Instituto Nacional de Investigação Agrária e das Pescas IPIMAR



Isabel Meneses

Dissertação original apresentada para acesso à categoria de Investigador Auxiliar Departamento de Ambiente Aquático INIAP/IPIMAR, 2003

Estimação de Factores que Condicionam a Variabilidade do Recrutamento de Peixes na Costa Atlântica da Península Ibérica

Dissertação original apresentada para acesso à categoria de Investigador Auxiliar

Isabel Maria Cardoso de Sousa e Meneses Departamento de Ambiente Aquático INIAP/IPIMAR, 2003

CAPA: Marinha de Alves Cardoso (1907) "*o mar fazia-lhe sono*" dizia a minha avó Miqui

Declaração

Na presente dissertação incluiu-se um trabalho que foi objecto de publicação em colaboração com Y. Stratoudakis e A. Barbosa e outros trabalhos que fizeram parte dos relatórios de projecto e elaborados em colaboração com C. Vendrell.

Para efeitos no disposto no nº 2 do Artigo 8 do Decreto-Lei 388/70, a autora desta dissertação declara que interveio na concepção e execução do trabalhos experimentais, na interpretação dos resultados e na redacção dos manuscritos dessa publicação e relatórios.

20 de Janeiro de 2003

Ao João

à Joana

ao Miguel

ao Francisco

Aos meus pais Lourdes e Jorge À minha mana Margarida

À Miqui, que de pequenina me ensinou a ver para além daquilo que se vê A todos os que de perto me acompanham

Agradecimentos

Ao IPIMAR pelo suporte financeiro parcial ou integral disponibilizado.

A todos os que de uma maneira ou de outra contribuíram para a realização deste trabalho, quero aqui deixar o meu reconhecimento.

Às minhas orientadoras oficiais Doutora Emília Cunha e Dr^a Hélia Macara pelos seus conselhos amigos e científicos, pela sua orientação e incentivo.

Aos meus amigos, orientadores oficiosos, que através das suas críticas construtivas e sugestões ajudaram à elaboração, à análise dos dados, a resolver dúvidas, a ultrapassar fases mais difíceis. Entre eles a Doutora Teresa Moita, a minha amiga e faladora Teresa, cuja ajuda crucial não esquecerei nunca, pois foi nos piores momentos que com a sua experiência científica, coragem e destreza se aproximou e me deu a mão; a Xana que, apesar de todas as barreiras difíceis que tem para ultrapassar, me faz sempre as sugestões profissionais e críticas da forma mais amiga, sincera e aturada; ao João, incansável e inabalável colega e amigo, que me ajudou a esclarecer dúvidas e também a resolver outros problemas, como por exemplo o último capítulo, que inexplicavelmente demorava horas a mudar de página depois de formatado e desformatado diversas vezes; à Ana Costa sempre pronta a ouvir-me e a dar a sua opinião. Ao Yorgos e à Catarina Vendrell pelo incentivo, disponibidade e amizade demonstradas.

Ao meu chefe, Engenheiro Joaquim Pissarra, a quem fico agradecida pelos conselhos e pela compreensão demonstrada.

A todos os colegas de campanhas, de gabinete e de laboratório pela ajuda, compreensão e disponibilidade.

A toda a minha família, em especial ao João, à Joana, ao Miguel e ao Francisco que também sacrifiquei. Ao meu Pai com quem tudo aprendo, à minha Mãe que, apesar de tudo, sempre me deseja "*Que corra tudo bem!*".

À minha pequena e divertida amiga Margarida que muito alento me deu em cada dia, fazendo-me acreditar que tudo vale a pena. Ao observá-la com carinho, compreendo que também ela cumpriu uma importante missão durante este percurso.

<u>Índice</u>

| Resumo | |
|-----------------------------|---|
| Abstract | |
| <u>CAPITULO 1</u> . | Introdução |
| , | Referências |
| <u>CAPITULO 2.</u> | Calibração e determinação de erros de medições em imagens |
| | digitalizadas |
| Resum | 0 |
| | 2.1. Introdução |
| | 2.2. Métodos |
| | 2.2.1. O sistema e as normas estabelecidas |
| | 2.2.2. Análise dos dados |
| | 2.3. Resultados |
| | 2.4. Conclusões |
| | Referências |
| | |
| <u>APITULO 3</u> . Resum | A Fase de Ovo - Sobrevivencia |
| CAPÍT | ULO 3.1. Sobrevivência dos ovos de sardinha com base nas suas dimensões |
| | 3.1.1. Introdução |
| | 3.1.2. Material e métodos |
| | 3.1.2.1. Época de postura de 1985/86 |
| | 3.1.2.2. Época de postura de 1986/87 |
| | 3.1.2.3. Fixação das amostras e medição dos ovos |
| | 3.1.2.4. Comparação dos diâmetros e relação com temperaturas e |
| | batimetria |
| | 3.1.2.5. Determinação do tempo de desenvolvimento dos ovos, da |
| | mortalidade, do comprimento das larvas e do tempo de resistência à |
| | inanicão em funcão dos diâmetros e da temperatura |
| | 3.1.2.5.1. Tempo de desenvolvimento dos ovos |
| | 3.1.2.5.2. Mortalidade |
| | 3.1.2.5.3. Comprimento das larvas |
| | 3.1.2.5.4. Resistência dos estados larvares à inanição |
| | 3.1.3. Resultados |
| | 3.1.3.1. Distribuição geográfica dos ovos |
| | 3.1.3.1.1. Época de postura de 1985/86 |
| | 3.1.3.1.2. Época de postura de 1986/87 |
| | 3.1.3.2. Comparação temporal dos diâmetros observados |
| | 3,1,3,3. Comparação espacial dos diâmetros observados |
| | 3.1.3.4. Relação com a temperatura e a batimetria |
| | 3.1.3.5. Determinação do tempo de desenvolvimento dos ovos |
| | 3.1.3.6. Determinação da mortalidade dos ovos |
| | 3.1.3.7. Determinação dos tamanhos das larvas ao eclodirem |
| | 3 1 3 8 Canacidade de resistência à inanicão |
| | 3 1 3 9 Dados de adultos nas duas énocas estudadas |
| | 3 1 4 Discussão |
| | 3.1.4.1 Distribuição dos ovos a condições oceanoaráficas observadas |
| | 3.1.4.2. Comparação temporal dos diâmetros observados |
| | 3.1.4.2. Comparação espacial dos diâmetros observados |
| | 5.1.4.5. Computação espaciai dos atametros observados |
| | 5.1.4.4. Sobrevivencia aos ovos |
| | 5.1.5. Considerações finais |
| | Anexo |
| | Keterencias |

| | peixe |
|-------------------------------------|---|
| | 3.2.1.1. Introduction |
| | 3.2.1.2. Material and methods |
| | 3.2.1.3. Results |
| | 3.2.1.4. Discussion |
| | Acknowledgements |
| | References |
| | CAPÍTULO 3.2.2. Parasitismo - Incidência em ovos de sardinha na |
| | costa portuguesa |
| | 3.2.2.1. Introduction |
| | 3.2.2.2. Material and methods |
| | 3.2.2.3. Results |
| | 3.2.2.4. Discussion |
| | References |
| | CAPITULO 3.2.3. Parasitismo - Incidência em ovos de sarda no |
| | Atlântico Nordeste |
| | 3.2.3.1. Introduction |
| | 3.2.3.2. Methods |
| | 3.2.3.3. Results |
| | 2.2.2.4 Diamazian |
| | 5.2.5.4. Discussion |
| | Acknowledgements |
| | Acknowledgements References |
| <u>LO 4</u> esur | Acknowledgements References A Fase Larvar – Distribuição espacial e influência de factores ambientais no TULO 4.1. Evitamento do engenho de captura pelos estados larvares de |
| 2 <u>04</u> esur APÍ ardin | Acknowledgements References A Fase Larvar – Distribuição espacial e influência de factores ambientais no TULO 4.1. Evitamento do engenho de captura pelos estados larvares de ha |
| <u>.04</u> esur APÍ ardia | Acknowledgements References A Fase Larvar – Distribuição espacial e influência de factores ambientais no TULO 4.1. Evitamento do engenho de captura pelos estados larvares de ha 4.1.1. Introdução |
| <u>.O 4</u> esur APÍ ardin | 3.2.3.4. Discussion Acknowledgements References . A Fase Larvar – Distribuição espacial e influência de factores ambientais no TULO 4.1. Evitamento do engenho de captura pelos estados larvares de ha 4.1.1. Introdução 4.1.2. Métodos |
| <u>.O 4</u> esur APÍ ardin | 5.2.3.4. Discussion Acknowledgements References . A Fase Larvar – Distribuição espacial e influência de factores ambientais no TULO 4.1. Evitamento do engenho de captura pelos estados larvares de iha 4.1.1. Introdução 4.1.2. Métodos 4.1.2.1. Colheitas |
| <u>204</u> esur APÍ ardin | 3.2.3.4. Discussion Acknowledgements References . A Fase Larvar – Distribuição espacial e influência de factores ambientais no TULO 4.1. Evitamento do engenho de captura pelos estados larvares de inha 4.1.1. Introdução 4.1.2. Métodos 4.1.2.1. Colheitas 4.1.2.2. Amostras |
| <u>.04</u> esur APÍ ardia | 5.2.3.4. Discussion Acknowledgements References . A Fase Larvar – Distribuição espacial e influência de factores ambientais no TULO 4.1. Evitamento do engenho de captura pelos estados larvares de na 4.1.1. Introdução 4.1.2. Métodos 4.1.2.1. Colheitas 4.1.2.3. Classes de comprimento |
| <u>.04</u> esur APÍ ardin | 5.2.3.4. Discussion Acknowledgements References . A Fase Larvar – Distribuição espacial e influência de factores ambientais no TULO 4.1. Evitamento do engenho de captura pelos estados larvares de ha 4.1.1. Introdução 4.1.2. Métodos 4.1.2. Amostras 4.1.2.3. Classes de comprimento 4.1.2.4. Contingência da amostragem |
| <u>.04</u> esur APÍ ardin | 5.2.3.4. Discussion Acknowledgements References . A Fase Larvar – Distribuição espacial e influência de factores ambientais no TULO 4.1. Evitamento do engenho de captura pelos estados larvares de na 4.1.1. Introdução 4.1.2. Métodos 4.1.2. Amostras 4.1.2.3. Classes de comprimento 4.1.2.4. Contingência da amostragem 4.1.2.5. Transformação dos dados e testes estatísticos |
| <u>204</u> esur APÍ ardin | 5.2.3.4. Discussion Acknowledgements References . A Fase Larvar – Distribuição espacial e influência de factores ambientais no TULO 4.1. Evitamento do engenho de captura pelos estados larvares de ha 4.1.1. Introdução 4.1.2. Métodos 4.1.2. Adots 4.1.2. Acontingência da amostragem 4.1.2.5. Transformação dos dados e testes estatísticos 4.1.2.6. Densidades relativas |
| <u>.04</u> esur APÍ ardin | 5.2.5.4. Discussion Acknowledgements References . A Fase Larvar – Distribuição espacial e influência de factores ambientais no TULO 4.1. Evitamento do engenho de captura pelos estados larvares de na 4.1.1. Introdução 4.1.2. Métodos 4.1.2. Amostras 4.1.2.3. Classes de comprimento 4.1.2.4. Contingência da amostragem 4.1.2.5. Transformação dos dados e testes estatísticos 4.1.2.6. Densidades relativas |
| <u>.0 4</u> esur APÍ ardin | 5.2.3.4. Discussion Acknowledgements References . A Fase Larvar – Distribuição espacial e influência de factores ambientais no TULO 4.1. Evitamento do engenho de captura pelos estados larvares de na 4.1.1. Introdução 4.1.2. Métodos 4.1.2. Métodos 4.1.2. Colheitas 4.1.2.3. Classes de comprimento 4.1.2.4. Contingência da amostragem 4.1.2.5. Transformação dos dados e testes estatísticos 4.1.2.6. Densidades relativas 4.1.3. Resultados 4.1.3.1. Teste para as diferencas dia-noite observadas |
| <u>.04</u> esur APÍ urdin | 5.2.3.4. Discussion Acknowledgements References . A Fase Larvar – Distribuição espacial e influência de factores ambientais no TULO 4.1. Evitamento do engenho de captura pelos estados larvares de na 4.1.1. Introdução 4.1.2. Métodos 4.1.2. Métodos 4.1.2. Amostras 4.1.2.3. Classes de comprimento 4.1.2.4. Contingência da amostragem 4.1.2.5. Transformação dos dados e testes estatísticos 4.1.2.6. Densidades relativas 4.1.3.1. Teste para as diferenças dia-noite observadas 4.1.3.2. Densidades relativas |
| <u>204</u> esur APÍ ardin | 3.2.3.4. Discussion Acknowledgements References . A Fase Larvar – Distribuição espacial e influência de factores ambientais no TULO 4.1. Evitamento do engenho de captura pelos estados larvares de na 4.1.1. Introdução 4.1.2. Métodos 4.1.2. Métodos 4.1.2. Amostras 4.1.2.3. Classes de comprimento 4.1.2.4. Contingência da amostragem 4.1.2.5. Transformação dos dados e testes estatísticos 4.1.2.6. Densidades relativas 4.1.3. Resultados 4.1.3. Densidades relativas 4.1.4. Discussão |
| <u>204</u> esur APÍ ardin | 3.2.3.4. Discussion Acknowledgements References . A Fase Larvar – Distribuição espacial e influência de factores ambientais no TULO 4.1. Evitamento do engenho de captura pelos estados larvares de iha 4.1.1. Introdução 4.1.2. Métodos 4.1.2. Métodos 4.1.2. Amostras 4.1.2.3. Classes de comprimento 4.1.2.4. Contingência da amostragem 4.1.2.5. Transformação dos dados e testes estatísticos 4.1.2.6. Densidades relativas 4.1.3. Resultados 4.1.3. Densidades relativas 4.1.4. Discussão 4.1.5. Revisão dos resultados |
| <u>204</u> esur APÍ urdin | 3.2.5.4. Discussion Acknowledgements References . A Fase Larvar – Distribuição espacial e influência de factores ambientais no TULO 4.1. Evitamento do engenho de captura pelos estados larvares de na 4.1.1. Introdução 4.1.2. Métodos 4.1.2. Métodos 4.1.2.1. Colheitas 4.1.2.3. Classes de comprimento 4.1.2.4. Contingência da amostragem 4.1.2.5. Transformação dos dados e testes estatísticos 4.1.2.6. Densidades relativas 4.1.3. Resultados 4.1.3.1. Teste para as diferenças dia-noite observadas 4.1.3.2. Densidades relativas 4.1.4. Discussão 4.1.5. Revisão dos resultados Bartos A.1.5. Revisão dos resultados |

| vi uguciu | |
|---|-----|
| 4.2.1. Introdução | 149 |
| 4.2.2. Material e Métodos | 152 |
| 4.2.2.1. Colheitas | 152 |
| 4.2.2.2. Amostras e medições dos estados larvares | 152 |
| 4.2.2.3. Determinação das idades | 153 |
| 4.2.2.4. Apresentação das distribuições geográficas | 154 |
| 4.2.3. Resultados e Discussão | 155 |
| 4.2.3.1. Distribuição geográfica | 155 |
| | |

| 4.2.3.2. Distribuíção geográfica por idades | 173 |
|--|-----|
| 4.2.3.3. Relação da distribuição dos estados larvares com a distribuição | |
| quantitativa e qualitativa de fito e zooplâncton na campanha de | |
| Primavera | 176 |
| 4.2.4. Conclusões | 180 |
| Referências | 183 |

CAPÍTULO 4.3. Distribuição e crescimento de estados larvares de verdinho no bordo da plataforma continental da costa NW de Portugal

| da plataforma continental da costa NW de Portugal | |
|---|--|
| 4.3.1. Introduction | |
| 4.3.2. Methods | |
| 4.3.2.1. Sampling | |
| 4.3.2.2. Horizontal and verical distribution | |
| 4.3.2.3. Otolith processing and ageing | |
| 4.3.2.4. Growth | |
| 4.3.3. Results and Discussion | |
| 4.3.3.1. Temperature and salinity | |
| 4.3.3.2. Horizontal and vertical distribution | |
| 4.3.3.3. Age and growth | |
| 4.3.3.3.1. Age | |
| 4.3.3.3.2. Growth | |
| Acknowledgements | |
| References | |

| <u>JLO 5</u> . A Fase Juvenil – Idades e crescimento |
|--|
| Resumo |
| CAPITULO 5.1. Idades e crescimento de juvenis de sardinha |
| 5.1.1. Introdução |
| 5.1.2. Material e Métodos |
| 5.1.2.1. Amostragem |
| 5.1.2.2. Relação peso-comprimento |
| 5.1.2.3. Condição dos juvenis |
| 5.1.2.4. Determinação de idades |
| 5.1.2.5. Curvas de crescimento e tratamento dos resultados |
| 5.1.2.5.1. Modelos de crescimento |
| 5.1.2.5.2 Observação dos resíduos do modelo linear |
| 5.1.2.5.3. Generalização dos modelos |
| 5.1.3. Resultados |
| 5.1.3.1. Relação peso-comprimento |
| 5.1.3.2. Condição dos juvenis |
| 5.1.3.3. Idades e crescimento |
| 5.1.3.4. Modelos gerais de crescimento |
| 5.1.4. Discussão |
| 5.1.4.1. Relação peso-comprimento |
| 5.1.4.2. Idades e crescimento |
| 5.1.4.3. Modelo geral de crescimento |
| Referências |
| |
| CAPITULO 5.2. Crescimento dos otonios de juvenis de sardinna |
| 5.2.1. Introdução |
| 5.2.2. Material e metodos |
| 5.2.2.1. Amostragem |
| 5.2.2.2. Utolitos |
| 5.2.2.3. I ratamento dos resultados |
| 5.2.2.3.1. Relação entre os raios dos otólitos e os comprimentos padi $5.2.2.2.2$ E $(-1)^{2}$ |
| 5.2.2.5.2. Estratificação das variaveis X e Y |

| 5.2.2.3.3. Relação entre os raios dos otólitos e as idades | |
|---|-----|
| 5.2.2.3.4. Estratificação das variáveis X e Y | |
| 5.2.3. Resultados | |
| 5.2.3.1. Relação entre os raios dos otólitos e os comprimentos padrão | |
| 5.2.3.2. Estratificação das variáveis da curva de von Bertalanffy | |
| 5.2.3.3. Relação entre os raios dos otólitos e as idades | |
| 5.2.3.4. Estratificação das variáveis da curva de Gompertz | |
| 5.2.4. Discussão | |
| Referências | 281 |
| CAPÍTULO 6. Sumário e Considerações finais | 283 |
| Referências | 291 |

Resumo

As principais causas apontadas como responsáveis pela variabilidade do recrutamento dos peixes, são causas ambientais que influenciam a sobrevivência durante toda a fase não-explorada. Este trabalho debruça-se sobre aspectos da fase não-explorada de alguns peixes pelágicos – *Sardina pilchardus, Scomber scombrus* e *Micromesistius poutassou* - estabelecendo relações entre padrões de distribuição espacial e temporal, datas de nascimento, idades e taxas de crescimento e diversos factores físicos e biológicos.

