hipersalinos

Estuários que possuem um gradiente salino invertido ou *negativo*, isto é a salinidade aumenta de jusante para montante. Nas regiões interiores destes estuários o nível

médio das águas é menos elevado relativamente à água do mar e o fluxo das águas é predominantemente de jusante para montante ou seja no sentido da nascente.

Estuários fechados

Estuários temporariamente fechados por uma barra de areia que se deposita na sua embocadura. A amplitude de maré, durante este período é nula, e as correntes de maré inexistentes. A circulação é dependente da corrente água doce residual e da acção dos ventos sobre a superfície das águas. A salinidade pode variar e o estuário pode tornar-se hipersalino ou hiposalino. A variação da salinidade está sobretudo relacionada com a evaporação e a passagem por difusão através da barra de areia por um lado e com o caudal fluvial e precipitação por outro.

Divisão dos estuários em função da salinidade das águas

As definições de estuário mais aceites baseiam-se nos padrões de variação da salinidade. Um estuário pode ser considerado como uma região de mistura de massas de água de salinidade diferente. Os factores dominantes, no que diz respeito à distribuição de salinidades e padrões de circulação nos estuários são a geomorfologia, o fluxo de água doce e a amplitude das marés. O fenómeno de diluição de água marinha em água doce, aos quais correspondem gradientes de densidade, determina em grande medida os padrões de estratificação vertical e o sistemas de circulação estuarina. O balanço hidrológico, considerado em termos da importância relativa do caudal fluvial e do prisma de maré (definido como o volume de água movimentado entre a preia-mar e a baixa-mar) permite avaliar a importância da circulação estuarina. A salinidade tem uma importância preponderante na distribuição dos organismos (vegetais e animais) que se encontram nos estuários e que vivem na massa de água. É no entanto muito menos importante para os organismos que se encontram no interior dos sedimentos. A variação da salinidade intersticial (salinidade da água existente nos interstícios do sedimento) é consideravelmente mais reduzida relativamente aos limites de variação da salinidade nas massas de água.

Classificação das águas salobras

É possível dividir os estuários em diversas regiões (zonas) tendo em consideração a salinidade das águas: zona hipersalina ($>40\text{‰}$); zona euhalina ($40\text{-}30\text{‰}$); zona mixohalina ($40/30\text{-}0,5\text{‰}$); zona mixo-halina ($>30\text{‰}$); zona polihalina ($30\text{-}18\text{‰}$); zona mesohalina ($18\text{-}5\text{‰}$); zona oligohalina ($5\text{-}0,5\text{‰}$); zona limnética ($<0,5\text{‰}$).

Organismos oligohalinos, verdadeiramente estuarinos, marinhos eurihalinos, marinhos stenohalinos e migradores

Paralelamente pode estabelecer-se um sistema de classificação dos elementos florísticos e faunísticos estuarinos em função da gama de salinidades por eles ocupadas: (i) organismos oligohalinos- constituem a maioria dos organismos que ocorrem nos rios e noutros corpos de água doce, não toleram salinidades superiores a $0,5\text{‰}$, mas algumas espécies podem sobreviver em águas com uma salinidade não superior a 5‰ ; (ii) organismos verdadeiramente estuarinos- organismos geralmente com afinidades marinhas, mas ocorrendo na região intermédia do estuário, aparentemente excluídos do meio marinho devido a competição biológica ou fenómenos de natureza física (e.g. hidrodinamismo), ocorrem geralmente em

águas cujas salinidades variam entre 5 e 18‰; (iii) organismos marinhos eurihalinos- constituem a maioria dos organismos que ocorrem nos estuários, distribuem-se desde a embocadura até às regiões intermédias do estuário, subsistem em águas cujas salinidades não ultrapassam os 18‰, raramente penetram na secção superior do estuário onde as salinidades são da ordem dos 5‰; (iv) organismos marinhos estenohalinos- organismos marinhos que ocorrem na embocadura dos estuários, só eventualmente penetram nas secções intermédias, subsistem até salinidades da ordem dos 25‰ e (v) organismos migradores- espécies pelágicas que completam parte do seu ciclo vital nos estuários ou que os utilizam meramente como via de comunicação entre o rio e o mar ou entre o mar e o rio (migradores catádromes e migradores anádromes respectivamente).

Temperatura, marés e circulação das massas de água

A temperatura das águas estuarinas é muito variável devido sobretudo à mistura de massas de água com características físico-químicas diferentes e à ocorrência de zonas pouco profundas. A temperatura é em grande medida determinada pela razão entre a descarga fluvial e o fluxo de maré e é modificada pelo aquecimento solar e pelo arrefecimento provocado pela evaporação. Grande parte dos organismos estuarinos suportam variações importantes de temperatura, isto é são euri térmicos. As marés resultam da atracção gravitacional da Lua e do Sol exercida sobre a Terra. A Lua por se encontrar mais próximo da Terra relativamente ao Sol exerce uma influência cerca de duas vezes superior. O regime de marés nos estuários é basicamente do tipo semi-diurno podendo existir variações entre os períodos de enchente e de vazante relacionadas com a circulação geral das águas e consequentemente com a sua fisiografia e geomorfologia. A Preia-mar e Baixa-mar de águas vivas e de águas mortas ocorrem quando a Lua e Sol se encontram em conjuntura e em quadratura respectivamente. Nos estuários em cunha salina existe uma corrente de água salgada junto ao fundo e uma corrente de água doce próximo da superfície, não havendo mistura entre as duas. Nos estuários altamente estratificados a corrente de água doce corre para jusante e a corrente de água mais salina corre para montante independentemente do estado da maré. Na interface destas duas correntes existe alguma mistura ao contrário do que acontece nos estuários em cunha salina em que a referida estratificação é inexistente. Neste tipo de estuários (altamente estratificados) o caudal fluvial é usualmente muito importante e persistente ao longo de todo o ano. Nos estuários parcialmente estratificados a entrada de água salina, efectuada numa corrente que corre para montante junto ao fundo, é geralmente mais importante ou de igual grandeza do que o caudal fluvial. Neste tipo de estuários assiste-se a uma mistura contínua entre as duas massas de água que entram em contacto. Nos estuários do tipo verticalmente homogéneo, a estratificação ao longo da coluna de água é diminuta ou inexistente. A circulação das massas de água nestes estuários pode ser controlada por acção da força de Coriolis, efectuando-se sobretudo numa direcção perpendicular e não paralela às margens como sucede nas outras categorias de estuários.

1.7- Bibliografia

BARNES, R.S.K. (1974). *Estuarine Biology*. The Institute of Biology's Studies in Biology No. 49, Edward Arnold, London: 73pp.

CARPINE-LANCRE, J. & L. SALDANHA (1992). *Souverains oceanographes*. Fundação Calouste Gulbenkian: 178pp.

- DAY, J.H. (ed.) (1981). *Estuarine ecology with particular reference to southern Africa*. A.A. Balkema, Rotterdam: 411pp.
- DIETRICH, G.; KALLE, K.; KRAUSS, W. & SIEDLER, G. (1980). *General Oceanography: An introduction*. John Wiley & Sons, New York: 626pp.
- DUXBURY, A.B. & A.C. DUXBURY (1993). *Fundamentals of Oceanography*. Wm. C. Brown Publishers: 291pp.
- IVANOFF, A. (1972). *Introduction à l'Océanographie. Propriétés physiques et chimiques des eaux de mer*. Librairie Vuibert, Paris: 208pp.
- GRAHAME, J. (1987). *Plankton and fisheries*. Edward Arnold, Baltimore: 140pp.
- GROSS, M.G. (1982). *Oceanography: a view of the earth*. Prentice-Hall, Englewood Cliffs: 498pp.
- KENNISH, M.J. (1989). *Practical handbook of marine sciences*. CRC Press, Boca Raton: 710pp.
- LAUFF, G.H. (ed.) (1967). *Estuaries*. American Association for the Advancement of Science, Washington, Publication No. 83: 723pp.
- LINKLATER, E. (1972). *The voyage of the Challenger*. Cardinal, London: 288pp.
- MENZIES, R.J.; GEORGE, R.Y. & ROWE, G.T. (1973). *Abyssal environment and ecology of the world ocean*. John Willey & Sons.
- McLUSKY, D.S. (1981). *The estuarine ecosystem*. Blackie, Glasgow: 215pp.
- NYBAKKEN, J.W. (1988). *Marine biology. An ecological approach*. Harper & Row, Publishers, New York: 514pp.
- PARKER, H.S. (1985). *Exploring the Oceans*. Prentice-Hall, Inc.: 354pp.
- PÉRÈS, J-M. (1961). *Océanographie biologique et biologie marine. Volume 1- La vie benthique*. Presses Universitaires de France, Paris: 541pp.
- PÉRÈS, J-M. (1976). *Précis d'Océanographie biologique*. Presses Universitaires de France, Paris: 239pp.
- PÉRÈS, J-M. & J. PICARD (1964). Nouveau manuel de bionomie benthique de la mer Méditerranée. *Recueil des Travaux de la Station Marine d'Endoume*, 31 (47): 5-137.
- PICKARD, G.L. & EMERY, W.J. (1982) *Descriptive physical oceanography*. 4th edition Pergamon, Oxford.
- PRITCHARD, D.W. (1967). What is an estuary: a physical viewpoint, *in* Lauff, G.H. (ed) *Estuaries*, American Association for the Advancement of Science, Washington, Publication No. 83: 3-5.

- RAYMOND, J.E.G. (1980). *Plankton and productivity in the oceans. Volume 1- Phytoplankton*. Pergamon Press, Oxford: 489pp.
- RESECK, J. (1979). *Marine Biology*. Reston Publication Corporation Inc., Reston: 257pp.
- SALDANHA, L. (1983). *Fauna submarina atlântica*. Publicações Europa América, Lisboa: 179pp.
- SALDANHA, L. (1995). *Fauna submarina atlântica. Edição revista e aumentada*. Publicações Europa América, Lisboa: 364pp.
- SALDANHA, L. & P. RÉ (Editores) (em publicação). One Hundreth Years of Portuguese Oceanography. In the footsteps of King Carlos de Bragança. *Publicações avulsas do Museu Bocage (nova série)*, 2.
- SALDANHA, L., P. RÉ & A. FRIAS MARTINS (1992). *Centenaire de la dernière campagne océanographique du Prince Albert de Monaco aux Açores à bord de l'Hirondelle*. Communications, Açores, 1988. *Açoreana*, Suplemento: 345pp.
- SUMICH, J.L. (1976). *An introduction to the biology of marine life*. Wm. C. Brown Company Publishers, Dubuque: 348 pp.
- SVERDRUP, H.U.; JOHNSON, M.W. & FLEMING, R.H. (1942). *The oceans: their physics, chemistry and general biology*. Prentice-Hall, Englewood Cliffs.

II- ECOLOGIA DO PLÂNCTON

2.1- Definição e divisões do plâncton

Definição (plâncton, necton e micronecton)

Organismos pelágicos e organismos bentônicos

A palavra plâncton é originária do Grego (*plagktón*), significando errante ao sabor das ondas e foi pela primeira vez utilizada por Victor Hensen (1835/1924) em 1887. O plâncton é constituído pelos animais e vegetais que não possuem movimentos próprios suficientemente fortes para vencer as correntes, que porventura, se façam sentir na massa de água onde vivem. Os animais que constituem o necton, podem pelo contrário deslocar-se activamente e vencer a força das correntes. O plâncton e o necton são englobados na designação de organismos pelágicos. Por oposição os organismos bentônicos são aqueles cuja vida está directamente relacionada com o fundo, quer vivam fixos, quer sejam livres. Podemos deste modo considerar no meio marinho os domínios pelágico e bentónico. Não existe contudo uma delimitação nítida entre organismos pelágicos e bentônicos. Os organismos geralmente de pequenas dimensões com algumas capacidades natatórias são usualmente englobados no micronecton.

2.2- Divisões do plâncton

Os organismos planctónicos podem ser classificados em função das suas (i) dimensões, (ii) biótopo, (iii) distribuição vertical, (iv) duração da vida planctónica e (v) nutrição. Apesar destas classificações serem artificiais, tornam-se úteis por sistematizarem as diversas categorias de planctontes.

Divisão do plâncton em função das suas dimensões

Relativamente às dimensões os organismos planctónicos podem ser classificados em 6 grupos distintos: (i) Ultraplâncton (<5µm); (ii) Nanoplâncton (5-60µm); (iii) Microplâncton (60-500µm); (iv) Mesoplâncton (0.5-1mm); (v) Macroplâncton (1-10mm); (vi) Megaplâncton (>10mm). Outras classificações dimensionais dos planctontes têm sido propostas. Dussart em 1965 distinguiu duas grandes categorias de organismos planctónicos: (i) os que passam através das redes de plâncton de poro reduzido (20µm) e ; (ii) os que são facilmente colhidos com o auxílio de redes de plâncton. Dividiu ainda os planctontes nas seguintes categorias de acordo com a seguinte função exponencial $2 \times 10^n \mu\text{m}$ (n=0.1.2,...): (i) Ultrananoplâncton (<2µm); (ii) Nanoplâncton (2-20µm); (iii) Microplâncton (20-200µm); (iv) Mesoplâncton (200-2000µm); (v) Megaplâncton (>2000µm). Omori e Ikeda (1984) dividiram os planctontes em 7 categorias distintas: Untrananoplâncton (<2µm); Nanoplâncton (2-20µm); Microplâncton (20-200µm); Mesoplâncton (200µm-2mm); Macroplâncton (2-20mm); Micronecton (20-200mm); Megaplâncton (>20mm). Os planctontes que podem ser amostrados com o auxílio de redes de plâncton possuem dimensões não inferiores a 200µm. Planctontes com dimensões inferiores a esta não são facilmente amostrados de um modo quantitativo recorrendo à utilização dos referidos engenhos de colheita. De entre as 7 categorias de planctontes acima referidas unicamente as 5 primeiras são distinguidas com base em critérios dimensionais. As duas últimas (Micronecton e Megaplâncton) são separadas tendo em consideração os organismos

planctónicos que as constituem. O Micronecton é formado por organismos que possuem exoesqueletos ou endoesqueletos tais como Crustáceos ou pequenos peixes mesopelágicos. O Megaplâncton é constituído por formas gelatinosas tais como Cifomedusas e Pyrosomata que são geralmente difíceis de capturar de um modo adequado com o auxílio de redes de plâncton.

Divisão do plâncton em função do biótopo (Haliplâncton e Limnoplâncton)

Os organismos planctónicos podem igualmente ser agrupados em função do biótopo do seguinte modo: A) Plâncton marinho (Haliplâncton) que engloba o Plâncton oceânico, o Plâncton nerítico e o Plâncton estuarino; B) Plâncton de águas doces (Limnoplâncton).

Divisão do plâncton em função da distribuição vertical pleuston, neuston, plâncton eplipelágico, mesopelágico, batipelágico, abissopelágico, hadopelágico e epibentónico

Podem ainda reconhecer-se no seio do plâncton categorias distintas de organismos se considerarmos a sua distribuição vertical: A) Pleuston- animais e vegetais cujas deslocções são fundamentalmente asseguradas pelo vento; B) Neuston- animais e vegetais que vivem na camada superficial (primeiros centímetros) das massas de água (Epineuston- neustontes vivendo na interface ar/água e Hiponeuston- neustontes vivendo sob a interface ar/água); C) Plâncton epipelágico- planctontes que vivem nos primeiros 300m da coluna de água durante o período diurno; D) Plâncton mesopelágico- planctontes que vivem em profundidades compreendidas entre 1000 e 300m, durante o período diurno; E) Plâncton batipelágico- planctontes que vivem em profundidades compreendidas entre 3000/4000m e 1000m durante o período diurno; F) Plâncton abissopelágico- planctontes que vivem em profundidades compreendidas entre 3000/4000m e 6000m; G) Plâncton hadopelágico- planctontes que vivem em profundidades superiores a 6000m; H) Plâncton epibentónico- planctontes que vivem próximo do fundo ou temporariamente em contacto com o fundo.

Divisão do plâncton em função da duração da vida planctónica (holoplâncton e meroplâncton)

Podemos finalmente distinguir dois grupos de organismos zooplanctónicos distintos, se considerarmos a duração da sua existência planctónica: A) Holoplâncton (plâncton permanente)- constituído pelos planctontes que vivem no seio das comunidades planctónicas durante todo o seu ciclo vital; B) Meroplâncton (plâncton temporário ou transitório)- constituído pelos planctontes que ocorrem unicamente durante parte do seu ciclo vital no seio do plâncton (ovos e/ou estados larvares).

Divisão do plâncton em função da nutrição (fitoplâncton e zooplâncton)

O modo de nutrição dos planctontes permite separar o plâncton vegetal ou Fitoplâncton (autotrófico) do plâncton animal ou Zooplâncton (heterotrófico). Existem, no entanto, organismos planctónicos que são simultaneamente autotróficos e heterotróficos (mixotróficos).

2.3- Principais tipos de planctontes

Virioplâncton, bacterioplâncton, micoplâncton, fitoplâncton, protozooplâncton e metazooplâncton

Diversos agrupamentos de organismos planctónicos são ainda reconhecidos por alguns autores: (i) Fentoplâncton (0,02-0,2 μ m); (ii) Picoplâncton (0,2-2,0 μ m); (iii) Nanoplâncton (2,0-20 μ m); (iv) Micro-plâncton (20-200 μ m); (v) Mesoplâncton (0,2-20mm); (vi) Macroplâncton (2-20cm); (vii) Megaplâncton (20-200cm). Consideram-se ainda o Virioplâncton o Bacterioplâncton, o Micoplâncton, o Fitoplâncton, o Protozooplâncton e o Metazooplâncton.

Constituição do bacterioplâncton (planctobactérias e epibactérias)

O Bacterioplâncton engloba as bactérias existentes no domínio pelágico e as Cyanophyceae. As bactérias pelágicas podem ser encontradas em todos os oceanos sendo relativamente mais abundantes próximo da superfície dos mesmos. Podem ser livres (planctobactérias) associadas a partículas no seio da coluna de água, ou a diverso material orgânico proveniente de planctontes (epibactérias). O papel desempenhado pelo Bacterioplâncton no meio marinho e estuarino só recentemente tem vindo a ser investigado. A grande maioria das bactérias encontradas nos meios marinho e estuarino são formas ubíquas. Algumas bactérias têm um período de vida limitado no meio aquático, tais como um grande número de formas patogéneas para o Homem. A composição da flora bacteriana é muito variável dependendo fundamentalmente das características da massa de água em que se encontre. A maioria das bactérias aquáticas são heterotróficas alimentando-se de substâncias orgânicas. Quase todas as formas são saprófitas. Algumas bactérias são no entanto fotoautotróficas ou quimioautotróficas. A biomassa procariota (*i.e.* Bacterioplâncton) pode representar cerca de 30% da biomassa planctónica na zona eufótica e cerca de 40% da mesma biomassa microbiana na zona afótica. As bactérias presentes nos domínios marinho e estuarino não constituem um único grupo homogéneo do ponto de vista sistemático, uma vez que estão representadas a quase totalidade das ordens da classe Bactéria.

Constituição do fitoplâncton

O Fitoplâncton ou fracção vegetal do plâncton é capaz de sintetizar matéria orgânica através da fotossíntese. O Fitoplâncton é responsável por grande parte da produção primária nos oceanos (definida como a quantidade de matéria orgânica sintetizada pelos organismos fotossintéticos e quimiosintéticos). Estudos recentes revelaram que a biomassa de Bacterioplâncton nos oceanos está intimamente relacionada com a biomassa fitoplanctónica. As bactérias podem utilizar 10 a 50 % do carbono produzido através de actividade fotossintética. O número de bactérias presente nos oceanos pode ser em parte controlado por flagelados heterotróficos nanoplanctónicos que são ubíquos no meio marinho. Estes flagelados são por sua vez predados por organismos zooplanctónicos intervindo deste modo activamente nas cadeias tróficas marinhas. O Fitoplâncton marinho e estuarino é constituído essencialmente por Diatomáceas (Bacillariophyceae) e Dinoflagelados (Dinophyceae). Outros grupos de algas flageladas podem constituir igualmente uma fracção importante do Fitoplâncton, nomeadamente Coccolithophoridae, Haptophyceae, Chrysophyceae (Silicoflagelados), Cryptophyceae e algumas algas Chlorophyceae. Exemplos de fitoplanctontes.

Constituição do zooplâncton (formas holo- e meroplanctónicas)

No seio do Zooplâncton podemos reconhecer organismos pertencentes à grande maioria dos *Phyla* do reino animal. As formas Meroplanctónicas, ou formas larvares de muitos invertebrados, têm na maior parte dos casos designações próprias. Exemplos de formas holo- e meroplanctónicas.

2.4- Adaptações à vida no domínio pelágico

Apesar de existir uma grande diversidade de formas planctónicas é possível reconhecer algumas características gerais do Plâncton, sobretudo no que diz respeito à pigmentação e dimensões. Ao contrário das formas bentónicas, os planctontes apresentam geralmente uma pigmentação pouco intensa, sendo na maior parte dos casos transparentes. Existem no entanto algumas excepções. Os neustontes apresentam por vezes pigmentação intensa, assim como o plâncton das águas oceânicas profundas. Por outro lado, e de um modo geral, os planctontes apresentam dimensões reduzidas. Algumas formas apresentam no entanto dimensões apreciáveis, como é o caso de alguns Scyphozoa e Pyrosomata. A maioria dos planctontes têm dimensões da ordem do centímetro ou do milímetro no caso do Zooplâncton, ou da ordem da centena ou dezena de micrómetros no caso do Fitoplâncton. São inúmeros os processos desenvolvidos pelos organismos planctónicos, que têm por resultado uma melhor adaptação à vida no domínio pelágico. A manutenção de uma posição na coluna de água pode ser conseguida através de diversas adaptações, nomeadamente: i) desenvolvimento de elementos esqueléticos menos densos e resistentes relativamente aos organismos bentónicos; ii) composição química específica; iii) enriquecimento em água dos tecidos e desenvolvimento de substâncias gelatinosas; iv) secreção de gotas de óleo; v) desenvolvimento de flutuadores. A superfície de resistência pode igualmente ser aumentada tendo por resultado a diminuição da velocidade de queda nomeadamente através: i) da diminuição das dimensões do organismo; ii) do achatamento do corpo (aumento da superfície relativamente ao volume do organismo); iii) da existência de espinhos e apêndices plumosos; iv) do batimento de flagelos ou bandas ciliares e movimentos natatórios. A manutenção dos planctontes no seio da coluna de água pode ser associada a um equação simples que relaciona a velocidade de afundamento dos organismos planctónicos na coluna de água com alguns parâmetros físicos.

2.5- Métodos de amostragem e de estudo do plâncton

As primeiras colheitas qualitativas de organismos zooplanctónicos com o auxílio de redes de plâncton foram realizadas há cerca de 200 anos. Alguns aspectos da história dos engenhos e métodos de colheita de planctontes.

Estratégias de amostragem (colheitas qualitativas e quantitativas)

Os organismos planctónicos podem ser encontrados em maior ou menor concentração nos domínios marinho e estuarino. Os métodos e estratégias de amostragem destes planctontes são muito variados. Não existe um único método standard de amostragem de uma comunidade ou de uma população planctónica. Diversos factores devem ser considerados previamente se se pretender amostrar qualitativa- ou quantitativamente uma comunidade planctónica (e.g. tipo de engenho a utilizar, estratégia de amostragem, evitamento dos organismos a amostrar, migrações verticais, microdistribuição, evitamento, extrusão, colmatagem, etc.). A

estratégia de amostragem a empregar reveste-se de igual importância relativamente às análises e técnicas utilizadas no laboratório. A informação contida numa determinada amostra depende sobretudo da precisão com que esta foi obtida. Uma estratégia de amostragem bem concebida é fundamental para a correcta descrição da comunidade planctónica que se pretende estudar. A definição da comunidade ou população planctónica a estudar reveste-se de particular importância uma vez que desta depende em grande medida a utilização de diversos tipos de engenhos de colheita com características e finalidades distintas. A distinção entre estratégias de amostragem quantitativas ou meramente qualitativas é um dos aspectos a considerar de início. As colheitas qualitativas podem permitir o estudo da riqueza específica de uma comunidade planctónica, da distribuição dos planctontes e das variações estacionais entre outros aspectos. Usualmente as colheitas são realizadas em estações determinadas que são amostradas sucessivamente ao longo de um determinado período numa área em que as características hidrológicas são conhecidas. As características do engenho de colheita a utilizar são naturalmente dependentes da comunidade que se pretende amostrar. Habitualmente utiliza-se de um modo sistemático um único engenho de colheita no estudo da composição específica e abundância de uma comunidade planctónica numa região particular. Esta metodologia permite em muitos casos amostrar tanto qualitativa- como quantitativamente os organismos planctónicos. Os estudos quantitativos revestem-se de dificuldades superiores. Os primeiros planctonologistas que aplicaram métodos quantitativos na interpretação dos resultados dedicaram-se fundamentalmente ao problema da amostragem. Os referidos trabalhos foram baseados nos axiomas fundamentais da estatística: a amostragem deve ser não selectiva, efectuada ao acaso e as amostras devem ser consideradas como independentes entre si. Estes princípios nunca são integralmente respeitados em planctonologia sendo praticamente impossível "controlar" o conjunto das perturbações introduzidas no momento da amostragem (excepto talvez em estudos desenvolvidos numa área muito vasta). É exactamente esta contradição que faz com que exista uma ambiguidade inerente à planctonologia quantitativa. A análise matemática dos acontecimentos ecológicos em planctonologia é relativamente recente. A razão principal deste facto prende-se fundamentalmente com a dificuldade que o planctonologista sente na amostragem de um "meio móvel". Em ecologia terrestre, o investigador pode destringir, ao nível da sua planificação, as dimensões espacial e temporal. No entanto, em planctonologia esta destringência torna-se difícil, senão impossível. Com efeito, se bem que no primeiro caso seja possível seguir a evolução de um determinado fenómeno espaço-temporal no local, o mesmo é extremamente difícil no segundo caso uma vez que é praticamente impossível efectuar uma experiência na mesma massa de água, devido sobretudo aos movimentos da embarcação e do meio líquido. Teoricamente, para evitar qualquer interacção espaço-temporal seria necessário efectuar todas as amostras simultaneamente em todas as estações previamente estabelecidas e em todas as profundidades no caso de estudo espacial, ou seguindo a mesma massa de água no caso de um estudo temporal. Esta necessidade, totalmente irrealizável materialmente, obriga o investigador a introduzir erros sistemáticos, que dependem necessariamente das características espaço-temporais inerentes à estratégia de amostragem. Esta interacção entre a amostragem e a interpretação da realidade deve ser entendida como uma função da escala da experiência. Se se considerarem campanhas oceanográficas cobrindo uma área considerável, ou uma amostragem desenvolvida ao longo de vários anos, os acontecimentos ecológicos dominantes podem ser reconhecidos, uma vez que estes se desenvolvem sobretudo numa única direcção facilmente identificável. Por outro lado, em áreas restritas, as referidas situações são

de difícil interpretação devido à aparição simultânea de fenómenos espacio-temporais de igual amplitude. No meio estuarino todas estas dificuldades são acrescidas uma vez que se tem de considerar a influência das marés. As estratégias de amostragem a desenvolver devem considerar previamente o estado da maré e as condições gerais de circulação das massas de água. Pode estudar-se a distribuição horizontal e vertical dos planctontes relativamente ao transporte de maré ou realizar estudos específicos. Estas estratégias específicas de amostragem podem ser por exemplo de ponto fixo (eulerianas) ou de seguimento da massa de água (lagrangianas). As estratégias de amostragem de ponto fixo correspondem à obtenção de valores referentes aos diversos parâmetros biológicos num local fixo (e.g. abundância, distribuição vertical, mortalidade, ritmos de actividade dos planctontes, entre outros) e físico-químicos (e.g. temperatura, salinidade, turbidez, oxigénio dissolvido, pH, intensidade e direcção da corrente, entre outros) a intervalos de tempo regulares, produzindo-se deste modo para cada parâmetro uma série cronológica de dados. As amostragem lagrangianas ou de seguimento da massa de água baseiam-se na obtenção de séries cronológicas de parâmetros biológicos e físico-químicos numa determinada massa de água, marcada com o auxílio de uma boia ou "drogue", durante um determinado intervalo de tempo, usualmente correspondente a um ou vários períodos de maré. Detecção remota por satélite e os estudos de plâncton (vantagens e desvantagens). Vantagens: (i) grande área de cobertura; (ii) sinopticidade; (iii) monitorização durante longos períodos de tempo, mesmo em regiões inacessíveis; (iv) medições não interferem nos processos oceânicos; (v) colheita rápida de dados. Desvantagens: (i) medições restringidas a fenómenos superficiais; (ii) resolução espacial e temporal limitada e pouco flexível; (iii) frequente falta de rigor (baixa resolução espacial, absorpção espacial pelas partículas atmosféricas).

Bacterioplâncton (garrafas de colheita de água)

O Bacterioplâncton pode ser amostrado recorrendo ao auxílio de diversas garrafas para colheita de água. Utilizam-se geralmente garrafas do tipo Johnson-ZoBell e Niskin, entre outras, que podem efectuar colheitas a diversas profundidades da coluna de água. Pode igualmente amostrar-se unicamente a camada superficial da água recorrendo a dispositivos específicos. Os dispositivos de colheita têm de ser previamente esterilizados. As amostras obtidas através destes processos têm de ser subdivididas para estudo ulterior do Bacterioplâncton

Fitoplâncton e microzooplâncton (redes de plâncton e garrafas de colheita de água, bombas de filtração)

As técnicas e métodos utilizados na colheita de fitoplanctontes são essencialmente idênticos aos usados na amostragem de microzooplâncton. A utilização de redes de plâncton de poro reduzido resulta geralmente na sua colmatagem e conseqüentemente na diminuição da eficiência de filtragem. Para obviar estas dificuldades utilizam-se geralmente garrafas ou bombas de água para a colheita quantitativa deste tipo de planctontes. As garrafas para a colheita de água são essencialmente idênticas às utilizadas pelos oceanógrafos físicos. Podem ser usadas individualmente ou em bateria por forma a obter uma amostragem ao longo de toda ou parte da coluna de água (por exemplo unicamente na zona eufótica). Pode recorrer-se ao uso de garrafas do tipo Nansen, Niskin, Van Dorn, etc. Todos estes engenhos de colheita foram concebidos com a mesma finalidade: recolher amostras de água de volume variável a diversas profundidades. São munidos de dispositivos

mecânicos que permitem fechar a garrafa à profundidade desejada. Podem ainda ser acoplados dispositivos diversos de determinação de parâmetros físico-químicos da água (e.g. termómetros de inversão, sondas multiparâmetro, etc.). A colheita quantitativa de fitoplanctontes pode ser ainda efectuada com o auxílio de bombas de filtração de água de diversos tipos. É deste modo possível colher organismos planctónicos a uma determinada profundidade ou integrar toda a coluna de água. A determinação de alguns parâmetros físico-químicos pode ser efectuada simultaneamente e o volume de água filtrado é facilmente avaliado. Este tipo de engenhos não são, no entanto, de fácil utilização requerendo meios operacionais importantes (a sua praticabilidade restringe-se normalmente aos primeiros 100m da coluna de água). Existem ainda outras desvantagens decorrentes do seu uso, nomeadamente: (i) a fricção da água no interior do tubo utilizado pode provocar turbulência e consequentemente a "contaminação" de amostras efectuadas a diferentes níveis batimétricos; (ii) o volume de água filtrado por uma bomba de filtração é usualmente inferior ao volume amostrado com o auxílio de uma rede de plâncton; (iii) os planctontes capturados através deste processo são quase sempre danificados ou sofrem efeitos fisiológicos adversos. O Fitoplâncton e Microzooplâncton pode ser amostrado qualitativamente recorrendo a redes de plâncton cónicas ou cilíndrico-cónicas com um tecido filtrante de poro compreendido entre 30 e 75µm. As colheitas efectuadas com o auxílio destes engenhos são unicamente qualitativas uma vez que a colmatagem é usualmente muito elevada (baixa eficiência de filtragem) sendo deste modo muito difícil quantificar o volume de água filtrado.

Zooplâncton (redes de plâncton)

Tipos de redes de plâncton

Amostragem quantitativa (evitamento, extrusão e colmatagem)

Os zooplanctontes são usualmente amostrados recorrendo ao auxílio de redes de plâncton arrastadas em trajectos diversos. São sobretudo três os tipos de redes utilizadas: (i) cónicas; (ii) cilíndrico-cónicas e (iii) cónicas com uma redução da abertura igualmente cónica. Foram igualmente concebidas redes com uma abertura quadrada ou rectangular e uma estrutura cónica. Estas redes podem ser acopladas ao cabo de arrasto de modo diverso. A utilização de redes de plâncton permite amostrar um volume de água variado (dependente do engenho utilizado e da velocidade de arrasto). Os principais problemas associados à amostragem quantitativa de zooplâncton são fundamentalmente três: (i) evitamento dos organismos relativamente à rede; (ii) extrusão dos mesmos através dos poros da rede e (iii) variações na eficiência de filtragem devido à colmatagem do tecido filtrante. A minimização de um destes inconvenientes usualmente acarreta o aumento dos restantes. Por exemplo a utilização de redes de plâncton arrastadas a velocidades elevadas minimiza os fenómenos de evitamento mas tende a aumentar os fenómenos de extrusão e colmatagem. O tecido filtrante das redes de plâncton é uma gaze de nylon de poro calibrado. As dimensões do poro podem variar entre 10 e 1400µm ou seja entre (190 e 5,4 poros por cm). As redes de poro mais reduzido têm maior tendência a colmatar o que acarreta uma diminuição da sua eficiência de filtragem. Ao contrário as redes de plâncton de poro elevado são utilizadas na colheita de zooplanctontes de dimensões elevadas perdendo consequentemente por extrusão os organismos de tamanho mais reduzido. É deste modo fácil de deduzir que não existe uma única rede de plâncton adequada para a colheita das diversas categorias de organismos planctónicos. A rede usualmente utilizada como standard para a colheita de zooplâncton (rede WP-2) apresenta um tecido filtrante com um

poro de 200 μ m. A massa de plâncton amostrada com o auxílio deste tipo de engenho é habitualmente recolhida num copo terminal. Este copo deve possuir duas a quatro aberturas munidas de um tecido filtrante de poro igual ao da rede por forma a minimizar os danos provocados nos planctontes pelo processo de colheita.

Tipos de arrastos (trajectos verticais, horizontal e oblíquo)

As redes de plâncton podem ser arrastadas segundo três trajectos principais: (i) vertical; (ii) horizontal e (iii) oblíquo. A velocidade de arrasto pode ser variável dependendo do tipo de engenho utilizado e do tipo de planctontes a amostrar. As colheitas efectuadas segundo um trajecto vertical são usualmente efectuadas a baixa velocidade (0,7 a 1,0 ms^{-1}), recorrendo-se por vezes à lastragem do engenho (dependente do tipo de rede utilizada). Os arrastos horizontais podem ser realizados a diversas profundidades e as redes utilizadas podem estar munidas de dispositivos de abertura e fecho. Podem ser realizados a velocidades lentas (1 a 2 nós) ou rápidas (4 a 8 nós). Num arrasto oblíquo a rede é geralmente lastrada com um auxílio de um depressor por forma a estabilizá-la durante o trajecto. Os arrastos verticais e os arrastos oblíquos são talvez os mais utilizados na colheita quantitativa de zooplâncton. Nalguns estudos específicos, tais como a avaliação das migrações verticais nictemerais, ou ainda a colheita de zooplâncton estuarino, os arrastos horizontais a diversas profundidades da coluna de água são realizados de um modo sistemático. A distância percorrida pelo engenho de colheita, o volume de água filtrado e a máxima profundidade atingida por este podem ser avaliadas recorrendo a diversos dispositivos (fluxómetros, inclinómetros, sondas batimétricas, etc.). Os fluxómetros são utilizados na determinação do volume de água filtrado pela rede de plâncton durante a amostragem. Estes dispositivos contêm uma hélice e um contador de revoluções que, após uma calibração prévia, permitem a avaliação rigorosa da distância percorrida, da velocidade de arrasto e finalmente do volume de água filtrado. Após a realização de cada colheita deve efectuar-se imediatamente a leitura do fluxómetro e da sonda batimétrica e posteriormente proceder à lavagem cuidadosa da rede utilizando água corrente, com a finalidade de evitar a "contaminação" de amostras ulteriores. Esta operação deve ser efectuada utilizando uma pressão da água suficiente para destacar os organismos planctónicos aderentes à rede, sem no entanto os danificar. A massa de plâncton concentrada no copo da rede é posteriormente fixada e conservada para estudo ulterior, recorrendo a diversos produtos químicos

Fixação e conservação dos planctontes

Tipos de fixadores e conservantes e anestésiantes

Armazenagem

Após a realização de uma colheita, os planctontes devem ser imediatamente fixados recorrendo-se à utilização de diversos produtos químicos. A fixação rápida do material recolhido minimiza a degradação dos planctontes (os fenómenos de autólise e degradação bacteriana têm início logo após a morte). O fixador e conservante mais utilizado é o formol. Podem-se no entanto usar outros produtos químicos com bons resultados. A fixação do Fitoplâncton pode ser efectuada por exemplo com Lugol. Um grande número de organismos microzooplânctónicos são destruídos durante o processo de fixação tornando a sua posterior identificação praticamente impossível (neste caso é por vezes necessário proceder à análise da amostra não fixada). As amostras de zooplâncton são habitualmente fixadas com formol a 3 ou 5% tamponizado (por exemplo com tetraborato de sódio). É importante que o Ph do

líquido fixador seja básico (compreendido entre 8 e 9) para que as substâncias esqueléticas dos zooplânctons se mantenham intactas. Podem utilizar-se anestésicos previamente à fixação no intuito de preservar em melhores condições os planctons (*e.g.* MS-222). A conservação definitiva dos organismos planctônicos deve ser efectuada alguns dias após a sua fixação. O líquido conservante deve ser escolhido tendo em consideração os *taxa*. Cnidaria, Ctenophora, Annelida e Cordata podem ser conservados em álcool. Na maioria dos casos, no entanto, os planctons devem ser conservados de um modo definitivo com formol tamponizado (pH 8,5) em concentrações de 2,5 a 5%. As amostras de plâncton devem ser armazenadas em frascos de vidro com uma capacidade adequada (o líquido conservante deve preencher pelo menos 2/3 do volume do recipiente) convenientemente etiquetados. A conservação definitiva dos planctons deve ser igualmente efectuada em frascos de vidro de pequenas dimensões.

Tratamento laboratorial

Fracionamento das amostras

Tipos de fraccionadores (Folsom, Motoda, pipeta de Stempel)

Na análise laboratorial de uma amostra de plâncton é comum recorrer-se à subdivisão da mesma com a finalidade de facilitar o seu estudo. O número de planctons recolhido é usualmente muito elevado pelo que se torna impraticável estudar a totalidade da amostra. Podem utilizar-se diversos fraccionadores, nomeadamente: (i) pipeta de Stempel; (ii) fraccionador de Folsom ("Folsom Plankton Splitter"); (iii) fraccionador de Motoda, entre outros. A pipeta de Stempel é habitualmente usada no estudo das comunidades fitoplanctónicas e microzooplanctónicas. O fraccionador de Folsom e o de Motoda (cilíndrico ou paralelepípedo) têm uma utilização mais expandida. Ambos permitem subdividir a amostra em sucessivas alíquotas com um grau de precisão variável. A utilização do fraccionador de Folsom permite obter erros compreendidos entre 5 e 15% nas estimativas de abundância. O estudo dos planctons efectuada com base nestas subamostras pode ser posteriormente extrapolado para a totalidade da colheita.

Triagem e enumeração dos planctons

Após realizadas as sucessivas subamostras torna-se necessário separar ou triar e enumerar os planctons. A separação dos planctons a estudar pode ser efectuada na totalidade (no caso destes serem pouco abundantes) ou em parte da amostra. A enumeração dos mesmos pode ser realizada simultaneamente. A triagem e enumeração dos planctons é efectuada com o auxílio de um microscópio (microscópio de inversão no caso do estudo de fitoplanctons e microzooplanctons) e de uma lupa estereoscópica (restantes zooplânctons). Estas operações são realizadas em câmaras específicas de contagem (câmara de sedimentação, câmara de Dollfus, câmara de Bogorov, câmara de Sedwick-Rafter, etc.).

Métodos utilizados no estudo quantitativo de amostras de fito- e zooplâncton

Biomassa fitoplanctónica e zooplanctónica

Os estudos quantitativos do fitoplâncton são usualmente efectuados através da medida dos pigmentos, particularmente da clorofila. A concentração em clorofila *a*, *b*, e *c* (expressa em $\mu\text{g/ml}$ ou mg/m^3) permite avaliar a biomassa clorofilina de fitoplâncton. Estas medições são efectuadas recorrendo a métodos

espectrofotométricos ou fluorimétricos. A biomassa do fitoplâncton pode igualmente ser expressa através da avaliação do volume celular ou volume plasmático por unidade de volume (mm^3 ou μ^3 de água). A biomassa deduzida através do volume das células fitoplanctónicas é no entanto menos precisa e mais morosa (envolve a observação e medição de um grande número de fitoplanctontes com o auxílio de um microscópio de inversão) relativamente à determinação da biomassa clorofilina. O volume de plâncton representa uma medida aproximada da biomassa zooplanctónica. Esta pode ser usualmente expressa em termos do volume de sedimentação, volume deslocado, peso fresco, peso seco, peso orgânico seco, etc. Os métodos mais práticos de avaliar a biomassa são a determinação do biovolume deslocado e do peso fresco. Estas determinações devem no entanto ser efectuadas com algumas precauções uma vez que não representam um valor preciso da biomassa. As determinações da biomassa são muitas vezes usadas em estudos de produtividade, da condição nutricional e do papel desempenhado pela espécie em questão na cadeia trófica. O volume deslocado de uma amostra de zooplâncton pode ser avaliado determinando em primeiro lugar o volume da totalidade do líquido conservante incluindo a amostra. Em seguida esta é filtrada com o auxílio de filtros com um poro inferior ao da rede usada, e o volume do líquido é de novo medido. A diferença das medições representa o volume do plâncton. O volume de sedimentação pode ser medido com o auxílio de uma proveta graduada cilíndrica ou cónica, após um período de sedimentação não inferior a 24h, procedendo ou não à remoção do líquido conservante. O peso fresco de uma amostra de zooplâncton é determinado após a remoção, tão completa quanto possível, da água intersticial. Esta pode ser eliminada por filtração em vácuo ou utilizando papel de filtro. Os valores são usualmente expressos em $\text{mg} \times \text{m}^{-3}$. O peso seco e o peso orgânico seco devem ser idealmente determinados em amostras de plâncton frescas uma vez que a sua fixação e ulterior conservação altera consideravelmente o valor obtido. Estes procedimentos inviabilizam geralmente a análise ulterior das amostras. A determinação das dimensões dos zooplanctontes podem ser importantes no estudo da idade e crescimento de algumas populações. As taxas de crescimento podem ser deste modo avaliadas determinando as dimensões dos planctontes numa escala temporal. Pode igualmente determinar-se a variação temporal do volume dos zooplanctontes. As medições necessárias são efectuadas com o auxílio de um microscópio ou de uma lupa estereoscópica munidos de uma ocular micrométrica calibrada previamente. Os estudos da composição química dos organismos planctónicos devem ser efectuados em material fresco. Amostras conservadas não são adequadas para este efeito. As amostras recolhidas com esta finalidade podem ser congeladas.

Identificação dos planctontes

Existem numerosas referências bibliográficas relacionadas com a identificação dos fitoplanctontes. Não existem monografias completas que permitam identificar com segurança a totalidade dos organismos fitoplanctónicos presentes numa determinada área.

2.6- Ecologia do fitoplâncton

Constituição

A fracção vegetal do plâncton (*i.e.* o fitoplâncton) é constituída por organismos fotoautotróficos capazes de sintetizar matéria orgânica através do processo

fotossintético. O fitoplâncton é responsável por grande parte da produção primária nos oceanos (definida como a quantidade de matéria orgânica sintetizada pelos organismos fotossintéticos e quimiossintéticos). O fitoplâncton é essencialmente constituído por algas microscópicas unicelulares (excepcionalmente pluricelulares) isoladas ou coloniais, com dimensões compreendidas entre alguns μm e algumas centenas de μm . Como exemplos de fitoplanctontes pluricelulares podem mencionar-se os Sargassos, algas castanhas da ordem Fucales com algumas dezenas de cm, dotados de flutuadores esféricos e que abundam no Atlântico central (25° a 35° Lat.N) (mar dos Sargassos) e ainda algumas algas do género *Antithamion* que ocorrem nas costas australianas. De entre as algas unicelulares do fitoplâncton podem mencionar-se em primeiro lugar as Diatomáceas (Bacillariophyceae) e em segundo lugar os Dinoflagelados (Dinophyceae). Outros grupos de algas flageladas podem constituir igualmente uma fracção importante do fitoplâncton, nomeadamente Coccolithophoridae, Haptophyceae, Chrysophyceae (Silicoflagelados), Cryptophyceae e algumas algas Chlorophyceae. As Diatomáceas constituem as formas dominantes do fitoplâncton. Muitos géneros são unicelulares (e.g. *Coscinodiscus*) mas existem igualmente formas coloniais em cadeia (e.g. *Chaetocerus*) ou com padrões distintos (e.g. *Asterionella*). Estas associações parecem ter uma função essencialmente mecânica, uma vez que as células podem subsistir independentemente. As formas coloniais podem representar adaptações à vida no domínio pelágico com o conseqüente aumento de flutuabilidade. A principal característica das Diatomáceas é o seu esqueleto externo (frústula), constituído essencialmente por silício e composto por duas valvas que se sobrepõem. Em muitas Diatomáceas a valva superior (epiteca) e a inferior (hipoteca) sobrepõem-se de um modo idêntico ao de uma caixa de Petri. Cada valva consiste numa placa achatada e convexa cuja forma é característica para cada espécie (circular, elíptica, triangular, quadrada, poligonal ou irregular). Estas valvas podem exibir uma ornamentação mais ou menos desenvolvida. Alguns autores dividiram as Diatomáceas em Penadas e Cêntricas. As Diatomáceas Penadas têm células mais ou menos alongadas numa direcção podendo apresentar uma simetria bilateral na estrutura das valvas. Podem existir assimetrias secundárias por deformação. A maioria das Diatomáceas Penadas são formas bentónicas, mas algumas formas são tipicamente planctónicas (e.g. *Thalassiothrix*, *Thalassionema*, *Asterionella*, *Nitzschia*, etc.). Nas Diatomáceas Cêntricas as valvas possuem uma simetria radial, por vezes menos aparente (e.g. *Coscinodiscus*, *Skeletonema*, *Thalassiosira*, *Rhizosolenia*, etc.). Os Dinoflagelados constituem também uma parte importante do fitoplâncton. Possuem dois flagelos quase sempre com uma disposição ortogonal : um longitudinal e outro perpendicular ao primeiro. Existem espécies de Dinoflagelados fotoautotróficos e outras desprovidas de pigmentos clorofilinos (formas heterotróficas). Outras formas existem que podem exibir os dois tipos de nutrição (formas mixotróficas). Alguns Dinoflagelados libertam toxinas que podem ser prejudiciais a um grande número de organismos. Algumas espécies são responsáveis por marés vermelhas. Os Coccolitoforídeos são flagelados por vezes muito abundantes que se caracterizam essencialmente por possuírem uma célula revestida exteriormente por pequenas placas calcárias (coccolitos). Apresentam formas extremamente variadas. No domínio estuarino o fitoplâncton é sobretudo constituído, tal como no meio marinho, por Diatomáceas e Dinoflagelados. As Diatomáceas são comparativamente mais abundantes, mas os Dinoflagelados podem proliferar em certas épocas do ano. Na maioria dos sistemas estuarinos a produção primária do fitoplâncton não desempenha um papel preponderante nas cadeias tróficas. As algas e plantas bentónicas (e.g. *Zostera*) são responsáveis por grande parte da produtividade primária. Populações marinhas temporárias ou permanentes de Diatomáceas

(*Skeletonema*, *Nitzschia*, *Thalassiosira*, *Coscinodiscus*, *Rhizosolenia*, *Chaetoceros*) e Dinoflagelados (*Prorocentrum*, *Peridinium*) podem desempenhar um papel importante nas regiões a jusante de um estuário. Espécies tipicamente estuarinas são naturalmente muito abundantes. Algumas Diatomáceas bentônicas podem igualmente surgir no seio do plâncton devido sobretudo aos movimentos de turbulência induzidos pelas correntes de maré. Pode assistir-se igualmente nos sistemas estuarinos à ocorrência de marés vermelhas causadas sobretudo pela proliferação maciça de Dinoflagelados. Os fitoplanctontes presentes nos estuários tendem a ser quantitativamente abundantes mas a sua diversidade é geralmente pouco elevada.

Estudos quantitativos *Biomassa*

A importância do fitoplâncton como estando na base de grande parte da produção primária nos oceanos justificou a realização de um grande número de estudos qualitativos. A identificação e enumeração dos fitoplanctontes pode ser efectuada num volume de água determinado tendo por finalidade entre outros aspectos a determinação da biomassa fitoplanctónica. Esta determinação deve ter em consideração que os volumes plasmáticos das células variam consideravelmente no seio de uma mesma espécie e entre espécies distintas, devido à existência de numerosos vacúolos. Os resultados são expressos em μ^3 ou mm^3 por volume de água. A biomassa deduzida através do volume das células fitoplanctónicas é no entanto menos precisa e mais morosa relativamente à determinação da biomassa clorofilina. A contagem e identificação de fitoplanctontes envolve a utilização de um microscópio de inversão (método de Utermöhl) após a sua concentração e sedimentação em câmaras apropriadas (Sedgwick-Rafter, Palmes-Maloney, Petroff-Hausser, etc.). As medições dos fitoplanctontes devem ser efectuadas com o auxílio de uma ocular micrométrica calibrada. A biomassa avaliada a partir do volume plasmático é usualmente afectada de grande imprecisão devido às diferenças encontradas nas estruturas celulares dos fitoplanctontes. Procurou-se deste modo quantificar de um modo mais rápido e directo a biomassa fitoplanctónica. A medida dos pigmentos e em particular da clorofila parece fornecer uma indicação precisa da biomassa clorofilina e da capacidade fotossintética do fitoplâncton. Um extracto acetónico de plâncton tem um espectro de absorção característico com dois picos principais situados aproximadamente nas regiões dos 400/500nm e 650nm do espectro electromagnético. O último destes picos é devido quase exclusivamente às clorofilas. Com a finalidade de determinar os pigmentos clorofilinos o fitoplâncton deve ser concentrado filtrando o volume de água recolhido através de um filtro de celulose ou derivado da celulose com um poro de 0,45 a 0,65 μm . Pode usar-se uma bomba de vácuo para facilitar a filtração da água (um poder de sucção de 2/3 atm é habitualmente utilizado). Os pigmentos retidos por este processo de filtração são dissolvidos utilizando acetona a 90% e o extracto acetónico é posteriormente centrifugado (10min a 4000/5000g). As medições dos pigmentos são efectuadas recorrendo ao auxílio de um espectrofotómetro. Efectuando medidas em três comprimentos de onda distintos é possível determinar a quantidade de cada uma das clorofilas (*a*, *b* e *c*) nas amostras. A avaliação da concentração em pigmentos fotossintéticos pode ser igualmente efectuada recorrendo a um fluorómetro. As técnicas fluorométricas têm um limite de detecção cerca de 10 vezes superior às técnicas espectrofotométricas pelo que são por vezes utilizadas quando as concentrações são baixas ou a sua amplitude de variação é reduzida. Este método alternativo consiste não na utilização da absorvância da luz pela clorofila

(espectrofotometria) mas sim na sua fluorescência, ou seja na sua capacidade de emitir radiação luminosa. Um extrato acetónico de clorofila é excitado por energia luminosa usualmente com um comprimento de onda de 430nm emitindo radiação nos 670nm. Após o desenvolvimento de fluorómetros extremamente sensíveis torna-se possível utilizar esta metodologia *in situ* sendo deste modo determinada a concentração em clorofila directamente na água e por vezes em contínuo. Uma causa importante de erro na determinação da biomassa fitoplanctónica através da avaliação da concentração clorofilina reside na ocorrência de feofitina que representa uma forma de degradação da clorofila. A acidificação da clorofila induz a sua transformação em feofitina, o que sucede por exemplo nos restos fecais rejeitados em quantidades apreciáveis pelos copépodes herbívoros. A partir do conhecimento da concentração em clorofila contida numa determinada amostra é possível deduzir a quantidade de carbono. O teor em clorofila dos fitoplanctontes pode igualmente variar ao longo de um período circadiano. Existem ainda outros métodos susceptíveis de serem utilizados na avaliação da biomassa fitoplanctónica. Nestes incluem-se os métodos empregues na medição de partículas presentes na água (seston) que incluem naturalmente organismos fitoplanctónicos. De entre estas partículas sestónicas o fitoplâncton representa na grande maioria dos casos uma fracção importante mas podem igualmente estar presentes organismos zooplanctónicos e partículas orgânicas não vivas (tripton). O contador de Coulter pode ser utilizado na enumeração das partículas sendo em certos casos possível determinar o seu volume. Trata-se de um método não selectivo uma vez que não permite diferenciar as partículas enumeradas. Um outro método consiste em dosear, após a filtração de um determinado volume de água, o carbono, o azoto e os glúcidos orgânicos através de diversos procedimentos mais ou menos complexos. As partículas triptónicas não são, no entanto, eliminadas nas determinações. Pode ainda dosear-se o ATP (adenosina trifosfato) que intervém nas reacções energéticas da matéria viva e que desaparece rapidamente após a morte das células. A taxa de ATP na matéria viva é no entanto extremamente variável sendo característica para cada espécie. No domínio estuarino as estimativas da biomassa são dificultadas devido à existência de grande quantidade de detritos sestónicos (incluindo detritos de microalgas bentónicas).

Distribuição vertical

O estudo da concentração dos organismos fitoplanctónicos a diferentes profundidades da coluna de água, nomeadamente recorrendo à sua enumeração e identificação (método de Utermöhl), permitiu verificar a existência de variações importantes na repartição vertical. Os fitoplanctontes são mais abundantes nas camadas superficiais da coluna de água (zona eufótica) rareando abaixo desta. A zona eufótica estende-se desde a superfície das águas até à profundidade de compensação (nível em que a produção de oxigénio através do processo fotossintético contrabalança exactamente o oxigénio absorvido pela respiração e outros processos metabólicos) dos vegetais fotoautotróficos. Existem no entanto concentrações variáveis de fitoplanctontes na região superior da zona oligofótica devido sobretudo a fenómenos de turbulência. Os fitoplanctontes não são no entanto comparativamente mais abundantes nas regiões mais fortemente iluminadas do domínio oceânico fundamentalmente devido a dois factores: (i) As fortes intensidades luminosas são por vezes inibidoras ou perturbadoras da capacidade fotossintética; (ii) A maioria dos organismos fitoplanctónicos, em particular as Diatomáceas, não possuem, na maior parte dos casos, capacidade de se movimentarem pelos seus próprios meios na coluna de água, assistindo-se ao seu afundamento ("sinking") progressivo na coluna de água. As maiores concentrações

de fitoplanctontes podem deste modo ser encontradas a diferentes profundidades da coluna de água. As maiores densidades tendem a ocorrer a um nível inferior aos níveis de produção mais acentuada. Estas estão naturalmente relacionadas com a penetração das radiações luminosas na coluna de água. Em águas muito transparentes, como é o caso do mar dos Sargassos, as maiores concentrações de organismos fitoplanctónicos podem ser encontradas a um nível batimétrico elevado (ca. 100m), enquanto que em regiões estuarinas em que a turbidez é usualmente muito elevada estas encontram-se muito próximo da superfície das águas (<10m). No domínio estuarino, a elevada turbidez das águas condiciona as dimensões da zona eufótica. Esta apresenta geralmente uma extensão de apenas algumas dezenas de centímetros. Nestas condições, os fitoplanctontes, devido sobretudo aos fenómenos de turbulência provocados pelas correntes de maré, nem sempre estão distribuídos acima da profundidade de compensação. Muitas espécies estuarinas de fitoplanctontes podem exibir adaptações tendentes a maximizar durante o processo fotossintético a utilização dos comprimentos de onda do espectro electromagnético cuja penetração é menos afectada pela turbidez. As maiores concentrações de fitoplanctontes podem em certos sistemas estuarinos ser encontradas muito próximo da superfície das águas. A distribuição vertical da clorofila caracteriza-se habitualmente por apresentar um máximo subsuperficial. Este máximo compreende no entanto uma fracção importante de feofitina. Os Dinoflagelados, por possuírem capacidades natatórias variáveis apresentam distribuições verticais particulares, podendo mesmo efectuar verdadeiras migrações verticais nictemeraias tal como alguns zooplanctontes.

Variações temporais (principais tipos de variações temporais de larga escala das populações fitoplanctónicas)

Factores que regulam a biomassa fitoplanctónica

As populações fitoplanctónicas apresentam variações estacionais de grande amplitude que se repetem regularmente. Estas variações são mais perceptíveis se se estudar uma população fitoplanctónica numa determinada área ao longo de um ou vários ciclos anuais. As variações estacionais são fundamentalmente devidas a mudanças ocorridas no seio das populações: crescimento, mortalidade, afundamento ("sinking") e migrações entre outras. Podem reconhecer-se quatro tipos principais de variações temporais de larga escala das comunidades planctónicas. Nas águas árticas e antárticas assiste-se à ocorrência de um único máximo de abundância fito- e zooplanctónica em períodos sucessivos. Nas águas temperadas do Atlântico Norte ocorrem dois máximos de abundância de fito- e zooplanctontes nos períodos primaveril e outonal e que se sucedem no tempo. O máximo primaveril é usualmente de maior amplitude relativamente ao outonal. A sucessão de um pico de abundância de zooplâncton é fundamentalmente devido à ocorrência de herbívoros ("grazing") por parte dos zooplanctontes. Nas águas do oceano Pacífico Norte o único máximo de abundância de zooplâncton não é dependente da produção fitoplanctónica que é geralmente de pequena amplitude. Nas águas tropicais não se assiste a uma variação estacional na abundância das populações fito- e zooplanctónicas. Sucede-se geralmente máximos de pequena amplitude de fito- e zooplanctontes ao longo de período anual. Nas regiões costeiras sujeitas à influência de afloramento costeiro ("upwelling") a produção fitoplanctónica pode ser afectada a nível local de um modo acentuado. O transporte para a superfície de águas profundas mais frias e ricas em nutrientes é favorável à ocorrência de importantes picos de produção fitoplanctónica que podem determinar a ocorrência de máximos de abundância das populações zooplanctónicas. A ocorrência de máximos de abundância das populações

fitoplanctónicas ("blooms") acarreta numerosas consequências, nomeadamente: i) aumento do pH provocado pela absorção de anidrido carbónico durante o processo fotossintético; ii) sobresaturação em oxigénio igualmente como resultado do processo fotossintético; iii) diminuição do teor em fosfatos absorvidos e incorporados na matéria orgânica produzida. Para que uma população fitoplanctónica possa proliferar numa determinada massa de água é necessário que a produção total de matéria orgânica por fotossíntese (P) seja superior às perdas devidas à respiração (R). Estas condições ocorrem até à profundidade de compensação ou seja até ao nível em que por definição $P=R$. As quantidades distintas de energia luminosa radiada ao longo de um período de 24h determinam que a profundidade de compensação seja variável (usualmente considera-se a profundidade de compensação média calculada numa base circadiana). A respiração não é no entanto o único factor que intervém na redução da biomassa fitoplanctónica numa determinada coluna de água. Muitas espécies possuem uma densidade superior à da água exibindo uma taxa de afundamento marcada. Este afundamento é no entanto contrabalançado pelo facto de muitos fitoplanctontes (em particular os Dinoflagelados) possuírem capacidades natatórias importantes de tal modo que podem efectuar verdadeiras migrações verticais à custa naturalmente de algum dispêndio de energia. Por outro lado as massas águas no domínio marinho são animadas de diversos tipos de movimentos, nomeadamente fenómenos de turbulência que tendem a homogenizar as camadas superficiais da coluna. O aumento da biomassa fitoplanctónica que ocorre durante o período diurno é contrabalançado pela referida homogenização que se pode estender até profundidades relativamente elevadas (ca. 400m). Os fenómenos de turbulência podem igualmente contrabalançar as perdas por afundamento verificadas nalgumas populações fitoplanctónicas e perturbar os tropismos exibidos por outras populações. A todos estes factores podem ainda associar-se os fenómenos de herbivoria ("grazing"), ou seja, o consumo de fitoplanctontes por parte de zooplanctontes herbívoros, e ainda a restituição para o meio de organismos fitoplanctónicos não digeridos pelos zooplanctontes sob a forma de restos fecais ("superfluous feeding"). Se a produção fitoplanctónica não for limitada pela existência de um baixo teor em nutrientes, o factor principal que determina a quantidade de fitoplâncton é a energia luminosa disponível. Esta varia naturalmente com a latitude e com a época do ano. Nas regiões sob a influência de fenómenos de afloramento costeiro ("upwelling") a produção fitoplanctónica pode ser aumentada a nível local devido ao transporte de quantidades apreciáveis de nutrientes para a superfície das águas.

Sucessão das populações fitoplanctónicas

Os estudos de fitoplâncton efectuados através da enumeração de fitoplanctontes permitiram igualmente pôr em evidência a existência de uma sucessão das espécies no seio de uma população fitoplanctónica no decurso de um ciclo anual. Esta sucessão sobrepõe-se normalmente às variações estacionais. Consiste na alteração sucessiva da composição das populações fitoplanctónicas. Uma população fitoplanctónica é normalmente constituída por uma série de espécies dominantes que se sucedem ao longo no tempo. A ordem de sucessão das espécies fitoplanctónicas é habitualmente constante de ano para ano. A temperatura tem uma importante intervenção no processo. A intensidade luminosa parece igualmente intervir neste processo. Os diversos fitoplanctontes apresentam valores óptimos distintos para a realização da função clorofilina. A riqueza em nutrientes constitui também um factor importante na sucessão das populações de fitoplanctontes. Muitos Dinoflagelados toleram um teor extremamente baixo em azoto e provavelmente em fósforo, o que

pode explicar o facto destes sucederem à maior concentração de Diatomáceas verificada durante a estação primaveril, após o abaixamento brusco da concentração em nutrientes. Outro factor importante parece ser a secreção de substâncias antibióticas inibidoras do crescimento por parte de alguns fitoplanctontes. A todos estes factores deve adicionar-se o consumo selectivo de alguns fitoplanctontes por parte de zooplanctontes herbívoros ("grazing").

Variações espaciais

As populações fitoplanctónicas apresentam variações temporais importantes como foi anteriormente mencionado, e também variações espaciais marcadas. A heterogeneidade da distribuição espacial do fitoplâncton pode ser evidente numa escala extremamente reduzida. A realização de radiais perpendiculares a uma linha de costa permite pôr em evidência a existência de variações marcadas da concentração de fitoplanctontes numa determinada massa de água. As maiores concentrações são usualmente registadas na província nerítica e próximo das massas continentais no domínio oceânico. No domínio estuarino as maiores concentrações são registadas nas regiões interiores dos estuários onde a concentração em nutrientes é geralmente mais elevada.