Os factores geomórficos como a batimetria, a topografia do fundo e a configuração da costa foram identificados como principais responsáveis pelos padrões de distribuição dos ovos e dos estados larvares. Os factores apontados como responsáveis não só pelas distribuições espaciais observadas, mas também pela sobrevivência da fase não-explorada foram as condições prevalecentes de ventos, correntes, frentes termohalinas, situações de convergência e afloramento, descargas fluviais e temperaturas da água do mar. Os factores apontados como principais responsáveis pela sobrevivência foram, para além da temperatura da superfície da água do mar, o parasitismo nos ovos, a ocorrência de potenciais predadores e a ocorrência de potencial alimento.

- ✓ As dimensões médias dos ovos de sardinha observadas variaram com a latitude diminuindo progressivamente para sul ao longo da costa. As médias observadas apresentaram uma variação intra-anual segundo um padrão em forma de cúpula com um máximo a meio de cada uma das épocas estudadas, que poderá estar aliada a fenómenos fisiológicos de utilização de reservas nos oócitos. A variação temporal e espacial do manancial, na sua estratégia de postura, na costa portuguesa parece ser responsável por esse padrão. Estimaram-se as potenciais capacidades de resistência dos estados larvares de sardinha à inanição, em função das dimensões dos ovos e da temperatura da água do mar registada. Os resultados indicaram que a postura realizada na costa ocidental norte apresenta mais capacidade de sobrevivência do que no resto da costa.
- ✓ Estudou-se o parasitismo nos ovos de sarda desde a costa norte da Península Ibérica até às Ilhas Ébridas. As elevadas percentagens de ovos de sarda infectados no golfo da Biscaia indicaram um padrão espacial que parece diminuir para norte das águas do Atlântico nordeste. Contudo, o parasitismo nos ovos de sardinha estudados desde Caminha até ao golfo de Cádiz não evidenciou padrões espaciais de contaminação.
- ✓ A variabilidade sazonal e espacial dos padrões de distribuição dos ovos e estados larvares de sardinha (S. pilchardus) e de verdinho (M. poutassou) observados na costa portuguesa, foram discutidos com diversos factores como por exemplo o comportamento de adultos, características geomórficas da costa e efeitos de transporte e retenção em algumas áreas da costa portuguesa. A costa noroeste parece ter sido a mais importante na produção de ovos e estados larvares de sardinha pelas densidades de ovos observados nas épocas estudadas (85/86 e 86/87). A essas densidades de ovos e estados larvares associaram-se condições favoráveis de concentração de alimento e de predadores potenciais, e também condições favoráveis ao transporte para áreas de retenção e condições de convergência e morfologia costeira. Na costa sudoeste e sul os padrões de distribuição dos ovos e estados larvares de sardinha, parece terem sido

condicionados principalmente pelos aspectos geomórficos da costa, circulação de massas de água e condições de ventos e afloramento durante a época de postura. A distribuição espacial (horizontal e vertical) dos estados larvares de verdinho na costa ocidental norte, sugeriu que a morfologia costeira e a topografia do fundo, na área do canhão da Nazaré, são factores importantes com efeito no comportamento dos adultos desta espécie. Este acidente topográfico parece ter produzido também um efeito de guia dos estados larvares das camadas mais profundas para a superfície. Os estados larvares mais jovens distribuíram-se nesta área, mais perto da costa e da superfície da água do mar do que nas zonas da área estudada, onde os acidentes topográficos são menos pronunciados.

 \checkmark A variabilidade temporal do crescimento de juvenis de sardinha colhidos na costa ocidental norte e do crescimento dos seus otólitos foi analisada. um estudo comparativo das relações peso-comprimento, Fez-se comprimento-idade, raio-comprimento, raio-idade e dos factores de condição. As idades e datas de nascimento foram determinadas pela interpretação da microestrutura dos sagittae. Os resultados indicaram diferenças significativas, principalmente inter-anuais, nas taxas de crescimento das relações peso-comprimento. As taxas de crescimento, nas comprimento-idade, apresentaram diferenças relações significavas principalmente sazonais. As relações raios dos otólitos-idades e raioscomprimentos padrão, indicaram que os juvenis colhidos no Verão de 1988, estiveram sujeitos a condições ambientais adversas. Estes resultados foram discutidos e comparados com os resultados de outros autores, que referem as consequências negativas, para diversos mananciais de recursos pesqueiros, de alterações de regimes de ventos relacionados com alterações da "North Atlantic Oscillation" (NAO). Foram ajustados modelos de crescimento gerais aos dados de compimento-idade dos juvenis estudados e foi sugerido um modelo ajustado englobando também os estados larvares. O modelo geral que melhor se ajustou à relação raio dos otólitos-idade foi o de Gompertz e à relação raio-comprimento foi o de von Bertalanffy.

Abstract

Main causes pointed out as responsible for recruitment variability, are suggested to be environmental causes influencing early life stages survival. This work study aspects of embryonic, larval and juvenile stages of some pelagic fishes related with ecological processes. Coastal system features like bathimetry, bottom topography and coastal morphology were identified as determining adult spawning behaviour and patterns of distribution of eggs and larvae which fate is affected by prevailing conditions of winds, currents, termohaline fronts, convergence and upwelling situations, river run-off, temperatures, egg parasitism, predator occurrences and food availability.

- ✓ Temporal and spacial distribution of sardine egg sizes off the portuguese coast, indicate a dome shape seasonal variabillity and significant differences between northwestern coast, with bigger eggs, and southwestern and south coast, with smaller eggs. Delayed spawning behaviour of sardine and physiological effects are suggested as causes. Empirical equations were used relating egg sizes and temperatures to estimate incubation time, mortality and point of no return, measuring ability of larvae to withstand food deprivation. Results suggested that estimated higher incubation times, of bigger eggs off the northwestern coast, are compensated by lower mortality rates and higher time to withstand food deprivation, when compared to the smallest eggs off southwestern and south coasts, with lower incubation times but higher mortality rates and lower ability to withstand food deprivation.
- ✓ Parasitism in pelagic fish eggs is described not only off Atlantic Iberian Peninsula coast (*Sardina pilchardus*) but also off NE Atlantic (*Scomber scombrus*), as a factor of high mortality, mainly in north Iberian coast in Biscaya Gulf. Sardine egg infection off western and south coasts of Iberian Peninsula, did not present spacial clustering. Detailed observations on endogenous phases of the dinoflagellate parasite (*Ichthyodinium chabelardi*), complemented existing descriptions and one protocol for level of infection in the yolk was established, to estimate the percentage of infected eggs which hatched larvae will not survive due to yolk and oil exhaustion.
- ✓ Sardina pilchardus and Micromesistius poutassou larval stages off portuguese coast were study. Seasonal and spacial variability was observed on sardine eggs and larvae distribution patterns by spawner behaviour, transport and retention effects in some areas off the portuguese coast. Northwestern portuguese coast is suggested to be most important in production of the early life stages of sardine by spawning intensity observed in the spawning seasons 1985/86 and 86/87 associated with favourable concentrations of potential food and predators, prevailing conditions influencing transport to retention areas, termohaline frontal convergence conditions and coastal morphology. Coastal morfology, bottom topography in the area of Nazaré Canyon, with a guide effect of the bottom waters, were identified as influencing adult behaviour of *M. poutassou* by spatial (horizontal and vertical) distribution of larval stages. Younger cohorts were here distributed towards the shore upper layers of water column. In the northern areas, where bottom disturbances are less

pronounced, younger cohorts were distributed, as expected by known adult distribution over and beyhond shelf break, in deeper layers off offshore areas, and older cohorts distributed towards the shore and upper layers. Sardine eggs and larval stages distribution off southwest and southern portuguese coast were suggested to be influenced by coastal morphology, water masses circulation, wind events and upwelling events during spawning season.

Temporal variability of age and growth of juveniles of sardine and of their otoliths (1989-1993) off Peniche and Lagoa de Óbidos were study. Comparative analysis of relations weight/length, length-age, otolith radiuslength, radius-age and condition factor were done. Age estimation, based on otolith microstructure, indicated reproductive activity also during summer. Environmental variability was suggested as the origin of growth rates inter-annual variability in weight/length relations and seasonal variability in length/age relations. Autoregressive properties of otoliths were tested relating radius with length and ages and comparing with growth results obtained before. Results indicate that study juveniles born in 1988, had signatures of adverse conditions on otolith growth. Results were discussed with other author's results on upwelling and wind regime changes (consequence of NAO changes), which were pointed out as responsible by negative consequences on other fihery resources. Generalized curvilinear growth models were parametrised with juvenile integrated results of length and ages. Curvilinear growth curve with several stanzas was suggested when results of relation length-age of larval stages complemented juvenile results.

<u>Capítulo 1</u>

Introdução

<u>Capítulo 1</u>

Introdução

Muitos esforços se têm feito no sentido de melhor gerir e preservar os recursos pesqueiros estudando-os e relacionando as variações da sua abundância com as variações ambientais.

Alguns desses recursos chegaram a colapsar como o arenque no Mar do Norte (FAO, 1997)¹ e a sardinha do Pacífico, *Sardinops sagax* (Schwartzlose, *et al.* 1999)². O colapso de uma espécie que, como a sardinha, está na base da cadeia alimentar, resulta num grande impacto no ecossistema que, dada a sua plasticidade, geralmente responde substituindo uma espécie por outra. No entanto, a compreensão das causas da variabilidade é difícil pela complexidade das suas características. Num estudo realizado sobre as flutuações das pescas no Atlântico Norte, Alheit e Hagen (1997)³, verificaram que as alterações nos mananciais de *Sardina pilchardus* e *Clupea harengus* foram cíclicas nos últimos 1000 anos, facto que associaram a flutuações ambientais. Essas alterações foram não só observadas, por estes autores, em espécies pelágicas mas também em espécies demersais cujas causas ficaram por esclarecer, mas que poderão relacionar-se com as alterações nos mananciais pelágicos.

A relação da biomassa do manancial em postura, com a abundância de descendentes disponíveis para a pesca na época seguinte (recrutamento à pescaria), não está ainda bem conhecida continuando, por essa razão, a ser alvo de estudos cada vez mais aprofundados.

A compreensão da variabilidade do recrutamento à pesca e de todos os processos que o condicionam, pode estar na base dos conhecimentos necessários para esta relação, o que implica um aprofundar do estudo da fase não-explorada (Hjort, 1914⁴, Cushing, 1990⁵). Este estudo implica esclarecer quais as datas e áreas prováveis de nascimento e quais os processos ambientais a que estiveram

sujeitos os indivíduos das espécies alvo. Saber, por exemplo, quais os motivos por que apenas uma percentagem ínfima de ovos e estados larvares sobrevivem (Bez *et al.* 1966⁶, Pepin,1991⁷), dando origem a juvenis e adultos capazes de se reproduzirem, ajudaria a prever a abundância do manancial.

Hjort $(1914)^4$, numa revisão acerca das flutuações das pescarias no Atlântico Norte, já sugeria que a força da classe anual de uma espécie é determinada numa fase muito atrasada do ciclo de vida dos peixes e que as flutuações observadas num manancial, têm a sua origem nas condições ambientais predominantes numa fase muito prematura desse ciclo. Este autor apresentou diversas questões que cada vez mais parece serem renovadas nas recomendações e revisões realizadas actualmente com o objectivo de servirem de base à compreensão dos processos importantes para a gestão e previsão de mananciais (Korster *et al.*, 2003)⁸.

A necessidade de aprofundar estes conhecimentos e o reconhecimento da importância dos estudos dos recursos pesqueiros num contexto ecológico, reflecte-se na investigação que se tem vindo a realizar e nas recomendações relevantes para estudos futuros (ICES, 2003)⁹ versando a fase não explorada e a influência de factores ambientais no sucesso do recrutamento (Rothschild, 2000¹⁰, Sharp *et al.*, 2000¹¹ e Stenseth *et al.*, 2002¹²).

"A chave para a compreensão da ecologia dos peixes é o conhecimento de como um indivíduo, gere os recursos e o tempo de forma a poder sobreviver, crescer e reproduzir-se face a um ambiente em constante alteração" (Wooton, 1991)¹³. Esta afirmação de Wooton apoia o espírito do trabalho aqui apresentado. Parece ser de crucial importância não só realizar estudos de avaliação e gestão dos mananciais, como também o debruçar sobre possíveis causas da sua variabilidade para que sejam geridos numa base sustentada.

O conteúdo deste trabalho tem como objectivo contribuir para a compreensão das causas de mortalidade da fase não-explorada e da variabilidade do recrutamento dos recursos de peixes na costa portuguesa. Divide-se em seis capítulos sendo o **primeiro** constituído por esta Introdução.

O **Capítulo 2** é um capítulo metodológico de base, debruçando-se sobre aspectos relativos à utilização de um sistema de digitalização que serviu para todas as observações e medições realizadas na análise de todas as fases do ciclo de vida estudadas nos capítulos seguintes.

O **Capítulo 3** relaciona factores importantes para a sobrevivência da fase não-explorada de recursos na costa portuguesa na fase de ovo, servindo-se como exemplo de ovos de sardinha (*Sardina pilchardus*) e de sarda (*Scomber scombrus*). As dimensões dos ovos de sardinha são analisadas, pois ovos de maior diâmetro poderão possuir mais reservas vitelinas, podendo ser, segundo alguns autores, uma característica importante para a sobrevivência das larvas recémeclodidas (Blaxter e Hempel, 1963¹⁴, Marteinsdottir e Steinarsson, 1996¹⁵). Com base em relações estabelecidas por Pepin (1991) foram estimados os tempos de desenvolvimento destes ovos, a sua mortalidade, o tamanho das larvas e a sua capacidade de resistência a condições de inanição em função da temperatura como factor ambiental controlador de grande importância (Wooton, 1991). Apresentamse, igualmente, resultados de parasitismo nos ovos como um factor de mortalidade natural que tem sido relativamente pouco estudado. Os ovos estudados foram ovos de sardinha e de sarda, e foram colhidos em campanhas realizadas entre o Golfo de Cádiz e Caminha e entre o cabo Finisterra e a Escócia, respectivamente.

O **Capítulo 4** direcciona-se para a fase larvar. As distribuições horizontais e verticais observadas de estados larvares de sardinha (*S. pilchardus*) e verdinho (*Micromesistius poutassou*), as suas idades, crescimento e datas de nascimento são discutidas e relacionadas com factores ambientais importantes para a sua sobrevivência.

O **Capítulo 5** apresenta os resultados dos estudos efectuados na fase juvenil. São determinadas idades e as datas de nascimento, pela observação da microestrutura dos otólitos, e estimadas taxas de crescimento para esta fase do ciclo de vida da sardinha, utilizando-se para tal indivíduos capturados em diversos locais da costa noroeste de Portugal. Os modelos de crescimento e os parâmetros estimados são discutidos e comparados, com o objectivo de determinar e descrever os padrões de crescimento e a sua variação. O crescimento dos otólitos dos juvenis é também estudado neste capítulo e relacionado com o crescimento somático, com o objectivo de, com base no conservantismo descrito por outros autores (Wright *et al.*, 1990)¹⁶, identificar alterações no crescimento somático.

O **Capítulo 6** é um capítulo que sintetiza as considerações sobre os resultados apresentados nos capítulos anteriores. As distribuições observadas durante a fase não-explorada do ciclo de vida das espécies estudadas, as suas dimensões, as suas idades, crescimento e datas de nascimento são discutidas e relacionadas com alguns factores ambientais que parecem importantes para a sua sobrevivência.

6

Referências

- ¹ FAO (1997) Review of the state of world fishery resources: marine fisheries. B.2. Northeast Atlantic. Fisheries Circular N° 920 FIRM/C920.
- ² Schwartzlose, R.A., Alheit, J., Bakun, A., Baumgartner, T.R., Cloete, R., Crawford, R.J.M., Fletcher, W.J., Green-Ruiz, Y., Hagen, E., Kawasaki, T., Lluch-Belda, D., Lluch-Cota, S.E., MacCall, A.D., Matsuura, Y., Nevarez-Martinez, M.O., Parrish, R.H., Roy, C., Serra, R., Shust., K.V., Ward, M.N. e Zuzunaga, J.Z. (1999) Worldwide large-scale fluctuations of sardine and anchovy populations. S. Afr. J. mar. Sci. 21: 289-347.
- ³ Alheit, J. e Hagen, E. (1997) Long-term climate forcing of European herring and sardine populations. *Fish. Oceanogr.* **6**: 130-139.
- ⁴ Hjort, J. (1914) Fluctuations in the great fisheries of northern Europe viewed in the light of biological research. *Rapp. et Proc. Ver., Cons. Perm. Internat. Explor. Mer* 20. *Copenhague.*
- ⁵ Cushing, D.H. (1990) Plankton production and year-class strength in fish populations: an update of the match/mismatch hypotesis. p.249-293 *In* J.H.S. Blaxter e A.J. Southward (eds.) Advances in Marine Biology, 26, Academic Press Ltd.
- ⁶ Bez, N., Fives, J., e Walsh, M. (1996) Analisys of the early life history stages of mackerel. 1989 North East Atlantic. ICES C.M. 1996/S:32.
- ⁷ Pepin, P. (1991) Effect of temperature and size on development, mortality, and survival rates of the pelagic early life history stages of marine fish. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **48**: 503-518.
- ⁸ Köster, F.W., Schnack, D. e Möllmann, C. (2003) Scientific knowledge of biological processes that are potentially useful in fish stock predictions. *Sci. Mar.* **67** (Suppl.1): 101-127.
- ⁹ ICES (2003f) Report of the Working Group on Recruitment Processes by Correspondence. ICES C.M. 2003/C:16.
- ¹⁰ Rothshild, B.J. (2000) "Fish stocks and recruitment": the past thirty years. *ICES J.Mar.Sci*, 57: 191-201.
- ¹¹ Sharp, G.D., Klyashtorin, L. e Goodridge, J. (2000) Climate and Fisheries: costs and benefits of change. II FET 2000 (Fisheries Economics and Trade) Online presentation meeting at Oregon State Univ., July 10-14.
- ¹² Stenseth, N., Mysterud, A., Ottersen, G., Hurrel, J.W., Chan, K. e Lima, M. (2002) Ecological effects of climate fluctuations. *Science* 297: 1292-1296.
- ¹³ Wootton, R.J. (1991) Ecology Teleost Fishes. Chapman and Hall (eds) p. cm. *Fish and fisheries series* 1, 404p.
- ¹⁴ Blaxter, J.H.S. e Hempel, G. (1963) The influence of egg size on herring larvae (*Clupea harengus* L.) J. Cons. Int. Explor. Mer 28: 211-240.
- ¹⁵ Marteinsdottir, G. e Steinarsson, A. (1996) Variation in reproductive characteristics of cod: effects of female properties on eggs and larvae. ICES C.M. 1996/G:34.
- ¹⁶ Wright, P.J. Metcalfe, N.B. e Thorpe, J.E. (1990) Otolith and somatic growth rates in Atlantic salmon parr, *Salmo salar* L.: evidence against coupling. *J. Fish. Biol.* **36**: 241-249.