Marés vermelhas

As marés vermelhas são conhecidas desde a antiguidade clássica. Existem registos bíblicos de períodos em que o mar adquiriu uma coloração semelhante ao sangue. As marés vermelhas são um fenómeno local observado em diversas regiões do globo nas águas costeiras, pouco profundas ou adjacentes a um estuário. São provocadas pela proliferação maciça de organismos planctónicos, em geral unicelulares, que determinam uma modificação da coloração das águas. Essa coloração depende naturalmente dos organismos causadores da maré vermelha, e a sua intensidade é uma consequência directa da sua densidade. Apesar das colorações dominantes serem vermelhas, existem marés vermelhas que conferem à água uma coloração rosa, violeta, amarela, azul, castanha ou branca. A característica principal deste fenómeno é a descoloração da água. A sua intensidade (coloração) é consequência do *bloom*. Os organismos que estão na base das marés vermelhas distribuem-se sobretudo nas camadas superficiais das águas (desde alguns cm até alguns m). A superfície ocupada é naturalmente muito variável (desde algumas milhas² até algumas centenas de milhas²). As marés vermelhas podem surgir como uma descoloração contínua e homogénea das águas ou ao contrário formar áreas ou placas descontínuas. A duração do fenómeno pode igualmente ser extremamente variável (desde algumas horas até algumas semanas). As marés vermelhas podem ser por vezes acompanhadas de fenómenos de luminiscência das águas provocada pelos organismos que a originam. Acarretam quase sempre consequências importantes para a fauna da região afectada. Os organismos que estão na base deste fenómeno são extremamente variadas. Quase todos são unicelulares. Os mais frequentes são os Dinoflagelados: *Gonyaulax calenella*, *G. lamarensis*, *G. polygramma*, *G. monilata*, *Gymnodinium brevis*, *G. sanguineum*, *Glenodinium rubrum*, *Prorocentrum micans*, *Peridinium triquetum*, *P. sanguineum*, *Cochlodinium catenatum*, *Polykrikos schwartzii*, *Pouchelia rosea*, *Noctiluca miliaris*. Menos frequentes que estes fitoplanctontes outros planctontes podem estar na origem de marés vermelhas. É o caso das Bactérias da Família Athiorhodaceae (*Rhodopseudomonas*), *Thiopolycoccus ruber*, *Chromatium*, *Thiocystis*, Ciliados (*Cyclotrichium meunier*), Cianofíceas (*Trichodesmium erythreum*), Coccolitoforídeos

(*Coccolithus huxley*). Alguns organismos multicelulares podem igualmente ser responsáveis por marés vermelhas. É o caso de alguns Crustáceos (Misidáceos e Eufauseáceos), Tunicados (*Pyrosoma atlanticum*, *P. spinosum*). No entanto a maioria das formas que estão na base das marés vermelhas são os Dinoflagelados. Na costa Portuguesa têm sido registadas marés vermelhas causadas por diversos organismos: Ciliados (*Mesodinium rubrum*) e Dinoflagelados (*Olisthodiscus luteus*, *Scrippsiella trochoidea*). As marés vermelhas desenrolam-se em diversas etapas sucessivas: i) Aparição - fenómeno caracterizado pela sua rapidez: os primeiros estados de desenvolvimento dos organismos estão raramente descritos; ii) Desenvolvimento - intensivo e geralmente muito rápido: a partir de núcleos isolados são sucessivamente ocupadas superfícies cada vez mais elevadas; iii) Toxicidade - nem sempre os organismos causadores de marés vermelhas são tóxicos: por vezes as consequências são importantes (mortalidades maciças). Existem duas vias possíveis de intoxicação do meio: directa (a partir das substâncias tóxicas libertadas pelos organismos responsáveis pela marés vermelha) ou indirecta (modificação do meio induzida pela proliferação em massa dos organismos que estão na base das marés vermelhas); iv) Dispersão - última fase do fenómeno. Coincide geralmente com uma alteração profunda das condições do meio (meteorológicas ou oceanográficas). As causas das marés vermelhas são diversas. Para que uma maré vermelha se desenvolva é necessário que se reúnam algumas condições, nomeadamente: (i) existência de numerosos efectivos da espécie causadora da maré vermelha; (ii) existência de condições meteorológicas e oceanográficas propícias ao seu desenvolvimento; (iii) existência de quantidades apreciáveis de nutrientes no meio. As regiões sujeitas à influência de afloramento costeiro ("upwelling") são particularmente propícias ao desenvolvimento de marés vermelhas. As regiões adjacentes a um estuário, onde se acumulam quantidades apreciáveis de nutrientes com uma origem terrígena, são igualmente favoráveis. Nas regiões estuarinas e lagunares costeiras e particularmente nas zonas mais interiores as condições prevaletentes podem originar o desenvolvimento de marés vermelhas. As marés vermelhas têm um efeito importante sobre as comunidades marinhas e estuarinas. Como consequências mais marcadas pode mencionar-se a fuga dos organismos das zonas "afectadas", através de migrações verticais ou horizontais. Quando não se verifica esta reacção por parte de alguns organismos, as marés vermelhas podem provocar uma mortalidade maciça numa determinada região. Esta mortalidade não afecta unicamente os organismos nectónicos mas igualmente os organismos bentónicos. As grandes mortalidades registadas na ictiofauna não são sempre devidas a marés vermelhas. Podem estar relacionadas com a redução drástica do teor em oxigénio dissolvido nas águas. A toxicidade da água pode ser devida à presença de substâncias tóxicas segregadas pelos organismos causadores da maré vermelha. A viscosidade da água pode igualmente aumentar sobremaneira durante a ocorrência de uma maré com causas nefastas para os planctontes. O enorme consumo de oxigénio dissolvido na água provoca o aparecimento de condições de anaerobiose, e conseqüentemente a asfixia dos organismos. A intoxicação do meio pode igualmente ser indirecta: a decomposição de um grande número de material orgânico é por vezes a causa principal da mortalidade de um grande número de organismos nectónicos, em particular da ictiofauna. É indiscutível que as marés vermelhas têm consequências importantes, quase sempre nocivas, para a pesca costeira, por estarem na base da fuga dos organismos ou por provocarem uma mortalidade maciça. Os efeitos provocados no Homem são igualmente importantes: PSP (*Paralytic Shellfish Poisoning*)- inibe a transmissão de impulsos nervosos e provoca a paralisia muscular (ingestão de bivalves e peixes planctófagos); DSP (*Diarrhetic Shellfish Poisoning*)- perturbações gastro-intestinais; NSP (*Neurotoxic Shellfish Poisoning*); ASP (*Amnesic*

Shellfish Poisoning).

Produção primária (métodos de estudo)

As determinações da biomassa de fitoplâncton através da enumeração das células ou recorrendo à avaliação da concentração em pigmentos fotossintéticos fornece unicamente uma indicação da quantidade de matéria orgânica vegetal presente no momento da amostragem numa determinada área e numa determinada unidade de volume. Além desta avaliação, interessa igualmente determinar a quantidade de matéria orgânica produzida num certo intervalo de tempo. Esta produção fotossintética por estar na base das cadeias tróficas marinhas é designada por produção primária. A produção primária nos domínios marinho e estuarino pode ser definida como a quantidade de matéria orgânica sintetizada pelos organismos fotossintéticos e quimiossintéticos num determinado volume numa determinada área e num certo intervalo de tempo. Nos domínios marinho e estuarino a produção primária é sobretudo atribuída ao fitoplâncton, ou seja aos fitoplanctontes unicelulares. Nalguns sistemas lóticos no entanto cerca de 80% da produção primária pode ser devida a bactérias fotossintéticas sulfo-oxidantes. Nas fontes hidrotermais existentes nas grandes profundidades abissais dos oceanos a produção primária é devida a bactérias quimiossintéticas. As comunidades existentes nestas regiões dependem unicamente da energia produzida por estes organismos. São diversos os métodos utilizadas na avaliação da produção primária. Os principais baseiam-se na avaliação da quantidade de matéria orgânica produzida através do processo fotossintético. Estes métodos baseiam-se na determinação da quantidade de oxigénio produzido ou na quantidade de dióxido de carbono consumido durante o processo fotossintético. Podem agrupar-se os métodos de avaliação da produção primária em três grupos: (i) os que se baseiam na incubação de um determinado volume de água cuja concentração em fitoplanctontes é previamente conhecida (método do oxigénio, método do ^{14}C , método de Coulter); (ii) os que se baseiam no isolamento e análise de fenómenos ligados à produção primária num determinado volume de água e durante um determinado intervalo de tempo (método dos fosfatos, método da variação do anidrido carbónico, método da variação do oxigénio); (iii) os que recorrendo a cálculo numérico relacionam a fotossíntese à energia luminosa (método da clorofila, modelos matemáticos mais ou menos elaborados). Qualquer que seja o método utilizado interessa determinar a produção bruta (P_b) (correspondente à quantidade total de matéria orgânica sintetizada durante um determinado intervalo de tempo) e a produção líquida (P_l) (correspondente à matéria orgânica disponível ao fim de um determinado intervalo de tempo). No intervalo de tempo considerado a produção líquida é igual à produção bruta diminuída da matéria orgânica degradada pela respiração (R_p): $P_b = P_l + R_p$. O método do oxigénio recorre à utilização de dois recipientes idênticos, um transparente e outro completamente opaco. No interior de cada um destes recipientes é colocado exactamente o mesmo volume de água extraído do local onde se pretende avaliar a produção primária. As amostras contêm deste modo quantidades variáveis de fitoplanctontes e zooplanctontes existentes na massa de água considerada (estas avaliações podem ser efectuadas a diversas profundidades da coluna de água na zona eufótica). O teor em oxigénio dissolvido é determinado previamente com a finalidade de avaliar a concentração inicial. Os recipientes são posteriormente hermeticamente fechados e colocados a um determinado nível batimétrico durante um certo intervalo de tempo. No recipiente opaco não é realizada a fotossíntese no entanto o oxigénio é consumido por respiração. No recipiente transparente o processo fotossintético ocorre e o teor em oxigénio

dissolvido aumenta. Após uma incubação durante um certo período, o teor em oxigénio dissolvido é de novo avaliado (por exemplo recorrendo ao método de Winkler). É deste modo possível determinar a produção fotossintética. O teor em oxigénio dissolvido no recipiente transparente é interpretado como uma medida da Produção líquida (P). A diminuição do teor em oxigénio dissolvido no recipiente opaco corresponde ao carbono degradado pela respiração (R_p). A soma destes dois valores é equivalente à assimilação total do carbono (P_b). Existem no entanto inúmeros factores que influenciam a precisão dos valores obtidos. Nos recipientes fechados assiste-se à proliferação de uma grande quantidade de bactérias que naturalmente consomem oxigénio (a respiração do fitoplâncton avaliada nos recipientes opacos pode ser afectada de um erro de 40 a 60%). A produção líquida estimada no recipiente transparente é igualmente subestimada devido ao oxigénio consumido pelas bactérias (R_b). Os zooplânctons presentes também são responsáveis pelo consumo de parte do oxigénio dissolvido (R_z). A produção bruta (P_b) pode deste modo ser avaliada a partir da fórmula: $P_b = P_{la} + R_p + R_b + R_z$ em que : P_{la} = Produção líquida aparente. Um outro método utilizado na avaliação da produção primária é o método do ^{14}C . Este método tem vindo a ser usado de um modo regular nos últimos 25 a 30 anos. O ^{14}C radioactivo é introduzido num recipiente contendo um volume determinado de água e uma quantidade determinada de fitoplâncton. O ^{14}C é usualmente introduzido sob a forma de bicarbonato H^{14}CO_3 , uma vez que este representa um reservatório importante (ca. 90%) do CO_3 presente nos oceanos. Uma quantidade conhecida de H^{14}CO_3 é adicionada ao volume de água contendo a amostra de fitoplâncton sendo esta incubada durante um certo período *in situ*. No final deste período de incubação a água é filtrada com o auxílio de filtros de poro reduzido de tal modo que todos os fitoplanctons sejam retidos. Após a secagem destes filtros a quantidade de radioactividade presente é medida. A quantidade de ^{14}C presente no filtro (*i.e.* nos fitoplanctons) comparada com a quantidade inicial representa uma medida da produção. Usualmente utilizam-se recipientes transparentes e totalmente opacos como no método do oxigénio. Outros métodos têm vindo a ser utilizados recentemente na tentativa de obviar as imprecisões detectadas. De entre estes pode mencionar-se a utilização de um contador Coulter que permite avaliar directamente o aumento do número de partículas de determinadas classes de comprimento (*i.e.* fitoplanctons), a avaliação do teor em ATP e a sua alteração ao longo do tempo nos fitoplanctons, e ainda a análise e processamento de imagens de satélite em determinadas regiões do espectro electromagnético. A produção primária pode exprimir-se em miligramas de carbono produzido por unidade de volume (m^3) e por unidade de tempo (horas ou dias). Para facilitar a interpretação dos resultados as avaliações obtidas a diferentes quotas batimétricas são geralmente integradas em toda a coluna de água. A produção primária pode deste modo exprimir-se em miligramas ou gramas de carbono por metro quadrado por dia. Existem naturalmente variações muito importantes nas medidas de produção primária efectuadas em diversas regiões. Os valores mais baixos são da ordem dos 40 a 50 $\text{mgC}/\text{m}^2/\text{dia}$ (mar dos Sargassos). Valores elevados são da ordem dos 4000 $\text{mgC}/\text{m}^2/\text{dia}$ registados na África do Sul durante uma maré vermelha. Pode igualmente avaliar-se a variação da produção primária ao longo de um período anual numa determinada região. No Atlântico Nordeste os valores médios mais elevados da produção primária são geralmente coincidentes com os máximos de abundância fitoplanctónica registados nos períodos primaveril e outonal. No domínio estuarino as estimativas da produção primária são igualmente muito variáveis. Nas latitudes elevadas, as baixas intensidades luminosas são factores limitantes importantes enquanto que nas regiões tropicais a produção pode ser controlada por outros

factores (nutrientes, salinidade, temperatura...). Nalguns estuários tropicais os valores mais elevados de produção podem variar entre 400 e 1500 mgC/m²/dia.

2.7- Ecologia do zooplâncton

Constituição

Ecosistema neustónico (euneuston, neuston facultativo e pseudoneuston)

O Zooplâncton ou fracção animal do plâncton é constituído pelos organismos planctónicos heterotróficos. No seio do Zooplâncton marinho e estuarino podem reconhecer-se organismos pertencentes à grande maioria dos *Phyla* do reino animal. O ecossistema neustónico é formado por duas entidades cenóticas distintas: o Pleuston e o Neuston. O Pleuston agrupa os animais e vegetais cujas deslocações são fundamentalmente asseguradas pelo vento. Geralmente os organismos pleustónicos possuem flutuadores de tal modo que parte do seu corpo se encontra emersa (Phylum Cnidaria, Classe Hydrozoa, Subordem Rhizophysaliae, *Physalia*, Subordem Chongrophorae, *Porpita*, *Velella*). Os organismos neustónicos são aqueles que vivem nas camadas superficiais das massas de água (primeiros centímetros). Usualmente distinguem-se no seu seio duas categorias distintas: os organismos epineustónicos e os organismos hiponeustónicos. Os primeiros, essencialmente insectos, encontram-se sobretudo nas regiões tropicais ocorrendo na interface ar/água (Phylum Arthropoda, Classe Insecta, Heteroptera, Gerridae, *Halobates*). Os segundos são particularmente abundantes e diversificados em todas as latitudes. Compreendem os vegetais e animais que habitam os primeiros 10cm da coluna de água. O estudo do Neuston (Neustonologia) é relativamente recente. Alguns autores reconhecem a existência de um verdadeiro ecossistema neustónico e uma neustonosfera. A pirâmide trófica do Neuston é essencialmente constituída pelo bacteríoneuston, fitoneuston e hiponeuston animal. A fracção animal do hiponeuston é extremamente diversificada e é a mais característica. Os organismos que passam todo o seu ciclo vital no seio do neuston, isto é nos primeiros centímetros da coluna de água, constituem o holohiponeuston ou hiponeuston permanente. Outros organismos ocorrem unicamente durante parte do ciclo vital no domínio neustónico constituindo o merohiponeuston ou hiponeuston temporário. O holohiponeuston é essencialmente constituído por Copépodes da Família Pontellidae (*Pontella*), que têm uma larga repartição. O merohiponeuston é constituído por formas larvares e juvenis de numerosos *Taxa* planctónicos (Copepoda, Euphauseacea, Decapoda), bentónicos (Decapoda, Polychaeta, Mollusca, Echinodermata, Cirripedia) e ainda pelos ovos e estados larvares planctónicos de numerosos peixes (ictioneuston). Durante o período nocturno é por vezes possível encontrar no seio do neuston numerosas espécies que são bentónicas durante o período diurno e que efectuam importantes migrações verticais (bentohiponeuston). É possível reconhecer no seio do hiponeuston diversas categorias ecológicas: i) Euneuston - organismos que permanecem nas proximidades da superfície das águas (primeiros 10 a 15 cm) durante o ciclo diário; ii) Neuston facultativo - organismos que ocorrem próximo da superfície das águas durante parte do ciclo diário, usualmente durante o período nocturno; iii) Pseudoneuston - organismos cujas máximas concentrações ocorrem abaixo da superfície das águas, mas que podem surgir no seio do hiponeuston pelo menos durante parte do ciclo diário. Os organismos hiponeustónicos exibem adaptações particulares, nomeadamente: (i) Diminuição do peso específico do corpo (*e.g.* enriquecimento em vitelo de alguns ovos de Osteichthyes); (ii) Aumento da flutuabilidade (*e.g.* aumento da superfície relativamente ao volume do organismo, existência de espinhos e apêndices plumosos, desenvolvimento de flutuadores); (iii) Desenvolvimento de uma

coloração intensa (usualmente azulada ou esverdeada). Protecção relativamente às radiações ultravioletas letais para outros planctontes e camuflagem relativamente a potenciais predadores; (iv) Mimetismo (particularmente nalgumas larvas ictioneustónicas). O zooplâncton estuarino é constituído por formas holo- e meroplanctónicas. As formas holoplanctónicas são sobretudo dominadas pelos copépodes. Alguns géneros de copépodes são tipicamente estuarinos (e.g. *Eurytemora*, *Acartia*, *Pseudodiaptomus*, *Tortanus*). Nas zonas a jusante do estuário podem dominar espécies marinhas ou eurihalinas (e.g. *Paracalanus*, *Centropages*, *Oithona*, *Pseudocalanus*, *Temora*, *Eutrepina*, *Harpacticus*). Além dos copépodes outros taxa podem representar igualmente uma fracção importante do holoplâncton estuarino (Ctenophora, Chaetognatha, Misidacea, etc.). As formas meroplanctónicas podem em certas épocas do ano dominar o zooplâncton estuarino (formas larvares de Crustacea Decapoda, Polychaeta, Mollusca, Hydrozoa, ovos e estados larvares de peixes). Nos períodos primaveril e estival as larvas de invertebrados bentónicos são quase sempre as formas mais abundantes (Zoea e Mysis de Malacostraca, Zoea e Megalopa de Brachyura, Veliger de Mollusca, etc.), assim com as fases planctónicas (ovos e estados larvares) de algumas espécies de Osteichthyes. Na maioria dos sistemas estuarinos a diversidade específica é geralmente mais elevada nas regiões a jusante do estuário. Diversas espécies marinhas podem ocorrer nestas áreas. A diversidade específica tende a diminuir nas regiões intermédias e a montante, sofrendo um ligeiro aumento próximo do limite superior do estuário devido sobretudo à ocorrência de espécies dulciaquícolas. A abundância do zooplâncton estuarino é geralmente limitada por dois factores principais. Em primeiro lugar a turbidez funciona como um factor limitante da produção fitoplanctónica e consequentemente da produção secundária. Em segundo lugar em muitos sistemas estuarinos as correntes prevaletentes tendem a transportar os zooplanctontes para o domínio marinho. Muitos zooplanctontes estuarinos exibem estratégias próprias de retenção no interior do estuário, nomeadamente utilizando as correntes de entrada e de saída de água nos estuários parcialmente ou altamente estratificados.

Estudos quantitativos

Biomassa (métodos de estudo)

O peso fresco e o biovolume de zooplâncton podem ser entendidos como uma medida aproximada da biomassa. As medições da biomassa permitem avaliar a quantidade de matéria viva por unidade de superfície ou de volume numa determinada população zooplanctónica. As determinações de biomassa zooplanctónica podem ser efectuadas na totalidade das amostras recolhidas, numa fracção destas ou ainda num ou vários grupos de zooplanctontes. Os métodos utilizados na avaliação da biomassa de microzooplâncton são semelhantes aos utilizados na determinação da biomassa fitoplanctónica. Recorre-se quase sempre à enumeração e medição dos microzooplanctontes segundo o método de Utermöhl (microscópio de inversão). A determinação da biomassa zooplanctónica é usualmente efectuada recorrendo a diversos métodos: (i) gravimétricos; (ii) volumétricos; (iii) composição química e bioquímica; (iv) conteúdo calórico; (v) medição e enumeração dos organismos e (vi) contagem de partículas. Os métodos gravimétricos baseiam-se na determinação do peso dos organismos zooplanctónicos. O peso fresco representa o peso exacto dos organismos zooplanctónicos. Este deve ser avaliado após a remoção da totalidade do líquido intersticial usado na fixação e conservação da amostra. As determinações da biomassa são quase sempre efectuadas recorrendo a amostras previamente fixadas e conservadas em formol. O peso fresco pode sofrer variações consideráveis (diminuição) após um período de conservação elevado. Esta

diminuição é tanto mais acentuada quanto maior for a quantidade de água contida nos organismos. A remoção total do líquido intersticial é difícil de conseguir. A principal desvantagem da utilização do peso fresco na determinação da biomassa reside no facto de uma amostra de zooplâncton conter usualmente numerosas taxa com percentagens muito díspares de água relativamente ao conteúdo orgânico e inorgânico. Esta circunstância pode significar que a estimativa da biomassa zooplanctónica é afectada de alguma imprecisão, especialmente no que diz respeito ao valor nutritivo dos zooplanctontes. O peso seco do zooplâncton representa uma medida do material orgânico e inorgânico após a remoção da água contida nos zooplanctontes. Esta avaliação fornece uma estimativa mais realista da biomassa zooplanctónica e do valor nutricional dos zooplanctontes. A água contida nos organismos deve ser removida de tal modo que o conteúdo orgânico não seja afectado. Os métodos utilizados na remoção da água podem ser variados: liofilização ("freeze drying"), dessecação, secagem utilizando estufas, etc. A liofilização consiste na congelação da amostra (-10 °C a -40 °C) sendo a água (sob a forma de cristais de gelo) removida por sublimação. Se for utilizado material fresco (não fixado e conservado) torna-se necessário que a liofilização seja efectuada o mais rapidamente possível para evitar a decomposição microbiana do material. O tempo requerido para dessecar (recorrendo ao auxílio de um dessecador ou excicador) a amostra é consideravelmente superior ao tempo necessário para remover a água numa estufa (com ou sem ar esforçado). O tempo deve ser suficiente para que o peso seco da amostra não se altere entre duas pesagens sucessivas. A dessecação é habitualmente efectuada à temperatura ambiente enquanto que numa estufa se podem atingir valores da ordem dos 100 °C. A utilização de temperaturas muito elevadas pode ser prejudicial à determinação da biomassa zooplanctónica, por resultarem em perdas de material orgânico. Usualmente utilizam-se temperaturas de secagem em estufa da ordem dos 60 °C durante um período não inferior a 24h. O peso orgânico seco do zooplâncton pode igualmente ser determinado. Neste caso é determinado o peso do material orgânico após a remoção da água e material inorgânico. O peso do material inorgânico é avaliado após a total incineração do material orgânico recorrendo por exemplo ao uso de uma mufla. Utilizam-se geralmente temperaturas da ordem dos 500 °C na incineração do material orgânico. Os métodos volumétricos são talvez os mais utilizados na avaliação da biomassa zooplanctónica. Consistem na determinação do volume dos zooplanctontes contidos numa determinada amostra. São fundamentalmente dois os métodos volumétricos de avaliação da biomassa: (i) volume de sedimentação e (ii) volume de deslocação. O volume de sedimentação pode ser medido com o auxílio de uma proveta graduada cilíndrica ou cónica, após um período de sedimentação não inferior a 24h (24h a 168h), procedendo ou não à remoção do líquido conservante. De um modo geral os volumes de sedimentação de uma amostra de zooplâncton são cerca de duas a quatro vezes superiores aos volumes de deslocação. Nas colheitas que contenham quantidades apreciáveis de zooplanctontes de maiores dimensões (macro- e megaplâncton) estas determinações são afectadas de maior imprecisão. O volume deslocado de zooplâncton pode ser avaliado recorrendo a diversas técnicas. Uma amostra de zooplâncton após a remoção do líquido intersticial é adicionada a um determinado volume de água num recipiente graduado. O volume de plâncton pode ser deste modo directamente determinado. Alternativamente a massa de plâncton pode ser removida de uma amostra (e.g. com o auxílio de filtros de poro adequado) em que se tenha determinado previamente o volume da totalidade do líquido conservante. O volume de deslocação é avaliado através da diferença entre duas medições volumétricas efectuadas (previamente e após a remoção dos zooplanctontes). A biomassa de zooplâncton pode ser definida através da

composição química e bioquímica da amostra. Podem determinar-se as concentrações de certos elementos químicos (carbono, azoto, fósforo, etc.) e bioquímicos (proteínas, lípidos, carboidratos, etc.) dos organismos zooplânctónicos. Este tipo de determinações é mais utilizada no estudo de uma única espécie e de preferência de uma única classe etária de uma espécie. A biomassa pode ser expressa em termos do conteúdo calórico dos zooplânctontes. O valor energético é determinado através da avaliação da quantidade de energia produzida em calorías após a combustão do material orgânico numa atmosfera de oxigénio recorrendo à utilização de uma bomba calorimétrica. A estimativa da biomassa de zooplâncton pode ainda ser efectuada através da medição dos zooplânctontes. As medições podem ser posteriormente convertidas em volumes e pesos dos zooplânctontes de um modo similar ao método utilizado na determinação da biomassa fitoplânctónica. Finalmente pode recorrer-se a processos semi-automáticos na determinação da biomassa. Segundo estes métodos torna-se possível determinar o número e dimensões das partículas numa amostra de zooplâncton com o auxílio de um contador Coulter. Este tipo de técnicas é sobretudo utilizado no estudo do microzooplâncton assim como do fitoplâncton. As estimativas da biomassa zooplânctónica nos sistemas estuarinos são, tal como no caso do fitoplâncton, dificultadas devido à existência de grande quantidade de detritos sestónicos em suspensão.

Variações temporais

Numa determinada região e num determinado nível batimétrico, se não forem consideradas as variações nictemerais, o zooplâncton não apresenta uma constituição homogénea ao longo do tempo. Estas variações da biomassa e composição do zooplâncton podem no entanto ser similares em anos sucessivos. Pode deste modo analisar-se a composição do zooplâncton ao longo de um período anual e interanual e estudar a sucessão das populações zooplânctónicas. Numerosos organismos (bentónicos ou nectónicos) possuem larvas meroplânctónicas que ocorrem no seio plâncton em períodos determinados mais ou menos prolongados no tempo. Estes ciclos reprodutores estão naturalmente relacionados com alguns parâmetros ambientais, nomeadamente com a temperatura das águas (este e outros parâmetros físico-químicos podem funcionar como factores limitantes e/ou condicionantes da reprodução). Algumas formas meroplânctónicas de Echinodermata (larvas pluteus) apresentam um período de vida planctónica estreitamente relacionado com a temperatura média das águas nas regiões neríticas temperadas. Nas águas boreais e austrais o aparecimento no plâncton de formas meroplânctónicas é muito mais limitado no tempo. Esta circunstância está sobretudo relacionada com o sincronismo da reprodução de algumas espécies com os máximos de produção fito- e zooplânctónica. As formas meroplânctónicas (particularmente formas larvares de Hydrozoa, Polychaeta, Crustacea Decapoda e Echinodermata e ovos e estados larvares de peixes - ictioplâncton, entre outras) podem dominar o plâncton nerítico e estuarino em certos períodos do ano. Os organismos holoplânctónicos apresentam igualmente variações importantes ao longo de um período anual. Estas variações estão também relacionadas com alguns parâmetros físico-químicos das águas. Se se considerar as variações estacionais globais do zooplâncton (*i.e.* formas holo- e meroplânctónicas) torna-se evidente a existência de importantes variações da biomassa e composição zooplânctónica ao longo de um período anual. Pode igualmente estudar-se durante um período anual a sucessão das populações de zooplânctontes. Os Copépodes dominam geralmente em biomassa e em número das amostras de zooplâncton. Ao longo de um período anual sucedem-se

no tempo os máximos de ocorrência das diversas espécies de copépodes holoplanctónicos. Outros grupos de zooplanctontes podem igualmente ter uma representação importante nas águas temperadas (Appendicularia, Cladocera, formas larvares de Mollusca, Polychaeta, Crustacea Decapoda, Echinodermata, etc.). Usualmente nas águas temperadas do Atlântico ocorrem dois máximos de abundância de zooplanctontes (em número e biomassa) nos períodos primaveril e outonal. O máximo primaveril é usualmente de maior amplitude relativamente ao outonal. Nos estuários, assiste-se geralmente à existência de um máximo de abundância da biomassa fitoplanctónica durante a primavera, seguido de um máximo de ocorrência de zooplanctontes no final do período primaveril e período estival. A produção primária e secundária nos estuários é condicionada por inúmeros factores (nutrientes, turbidez, transporte de maré, etc.). Além das variações estacionais podem igualmente ocorrer variações anuais na abundância dos organismos zooplanctónicos. Os máximos de abundância de certos grupos de zooplanctontes podem apresentar variações temporais numa base interanual. Alguns estudos efectuados com o auxílio da rede designada por "Longhurst-Hardy Plankton Recorder" permitiram pôr em evidência algumas destas variações, sobretudo no que diz respeito aos índices de abundância e biomassa de zooplanctontes.

Variações espaciais

A composição e abundância do plâncton oceânico e nerítico são naturalmente distintas. O plâncton estuarino apresenta igualmente características particulares. Estudos efectuados com o amostrador contínuo "Longhurst-Hardy" mostraram a existência de uma distribuição espacial não homogénea do zooplâncton e de importantes variações espaciais. As áreas de distribuição dos zooplanctontes são extremamente variáveis. Podem reconhecer-se fundamentalmente dois tipos de distribuição (nerítica e oceânica). No primeiro caso certas espécies são sobretudo abundantes nas regiões costeiras (neríticas), regiões em que certos factores físico-químicos da água apresentam variações importantes. No segundo caso a área de distribuição das espécies é constituída por águas que apresentam uma maior estabilidade físico-química, sobretudo no que diz respeito a dois parâmetros (temperatura e salinidade). Entre estes dois biótopos existem variações consideráveis da composição e abundância dos zooplanctontes assim como das condições físico-químicas prevaletentes. Podem considerar-se espécies tipicamente neríticas e espécies tipicamente oceânicas. O plâncton nerítico é também caracterizado pela existência de numerosas formas larvares de organismos bentónicos (formas meroplanctónicas). Ao contrário no plâncton oceânico, as formas meroplanctónicas são menos abundantes, sendo este sobretudo constituído por formas larvares de organismos nectónicos. De entre os zooplanctontes tipicamente neríticos podem mencionar-se nas regiões temperadas do Atlântico Norte alguns *taxa*: Ctenophora (*Pleurobrachia pileus*); Chaetognatha (*Sagitta setosa*, *Sagitta frederic*); Copepoda (*Lebidocera wollastoni*, *Temora longicornis*, *Acartia tonsa*, *Centrophages hamatus*). O plâncton oceânico é sobretudo constituído por *taxa* distintos: Mollusca Heteropoda, Siphonophora, Copepoda (*Pareuchaeta norvegica*, *Pleuromamma gracilis*, *Centrophages bradyi*). Alguns planctontes podem apresentar áreas de distribuição intermédias entre os domínios nerítico e oceânico. Algumas espécies podem se indicadores de águas costeiras (neríticas), oceânicas ou intermédias, como é o caso dos Chaetognatha do género *Sagitta*. Russell em 1939 pôde distinguir na região do canal da Mancha, baseando na distribuição das espécies de Chaetognatha do género *Sagitta*, diversos tipos distintos de massas de água com características neríticas (*Sagitta setosa*) e intermédias entre a província nerítica e

oceânica (*Sagitta elegans*). Esta noção de espécies indicadoras de diversos tipos distintos de massas de água deve, no entanto, ser utilizada com alguma precaução. A biomassa do zooplâncton estuarino é condicionada por diversos factores. Os padrões de distribuição do zooplâncton têm usualmente uma relação (por vezes pouco evidente) com alguns parâmetros físico-químicos (salinidade, temperatura, oxigénio dissolvido, nutrientes). O transporte induzido pelas correntes de maré é um dos factores mais importantes. A manutenção de uma biomassa importante de zooplâncton no interior de um estuário depende em grande medida deste transporte de massa. Muitos zooplâncton exibem adaptações próprias que resultam na sua manutenção na área do estuário. A tolerância das espécies estuarinas às variações periódicas de alguns parâmetros físico-químicos (salinidade, temperatura, oxigénio dissolvido) surge como um factor primordial.

Migrações verticais nictemerais (principais modalidades)

O estudo da distribuição vertical do zooplâncton permitiu pôr em evidência a existência de variações de curto período ligadas à alternância dia/noite (migrações nictemerais: do grego *nuctos*=noite; *hemera*=dia). Muitos plancton efectuem migrações verticais com um ritmo circadiano. Apesar de existirem numerosas modalidades de migrações verticais nictemerais as características gerais das mesmas podem ser sintetizadas do seguinte modo (BOUGIS, 1974): i) Migração ascendente em direcção à superfície durante o período crepuscular (pôr do Sol) a partir da profundidade diurna (profundidade média ocupada durante o período diurno); ii) Migração descendente por volta do meio do período nocturno; iii) Migração ascendente em direcção à superfície com o raiar da aurora; iv) Migração descendente após o nascer do dia em direcção à profundidade diurna. O facto das migrações verticais nictemerais estarem ligadas à alternância dia/noite, faz supor que a luz e o fotoperíodo são factores intervenientes no seu determinismo. Uma interpretação simples parece estar relacionada com a possível existência de fototactismos negativos exibidos por parte de alguns zooplâncton. A luz, parece ser um dos factores mais importantes no despoletamento das migrações. Outros factores parecem ter, no entanto, alguma importância no processo, nomeadamente a temperatura, a pressão e a atracção gravítica. Em conclusão, a luz parece ser um factor fundamental no despoletamento e manutenção das migrações verticais, sendo a temperatura um factor acessório importante e a pressão e a atracção gravítica factores auxiliares a considerar. Muitas espécies de zooplâncton exibem ritmos endógenos relacionados com as migrações verticais nictemerais. Apesar de uma grande número de zooplâncton efectuem migrações verticais nictemerais, estas não são uma característica universal. No seio de um mesmo grupo de zooplâncton algumas espécies podem exibir um comportamento migrador enquanto que outras não variam a sua posição na coluna de água durante um ciclo diário. A amplitude das migrações verticais pode igualmente ser muito variável. Algumas medições das velocidades ascensionais de alguns organismos zooplânctónicos permitiram pôr em evidência as referidas variações. Algumas espécies de copépodes exibem velocidades ascensionais de 10 a 30m/h, compatíveis com a amplitude das suas migrações verticais (20 a 100m). Diversas espécies de Eufuseáceos possuem velocidades ascensionais mais elevadas (ca. 100m/h) apresentando naturalmente uma amplitude das suas migrações verticais mais marcada. As velocidades ascensionais de alguns zooplâncton são comparativamente menos elevadas relativamente às velocidades de descida, o que pode explicar em parte as dissimetrias observadas nas suas migrações ascendentes e descendentes. No domínio estuarino muitos organismos zooplânctónicos exibem migrações verticais marcadas. Alguns zooplâncton

efectuam migrações verticais relacionadas com a alternância dia/noite (nictemerais) ocorrendo em maiores concentrações próximo da superfície durante o período nocturno e junto ao fundo durante o período diurno. Outros porém exibem migrações verticais relacionadas sobretudo com as correntes de maré. Nos estuário parcialmente estratificados este mecanismo comportamental (geralmente endógeno) pode resultar na manutenção da população no interior do estuário. Existem no entanto numerosas modalidades de migrações verticais efectuadas pelos zooplanctontes estuarinos. As camadas difusoras profundas "Deep Scattering Layers" detectadas frequentemente no domínio oceânico com o auxílio de ecosondas são sobretudo constituídas por organismos zooplanctónicos. Os zooplanctontes que as constituem realizam frequentemente migrações verticais com uma frequência circadiana (subida em direcção à superfície durante o período nocturno e descida após o raiar da aurora). As referidas camadas difusoras podem ser associadas nalguns casos a organismos planctónicos (e.g. Euphauseacea, Siphonophora, ...) mas também com alguns organismos micronectónicos (e.g. Osteichthyes, Myctophidae).

Nutrição e metabolismo

O conhecimento dos hábitos alimentares dos zooplanctontes, permite avaliar o papel desempenhado por cada espécie nas cadeias tróficas. Os termos herbívoro, carnívoro e omnívoro são correntemente utilizados no caso dos zooplanctontes que se alimentam sobretudo à base de fitoplanctontes, zooplanctontes ou de fito- e zooplanctontes respectivamente. Os termos monofágico e polifágico são também empregues no caso dos zooplanctontes se alimentarem de uma ou várias espécies-presa respectivamente. O método mais comum para estudar os hábitos alimentares dos zooplanctontes consiste na análise dos conteúdos do tubo digestivo. Os resultados obtidos através deste tipo de estudos devem, no entanto, ser interpretados judiciosamente. As espécies-presa são, na maior parte dos casos, difíceis de identificar devido sobretudo ao estado avançado de digestão que normalmente exibem. Durante o processo de amostragem os zooplanctontes de maiores dimensões podem ingerir durante o tempo de arrasto outros organismos zooplanctónicos e fitoplanctónicos devido sobretudo às perturbações causadas pela colheita. Finalmente os conteúdos dos tubos digestivos de alguns zooplanctontes podem conter alimentos ingeridos pelas suas espécies-presa após a digestão parcial destas. Se todos estes factores forem considerados previamente torna-se possível efectuar estudos quantitativos e qualitativos da ecologia alimentar de organismos zooplanctónicos. Com a finalidade de minimizar a quantidade de organismos ingerida acidentalmente durante o processo de colheita, é por vezes necessário anestesiar os zooplanctontes *in situ* (i.e. logo após a sua entrada na rede de plâncton) por exemplo utilizando determinados produtos químicos. Pode igualmente estudar-se o regime alimentar de alguns zooplanctontes que constituem presas preferenciais de predadores de níveis tróficos mais elevados (bentónicos ou nectónicos), nomeadamente através da análise dos conteúdos gástricos deste últimos. Os hábitos alimentares de alguns zooplanctontes podem ser determinados através do estudo das características morfológicas dos apêndices alimentares. Por exemplo nos Copepoda, as maxilas de espécies herbívoras (e.g. *Calanus*, *Eucalanus*) contêm numerosas setae, cada uma possuindo inúmeras setulas, que têm por finalidade capturar, através de um processo de filtração, organismos fitoplanctónicos. O aparelho bucal destas espécies é adequado à ingestão e trituração de partículas geralmente de pequenas dimensões. Nos Copepoda carnívoros (e.g. *Candacia*, *Tortanus*) as maxilas são providas de setae apropriadas à captura de pequenos

organismos zooplanctónicos. As suas mandíbulas possuem dentes robustos. As espécies de hábitos omnívoros possuem apêndices alimentares intermédios. O estudo dos hábitos alimentares dos zooplanctontes foi pela primeira vez empreendido por M.L. Lebour no início da década de 1920. Numerosos estudos da ecologia alimentar dos organismos zooplanctónicos têm sido realizados recentemente. Os organismos zooplanctónicos são raramente herbívoros exclusivos. Se exceptuarmos algumas espécies exclusivamente carnívoras, a grande maioria apresentam um regime alimentar eurifágico ou omnívoro. Os hábitos alimentares de alguns grupos de zooplanctontes são discriminados em seguida: Cnidaria - Geralmente carnívoros. Alguns grupos possuem uma alimentação à base de fitoplanctontes e/ou micro-zooplanctontes (e.g. Rhizostomeae). Capturam as espécies-presa com o auxílio de tentáculos. Algumas espécies apresentam uma alimentação selectiva; Ctenophora - Carnívoros. Alimentam-se de espécies-presa variadas (Copepoda, Euphauseacea, Ictioplâncton, ...). Os Cydippidae e Cestidae capturam as espécies-presa com o auxílio de tentáculos. Os Lobata utilizam tentáculos e lobos orais. Os zooplanctontes do género *Beroe* alimentam-se quase exclusivamente de outros Ctenophora; Heteropoda - Carnívoros; Pteropoda - Os Gymnosomata são carnívoros. Os Thecosomata capturam as espécies-presa com o auxílio de um muco que segregam; Polychaeta - Quase todos carnívoros. Os zooplanctontes do género *Tomopteris* são predadores activos; Cladocera - Omnívoros e suspensívoros. Algumas espécies alimentam-se de fitoplanctontes, mas a maioria captura activamente microzooplanctontes; Ostracoda - Omnívoros na maior parte dos casos. Alguns Ostracoda bati- e abissopelágicos são sobretudo carnívoros (e.g. *Gigantocypris*). Outras espécies alimentam-se de restos fecais de Copepoda (e.g. *Conchoecia*); Copepoda - As espécies das famílias Calanidae e Eucalanidae são omnívoras e herbívoras. As restantes espécies de Copepoda são geralmente eurifágicas e carnívoras. Estudos experimentais revelaram existir numerosas estratégias alimentares possíveis. Espécies consideradas herbívoras podem alimentar-se de nauplii de *Artemia* e outras presas de pequenas dimensões. Muitos Calanoida são espécies filtradoras e suspensívoras ("suspension-feeders", "particle-feeders"); Mysidacea - Geralmente omnívoros. A grande maioria das espécies neríticas alimenta-se sobretudo de partículas sedimentares e não de partículas suspensas na coluna de água; Amphipoda - Tipicamente carnívoros; Euphauseacea - Algumas espécies são carnívoras. Outras são filtradoras, suspensívoras e eurifágicas. *Euphausea suberba* (krill antártico) é uma espécie sobretudo herbívora, podendo no entanto ingerir microzooplâncton; Chaetognatha - Tipicamente carnívoros; Appendicularia - Herbívoros e detritívoros. Segregam uma câmara gelatinosa que contém um elaborado sistema de filtração. Alimentam-se sobretudo de nanoplâncton. Quando a câmara não efectua uma filtração eficiente, assiste-se à sua rejeição e à segregação de uma nova estrutura. Alguns Appendicularia podem rejeitar e segregar uma nova câmara no espaço de algumas horas; Thaliacea - Omnívoros ("particle-feeders"). Alimentação aparentemente não selectiva. Podem utilizar-se diversas unidades na estimativa do índice alimentar dos organismos zooplanctónicos: Taxa de filtração - Volume de água filtrado pelo organismo por hora e por dia. A taxa de filtração refere-se ao volume total de água filtrada ao longo de um determinado período. Pode igualmente avaliar-se o volume de água em que a totalidade das partículas alimentares foram removidas durante o mesmo período ("Clearance rate"). Estas duas taxas são idênticas unicamente quando o aparelho filtrador captura a totalidade das partículas alimentares. De um modo geral não são capturadas a totalidade das potenciais espécies-presa filtradas; Taxa de herbívoros - Número de fitoplanctontes ingeridos pelo organismo por hora e por dia. Taxa restrita aos zooplanctontes exclusivamente herbívoros. Pode ser

utilizada nestas espécies como sinónimo de Taxa de filtração; Taxa de predação - Número de espécies-presa consumidas pelo organismo por hora e por dia. Deve ser utilizada no caso dos zooplantontes carnívoros. Pode no entanto ser usada para definir a quantidade de fitoplanctontes ingeridos por unidade de tempo nas espécies herbívoras; Taxa de ingestão - O peso ou conteúdo calórico das espécies-presa ingeridas pelo organismo por hora e por dia. Pode ser estimada a partir da taxa de herbívoros ou de predação desde que se conheça previamente o peso ou conteúdo calórico das espécies-presa. Pode igualmente ser determinada a partir da taxa de filtração se se conhecer a concentração média das partículas alimentares. Expressa-se geralmente em termos de peso seco, matéria orgânica, carbono ou azoto. A taxa de filtração representa uma medida da capacidade do organismo zooplantónico capturar espécies-presa e não o seu verdadeiro índice alimentar. As diferentes taxas de filtração exibidas por distintos zooplantontes são difíceis de comparar devido fundamentalmente às diferentes taxas de retenção das espécies-presa. As taxas de herbívoros ou de predação são igualmente de difícil comparação, uma vez que as distintas espécies-presa possuem conteúdos calóricos e pesos diversos. A taxa de ingestão é talvez a mais útil na comparação das taxas de alimentação dos zooplantontes com distintos hábitos e estratégias alimentares. O índice alimentar dos zooplantontes pode ser determinado em condições experimentais controladas. Geralmente estes estudos são efectuados com uma única espécie de preferência no mesmo estágio de desenvolvimento. São diversos os métodos utilizados na avaliação do índice alimentar em condições experimentais controladas. O mais simples consiste no seguimento do decréscimo ao longo do tempo da concentração em partículas alimentares incubadas. Um outro método consiste em avaliar o teor em matéria orgânica antes e após a introdução num recipiente das espécies cujo índice alimentar se pretende estudar. A marcação das partículas alimentares pode igualmente ser efectuada, nomeadamente recorrendo a traçadores radioactivos (^{32}P ou ^{14}C). A taxa de assimilação (ou taxa de digestão) representa a quantidade de alimentos que foram ingeridos e digeridos. Unicamente uma parte dos alimentos ingeridos é absorvida ao nível do tubo digestivo. A determinação da taxa de assimilação requer o conhecimento prévio da quantidade de alimento consumido e da quantidade de alimento eliminado, sendo usualmente expressa em termos percentuais. As quantidades de alimento consumido e eliminado são geralmente expressas em peso seco, em peso orgânico, em teor de carbono, azoto ou fósforo. As taxas de assimilação variam consideravelmente, tendo sido registados valores entre 6 e 99%. Esta enorme variação não é de estranhar se se considerar a enorme diversidade de organismos planctónicos e a variedade de planctontes consumidos e de consumidores. Pode igualmente, recorrendo a procedimentos experimentais mais ou menos complexos, determinar as taxas de respiração (ou taxas de consumo de oxigénio) e de excreção dos zooplantontes. Estas devem ser sempre relacionada com a actividade (metabolismo) do organismo a estudar. As taxas de crescimento podem ainda ser estudadas em condições experimentais controladas.

Produção secundária

A produção secundária pode definir-se como a produção de matéria orgânica efectuada pelos organismos que obtém energia a partir de produtores primários. A produção de uma população zooplantónica, durante um determinado intervalo de tempo pode ser definida através da seguinte equação: $P = L + (B_t - B_0)$; em que, $(B_t - B_0)$ - diferença em biomassa realizada durante o intervalo de tempo t , L - mortalidade durante o intervalo de tempo t . A Produção é usualmente expressa em termos de biomassa por unidade de superfície (m^2) e unidade de tempo. No que diz

respeito à unidade de tempo, utiliza-se o ano (produção anual), quando a produção é marcadamente estacional (latitudes elevadas), o dia ou o mês (produção diária ou mensal) quando a produção é relativamente estável ao longo do ano (latitudes baixas e intermédias). A biomassa e a produção podem ser expressas em termos de peso fresco, peso seco, peso orgânico, conteúdo calórico e carbono (mais frequente). Os trabalhos efectuados sobre a produção secundária planctónica são menos frequentes relativamente à determinação da produção primária. São diversos os métodos utilizados na determinação da produção secundária. Usualmente considera-se que a totalidade da produção que deriva da produção primária pode ser considerada como produção secundária no domínio planctónico. Reconhecem-se, no entanto, diversos níveis distintos de produção no seu seio, nomeadamente: nível 2 (herbívoros); nível 3 (carnívoros); nível 4 (carnívoros predadores de carnívoros). O nível 1 está reservado à produção primária e o nível 0 aos elementos precursores da matéria orgânica. A produção secundária aos níveis 2/3 será por exemplo a realizada pelos copépodes com uma alimentação mista à base de fitoplâncton e de microzooplâncton. A produção dos eufuseáceos poderá ser considerada como uma produção de nível 3, por estes consumirem sobretudo copépodes herbívoros, mas pode igualmente ser uma produção de nível 2 (consumo de fitoplanctontes) ou de nível 4 (consumo de copépodes carnívoros e de Chaetognatha). O método das cohortes ou das curvas de Allen é um dos métodos utilizados na determinação da produção secundária. Uma cohorte pode ser definida com um grupo de organismos de uma mesma espécie nascidos durante um intervalo de tempo limitado. Uma vez que estes apresentam dimensões idênticas podem ser reconhecidos como um grupo separado no seio da população, durante um intervalo de tempo mais ou menos longo. Se a reprodução é contínua as cohortes são difíceis de reconhecer. Ao contrário se a reprodução for descontínua, isto é delimitada no tempo, as cohortes são de fácil identificação, podendo ser seguidas no tempo, tornando-se deste modo possível estimar a produção. O emprego do método das cohortes implica que estas sejam facilmente identificáveis. No caso dos peixes, cuja idade é na maior parte dos casos de fácil determinação, as cohortes podem ser seguidas ao longo do tempo, sob a forma de classes de idade. Nos organismos bentónicos, em que as deslocções são frequentemente limitadas no espaço, a observação das cohortes é geralmente facilitada se a reprodução for anual. No caso dos organismos zooplanctónicos, devido sobretudo aos movimentos das massas de água e à heterogeneidade da sua distribuição espacial (micro-distribuição) e à existência comum de várias gerações anuais, o emprego do método das cohortes reveste-se de maiores dificuldades. O método dos crescimentos cumulados pode ainda ser utilizado na avaliação da produção secundária. Neste método estima-se a produção diária, o acréscimo diário em peso ou o crescimento (w). A partir do conhecimento do número de indivíduos de uma mesma classe etária (n_x), a produção desses indivíduos será igual a $n_x \cdot w$, e para a totalidade dos indivíduos de diferentes classes de idade será $w \sum n_x$. O princípio do método é relativamente simples, mas na prática a sua utilização reveste-se de algumas dificuldades. A curva de crescimento $w=f(t)$ deve ser previamente obtida recorrendo a experimentação. A influência da variação da temperatura das migrações verticais nictemeraias e de outros factores no crescimento das populações zooplanctónicas devem ser igualmente estudadas. O cálculo teórico implica também que a composição etária da população seja previamente conhecida o que nem sempre é possível. Podem ainda utilizar-se outros métodos na determinação da produção secundária, nomeadamente: (i) método do tempo de renovação da população ("turnover"); (ii) método fisiológico; (iii) modelos matemáticos. Existem poucas estimativas da produção secundária relativamente às determinações da produção primária. A maioria das estimativas efectuadas referem-se a populações de

copépodes, e em menor número ao zooplâncton global e a algumas espécies de eufauseáceos. Em face dos resultados obtidos é possível extrapolar que valores da ordem dos 50 a 100 mgC/m²/dia são comuns para a produção secundária nas regiões temperadas. Valores da ordem dos 10 a 30% podem ser obtidos a partir da relação Produção secundária / produção primária (P_{II}/P_I) nas mesmas regiões. A relação produção secundária / biomassa do zooplâncton numa base diária (P/B) pode variar entre 0,002 e 0,23, apresentando geralmente uma dispersão inferior (0,03/0,10). A mesma relação considerada numa base anual apresenta naturalmente variações de maior amplitude.

2.8- Ecologia do ictioplâncton

Constituição e um pouco de história

Interesse do estudo do ictioplâncton

O ictioplâncton é constituído pelos ovos e estados larvares planctónicos dos peixes. A maioria dos Osteichthyes marinhos emite ovos planctónicos. Os ovos pelágicos apresentam geralmente dimensões reduzidas (ca. 1mm). O diâmetro da cápsula pode variar entre 0.5 e 5.5mm. Todos os ovos pelágicos são transparentes e a sua forma é geralmente esférica. Alguns apresentam, no entanto, formas diversas (elipsoidal, ovóide, etc.). Os ovos possuem uma membrana externa perfurada por um número variável de poros. No seio de uma espécie as características do ovo (dimensões, número e dimensões das gotas de óleo, pigmentação, morfologia e desenvolvimento do embrião) são pouco variáveis. O período de desenvolvimento embrionário é extremamente variável, sendo característico para cada espécie e dependente sobretudo da temperatura. As larvas recém-eclodidas apresentam um saco vitelino mais ou menos desenvolvido que é gradualmente consumido (alimentação endógena). Após o desenvolvimento progressivo dos sistemas sensorial, circulatório, muscular e digestivo, as larvas passam a alimentar-se activamente de organismos planctónicos (alimentação exógena). Os estados larvares com saco vitelino possuem características próprias que podem ser utilizadas na sua identificação (padrões pigmentares, forma e dimensões do corpo, número de miómeros, etc.). Os estados larvares mais avançados podem desenvolver características transitórias, também utilizadas na sua identificação (padrões pigmentares, espinhos, cristas, etc.). Durante este período da vida planctónica as larvas tornam-se semelhantes ao animal adulto, apresentando características merísticas similares. No final do período larvar assiste-se à transformação gradual ou brusca correspondente à passagem à fase juvenil. A larva após um período de vida planctónica passa a ter uma existência nectónica, bentónica ou necto-bentónica. O estado juvenil pode ser caracterizado por surgirem características similares ao animal adulto: formam-se todos os raios das barbatanas e as escamas, e o esqueleto axial e apendicular apresentam uma ossificação avançada. o padrão pigmentar é semelhante ao do adulto, assim como a forma do corpo. Apesar destas serem as características gerais dos primeiros estados de desenvolvimento dos peixes ósseos, existem numerosas variações. As fases planctónicas dos peixes de profundidade são mal conhecidas. Muitas espécies costeiras e estuarinas produzem ovos bentónicos ou demersais, que apresentam geralmente dimensões superiores a 1mm. Nestas espécies o desenvolvimento desde a eclosão até ao estado juvenil é geralmente directo, adquirindo os estados larvares gradualmente características semelhantes ao adulto, (merísticas, forma e pigmentação). Os ovos bentónicos são frequentemente aderentes ao substrato e depositados em conjunto. Podem observar-se cuidados parentais em muitas espécies, não só em relação ao estado embrionário (ovo) como

aos estados larvares (larva). No período que medeia entre a postura e o recrutamento a maioria dos peixes ósseos sofrem transformações importantes na sua morfologia externa e interna, assim como no seu comportamento. Após a eclosão, as larvas apresentam um desenvolvimento pouco avançado, sendo no período subsequente de vida planctónica que as características adultas são gradualmente adquiridas. Trata-se de um processo contínuo, existindo porém fases que é importante delimitar. A terminologia empregue para designar as diversas fases da vida planctónica dos Osteichthyes não se encontra ainda uniformizada apesar de numerosos autores se terem debruçado sobre o problema. As designações mais correntemente empregues são fundamentalmente três: Ovo -fase compreendida entre a fecundação e a eclosão (período embrionário); Larva - fase compreendida entre a eclosão e a metamorfose (período larvar). A metamorfose é coincidente com o final da vida planctónica e com o aparecimento das escamas e de uma pigmentação e forma essencialmente idênticas à do animal adulto. Durante o estado larvar assiste-se à flexão urostilar, sendo por vezes conveniente dividir o período larvar em diversas etapas tendo em consideração este aspecto do desenvolvimento (pré-flexão, flexão, pós-flexão). A flexão da região terminal da notocorda é geralmente acompanhada por um desenvolvimento rápido das barbatanas, da forma do corpo, das capacidades locomotoras, e das estratégias alimentares; Juvenil - fase compreendida entre a metamorfose e a primeira maturação sexual. Alguns estados de transição podem, no entanto, ser reconhecidos, nomeadamente: a fase em que as larvas apresentam um saco vitelino (entre a eclosão e a absorção completa das reservas vitelinas) (larva com saco vitelino); a fase de transformação (entre a absorção das reservas vitelinas e a fase juvenil). A metamorfose ocorre no final deste último estado. Os primeiros estados de vida de alguns peixes incluem ainda alguns estados ontogenéticos particulares que receberam designação próprias: *leptocephalus* (Anguilliformes); *scutatus* (*Antennarius*); *vexillifer* (Carapidae); *kasidoron* (*Gibberichthys*). Nalguns casos ainda, algumas características do desenvolvimento ontogenético permitem subdividir alguns destes estados (e.g. o estado *leptocephalus* pode ser subdividido em engiodontico e euriodontico). Os caracteres que podem ser utilizados na identificação dos ovos planctónicos dos peixes são variados: i) presença ou ausência de gotas de óleo; ii) vitelo homogéneo ou segmentado; iii) dimensões do espaço perivitelino; iv) aparência da membrana (lisa ou ornamentada); v) dimensões da cápsula ou córion; vi) forma da cápsula ou córion; vii) características dos estádios embrionários mais avançados e do embrião; presença ou ausência de padrões pigmentares, pigmentação dos olhos, pigmentação das reservas vitelinas e gota de óleo. A maioria dos ovos pelágicos são esféricos. Alguns ovos apresentam formas elipsoidais (*Engraulis*, *Anchoa*) ou ovóides (Gobiidae, Scaridae, Ophidiidae). Alguns ovos bentónicos podem apresentar formas irregulares, especialmente quando são depositados em quantidades apreciáveis. As dimensões mais frequentes para a cápsula dos ovos são próximas de 1mm (podem variar entre 0.5 e 5.5mm). Os ovos bentónicos podem apresentar dimensões superiores mais elevadas (ca. 7.0 a 8.0mm e.g. Salmonidae, Anarhichadidae, Zoarcidae). A maioria dos ovos pelágicos contém uma única gota de óleo. As gotas de óleo podem estar presentes (em número e dimensões variadas) ou ausentes. As suas dimensões variam geralmente entre 0.10 e 1.0mm. O número, posição e coloração das gotas de óleo podem ter interesse taxonómico. Pode-se assistir a uma migração das gotas de óleo no decurso do desenvolvimento embrionário. A aparência do vitelo é outro carácter com interesse taxonómico. As reservas vitelinas podem ser homogéneas ou segmentadas. A segmentação surge normalmente nas formas mais primitivas e o vitelo é homogéneo em formas mais evolucionadas. A aparência do córion é igualmente importante. Pode apresentar-se liso ou

ornamentado. Estruturas poligonais salientes são características de algumas espécies. As dimensões do espaço vitelino são também variáveis e constituem outro carácter diagnosticante. A maioria dos ovos possui um espaço perivitelino pouco desenvolvido. Outras espécies porém podem apresentar espaços perivitelinos consideráveis, especialmente espécies pouco evoluídas (Clupeiformes, Anguilliformes, Salmoniformes). Os caracteres associados ao desenvolvimento do embrião são igualmente úteis na identificação dos ovos. De entre estes podem mencionar-se os padrões pigmentares do embrião, das reservas vitelinas e da(s) gota(s) de óleo. As larvas logo após a eclosão apresentam geralmente dimensões inferiores a 5mm. Nas larvas recém-eclodidas, o saco vitelino é usualmente uma estrutura proeminente visível na região anterior do corpo. Nos ovos cujo período de desenvolvimento embrionário é curto, as larvas recém-eclodidas apresentam geralmente olhos não pigmentados, a boca e o tubo digestivo não são funcionais e o anus não se encontra ainda aberto. A quase totalidade do corpo é envolvido por uma barbatana primordial na qual não se reconhecem ainda as barbatanas ímpares. Nalgumas espécies o padrão pigmentar, a presença ou ausência de gotas de óleo e a sua posição no saco vitelino, podem ser utilizados como características diagnosticantes. A pigmentação do corpo, do saco vitelino e das gotas de óleo são igualmente características a considerar. No decurso do desenvolvimento embrionário os olhos adquirem pigmentação, a boca, o ânus e o tubo digestivo tornam-se funcionais. A posição do anus pode constituir uma característica diagnosticante. Pode encontrar-se próximo ou afastado da parte posterior das reservas vitelinas. Nos Gadoidea a abertura do ânus não se efectua na margem da barbatana primordial mas de um dos seus lados (geralmente no lado direito). Durante o desenvolvimento ontogenético as reservas vitelinas são gradualmente consumidas. Os padrões pigmentares podem variar neste período. A utilização completa das reservas vitelinas marca o final de uma etapa importante na fase larvar. A larva após um período de alimentação endógena passa a poder alimentar-se exogenamente. No início a barbatana primordial é ainda aparente. O urostilo sofre uma flexão e as barbatanas ímpares e pares sofrem um desenvolvimento importante. Nesta fase assiste-se ao desenvolvimento de um padrão pigmentar que é geralmente característico para cada espécie. As características merísticas são as mais importantes na identificação dos estados larvares dos peixes ósseos. Todas as características mensuráveis podem ser importantes, mas o número de miómeros/vértebras e o número de raios das barbatanas têm um interesse particular. As variáveis merísticas podem permitir a distinção entre diversos níveis taxonómicos (e.g. o número de raios da barbatana caudal e das barbatanas pélvicas podem permitir a distinção de ordens ou famílias, o número de raios das barbatanas dorsal, anal e peitorais podem permitir distinguir géneros ou espécies).

O início dos estudos dos ovos e estados larvares dos peixes situa-se no final do século XIX. Em 1865, G.O. Sars efectua as primeiras investigações sobre a pesca de *Gadus morhua* e verifica que esta espécie possui ovos planctónicos. Esta descoberta põe fim à controvérsia gerada na época de que as técnicas convencionais de arrasto de fundo levadas a cabo por embarcações comerciais provocariam a destruição de posturas de certas espécies de interesse económico. Estes factos contribuíram para que diversos autores se tenham debruçado sobre o estudo da postura de algumas espécies comercializáveis, particularmente na Europa, no período que decorreu de 1880 a 1900. Verificou-se deste modo que a maioria das espécies com interesse económico possuíam ovos e estados larvares planctónicos. Podem citar-se como pioneiros os trabalhos realizados por investigadores ingleses (J.T. Cunningham, W.C. M'Intosh & A.T. Masterman, W.C. M'Intosh & E.E. Prince, E.W.L. Holt) alemães (E.

Ehrenbaum) e italianos (F. Raffaele). Através de fecundações artificiais estes autores puderam descrever os ovos e os primeiros estados larvares de cerca de 80% dos teleósteos com interesse económico com um pormenor suficiente para permitir a identificação segura dos ictioplanctontes susceptíveis de serem capturados na área em que efectuaram os seus estudos. A descrição dos estados larvares mais avançados só pôde ser levada a cabo após a utilização generalizada de engenhos para a colheita de plâncton, os quais foram pela primeira vez aperfeiçoados e usados com esta finalidade por C.G.J. Petersen. Com o auxílio das referidas redes de plâncton, concebidas para a colheita de ictioplanctontes, foi possível filtrar um volume de água suficiente para se capturarem a maioria dos estados larvares dos teleósteos. Estes estudos foram empreendidos no início do século XX (1900 a 1930) fundamentalmente por dois investigadores dinamarqueses (J. Schmidt e C.G.J. Petersen) e ainda por R.S. Clark, E. Ford e M.V. Lebour. De entre estes autores há que salientar os trabalhos dos dois primeiros que constituíram um ponto de partida para a realização de publicações subsequentes. J. Schmidt descreveu um grande número de estados larvares de peixes baseando-se em séries cronológicas de larvas. A metodologia empregue foi na sua essência seguida por autores subsequentes tendo-se deste modo descrito os ictioplanctontes de um grande número de espécies. O referido autor é no entanto mais conhecido pelos trabalhos que efectuou sobre a enguia europeia (*Anguilla anguilla*), particularmente no que diz respeito ao estabelecimento da sua área preferencial de postura (mar dos Sargassos). E. Ehrenbaum compilou entre 1905 e 1909, num trabalho em dois tomos, os conhecimentos adquiridos até à data, sobre os ovos e estados larvares dos peixes marinhos do Atlântico Nordeste. O referido trabalho constitui ainda hoje uma referência fundamental para a identificação dos ovos e estados larvares planctónicos de teleósteos. Os trabalhos pioneiros de L. Sanzo (que publicou entre 1905 e 1940 cerca de 65 contribuições para o conhecimento dos ictioplanctontes que ocorrem no mar Mediterrâneo) serviram de base à elaboração de uma monografia intitulada "Uova, larve e stadi giovanili di Teleostei" que surgiu integrada na série de estudos efectuados sobre a Fauna e Flora do Golfo de Nápoles. A referida monografia foi publicada em quatro tomos durante um período de cerca de 25 anos (1931-1956), tendo sido elaborada a partir de material biológico recolhido por S. Lo Bianco. Este último, no entanto, não surge como autor de nenhuma secção da monografia, sendo U. D'Ancona o responsável pela sua edição. E. Bertelsen foi o primeiro autor a utilizar os caracteres larvares na revisão sistemática de um grupo de peixes marinhos (Ceratoidei). Este autor, recorrendo ao uso de caracteres ontogenéticos e do animal adulto, pôde resolver alguns problemas relacionados com a diagnose específica, dimorfismo sexual e filogenia do grupo. Outros autores reconheceram a utilidade do estudo dos caracteres larvares na elucidação da posição taxonómica e relações filogenéticas, tendo usado estes caracteres, mais ou menos profundamente, nalguns trabalhos de índole sistemática. A profusão de trabalhos publicados sobre este tema demonstra bem o interesse que tem a inclusão futura de caracteres larvares no estudo das relações filogenéticas entre os diversos *taxa*. O grande número de trabalhos efectuados até à data sobre os ovos e estados larvares planctónicos dos peixes contribuíram para que se conheçam actualmente os ictioplanctontes de cerca de 2/3 das 450 famílias actuais de teleósteos. Após um período inicial em que a investigação se debruçou sobre a inventariação e descrição, tão exaustiva quanto possível, dos ictioplanctontes recolhidos, o trabalho subsequente incidiu prioritariamente sobre a delimitação das épocas e áreas de postura, assim como sobre a estimativa das dimensões do "stock" a partir da colheita quantitativa de ictioplanctontes.