<u>Capítulo 2</u>

Calibração e determinação de erros de medições em imagens digitalizadas

Capítulo 2

Calibração e determinação de erros de medições em imagens digitalizadas

Resumo

As determinações dos diâmetros dos ovos, dos tamanhos dos estados larvares e dos otólitos assim como as medições dos seus incrementos no decorrer dos estudos realizados para todo este trabalho foram obtidas utilizando um sistema de digitalização de imagem. A utilização deste sistema passa por uma fase de grande importância que é a fase de calibração. Neste capítulo fizeram-se testes ao tempo de estabilização do sistema de digitalização utilizado, uma vez que fazia parte das recomendações de origem, às calibrações efectuadas com uma escala micrométrica e aos tempos de esforço visual de um observador. Concluiu-se que o tempo de estabilização tem influência nas variâncias e nos coeficientes de variação das médias das medições realizadas. As variâncias e os coeficientes de variação continuam estáveis durante as medições até surgir um outro factor que altera principalmente as médias, que é o factor pessoal de cansaço visual. As médias obtidas depois da estabilização não foram significativamente diferentes. Para uma resolução máxima de um microscópio de 0.3µm, e sendo o desvio padrão das medições constante, determinou-se uma probabilidade de 0.017 de as calibrações cairem fora dos limites de resolução. Concluiu-se que a escala micrométrica tem que ser utilizada com a maior precaução pois a espessura e má definição dos seus traços pode originar diferenças nas calibrações até ±25µm. Determinou-se então que a precisão das calibrações depende de normas de posicionamento do cursor nesta operação de base.

Capítulo 2

Calibração e determinação de erros de medições em imagens digitalizadas

2.1. Introdução

As medições relacionadas com microscopia constituem uma das mais frequentes fontes de erro (Neilson, 1992)¹. A correcta interpretação de uma imagem final, quer seja digitalizada quer seja obtida por observação directa num sistema óptico, requer uma boa compreensão dos factores que podem influenciála. Se assim não fôr as fontes de erro poderão ser acumuladas originando erros importantes quando os estudos alvo se propõem atingir uma determinada precisão.

Os sistemas de digitalização e tratamento de imagem aplicados à biologia começaram a ser utilizados apenas há alguns anos, facilitando a interpretação das imagens e reduzindo bastante o tempo de processamento de uma amostra. Neste sentido, adquiriu-se um sistema de digitalização para os estudos de ictioplâncton e interpretação e leitura da microestrutura de otólitos, que apresentava como características e recomendações a necessidade de estabilização de cerca de 45 minutos para que as medições realizadas oferecessem uma consistência aceitável.

Neste trabalho pretendeu-se em primeiro lugar testar e verificar a estabilidade do sistema adquirido já que o seu significado era completamente desconhecido, assim como o eventual efeito negativo nas medições de comprimentos que se pretendiam realizar. O tempo recomendado parecia demasiado longo pois, por vezes, era sentida a necessidade de iniciar a actividade pretendida com a maior brevidade possível, não esquecendo que com a sua aquisição se pretendia acelerar o processamento das amostras.

Em mente estavam algumas perguntas que constituem os objectivos deste capítulo:

- *1.* em que é que se reflecte a falta de estabilização do sistema?
- a escala micrométrica padrão, utilizada para as calibrações, será geradora de erros se não fôr cuidadosamente utilizada?
- 3. qual a precisão das calibrações?
- 4. qual a aproximação das medições ao valor real durante as calibrações?
- 5. qual a importância do factor tempo de trabalho nas medições?

Para atingir estes objectivos realizaram-se as experiências que seguidamente são descritas.

2.2. Métodos

2.2.1. O sistema e as normas estabelecidas

O sistema de digitalização utilizado consistiu de um computador pessoal munido de uma placa digitalizadora e um programa de digitalização, uma câmara de vídeo, um monitor de alta resolução, um microscópio universal e um microscópio estereoscópico.

As experiências consistiram na medição sistemática de uma distância máxima de 2mm=2000µm sobre uma escala micrométrica padrão, centrada no monitor do sistema de digitalização (Fig.1). A distância entre dois traços da escala corresponde a 100µm, como tal a distância de 2000µm, que é proposto medir-se, vai desde o traço assinalado com o algarismo 0 até ao traço assinalado com o algarismo 2, que por vezes serão aqui designados por traço 0 e traço 2.

A escala foi devidamente iluminada com luz transmitida, focada e a sua imagem congelada e gravada no disco rígido.

Activado o cronómetro fizeram-se séries de 50 medições sobre a escala entre os 0 e os 2000µm (Fig.1). Automaticamente o sistema registou cada conjunto de medições em colunas separadas de uma folha de cálculo.
Cada série de 50 medições foi considerada uma amostra na análise dos resultados e, como tal, as séries serão referidas como amostras, cujos dados foram estatísticamente analisados.

Neste exercício houve a preocupação de eliminar o maior número possível de fontes de variação das medições. Para tal, obedeceu-se a um conjunto de normas previamente estabelecidas e que seguidamente são descritas. As normas cumpridas para testar a estabilização do sistema mantiveram-se nos testes realizados para os objectivos seguintes, para os quais se estabeleceram regras adicionais.



Figura 1. Escala micrométrica com uma objectiva de 6x. A linha a cheio indica a distância a medir com ampliações inferiores (1x e 2x) e a linha a tracejado com ampliações maiores (4x).

- *I*. As normas estabelecidas para testar a Estabilização do sistema (objectivo
 I) foram:
 - ✓ manter sempre o mesmo leitor;
 - ✓ manter a mesma imagem (Fig.1);
 - ✓ manter a mesma iluminação ambiente, i.e., quase obscuridade;
 - \checkmark cronometrar com rigor o tempo das leituras.

As medições tiveram início logo que o sistema foi activado e realizaram-se durante dois períodos contínuos, perfazendo um total de cerca de 6 horas e 414 medições.

- 2. As normas estabelecidas para atingir os **objectivos seguintes** (objectivos 2
 - a 5) foram, para além das anteriores:
 - ✓ Colocar o centro do cursor rigorosamente nos centros do traço 0 e do traço 2 (Fig. 1);
 - Fazer 1 amostra de 50 medições, ampliando 1x a imagem da escala com o programa;
 - Ampliar 2x a imagem da escala e repetir a amostra;
 - Ampliar 4x e voltar a repetir. Com esta ampliação da imagem fazer medições entre o traço 0 e 1.

Totalizaram-se 150 medições.

- ✓ Colocar o centro do cursor rigorosamente no início do traço 0 e no início do traço 2
 - Fazer 1 amostra de 50 medições, ampliando 1x com o programa;
 - Ampliar 2x e repetir a amostra
 - Ampliar 4x e voltar a repetir. Com esta ampliação fazer medições entre o traço 0 e 1.

Totalizaram-se 150 medições.

- ✓ Medições da espessura dos traços 0 e 2 (correspondentes aos 0 e aos 2000µm)
 - Traço 0
 - ✓ Fazer 1 amostra com 50 medições do traço 0, ampliando 2x a imagem;
 - ✓ Repetir a amostra ampliando 4x.
 - Traço 2
 - ✓ Fazer 1 amostra com 50 medições do traço 2, ampliando 2x a imagem;
 - ✓ Repetir a amostra ampliando 4x.

Totalizaram-se 200 medições.

Depois de esclarecidas as fontes de variabilidade relacionadas com a escala micrométrica, eliminaram-se alguns dados das 9 amostras iniciais voltando ao primeiro objectivo de testar a estabilidade do sistema.

2.2.2. Análise dos dadosObjectivo 1 - Estabilização do sistema

As estatísticas descritivas de cada amostra (conjunto de *n*=50 medições $\sum (x - \overline{x})^2$

cada uma) são apresentadas e discutidas. A variância $s^2 = \frac{\sum (X_i - \overline{X})^2}{n-1}$, o erro padrão $s_{\overline{X}} = \frac{s}{n}$ e o coeficiente de variação definido como $V = \frac{s}{\overline{X}}100\%$ ilustram a variabilidade em torno da média (\overline{X}) que é a média das medições (X_i) que constituem cada amostra. Se a estabilidade do sistema de digitalização se reflectir nas medições fazendo-as oscilar, essas oscilações em torno da média irão reflectirse nestas estatísticas. As médias de cada amostra, constituída por 50 medições cada uma, como foi referido anteriormente, foram comparadas procedendo a uma ANOVA de factor único (Zar, 1984)⁴. A hipótese nula foi:

 H_{θ} : as médias das medições não são significativamente diferentes para um nível de significância α =0.05

Objectivo 2 - Testes à Escala Micrométrica – comparação das médias das espessuras dos traços da escala

A constituição da escala micrométrica utilizada foi testada, comparando as espessuras dos traços como sendo um dos factores responsáveis pela variabilidade das medições realizadas durante as calibrações do sistema de digitalização.

As médias das espessuras dos traços 0 e 2 em diferentes ampliações (2x e 4x) foram comparadas utilizando o teste de "*t-student*". A hipótese nula foi:

 H_0 : as médias das espessuras não são significativamente diferentes para um nível de significância α =0.05

Objectivo 3 - Precisão das medições para as calibrações

A precisão das medições realizadas para calibrar o sistema determinou-se utilizando o erro padrão da média $\sigma_{\overline{X}} = \frac{\sigma}{\sqrt{n}}$ em que σ é o desvio padrão, \overline{X} é a média e *n* é o número de medições realizadas (Zar, 1984)⁴.

Objectivo 4 - Aproximação das medições ao valor real durante as calibrações

As calibrações das medições no sistema de digitalização referem-se a uma escala micrométrica padrão podendo, no entanto, estar sujeitas a variações cuja origem poderá também estar na resolução do microscópio. Esta resolução confere ao utilizador um limite máximo e mínimo de variabilidade possível em cada medição.

A resolução varia com o comprimento de onda da luz que se utiliza. Segundo Neilson $(1992)^1$ a resolução de um microscópio pode variar entre 1 e 0.20µm. No entanto, Campana *et al.* $(1987)^2$ e Campana e Mocksness $(1991)^3$ referem ser esta resolução inferior a 0.3µm, valor que foi adoptado como a resolução máxima e que serviu para estabelecer as diferenças mínima e máxima admissíveis das medições em relação ao valor real durante as calibrações.

Partindo das medições da distância de 2000 μ m realizadas para proceder à calibração, e considerando a distribuição de medições obtidas variando entre X_i =1999.7 e X_i =2000.3 μ m, com base na resolução referida, determinou-se a proporção de medições maiores e menores do que estes valores máximo e mínimo estabelecidos. Ou seja, determinaram-se as probabilidades de fazer medições fora e dentro dos limites estabelecidos, resultados estes que permitem objectivar sobre a fiabilidade do processo de calibração.

O desvio normal Z estimado pela equação $(Zar, 1984)^4$

$$Z = \frac{X_i - \mu}{\sigma}$$

indica a quantos desvios padrão (σ) da média (μ) se situa o valor estabelecido (X_i). Consultando uma tabela de proporções da curva normal unicaudal obtiveram-se as proporções da distribuição.

As estimações feitas foram:

A proporção da população (todas as medições realizadas) maior do que 2000.3µm;

A proporção da população (todas as medições realizadas) menor do que 1999.7µm;

A proporção da população (todas as medições realizadas) situada entre 1999.7 e 2000.3µm.

Objectivo 5 - Importância do factor tempo de trabalho nas medições

O factor tempo de trabalho e, implicitamente, tempo de esforço visual foi considerado como responsável por erros pessoais que se reflectem nas medições realizadas e tomado em consideração face aos resultados observados neste capítulo. Constituiram, como tal, recomendações para todo o trabalho posterior envolvendo medições e esforço visual.

2.3. Resultados

A apresentação dos resultados obtidos será dividida por objectivos. Para atingir o primeiro objectivo são apresentados os resultados das primeiras séries de medições controlando o tempo desde o início do funcionamento do sistema. No entanto, este objectivo só será concluído no final da apresentação dos resultados, devido às fontes de erros determinadas nos objectivos 2 e 3 que se debruçam sobre a constituição da escala micrométrica e precisão das medições nas calibrações.

Objectivo 1 – Estabilização do sistema de digitalização

A Figura 2 mostra as médias das diferentes séries de 50 medições ± 1 erro padrão, e as respectivas variâncias. O eixo dos *x* representa o tempo decorrido desde o início da experiência e cruza o eixo dos *y* no valor real a medir (2000µm).



Figura 2 – Médias das medições feitas ± 1 erro padrão (linhas verticais a negro) e respectivas variâncias (linha a negro com triângulos a azul). A linha a vermelho indica o valor real a medir (2000µm).

A estabilidade do sistema manisfesta-se na variabilidade dos dados expressa pelas variâncias (s^2). Mas os resultados obtidos parecem indicar que a estabilização recomendada de 45 minutos não faz sentido, pois as variâncias só baixaram depois de cerca de 58 minutos desde o início do funcionamento do sistema e parece não estabilizarem.

Na Tabela 1 estão representados os resultados descritivos das 9 amostras realizadas, verificando-se que as variâncias foram muito altas e a dispersão de valores muito amplo. Os coeficientes de variação (V), como medida da variabilidade relativa independente da magnitude da média, demonstram também uma grande variabilidade dos dados sem tendência para a sua estabilização (Fig. 3). Por outro lado, só apresentam tendência para decrescerem a partir da amostra realizada ao fim de 4:47horas, não permitindo tirar conclusões para o obejctivo pretendido acerca da estabilização do sistema.



Figura 3 – Coeficientes de variação (V) expressando a variabilidade em percentagem em torno da média de cada amostra efectuada para testar a estabilidade do sistema de digitalização.

Tabela 1. Estatísticas descritivas da amostragem realizada para testar a estabilização do sistema de digitalização. Os dados são a média (\overline{X}) , o erro padrão $(s_{\overline{X}})$, o nº de medições (n), o desvio padrão (s), a variância (s^2) , o coeficiente de variação (V), a dispersão dos dados e o limite de confiança a 95%. As unidades estão expressas em μm .

| Amostra | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 |
|--------------------|----------|----------|----------|----------|----------|----------|----------|----------|----------|
| \overline{X} | 1999.21 | 2005.80 | 2008.43 | 2009.40 | 2005.78 | 2001.10 | 1992.82 | 1999.47 | 1995.84 |
| $S_{\overline{W}}$ | 2.27 | 1.56 | 2.39 | 2.54 | 2.59 | 2.16 | 4.08 | 1.90 | 1.81 |
| n x | 49 | 50 | 50 | 50 | 50 | 50 | 15 | 50 | 50 |
| S | 15.87 | 11.01 | 16.90 | 17.98 | 18.34 | 15.27 | 15.82 | 13.43 | 12.80 |
| s^2 | 251.7430 | 121.2338 | 285.7328 | 323.2145 | 336.2330 | 233.2395 | 250.1999 | 180.3851 | 163.8791 |
| V(%) | 0.79 | 0.55 | 0.84 | 0.89 | 0.91 | 0.76 | 0.79 | 0.67 | 0.64 |
| Dispersão | 52.96 | 26.84 | 52.57 | 78.93 | 52.63 | 53.77 | 53.52 | 52.73 | 52.81 |
| Lim. Conf (95%) | 4.56 | 3.13 | 4.80 | 5.11 | 5.21 | 4.34 | 8.76 | 3.82 | 3.64 |

As médias foram comparadas procedendo a uma ANOVA de factor único (Zar, 1984)⁴ considerando cada amostra como um factor. Os resultados apresentam-se na Tabela 2.

Tabela 2. Análise de variância das médias das amostras

| | SS | df | MS | F | $F_{0.05(1),8,405}$ | р |
|--------|------------|-----|----------|-------|---------------------|-------------|
| Total | 106040.900 | 413 | | | | |
| Grupos | | 8 | 1237.808 | 5.214 | 1.961 | 3.20984E-06 |
| Erro | | 405 | 237.379 | | | |

As diferenças das médias obtidas são significativas, resultado que poderia ter como origem a falta de estabilização uma vez que na análise se consideraram todas as amostras, incluindo as que foram realizadas antes do tempo recomendado. Mas, verificou-se também, que a dispersão dos resultados é de cerca de 50µm na maioria das amostras sendo portanto necessário averiguar a origem de tal facto, uma vez que a amostragem realizada incide sobre um objecto assumido como padrão, que é a distância de 2000µm na escala micrométrica e que essa dispersão não parece estar relacionada com os 45 minutos da estabilização.

Objectivo 2 – Testes à escala micrométrica– comparação das médias das espessuras dos traços da escala

Na Figura 4 estão representadas as diferenças dos valores lidos em relação ao valor real de 2mm=2000µm nas nove amostragens de medições. Em abcissas estão representadas as 9 amostras de 50 medições cada uma e em ordenadas as diferenças de cada medição para o valor real medido na escala micrométrica.

A maioria das medições apresentou diferenças nulas em relação ao valor real medido, mas muitas medições apresentaram diferenças de ±25µm em relação ao valor real.



Figura 4. Desvios das medições em relação ao valor real (2000 μ m). Em abcissas estão representadas as 9 amostras de 50 medições realizadas e em ordenadas estão as diferenças de cada medição para o valor real ($Y=X_i$ -2000).

Prosseguiu-se o trabalho partindo da hipótese que um erro tão sistemático seria causado por um factor provavelmente óbvio. Uma das causas poderia ser um erro no posicionamento do cursor em relação aos traços que constituem a escala do micrómetro objectivo. Mas a origem do erro de posicionamento referido deveria ser causado pelos próprios traços constituintes da escala padrão.

Determinação da espessura dos traços da escala

As diferenças sistemáticas de $\pm 25\mu$ m apresentadas anteriormente na Figura 4, poderiam ser uma consequência da espessura das divisões da escala aliada a erro no posicionamento do centro do cursor. Se as referidas divisões forem representadas indevidamente por traços demasiado espessos, podem levar a erros desta ordem de magnitude. Assim, apesar de se ter verificado ser difícil determinar os limites de cada traço (ver Objectivo 4), procedeu-se à sua medição.

Para isso mediram-se os traços representantes dos 0 e dos 2000 μ m utilizando ampliações de imagem de 2x e de 4x. Na Tabela 3 apresenta-se a descrição estatística dos resultados obtidos.

Tabela 3. Espessura dos traços dos $0\mu m$ e 2000 μm da escala micrométrica. Determinação com ampliações 2x e 4x aplicadas utilizando o programa. As estatísticas descritivas são a média (\overline{X}), o erro padrão ($s_{\overline{X}}$), o número de medições (*n*), o desvio padrão (*s*), a variância (s^2), a dispersão dos dados, e o limite de confiança a 95%. As unidades estão expressas em μm .

| Ampliação | | 2x | | 4x |
|--------------------|-----------|--------------|-----------|--------------|
| Traço medido | Traço 0μm | Traço 2000µm | Traço 0μm | Traço 2000µm |
| \overline{X} | 24.94 | 25.06 | 26.20 | 23.78 |
| $S_{\overline{X}}$ | 0.55 | 0.40 | 0.53 | 0.29 |
| n | 50 | 50 | 50 | 50 |
| S | 3.91 | 2.86 | 3.77 | 2.04 |
| s^2 | 15.2801 | 8.1661 | 14.1913 | 4.1501 |
| Dispersão) | 12.68 | 12.68 | 12.68 | 12.08 |
| Lim. Conf. (95%) | 1.11 | 0.81 | 1.07 | 0.58 |

Interessa verificar se as medições feitas têm médias idênticas dentro do mesmo traço e se são idênticas entre traços diferentes. Com esta finalidade comparam-se as médias calculadas utilizando o teste de t-student e concluiu-se que para o traço 0 (com as duas ampliações diferentes) as médias obtidas não foram significativamente diferentes (P=0.10), mas para o traço 2 que representa 2000µm, as médias obtidas com as diferentes ampliações foram os significativamente diferentes (P=0.01). Portanto, as medições do traço 0 foram precisas mas o mesmo não aconteceu com o traço 2, o que leva a pensar que houve uma influência não detectada. Comparando a média do traço 0 com a do traço 2, com a ampliação 4x, concluiu-se também que as diferenças são significativas ($P \le 0.001$). Por esta razão para calcular a média dos traços da escala, as medições do traço 2 com a ampliação 4x foram eliminadas. A média estimada dos traços da escala foi $\overline{X} \pm s_{\overline{X}} = 25.40 \pm 0.29$. Esta média confirma a hipótese de que as diferenças obtidas anteriormente das medições em relação à distância padrão medida, e ilustradas na Figura 4 (±25µm), se devem à espessura dos traços da escala.