O estudo dos ovos e dos estados larvares planctónicos dos peixes (*i.e.* do ictioplâncton) tem contribuído sobremaneira para o avanço da investigação nos domínios da Ictiologia e da Biologia Pesqueira. Os diferentes aspectos desse estudo podem ser sintetizados do seguinte modo (RÉ, 1984a): i) Estudos de Sistemática e Ecologia; Clarificação da posição sistemática e/ou filogenética de certas espécies ou grupos de espécies; Estudos de desenvolvimento, alimentação, crescimento, mortalidade, transporte e comportamento dos estados larvares dos peixes; ii) Estudos de identificação e avaliação de recursos pesqueiros; Conhecimento das épocas de postura a partir do período de captura dos ictioplanctontes; Delimitação das áreas frequentadas pela população adulta no momento da postura (área de postura); Estimativa da biomassa da população adulta através da avaliação da abundância e distribuição dos ictioplanctontes; Estimativa dos factores que influenciam a variabilidade do recrutamento; Avaliação das abundâncias relativas das populações de espécies com interesse económico; Avaliação das modificações espacio-temporais da composição e abundância dos recursos pesqueiros; Identificação e avaliação de novos recursos pesqueiros. A partir da estimativa do número de ovos emitidos por uma dada espécie no decurso do seu ciclo anual de reprodução (produção anual), e com base no conhecimento da fecundidade absoluta das fêmeas, é possível calcular o número de indivíduos do referido sexo que participaram na postura. Se se conhecer a proporção de fêmeas na população ("sex ratio") e o peso médio dos indivíduos que a compõem, é possível avaliar o número de reprodutores dos dois sexos assim como a sua biomassa. Os principais erros decorrentes da estimativa da biomassa de reprodutores recorrendo a este método são principalmente devidos ao cálculo da produção anual de ovos e/ou larvas. Estas estimativas exigem igualmente que se faça uma cobertura espacio-temporal da postura da espécie a estudar, o que requer a utilização de meios operacionais muito importantes. Recentemente foi descrito um método alternativo para estimar a biomassa de reprodutores em espécies cuja reprodução seja parcial ou seriada. O método de produção de ovos (MPO) foi desenvolvido para estimar a biomassa de reprodutores de *Engraulis mordax*. O referido método tem vindo a ser aplicado com sucesso em espécies (sobretudo Clupeoidei) que apresentem uma reprodução múltipla ou assíncrona. As principais vantagens da utilização deste método estão relacionadas com os seus baixos custos e sobretudo com o facto de se obter uma estimativa precisa da biomassa de reprodutores num único cruzeiro. Os ovos são colhidos com o auxílio de uma rede de plâncton especialmente concebida para o efeito (CALVET) arrastada num trajecto vertical cobrindo uma unidade de amostragem (usualmente 0,05 m²). Os adultos são colhidos durante o cruzeiro utilizando métodos tradicionais de amostragem (arrasto de fundo ou pelágico). A fecundidade parcial é determinada através da enumeração dos ovócitos hidratados nos ovários das fêmeas maduras antes da sua emissão. A fracção de fêmeas que se reproduzem por dia (frequência de postura) é determinada através da análise histológica dos folículos post-ovulatórios observados nos ovários (após a emissão de um óvulo os folículos que o envolvem degeneram rapidamente sendo possível determinar a tempo decorrido entre esta e a amostragem). Actualmente, um dos principais problemas da investigação no domínio da Biologia Pesqueira, relaciona-se com a compreensão dos processos que condicionam a variabilidade da força anual do recrutamento (o recrutamento pode ser sumariamente definido como a adição de uma nova classe anual à população adulta). O desenvolvimento de técnicas de investigação específicas que possibilitam o estudo pormenorizado da ecologia, crescimento, alimentação, condição, estado nutricional/inanição, predação e mortalidade dos primeiros estados de desenvolvimento (ovos e estados larvares planctónicos dos peixes) e a possibilidade de utilização de novos equipamentos na

investigação dos ambientes estuarino e oceânico, torna possível iniciar e realizar com bons resultados este tipo de estudos. A compreensão de tais processos reveste-se de particular importância se atendermos à influência que estes têm na abundância das futuras capturas dos recursos e na sua gestão a médio e longo prazo. A grande maioria das populações produz, com uma periodicidade anual, uma quantidade variável de ovos e estados larvares planctónicos, que sobrevivem até à fase do recrutamento. Os primeiros estados de desenvolvimento dos peixes, são particularmente sensíveis às condições do meio. O número de indivíduos que atingem a fase de recrutamento é muito variável. Os processos envolvidos na variabilidade do recrutamento não estão ainda totalmente esclarecidos. O sucesso ou falha do recrutamento pode depender de diversos factores. As disponibilidades alimentares e predação desempenham provavelmente um papel importante, sendo ambos dependentes, em maior ou menor grau, das condições do meio. Outros factores, tais como as correntes, ventos, turbulência e/ou estratificação da coluna de água, podem também intervir no processo. A influência deste conjunto de factores na variabilidade do recrutamento não pode ser estudada isoladamente. A abordagem desta problemática requer um estudo multidisciplinar e integrado, mobilizando os recursos científicos e tecnológicos necessários. É vulgarmente aceite que o recrutamento anual é determinado durante os primeiros estados de desenvolvimento, em particular durante os estados planctónicos (estado embrionário e estado larvar). O esclarecimento dos processos envolvidos na variabilidade do recrutamento tem sido frequentemente associado a três factores: (i) mortalidade por inanição larvar; (ii) predação; (iii) transporte. Estas hipóteses postulam que a inanição larvar, a predação exercida sobre os ovos e estados larvares e o transporte dos mesmos para áreas desfavoráveis, determinam em grande medida a força do recrutamento. De acordo com a hipótese da inanição larvar, o sucesso do recrutamento depende das disponibilidades alimentares relativamente aos primeiros estados larvares (após a absorção completa das reservas vitelinas). A distribuição "contagiosa" que tem por resultado a formação destas agregações de alimento potencial, só pode, segundo alguns autores, formar-se em águas estratificadas e com baixo hidrodinamismo, no meio marinho. As tempestades e o afloramento costeiro, podem deste modo estar na base da morte dos estados larvares por inanição. O estado nutricional das larvas dos peixes bem como de outros grupos pode ser determinado recorrendo a diversas técnicas (histológicas e/ou bioquímicas). A hipótese da predação postula que a variabilidade do recrutamento é determinada pela predação dos primeiros estados planctónicos de desenvolvimento. Apesar de se tratar de uma hipótese plausível, até ao momento, só foi possível determinar quantitativamente os efeitos da predação sobre os ovos dos peixes. De acordo com a hipótese do transporte, a variabilidade do recrutamento é determinada pelo transporte dos ovos e estados larvares planctónicos para zonas favoráveis ou desfavoráveis ao seu desenvolvimento. Estas três hipóteses estão intimamente relacionadas. Na realidade uma área de retenção e desenvolvimento dos ovos e estados larvares só é favorável à sobrevivência dos mesmos quando existem quantidades suficientes de alimento adequado e/ou um número reduzido de predadores. Paralelamente os estados larvares debilitados por inanição são naturalmente mais susceptíveis à predação. Esta poderá explicar o facto de raramente se colherem estados larvares próximos da morte por inanição na natureza. Outras hipóteses foram sugeridas como estando na base da variabilidade do recrutamento. Hjort foi o primeiro autor a referir em 1914 e 1926 que a flutuação das classes anuais estava relacionada com as disponibilidades alimentares, postulando que durante as primeiras fases larvares a existência de alimento adequado determinaria em grande medida o sucesso do recrutamento (hipótese do

período crítico). Segundo Cushing a sincronia entre a reprodução e os ciclos de produção planctónica determinariam a sobrevivência dos primeiros estados larvares planctónicos ("match/mismatch hypothesis"). Sinclair postulou em 1988 que existiriam áreas de retenção dos primeiros estados planctónicos de desenvolvimento tendentes a maximizar a sua sobrevivência ("member/vagrant hypothesis"). Pequenas variações nas taxas diárias de crescimento e mortalidade, parecem influenciar consideravelmente o recrutamento. As taxas diárias de mortalidade são difíceis de determinar, envolvendo a utilização de meios operacionais muito importantes. As taxas de crescimento diário dos estados larvares dos peixes podem ser facilmente determinadas com base no estudo dos anéis diários de crescimento observáveis nos otólitos dos peixes.

Estudos quantitativos

Variações espaço-temporais

A ocorrência no plâncton de ovos e estados larvares das diferentes espécies de peixes ósseos revela uma sequência estacional que é dependente por um lado da distribuição de cada espécie e por outro da sua época de postura, entre outros factores. O período de reprodução é geralmente conhecido para a maioria das espécies. Podem distinguir-se grupos de espécies que se reproduzem nas diversas estações do ano (reprodutores invernais, primaveris, estivais e outonais). Existem ainda espécies que se reproduzem durante praticamente todos os meses do ano, apresentando no entanto épocas preferenciais de postura. A temperatura das águas é um dos factores predominantes na distribuição estacional da postura da maioria das espécies de peixes.

É um facto bem conhecido que um grande número de espécies efectua a postura em limites bem definidos de temperatura de tal modo que se pode estabelecer uma relação entre a época do ano e o seu período de reprodução. Uma alteração do ciclo anual de variação da temperatura das águas, como a verificada numa região em que se façam sentir os efeitos de afloramento costeiro de águas mais frias ("upwelling"), pode influenciar sobremaneira a repartição temporal da postura de algumas espécies. A reprodução de algumas espécies de peixes pode estar estreitamente relacionada com o ciclo produtivo de uma determinada área geográfica. Esta estratégia reproductiva parece ser válida para um certo número de espécies, podendo estas adaptar-se a pequenas variações do ciclo de produção fito- e zooplanctónica. Por outro lado, a alta produtividade verificada nas áreas de afloramento costeiro pode ser um factor importante na sobrevivência dos estados larvares dos peixes, nomeadamente no que diz respeito às quantidades de alimento disponíveis no momento da primeira alimentação exógena. O ritmo de reprodução e a distribuição estacional da postura dos peixes em geral, e dos Clupeidae em particular, está provavelmente relacionado com um mecanismo que sincroniza a ocorrência dos ictioplanctontes com o ciclo anual de produção planctónica. Cushing (1975, 1982) baseando-se no facto do ritmo de reprodução da maioria dos Clupeidae parecer estar relacionado com certas fases da produção anual planctónica, postulou que esta estratégia reprodutora ("match/mismatch hypothesis") seria válida para um grande número de espécies de peixes. Admitindo que esta hipótese se verifica, então os factores bióticos e abióticos que condicionam a distribuição temporal da postura têm uma influência directa no processo. Em latitudes elevadas, onde, de um modo geral, os ciclos de produção planctónica são de curta duração, o ritmo de reprodução de alguns Clupeidae, e em particular de *Clupea harengus*, pode ser extremamente preciso e regular. Em latitudes médias e baixas e nas regiões sujeitas à influência de

afloramento costeiro, a época de postura pode ser mais longa, estando o ritmo de reprodução sujeito a variações importantes. Nos Clupeidae que efectuem posturas múltiplas a duração da época de reprodução depende essencialmente da frequência da postura. A maior duração de postura de alguns Clupeidae de latitudes intermédias (e.g. *Sardina pilchardus*) é considerada por CUSHING (1975, 1982) como um processo de obviar os efeitos de um ciclo de produção planctónica extremamente variável, na mortalidade dos primeiros estados larvares planctónicos. O ritmo de reprodução pode ainda ser controlado pela estrutura da população. Deste modo, a duração da postura pode ser condicionada pela composição etária distinta dos reprodutores que atingem a maturação sexual em diferentes épocas do ano. Os factores ecológicos que controlam o ritmo de reprodução dos Clupeidae não estão ainda completamente esclarecidos. Diversos autores concluíram que a evolução temporal da temperatura das águas, as disponibilidades alimentares e o fotoperíodo têm uma influência directa no processo. A temperatura das águas parece ser o factor mais importante, e conseqüentemente determinante, da postura da sardinha. A postura desta espécie decorre no Atlântico Nordeste em épocas diferentes segundo as localidades geográficas. De um modo geral a postura é tanto mais tardia quanto mais elevada for a latitude, devendo as causas desta variação estar associadas às diferentes condições hidrológicas do meio. A época de reprodução parece ser bastante longa na maioria dos casos extendendo-se praticamente a todos os meses do ano. A intensidade máxima da postura tem lugar normalmente em águas cujas temperaturas não sejam superiores a 16 °C. Ao longo da costa portuguesa a postura da sardinha estende-se por um período de cerca de 12 meses, existindo uma estreita relação entre a temperatura das águas e a sua maior intensidade. A postura desenrola-se preferencialmente durante o Outono, Inverno e Primavera (Novembro a Janeiro e Abril/Maio), sendo residual no Verão. A postura é mais intensa durante o Outono e Inverno na região ocidental Norte da costa Portuguesa e na região Sul durante a Primavera. As áreas de postura localizam-se ao longo da plataforma continental, parecendo existir uma tendência para estas se contraírem com o decorrer da época de reprodução. A existência de dois períodos de maior intensidade de reprodução da sardinha ao longo da costa portuguesa está provavelmente relacionada com a estrutura etária da população. Com efeito, apesar da sardinha efectuar posturas múltiplas, a existência de dois períodos distintos de maior intensidade reprodutora pode estar relacionada com uma certa precocidade na maturação das sardinhas de classe etária superior, relativamente às sardinhas que atingem pela primeira vez a maturação sexual. A provável existência de migrações da sardinha ao longo da costa portuguesa no sentido Sul-Norte, aliada ao facto de a sua reprodução ser mais intensa na região ocidental Norte durante os meses de Outono e Inverno e na região Sul durante os meses da Primavera parece indicar que: i) A época preferencial de postura registada na região ocidental Norte é devida sobretudo à reprodução de classes etárias superiores (2/3 anos), que atingem a maturação sexual mais precocemente, e que não são, de uma maneira geral capturados na região Sul; ii) A época preferencial de postura registada na região Sul é devida fundamentalmente à reprodução dos indivíduos que atingem pela primeira vez a maturação sexual (1 ano). Os Clupeidae que efectuem posturas pelágicas reproduzem-se em áreas de extensão variável, dependendo esta da dimensão da população e de diversos factores ambientais (e.g. temperatura, fotoperíodo, etc.). A selecção de uma área de postura pode estar directamente relacionada com as disponibilidades alimentares, de tal modo que os períodos de maior percentagem de repleção dos tubos digestivos dos adultos podem corresponder aos períodos de maior intensidade reprodutora. A relação existente entre as disponibilidades alimentares e a intensidade da postura poderá ser explicada em parte pelas elevadas

necessidades energéticas relacionadas com a efectivação de uma postura múltipla, e ainda pelo facto de as áreas propícias para a alimentação dos adultos serem de igual modo apropriadas para o desenvolvimento dos estados larvares. A variação estacional das dimensões dos ovos parece ser uma característica comum a um certo número de teleósteos marinhos. Nos peixes que efectuem posturas múltiplas, a variação das dimensões dos ovos pode ser relacionada fundamentalmente com: (i) uma redução das reservas energéticas ao longo da época de reprodução; (ii) uma variação na distribuição das reservas energéticas entre o crescimento e a reprodução e (iii) uma variação estacional da estrutura etária da população. De um modo geral, o padrão de variação das dimensões dos ovos de alguns Clupeoidei é semelhante: os ovos de maiores dimensões surgem no Inverno, enquanto que os de menores dimensões são emitidos no Verão. Diversos autores referem existir uma relação marcada entre alguns factores ambientais (e.g. temperatura, salinidade) e as dimensões dos ovos. Os ovos de maiores dimensões conferem um maior potencial de sobrevivência dos estados larvares planctónicos relativamente aos ovos de menores dimensões. As maiores dimensões das reservas vitelinas dos óvulos emitidos nos períodos em que a temperatura é mais baixa pode aumentar consideravelmente o período em que a larva subsiste à custa do vitelo. Este facto poderá ter um significado adaptativo, uma vez que os estados larvares resultantes da postura dos reprodutores invernais encontrariam variações mais marcadas do ciclo anual de produção planctónica, e conseqüentemente menores disponibilidades alimentares, relativamente aos estados larvares no período primaveril e estival. Apesar de se terem efectuado diversos estudos sobre o potencial de sobrevivência dos estados larvares de *Clupea harengus*, conferido pelas dimensões das reservas vitelinas, este não foi ainda avaliado noutros Clupeoidei. Julga-se, no entanto, que esta hipótese poderá ser válida para outras espécies. As dimensões da cápsula e da gota de óleo dos ovos de *Sardina pilchardus* ao longo da costa portuguesa variam de um modo cíclico, apresentando dimensões máximas nos meses de Inverno e mínimas nos meses da Primavera. A explicação para este fenómeno poderá estar relacionada com a estrutura etária da população, de tal modo que os indivíduos de classes etárias mais avançadas produzem óvulos de maiores dimensões, enquanto que os indivíduos que atingem pela primeira vez a maturação sexual produzem óvulos de menores dimensões. A hora da postura de algumas espécies de peixes, e em particular dos Clupeidae, pode ser avaliada a partir da presença no plâncton de ovos nos primeiros estádios de desenvolvimento. A maioria dos Clupeoidei efectua posturas crepusculares ou nocturnas. O facto da fecundação ser limitada a um período determinado do dia é entendido como uma possível adaptação que tem por resultado minimizar a acção de uma predação selectiva causada por alguns planctófagos de hábitos diurnos. As causas da postura se limitar a um período restrito não estão ainda completamente esclarecidas. Alguns autores referem que o fotoperíodo parece ter uma influência directa no processo de tal modo que a hora em que os ovos nos primeiros estádios de desenvolvimento são capturados no plâncton (hora da postura) pode variar consoante a época do ano. A sardinha reproduz-se ao longo da costa portuguesa, na Primavera, nas primeiras horas do período nocturno (21:00/23:00 T.U.C.). Os ovos no primeiro estado de desenvolvimento (Estado I, indivisos e/ou não fecundados) são unicamente capturados durante este período de três horas.

Migrações verticais nictemerais

A distribuição vertical dos estados larvares dos peixes assim como as suas migrações verticais, têm sido objecto de estudo de numerosos autores. A sua abordagem torna-

se, no entanto, difícil, sobretudo devido a problemas operacionais relacionados com a metodologia prosseguida durante a amostragem. Geralmente um número comparativamente superior de estados larvares é capturado durante o período nocturno, em particular, os de dimensões mais elevadas. Este facto foi inicialmente interpretado como sendo resultante da efectivação de uma migração vertical activa, tendo, no entanto, sido considerado o evitamento dos estados larvares relativamente ao engenho de colheita. Diversos autores estudaram pormenorizadamente as distribuições verticais e as migrações verticais nictemerais dos Clupeoidei e em particular de *Sardina pilchardus*. Os resultados obtidos parecem sugerir que os estados larvares ocorrem sobretudo entre a superfície e os 30m de profundidade durante um ciclo nictemeral. Durante o período diurno a abundância máxima situar-se-á entre os 10 e os 25m, e durante o período nocturno as larvas ocorreram próximo da superfície, nos primeiros 5 a 10m. A dinâmica da distribuição vertical dos estados larvares dos Clupeidae em geral, parece seguir um padrão idêntico. As larvas encontram-se predominantemente próximo dos 20m de profundidade durante o dia (apesar de determinados estados larvares poderem exibir uma distribuição vertical mais alargada) e durante a noite regista-se uma tendência para se efectuarem migrações verticais em direcção à superfície. As causas das migrações verticais nictemerais poderão estar relacionadas com fenómenos de fototropismo. A grande maioria dos estados larvares de Clupeoidei exibe ainda um ritmo circadiano de enchimento/esvaziamento da bexiga gasosa. As larvas apresentam bexigas gasosas repletas com gás durante o período nocturno e vazias durante o período diurno. O enchimento e esvaziamento das bexigas é geralmente efectuado exclusivamente durante os períodos crepusculares através da deglutição de ar atmosférico. Este ritmo de enchimento/esvaziamento da bexiga gasosa poderá ser interpretado como um mecanismo de conservação de energia tendente a fornecer a flutuabilidade necessária para que os estados larvares se mantenham inactivos próximo da superfície das águas durante o período nocturno. As vantagens adaptativas deste procedimento são numerosas. As larvas podem através deste mecanismo comportamental manter uma posição relativamente estável nas camadas superficiais da coluna de água durante os períodos em que não se alimentem. A redução das actividades natatórias poderá ainda resultar numa diminuição da predação exercida sobre estas por alguns zooplanctontes que detectem as presas através dos seus movimentos (e.g. Chaetognatha). As migrações verticais nictemerais exibidas por alguns ictioplanctontes podem ainda estar relacionadas com a alimentação, uma vez que um grande número de zooplanctontes efectua importantes movimentos verticais. As migrações verticais efectuadas por alguns zooplanctontes que estão na base da alimentação dos estados larvares de sardinha poderá estar na base das deslocações verticais efectuadas por estes últimos, apesar de se verificar existir uma ritmicidade na sua alimentação.

Ecologia alimentar

A ecologia alimentar dos estados larvares dos Clupeoidei em particular, e dos peixes em geral, pode ser estudada a partir da análise dos conteúdos dos tubos digestivos dos ictioplanctontes capturados na natureza. Após um período variável em que a larva subsiste à custa das reservas vitelinas, esta passa a alimentar-se activamente. O crescimento e sobrevivência dos primeiros estados larvares planctónicos depende fundamentalmente das dimensões do ovo, e por consequência das dimensões das reservas vitelinas. Os ovos de maiores dimensões poderão conferir um potencial superior de viabilidade das larvas, nos locais em que as disponibilidades alimentares sejam reduzidas, uma vez que o período em que a larva subsiste à custa das suas

reservas vitelinas é prolongado. A captura activa de espécies-presa (fito- e zooplanctontes) pode iniciar-se nalguns Clupeoidei ainda antes da absorção completa das reservas vitelinas, após a boca e o tubo digestivo se tornarem funcionais. A partir desta fase a larva passa a alimentar-se fundamentalmente de zooplanctontes (e.g. Copepoda, no estado larvar e/ou adulto), verificando-se uma tendência para os primeiros estados larvares apresentarem preferências alimentares mais heterogéneas (fitoplâncton, Tintinídeos, Ciliados, ovos de Copépodes, larvas de Moluscos). Os fitoplanctontes encontrados com frequência nos tubos digestivos dos primeiros estados larvares dos Clupeoidei são quase sempre ingeridos acidentalmente, sendo pouco comuns em estados subsequentes. De um modo geral as dimensões das espécies-presa ingeridas pelas larvas dos peixes aumentam gradualmente durante a ontogenia. Um dos problemas que pode surgir no estudo da ecologia alimentar dos estados larvares dos peixes capturados na natureza é a fraca incidência de indivíduos contendo alimentos no tubo digestivo. Esta constatação levou alguns autores a considerar que as larvas esvaziavam os conteúdos do tubo digestivo durante o choque provocado pelo processo de captura e ulterior fixação e conservação da amostra. Apesar destas dificuldades, a estimativa dos hábitos alimentares, da incidência alimentar e das taxas de digestão, ao longo de um período circadiano, podem ser abordadas com bons resultados. Diversos autores referiram a existência de um ritmo alimentar (expressa como a percentagem de repleção do tubo digestivo) dos estados larvares de alguns Clupeoidei. As larvas alimentam-se sobretudo, ou mesmo exclusivamente, durante o período diurno o que parece indicar que a procura de alimentos é controlada pela visão. As taxas de digestão (assimilação, evacuação) dos alimentos podem ser estimadas se se considerar que a alimentação cessa por completo durante o período nocturno.

Crescimento

A deposição de anéis micro-estruturais de crescimento com uma periodicidade diária nos otólitos dos peixes, parece ser um fenómeno universal. A análise da micro-estrutura dos otólitos dos peixes tem sido sobretudo utilizada em estudos de: (i) idade; (ii) taxas diárias de crescimento; (iii) detecção de transições no ciclo de vida; (iv) mortalidade e recrutamento e (v) taxonomia. A deposição de anéis de crescimento diário nos otólitos está provavelmente relacionada com um ritmo endógeno circadiano despoletado pelo fotoperíodo ("zeitgeber"). Pode-se estabelecer uma analogia entre os otólitos dos peixes e uma CAIXA NEGRA de um avião, no que diz respeito à detecção de acontecimentos ecológicos durante o ciclo vital. O estudo da micro-estrutura dos otólitos dos peixes envolve a sua montagem, preparação e observação. As técnicas utilizadas podem variar substancialmente. De entre os três pares de otólitos, os *sagittae* são normalmente os mais utilizados em estudos de micro-estrutura. Os otólitos dos estados larvares dos peixes não requerem, de um modo geral, qualquer preparação prévia, podendo ser montados inteiros para estudo ulterior. Os anéis micro-estruturais de crescimento podem deste modo ser facilmente observados com o auxílio de um microscópio óptico utilizando luz transmitida (ampliações 400/1250X). Cada unidade micro-estrutural de crescimento observada nos otólitos dos peixes é constituída por duas zonas distintas (incremental e descontínua) que são usualmente depositadas durante um período circadiano. Quando observadas com o auxílio de um microscópio óptico, utilizando luz transmitida, a zona incremental é mais desenvolvida e translúcida enquanto que a zona descontínua é comparativamente menos desenvolvida e mais opaca. Estas duas zonas correspondem a taxas distintas de deposição do material orgânico. Durante o período de maior deposição a produção de otolina é intensa mas a

calcificação é cerca de 90% superior (zona incremental). Durante o período de menor deposição a produção de otolina é menos acentuada sendo a calcificação quase nula (zona descontínua). A utilização de sistemas de aquisição e processamento digital de imagem torna possível, recorrendo a "hardware" e "software" especializado, reconhecer estruturas nos otólitos dos estados larvares dos peixes difíceis de observar em microscopia óptica. Pode igualmente recorrer-se à utilização de câmaras de vídeo acopladas a um microscópio óptico na observação da micro-estrutura dos otólitos. O emprego de um sistema de análise de imagem permite realizar contagens automáticas e semi-automáticas dos anéis diários, medições, densitometria, bem como recorrer à utilização de todos os métodos de processamento digital da imagem (manipulação do contraste, utilização de filtros, etc.).

Mortalidade

A mortalidade dos ovos e estados larvares dos peixes é sobretudo associada à escassez de alimento adequado, à predação e à existência de condições abióticas desfavoráveis (condições oceanográficas). Podem considerar-se como causas de mortalidade factores dependentes da densidade e independentes da densidade. As principais causas de mortalidade dependente da densidade são a predação, a competição e o parasitismo. Na maioria das espécies de peixes ósseos o número de ovos produzidos na altura da postura está directamente relacionado com as dimensões da população. Nalguns casos a densidade da população adulta tem uma clara relação com a mortalidade dos ovos e estados larvares (e.g. espécies que efectuem posturas demersais ou bentónicas, ou espécies pelágicas planctófagas que podem preda de forma significativa os seus próprios ictioplanctontes). O parasitismo e patologias diversas têm sido citados como causas de mortalidade dos ovos dos peixes. Os factores independentes da densidade são geralmente considerados como uma causa importante de mortalidade dos primeiros estados larvares dos peixes. De entre estes podem referir-se fundamentalmente a alimentação, a predação e as condições oceanográficas. Apesar da predação e das condições ambientais serem consideradas como factores importantes e causadores de mortalidade dos ovos e estados larvares dos peixes a escassez de alimento adequado pode igualmente contribuir para a mortalidade larvar nomeadamente por: (i) causar morte por inanição; (ii) aumentar a vulnerabilidade à predação; (iii) diminuir as taxas de crescimento.

Ecologia do ictioplâncton estuarino

O estudo dos ictioplanctontes que ocorrem nos estuários reveste-se de grande interesse, uma vez que permite avaliar o papel desempenhado pelos referidos estuários no ciclo vital de algumas espécies ictiológicas. Através de colheitas quantitativas realizadas no interior e nas regiões adjacentes de um estuário, pode-se determinar se uma certa espécie se reproduz preferencialmente naquela área, assim como se existem estratégias específicas de retenção ou permanência dos estados planctónicos no seu interior. Para algumas espécies ainda, um estuário pode funcionar como um local de alimentação e protecção dos estados juvenis "nursery". Este facto só pode ser comprovado se for realizado, juntamente com as colheitas de ictioplanctontes, um outro tipo de amostragem tendente a avaliar a ocorrência e distribuição das formas jovens. Exemplos de estudos realizados em estuários portugueses.

2.9- Bibliografia

- ANON. (1966). *Determination of photosynthetic pigments in sea-water*. Unesco, Paris: 69pp.
- BAILEY, K.M.; HOUDE, E.D. (1989). Predation on eggs and larvae of marine fishes and the recruitment problem. *Advances in Marine Biology*, 25, 1-83.
- BARNES, R.S.K. (1974). *Estuarine Biology*. The Institute of Biology's Studies in Biology No. 49, Edward Arnold, London: 73pp.
- BLAXTER, J.H.S. & J.R. HUNTER (1982). The biology of the Clupeoid fishes. *Advances in Marine Biology*, 20: 1-223.
- BOUGIS, P. (1974a). *Ecologie du plancton marin. Tome I- Le phytoplancton*. Masson et Cie., Paris: 195pp.
- BOUGIS, P. (1974b). *Ecologie du plancton marin. Tome II- Le zooplancton*. Masson et Cie., Paris: 200pp.
- BOURDILLON, A. (1971). L'échantillonnage du zooplancton marin. In Lamotte, M. & Bourlière, F. (ed.) (1971). *Problèmes d'écologie: l'échantillonnage des peuplements animaux des milieux aquatiques*. Masson et Cie. ed., Paris: 109-164.
- BUCHANAN, R.E. & GIBBONS, N.E. (1974). *Bergey's manual of determinative bacteriology*. Williams and Wilkins, Baltimore: 1246pp.
- CAMPANA, S. & J.D. NEILSON (1985). Microstructure of fish otoliths. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 42: 1014-1032.
- CHAMPALBERT, G. (1975). Répartition du peuplement animal de l'hyponeuston. Étude expérimentale de la physiologie et du comportement des Pontellidés. These Université d'Aix-Marseille: 312pp.
- CUSHING, D.H. (1975). *Marine ecology and fisheries*. Cambridge University Press, Cambridge: 235pp.
- CUSHING, D.H. (1982). *Climate and fisheries*. Academic Press, London: 373pp.
- D'ANCONA, U. (1931-1956). *Uova, larve e stadi giovanili di Teleostei. Fauna Flora Golfo Napoli*, Monografia n° 38 (1-4): 1064pp.
- DAVIS, C.C. (1955). *The marine and freshwater plankton*. University Press Michigan, Michigan: 541pp.
- DAY, J.H. (ed.) (1981). *Estuarine ecology with particular reference to southern Africa*. A.A. Balkema, Rotterdam: 411pp.
- EHRENBAUM, E. (1905-1909). *Eier und larven von Fischen. Nordisches Plankton*, 1: 413pp.
- FRASER, J.H. (1962). *Nature adrift. The story of marine plankton*. Foulis, London: 178pp.

- GRAHAME, J. (1987). *Plankton and fisheries*. Edward Arnold, Baltimore: 140pp.
- HARDY, A. (1958). *The open sea. Its natural history. Part I. The world of plankton*. 2^e ed., Collins, London: 335pp.
- HEMPEL, G. (ed.) (1973). Fish egg and larval surveys (contributions to a manual). *FAO Fisheries Technical Paper*, (122): 82pp.
- HEMPEL, G. (1979). *Early life history of marine fish. The egg stage*. University of Washington Press, Seattle: 70pp.
- HEMPEL, G. & H. WEIKERT (1972). The neuston of the tropical and boreal North-eastern Atlantic Ocean. A review. *Marine Biology*, 13 (1): 70-88.
- HJORT, J. (1913). Fluctuations in the great fisheries of northern Europe. *Rapp.P. - v.Réun.Cons.Perm.int.Explor. Mer*, 19: 1-228.
- HJORT, J. (1926). Fluctuations in the year classes of important food fishes. *J.Cons.Int.Explor.Mer*, 1: 5-38.
- HOUDE, E. (1987). Fish early life dynamics and recruitment variability. *American Fisheries Society Symposium*, 2: 17-29.
- IBANEZ, F. (1976). Contribution à l'analyse mathématique des événements en écologie planctonique. *Bulletin de l'Institut Océanographique du Monaco*, 72 (1431): 1-96.
- KRAMER, D.; KALIN, M.J.; STEVENS, E.G.; THRAIKILL, J.R. & ZWEIFEL, J.R. (1972). Collecting and processing data on fish eggs and larvae in the California current region. *NOAA Technical Report NMFS Circ-370*: 38pp.
- LASKER, R. (ed.) (1981). *Marine fish larvae. Morphology, ecology and relation to fisheries*. University of Washington Press, Seattle: 131pp.
- LASKER, R. (ed.) (1985). An egg production method for estimating spawning biomass of pelagic fish: application to the northern anchovy *Engraulis mordax*. *NOAA Technical Report NMFS 36*: 99pp.
- LAUFF, G.H. (ed.) (1967). *Estuaries*. American Association for the Advancement of Science, Washington, Publication No. 83: 723pp.
- MENESES, I. & P. RÉ, (1991). Infection of sardine eggs by a parasitic dinoflagellate *Ichthyodinium chabelardi* off Portugal. *Boletim do Instituto Nacional de Investigação das Pescas*, 16: 63-72.
- McCLUSKY, D.S. (1981). *The estuarine ecosystem*. Blackie, Glasgow: 215pp.
- MOSER, H.G. (ed.) (1984). *Ontogeny and systematics of fishes*. American Society of Ichthyologists and Herpetologists ed., Special publication Number 1: 760pp.
- NEWELL, G.E. & NEWELL, R.C. (1963). *Marine Plankton. A practical guide*. Hutchinson, London: 244pp.