Objectivo 3 – Precisão das calibrações

No sentido de estimar a precisão das medições durante a calibração, realizaram-se medições fazendo um controle do posicionamento do centro do cursor da forma mais rigorosa possível em relação aos traços da escala micrométrica utilizada, como foi descrito na metodologia. Mediu-se a distância de 2000µm já anteriormente estabelecida. Na Tabela 4 são apresentadas as estatísticas descritivas das medições realizadas.

Tabela 4. Estatísticas descritivas das medições controlando a posição do cursor em relação aos traços da escala. Apresenta-se a média (\overline{X}) , o erro padrão $(s_{\overline{X}})$, o número de medições (*n*), o desvio padrão (*s*), a variância (*s*²), a dispersão dos dados, e o limite de confiança a 95%. As unidades estão expressas em μm .

| Ampliação | lx | | 2 | x | $4x^*$ | |
|---------------------|------------|------------|------------|------------|------------|------------|
| Posição do | Centro dos | Início dos | Centro dos | Início dos | Centro dos | Início dos |
| centro do | traços da |
| cursor | escala | escala | escala | escala | escala | escala |
| \overline{X} | 1998.36 | 1996.18 | 2000.08 | 1998.61 | 1001.60 | 999.06 |
| $S_{\overline{v}}$ | 0.39 | 0.48 | 0.01 | 0.41 | 0.37 | 0.51 |
| n | 50 | 50 | 49 | 50 | 50 | 50 |
| S | 2.74 | 3.39 | 0.05 | 2.88 | 2.60 | 3.59 |
| s^2 | 7.4947 | 11.5023 | 0.0023 | 8.2827 | 6.7475 | 12.8695 |
| Dispersão | 6.18 | 12.23 | 0.23 | 12.31 | 6.09 | 12.16 |
| Lim. Conf. (95%) | 0.78 | 0.96 | 0.01 | 0.82 | 0.74 | 1.02 |

*Utilizando a ampliação 2x mediu-se a escala entre 0 e $2000\mu m$, e com a ampliação 4x mediu-se a escala entre 0 e $1000\mu m$

Estes resultados mostram que, procedendo ao controlo da posição relativa do centro do cursor e dos traços da escala, se conseguiu um aumento da precisão das medições e diminuição da sua dispersão. Verifica-se que as medições realizadas, fazendo coincidir rigorosamente o centro do cursor com o centro dos traços da escala, são aquelas que apresentam maior precisão (ver $s_{\bar{x}}$) e que menor *Dispersão* apresentam (Zar, 1984)⁴. A precisão maior foi obtida com o centro do cursor no centro dos traços da escala e com a imagem ampliada 2x ($s_{\bar{x}} = 0.01$).

Ao alterar o posicionamento do centro do cursor, i.e., quando as medições passam a ser feitas fazendo coincidir o centro do cursor com o início do traço da escala, todas as medidas de variabilidade em torno das médias estimadas sobem. Como exemplo pode ver-se na Tabela 4, nas colunas respeitantes à Ampliação 1x, que ao alterar o posicionamento do centro do cursor no centro do traço para o centro do cursor no início do traço da escala, a *Dispersão* sobe de 6.18 para 12.23µm.

Face a estes resultados parece, pois, existirem dificuldades no acerto do centro do cursor com os limites dos traços da escala pela sua má definição.

Objectivo 4 – Aproximação das medições ao valor real

Depois de determinadas as fontes de variabilidade de leituras efectuadas no sistema de digitalização a utilizar, determinou-se qual a probabilidade de as medições realizadas estarem dentro dos limites estabelecidos como aceitáveis com base nos critérios expostos na metodologia. Calcularam-se as probabilidades de Z (Zar, 1984)⁴ considerando como população o conjunto de leituras feitas entre os 46 minutos e as 5:18 horas.

Assim, pretende-se saber quais as probabilidades de obter uma leitura compreendida entre 1999.7 e 2000.3 μ m sendo a média da distância medida μ =1999.98 μ m (σ =0.13 μ m).

Os resultados obtidos são apresentados na Tabela 5.

Tabela 5. Probabilidades de obter medições dentro e fora dos limites considerados razoáveis ao adoptar 0.3µm como resolução máxima do sistema óptico

| Leituras | Ζ | Р | P fora dos | P dentro dos |
|----------|-------|--------|------------|--------------|
| (µm) | | | limites | limites |
| 1999.7 | -2.38 | 0.0087 | | |
| 2000.3 | 2.38 | 0.0087 | | |
| | | | 0.0174 | 0.9826 |

Obtém-se então uma probabilidade de cair fora dos limites razoáveis, de 0.017 ou seja existem 0.87% de probabilidades de sub-estimar ou de sobreestimar as medições das calibrações em 0.3µm e 98.26% de probabilidades de realizar uma medição para a calibração do sistema de digitalização dentro desses limites. *Objectivo 1 – Reavaliação da estabilização do sistema de digitalização (eliminando possíveis fontes de erro)*

Assim, para atingir o objectivo inicial – **testar os efeitos da estabilização do sistema de digitalização** – eliminaram-se todos os valores cuja diferença em relação ao valor real (2000µm) fosse, em valor absoluto, ≥ 25 µm.



Os resultados obtidos estão representados na Figura 5.

Figura 5. Médias das medições ± 1 erro padrão (linhas verticais a negro) e respectivas variâncias (linha a negro com triângulos a azul) depois de eliminados todos os valores com diferenças $|\geq 25|\mu m$ em relação à distância real (linha a vermelho).

Verifica-se nestes resultados uma maior aproximação ao valor real e que apresentam oscilações grandes até aos 45 minutos de utilização. Depois deste tempo, os valores parecem estabilizar. No entanto a última amostra, que se efectuou decorridas cerca de 6 horas, apresentou uma média muito elevada em relação ao valor real. Este resultado será discutido em seguida.

Para verificar a igualdade das médias das medições consideradas representativas, retiraram-se as três amostras que foram realizadas até aos 46 minutos de funcionamento do sistema, assim como as que foram realizadas na última amostra (5:58h de funcionamento). Procedeu-se a uma ANOVA para este

conjunto de amostras e os resultados revelaram que as médias obtidas não foram significativamente diferentes (Tab. 6).

Tabela 6. Análise de variância das médias das amostras, retirando as consideradas anteriormente sem valor representativo, que foram as amostras das 0:00, 0:15 e 0:36horas e a amostra das 5:56horas de utilização

| | SS | df | MS | F | $F_{0.05(1),4,121}$ | р |
|--------|-------|-----|-------|-------|---------------------|--------|
| Total | 4.935 | 125 | | | | |
| Grupos | 0.289 | 4 | 0.072 | 1.885 | 2.447 | 0.1174 |
| Erro | 4.646 | 121 | 0.038 | | | |

Objectivo 5 – Importância do factor tempo de trabalho nas medições

Embora o erro padrão ($s_{\overline{X}} = 0.01$) da última amostra de medições realizada ao fim de 5:58 horas (Fig. 5) revele terem sido medições realizadas com uma precisão elevada, parece que o factor cansaço pode ter sido importante pois a média foi muito elevada ($\overline{X} = 2000.68 \,\mu m$). Este resultado foi tomado em conta em trabalhos futuros, procurando-se sempre não prolongar o tempo de trabalho contínuo para além das 4 horas. Contudo, será necessário um debruçar exaustivo sobre o assunto realizando mais experiências apenas com este objectivo.

2.4. Conclusões

Os resultados obtidos permitiram determinar fontes de variabilidade das medições realizadas com o sistema de digitalização, durante as calibrações. Determinaram-se também, a precisão e as probabilidades de as medições realizadas estarem dentro e fora da distribuição de medições compreendidas entre 1999.7 e 2000.3µm.

Todos os procedimentos metodológicos em trabalhos posteriores que envolveram o sistema de digitalização estudado, tiveram em consideração os resultados e recomendações apresentados, e que seguidamente se sintetizam.

1. Estabilização do sistema:

✓ Observaram-se variâncias e coeficientes de variação elevados até aos 45 minutos de tempo de funcionamento sendo, como tal confirmada a necessidade de retardar o início de cada cessão.

2. Escala micrométrica:

A escala revelou-se inadequada para calibrações do sistema, obrigando a recorrer a determinações adicionais relacionadas com a definição e espessura dos traços que a constituem:

- ✓ Os limites mal definidos dos traços e a sua espessura (cerca de 25µm) podem originar erros nas calibrações;
- ✓ Estas características originam uma dispersão dos dados em torno das médias das medições, originando calibrações menos fiáveis.

3. Aproximação das medições ao valor real:

 ✓ Estimou-se que o desvio normal das distâncias mínima e máxima admitidas nas medições – com base na resolução do microscópio de 0.3µm – foi de ±2.38σ.

- As probabilidades de obter medições fora e dentro das distâncias admitidas foram:
- ✓ 1.7% de probabilidades de medições para as calibrações fora dos limites da distribuição normal;
- ✓ 98.26% de probabilidades de medições para as calibrações dentro dos limites da distribuição normal.
- 4. Precisão das calibrações:
 - A escala micrométrica pode comprometer as calibrações pela sua má definição;
 - A precisão das calibrações depende do controlo do posicionamento do cursor

5. Importância do factor tempo de trabalho:

Excesso de tempo de utilização pode originar erros devido a cansaço visual. Nos trabalhos realizados posteriormente, que envolveram medições de ovos, medições de estados larvares e de otólitos de juvenis, foi tomada em conta a recomendação de não ultrapassar 4 horas em cada sessão de trabalho.

Com base nestas conclusões recomenda-se que a utilização de um sistema de digitalização implica a determinação dos erros e dos diversos factores de variação como a estabilidade do sistema, a qualidade das calibrações previamente realizadas e mesmo limites de tempo de esforço visual.

Referências

¹ Neilson, J.D. (1992) Sources of error in otolith microstructure examinaton. *In* Stevenson, D.K. e S.E. Campana (ed.) 1992. Otolith Microstructure Examination and Analysis. *Can Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci.* **117**: 126 p.

² Campana, S.E., Gagné, J.A. e Munro, J.D. (1987) Otolith microstructure of larval herring (*Clupea harengus*): image or reality? *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **44**: 1922-1929.

³ Campana, S.E. e Moksness, E. (1991) Accuracy and precision of age and hatch date estimates from otolith microstructure examination. *ICES J. Mar. Sci.* **48**: 303-316

⁴ Zar, J.H. (1984) Biostatistical analysis. 2nd ed. Prentice-Hall, (Eds), Englewood Cliffs, New Jersey, 718 p.

<u>Capítulo 3</u>

A Fase de Ovo – Sobrevivência

Capítulo 3

A Fase de Ovo – sobrevivência com base nas suas dimensões e parasitismo, variabilidade espacial e temporal

Resumo

O Capítulo 3 é composto por dois sub-capítulos que se debruçam sobre a fase de ovo relacionando, no Capítulo 3.1, os diâmetros de ovos de sardinha com a temperatura e discutindo a variabilidade espacial e temporal, a mortalidade e a sobrevivência. No Capítulo 3.2 são apresentados os resultados da infecção de ovos por um dinoflagelado parasita como factor responsável por elevada mortalidade dos ovos.

No Capítulo 3.1. apresentam-se os padrões de distribuição dos ovos de sardinha observados em Janeiro e Março de 1986 e em quatro radiais ao longo da costa portuguesa relacionados com condições de afloramento (costa ocidental sul e sul em Janeiro de 1986) e com a ocorrência de frentes salinas e termais (Março de 1986 e Abril de 1987).

Os diâmetros dos ovos não se relacionaram com o factor batimetria. O factor temperatura apresentou uma variabilidade anual, não apresentando nenhuma relação com as dimensões dos ovos no ano de 1986 e apresentando uma relação negativa no ano de 1987.

Os ovos das duas radiais da costa ocidental norte (Porto e Figueira da Foz) apresentaram diâmetros significativamente superiores aos das radiais da costa ocidental sul e sul (Sines e Portimão).

Os tempos de desenvolvimento até à eclosão, as mortalidades, os tamanhos das larvas e a sua resistência à inanição foram estimados em função das dimensões dos ovos e das temperaturas. Os resultados sugerem que a temperatura é um factor compensatório e como tal a influência dos diâmetros dos ovos nos tempos de desenvolvimento e no tamanho das larvas, tem uma influência contrária na sua mortalidade e na capacidade de resistência das larvas à inanição. Com base nas estimativas feitas, a costa ocidental norte parece ter apresentado vantagens na sobrevivência dos ovos e das larvas em relação à costa sul (Algarve) e também o ano de 1986 em relação ao ano de 1987.

O Capítulo 3.2 debruça-se sobre o parasitismo em ovos de sardinha e de sarda, como factor de mortalidade. O dinoflagelado Ichthyodinium chabelardi tem sido pouco estudado e pouco considerado como um factor responsável pela mortalidade das larvas recém-eclodidas de ovos infectados. Os ovos de sardinha estudados foram obtidos na costa Atlântica da Península Ibérica, entre o Golfo de Cádiz e Caminha nos anos de 1997 e de 1999, e os de sarda entre o cabo Finisterra e as Ilhas Hébridas (Escócia) no ano de 1998. O desenvolvimento endógeno do parasita foi comparado com a descrição inicialmente feita por outros autores, e clarificado utilizando os ovos de sarda colhidos em 1998. Elaborou-se um protocolo descritivo do nível de infecção, para ser utilizado em estudos subsequentes, atribuindo-se quatro níveis com base no número de células observadas e nas descrições anteriormente conhecidas. As observações feitas permitiram esclarecer a parte endógena do ciclo de vida do parasita, uma vez que não eram claras as descrições disponíveis na bibliografia. Foram observadas células de I. chabelardi antes do fecho do blastóporo, facto que estava apenas referido em ovos de Scophtalmus maximus.

A análise da distribuição espacial da incidência do parasitismo na costa Ibero-Atlantica entre Cádiz e Caminhaovos de sardinha - parece não apresentar um padrão definido, o mesmo não acontecendo para as amostras efectuadas no Atlântico nordeste. O golfo da Biscaia apresentou percentagens de estações e percentagens de ovos de sarda infectados muito superior aos colhidos acima dos 48º de latitude norte. Por outro lado, as percentagens de ovos de sardinha parasitados entre Cádiz e Caminha foram semelhantes às observadas com ovos de sarda parasitados no golfo da Biscaia.

Os resultados obtidos sugerem que a mortalidade causada por este factor é semelhante a mortalidades estimadas por outros autores para ovos de sardinha.

Capítulo 3.1

Sobrevivência dos ovos de sardinha com base nas suas dimensões

Capítulo 3.1

Sobrevivência dos ovos de sardinha com base nas suas dimensões

3.1.1. Introdução

Um dos problemas fundamentais que se apresentam no estudo da dinâmica de populações de peixes, é o da sobrevivência dos primeiros estádios de desenvolvimento, bem como os factores que a condicionam. Hjort (1914)¹ foi um dos primeiros autores a realçar a importância da mortalidade dos ovos e das larvas no ciclo de vida de uma espécie de peixe.

O momento de passagem do estado larvar para o estado post-larvar, i.e., a fase entre o final da absorção das reservas vitelinas e a fase de alimentação exógena activa, parece ser um período crítico de espécies de peixes cujo ciclo de vida passa por fases planctónicas, como é o caso de *Sardina pilchardus* (Karlovac, 1967)². Os tecidos de um estado larvar sofrem de processos de degeneração enquanto existe escassez de alimento levando algum tempo a serem recuperados (Silva e Miranda, 1992)³. A resistência dos estados larvares e a sua capacidade de superar condições adversas de falta de alimento, evitando a irreversível degeneração dos seus tecidos, parece estar directamente relacionada com o tamanho dos ovos (Blaxter e Hempel, 1963⁴, Theilacker 1978⁵, Theilacker, 1981⁶, Marteinsdottir e Steinarsson, 1996⁷).

O tamanho óptimo de um ovo de teleósteo é aquele que maximiza a sobrevivência do futuro indivíduo (Ware ,1975⁸, Wooton, 1991⁹). No entanto, a tendência da mortalidade dos ovos de peixes pelágicos, em função do peso e do tamanho é menor do que a mortalidade observada (McGurk, 1986)¹⁰ pensando-se que, para além da predação, a inanição possa ser considerada como uma das principais causas de mortalidade (Wooton, 1994)¹¹.

O tempo de desenvolvimento e a sobrevivência dos ovos e dos estados larvares de peixes marinhos pelágicos são significativamente influenciados pela temperatura da água e pelos tamanhos (Pauly e Pullin, 1988¹² e Pepin, 1991¹³).

A estrutura etária do manancial, assim como a condição das fêmeas reprodutoras, parecem ser também factores importantes para a sobrevivência dos ovos e dos estados larvares (Solemdal *et al.*, 1995¹⁴, Chambers e Waiwood, 1996¹⁵, Trippel *et al.*, 1997¹⁶, Marteinsdottir e Steinarsson, 1998¹⁷, Trippel, 1998¹⁸). Por outro lado, a diminuição das dimensões dos ovos libertados com o decorrer da época de postura foi verificada em muitas populações de peixes (Bagenal, 1971¹⁹, Southward e Demir, 1973²⁰), fenómeno que é referido por diversos autores como sendo devido a causas diversas como, por exemplo, ser uma resposta de adaptação a alterações ambientais a que ficam sujeitos (Ware, 1975)²¹ e ser devido à postura mais adiantada dos progenitores maiores na época de reprodução que sacrificam a fecundidade em favor do tamanho dos ovos (Wooton, 1991)⁹. Esta última hipótese parece não se verificar, por exemplo, no caso da sardinha da África do Sul (*Sardinops ocellatus*). Nesta espécie, o peso seco dos oócitos é inversamente relacionado com a temperatura e não com o tamanho dos progenitores (Le Clus, 1992)²².

Neste capítulo apresentam-se os padrões de distribuição dos ovos de sardinha na costa portuguesa, colhidos nas duas épocas de postura 1985/86 e 1986/87. Determinam-se as diferenças das suas dimensões nas duas épocas e ao longo da costa. São estimados em função da temperatura da água do mar e das suas dimensões, os tempos de incubação desses ovos, as suas taxas de mortalidade, os tamanhos dos estados larvares que iriam deles eclodir, bem como a sua capacidade de resistência à inanição. Apresentam-se resultados relativos a adultos (estrutura etária, tamanhos, pesos) provenientes de desembarques na costa portuguesa durante os dois anos estudados como eventuais responsáveis pela sobrevivência dos ovos e estados larvares, como já referido nos parágrafos anteriores.

Em ANEXO, comparam-se as estimativas obtidas (tempos de incubação, mortalidades, comprimentos dos estados larvares à eclosão e capacidade de resistência à inanição), com resultados de outros autores.

Os principais objectivos são determinar: diferenças geográficas dos tamanhos dos ovos na costa portuguesa, principalmente diferenças Norte/Sul, e; se as diferenças dos tamanhos dos ovos resultam em diferenças na sua sobrevivência, bem como na capacidade dos estados larvares de resistência à inanição.

3.1.2. Material e métodos

As amostras a que se refere este capítulo foram colhidas em duas épocas diferentes de postura.

3.1.2.1. Época de postura de 1985/86

As amostras realizadas nesta época de postura, foram colhidas nos meses de Novembro de 1985 e Janeiro e Março de 1986 em 110 estações distribuidas ao longo da costa portuguesa (Fig.1).

Realizaram-se arrastos padrão oblíquos (Smith e Richardson, 1977)²³ com uma rede com 1m de diâmetro de boca, 5m de comprimento de saco cilindricocónico e malha de 505µm. Estes arrastos realizaram-se, sempre que possível, até uma profundidade de 200m ou até cerca de 5m do fundo, dependendo da batimetria do local.

3.1.2.2. Época de postura de 1986/87

As amostras realizadas nesta época de postura, foram colhidas mensalmente nos meses de Dezembro de 1986 a Abril de 1987. Realizaram-se em 20 estações distribuídas por quatro radiais perpendiculares à costa com as seguintes localizações (Fig. 1):

Radial I – a cerca de 41° de latitude norte, ao largo da cidade do Porto; Radial II – a cerca de 40° de latitude norte, ao largo da Figueira da Foz; Radial III – a cerca de 38° de latitude norte, ao largo de Sines;

Radial IV – a cerca de 8.5° de longitude oeste, ao largo de Portimão.



Figura 1. Localização das estações de colheita. A preto estão assinaladas as estações realizadas na época de postura de 1985/86 e a vermelho as estações realizadas na época de 1986/87 distribuídas por quatro radiais (I-IV)

Realizaram-se arrastos padrão oblíquos (Smith e Richardson, 1977)²³, com uma rede Bongo da qual se utilizaram as amostras colhidas pelo saco de 505 μ m de malha. Estes arrastos realizaram-se, tal como os arrastos da época de postura anterior, até uma profundidade de 200m, sempre que possível, ou até cerca de 5m do fundo, dependendo da batimetria do local.

3.1.2.3. Fixação das amostras e medição dos ovos

Todas as amostras foram fixadas com solução de formaldeído a 4% e pH 8. Os ovos foram triados, contados e medidos totalizando cerca de 1500 ovos.

Os ovos do mês de Novembro de 1985 e de Abril de 1987 apresentavamse, na sua maioria, em mau estado, pelo que só será apresentada a média geral dos seus diâmetros, i.e., não serão apresentadas as médias por estação. Por outro lado a amostragem do mês de Novembro não cobriu a costa ocidental sul.

As medições foram feitas utilizando um sistema de digitalização de imagem devidamente calibrado (ver Cap. 2) e adaptado a um microscópio estereoscópico.

3.1.2.4 Comparação dos diâmetros e relação com temperaturas e batimetria

As médias dos diâmetros medidos foram comparadas entre meses, e em cada mês entre estações e entre radiais por análise de variância simples (Zar, 1984)²⁴. Exceptuaram-se os meses de Novembro de 1985 e de Abril de 1987, pelas razões anteriormente expostas.

Estabeleceram-se as correlações entre os diâmetros e os factores batimetria e temperatura da água do mar à superfície registados em cada estação de colheita.

3.1.2.5. Determinação do tempo de desenvolvimento dos ovos, da mortalidade, do comprimento das larvas e do tempo de resistência à inanição em função dos diâmetros e da temperatura

As duas variáveis diâmetros dos ovos e temperaturas da água do mar foram relacionadas com o objectivo de determinar a sua influência no tempo de desenvolvimento e mortalidade embrionários, nos comprimentos das larvas e no tempo de sobrevivência em condições de inanição.

As equações utilizadas, e que seguidamente são descritas, foram desenvolvidas por Pepin $(1991)^{13}$. O estudo realizado por este autor envolveu 124 espécies de peixes, cujos primeiros estádios do ciclo de vida são pelágicos, incluindo a sardinha (*Sardina pilchardus*) e Scombrídeos como a sarda (*Scomber scombrus*) e a cavala (*S. japonicus*).

3.1.2.5.1. Tempo de desenvolvimento dos ovos

O modelo geral aplicado para estimar o tempo de desenvolvimento dos ovos em função do seu diâmetro foi o seguinte:

$$t_e = 16.1e^{-0.099T}\Phi^{0.44}$$

em que t_e é o tempo (dias) desde a fertilização até à eclosão em resposta à temperatura, T é a temperatura (°C), Φ é o diâmetro dos ovos (mm) e as constantes determinadas a, b e c são a intersecção na escala das ordenadas, e os parâmetros da temperatura e do tamanho respectivamente. A correlação obtida pelo autor, no ajuste do modelo aos dados que analisou, foi altamente significativa $(r^2 = 0.85, p < 0.001)$.

3.1.2.5.2. Mortalidade

A taxa de mortalidade diária dos ovos foi calculada em função da temperatura da água do mar registada, de acordo com o modelo exponencial:

$$M_a = 0.030e^{0.187}$$

em que M_e é a taxa média de mortalidade diária dos ovos desde a fertilização até à eclosão e T é a temperatura (°C). Segundo o autor, a taxa de mortalidade é significativamente influenciada pela temperatura ($r^2 = 0.72, p < 0.001$) mas não é significativamente correlacionada com o diâmetro dos ovos, e como tal este factor não é considerado no modelo.

As taxas de mortalidade estimadas foram comparadas utilizando o teste não paramétrico de Mann-Whitney (Zar,1984)²⁴.

3.1.2.5.3. Comprimento das larvas

O modelo de Pepin (1991)¹³ utilizado para determinar os comprimentos das larvas, com base nos diâmetros dos ovos estudados foi o seguinte:

 $L_0 = 2.89 \Phi^{0.89}$

em que L_0 é o comprimento ao eclodir (mm) e Φ é o diâmetro dos ovos (mm). A regressão obtida por Pepin (1991)¹³ foi também significativa ($r^2 = 0.62, p \langle 0.001 \rangle$).

3.1.2.5.4. Resistência dos estados larvares à inanição

O tempo de resistência dos estados larvares à falta de alimento a partir do qual já não têm capacidade de recuperação, aqui designado por resistência à inanição, foi determinado em função da temperatura de superfície com base no modelo exponencial negativo do mesmo autor:

$$t_{nnr} = 42.1e^{-0.0812}$$

em que t_{pnr} é o tempo (dias) decorrido entre a eclosão e o ponto de incapacidade de recuperação à inanição e *T* é a temperatura (°C). A relação obtida pelo autor foi significativa ($r^2 = 0.69, p < 0.001$).

3.1.3. Resultados

3.1.3.1. Distribuição geográfica dos ovos3.1.3.1.1. Época de postura de 1985/86

Na Figura 2 estão representadas as densidades de ovos de Janeiro e Março de 1986, bem como a distribuição da temperatura da água do mar à superfície.

Em **Janeiro** (Fig. 2a) a postura foi mais intensa na costa ocidental norte (cerca de 2.10⁵.10m⁻²), e os ovos distribuíram-se, principalmente, sobre o bordo da plataforma com um máximo nos perfis cerca de 41º de latitude norte. Na costa ocidental sul, até ao cabo de S. Vicente, a distribuição dos ovos localizou-se para além da batimétrica dos 100m apresentando um afastamento da linha de costa. Na costa algarvia a distribuição parece também estar afastada da costa distribuindo-se sobre a vertente. A distribuição da temperatura (Fig.2b) apresentou, na costa noroeste, um gradiente costa-largo de cerca de 1.5°C (Moita, 2001)²⁵.

Na campanha de **Março** de 1986 (Fig. 2c) as densidades de ovos colhidos foram semelhantes às de Janeiro, excepto na costa ocidental norte onde foram cerca de 1/3 das dessa campanha (cerca de 7.10⁴.10m⁻²). Contudo, a distribuição geográfica em Março parece ter sido mais heterogénea. Na costa ocidental norte, ao largo do Porto (latitude cerca de 41°N) foi menos oceânica do que em Janeiro em latitudes idênticas, estendendo-se sobre a parte central da plataforma continental. Também na costa ocidental sul em Março, a distribuição se apresentou heterogénea, como por exemplo a sul de Sines onde se observou uma mancha bem delimitada de ovos. Na costa algarvia a distribuição dos ovos apresentou-se costeira, embora se estendesse para além do bordo da plataforma em algumas zonas, como por exemplo frente a Portimão, na radial correspondente à radial IV. A distribuição da temperatura (Fig.2d) apresentou, na costa noroeste, um gradiente costa-largo de cerca de 0.5°C e fenómenos de afloramento intenso (Moita, 2001)²⁵.



Figura 2. Distribuição dos ovos de *S. pilchardus*, log(n+1) em que $n=n^{\circ}.10m^{-2}$ ao longo da costa portuguesa nas campanhas de Janeiro (a) e Março (c) de 1986 e distribuição das temperaturas de superfície (b e d) nestas duas campanhas (copiado de Moita, 2001²⁵ com permissão). A linha a tracejado vermelho indica a posição das Radiais I a IV.

3.1.3.1.2. Época de postura de 1986/87

Nas quatro radiais das campanhas mensais de Janeiro a Julho de 1987 (Fig. 3) a distribuição dos ovos apresentou uma variabilidade tanto no sentido norte-sul como no sentido costa-largo.

As densidades de ovos observadas indicam que a postura foi mais intensa na costa ocidental norte, apresentando variações, como se pode observar comparando as densidades de ovos colhidos nas radiais I e II de Janeiro a Abril. As densidades, por exemplo na radial I, diminuíram em Março e subiram em Abril. Na costa algarvia as densidades observadas parecem indicar uma intensificação da postura nos meses de Março a Junho.

As distribuições costa-largo apresentaram uma variabilidade tanto ao longo da costa toda como com o avançar da época. No mês de **Janeiro** na radial I os ovos distribuíram-se sobre toda a plataforma continental, na radial II apenas sobre o bordo da plataforma (48.10m⁻²), na radial III desde próximo da costa até ao bordo da plataforma continental e na radial IV apenas ocorreram ovos nas duas estações mais costeiras localizadas entre a costa (14.10m⁻²) e o meio (378.10m⁻²) da plataforma continental. Mas a variabilidade, como já foi dito, é evidente.

No mês de **Fevereiro** as distribuições costa-largo, nas quatro radiais estudadas, parece terem sido inversas quando comparadas com as do mês anterior. As maiores densidades de ovos na radial I localizaram-se sobre o bordo da plataforma continental (387.10m⁻²), na radial II pelo contrário ocorreram junto à costa (700.10m⁻²), diminuindo para o bordo da plataforma (4.10m⁻²), na radial III voltaram a ocorrer em maiores densidades nas estações localizadas entre o meio e o bordo da plataforma, e na radial IV a ocorrência de ovos (38.10m⁻²) verificou-se apenas na estação localizada sobre a batimétrica dos 200m.

Em **Março** as densidades de ovos foram em geral mais baixas, como já foi anteriormente referido, em relação às observadas nos dois meses anteriores ocorrendo, na costa ocidental apenas entre a costa e o meio da plataforma continental e na radial IV do meio da plataforma continental para fora.

Em **Abril** as ocorrências observaram-se até ao meio da plataforma continental nas quatro radiais estudadas sendo, portanto, a distribuição mais costeira em todas as radiais. As densidades dos ovos sugerem uma intensidade de postura relativamente elevada neste mês em que foi colhido o número máximo de ovos (2387. 10m⁻²), dos seis meses aqui apresentados do ano de 1987.

Em **Junho** as densidades de ovos diminuíram significativamente na costa ocidental norte com ocorrências, apenas, nas estações localizadas no meio da plataforma. Na radial III, ao largo de Sines, ocorreram na estação mais costeira e em número superior ao do mês anterior mas idêntico ao de Março. Na radial IV, ao largo de Portimão, as densidades foram relativamente altas na estação junto à costa, diminuindo progressivamente até ao meio da plataforma.

No mês de **Julho** as densidades de ovos foram quase nulas, ocorrendo em densidades baixas apenas em duas das vinte estações amostradas.

A distribuição dos ovos nas campanhas das duas épocas (Figs. 2 e 3) indica pois uma variabiliadade inter-anual de concentração dos ovos.

Numa breve síntese, observando as radiais I e IV. Em Janeiro de 1986 a radial I (frente ao Porto) apresentou um máximo de densidades para lá dos 200m de profundidade, e em Janeiro de 1987 distribuindo-se sobre toda a plataforma continental. Na radial IV a situação foi também distinta. Em Janeiro de 86 observou-se uma ausência de ovos junto à costa e um máximo sobre os 100m e em Janeiro de 87 ocorreram ovos nas duas estações junto à costa (entre os 20 e os 100m de profundidade) e houve ausência nas duas estações mais afastadas (entre os 100 e os 200m de profundidade).
Na radial I (frente ao Porto) em Março a situação foi também inversa nas duas épocas estudadas. Em 1986 observou-se uma distribuição sobre a plataforma continental com ausência de ovos junto à costa e em 1987 a ocorrência de ovos verificou-se apenas desde as estações situadas junto à costa até ao meio da plataforma continental. Na radial IV as diferenças não foram claras sendo em 1986 sobre toda a plataforma desde a estação mais costeira e estendendo-se até à batimétrica dos 200m de profundidade. Em 1987 a estação mais costeira apresentou uma ausência de ovos, mas da batimétrica dos 100 à dos 200m houve ocorrências em densidades relativamente elevadas. Esta distribuição pode, no entanto, ter-se afastado ainda mais da costa facto que não pôde ser observado devido à limitação da área de amostragem.



e temperaturas de superficie registadas (diamantes e linhas). As estações foram dispostas pela sua batimetria no eixo Y esquerdo e as temperaturas no eixo dos Y direito dos X de forma decrescente da esquerda para a direita, o número de ovos transformado está representado no eixo dos Figura 3. Distribuição de ovos de S. pilchardus (colunas) em quatro radiais da costa portuguesa em que n=nº.10m²,

3.1.3.2. Comparação temporal dos diâmetros observados

Os diâmetros dos ovos de sardinha observados apresentaram médias variáveis nos meses estudados nas duas épocas de postura 1985/1986 e 1986/1987 (Fig. 4). Destes resultados evidenciaram-se os ovos de Fevereiro de 1987 que apresentaram médias muito superiores às encontradas nos outros meses deste ano А média e do ano anterior. dos diâmetros calculada foi de $\overline{\Phi} = 1.82 mm (s_{\overline{x}} = 0.022, n = 116)$ enquanto que em cada um dos outros meses estudados a média não ultrapassou 1.60mm.

Diâmetros médios (mm)



Figura 4. Diâmetros médios dos ovos $(\pm 1se)$ em cada mês

Na Figura 5 estão representadas as médias dos ovos por estação nos meses estudados nas duas épocas (85/86 e 86/87).

Fez-se uma comparação inter-anual dos ovos da radial II no mês de Março, e os resultados indicaram que em 1987, os ovos desta radial foram significativamente maiores (ANOVA, p < 0.0005) do que os de 1986. Da mesma forma se fez uma comparação inter-anual dos diâmetros dos ovos da radial IV colhidos em Março, e os resultados indicaram que as diferenças não foram aqui significativas (ANOVA, p > 0.05).



54 Capítulo 3.1. A fase de ovo - Sobrevivência dos ovos de sardinha com base nas dimensões

Figura 5. Médias dos diâmetros dos ovos (a preto) e temperaturas de superfície (a azul) por cruzeiro e por estação. A vermelho estão as médias dos diâmetros da totalidade dos ovos de cada campanha. Indicam-se as radiais I a IV, as estações próximas da costa e as estações mais oceânicas

3.1.3.3. Comparação espacial dos diâmetros observados

Para verificar a igualdade das médias dos diâmetros dos ovos ao longo da costa portuguesa procedeu-se a uma análise de variância simples para os diâmetros obtidos em cada estação de amostragem em cada mês. Os resultados indicaram que as médias foram significativamente diferentes nas estações estudadas ao longo da costa em cada um dos meses estudados (p<0.0005).

O padrão de distribuição dos diâmetros observados ao longo da costa nas amostras, parece ser semelhante nos dois anos. Os resultados, de uma forma geral, indicam que os ovos possuem diâmetros superiores na costa ocidental norte e que são inferiores nas estações mais a sul (Fig. 5).

Na Tabela 1 apresentam-se as médias dos ovos por cada radial em cada campanha.

| | Radial | Ι | | | Π | | | III | | | IV | | |
|------|-----------|------|--------|-----|------|--------|-----|------|--------|-----|------|--------|-----|
| Ano | Mês | Φ | s^2 | п | Φ | s^2 | п | Φ | s^2 | n | Φ | s^2 | n |
| 1986 | Janeiro | - | - | - | 1,62 | 0,0050 | 101 | - | - | - | 1,57 | 0,0045 | 98 |
| | Março | - | - | - | 1,53 | 0,0082 | 311 | - | - | - | 1,50 | 0,0067 | 352 |
| | Dezembro | 1,57 | 0,0052 | 131 | 1,57 | 0,0022 | 14 | 1,57 | 0,0062 | 108 | 1,54 | 0,0089 | 170 |
| 1987 | Janeiro | 1,63 | 0,0080 | 48 | 1,63 | 0,0051 | 5 | 1,61 | 0,0030 | 18 | 1,52 | 0,0084 | 41 |
| | Fevereiro | 1,76 | 0,0440 | 7 | 1,61 | 0,0140 | 56 | 2,06 | 0,0106 | 52 | - | - | - |
| | Março | 1,72 | 0,0242 | 17 | 1,81 | 0,0232 | 29 | 1,50 | 0,0089 | 100 | 1,49 | 0,0078 | 200 |

Tabela 1. Diâmetros médios em mm (Φ) dos ovos por radial e por campanha. Apresentam-se as variâncias das médias (s^2) e o nº de ovos (n)

Na Tabela 2 apresenta-se um resumo dos resultados da análise de variância intra-mensal, feita para testar as igualdades das médias, comparando as radiais nos meses de Janeiro, Março e Dezembro de 1986 e Janeiro a Março de 1987.

| Mês | Radiais | II o III | II o IV | III o IV | LeIII | LaW |
|-------------|---------|----------|---------|----------|---------|---------|
| | I e II | nem | nen | men | I e III | IEIV |
| Janeiro 86 | | | | | | |
| Р | - | - | < 0.001 | - | - | - |
| Df | | | 198 | | | |
| Março 86 | | | | | | |
| | - | - | < 0.001 | - | - | - |
| | | | 662 | | | |
| Dezembro 86 | | | | | | |
| Р | >0.10 | >0.10 | >0.10 | < 0.001 | >0.10 | >0.001 |
| Df | 144 | 121 | 183 | 277 | 238 | 300 |
| Janeiro 87 | | | | | | |
| P | >0.10 | >0.10 | >0.01 | < 0.001 | >0.10 | < 0.001 |
| Df | 52 | 22 | 45 | 58 | 65 | 88 |
| Equation 87 | 52 | 22 | 15 | 50 | 05 | 00 |
| P | <0.001 | < 0.001 | - | - | < 0.001 | - |
| Df | 62 | 107 | | | 58 | |
| Marco 87 | 1 | | | | | |
| P | >0.10 | < 0.001 | < 0.001 | >0.10 | < 0.001 | < 0.001 |
| df | 45 | 128 | 228 | 299 | 116 | 216 |

Tabela 2. Igualdade das médias das quatro radiais ao longo da costa. Resultados obtidos por ANOVA. Probabilidades associadas (p) e graus de liberdade totais (df). A cinza estão marcadas as médias cujas diferenças não são significativas.