- NYBAKKEN, J.W. (1988). *Marine biology. An ecological approach*. Harper & Row Publishers, New York: 514pp.
- OMALY, N. (1966). Moyens de prélèvement du zooplancton. Essai historique et critique. *Pelagos*, (5): 169pp.
- OMORI, M. & IKEDA, T. (1984). *Methods in marine zooplankton ecology*. John Wiley & Sons, New York: 332pp.
- PANNELLA, G. (1971). Fish otoliths: daily growth layers and periodical patterns. *Science*, 173: 1124-1127.
- PANNELLA, G. (1974). Otolith growth patterns: an aid in age determination in temperate and tropical fishes, *In* T.B. Bagenal (ed.) *Ageing of fishes*. Unwin Bros. Ltd., London: 28-39.
- PARSONS, T.R. & TAKAHASHI, M. (1973). *Biological oceanographic processes*. Pergamon Press, Oxford: 186pp.
- PÉRÈS, J-M. (1976). *Précis d'Océanographie biologique*. Presses Universitaires de France, Paris: 239pp.
- PÉRÈS, J-M. & L. DEVÈZE (1963). *Océanographie biologique et biologie marine. Volume 2- La vie pélagique*. Presses Universitaires de France, Paris: 514pp.
- PLATT, T. (1981). Physiological bases of phytoplankton ecology. *Canadian Bulletin of Fisheries and Aquatic Sciences*, 210: 326pp.
- RAYMOND, J.E.G. (1980). *Plankton and productivity in the oceans. Volume 1- Phytoplankton*. Pergamon Press, Oxford: 489pp.
- RAYMOND, J.E.G. (1983). *Plankton and productivity in the oceans. Volume 2- Zooplankton*. Pergamon Press, Oxford: 824pp.
- RÉ, P. (1984). Ictioplâncton da região central da costa Portuguesa e do estuário do Tejo. Ecologia da postura e da fase planctónica de *Sardina pilchardus* (Walbaum, 1792) e de *Engraulis encrasicolus* (Linné, 1758). Tese, Universidade de Lisboa: 425pp.
- RÉ, P. (1986a). Ecologia da postura e da fase planctónica de *Sardina pilchardus* (Walbaum, 1792) na região central da costa portuguesa. *Boletim da Sociedade Portuguesa de Ciências Naturais*, 23: 5-81.
- RÉ, P. (1986b). Ecologia da postura e fase planctónica de *Engraulis encrasicolus* (Linnaeus, 1758) no estuário do Tejo. *Publicações do Instituto de Zoologia "Dr. Augusto Nobre"*, nº 196: 45pp.
- RÉ, P. (1986c). Otolith microstructure and the detection of life history events in sardine and anchovy larvae. *Ciência Biológica. Ecology and Systematics*. 6 (1/2): 9-17.
- RÉ, P. (1987). Ecology of the planktonic phase of the anchovy, *Engraulis encrasicolus* (L.), within Mira estuary (Portugal). *Investigación Pesquera*, 51 (4): 581-598.

- RÉ, P. (1990). Tidal transport and retention of anchovy eggs and larvae within Mira estuary (Portugal). *Portugaliae Zoologica*, 1 (2): 7-13.
- RÉ, P. (1994). Anéis diários de crescimento nos otólitos dos estados larvares dos peixes: perspectivas em biologia pesqueira. *Professor Germano da Fonseca Sacarrão*, Museu Bocage, Lisboa: 97-124.
- RÉ, P. (em publicação). *Ecologia do Plâncton Marinho e Estuarino*: 144pp, 35 fig.
- RÉ, P. (em publicação). *Ictioplâncton estuarino da Península Ibérica (Guia de identificação dos ovos e estados larvares planctónicos)*: 133pp, 51 fig.
- RÉ, P.; R. CABRAL E SILVA; E. CUNHA; A. FARINHA; I. MENESES & T. MOITA (1990). Sardine spawning off Portugal. *Boletim do Instituto Nacional de Investigação das Pescas*, 15: 31-44.
- RHEINHEIMER, G. (1987). *Microbiologia de las aguas*. Editorial Acribia, S.A., Zaragoza: 299pp.
- RUSSEL, F.S. (1927). The vertical distribution of plankton in the sea. *Biological Revue*, 2: 213-262.
- RUSSEL, F.S. (1953). *The Medusae of the British Isles*. Cambridge University Press, Cambridge: 530pp.
- RUSSEL, F.S. (1976). *The eggs and planktonic stages of British marine fishes*. Academic Press, London: 524pp.
- SIEBURTH, J.M.S. (1979). *Sea microbes*. Oxford University Press, New York: 491pp.
- SINCLAIR, M. (1988). *Marine populations. An essay on population regulation and speciation*. University of Washington Press, Seattle: 252pp.
- SMITH, D.L. (1977). *A guide to marine coastal plankton and marine invertebrate larvae*. Kendall/Hunt Publishing Corporation, Dubuque: 161pp.
- SMITH, P.E. & RICHARDSON, S.L. (1977). Standard techniques for pelagic fish egg and larva surveys. *FAO Fisheries Technical Paper*, No. 175: 100pp.
- SOURNIA, A. (ed.) (1978). *Phytoplankton manual*. Unesco, Paris: 337pp.
- STEEDMAN, H.F. (ed.) (1976). *Zooplankton fixation and preservation*. Unesco, Paris: 350pp.
- STEEMANN NIELSEN, E. (1975). *Marine photosynthesis with special emphasis on the ecological aspects*. Elsevier Scientific Publishing Company, Amsterdam: 141pp.
- STEVENSON, D.K. & S.E. CAMPANA (1992). *Otolith micrstructure. Examination and analysis*. *Canadian Special Publication of Fisheries and Aquatic Sciences*, 177: 126.
- SVERDRUP, H.U.; JOHNSON, M.W. & FLEMING, R.H. (1942). *The oceans: their physics, chemistry and general biology*. Prentice-Hall, Englewood Cliffs.

- TRANTER, D.J. (ed.) (1968). *Zooplankton sampling*. Unesco, Paris: 174pp.
- TREGOUBOFF, G. & ROSE, M. (1957). *Manuel de Planctonologie Méditerranéenne*. Vol. I e II., Paris: 587pp.
- WIMPENNY, R.S. (1966). *The plankton of the sea*. Faber and Faber, London: 426pp.
- ZAITSEV, YU. P. (1968). La neustonologie marine: objet, méthodes, réalisations principales et problèmes. *Pelagos*, 8: 1-47.
- ZWEIFEL, J.R. & R. LASKER (1976). Prehatch and posthatch growth of fishes - a general model. *Fishery Bulletin, U.S.*, 74: 609-621.

III- ECOLOGIA DO BENTOS

3.1- Definição e divisões do bentos

Zonação dos povoamentos bentónicos (sistemas de zonação propostos e critérios utilizados)

Os organismos bentónicos são aqueles cuja vida está directamente relacionada com o fundo, quer vivam fixos, quer sejam livres. No domínio bentónico podem reconhecer-se diversas regiões ou andares com características próprias. Os sistemas de zonação propostos para o litoral são no essencial idênticos, variando unicamente nos horizontes superiores (zona intermareal). Todos estes sistemas baseiam-se na composição e modificação das comunidades bentónicas e nunca em factores físicos ou químicos. Na década de 30 e 40 dois biólogos marinhos americanos (T.A. Stephenson e A. Stephenson) viajaram pelo mundo inteiro com o intuito de estudar as praias rochosas e as comunidades bentónicas aí existentes. Em 1946 propuseram um esquema "universal" de zonação das praias rochosas. Subdividiram a zona intermareal em três horizontes: um superior caracterizado pela presença de líquenes, um intermédio onde predominam cirrípedes e mexilhões e finalmente um inferior menos desenvolvido dominado por algas vermelhas, algas castanhas e nalguns casos (e.g. hemisfério Sul) tunicados. Este horizonte inferior é essencialmente constituído por uma extensão dos povoamentos que podem ser encontrados em profundidades superiores e que nunca ficam sujeitos a uma emersão periódica. Esta classificação foi publicada em 1972 (Stephenson & Stephenson, 1972) sendo ainda hoje utilizada com algumas modificações pela maioria dos biólogos marinhos que se dedicam ao estudo da ecologia da zona das marés. A subdivisão da zona das marés em três regiões distintas e com características próprias é suficientemente intuitiva para poder ser utilizada de um modo generalizado. Hawkins & Jones (1992) descreveram um sistema de zonação para este biótopo essencialmente idêntico ao proposto por Lewis no seu livro relativo à ecologia das costas rochosas inglesas (Lewis, 1964), baseando-se este último no trabalho de Stephenson. Segundo Hawkins & Jones, a região intermareal pode ser subdividida em três zonas distintas: uma superior denominada zona litoral, uma intermédia a zona eulitoral e uma inferior ou sublitoral. Esta classificação pode ser aplicada em regiões onde se faça sentir um efeito moderado da acção da agitação das águas (hidrodinamismo) que condiciona sobremaneira a estrutura e dinâmica dos povoamentos bentónicos. Estas três zonas correspondem a ambientes físicos distintos. Podem ser sobretudo caracterizadas pelo período de submersão e emersão. A zona litoral é raramente submergida, excepto nas marés vivas de equinócio. A zona eulitoral é submetida a uma emersão e imersão periódicas e finalmente a zona sublitoral é unicamente exposta (emersa) por um curto período de tempo, nas marés vivas e em dias de baixa agitação das águas. Em 1961 Pérès propõe um sistema de zonação do domínio bentónico para o Mediterrâneo que agrupa os diversos andares em dois sistemas distintos: (i) o sistema litoral ou fital e (ii) o sistema profundo ou afital. O sistema litoral ou fital engloba os andares em que ocorrem vegetais fotoautotróficos (andares supralitoral, médiolitoral, infralitoral e circalitoral) ao contrário do sistema profundo ou afital onde se incluem os restantes andares do domínio bentónico (andares batial, abissal e hadal). Este sistema de classificação não difere no essencial do proposto por Stephenson para a zona litoral.

3.2- Algumas noções de ecologia marinha bentónica

Noção de biocenose/comunidade bentónica

Comunidades/biótopo

Noções de andar, enclave, fácies, cintura, variações estacionais, estrato, modo, substrato

Epibioses (epifauna e epiflora)

Endobioses (endofauna e endoflora)

Espécies características, acompanhantes e acidentais de uma comunidade

Factores ecológicos (bióticos e abióticos) que condicionam a distribuição dos organismos bentónicos

Factores abióticos (climáticos e edáficos)

Factores bióticos

Conjuntos de organismos que correspondem a determinadas condições ecológicas, sensivelmente constantes em função da situação em relação ao nível das águas caracterizam o que se chama um andar. Os povoamentos individualizados a cuja composição qualitativa correspondem determinadas condições do meio denominam-se biocenoses (actualmente considerado como sinónimo de comunidade embora esta noção esteja sobretudo associada à composição quantitativa de um povoamento). À noção de biocenose/comunidade associa-se sempre a de biótopo, que corresponde à área geográfica, de superfície ou de volume variável, a que corresponde um conjunto homogéneo de factores físicos ambientais. A noção de enclave está associada à existência local, por razões de natureza microclimática, de uma biocenose no interior da superfície ocupada por uma comunidade distinta. Pode assistir-se à ocorrência de enclaves de um andar no seio de um andar distinto. Habitualmente correspondente ao andar imediatamente inferior, (e.g. enclave do andar infralitoral no andar médiolitoral). Uma biocenose apresenta uma fácies particular quando a predominância de alguns factores ecológicos determinam a exuberância de uma ou de um número restrito de espécies (quer estas sejam ou não características da biocenose), de tal modo que a composição qualitativa da comunidade não seja alterada. Nos horizontes superiores da rocha litoral, uma cintura corresponde a uma fácies provocada pela humectação, habitualmente surgindo em forma de banda mais ou menos contínua e paralela à linha de água. As biocenoses podem apresentar variações na composição qualitativa e quantitativa dos povoamentos que as constituem devido fundamentalmente a uma dinâmica relacionada com a estacionalidade (variações estacionais). Nos povoamentos de substratos rochosos, podem distinguir-se fundamentalmente dois estratos relacionados com a altura dos organismos que os constituem: um elevado e um inferior (e por vezes um estrato intermédio). O estrato elevado corresponde habitualmente a algas de grande porte, que podem apresentar alturas compreendidas entre algumas dezenas de centímetros e vários metros. O estrato inferior é composto por organismos de menor porte, englobando o que alguns autores designam de estrato muscinal (com 1 a 2 cm de altura). Nalguns casos pode considerar-se a existência de um estrato encrostante constituído pelos organismos que se encontram à superfície das rochas entre os quais podemos encontrar algumas algas coralináceas e esponjas. Os estados iniciais de uma biocenose correspondem à instalação e progressão de uma série de espécies pioneiras da comunidades e que são geralmente espécies que exibem níveis de tolerância elevados. Os estados de degradação de uma biocenose correspondem à sobrevivência, mesmo que momentânea, de algumas espécies mais resistentes da mesma, habitualmente em concorrência pelo substrato com outras espécies pertencentes a uma biocenose distinta que tende a suplantar a primeira. O termo modo é empregue para qualificar a intensidade da acção do hidrodinamismo habitualmente na zona das marés num

local determinado (*e.g.* modo muito agitado ou batido, agitado, medianamente agitado e calmo. Estas designações são no entanto, extremamente subjectivas e assiste-se por vezes a variações graduais ou clinais (devido sobretudo a causas topográficas ou estacionais) pelo que os limites das diversas zonas são difíceis de estabelecer mesmo em regiões delimitadas. O substrato constitui o suporte dos povoamentos bentónicos. Pode ser rochoso (rocha consolidada) ou móvel (detritico, arenoso, vasoso, etc.). A epifauna e epiflora (designadas globalmente por epibioses) são constituídas pelo conjunto das espécies sésseis e vâgeis que se encontram à superfície do substrato. Por endofauna e endoflora (endobioses) designa-se a totalidade das espécies que se encontram nas cavidades, fissuras ou interstícios do substrato. No caso dos povoamentos da rocha litoral distinguem-se ainda as espécies epíllitas das endóllitas consoante vivem à superfície ou no interior do substrato. A distinção das diversas biocenoses é efectuada fundamentalmente com base em critérios qualitativos relativos à composição faunística e florística dos diversos povoamentos que as compõem. Podem dividir-se as espécies de uma comunidade em três categorias principais: (i) espécies características, as preferenciais de um biótopo, quer sejam abundantes em efectivos numéricos ou não; (ii) acompanhantes, cuja presença pode ser assinalada no biótopo considerado bem como noutros; (iii) acidentais, características exclusivas de uma outra biocenose e presentes no biótopo considerado. As espécies simbiotes, parasitas e comensais devem ser igualmente consideradas. Algumas espécies possuem capacidades de deslocação importantes o que lhes confere a possibilidade de surgirem em diferentes comunidades ao longo da ontogenia, por razões tróficas e/ou de reprodução. O factor ecológico de maior importância na distribuição dos organismos bentónicos no litoral é sem dúvida o hidrodinamismo, sendo a ondulação, as vagas e as correntes de maré, as determinantes primordiais do mesmo. A estrutura dos povoamentos, a sua dinâmica e a proliferação ou desaparecimento de determinadas espécies bentónicas pode ser indiciadora das condições hidrodinâmicas. Outros factores podem condicionar a natureza qualitativa e quantitativa dos povoamentos bentónicos, tais como a luz, a temperatura, a pressão e a natureza do substrato. Sistematizando, pode considerar-se a existência de factores A) abióticos (inerentes a condições externas aos povoamentos e que fixam os limites das biocenoses, andares e fácies) e B) bióticos (inerentes aos povoamentos e que modificam os factores abióticos e o equilíbrio das biocenoses) que condicionam a distribuição dos povoamentos marinhos litorais. De entre os primeiros podemos considerar factores climáticos e factores edáficos. Os principais factores climáticos são: (i) a humectação; (ii) a penetração quantitativa e qualitativa das radiações luminosas e a (iii) pressão. Os factores edáficos ou factores locais, agem ao nível do substrato e são: (i) as correntes (incluindo as correntes de maré); (ii) a poluição; (iii) a turbidez; (iv) a escorrência de água doce; (v) a natureza física ou química do substrato (*e.g.* desequilíbrio momentâneo da dinâmica sedimentar); (vi) o contacto com massas de água com temperatura distinta e (vii) a acção modificadora ou destruidora de construções humanas. A multiplicidade das biocenoses resulta sobretudo da combinação de factores climáticos e edáficos. Se algumas comunidades são puramente climáticas ou edáficas, muitas resultam da combinação dos dois tipos de factores. Por exemplo numa biocenose onde haja preponderância de factores climáticos, a intervenção de factores edáficos, se é moderada provoca uma fácies, se é forte uma degradação e se é muito forte uma substituição da biocenose. Como exemplos de factores bióticos pode mencionar-se: (i) a modificação da natureza do substrato o que resulta na maioria dos casos na sua substituição (*e.g.* transformação de um substrato móvel em consolidado provocado pelas concreções de algas calcáreas, briozoários, etc.); (ii) instalação de diversas espécies de uma biocenose

distinta provocando fenómenos de competição e de degradação; (iii) deslocações tróficas e ligadas à reprodução de espécies com capacidades importantes de movimentação que provocam por vezes multidões e pseudo-fáceis. Os andares do sistema fital (supralitoral, médiolitoral, infralitoral e circalitoral) do litoral rochoso português são os que iremos abordar no presente capítulo. Tentar-se-á descrever seguidamente e de uma forma sumária, mas tão completa quanto possível, os povoamentos bentónicos litorais, bem como algumas espécies-chave características dos mesmos.

3.3- Organismos bentónicos

Generalidades

Vegetais bentónicos

Categorias taxonómicas (Algas, líquenes e angiospérmicas), ciclos biológicos, Dependência da luz (distribuição batimétrica), influência de alguns factores abióticos (temperatura, hidrodinamismo), exemplos

Animais bentónicos

Relação com o substrato (espécies sésseis, sedentárias, enraizadas, vágeis, escavadoras, perfuradoras, exemplos)

Adaptações à vida bentónica (forma e dimensões, relação entre a superfície de fixação e a superfície total, consistência, formas enraizadas, mecanismos de escavação e de perfuração, mobilidade, exemplos)

Alimentação (micrófagos, suspensívoros, detritívoros, limnívoro, macrófagos, exemplos)

Reprodução (desenvolvimento directo e indirecto, vida planctónica, fixação e distribuição, influência dos factores ambientais, exemplos)

Principais povoamentos bentónicos animais e vegetais. Padrões de distribuição relativamente à iluminação (distribuição batimétrica). Povoamentos fotófilos e ciáfilos (exemplos). Dominância animal nas zonas ciáfilas. Exemplos de vegetais bentónicos e dos seus ciclos biológicos. Exemplos de animais bentónicos. Categorias. Espécies sésseis - fixas ao substrato. Espécies sedentárias - movimentos de pequena amplitude. Espécies enraizadas - móveis, uma parte do organismo penetra no sedimento para assegurar a fixação. Espécies vágeis - movem-se com facilidade. Espécies escavadoras - escavam sedimentos. Espécies perfuradoras - escavam substratos rígidos. Principais adaptações dos organismos bentónicos (exemplos). Relação entre a superfície de fixação e a superfície total (SF/ST). Forma e dimensões variadas. Consistência variada. Forma das colónias enraizadas, existência de espículas (conferindo suporte à colónia). Mecanismos de perfuração (movimentos do corpo e processos químicos). Mobilidade das forma vágeis (marcha, escorregamento, natação-marcha, etc). Relações alimentares entre espécies. Espécies micrófagas e macrófagas (exemplos). Espécies micrófagas (modalidades e exemplos): suspensívoros - alimentam-se de partículas em suspensão nas águas (esponjas, lamelibrânquios, crustáceos, ofiurídeos, holotúrias, briozoários, ascídeas); detritívoros - alimentam-se de partículas depositadas na superfície do substrato, modalidades de captura, mecânica e por intermédio de uma corrente de água (gastropodes, poliquetas); limnívoro - alimentam-se de partículas existentes no seio dos sedimentos, selectividade de partículas (poliquetas, cumáceos, sipunculídeos). Espécies macrófagas, modalidades e exemplos. Generalidades sobre a reprodução dos organismos bentónicos. Desenvolvimento directo e indirecto. Características das duas modalidades. Espécies com larvas planctónicas (ciclos de vida). Vantagens da existência de uma vida planctónica prolongada (larvas teleplanctónicas de alguns moluscos). Fixação e distribuição. Influência de factores ambientais (exemplos).

3.4- Métodos de amostragem e de estudo do bentos

Estratégias de amostragem e engenhos utilizados

Podem fundamentalmente distinguir-se três tipos de técnicas utilizadas no estudo dos organismos bentónicos: (i) técnicas guiadas pela visão; (ii) técnicas ópticas indirectas; (iii) técnicas não guiadas pela visão. As técnicas guiadas pela visão, com possibilidade de colheita directa são sobretudo utilizadas na zona das marés e recorrendo ao uso do escafandro autónomo. Colheitas e contagens efectuadas nos andares do sistema fital. Noções de área mínima (substratos rochosos e substratos móveis). Técnicas utilizadas no estudo dos povoamentos da zona das marés (métodos destructivos e não destructivos). Engenhos utilizados recorrendo ao uso do escafandro autónomo: raspagens integrais de superfícies como uma área variável (área mínima); sugadora (substratos móveis); redes manuais (fauna vágil); peixes (armadilhas e anestésiantes). Com possibilidade de colheita directa embora limitada: submersíveis que atingem profundidades variáveis (discos mergulhadores, batiscafos, "Alvin", etc.). Nas técnicas ópticas indirectas englobam-se o uso de fotografia e videografia submarina, "ROV- Remote Operated Vehicle", "troika", etc. As técnicas não guiadas pela visão são as mais frequentemente utilizadas no estudo do bentos. Estratégias de amostragem. Estudos qualitativos e quantitativos. Limitações. Principais tipos de engenhos: amostragem qualitativa (dragas e redes de arrasto); amostragem quantitativa (colectores e testemunhadores). Exemplos.

3.5- Comunidades litorais

Povoamentos litorais de substratos rochosos (zonação)

Andares supra-, médio-, infra- e circalitoral (características, biocenoses, fácies, variações sazonais)

O litoral rochoso intermareal constitui um dos biótopos marinhos de mais fácil acesso. Apesar de apresentar uma extensão reduzida, é talvez aquele que melhor tem sido estudado ao longo dos tempos. É neste biótopo que os povoamentos marinhos se encontram sujeitos a uma variação dos factores do meio comparativamente superior à verificada nos outros ambientes marinhos. Os povoamentos intermareais constituem uma extensão do ambiente marinho e são formados quase exclusivamente por organismos marinhos. As adaptações destes são particulares (resistência à dessecação, manutenção do balanço térmico, resistência à acção mecânica das águas, respiração, ...) uma vez que, devido à acção das marés, estão sujeitos a uma emersão e imersão periódicas. Uma das particularidades mais evidentes da região das marés é a existência de uma zonação marcada dos organismos estabelecendo-se uma verdadeira transição entre os povoamentos terrestres e os povoamentos marinhos, que por vezes se traduz numa distribuição dos organismos de substrato rochoso em bandas ou faixas quando a agitação das águas é pouco intensa. O principal trabalho de caracterização das comunidades bentónicas litorais portuguesas foi publicado em 1974 (Saldanha, 1974) reportando-se à costa da Arrábida e ao estudo dos povoamentos infralitorais de substrato rochoso. No referido trabalho foram pormenorizadamente estudadas a macrofauna e macroflora tanto do ponto de vista qualitativo quanto quantitativo. Apesar de se ter abordado preferencialmente os povoamentos infralitorais, fizeram-se também observações das comunidades dos outros andares litorais (supra-, médio e circalitoral). Mais recentemente o mesmo autor (Saldanha, 1983, 1995) descreveu a vida marinha litoral num guia prático intitulado *Fauna Marinha Atlântica (Portugal, continental, Açores, Madeira)*.

Os primeiros povoamentos marinhos que surgem logo a seguir ao domínio terrestre

constituem um biótopo particular e formam o andar supralitoral. Os organismos que aí encontramos estão sujeitos a uma emersão praticamente contínua apenas sendo imersos nas marés vivas equinociais. Estão deste modo particularmente bem adaptados para sobreviverem fora de água durante longos períodos. Apesar de exigirem e/ou suportarem emersões prolongadas estes organismos estão também sujeitos à humectação, ou seja à aspersão por gotículas de água provenientes das ondas de tal modo que a humidade é mantida por vezes com um teor elevado. A extensão vertical deste andar varia naturalmente em função da exposição da costa à intensidade hidrodinâmica e da amplitude da maré. Os povoamentos do andar supralitoral apresentam uma relativa uniformidade fisonómica a nível mundial. São espécies características da biocenose da rocha supralitoral um gastrópode *Melaraphes neritoides*, um crustáceo isópode *Ligia oceanica* e um líquene *Verrucaria maura*. Os povoamentos que constituem esta biocenose são sobretudo caracterizados pela presença de *Melaraphe neritoides*, que pode ser encontrado em quantidades apreciáveis sobretudo nas fissuras dos rochedos, e pela presença de algas azuis microscópicas (cianofíceas endólicas) que conferem uma coloração acinzentada à rocha. Esta coloração permite delimitar superiormente a andar supralitoral estabelecendo uma fronteira por vezes muito nítida entre o domínio terrestre e o domínio marinho. *Melaraphe neritoides* pode igualmente ser encontrado em menor densidade, na parte superior do andar médiolitoral e até nos níveis superiores do andar infralitoral, tendo a sua presença nestes andares um carácter transgressivo. Nos locais em que a agitação hidrodinâmica é intensa o povoamento deste andar apresenta uma extensão vertical de cerca de 1,5m e sobe, em relação ao limite inferior do médiolitoral, até cerca de 4m de altura. O seu limite inferior é indicado pelo aparecimento de povoamentos distintos, sobretudo representados pelo cirrípede *Chthamalus stellatus*, embora por vezes se assista a uma zona de sobreposição dos elementos correspondentes a cada um dos andares. Nos locais mais calmos observa-se o aparecimento do líquen *Verrucaria maura*, cujo aspecto lembra alcatrão derramado sobre a rocha e que forma uma cintura de cerca de 50cm de altura delimitando inferiormente o referido andar. Nestas zonas o andar supralitoral apresenta uma extensão não superior a 80cm de altura, podendo elevar-se acima do limite inferior do andar médiolitoral até cerca de 2,5m. Característico também deste andar é o crustáceo isópode *Ligia oceanica*, que pode ser encontrado por vezes em quantidades elevadas em fissuras das rochas, pequenas concavidades ou tectos de grutas. A captura destes isópodes torna-se por vezes difícil, uma vez que estes se abrigam nas zonas em que a humidade é retida durante mais tempo (fissuras e anfractuasidades rochosas) nos períodos em que a temperatura do ar é mais elevada.

O andar médiolitoral é composto pelas comunidades que suportam ou exigem emersões e imersões periódicas. Constituem a maioria das comunidades intermareais e a biocenose da rocha médiolitoral. Os primeiros elementos pertencentes a este andar, e que se encontram logo abaixo do povoamento supralitoral, são constituídos por indivíduos do crustáceo cirrípede *Chthamalus stellatus*. Nos locais de maior agitação este cirrípede, que em situações favoráveis pode chegar a cobrir a superfície rochosa a 100%, ocupa praticamente toda a extensão do andar. Na parte superior do médiolitoral podem encontrar-se conjuntamente com a supracitada espécie os moluscos *Patella lusitanica* e *Patella vulgata*, *Siphonaria algerisrae* e *Patella intermedia*. Na região mais baixa do médiolitoral existem povoamentos densos de mexilhões, *Mytilus galloprovincialis*, sendo o limite inferior do andar delimitado pela alga calcária, *Lithophyllum tortuosum*. Ao nível desta alga pode encontrar-se um crustáceo cirrípede, *Balanus perforatus*, que estabelece a transição para os

povoamentos infralitorais. Ao nível das populações médiolitorais de *Mytilus galloprovincialis* podem também encontrar-se os moluscos *Oncidiella celtica* e *Thais lapillus* e a esponja *Hymienacidon sanguinea*. Nos locais em que o hidrodinamismo é mais atenuado, pode observar-se perto do limite superior do andar uma cintura de cor negra, constituída pelo líquene *Lichina pygmaea*, e na parte inferior uma outra cintura formada pela alga castanha *Fucus spiralis*. Nestes locais mais calmos a transição para os povoamentos infralitorais é detectada através da presença de *Balanus perforatus* uma vez que *Lithophyllum tortuosum* tende a desaparecer ou a formar placas muito pouco desenvolvidas. No espaço vertical ocupado pelo andar médiolitoral podemos por vezes encontrar numerosas poças permanentemente repletas de água onde as condições prevaletentes são semelhantes às existentes no andar infralitoral. Constituem um enclave do andar infralitoral no médiolitoral. Estes encontram-se forrados por uma alga calcária, *Lithophyllum incrustans* e apresentam numerosos organismos com afinidades infralitorais, nomeadamente o ouriço *Paracentrotus lividus* que pode formar pseudo-fácies. Nos mares em que as marés são de pequena amplitude, como é o caso do Mediterrâneo, é possível distinguir no andar médiolitoral dois horizontes distintos (superior e inferior) com características e povoamentos distintos. Os horizontes superior e inferior são dominados respectivamente por cirrípedes (biocenose da rocha médiolitoral superior) e algas calcárias incrostantes (biocenose da rocha médiolitoral inferior). Na costa portuguesa, porém, onde as marés são de maior amplitude e o hidrodinamismo comparativamente mais elevado, esta distinção é menos aparente, em parte por haver uma maior dispersão vertical das respectivas espécies. A associação da amplitude de maré elevada e do hidrodinamismo assegura quase sempre que a humectação seja mais ou menos regular ao longo de todo o andar. É, no entanto possível, como no caso da costa da Arrábida, reconhecer estes dois horizontes: um superior ocupado por *Chthamalus stellatus* a que se associa *Patella lusitanica* e um horizonte inferior materializado por *Lithophyllum tortuosum*, estando também presente *Patella aspera*.

O andar infralitoral é constituído pelos povoamentos sempre imersos ou raramente emersos (nível superior que fica a descoberto durante a baixa-mar). Estende-se desde o limite inferior do andar médiolitoral até à profundidade compatível com a existência de algas fotófilas (que exigem uma iluminação elevada), ou seja cerca de 24m na costa portuguesa. Este andar é essencialmente ocupado pela biocenose das algas fotófilas. Nesta biocenose podemos reconhecer a existência de numerosas fácies. Na zona mais superficial ocupada por este andar podem encontrar-se numerosos exemplares do cirrípede *Balanus perforatus*, habitualmente com uma distribuição esparsa. Logo abaixo surge uma fácies constituída por *Corallina elongata*. Os talos desta alga, nos locais de elevado hidrodinamismo apresentam um porte pequeno e a fácies apresenta pequenos tufos separados uns dos outros pelo desenvolvimento de coralináceas encrostantes (*Lithophyllum incrustans*). Nas zonas de menor hidrodinamismo a fácies de *Corallina* diminui sendo mesmo substituída pela de *Gigartina acicularis*. A fácies de *Corallina* estende-se verticalmente até cerca de 2m abaixo do nível de *Lithophyllum tortuosum*. Imediatamente abaixo do povoamento de *Corallina* e até uma profundidade de 6 a 8m até cerca de 12/13m encontram-se as fácies de *Gelidium sesquipedale* e *Asparagopsis armata*. Estas duas fácies na ausência de populações infralitorais de *Mytilus* sobem até ao nível do povoamento de *Corallina*. A partir da profundidade de 12/13m e até aos 24m pode encontrar-se uma fácies de *Lithophyllum incrustans* a que se associa *Lithophyllum* sp. e *Mesophyllum lichenoides*. Estas fácies são originadas pelo ouriço *Paracentrotus lividus* que destrói toda a cobertura algal chegando a sua densidade a atingir um

número muito elevado de indivíduos (ca. 25/m²). Esta fácies de *Paracentrotus* encontra-se igualmente nos níveis superiores do andar, no entanto, devido sobretudo à agitação das águas, os ouriços, encontram-se alojados em cavidades da rocha cobertas por coralináceas encrostantes nunca atingindo um grande desenvolvimento. Saldanha (1974) refere que na costa da Arrábida é possível associar a presença das diversas fácies do andar infralitoral aos níveis preconizados por Riedl (1964 in Saldanha, 1974). Segundo este último autor podem distinguir-se três zonas, cada uma delas determinada por um tipo de hidrodinamismo. Uma primeira sujeita à acção das vagas que se estende desde a superfície até cerca de 2/3m de profundidade. Uma segunda com movimentos alternadamente ascendentes e descendentes que se desenvolve até uma profundidade de 10/12m. Finalmente uma terceira zona que se estende até à maior profundidade onde se faz sentir a ondulação (ca. 35m) onde existem apenas movimentos unidireccionais. A 1ª zona, com correntes multidireccionais, inclui a fácies de *Corallina elongata*. A 2ª zona engloba os povoamentos de *Mytilus galloprovincialis*, *Gelidium sesquipedale* e *Asparagopsis armata*. A 3ª zona é ocupada pelo povoamento de *Lithophyllum incrustans*. Nas zonas de hidrodinamismo menos acentuado na costa da Arrábida surge a fácies da alga castanha de grande porte *Saccorhiza polyschides* à qual se junta *Cystoseira* sp. A fácies de *Saccorhiza* atinge uma profundidade de 24m na mesma área, a máxima compatível com a vida das algas fotófilas estabelecendo o limite inferior do andar infralitoral. Nos últimos anos tem-se vindo a assistir a um desaparecimento gradual desta alga, não só na costa da Arrábida, como em toda a extensão da costa portuguesa. Os motivos deste desaparecimento progressivo não são ainda conhecidos.

O andar circalitoral desenvolve-se desde o limite inferior do andar infralitoral até ao nível compatível com a presença de algas ciáfilas (algas que toleram luminosidades muito atenuadas). Estende-se por vezes até à extremidade da plataforma continental (150/200m). É caracterizado por uma certa uniformidade fisionómica, devido sobretudo à constância dos factores físicos prevaletentes. Esta uniformidade traduz-se em parte por uma certa homogeneidade de povoamentos. Se ao longo da costa portuguesa a paisagem dos fundos infralitorais é dominada pelas algas, a principal fracção dos povoamentos circalitorais é constituída por animais. O aspecto fisiográfico dos fundos circalitorais rochosos é fundamentalmente constituído por esponjas de porte elevado (*Axinella polypoides*), hidrários (*Nemertesia antennina* e *Halicornia montagu*), alcionários (*Alcyonium palmatum* e *Alcyonium acaula*), gorgónias (*Eunicella verrucosa* e *Lophogorgia lusitanica*) e briozoários de grande dimensões (*Pentapora foliacea* e *Myriapora truncata*). Fixo às rochas da região mais profunda do circalitoral é possível encontrar o coral *Dendrophyllia ramea* que atinge dimensões elevadas. Por vezes assiste-se ao aparecimento de uma sedimentação importante, que cobre totalmente as superfícies horizontais. Nestas condições, apenas os organismos de porte elevado emergem do sedimento desenvolvendo-se por vezes um importante povoamento de espongiários. Os fundos circalitorais são geralmente percorridos por correntes unidireccionais de fraca intensidade. Estas correntes dão origem a marcas ondulantes ("ripple-marks") no substrato móvel de areia grossa. As colónias de espongiários (*Axinella polypoides*) e gorgónias (*Axinella polypoides*) de grande porte apresentam um desenvolvimento (plano da colónia) perpendicular às correntes prevaletentes que tende a maximizar a captura de partículas alimentares. No Mediterrâneo, Laborel (1960 in Pérès & Picard, 1964), refere a existência de uma única biocenose (coralígeno) com dois horizontes distintos. No horizonte superior predominam as algas calcificadas e a fauna está representada por espécies ciáfilas. No horizonte inferior o povoamento é

comparativamente mais abundante sendo constituído por algas coralináceas e por uma componente animal é muito importante (briozoários, alcionários e gorgonários). Na costa portuguesa só um estudo aprofundado do povoamento circalitoral, ainda não realizado, poderá demonstrar se é justificável a distinção em dois horizontes. Como espécies características da biocenose coralígena podem mencionar-se: *Axinella polypoides*, *Eunicella verrucosa*, *Alcyonium acaule*, *Parerythropodium coralloides*, *Pentapora foliacea* e *Myriapora truncata*.

As grutas submarinas apresentam povoamentos abundantes e com afinidades circalitorais. Pertencentes à biocenose das grutas semi-obscuras pode mencionar-se como espécies características a esponja *Petrosia ficiformes* e o cindário *Parazoanthus axinellae*. Na maioria das grutas assiste-se uma zonação marcada dos organismos desde a entrada da mesma até às regiões mais recuadas onde a iluminação é muito atenuada. É por vezes possível recolher nestas grutas, nas zonas mais obscuras, o coral *Dendrophyllia ramea* bem como alguns organismos com afinidades batiais.

Povoamentos litorais de substratos móveis (zonação)

Andares supra-, médio-, infra- e circalitoral (características, biocenoses, fácies, variações sazonais)

O andar supralitoral no Mediterrâneo é caracterizado pela existência de duas biocenoses caracterizadas (entre outros elementos) pela existência de certas espécies de anfípodes. Dois níveis: superior, *Talitrus* e inferior *Orchestia*. No andar médiolitoral (Mediterrâneo) reconhecem-se diversas biocenoses características. Biocenose do detritico médiolitoral- existente entre os calhaus médiolitorais na presença de detritos vegetais. Biocenose das areias médiolitorais. Andar infralitoral (Mediterrâneo). Biocenose dos calhaus infralitorais- animais que se alimentam de detritos vegetais retidos nos interstícios dos calhaus. Biocenose das areias grossas sob a acção das vagas. Biocenose das areias protegidas da rebentação das vagas. Biocenose das areias lodosas superficiais (hidrodinamismo atenuado). Biocenose das areais finas bem calibradas. Biocenose das areias finas superficiais. Andar circalitoral (Mediterrâneo). Biocenose dos fundos detriticos costeiros. Biocenose dos fundos detriticos vasosos. Biocenose das vasas terrigenas costeiras. Biocenose do detritico do largo. Dinâmica das diversas biocenoses. O hidrodinamismo pode ser responsável pela substituição de uma biocenose por outra fundamentalmente por agir sobre o material que constitui o substrato. Relação estreita entre as biocenoses e a granulometria do substrato.

3.6- Comunidades estuarinas e lagunares costeiras

Organismos estuarinos (composição florística e faunística)

Adaptações dos organismos estuarinos (morfológicas, fisiológicas, comportamentais)

Productividade, matéria orgânica e teias tróficas

Principais comunidades

Pode estabelecer-se um sistema de classificação dos elementos florísticos e faunísticos estuarinos em função da gama de salinidades por eles ocupadas: (i) organismos oligohalinos- constituem a maioria dos organismos que ocorrem nos rios e noutros corpos de água doce, não toleram salinidades superiores a 0,5‰, mas algumas espécies podem sobreviver em águas com uma salinidade não superior a 5‰; (ii) organismos verdadeiramente estuarinos- organismos geralmente com afinidades marinhas, mas ocorrendo na região intermédia do estuário, aparentemente excluídos do meio marinho devido a competição biológica ou

fenómenos de natureza física (e.g. hidrodinamismo), ocorrem geralmente em águas cujas salinidades variam entre 5 e 18‰; (iii) organismos marinhos eurihalinos-constituem a maioria dos organismos que ocorrem nos estuários, distribuem-se desde a embocadura até às regiões intermédias do estuário, subsistem em águas cujas salinidades não ultrapassam os 18‰, raramente penetram na secção superior do estuário onde as salinidades são da ordem dos 5‰; (iv) organismos marinhos estenohalinos- organismos marinhos que ocorrem na embocadura dos estuários, só eventualmente penetram nas secções intermédias, subsistem até salinidades da ordem dos 25‰ e (v) organismos migradores- espécies pelágicas que completam parte do seu ciclo vital nos estuários ou que os utilizam meramente como via de comunicação entre o rio e o mar ou entre o mar e o rio (migradores catádromes e migradores anádromes respectivamente). Exemplos. Os organismos verdadeiramente estuarinos são primariamente organismos com afinidades marinhas. O número de espécies verdadeiramente estuarinas é reduzido devido fundamentalmente à variação de alguns parâmetros ambientais (sobretudo a salinidade) que se fazem sentir neste meio. As adaptações exibidas pelos organismos estuarinos são diversas: morfológicas; fisiológicas (osmoregulação); comportamentais (padrões e modalidades migratórias). Exemplos. Na maioria dos sistemas estuarinos a produção primária do fitoplâncton não desempenha um papel preponderante nas cadeias tróficas. As algas e fanerogâmicas marinhas (e.g. *Zostera*) são responsáveis por grande parte da productividade primária. As principais fontes de matéria orgânica. Detritos orgânicos e não orgânicos. A existência de uma productividade fitoplanctónica reduzida, o pequeno número de herbívoros e a presença de uma grande quantidade de detritos sugere que a base das teias tróficas nos estuários é constituída pelos detritos orgânicos. Principais tipos de teias tróficas nos estuários (exemplos). Principais comunidades estuarinas. Biocenose dos campos de *Zostera*. Exemplos.

3.7- Comunidades tropicais

Recifes de coral (distribuição, estrutura, tipos e origem)

Recifes em franja, em barreira e atóis

Composição faunística e florística (zonação)

Recifes atlânticos e indo-pacíficos. Principais comunidades

Productividade

Alguns aspectos da biologia dos corais

(nutrição, crescimento e calcificação, reprodução e recrutamento)

Mangais (estrutura e adaptações, distribuição, organismos associados, sucessão e mortalidade)

Generalidades sobre os recifes de coral. Os recifes de coral estabelecem geralmente os limites do ambiente marinho tropical. São constituídos essencialmente por madreporários, contribuindo também para a massa calcárea algas (calcáreas) bem como outros organismos que segregam carbonato de cálcio (e.g. foraminíferos, poliquetas serpulídeos, briozoários, moluscos, cirrípedes, etc.). Corais hermatípicos (corais construtores em associação/simbiose com algas zooxantelas e outras) e ahermatípicos. Os primeiros formam recifes ao contrário dos segundos. Distribuição mundial dos recifes de coral e factores limitantes. A maioria dos recifes de coral encontra-se em águas com uma temperatura superficial igual ou superior a 20°C. O desenvolvimento óptimo dos recifes ocorre em águas cuja temperatura média anual é da ordem dos 23-25°C. Ausentes das zonas tropicais (costa oeste africana, América do sul e central) sujeitas à influência de afloramento costeiro. Distribuição batimétrica dos recifes (ausentes em profundidades superiores a 50-70m). Maior

desenvolvimento profundidades inferiores a 25m. Factor limitante a luz essencial para o desenvolvimento das algas zooxantelas simbiotes dos corais. Outro factor limitante á a salinidade (os recifes apresentam um maior desenvolvimento em águas cuja salinidade varia entre 32 e 35‰). Principais tipos de recifes de coral. Três categorias principais: (i) recifes em franja- junto às massas continentais; (ii) recifes em barreira- maior desenvolvimento, usualmente com uma lagoa interna e (iii) atóis- anel de coral com lagoa central. Origem dos recifes. Principais teorias. A teoria da formação dos atóis formulada por Charles Darwin (desenvolvimento de recifes nas margens de ilhas vulcânicas recém formadas, formação de um recife de barreira e de um atol com o afundamento progressivo da ilha). Principais conjuntos fisiográficos num recife de barreira ou num atol: conjunto fronto-recifal- constituído por diversos horizontes de corais, formas arborecentes num nível superior (*Acropora*); conjunto epirecifal- povoamento sobre formações recifais mortas; conjunto pós-recifal- caracterizado pelo modo de sedimentação (fauna muito rica, enorme diversidade de formas). Exemplos (oceano Atlântico e Indo-Pacífico). Productividade nos recifes de coral. Biologia dos corais. Modo de nutrição (pólipos carnívoros, alimentando-se fundamentalmente de meroplantones exclusivos dos recifes). O papel desempenhado pelas algas simbiotes (zooxantelas), que servem indubitavelmente de alimento aos pólipos. Crescimento do recife e calcificação (papel dempenhado pelas zoonxantelas). Reprodução sexual e assexual. Larvas *planula* e dispersão das colónias. Ciclo vital. Padrões de recrutamento. Constituição dos mangais. Situados no médiolitoral, nas regiões tropicais (locais em que prevalece uma sedimentação fina e coloidal, vasas e argilas). Estrutura dos mangais: árvores com raízes aéreas formando pilares com folhagem sempre emersa que apresentam zonas correspondentes aos andares supra- e médiolitoral. A parte inferior dos sedimentos pode ser considerada infralitoral. Distribuição mundial dos mangais. Condições necessárias para o desenvolvimento de um mangal: temperatura- superior a 20°C; salinidade- usualmente baixa; sedimento- fracção fina e coloidal com um teor elevado em matéria orgânica. Característico um teor muito baixo em oxigénio e flutuações importantes do pH. Principais tipos de vegetais que constitutem o mangal: *Rhizophora*, *Avicennia*, *Bruguiera*, *Sonneratia*. Povoamento do mangal. Zonação. Exemplos. Povoamentos supra-, médio e infralitoral. Desenvolvimento, sucessão e mortalidade do mangal.

3.8- Comunidades das grandes profundidades marinhas

Existência de vida nas grandes profundidades marinhas

Exploração do domínio profundo

Factores físicos prevalecentes

(topografia e sedimentos, pressão, temperatura e salinidade, oxigénio, nutrientes)

Espécies, Comunidades e Zonação

Comunidades associadas às fontes hidrotermais

Algumas particularidades da fauna das grandes profundidades marinhas (distribuição, biomassa, nutrição, adaptações, dimensões, órgãos dos sentidos, formações esqueléticas, reprodução e desenvolvimento)

Fluxos de energia

Origem da fauna profunda

O domínio profundo engloba os fundos e as massas de água situados inferiormente à plataforma continental (200m) até às máximas profundidades conhecidas (ca. 11000m). Ocupa 92% da superfície total dos oceanos. Maior biótopo existente. Mal conhecido (dificuldade de acesso, custos). Características particulares: ausência de luz, ausência de vegetais, baixas temperaturas, elevada pressão- condicionam as

adaptações anatómicas e fisiológicas dos organismos das grandes profundidades. Teoria de Forbes (trabalhos realizados no Mar Egeu 1841/1842, zona azoica (abaixo das 300 braças), conclusão não de Forbes mas de Godwin-Austen co-autores de trabalho póstumo. Prova concludente (1859) cabo telegráfico que unia a Sardenha ao Norte de África (1800m) (corais solitários e moluscos). Interpretação errônea (organismos colhidos não provinham destas profundidades, etiquetagem deficiente?). Barbosa du Bocage colhe *Hyalonema lusitanica* em 1865 só refere a profundidade a que foi obtida mais tarde (1871). Pescadores portugueses capturavam com frequência organismos (tubarões e invertebrados) a profundidades muito elevadas (1200m). A prospecção do domínio profundo pode compreender duas fases: (i) colheita e descrição dos organismos; (ii) observação directa e experimentação *in situ*. Engenheiros clássicos (redes de arrasto, dragas e testemunhadores). Engenheiros mais recentes (batiscafos e submersíveis tripulados e veículos de controle remoto/fotografia, televisão e vídeo). Câmaras pressurizadas que colhem organismos a grandes profundidades e são transportados para a superfície tornando a experimentação possível. O meio profundo engloba os fundos da vertente continental (150/200m -1000/2500m). Rampa e planície abissal até 6000/7000m. Fossas abissais (longos e estreitos entalhes no fundo oceânico com paredes quase verticais) atingem as maiores profundidades conhecidas. Comunidades características para cada um dos acidentes topográficos (zonação biológica). Os fundos são constituídos por substratos móveis de grão fino: vasas organogénicas e argilas dos grandes fundos (podem ocorrer areias e afloramentos de rochas geralmente vulcânica). Vasas constituídas por exoesqueletos de organismos planctónicos (foraminíferos, pterópodes...). Vasas hemipelágicas e eupelágicas conforme a percentagem de material que as forma (proveniente da plataforma continental ou da coluna de água). A argila das grandes profundidades é geralmente de cor avermelhada (alto teor em ferro e manganésio). A natureza dos sedimentos condiciona a composição da fauna (meio- e microfauna). A macrofauna é sobretudo condicionada pela quantidade de matéria orgânica existente. Variações da salinidade geralmente mínimas (profundidades >2000m). Às mesmas profundidades a temperatura varia entre 0,5 e 4°C. A baixa temperatura e a pressão elevada (que pode atingir 1100 atms) são dois dos factores fundamentais na regulação dos processos fisiológicos (condicionando por exemplo taxas metabólicas, conteúdo proteico e lipídico, teor em água, níveis de actividade enzimática no tecido muscular...). Condicionam a distribuição vertical das espécies. Gigantismo abissal-relacionado com baixas taxas metabólicas que concorrem para um atraso na maturação sexual e para o prolongamento do crescimento. Relativa uniformidade da distribuição dos parâmetros físico-químicos bem como a sua relativa estabilidade no tempo. Circulação das massas de água pode ser importante. A nível mundial não se dispõe de um conhecimento extenso das espécies animais que vivem nas grandes profundidades (bentónicas e pelágicas). Dados existentes sobretudo respeitantes à macro- e megafauna (>2mm). Alguns estudos sobre a microfauna. Diversidade específica geralmente elevada no domínio profundo (semelhante por vezes à dos biótopos terrestres). Sobre a vertente continental (andar batial) encontram-se os primeiros grupos animais tipicamente profundos: Hexactinellidae (esponjas) e Elasmobranchia (holotúrias) e Macruridae (peixes) além de numerosas espécies profundas pertencentes a grupos zoológicos existentes nas camadas mais superficiais. Nos afloramentos rochosos da vertente (Atlântico nordeste) corais brancos ahermatípicos (*Lophelia pertusa*, *Madrepora oculata*), corais solitários (*Caryophyllia aramata*, *Desmophyllum cristagalli*). Associados às colónias de corais vivem várias espécies de poliquetas e esponjas. Relativamente aos fundos móveis observa-se uma relativa homogeneidade faunística ao longo de toda a vertente até uma profundidade de

cerca de 3000m. As condições locais, como a existência de correntes ou sedimentação, podem ser responsáveis pela maior ou menor abundância de certas espécies (fácies) bem como pela heterogeneidade espacial dos povoamentos. Os dados existentes sobre a fauna abissal são ainda mais escassos do que os respeitantes à fauna batial e dizem essencialmente respeito aos substratos móveis. No Atlântico nordeste as espécies mais características são a esponja *Hyalonema lusitanica*, poliquetas do género *Macellicephala*, crustáceos do género *Munidopsis* e *Benthesicymus*. No domínio abissal foram distinguidos vários conjuntos do aspecto biogeográfico (a macrotopografia afecta a distribuição das espécies). Conhecimento muito escasso da fauna das fossas abissais (andar hadal). Sobretudo encontradas no Pacífico. Empobrecimento (diversidade e biomassa) da fauna relativamente ao andar abissal. Nas comunidades hadais predominam as holotúrias *Elipidia* bem como pogonóforos, equiurídeos e poliquetas. Bactérias barófilas que vivem a pressões superiores a 600/700 atms podem ser consideradas como características do andar hadal. Fossas hadais caracterizadas pelo elevado grau de endemismo. Nas massas de água profunda encontram-se numerosos organismos. A existência de migrações verticais importantes (organismos nectónicos e planctónicos) dificulta o estabelecimento de uma zanação. Camadas difusoras profundas (*Deep Scattering Layers- DSL*) detectadas por meios acústicos e constituídas por grandes concentrações de diversos organismos pelágicos (sifonóforos, eufauseáceos, cefalópodes, peixes...). As primeiras fontes hidrotermais foram descobertas em 1977 com o submersível *Alvin* a 2500m sobre a dorsal das Galápagos e na imediação de emanções de água quente (370°C). Fauna muito abundante constituída por organismos de grandes dimensões formando *verdadeiros oásis* que emergiam do *deserto* circundante. Uma das maiores descobertas do século no domínio da Biologia Marinha. Estes povoamentos e outros semelhantes como os das nascentes frias, foram posteriormente descobertos noutras locais do Pacífico e Atlântico. Biomassa cerca de 10.000 a 100.000 superior à dos povoamentos existentes à mesma profundidade. Produção primária assegurada por bactérias quimiossintéticas que obtêm a energia necessária para a fixação do CO₂ a partir da oxidação dos sulfuretos (H₂S) presentes nos fluídos emergentes. Bactérias desempenham neste ecossistema um papel primordial relativamente a diversos aspectos da biologia das espécies (tróficos e fisiológicos). Organismos mais típicos do ecossistema hidrotermal: Vestimentífero *Riftia pachyptila* que forma densos agregados (não possui boca nem tubo digestivo, bactérias simbióticas que vivem no trofosoma (parte anterior do corpo) onde será catalizada a síntese de ATP). Poliquetas (vermes de Pompeia) *Alvinella pompejana*, *A. caudata*. Organismos mais termófilos suportam temperaturas compreendidas entre 20 e 40°C. Populações densas do molusco bivalve *Calyptogena magnifica*, maior de todos os bivalves conhecidos (26cm de comprimento) e *Bathymodiolus thermophilus*. Fauna móvel constituída sobretudo por caranguejos e numerosas galateas (*Munidopsis*). Peixes representados por algumas espécies, mais abundante o zoarcídeo *Thermarces cerberus*. Novos conceitos: arquipélago hidrotermal (alta proporção de endemismos, acompanhada por um número considerável de fósseis vivos). Várias respostas a nível adaptativo (estratégias adaptativas) exibidas pelos organismos das grandes profundidades. Organismos fixos apresentam geralmente pedúnculos longos (esponjas hexactinélidas, *Hyalonema*). Alongamento de apêndices (melhor sustentação e aumento da percepção sensorial). Muitos espécies não possuem olhos ou estes apresentam degenerescência (99% das espécies de isópodes abissais e hadais são cegas). Nos peixes a ausência de visão é compensada pelo desenvolvimento de certos apêndices que desempenha um papel táctico (peixes-tripé). Fenómenos de bioluminescência são conhecidos (protozoários, cnidários, crustáceos, cefalópodes e peixes). Peixes- luminiscência produzida por

orgãos luminosos (fotóforos). Os peixes que possuem órgãos luminosos não apresentam degenerescência dos olhos. Os peixes bentônicos geralmente possuem ovos demersais de grandes dimensões e em pequeno número (maximização da sobrevivência, menor competição alimentar). Cuidados parentais, viviparia e um curto estado larvar são factores importantes para a sobrevivência das espécie. Dimorfismo sexual marcado (Ceratoidea, machos anatomicamente atrofiados, parasitas, nutrição assegurada através do aparelho circulatório da fêmea). A escassez de alimento é uma constante do domínio profundo e condiciona a biologia das espécies. Um dos esquemas propostos para explicar o trajecto da matéria orgânica entre a superfície e o fundo baseia-se nas migrações verticais (sazonais e ontogenéticas) do zooplâncton. Sobreposições parciais de várias séries de migrações verticais a n veis batimétricos sucessivos que são responsáveis pela transferência de energia. Alguns misidáceos podem efectuar migrações verticais entre as camadas sub-superficiais e os 7000m de profundidade. Fluxos de detritos constituem outra fonte de energia (planctontes fito- e zoo- e carcaças de animais de maiores dimensões). Sazonalidade no domínio profundo provocada pelo fluxo diferenciado de detritos nas regiões temperadas. Biomassas sempre baixas: 1g/m² (Atlantico nordeste/2000m) e 0,03 g/m² (Atlantico tropical/5000m). Domínio hadal 0,022 e 0,007 g/m² (7000 e 9000m). Origem da fauna profunda. Grandes profundidades povoadas à custa de organismos litorais há cerca de 100 milhões de anos. Fauna actual relativamente recente (existem no entanto formas antigas fósseis vivos).

3.9- Bibliografia

- CREMONA, J. (1988). *A field atlas of the seashore*. Cambridge University Press, New York: 100pp.
- BROWN, A.C. & A. McLACHLAN (1988). *Ecology of sandy shores*. Elsevier, Amsterdam: 328pp.
- DUXBURY, A.B. & A.C. DUXBURY (1993). *Fundamentals of Oceanography*. Wm. C. Brown Publishers: 291pp.
- HAWKINS, S.J. & H.D. JONES (1992). *Rocky shores*. Immel Publishing, London: 144pp.
- HOLME N.A. & A.D. McINTYRE (1984). *Methods for the study of marine benthos*. Blackwell Scientific Publications, London: 387pp.
- JOHN, D.M.; S.J. HAWKINS & J.H. PRICE (eds.) (1992). *Plant-animal interactions in the marine benthos*. The Systematics Association Special Publication No. 46, Clarendon Press, Oxford: 544pp.
- LEWIS, J.R. (1964). *The ecology of rocky shores*. English University Press Ltd., London.
- MENZIES, R.J.; GEORGE, R.Y. & ROWE, G.T. (1973). *Abyssal environment and ecology of the world ocean*. John Willey & Sons.
- MOORE, P.G. & R. SEED (eds.) (1985). *The ecology of rocky coasts*. Hodder and Stoughton, London: 460pp.
- NYBAKKEN, J.W. (1988). *Marine biology. An ecological approach*. Harper & Row Publishers, New York: 514pp.

- PÉRÈS, J-M. (1961). *Océanographie biologique et biologie marine. Volume 1- La vie benthique*. Presses Universitaires de France, Paris: 541pp.
- PÉRÈS, J-M. (1976). *Précis d'Océanographie biologique*. Presses Universitaires de France, Paris: 239pp.
- PÉRÈS, J-M. & J. PICARD (1964). Nouveau manuel de bionomie benthique de la mer Méditerranée. *Recueil des Travaux de la Station Marine d'Endoume*, 31 (47): 5-137.
- PICARD, J. (1957). Note sommaire sur les équivalences entre la zonation marine de la côte atlantique du Portugal et des côtes de Méditerranée Occidentale. *Rec. Trav. St. mar. Endoume*, 12 (2): 22-27.
- SALDANHA, L. (1974). Estudo do povoamento dos horizontes superiores da rocha litoral da costa da Arrábida (Portugal). *Arquivos do Museu Bocage*, (2^a série), 5 (1): 1-382.
- SALDANHA, L. (1983). *Fauna submarina atlântica*. Publicações Europa América, Lisboa: 179pp.
- SALDANHA, L. (1995). *Fauna submarina atlântica. Edição revista e aumentada*. Publicações Europa América, Lisboa: 364pp.
- STEPHENSON, T.A. & A. STEPHENSON (1972). *Life between tidemarks on rocky shores*. W.H. Freeman & Co., San Francisco.
- SUMICH, J.L. (1976). *An introduction to the biology of marine life*. Wm. C. Brown Company Publishers, Dubuque: 348 pp.
- SOULE, D.F. & G.S. KLEPPEL (1988). *Marine organisms as indicators*. Springer-Verlag, New York: 342pp.
- SVERDRUP, H.U.; JOHNSON, M.W. & FLEMING, R.H. (1942). *The oceans: their physics, chemistry and general biology*. Prentice-Hall, Englewood Cliffs.
- WEINBERG, S. (1992). *Découvrir la Méditerranée*. Nathan, Paris: 352pp.
- WOOD, E. (1987). *Subtidal ecology*. Edward Arnold, London: 125pp.

IV- ECOLOGIA DO NECTON

4.1- Definição e divisões do necton

Necton oceânico e necton costeiro

Ao contrário dos planctontes os animais que constituem o necton, podem deslocar-se activamente e vencer a força das correntes. O plâncton e o necton são englobados na designação de organismos pelágicos. Por oposição os organismos bentónicos são aqueles cuja vida está directamente relacionada com o fundo, quer vivam fixos, quer sejam livres. Podemos considerar no meio marinho os domínios pelágico e bentónico. Não existe contudo uma delimitação nítida entre organismos pelágicos e bentónicos. Os organismos geralmente de pequenas dimensões com algumas capacidades natatórias são usualmente englobados no micronecton. Enquanto que a maioria dos planctontes são invertebrados os nectontes são predominantemente constituídos por vertebrados (sobretudo peixes- mais numerosos em espécies e em indivíduos). O necton engloba representantes de todas as classes de vertebrados com a excepção dos anfíbios. Podem considerar-se duas categorias de organismos nectónicos: o necton oceânico e o necton costeiro, respectivamente os nectontes frequentam as províncias oceânica e costeira. As adaptações exibidas pelos organismos do necton oceânico são essencialmente distintas daquelas que observamos no necton das águas profundas ou no necton costeiro. Uma vez que a maioria dos nectontes oceânicos possuem capacidades natatórias importantes habitando vastas regiões dos oceanos, são habitualmente difíceis de estudar no seu habitat sendo quase sempre muito difícil o seu estudo em condições controladas. Na ausência de dados sobre a ecologia da maioria dos organismos nectónicos torna-se necessário inferir muitos destes aspectos de um modo indirecto (estudo das características anatómicas e fisiológicas dos indivíduos capturados).

4.2- Composição do necton oceânico

Necton holoepipelágico e necton meroepipelágico

O necton oceânico é constituído por um número variável de peixes (Osteichthyes e Chondrichthyes) bem como por um número mais reduzido de mamíferos marinhos, répteis e aves. Os únicos invertebrados que são englobados no necton são os cefalópodes. Podem reconhecer-se diversas categorias ecológicas no seio do necton (sobretudo peixes que vivem na zona epipelágica): necton holoepipelágico- organismos que passam toda a sua existência no seio do necton; necton meroepipelágico- passam unicamente parte da sua existência no necton. Na primeira categoria englobam-se alguns tubarões, a maioria dos peixes voadores, tunídeos, espadartes, marlins, etc. Na segunda categoria consideram-se os peixes que passam parte do seu ciclo vital na zona epipelágica da província oceânica reproduzindo em águas costeiras no meio marinho ou estuarino. Os mamíferos marinhos que fazem parte do necton oceânico incluem as baleias (Cetacea) e as focas e leões marinhos (Pinnipedia). Nos répteis nectónicos englobam-se as tartarugas e serpentes marinhas. Algumas aves marinhas não podem ser consideradas como pertencentes ao necton, no entanto alimentam-se nas camadas superficiais das águas podendo atingir em casos extremos profundidades da ordem dos 100m. Estas podem ocorrer com efectivos muito elevados em certas áreas. O único grupo de aves

verdadeiramente nectónicas é constituído pelos pinguins (diversas espécies que ocorrem na região Antártica e sub-antártica). Muitas espécies de aves marinhas passam grande parte da sua existência alimentando-se nas águas superficiais oceânicas ou nelas evoluindo (nadando ou em repouso).