Exceptuando o mês de Fevereiro de 1987, os resultados indicam que as médias dos diâmetros não foram significativamente diferentes na costa ocidental norte (radiais I e II), e que as diferenças significativas entre as radiais da Figueira da Foz (radial II) e Sines (radial III) se verificaram apenas em Março de 1987. Em Dezembro de 1986 e Janeiro de 1987 as diferenças dos diâmetros dos ovos, nestas duas radiais (II e III), não foram significativas (p>0.10) mas evoluíram para diferenças significativas (p<0.001) em Março de 87.

3.1.3.4. Relação com a temperatura e a batimetria

Na Figura 5 estão representadas, para além dos diâmetros médios dos ovos, as temperaturas de superfície por estação nos meses amostrados em 1986 e em 1987.

Os diâmetros variaram por vezes (Fig. 5c), mas nem sempre (Fig. 5a), proporcionalmente à temperatura. O gradiente de temperaturas costa-largo na costa ocidental foi mais acentuado durante o cruzeiro de Inverno de 1986 (Fig. 5a) do que no cruzeiro de Primavera (Fig.5b) – estes gradientes (ver também Figs. 2b e 2d) foram respectivamente 1.5°C e 0.5°C (Moita, 2001)²⁵.

Esta relação temperatura/diâmetros dos ovos é positiva em algumas das radiais como em Março de 86 na radial IV (Portimão) que compreende as estações 17 a 20 (Figs. 5b, c). Por outro lado, em Janeiro de 87 (Fig. 5e), na costa ocidental sul e algarvia (radiais III e IV estações 14-16 e 17-20 respectivamente) e em Março deste mesmo ano (Fig.5h) na costa algarvia (radial IV, estações 17-20) as relações dos diâmetros e da temperatura parece já não serem relações positivas. Neste último caso (Fig. 5h) a temperatura subiu gradualmente de 15.9°C na estação 18 para 16.7°C na estação mais oceânica (estação 20) enquanto que os diâmetros dos ovos aumentaram de 1.46mm para 1.50mm na estação 19 mas voltaram a decrescer para 1.47mm na estação mais oceânica (estação 20).

Os resultados anteriores parece indicarem diferenças nos dois anos estudados nas relações entre os diâmetros dos ovos e as temperaturas registadas. A Figura 6 ilustra a relação entre os diâmetros médios e as temperaturas de superfície observadas para os meses de Janeiro e Março de 86 e de Janeiro, Março e Abril de 87 (excluiu-se o mês de Fevereiro deste ano por aparentar uma situação excepcional já referida na Comparação temporal dos diâmetros observados). Em 1986 parece não ter existido correlação alguma entre os diâmetros e as temperaturas (r=0.039, p>0.5, n=13), mas em 1987 parece ter existido uma correlação negativa significativa (r=-0.769, p<0.001, n=19).



Figura 6. Diâmetros médios dos ovos em cada estação relacionados com as temperaturas de superfície nos meses de Janeiro e Março de 1986 (a) e Janeiro, Março e Abril de 1987 (b).

Na Figura 7 estão representados os diâmetros médios dos ovos por estação e a batimetria correspondente. A variabilidade observada é grande e não é evidente uma relação entre as duas variáveis, considerando os diâmetros médios por batimetria nos dois anos estudados (r=0.110, p=0.55, n=32).



Figura 7. Relação dos diâmetros médios dos ovos por batimétrica em cada campanha.

3.1.3.5. Determinação do tempo de desenvolvimento dos ovos

Os diâmetros dos ovos observados foram relacionados com as temperaturas de superfície utilizando o modelo exponencial apresentado no início deste capítulo. Os resultados obtidos estão representados na Figura 8.



Figura 8. Tempo de desenvolvimento dos ovos nas estações amostradas em 1986 e 1987 calculado com base nos seus diâmetros e na temperatura de superfície. As setas indicam os valores mínimo e máximo estimados.

O leque de tempos calculados variou entre 6.1 dias em Janeiro de 1987 (triângulos amarelos) na estação 5 da radial I em que se registou uma temperatura de superfície de 12.1°C e o diâmetro médio foi de 1.68mm (se=0.049, n=5) e 3.7 dias em Março do mesmo ano (circunferências vermelhas), na estação 20 em que foi registada uma temperatura de superfície de 16.7°C e o diâmetro médio foi de 1.47mm (se=0.009, n=100).

3.1.3.6. Determinação da mortalidade dos ovos

Na Figura 9 são apresentados os resultados da estimação da mortalidade dos ovos em função da temperatura da água do mar. Sendo as taxas função da temperatura, e aumentando as temperaturas à medida que diminui a latitude, as taxas médias de mortalidade aumentam pois à medida que percorremos os locais de colheita de norte para sul. No entanto, a variabilidade foi grande de mês para mês.



Figura 9. Taxas de mortalidade diárias dos ovos (M_e) estimadas em função da temperatura de superfície. As setas indicam os valores mínimo e máximo estimados.

As taxas obtidas variaram entre cerca de 0.26 e 0.61 sendo os mínimos obtidos em Janeiro de 87 (triângulos amarelos) na radial mais a norte e o máximo de 0.61 na campanha de Março de 87 (circunferências vermelhas) na estação mais oceânia (estação 20) da radial da costa algarvia. As temperaturas registadas foram, respectivamente, 12.1 e 16.7°C.

As taxas de mortalidade estimadas na costa ocidental norte (radiais I e II, estações 1 a 13) para os anos de 86 e 87 não foram significativamente diferentes (*Mann-Whitney* p>0.10, n=20), mas as estimadas para a radial IV foram significativamente mais elevadas no ano de 1987 (*Mann-Whitney* 0.0025 , <math>n=12).

Comparando as taxas calculadas em Março de 87 verifica-se que, embora marginalmente, existe uma diferença significativa entre as estações das radiais I e II e as das radiais III e IV (*Mann-Whitney* p=0.025, n=8).

3.1.3.7. Determinação dos tamanhos das larvas ao eclodirem

Na Figura 10 estão os resultados dos cálculos efectuados. Destacam-se os comprimentos calculados para os meses de Fevereiro (circunferências azuis) e Março de 1987 (circunferências vermelhas) na costa ocidental norte e sul compreendidos entre cerca de 5 e 5.5mm. Os restantes comprimentos calculados estão contidos entre os 4.0 e os 4.5mm.

Tamanho das larvas eclodidas calculado em função do diâmetro dos ovos



Figura 10. Comprimentos estimados de larvas de sardinha (L_0) à eclosão em função dos diâmetros dos ovos.

3.1.3.8. Capacidade de resistência à inanição

Os tempos decorridos até à irreversibilidade do estado de inanição em função da temperatura foram estimados e os resultados estão representados na Figura 11.



Resistência das larvas à inanião calculado em função das temperaturas

Figura 11. Tempo de resistência das larvas à inanição em função da temperatura

Estes resultados sugerem que as larvas com maior capacidade de resistência e, como tal, com maior capacidade para sobreviver à falta de alimento, foram as de Janeiro de 1987 (triângulos amarelos) na radial I (# 1 a 6) e que, nas outras estações das outras campanhas, em geral essa capacidade foi calculada em mais de 13 dias. Exceptuou-se a radial IV (#18 a 20) para as larvas de Março de 87 (circunferências vermelhas) com resultados de menos de 11.5 dias. Significam estes resultados que as larvas nascidas em Março de 87 na radial IV (#18-20), só teriam capacidade para sobreviver à eventual falta de alimento até um máximo de cerca de 11.5 dias enquanto que em Março do ano anterior poderiam resistir mais dois dias.

Verifica-se, por exemplo, que as larvas da radial I (# 1 a 6) de Janeiro de 87 (ver Fig. 10), apesar de menores e, aparentemente mais frágeis, a confirmar-se a teoria de que larvas de comprimentos inferiores são mais vulneráveis, poderão ser mais resistentes a situações de falta de alimento (Fig. 11). Pode verificar-se também que os ovos de diâmetros superiores de Fevereiro de 87 afinal parece não originarem larvas tão resistentes como inicialmente se pensava, pois, segundo estes resultados de resistência à inanição, elas igualaram-se às larvas nascidas de ovos menores, facto compensado pela temperatura.

Os tempos estimados na costa ocidental norte (radiais I e II, estações 1 a 13) para os anos de 86 e 87 não foram significativamente diferentes (*Mann-Whitney p*>0.10, n=20), mas os estimados para a radial IV foram significativamente mais elevados no ano de 1986 (*Mann-Whitney p*<0.10, n=12).

3.1.3.9. Dados de adultos nas duas épocas estudadas

Na Figura 13 estão representados resultados relativos a indivíduos adultos provenientes de desembarques comerciais na costa portuguesa em 1986 e 1987, obtidos por Figueiredo e Santos (1988)²⁶ e por Pestana (1989)²⁷. Os pesos médios por idade (Fig. 13a) foram superiores no ano de 1986, assim como as percentagens em número por idade (Fig. 13b), excepto para as idades 0 e 4 que apresentaram pesos semelhantes mas percentagens superiores em 1987. Os comprimentos médios por idades foram iguais ou superiores em 1986 (Fig. 13c, d). Por outro lado, as frequências relativas de fêmeas maduras (Fig. 13e) no I trimestre de 1987 em Peniche e em Portimão sugerem uma prevalência de fêmeas entre os 18.5 e os 19.5cm e entre os 19.5 e os 20cm, respectivamente.

Contudo, as diferenças observadas aqui apresentadas entre as fêmeas adultas, nos dois anos, não foram significativas tanto no que se refere ao seu peso (ANOVA de factor único p>0.5) como no que respeita aos seus comprimentos (ANOVA de factor único p>0.5).



Figura 13. Dados de adultos nos anos de 1986 e 1987 de capturas na costa portuguesa (origem Pestana, 1989²⁷ e Figueiredo and Santos, 1988²⁶). (a) Pesos médios por idade anuais; (b) percentagens em nº por idade anuais; (c) comprimentos médios por idade no I trimestre; (d) comprimentos médios por idade anuais; (e) percentagens de fêmeas maduras por classe de comprimento para Peniche e Portimão no I trimestre de 1987.

3.1.4. Discussão

3.1.4.1. Distribuição dos ovos e condições oceanográficas observadas

As distribuições dos ovos de sardinha, bem como do fitoplâncton (Moita, 2001)²⁵ e do zooplâncton (Cunha, 2001)²⁸ apresentaram, em geral, os máximos de abundância entre a parte central e o bordo da plataforma continental em Janeiro e em Março nas épocas de postura estudadas (85/86 e 86/87) estando de acordo com as distribuições de sardinha observadas em campanhas de rastreio acústico (Dias *et al.*, 1996²⁹, Soares, 1995³⁰).

As densidades de ovos observadas indicaram que a postura foi mais intensa na costa ocidental norte, diminuindo entre Janeiro e Março de 1986 e de 1987. Neste último ano a amostragem nos meses posteriores a Março permitiu verificar que as densidades de ovos aumentaram em Abril, indicando um intensificar da postura neste mês, principalmente na costa ocidental norte. As densidades observadas, nesta parte da costa (ocidental norte), diminuíram abruptamente no mês de Junho. Contudo, nas radiais da costa ocidental sul e da costa algarvia as densidades de ovos mantiveram-se desde Março até Junho, só baixando abruptamente no mês seguinte (Julho).

Estes resultados indicam um desfasamento da postura entre a costa ocidental norte e a costa ocidental sul e sul, também referido por outros autores para a sardinha da costa portuguesa (Figueiredo e Santos, 1988)²⁶.

Os diferentes padrões de distribuição dos ovos poderão estar relacionados não só com a distribuição dos adultos mas também com factores abióticos, como por exemplo o afloramento, as descargas fluviais e a presença de frentes termohalinas.

O afloramento pode ser um factor por um lado favorável à sobrevivência nas diversas fases da vida desta espécie e, por outro lado, um factor desfavorável. Muitas vezes ao afloramento estão associados ventos que devido à sua intensidade e frequência poderão ser limitativos pelos efeitos de turbulência, transporte e dispersão resultantes (Mann, 1992)³¹. Na costa ocidental portuguesa no período entre 1947 e 1987 verificou-se o aumento de frequência de ventos do quadrante N, favoráveis à ocorrência de fenómenos de afloramento, durante os meses de Inverno (Dias *et al.* 1996)²⁹ que poderá ter sido um dos factores condicionantes resultando numa tendência decrescente das intensidades de recrutamento observadas. O ano de 1986 foi um ano de afloramento relativamente intenso, enquanto que no ano de 1987 o afloramento foi relativamente fraco na costa portuguesa (Cunha, 1993³³, Dias *et al.* 1996²⁹).

Na campanha de Janeiro de 1986 as fortes descargas fluviais ocorridas frente aos rios Minho, Mondego e Tejo (Cunha, 2001²⁸ e Moita, 2001²⁵) aliadas à ocorrência de uma banda de águas mais frias junto à costa, que ocorre devido à perda de calor para a atmosfera (Fiúza, 1984)³², podem ter estado na origem do observado afastamento da costa dos ovos de sardinha. Na costa sudoeste e sul os ovos apresentaram distribuições também afastadas da costa, mas as condições oceanográficas foram diferentes nesta área, tendo ocorrido episódios de afloramento (Moita, 2001)²⁵ provavelmente responsáveis por esse afastamento.

Durante a campanha de Março de 1986, verificaram-se condições de afloramento intenso (Moita, 2001)²⁵, contribuindo para o afastamento dos ovos em relação à linha de costa. Ao largo do cabo de S. Vicente os ovos ocorreram confinados a uma pequena área e afastados da costa, o que poderá ser devido ao fluxo em direcção à costa de águas oceânicas mais salinas referido por Moita $(2001)^{25}$ que terão contribuído para a sua retenção. Segundo esta autora pode admitir-se uma zona de convergência que poderá também ter-se reflectido na distribuição dos máximos de clorofila *a*. Ao largo do cabo de S. Vicente a biomassa de zooplâncton apresentou um padrão idêntico, com máximos afastados da costa (Cunha, 2001)²⁸.

No ano de 1987 na costa ocidental norte, durante os meses amostrados de Inverno e Primavera (Janeiro, Fevereiro e Março) a situação parece ter sido de certa maneira diferente em relação a 1986 com convecção termal vertical, enquanto que na costa ocidental sul esta só se verificou em Janeiro. Em Fevereiro e Março verificou-se uma influência da componente sub-tropical da Água Central Oriental do Atlântico Norte que, nestes meses, se aproximou da costa (Cunha, 1993)³³. Esta componente sub-tropical de águas mais quentes teve também influência na radial da costa algarvia em Janeiro e Março de 1987. Em Fevereiro deste ano as isotérmicas nesta radial indicaram uma mistura da coluna de água que, provavelmente, esteve na origem da ausência de ovos nesta zona da costa algarvia, bem como da baixa produção no que diz respeito à biomassa de zooplâncton (Cunha, 1993)³³.

As diferentes distribuições de ovos observadas em Março de 1986 (afastamento da costa) e em Abril de 1987 (junto à costa) parece terem sido o resultado dos diferentes padrões de distribuição das temperaturas e salinidades de superfície (Moita, 2001)²⁵.

Cachão e Moita $(2000)^{34}$ observaram que em Abril de 87, para além de as temperaturas terem sido superiores em cerca de 3ºC em relação Março de 86, a estratificação termal e salina, tanto no sentido costa-largo como em profundidade, foi bastante mais acentuada, condições que nesse estudo se reflectiram em diferentes padrões de distribuição e densidades de Coccolitus pelagicus. Esta espécie fitoplanctónica caracteriza-se pela ocorrência característica em condições de afloramento costeiro, associada a frentes salinas e a frentes térmicas induzidas por fenómenos de afloramento, e em zonas de turbulência moderada. Em Abril de 87 ocorreu em densidades muito inferiores às observadas em Março de 1986 e apenas do lado exterior da frente salina ao largo de Peniche, indicando portanto a presença de uma frente muito próxima da costa enquanto que em Março de 86 bordejou toda uma área com água de baixas salinidades e menor estratificação que se deslocava para sul do Porto. As distribuições dos ovos de sardinha observadas, principalmente na campanha de Março de 86 (comparar Fig.2c deste capítulo com Fig.6c do Capítulo 3.2 de Moita, 2001²⁵), parecem ser opostas às desta espécie considerada como indicadora de zonas frontais, ocorrendo nas áreas por ela delimitadas.

3.1.4.2. Comparação temporal dos diâmetros observados

As médias dos diâmetros dos ovos observadas nas duas épocas de postura, na costa portuguesa, apresentaram um máximo em Janeiro relativamente aos meses antecedentes e aos meses posteriores. Resultados idênticos foram também observados por Ré (1986)³⁵ para ovos de sardinha em dois locais distintos da costa (Peniche e Sines).

Estes resultados poderiam estar relacionados com a estrutura etária dos adultos em postura. Contudo, resultados relativos a adultos na época de 1986/87 indicaram que Janeiro foi o mês em que a postura atingiu o máximo tendo-se iniciado entre Outubro e Dezembro com as fêmeas maiores (Figueiredo e Santos, 1988²⁶). Estes resultados parecem contrariar a relação dos diâmetros dos ovos com o tamanho dos progenitores no decorrer da época de reprodução sugerida por alguns autores (Southward e Demir, 1974²⁰, Hempel, 1984³⁶, Alheit, 1988³⁷, , Gunderson, 1993³⁸). No entanto, essa relação parece não se verificar para a sardinha da África do Sul (LeClus, 1992)²².

Os tamanhos dos oócitos poderão relacionar-se com as condições ambientais observadas alguns dias antes de se efectuar a postura (Le Clus, 1979a)³⁹. No entanto, a ocorrência em simultâneo de fito, de zooplâncton, ovos e adultos em Janeiro e Março das duas épocas estudadas, parecem indicar que as condições tróficas eram idênticas e, como tal, as diferenças obervadas parecem não se relacionar sómente com o factor "alimento". Alguns autores referem alternâncias cíclicas de acumulação e de utilização da matéria vitelina nos oócitos durante o ciclo reprodutor (Shul'man, 1974⁴⁰, Wooton, 1979⁴¹ e Isles, 1984⁴²) sugerindo assim a possibilidade de as diferenças se deverem a processos fisiológicos e metabólicos.

Kjesbu *et al.* (1996)⁴³ observaram também a variação sazonal dos tamanhos de ovos de *Gadus morhua* e, embora os resultados não fossem claros, a maioria apresentou um aumento gradual seguido de um declínio. Estes autores referem que se podem considerar diversos factores fisiológicos e ecológicos,

como responsáveis pelo padrão sazonal observado nos diâmetros dos ovos de peixes com postura seriada. No entanto, sugerem que as variações observadas (declínio do tamanho dos ovos) não se devem a factores ambientais mas sim a um ritmo hormonal.

Zwolinski *et al.* (2001)⁴⁴ observaram uma diminuição gradual das reservas energéticas no corpo das sardinhas na costa portuguesa (anos de 1998 e 1999) durante toda a época de postura, não se explicando o padrão observado de aumento do tamanho dos ovos até Janeiro seguido de uma diminuição, pela quantidade de reservas energéticas nos adultos em postura. Por outro lado, estes autores referem que os indivíduos menores iniciam a sua época de postura mais tardiamente do que os maiores e terminam-na mais cedo, sendo o máximo atingido por ambos os grupos em simultâneo na época média (Janeiro). Parece, pois, que a variação dos tamanhos dos ovos que se observa ao longo de uma época de postura, não pode também ser explicada pela sazonalidade da composição de comprimentos dos reprodutores na época, se se considerasse a hipótese da relação positiva comprimento do indivíduo/tamanho dos ovos.