4.3- Adaptações do necton oceânico

Flutuabilidade

Locomoção

Forma geral e resistência do corpo

Defesa e camuflagem

Orgãos dos sentidos e ecolocalização

Reprodução e ciclos de vida

Migrações

Adaptações especiais exibidas pelas aves e mamíferos marinhos

Uma das adaptações mais evidentes dos organismos nectónicos está relacionada com a flutuabilidade. Podem neste particular observar-se alguns exemplos de evolução convergente num largo espectro de grupos animais. A maioria dos organismos nectónicos apresenta densidades muito semelhantes à da água salgada. Muitos peixes desenvolveram bexigas gasosas (5 a 10% do volume do corpo) que lhes conferem uma flutuabilidade neutra. Muitos peixes têm a possibilidade de controlar a quantidade de gás produzido regulando deste modo a sua flutuabilidade. Os peixes que se movimentam rapidamente na zona epipelágica (*e.g.* Tunídeos) não podem controlar o gás produzido num intervalo tão reduzido de tempo pelo que possuem outros meios de regular a referida flutuabilidade. Outras categorias de organismos nectónicos possuem outros tipos de adaptações: mamíferos marinhos- sacos repletos de ar; aves- ar retido entre as penas; cefalópodes- substituição de iões (sódio por amónia) nos fluidos internos. A aquisição de uma percentagem importante de lípidos no corpo constitui uma outra adaptação que confere flutuabilidade. As adaptações relacionadas com a locomoção dos nectontes podem ser englobadas em dois grupos distintos: as relacionadas com a propulsão e as relacionadas com a redução da resistência do corpo à água. A locomoção pode ser essencialmente assegurada através de movimentos ondulatórios do corpo ou através de movimentos oscilatórios das barbatanas. Com a excepção das baleias e das serpentes marinhas o modo de propulsão dos outros vertebrados nectónicos que não os peixes é assegurada por movimentos dos membros anteriores, posteriores ou ambos. A propulsão por jacto (usando água) é exclusiva dos cefalópodes nectónicos. Uma vez que a água é um meio extremamente denso a forma e resistência oferecida pelo corpo dos organismos nectónicos é igualmente importante. Além de uma forma altamente hidrodinâmica os nectontes exibem outras adaptações tendentes a diminuir a resistência à progressão na água, nomeadamente: textura lisa do corpo; não existência de órgãos salientes; as barbatanas pélvicas e peitorais podem ser recolhidas em bolsas excepto quando são usadas; redução ou ausência de escamas. De um modo idêntico nos mamíferos marinhos as pilosidades são inexistentes ou reduzidas, as glândulas adquirem uma forma achatada e os órgãos genitais não são salientes excepto quanto em uso. A fuga a eventuais predadores é assegurada pela aquisição de meios rápidos de deslocação (defesa). A camuflagem é igualmente importante neste contexto. Uma vez que grande parte dos organismos nectónicos são primariamente predadores possuem órgãos dos sentidos desenvolvidos (visão e sistema lateral nos peixes, etc.). Os mamíferos nectónicos possuem dispositivos sofisticados de ecolocalização. Dispositivos deste tipo podem ser utilizados na

percepção da profundidade e/ou na localização de potenciais presas. Principais modalidades de reprodução dos organismos nectónicos: Osteichthyes, Chondrichthyes, mamíferos marinhos e aves. As migrações exibidas por estes organismos podem estar relacionadas com a reprodução ou estar ligada à alimentação (migração trófica). Alguns nectontes exibem adaptações especiais que facilitam a sua permanência por longos períodos no domínio oceânico. Os mamíferos marinhos apresentam adaptações tendentes a regular a temperatura do corpo, o mergulho a profundidades elevadas e a osmoregulação. Exemplos.

4.4- Métodos de amostragem e de estudo do necton

Principais métodos de captura dos nectontes. Dificuldades. Definição e classificação das categorias de artes de pesca. Descrição das categorias de artes de pesca. Redes de cercar. Redes envolventes-arrastantes. Redes de arrastar. Redes de sacada. Redes de arremeço. Redes de emalhar e de enredar. Armadilhas. Linhas e anzóis. Pesca por fermento. Pesca com máquinas de colheita. Artes de pesca diversas. Principais tipos de organismos capturados com o auxílio das artes especificadas.

4.5- Ecologia do necton

Ecologia alimentar e teias tróficas

A ecologia dos organismos nectónicos é de um modo geral muito pouco conhecida. Grande parte da informação baseia-se no conhecimento da ecologia alimentar e das teias tróficas. De um modo geral a grande maioria dos organismos nectónicos são predadores de outros nectontes. Alguns nectontes, no entanto, consomem zooplâncton (Exocoetidae, Mitacocetos, Clupeoidei). Tipos e modalidades de alimentação dos nectontes. Teias tróficas no domínio oceânico (zona epipelágica): águas temperadas frias, antárticas e tropicais.

4.6- Bibliografia

- ANDERSEN, H.T. (ed.) (1969). *The biology of marine mammals*. Academic Press, New York: 511pp.
- DUXBURY, A.B. & A.C. DUXBURY (1993). *Fundamentals of Oceanography*. Wm. C. Brown Publishers: 291pp.
- DUNSON, W.A. (ed.) (1975). *The biology of sea snakes*. University Park Press, Baltimore: 530pp.
- GASKIN, D.E. (1982). *The ecology of whales and dolphins*. Heinemann, London: 459pp.
- HARDY, A. (1965). *The open ocean: its natural history. Vol. II- Fish and fisheries*. Houghton, Mifflin, Boston: 322pp.
- NÉDÉLEC, C. (1986). Definição e classificação das categorias de artes de pesca (versão portuguesa de A.M. Leite, D.B. Gil, J.A. Viegas, M.B. Metelo). *Instituto Nacional de Investigação das Pescas*, Publicações avulsas no. 10: 83pp.
- NYBAKKEN, J.W. (1988). *Marine biology. An ecological approach*. Harper & Row, Publishers, New York: 514pp.

PARIN, N.V. (1970). *Ichthyofauna of the epipelagic zone*. Jerusalem, Israel Program for Scientific Translation: 206pp.

PÉRÈS, J-M. (1976). *Précis d'Océanographie biologique*. Presses Universitaires de France, Paris: 239pp.

SCHEFFER, V.B. (1976). *A natural history of marine mammals*. Scribner, New York: 157pp.

V- INTERACÇÕES SIMBIÓTICAS

5.1- Definições e divisões

Comensalismo

Mutualismo

Parasitismo

Por interacções simbióticas são consideradas as interacções de espécies diferentes pelo facto de viverem conjuntamente. O termo simbiose deve ser tomado em sentido amplo englobando não somente o comensalismo, mas também o mutualismo e o parasitismo. Trata-se fundamentalmente de modalidades de nutrição ou protecção entre organismos pertencentes a espécies diferentes. Em sentido restrito, o termo simbiose tem sido frequentemente utilizado para casos de mútuo benefício no aspecto nutritivo, como são os numerosos exemplos de líquenes. Estes vegetais constituem exemplos típicos de mutualismo. Fala-se de comensalismo quando um dos organismos associados, o que retira alimento, é transportado ou albergado, é o beneficiado. No mutualismo os dois organismos que se associam recolhem, ambos, benefícios. No caso de haver maior ou menor prejuízo ou doenças provocadas por um organismo sobre outro, fala-se então de parasitismo. Nem sempre é fácil a distinção entre os três tipos de interacção simbiótica, uma vez que são reconhecidos casos intermediários difíceis ou impossíveis de incluir nas modalidades mencionadas. O comensalismo é conhecido tanto em vegetais como em animais. No primeiro caso um caso frequente de comensalismo permanente é o chamado epifitismo. Em relação aos animais um exemplo citado com frequência respeita às relações que se estabelecem entre as baleias e os cirrípedes. Um caso de animais que vivem no interior de outros animais pode também servir como exemplo de comensalismo (*Pinothores pisum* que passa uma parte importante do seu ciclo vital no interior da concha dos mexilhões). São numerosos os exemplos de animais e vegetais em cujo exterior, ou em cujo interior, não se reconheça a presença de outros organismos. Este tipo de associação é, com frequência, tradutora de um benefício mútuo, portanto de mutualismo (e.g. líquenes). O parasitismo é um fenómeno comum tanto em vegetais como em animais e os parasitas pertencem agrupamentos taxonómicos diversos (existem grupos taxonómicos constituídos exclusivamente por parasitas).

5.2- Interacções simbióticas no meio marinho

Tipos e composição das associações (vegetal-animal e entre animais)

Origem e distribuição das associações

Modificações resultantes das associações

Valor intrínseco da associação

Todas as interacções simbióticas no meio marinho entre vegetais e animais verificam-se entre algas unicelulares e invertebrados. Estas associações são mais frequentes nas regiões tropicais, existindo igualmente nas regiões temperadas embora como uma prevalência inferior. Parecem estar virtualmente ausentes nas regiões polares. Este tipo de associações estão obviamente restritas às regiões intermareais e submareais ou à zona epipelágica. Existem essencialmente dois tipos de interacções simbióticas entre algas e invertebrados. Na mais comum a totalidade da célula vegetal (funcional) está associada ao invertebrado. O segundo tipo consiste

na incorporação de cloroplastos (provenientes de algas) nos tecidos do invertebrado. As algas simbiotes podem ser classificadas em dois grupos: zooxantelas (células de cor acastanhada, dourada ou amarelada) e zooclorelas (cor verde). Um terceiro grupo menos frequente é constituído pelas células de cor azul (cianelas). As zooxantelas (dinoflagelados) são o grupo mais frequente. Encontramos associações entre algas e invertebrados em diversos organismos planctónicos (e.g. Radiolários, Foraminíferos e Ciliados marinhos). Simbioses com esponjas são frequentes nos recifes de coral (cerca de 80% das esponjas encontram-se associadas com algas nalguns recifes). Nos cnidários as simbioses são extremamente comuns. Praticamente todos os cnidários tropicais (hexacoraliaria, octocoraliaria) contêm zooxantelas simbiotes nos tecidos. Algumas cifomedusas tropicais estão igualmente associadas a zooxantelas. Nas regiões temperadas a frequência deste tipo de associações é menor (anémonas, ctenóforos, poliquetas, equinodermes, ascídeas, etc.). As interacções simbióticas entre algas e invertebrados são geralmente do tipo mutualista resultando quase sempre em modificações anatómicas e fisiológicas importantes. As modificações mais importantes podem ser observadas nas algas simbiotes (geralmente dinoflagelados). Estas perderam os flagelos e a forma do corpo é alterada. A espessura da parede celular é também diminuída. Nos filos menos evoluídos as modificações são comparativamente menores em relação aos mais evolucionados. Existe geralmente benefício mútuo nas interacções simbióticas alga-invertebrado. Nos corais construtores de recifes este proveito é óbvio. As algas fornecem alimento para a colónia. Exemplos.

As simbioses entre animais são muito frequentes no meio marinho sobretudo nos trópicos, mas também podem ser observadas nas regiões temperadas. As interacções simbióticas entre animais cobrem um espectro consideravelmente mais vasto que as associações do tipo mutualístico que observámos entre algas e invertebrados. A interacção mais simples é do tipo comensal em que um organismo vive sobre outro (e.g. concha, tubo, etc.). Estas associações são semelhantes às relações epífitas observadas nos vegetais terrestres. Existe no entanto quase sempre um proveito que é retirado da associação ao contrário das maioria das mencionadas associações terrestres. Os comensais marinhos podem distinguir-se em dois grupos: *epizoontes* (que vivem sobre outros animais) e *endozoontes* (que vivem no interior de outros animais). Os primeiros são extremamente abundantes no meio marinho e a maioria não são verdadeiros comensais. Principais tipos de associações. Muitos invertebrados possuem associações com protozoários externa- ou internamente. Os cnidários apresentam inúmeros exemplos de epizoontes. Os briozoários apresentam vários exemplos de simbioses. Exemplos de associações em vários grupos de invertebrados (anelídeos, custáceos, moluscos, etc.). Associações entre anémonas e peixes (*Radianthus* sp. e *Amphiprion* sp.) e entre equinodermes e peixes. Associações entre peixes (*Naucrates ductor* e *Echeneis remora* associados a peixes pelágicos de grande porte e tartarugas). Associações entre peixes e entre peixes e invertebrados (comportamento de limpeza, *Labroides* spp.). Exemplos. A maioria das associações entre animais são observadas nas regiões de maior biomassa (trópicos). Origem das associações. Relações tróficas e de protecção. Exemplos. Modificações anatómicas e fisiológicas resultantes das associações. Valor intínseco das associações. Mais elevado nos epizoontes. Associações entre animais e bactérias luminiscentes. Associações confinadas aos cefalópodes e peixes. Exemplos. Associações do tipo mutualístico. As bactérias obtêm alimento do animal a que estão associadas e a produção de luz fria é utilizada como um meio defensivo e/ou ofensivo.

5.3- Bibliografía

- CHENG, T. (ed) (1971). *Aspects of the biology of symbiosis*. University Park Press, Baltimore: 327pp.
- GOTTO, R.V. (1969). *Marine animals, partnerships and other associations*. Elsevier, New York: 96pp.
- HENRY, S.M. (1966). *Symbiosis. Vol. I, Associations of microorganisms, plants and marine organisms*. Academic Press, New York: 478pp.
- NICOL, J.A.C. (1960). *The biology of marine animals*. Wiley, New. York: 707pp.
- NYBAKKEN, J.W. (1988). *Marine biology. An ecological approach*. Harper & Row, Publishers, New York: 514pp.
- SMITH, D.C. (1973). *Symbiosis of algae with invertebrates*. Oxford biology reader no. 43. Oxford Scientific Press, London: 16pp.
- VERNBERG W.B. (1974) *Symbiosis in the sea*. The Belle W. Baruch Library in Marine Science no. 2. University of South Carolina Press, Columbia: 276pp.

BIBLIOGRAFIA

- ANDERSEN, H.T. (ed.) (1969). *The biology of marine mammals*. Academic Press, New York: 511pp.
- ANON. (1966). *Determination of photosynthetic pigments in sea-water*. Unesco, Paris: 69pp.
- BAILEY, K.M.; HOUDE, E.D. (1989). Predation on eggs and larvae of marine fishes and the recruitment problem. *Advances in Marine Biology*, 25, 1-83.
- BARDACH, J.E.; J.H. RYTHER & W.O. McLARNEY (1972). *Aquaculture*. Wiley, New York: 868pp.
- BARNES, R.S.K. (1974). *Estuarine Biology*. The Institute of Biology's Studies in Biology No. 49, Edward Arnold, London: 73pp.
- BARNES, S. K & R. N. HUGHES (1988). *An introduction to marine biology*. Blackwell Scientific Publications, Cambridge, Mass.: 351pp.
- BELLAN, G. & J.-M. PÉRÈS (1974). *La pollution des mers*. Presses Universitaires de France, Paris: 124pp.
- BLAXTER, J.H.S. & J.R. HUNTER (1982). The biology of the Clupeoid fishes. *Advances in Marine Biology*, 20: 1-223.
- BOUGIS, P. (1974a). *Ecologie du plancton marin. Tome I- Le phytoplancton*. Masson et Cie., Paris: 195pp.
- BOUGIS, P. (1974b). *Ecologie du plancton marin. Tome II- Le zooplancton*. Masson et Cie., Paris: 200pp.
- BOURDILLON, A. (1971). L'échantillonnage du zooplancton marin. In Lamotte, M. & Bourlière, F. (ed.) (1971). *Problèmes d'écologie: l'échantillonnage des peuplements animaux des milieux aquatiques*. Masson et Cie. ed., Paris: 109-164.
- BROWN, A.C. & A. McLACHLAN (1988). *Ecology of sandy shores*. Elsevier, Amsterdam: 328pp.
- BUCHANAN, R.E. & GIBBONS, N.E. (1974). *Bergey's manual of determinative bacteriology*. Williams and Wilkins, Baltimore: 1246pp.
- CAMPANA, S. & J.D. NEILSON (1985). Microstructure of fish otoliths. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 42: 1014-1032.
- CARPINE-LANCRE, J. & L. SALDANHA (1992). *Souverains oceanographes*. Fundação Calouste Gulbenkian: 178pp.
- CHAMPALBERT, G. (1975). Répartition du peuplement animal de l'hyponeuston. Étude expérimentale de la physiologie et du comportement des Pontellidés. These

Université d'Aix-Marseille: 312pp.

- CHENG, T. (ed) (1971). *Aspects of the biology of symbiosis*. University Park Press, Baltimore: 327pp.
- CREMONA, J. (1988). *A field atlas of the seashore*. Cambridge University Press, New York: 100pp.
- CUSHING, D.H. (1969). Upwelling and fish production. *FAO Fish. Tech. Paper*, 84: 1-40.
- CUSHING, D.H. (1975). *Science and the fisheries*. Studies in biology no. 85. Edward Arnold: 60pp.
- CUSHING, D.H. (1975). *Marine ecology and fisheries*. Cambridge University Press, Cambridge: 235pp.
- CUSHING, D.H. (1982). *Climate and fisheries*. Academic Press, London: 373pp.
- D'ANCONA, U. (1931-1956). *Uova, larve e stadi giovanili di Teleostei. Fauna Flora Golfo Napoli*, Monografia n° 38 (1-4): 1064pp.
- DAVIS, C.C. (1955). *The marine and freshwater plankton*. University Press Michigan, Michigan: 541pp.
- DAY, J.H. (ed.) (1981). *Estuarine ecology with particular reference to southern Africa*. A.A. Balkema, Rotterdam: 411pp.
- DIETRICH, G.; KALLE, K.; KRAUSS, W. & SIEDLER, G. (1980). *General Oceanography: An introduction*. John Wiley & Sons, New York: 626pp.
- DUNSON, W.A. (ed.) (1975). *The biology of sea snakes*. University Park Press, Baltimore: 530pp.
- DUXBURY, A.B. & A.C. DUXBURY (1993). *Fundamentals of Oceanography*. Wm. C. Brown Publishers: 291pp.
- EHRENBAUM, E. (1905-1909). *Eier und larven von Fischen. Nordisches Plankton*, 1: 413pp.
- FAO. *Yearbook of fishery statistics* (vários volumes). Food and Agriculture Organization of the United Nations, Rome.
- FRASER, J.H. (1962). *Nature adrift. The story of marine plankton*. Foulis, London: 178pp.
- GASKIN, D.E. (1982). *The ecology of whales and dolphins*. Heinemann, London: 459pp.
- GOTTO, R.V. (1969). *Marine animals, partnerships and other associations*. Elsevier, New York: 96pp.
- GRAHAME, J. (1987). *Plankton and fisheries*. Edward Arnold, Baltimore: 140pp.
- GROSS, M.G. (1982). *Oceanography: a view of the earth*. Prentice-Hall, Englewood Cliffs: 498pp.

- HAWKINS, S.J. & H.D. JONES (1992). *Rocky shores*. Immel Publishing, London: 144pp.
- HARDY, A. (1958). *The open sea. Its natural history. Part I. The world of plankton*. 2^e ed., Collins, London: 335pp.
- HARDY, A. (1965). *The open ocean: its natural history. Vol. II- Fish and fisheries*. Houghton, Mifflin, Boston: 322pp.
- HEMPEL, G. (ed.) (1973). Fish egg and larval surveys (contributions to a manual). *FAO Fisheries Technical Paper*, (122): 82pp.
- HEMPEL, G. (1979). *Early life history of marine fish. The egg stage*. University of Washington Press, Seattle: 70pp.
- HEMPEL, G. & H. WEIKERT (1972). The neuston of the tropical and boreal North-eastern Atlantic Ocean. A review. *Marine Biology*, 13 (1): 70-88.
- HENRY, S.M. (1966). *Symbiosis. Vol. I, Associations of microorganisms, plants and marine organisms*. Academic Press, New York: 478pp.
- HJORT, J. (1913). Fluctuations in the great fisheries of northern Europe. *Rapp.P.-v.Réun.Cons.Perm.int.Explor. Mer*, 19: 1-228.
- HJORT, J. (1926). Fluctuations in the year classes of important food fishes. *J.Cons.Int.Explor.Mer*, 1: 5-38.
- HOLME N.A. & A.D. McINTYRE (1984). *Methods for the study of marine benthos*. Blackwell Scientific Publications, London: 387pp.
- HOUDE, E. (1987). Fish early life dynamics and recruitment variability. *American Fisheries Society Symposium*, 2: 17-29.
- IBANEZ, F. (1976). Contribution à l'analyse mathématique des événements en écologie planctonique. *Bulletin de l'Institut Océanographique du Monaco*, 72 (1431): 1-96.
- IVANOFF, A. (1972). *Introduction à l'Océanographie. Propriétés physiques et chimiques des eaux de mer*. Librairie Vuibert, Paris: 208pp.
- JOHN, D.M.; S.J. HAWKINS & J.H. PRICE (eds.) (1992). *Plant-animal interactions in the marine benthos*. The Systematics Association Special Publication No. 46, Clarendon Press, Oxford: 544pp.
- KENNISH, M.J. (1989). *Practical handbook of marine sciences*. CRC Press, Boca Raton: 710pp.
- KRAMER, D.; KALIN, M.J.; STEVENS, E.G.; THRAIKILL, J.R. & ZWEIFEL, J.R. (1972). Collecting and processing data on fish eggs and larvae in the California current region. *NOAA Technical Report NMFS Circ-370*: 38pp.
- LASKER, R. (ed.) (1981). *Marine fish larvae. Morphology, ecology and relation to fisheries*. University of Washington Press, Seattle: 131pp.

- LASKER, R. (ed.) (1985). An egg production method for estimating spawning biomass of pelagic fish: application to the northern anchovy *Engraulis mordax*. *NOAA Technical Report NMFS 36*: 99pp.
- LAUFF, G.H. (ed.) (1967). *Estuaries*. American Association for the Advancement of Science, Washington, Publication No. 83: 723pp.
- LEWIS, J.R. (1964). *The ecology of rocky shores*. English University Press Ltd., London.
- LINKLATER, E. (1972). *The voyage of the Challenger*. Cardinal, London: 288pp.
- McLUSKY, D.S. (1981). *The estuarine ecosystem*. Blackie, Glasgow: 215pp.
- MENESES, I. & P. RÉ, (1991). Infection of sardine eggs by a parasitic dinoflagellate *Ichthyodinium chabelardi* off Portugal. *Boletim do Instituto Nacional de Investigação das Pescas*, 16: 63-72.
- MENZIES, R.J.; GEORGE, R.Y. & ROWE, G.T. (1973). *Abyssal environment and ecology of the world ocean*. John Willey & Sons.
- MOORE, P.G. & R. SEED (eds.) (1985). *The ecology of rocky coasts*. Hodder and Stoughton, London: 460pp.
- MOSER, H.G. (ed.) (1984). *Ontogeny and systematics of fishes*. American Society of Ichthyologists and Herpetologists ed., Special publication Number 1: 760pp.
- NÉDÉLEC, C. (1986). Definição e classificação das categorias de artes de pesca (versão portuguesa de A.M. Leite, m D.B. Gil, J.A. Viegas, M.B. Metelo). *Instituto Nacional de Investigação das Pescas*, Publicações avulsas no. 10: 83pp.
- NEWELL, G.E. & NEWELL, R.C. (1963). *Marine Plankton. A practical guide*. Hutchinson, London: 244pp.
- NICOL, J.A.C. (1960). *The biology of marine animals*. Wiley, New York: 707pp.
- NYBAKKEN, J.W. (1988). *Marine biology. An ecological approach*. Harper & Row, Publishers, New York: 514pp.
- OMALY, N. (1966). Moyens de prélèvement du zooplancton. Essai historique et critique. *Pelagos*, (5): 169pp.
- OMORI, M. & IKEDA, T. (1984). *Methods in marine zooplankton ecology*. John Wiley & Sons, New York: 332pp.
- PANNELLA, G. (1971). Fish otoliths: daily growth layers and periodical patterns. *Science*, 173: 1124-1127.
- PANNELLA, G. (1974). Otolith growth patterns: an aid in age determination in temperate and tropical fishes, *In* T.B. Bagenal (ed.) *Ageing of fishes*. Unwin Bros. Ltd., London: 28-39.

- PARIN, N.V. (1970). *Ichthyofauna of the epipelagic zone*. Jerusalem, Israel Program for Scientific Translation: 206pp.
- PARKER, H.S. (1985). *Exploring the Oceans*. Prentice-Hall, Inc.: 354pp.
- PARSONS, T.R. & TAKAHASHI, M. (1973). *Biological oceanographic processes*. Pergamon Press, Oxford: 186pp.
- PÉRÈS, J-M. (1961). *Océanographie biologique et biologie marine. Volume 1- La vie benthique*. Presses Universitaires de France, Paris: 541pp.
- PÉRÈS, JM. (1976). *Précis d'Océanographie biologique*. Presses Universitaires de France, Paris: 239pp.
- PÉRÈS, J-M. & L. DEVÈZE (1963). *Océanographie biologique et biologie marine. Volume 2- La vie pélagique*. Presses Universitaires de France, Paris: 514pp.
- PÉRÈS, J-M. & J. PICARD (1964). Nouveau manuel de bionomie benthique de la mer Méditerranée. *Recueil des Travaux de la Station Marine d'Endoume*, 31 (47): 5-137.
- PICARD, J. (1957). Note sommaire sur les équivalences entre la zonation marine de la côte atlantique du Portugal et des côtes de Méditerranée Occidentale. *Rec. Trav. St. mar. Endoume*, 12 (2): 22-27.
- PICKARD, G.L. & EMERY, W.J. (1982) *Descriptive physical oceanography*. 4th edition Pergamon, Oxford.
- PLATT, T. (1981). Physiological bases of phytoplankton ecology. *Canadian Bulletin of Fisheries and Aquatic Sciences*, 210: 326pp.
- PRITCHARD, D.W. (1967). What is an estuary: a physical viewpoint, in Lauff, G.H. (ed) *Estuaries*, American Association for the Advancement of Science, Washington, Publication No. 83: 3-5.
- RAYMOND, J.E.G. (1980). *Plankton and productivity in the oceans. Volume 1- Phytoplankton*. Pergamon Press, Oxford: 489pp.
- RAYMOND, J.E.G. (1983). *Plankton and productivity in the oceans. Volume 2- Zooplankton*. Pergamon Press, Oxford: 824pp.
- RÉ, P. (1984). Ictioplâncton da região central da costa Portuguesa e do estuário do Tejo. Ecologia da postura e da fase planctónica de *Sardina pilchardus* (Walbaum, 1792) e de *Engraulis encrasicolus* (Linné, 1758). Tese, Universidade de Lisboa: 425pp.
- RÉ, P. (1986a). Ecologia da postura e da fase planctónica de *Sardina pilchardus* (Walbaum, 1792) na região central da costa portuguesa. *Boletim da Sociedade Portuguesa de Ciências Naturais*, 23: 5-81.
- RÉ, P. (1986b). Ecologia da postura e fase planctónica de *Engraulis encrasicolus* (Linnaeus, 1758) no estuário do Tejo. *Publicações do Instituto de Zoologia "Dr. Augusto Nobre"*, nº 196: 45pp.

- RÉ, P. (1986c). Otolith microstructure and the detection of life history events in sardine and anchovy larvae. *Ciência Biológica. Ecology and Systematics*. 6 (1/2): 9-17.
- RÉ, P. (1987). Ecology of the planktonic phase of the anchovy, *Engraulis encrasicolus* (L.), within Mira estuary (Portugal). *Investigación Pesquera*, 51 (4): 581-598.
- RÉ, P. (1990). Tidal transport and retention of anchovy eggs and larvae within Mira estuary (Portugal). *Portugaliae Zoologica*, 1 (2): 7-13.
- RÉ, P. (1994). Anéis diários de crescimento nos otólitos dos estados larvares dos peixes: perspectivas em biologia pesqueira. *Professor Germano da Fonseca Sacarrão*, Museu Bocage, Lisboa: 97-124.
- RÉ, P. (1996). Anchovy spawning in the Mira Estuary (southwestern Portugal). *Scientia Marina, The European Anchovy and its Environment I. Palomera and P. Rubiés (eds)*, 60 (Supl. 2): 141-153.
- RÉ, P. (em publicação). *Ecologia do Plâncton Marinho e Estuarino*: 144pp, 35 fig.
- RÉ, P. (em publicação). *Ictioplâncton estuarino da Península Ibérica (Guia de identificação dos ovos e estados larvares planctónicos)*: 133pp, 51 fig.
- RÉ, P.; R. CABRAL E SILVA; E. CUNHA; A. FARINHA; I. MENESES & T. MOITA (1990). Sardine spawning off Portugal. *Boletim do Instituto Nacional de Investigação das Pescas*, 15: 31-44.
- RESECK, J. (1979). *Marine Biology*. Reston Publication Corporation Inc., Reston: 257pp.
- RHEINHEIMER, G. (1987). *Microbiologia de las aguas*. Editorial Acribia, S.A., Zaragoza: 299pp.
- RUSSEL, F.S. (1927). The vertical distribution of plankton in the sea. *Biological Revue*, 2: 213-262.
- RUSSEL, F.S. (1953). *The Medusae of the British Isles*. Cambridge University Press, Cambridge: 530pp.
- RUSSEL, F.S. (1976). *The eggs and planktonic stages of British marine fishes*. Academic Press, London: 524pp.
- SALDANHA, L. (1974). Estudo do povoamento dos horizontes superiores da rocha litoral da costa da Arrábida (Portugal). *Arquivos do Museu Bocage*, (2ª série), 5 (1): 1-382.
- SALDANHA, L. (1983). *Fauna submarina atlântica*. Publicações Europa América, Lisboa: 179pp.
- SALDANHA, L. (1995). *Fauna submarina atlântica. Edição revista e aumentada*. Publicações Europa América, Lisboa: 364pp.
- SALDANHA, L. & P. RÉ (Editores) (em publicação). One Hundreth Years of Portuguese Oceanography. In the footsteps of King Carlos de Bragança. *Publicações avulsas do Museu Bocage (nova série)*, 2.

- SALDANHA, L., P. RÉ & A. FRIAS MARTINS (1992). *Centenaire de la dernière campagne océanographique du Prince Albert de Monaco aux Açores à bord de l'Hirondelle*. Communications, Açores, 1988. *Açoreana*, Suplemento: 345pp.
- SCHEFFER, V.B. (1976). *A natural history of marine mammals*. Scribner, New York: 157pp.
- SIEBURTH, J.M.S. (1979). *Sea microbes*. Oxford University Press, New York: 491pp.
- SINCLAIR, M. (1988). *Marine populations. An essay on population regulation and speciation*. University of Washington Press, Seattle: 252pp.
- SMITH, D.C. (1973). *Symbiosis of algae with invertebrates*. Oxford biology reader no. 43. Oxford Scientific Press, London: 16pp.
- SMITH, D.L. (1977). *A guide to marine coastal plankton and marine invertebrate larvae*. Kendall/Hunt Publishing Corporation, Dubuque: 161pp.
- SMITH, P.E. & RICHARDSON, S.L. (1977). Standard techniques for pelagic fish egg and larva surveys. *FAO Fisheries Technical Paper*, No. 175: 100pp.
- SOULE, D.F. & G.S. KLEPPEL (1988). *Marine organisms as indicators*. Springer-Verlag, New York: 342pp.
- SOURNIA, A. (ed.) (1978). *Phytoplankton manual*. Unesco, Paris: 337pp.
- STEEDMAN, H.F. (ed.) (1976). *Zooplankton fixation and preservation*. Unesco, Paris: 350pp.
- STEEMANN NIELSEN, E. (1975). *Marine photosynthesis with special emphasis on the ecological aspects*. Elsevier Scientific Publishing Company, Amsterdam: 141pp.
- STEPHENSON, T.A. & A. STEPHENSON (1972). *Life between tidemarks on rocky shores*. W.H. Freeman & Co., San Francisco.
- STEVENSON, D.K. & S.E. CAMPANA (1992). *Otolith microstructure. Examination and analysis*. *Canadian Special Publication of Fisheries and Aquatic Sciences*, 177: 126.
- SUMICH, J.L. (1976). *An introduction to the biology of marine life*. Wm. C. Brown Company Publishers, Dubuque: 348 pp.
- SVERDRUP, H.U.; JOHNSON, M.W. & FLEMING, R.H. (1942). *The oceans: their physics, chemistry and general biology*. Prentice-Hall, Englewood Cliffs.
- THURMAN, H.V. (1997). *Introductory Oceanography*. Prentice-Hall. Inc.: 544pp.
- TRANTER, D.J. (ed.) (1968). *Zooplankton sampling*. Unesco, Paris: 174pp.
- TREGOUBOFF, G. & ROSE, M. (1957). *Manuel de Planctologie Méditerranéenne*. Vol. I e II., Paris: 587pp.
- VERNBERG W.B. (1974) *Symbiosis in the sea*. The Belle W. Baruch Library in Marine Science no. 2. University of South Carolina Press, Columbia: 276pp.

- WEBBER, H.H. & H. V. THURMAN (1991). *Marine Biology*. Harper Collins Publishers, New York: 424pp.
- WEINBERG, S. (1992). *Découvrir la Méditerranée*. Nathan, Paris: 352pp.
- WIMPENNY, R.S. (1966). *The plankton of the sea*. Faber and Faber, London: 426pp.
- WOOD, E. (1987). *Subtidal ecology*. Edward Arnold, London: 125pp.
- ZAITSEV, YU. P. (1968). La neustonologie marine: objet, méthodes, réalisations principales et problèmes. *Pelagos*, 8: 1-47.
- ZWEIFEL, J.R. & R. LASKER (1976). Prehatch and posthatch growth of fishes - a general model. *Fishery Bulletin, U.S.*, 74: 609-621.