Sintetizando, os padrões sazonais da postura de sardinha (Figueiredo e Santos, 1988²⁶, Ré *et al.*, 1990⁴⁵, Dias *et. al.*, 1996²⁹), as suas dimensões (este trabalho e Ré, 1986a³⁵) e a condição dos progenitores e os índices gonadosomáticos (Zwolinsky *et al.*, 2001)⁴⁴ parecem indicar que a variabilidade temporal das dimensões dos ovos se deve a uma conjugação de factores e não só a factores ambientais ou só fisiológicos. Será necessário observar não só os resultados seguintes como proceder, futuramente, a outros estudos para esclarecer quais os factores de que dependem os tamanhos dos ovos. A comparação espacial parece ser importante como será agora discutido.

3.1.4.3. Comparação espacial dos diâmetros observados

Os diâmetros dos ovos observados parecem indicar uma tendência para a igualdade entre os que ocorreram na costa ocidental norte, que por sua vez

parecem ser superiores em relação aos recolhidos na costa algarvia. Contudo, verifica-se uma variabilidade inter-anual em cada área, não sendo claro um padrão espacial. Ou seja, considerando uma só zona da costa (aqui representada por cada radial) verifica-se que as dimensões dos ovos colhidos (ver por exemplo a radial II na Tabela 1) parecem ter apresentado uma variabilidade inter-anual. Na época de postura de 85/86 na radial II, apesar de só se poder comparar Janeiro com Março, os diâmetros maiores foram observados em Janeiro. Por outro lado, nesta mesma radial, na época de 86/87 (resultados de Dezembro 86 a Março 87), parece haver uma gradual tendência crescente dos diâmetros.

As comparações das médias entre radiais indicaram que as diferenças encontradas não são, em geral, significativas na costa ocidental norte (comparações intra-mensais das radiais I e II), que as médias na costa algarvia (radial IV) são geralmente inferiores às médias na costa ocidental e que a costa ocidental sul (radial III) parece ser uma zona de transição sendo as médias dos diâmetros dos ovos, ora sem diferenças significativas em relação às médias da costa ocidental norte, ora sem diferenças significativas em relação às da costa algarvia (radial IV).

Os resultados obtidos por Figueiredo e Santos (1988)²⁶ em relação a adultos em postura, revelaram que a época 86/87, para além de ter atingido o seu máximo em Janeiro como já foi referido, ela se iniciou na costa ocidental norte com os indivíduos mais velhos e maiores, progredindo para sul com os indivíduos mais novos e menores. Resultados estes que parecem indicar alguma relação entre os tamanhos dos progenitores e os tamanhos dos ovos que, como já foi referido, não foi encontrada para, por exemplo, a sardinha da África do Sul (Le Clus, 1992)²².

Os resultados obtidos indicam uma necessidade de estudar a ecologia da postura desta espécie do ponto de vista geográfico, fazendo distinção em especial entre a costa ocidental norte e a costa sul.

3.1.4.4. Sobrevivência dos ovos

As estimativas feitas em relação ao tempo de desenvolvimento dos ovos, à mortalidade, ao tamanho das larvas que iriam deles eclodir e à sua capacidade de resistência à inanição indicam a existência de uma variação geográfica no sentido norte/sul, com vantagens para as larvas nascidas de ovos postos na costa ocidental norte. Segundo resultados de Alvarez e Allemany (1997)⁴⁶, esta parece ser uma área com um importante contributo para os juvenis que ocorrem na área da Galiza.

Sendo a temperatura o factor com maior influência em cada estimativa realizada parcialmente, verifica-se uma compensação nas estimativas obtidas para as fases posteriores. Verifica-se, por exemplo, que a influência negativa das temperaturas inferiores registadas na costa ocidental norte, nos tempos de desenvolvimento dos ovos, aliada à influência exercida pela superioridade dos seus diâmetros nessa área, será compensada durante as fases seguintes – os estados larvares – com menor mortalidade e maior resistência à inanição. As distribuições de temperaturas observadas em Janeiro e Março de 1986 (Moita, 2001)²⁵ parece terem sido idênticas às que se observaram nos mesmos meses de 1987 (ver Figs. 2 e 3). Contudo, não parece existir relação directa entre os diâmetros dos ovos observados e a temperatura, pois em 1986 não foi encontrada uma correlação significativa mas em 87 a correlação foi significativamente negativa.

Nas amostras estudadas da costa ocidental norte (radial I-Porto e radial II-Figueira da Foz), as taxas de mortalidade dos ovos e os tempos de resistência à inanição das larvas deles eclodidas, não apresentaram diferenças significativas entre 1986 e 1987, mas nas amostras da costa sul (radial IV-Portimão) essas diferenças foram significativas. Nesta última radial, as estimativas de mortalidades dos ovos para 1986 foram significativamente inferiores em relação às de 1987 e corresponderam a tempos de resistência das larvas à inanição, significativamente superiores. A diferença média de resistência para as larvas de 1986 foi de cerca de mais dois dias em relação às larvas eclodidas dos ovos de 1987. Essas larvas poderão pois ter usufruído de grandes vantagens, pois a dinâmica das espécies fitoplanctónicas em resposta às condições ambientais, pode dar-se à escala diária (Moita, 2001)²⁵ podendo desenvolver-se favoravelmente para fornecer alimento às larvas recém-eclodidas.

O tamanho e a sobrevivência das larvas recém-eclodidas pode estar relacionado com o diâmetro dos ovos (Blaxter e Hempel, 1963⁴, Theilacker 1978⁵, Theilacker, 1981⁶, Duarte e Alcaraz, 1989⁴⁷, Pepin, 1991¹³, Marteinsdottir e Steinarsson, 1996⁷) e com a disponibilidade e volume das reservas vitelinas do ovo (Clemmensen *et al.*, 1997)⁴⁸. Riveiro *et al.* (2000)⁴⁹ sugerem, com algumas reservas, que a sobrevivência dos estados larvares apresenta uma relação positiva com a qualidade proteica e lipídica dos ovos que, por sua vez, parece relacionar-se com a temperatura.

3.1.5. Considerações finais

O desenvolvimento e a sobrevivência dos ovos pode, segundo alguns autores, ser função dos seus diâmetros e das temperaturas ambientais (Gamulin e Hure, 1955⁵⁰, Houde, 1989⁵¹ e Miranda *et al.*, 1990⁵²). Por outro lado, a resistência e a sobrevivência dos estados larvares pode apresentar uma relação positiva com os diâmetros dos ovos de onde eclodiram (Theilacker, 1981⁵³ e Pepin, 1991¹³). A variabilidade observada pode, segundo outros autores, ter uma importância significativa para o recrutamento (Cushing, 1990)⁵⁴ mas, segundo outros, a variabilidade dos diâmetros, temperaturas da água do mar e sobrevivência dos primeiros estádios do ciclo de vida não pode ser considerada de forma simples, ainda que a força do recrutamento seja sensível à mortalidade nas fases anteriores (Hjort, 1914¹, Pepin, 1991¹³ e Rothschild, 2000⁵⁵).

A sobrevivência dos ovos pelágicos e a dos estados larvares deles eclodidos, foi estudada por Pepin (1991)¹³ e estimados modelos em função dos diâmetros e das temperaturas, tendo concluído que existe um fenómeno compensatório. Segundo este autor, a sobrevivência em cada fase, embora seja fortemente correlacionada com a temperatura, é oposta na fase seguinte sendo,

como tal, compensada quando existe uma variabilidade muito grande. Apesar da influência que essas variáveis têm em cada um dos estádios de desenvolvimento isoladamente – ovos, larvas e postlarvas – este autor sugere que as variações parciais (em cada uma das fases) não têm influência significativa na sobrevivência desta parte do ciclo de vida ("early life history") dos peixes pelágicos, devido às compensações referidas, e que as repercursões da variabilidade parcial observada não se reflectem significativamente no recrutamento.

Contudo, embora a relação não possa ser directa - quer seja devido à conjugação de factores ambientais com a melhor capacidade de sobrevivência dos estados larvares eclodidos destes ovos, quer seja devido à melhor condição dos adultos progenitores ou à maior intensidade da postura em 1986 - o ano de 1987 foi um ano em que a força do recrutamento foi mais intensa a seguir a um triénio, e antecedendo outro trénio, de recrutamentos muito baixos (Dias *et al.*, 1996²⁹, Santos *et al.*, 2001)⁵⁶.Por outro lado, a variabilidade espacial observada indica a costa ocidental norte, como uma importante área de produção dos primeiros estádios do ciclo de vida da sardinha na costa Ibero-Atlantica.

Apesar das condições de ventos e afloramento bastante mais intensos em 1986, a maior intensidade da postura, aliada às estimativas de sobrevivência superiores dos ovos em relação a 1987, poderão ter estado na origem do sucesso dos estados larvares que, ao encontrarem condições favoráveis durante o seu desenvolvimento, podem ter contribuído para o recrutamento mais intenso observado no ano seguinte (Dias *et al.*, 1996²⁹, Borges *et al.* 2003⁵⁷).

<u>ANEXO</u>

Na Tabela anexa estão representados os resultados obtidos neste capítulo e resultados obtidos por outros autores para ovos e estados larvares de *Sardina pilchardus*.

Tabela - Comparação com resultados de outros autores. t_e é o tempo desde a fertilização até à eclosão; M_e é a mortalidade diária dos ovos; L_0 é o tamanho das larvas à eclosão; t_{prn} é o tempo decorrido entre a eclosão e o ponto de incapacidade de resistência à inanição; e T^oC é a temperatura.

| Autor | t _e (dias) | M_e (n°.dia ⁻¹) | L_0 (mm) | <i>t</i> _{pnr} | T℃ |
|--|-----------------------|-------------------------------|------------|-------------------------|-------|
| Este trabalho | 3.1 | 0.61 | 4 | 11 | 16.7 |
| Gamulin e Hure $(1955)^{50}$ | 1.8 | - | - | - | 18 |
| Blaxter $(1969)^{58}$ | 3.5 | | | 11.5 | 15 |
| Miranda <i>et al.</i> (1990) ⁵² | 2.8* | - | - | 13 | 15 |
| Silva e Miranda (1992) ³ | 3 | - | 3.39 | 6.5 | 14.5 |
| Cunha et al. (1992) ⁵⁹ | - | 0.20 | - | - | 13-16 |

* tempo para atingir o estádio X

Os tempos máximo e mínimo de desenvolvimento estimados às temperaturas de 12.1°C e de 16.7 °C foram respectivamente 6.1 e 3.1 dias, o que sugere um sobrestimação em relação aos resultados de Miranda *et al.* (1990)⁵², cujos tempos de incubação foram respectivamente cerca de 4.5 e 2.5 dias para atingir o estádio X, havendo que acrescentar algumas horas aos seus resultados para os ovos eclodirem. Silva e Miranda (1992)³, também em experiências laboratorias, observaram a eclosão dos ovos de sardinha a 14.5°C ao fim de 3 dias, indicando igualmente uma sobrestimação. No entanto, estes trabalhos relacionaram os tempos de desenvolvimento de ovos de sardinha sem considerar os seus diâmetros como potencial fonte de variabilidade, o que torna difícil a

comparação dos resultados. Gamulin e Hure (1955)⁵⁰ observaram um tempo de desenvolvimento dos ovos bastante inferior aos dos outros autores.

A mortalidade dos ovos estimada, neste trabalho, com base nas temperaturas variou entre 0.26 e $0.61.dia^{-1}$. Sendo as equações estimadas por Pepin $(1991)^{13}$ baseadas em resultados de diversos autores para diferentes espécies que incluíram Clupeídeos, é de esperar que os resultados obtidos se situem dentro de resultados para essas espécies. Entre os resultados estão os de *Sardinops caerulea* (Smith, 1973)⁶⁰ para os quais a taxa de mortalidade diária foi de $0.31.dia^{-1}$. Cunha *et al.* $(1992)^{59}$, obtiveram uma taxa de mortalidade de $0.20.dia^{-1}$ em ovos de *S. pilchardus* colhidos na costa portuguesa numa campanha realizada na Primavera de 1988, em que as maiores concentrações de ovos se encontravam a temperatures entre 13 e 16°C.

Os tamanhos das larvas à eclosão, estimados em função dos diâmetros dos ovos, variaram entre 4.0mm e os 5.5mm, sendo superiores aos tamanhos médios de 3.39mm observados por Silva e Miranda $(1992)^3$. Ré $(1986b)^{61}$ indica que as larvas recém-eclodidas podem ter tamanhos variando entre 3.3 e 4.0mm. Por outro lado, Dulčić $(1995)^{62}$ capturou larvas de *S. pilchardus* no Adriático e na Biscaia, durante o período de Fevereiro a Maio de 1991, com tamanhos variando entre 4.06 e 5.67mm.

Os tempos de resistência à inanição estimados neste capítulo parece estarem próximos dos tempos observados por outros autores, aproximando-se mais dos resultados de Blaxter (1969)⁵⁸. Nas experiências realizadas por este autor, com temperaturas variando entre cerca de 15 e 16°C, a resistência dos estados larvares à inanição, variou entre 11.5 e 10.5 dias.

Referências

- ¹ Hjort, J. (1914) Fluctuations in the great fisheries of northern Europe viewed in the light of biological research. *Rapp. et Proc. Ver., Cons. Perm. Internat. Explor. Mer* **20**. *Copenhague*.
- ² Karlovac, J. (1967) Etude de l'ecologie de la sardine, *Sardina pilchardus* Walb., dans la phase planetonique de sa vie en Adriatique moyenne. *Acta Adriatica* **13** (2): 1-109.
- ³ Silva, A. e Miranda, A. (1992) Laboratory rearing of sardine larvae, *Sardina pilchardus* (Walb.), and early effects of starvation: a preliminary experiment. *Bol. Inst. Esp. Oceanogr.* 8 (1): 163-174.
- ⁴ Blaxter, J.H.S. e Hempel, G. (1963) The influence of egg size on herring larvae (*Clupea harengus* L.) J. Cons. Int. Explor. Mer 28: 211-240.
- ⁵ Theilacker, G.H. (1978) Effects of starvation on the histological and morphological characteristics of jack mackerel, Trachurus symmetricus larvae. *Fish. Bull.* **76**: 403-414.
- ⁶ Theilacker, G. H.(1981) Effect of feeding history and egg size on the morphology of jack mackerel, Tachurus symmetricus, larvae. *Rapp. P.-v. Réun. Cons. Int. Explor. Mer* 178: 432-440.
- ⁷ Marteinsdottir, G. e Steinarsson, A. (1996) Variation in reproductive characteristics of cod: effects of female properties on eggs and larvae. ICES C.M. 1996/G:34.
- ⁸ Ware, D.M. (1975) Relation between egg size, growth and natural mortality of larval fish. J. Fish. Res. Board Can. **32**: 2503-2512.
- ⁹ Wooton, R.J. (1991) Ecology of Teleost Fishes. Cahpman and Hall. (eds) p. cm. Fish and fisheries series 1, 404p.
- ¹⁰ McGurk, M.D. (1986) Natural mortality of marine pelagic fishes and larvae: role of spacial patchiness. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 34: 227-242.
- ¹¹ Wooton, R.J. (1994) Life histories as sampling devices: optimum egg size in pelagic fishes. J. *Fish Biol.* **45**: 1067-1077.
- ¹² Pauly, D. e Pullin, R.S.V. (1988) Hatching time in spherical, pelagic, marine fish eggs in response to temperature and egg size. Environmental Biology of Fishes 22 (4): 261-271.
- ¹³ Pepin, P. (1991) Effect of temperature and size on development, mortality, and survival rates of the pelagic early life historu stages of marine fish. *Can. J. Fish. Aquat. Sci. Vol.* 48: 503-518.
- ¹⁴ Solemdal, P. Kjesbu, O.S. e Fonn, M. (1995) Egg mortality in recruit- and repeat-spawning cod – an experimental study. ICES C.M. 1995/G:35.
- ¹⁵ Chambers, R.C. e Waiwood, K.G. (1996) Maternal and seasonal differences in egg sizes and spawning characteristics of captive Atlantic cod, *Gadus morhua. Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 53: 1986-2003.
- ¹⁶ Trippel, E. A., Kjesbu, O.S. e Solemdal, P. (1997) Effects of adult age and size structure on reproductive output in marine fishes. p. 63-102 *In* R.C. Chambers and E.A. Tripple (eds) Early Life History and Recruitment in Fish Populations, Chapman and Hall, *Fish and Fisheries Series* 21. London, UK.
- ¹⁷ Marteinsdottir, G. e Steinarsson, A. (1998) Maternal influence on the size and viability of Iceland cod (Gadus morhua L.) eggs and larvae. J. Fish. Biol. 52 (6): 1241-1258.
- ¹⁸ Trippel, E.A. (1998) Egg size and viability and seasonal offspring production of young Atlantic cod. *Trans. Am. Fish. Soc.* **127**: 339-359.
- ¹⁹ Bagenal, T.B. (1971) The interrelation of the size of fish eggs, the date of spawning and the production cycle. J. Fis. Biol. 3: 207-219.
- ²⁰ Southward, A.J. e Demir, N. (1974) Seasonal changes in dimension and viability of the developing eggs of the Cornish pilchard (*Sardina pilchardus* Walbaum) off Plymouth. p 53-68 *In* J.H.S. Blaxter (ed.) The early Life History of Fish.Berlin; Springer.

- ²¹ Ware, D.M. (1975) Relation between egg size, growth and natural mortality of larval fish. J. *Fish. Res. Board Can.* **32**: 2503-2512.
- ²² Le Clus, F. (1992) Seasonal trends in sea surface temperature, dry mass per oocyte and batch fecundity of pilchard *Sardinops ocellatus* in the northern Benguela system. S. Afr. J. mar. Sci. 12: 123-134.
- ²³ Smith, P.E. e Richardson, S.L. (1977) Standard technics for pelagic fish eggs and larva surveys. *FAO Fish. Tech. Pap.* **175**, 100p.
- ²⁴ Zar, J.H. (1984) Biostatistical analysis. 2nd ed. Prentice-Hall (eds), Englewood Cliffs, New Jersey, 718 p.
- ²⁵ Moita, M.T. (2001) Estrutura, variabilidade e dinâmica do fitoplâncton na costa de Portugal continental. Tese de doutoramento no ramo de Ecologia e Biosistemática, Universidade de Lisboa, Portugal 272p.
- ²⁶ Figueiredo, I. e Santos, A.M. (1988) On sexual maturation, condition factor and gonadosomatic index of *Sardina pilchardus* Walb., off Portugal (1986/1987). ICES C.M. 1988/H:70.
- ²⁷ Pestana, G. (1989) Manancial Ibero-Atlântico de sardinha (*Sardina pilchardus*, Walb.) Sua Avaliação e Medidas de Gestão. Dissertação original apresentada para provas de acesso à categoria de Investigador Auxiliar na Área Científica de Dinâmica da Populações do INIP 192p.
- ²⁸ Cunha, M.E. (2001) Physical control of biological processes in a coastal upwelling system: Comparison of the effects of coastal topography, river run-off and physical oceanography in the northern and southern parts of western portuguese coastal waters. Tese de doutoramento no ramo de Ciências do Mar, Universidade de Lisboa, Portugal 293p.
- ²⁹ Dias, C.A., Pestana, G., Soares, E. e Marques, V. (1996) Present state of sardine stock in ICES divisions VIIIc and Ixa. ICES WD 13-22 August 1996.
- ³⁰ Soares, E. (1995) Contribuição para o estudo da distribuição e do comportamento da sardinha na costa continental portuguesa. Trabalho de síntese apresentado para provas de acesso à categoria de Assistente de Investigação. Área Científica de Recursos Haliêuticos, 100 p.
- ³¹ Mann, K.H. (1992) Physical influences on biological processes: how important are they? *S.Afr. J. mar. Sci.* **12**: 107-121.
- ³² Fiúza, A. (1984) Hidrologia e dinâmica das águas costeiras de Portugal. Tese de doutoramento, Universidade de Lisboa, Portugal, 294 p. *In* Moita, T. Estrutura, variabilidade e Dinâmica do Fitoplâncton na costa de Portugal Continental. Tese de doutoramento, Universidade de Lisboa, Portugal, 272 p.
- ³³ Cunha, M.E. (1993) Seasonal variation of the zooplâncton biomass over the portuguese continental shelf. ICES C.M. 1993\L:62 Session O.
- ³⁴ Cachão, M. e Moita, M.T. (2000) Coccolithus pelagicus, a productivity proxy related to meoderate fronts off Western Iberia. Mar. micropaleontol. 39: 131-155.
- ³⁵ Ré, P. (1986a) Ecologia da postura e da fase planctónica de Sardina pilchardus (Walbaum, 1792) na região central da costa portuguesa. Bol. Soc. Port. Ciênc. Nat. XXIII: 5-81.
- ³⁶ Hempel, G. (1984) Early Life History of Marine Fish The Egg Stage. Washington Sea Grant pub. Univ. Seattle and London, 70p.
- ³⁷ Alheit, J. (1988) Reproductive biology of sprat (*Sprattus spratus*): factors determining annual egg production. J. Cons. Perm.int. Explor. Mer 44: 162-168.
- ³⁸ Gunderson, D.R. (1993) Surveys of Fisheries Resources. J.Wiley and Sons (eds).
- ³⁹ Le Clus, F. (1979a) Oocyte development and spawning frequency in the South West African pilchard Sardinops ocellata. *Fish. Bull. S. Afr.* **12**: 53-68.
- ⁴⁰ Shul'man, G.E. (1974) Life Cycles of Fish, John Wiley, New York.
- ⁴¹ Wooton, R.J. (1979) Energy costs of egg production and environmental determinants of fecundity in teleost fishes. Symp. Zool. Soc. Lond. 44: 133-159.
- ⁴² Iles, T.D. (1984) Allocation of resources to gonad and soma in Atlantic herring *Clupea harengus* L. p. 331-347 *In* G.W. Potts e R.J. Wooton (eds) Fish Reproduction: Strategies and Tactics, Academic Press, London.

- ⁴³ Kejesbu, O.S., Solemdal, P., Bratland, P. e Fonn, M. (1996) Variation in annual egg production in individual captive Atlantic cod (*Gadus morhua*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 53: 610-620.
- ⁴⁴ Zwolinski, J. Stratoudakis, Y. e Soares, E. (2001) Intra-annual variation in the batch fecundity of sardine off Portugal. J. Fish. Biol. 58: 1633-1645.
- ⁴⁵ Ré, P., Cabral e Silva, R., Cunha, M.E., Farinha, A., Meneses, I. e Moita, T. (1990) Sardine spawning off Portugal. *Bol. Inst. Nac. Inv. Pescas* 15: 31-44.
- ⁴⁶ Álvarez, F. e Alemany, F. (1997) Bithdate analysis and its application to the study of recruitment of the Atlanto-Iberian sardina *Sardina pilchardus*. *Fish. Bull.* 95: 187-194.
- ⁴⁷ Duarte, C.M. e Alcaraz, M. (1989) To produce many small or few large eggs: a size-independent reproductive tactic of fish. *Oecologia* **80**: 401-404.
- ⁴⁸ Clemmensen, C. Sanchés, R. e Wongtschowski, C. (1997) A regional comparision of the nutritional condition of SW Atlantic anchovy larvae, *Engraulis anchoita*, based on RNA/DNA ratios. *Arch. Fish. Mar. Res.* **45**: 17-43.
- ⁴⁹ Riveiro, I., Guisande, C., Lloves, M., Maneiro, I. e Cabanas, J.M. (2000) Importance of parental effects on larval survival in *Sardina pilchardus*. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* **205**: 249-258.
- ⁵⁰ Gamulin, T. e Hure, T. (1955) Contribution à la conaissance de la ponte de la sardine, (Sardina pilchardus, Walb.), dans l'Adriatique. Acta Adriatica 7: 1-22.
- ⁵¹ Houde, E.D. (1989) Comparative growth, mortality, and energetics of marine fish larvae: temperature and implied latitudinal effects. *Fish. Bull.* **87**: 471-496.
- ⁵² Miranda, A., Cal, R.M. e Iglesias, J. (1990) Effect of temperature on the development of eggs and larvae of sardine *Sardina pilchardus* Walbaum in captivity. *J. Exp. Biol. Ecol.* 140: 69-77.
- ⁵³ Theilacker, G.H. (1981) Effect of feeding history and egg size on the morphology of jack mackerel, Tachurus symmetricus, larvae. *Rapp. P.-v. Réun. Cons. Int. Explor. Mer* 178: 432-440.
- ⁵⁴ Cushing, D.H. (1990) Plankton production and year-class strength in fish populations: an update of the match/mismatch hypotesis. p.249-293 *In* J.H.S. Blaxter e A.J. Southward (eds.), Advances in Marine Biology, 26, Academic Press Ltd.
- ⁵⁵ Rothschild, B.J. (2000) "Fish stocks and recruitment": the past thirty years. *ICES J. Mar. Sci.* **57**:191-201.
- ⁵⁶ Santos, A.M., Borges, M.F. e Groom, S. (2001) Sardine and horse mackerel recruitment and upwelling off Portugal. *ICES J. Mar. Sci.* 58:589-596.
- ⁵⁷ Borges, M.F., Santos, A.M., Crato, N., Mendes, H. e Mota, B. (2003) Sardine regime shifts off Portugal: a time series analysis of catches and wind conditions. *Sci. Mar.* 67: 235-244.
- ⁵⁸ Blaxter, J.H.S. (1969) Experimental rearing of pilchard larvae (Sardina pilchardus). J. Mar Biol. Ass. UK 49: 557-575.
- ⁵⁹ Cunha, E., Figueiredo, I., Farinha, A e Santos, M. (1992) Estimation of sardine spawning biomass off Portugal by the daily egg production method. *Bol. Inst. Esp. Ocean.* 8: 139-153.
- ⁶⁰ Smith, P.E. (1973) The mortality and dispersal of sardine eggs and larvae. *Rapp. p.-v. Réun. Cons. Int. Expl. Mer* 164: 282-292.
- ⁶¹ Ré, P. (1986b) Otolith microstructure and detection of life history events in sardine and anchovy larvae. *Ciência Biol. Ecol. Syst.* 6(1/2): 9-17.
- ⁶² Dulčić, J. (1995) Estimation of age and growth of sardine, *Sardina pilchardus* (Walbaum, 1792), larvae by reading daily otolith increments. *Fish. Res.* 22: 265-277.

Capítulo 3.2

Parasitismo

Capítulo 3.2.1

Desenvolvimento endógeno de um parasita de ovos de peixe

Capítulo 3.2.1

Descrição do desenvolvimento endógeno de um

parasita de ovos de peixe

resultados divulgados no relatório final do projecto SEAMAR (FAIR CT98-3695)

Notes on the observation of parasite infection of Scomber scombrus (L.) eggs; an approach to the knowledge of Ichthyodinium chabelardi L. life cycle

Isabel Meneses, Catarina Vendrell

Instituto de Investigação das Pescas e do Mar, Avenida de Brasília, 1449-006 Lisboa, Portugal.

ABSTRACT: The protistan endoparasite *Ichthyodinium chabelardi* was discovered in the yolk of *Scomber scombrus* L. eggs. Triennial 98 surveys showed a highly state of infection and wide range of parasite development. Careful observations of dissected eggs allowed clarifying previous descriptions.

Key words: Scomber scombrus eggs; protistan endoparasite life cycle.

3.2.1.1. INTRODUCTION

Hollande & Cachon made the first description of *Ichthyodinium chabelardi* in 1952 for infection of *Sardina pilchardus* eggs (Hollande & Cachon, 1952). Sardine eggs were also the targets of some student reports that described carefully the life cycle of this dinoflagellate endoparasite (Borges, 1993).

Samples from Triennial 98 surveys were observed for staging *Scomber scombrus* eggs and it was denoted a highly intensity of infected ones, and the presence of a wide range of parasite stages of development in the yolk sac. This allowed a careful observation of dissected eggs and permitted what we think clarifying the descriptions previously done.

A summary of images obtained under microscope presented a brief description will complement bibliographic drawings.

3.2.1.2. MATERIAL AND METHODS

Samples of Triennial 1998 surveys covering an area from cape Finisterre to St. Kilda Island east of Rockall Channel, between latitudes 43° and 58°N, were collected by different plankton gears and preserved in 4% formaldehyde. Mackerel eggs were allocated to one of six development stages and counted. These stages follow Lockwood *et al.* (1981) classification of plaice eggs, Simultaneously yolk was observed for parasites. Taking into account the number of parasite cells and the development described by Holland & Cachon (1953), four levels of contamination were considered (Fig.1): Level 1 –until 4 cells of primordial schizonts; level 2 –more than 4 cells of primordial schizonts, well individualised; level 3 –primordial schizonts completely occupying yolk mass or occurring simultaneously with secondary schizonts; level 4 –secondary schizonts with last generation schizonts simultaneously or just last generation schizonts.

One collection of digitised images of infected eggs, before and after dissection, was saved and discussed to understand endogenous development of the parasite.

Figure 1. Protocol for the Levels of infection considered when observing mackerel eggs in the laboratory

| | I |
|-----------|---|
| Level 1 - | <u>Till 4 cells of Primordial Schizonts</u> . Diameters can vary between 6 and 180 µm. 1 st cells are very small being progressively bigger as they develop, with a big central vacuole and several peripherycal nucleus |
| Level 2 - | More than 4 cells of Primordial Schizonts . They can be in different shapes or phases: big cells which can be in division; with the central vacuole reduced and the cariosphere presenting digitiform evaginations that will give rise to the next phase. |
| Level 3 - | Eggs with abundant Primordial Schizonts * which can occur simultaneously with Secondary Schizonts . Sec. Schiz. can occur with distinct shapes: cilindrical; in bat shape with cca 20µm of diameter; triangular; and a rosace containing lecithin in the centre; this rosace suffer some divisions and the daughter cells are holded together and included in next Level. |
| Level 4 - | Eggs with Secondary and Last Generation Schizonts or only with Last Generation Schiz. In this Level Secondary Schiz. can be in cords made up of layers of 8 cells connected to each other. These Sec.Schiz. can occur simultaneously with Last Gener. Schizonts These are sub- spheric cells with ø 15-20µm (Hollande & Cachon, 1953). |

Description

*consider abundant (Level 3) when parasite cells occupy already all yolk sac volume

3.2.1.3. **RESULTS**

Endogenous Ichthyodinium chabelardi development

The initial cells of parasites that can be seen infecting the yolk of eggs are spherical and with 6 μ m of diameter, approximately. Those primordial schizonts (Fig.2.1, 2.2, 2.3) develop instantly, multiplying by simple transversal partition (Hollande & Cachon, 1953). Simultaneously, secondary schizonts are formed which appear in four different shapes: they can be cylindrical, in bat shape (Fig. 2.7), triangular (Fig. 2.8) or as a rosace (Fig. 2.4) containing lecithin in the centre. These different forms of secondary schizonts seem to be the result of continuous growth by successive divisions - longitudinal bipartition. It is in the form of rosace that secondary schizonts form long cords in layers of successive groups of eight cells connected by their poles. It seems that these long cords of parasite cells tend to consume the oil globule, as some lipid particles are observed inside these structures, joint together.

From these cords will be released sub-spherical last generation cells (Fig.2.9, 2.10, 2.11) who will become spherical after suffering some more divisions. Those experience a decrease in diameters, but will increase in number until complete exhaustion of yolk and, as soon as larvae hatch, the yolk capsule tends to rupture.

Holland & Cachon (1953) compiled a planche of drawings with the respective legends describing the morphology and development of *Ichthyodinium chabelardi*. Figure 2 is one reprint of the original Hollande & Cachon (1953) planche with the respective legends. But the lack of a logical sequence numbering draws tends to be one cause of confusion.

Digitised images are presented in three figures (Fig. 3A, 3B and 3C) each of them composed of two series of dissected eggs under binocular and universal microscopes. Each image has one brief description and is presented in a sequence of development. From different eggs we could obtain parasite cells in different stages of development being what we think the sequential development is.

In Figure 4 the development sequence of the parasite cycle is drawn, as we interpreted it after observation of the eggs and the digitised images.
Figure 2 – Hollande & Cachon (1953) drawings describing endogenous *I. chabelardi* development



EXPLICATION DE LA PLANCHE

Ichthyodinium chabelardi

- Fig. 1, 2, 3. Schizontes primordiaux prêts à se résoudre en schizontes secondaires (x 1200).
- Fig. 4. Schizonte en forme de rosace (x 1200).
- Fig. 5, 6, 7 et 8. Schizontes secondaires en voie de division (x 1200).
- Fig. 9, 10 et 11. Schizontes de dernière génération (x 1200).
- Fig. 12. Schizonte flagellé (x 1200).
- Fig. 13 a, b, c. Aspects du noyau et des nucléoles après fixation aux vapeurs d'acide osmique et coloration à la laque ferrique (x 1500).
- Fig. 14, 15, 16, 17 et 18. Noyaux du parasite en division ou au stade de repos. Remarquer l'existence de 5 chromosomes en V dont l'un porte l'organisateur nucléolaire (x 2500).
- Fig. 19. Macrospore (x 1200).

88 Capítulo 3.2.1. A fase de ovo - Descrição do desenvolvimento endógeno de um parasita de ovos de peixe



Primordial Schizonts

•Mackerel stage II egg. Parasite cells are on the right side of the embryo.Binocular microscope objective 3.2x (ref. #28eiin1a.jpg)

•Yolk mass of the same egg. **Primordial Schizont** Ø 42-43μm. Microscope obj. 4x (ref.#28eiin1d.jpg)

•The same **Primordial** Schizont. Other smaller Primordial cells can be seen. Microscope. Obj. 20x (#28eiin1f.jpg)

•Another stage II egg with several **Primordial** cells. (#28eiin2z.jpg)



•Multinucleated cells Microscope objective 10x (ref. #37eiiin3b.jpg)

•Cariospheres evaginating. Microscope obj. 10x (ref #37eiiin3c.jpg)

•Cariospheres evaginating. Microscope obj. 10x (ref #8eiiin3100x.jpg)



•Cariospheres evaginating. Microscope obj. 20x (#8eiim3b200x.jpg)



Secondary Schizonts

Figure 3 B

Capítulo 3.2.1. A fase de ovo - Descrição do desenvolvimento endógeno de um parasita 89 de ovos de peixe



90 Capítulo 3.2.1. A fase de ovo - Descrição do desenvolvimento endógeno de um parasita de ovos de peixe



Capítulo 3.2.1. A fase de ovo - Descrição do desenvolvimento endógeno de um parasita 91 de ovos de peixe

3.2.1.4. DISCUSSION

The parasite *I. chabelardi* is neither geographically restricted nor species specific. It was firstly reported in the Mediterranean, and now is known to be widespread between the Gulf of Cadiz and northern Portugal (Stratoudakis, *et al.* 2000).

It is a fact that from the first description of *I. chabelardi* in sardine eggs (Hollande & Cachon, 1952) other species have also been infected by the same parasite. An extensive list has already be gathered: *Maurolicus muelleri* (Guelin) (Hollande & Cachon, 1953), *Sparus aurata* (L.) and other sparids in the Bay of Alger (Marinaro, 1971), *Engraulis encrasicolus* (L.), *Micromesistius poutassou* (Risso), *Scomber scombrus* (L.), *Trachurus trachurus* (L.) (A. Farinha, unpubl. information) are examples of what was said. Even Pedersen & K0ie (1994) stated that a similar organism of protistan origin was identified in *Gadus morhua* (L.) and *Scophthalmus maximus* (L.) eggs and larvae.

Cells of parasite could be detected in stage II eggs, which means from embryo formation till completely blastopore closure. In previous work it was reported that I. *chaberardi* cells in sardine eggs could only be observed after blastopore closure (Meneses & Ré, 1991, Borges, 1993, Stratoudakis *et al.*, 2000). Pedersen & K0ie (1993) studying the infection of turbot *Scophthalmus maximus* eggs and larvae also observed parasite cells in early gastrula phase.

Some initial doubts can occur between the last multinucleated primordial schizonts and secondary schizonts in rosace form, as these different forms of schizonts have the same aspect. The same could happen for the primordial schizont initial cell and the final last generation schizont cells, as they look very similar in size and aspect. But a profound viewing by the dissection of the egg, show that as they appear simultaneously with advanced stages of development they can be distinguished from initial cells.

Our description is based on direct observation and not in controlled laboratory experiences. Much work should be carried on in this subject, as it is one cause of fish eggs and larvae gross mortality. Uncertainties in its life cycle and systematic still remain but it will be a base for future studies.

Acknowledgements

IPIMAR would like to thank IEO, AZTI for posting samples with mackerel eggs to be observed for egg parasitism, PML-MBA, IEO, IHF- HYDROMOD AWI, AZTI, FRS-MLA, MRI-NUIGALWAY, BAH, CEFAS, for the availability of 1998 Triennial samples.

References

- Borges, R., Ré P. and Azevedo, C. (1996). *Ichthyodinium chabelardi* (Hollande e Cachon 1952), dinoflagelado parasita dos ovos de sardinha. *Ciênc.Biol.Ecol.Syst. (Portugal)*, 16, 245-258.
- Hollande, A. & Cachon, J. (1952). Un parasite des oeufs de sardine: Ichthyodinium chabelardi nov. gen. nov. sp (Pérdinien parasite). Comptes Rendus des séances de l'Académie des Sciences. Paris 235, 976-977.
- Hollande, A. & Cachon, J. (1953). Morphologie et évolution d'un Péridinien parasite des oeufs de sardine (*Ichthyodinium chabelardi*). Bulletin des Travaux Publiés par la Station d'Aquiculture et de Pêche de Castiglione (Alger). 4, 321-331.
- Lockwood, S.J., Nichols, J.H. and Dawson, W.A. (1981). The estimation of a mackerel (*Scomber scombrus L.*) spawning stock size by plankton survey. J. *Plank. Res.*, **3** (2): 217-233.
- Marinaro, J.Y. (1971). Contribution à l'étude des oeufs et larves pélagiques de poissons Mediterraneans. V. Oeufs pélagiques de la Baie d'Alger. *Pelagos*3, 1-118.
- Meneses, I. and Ré, P. (1991). Infection of sardine eggs by a parasitic dinoflagellate *Ichthyodinium chabelardi* Hollande et Cachon, 1952 in portuguese waters. Boletim do Instituto Nacional de Investigação das Pescas, 16: 63-72.

- Pedersen, B.H. (1993). Embryos and yolk-sac larvae of turbot *Scophthalmus* maximus are infested with an endoparasite from the gastrula stage onwards. *Diseases of Aquatic Organisms* 17, 57-59.
- Pedersen, B.H. and Koie, M (1994). A protistan endoparasite in embryos and yolk-sac larvae of cod *Gadus morhua* and turbot *Scophthalmus maximus*. *Diseases of Aquatic Organisms* 19, 39-46.
- Stratoudakis, Y., Barbosa, A. and Meneses, I. (2000). Infection of sardine eggs by the protistan endoparasite *Ichthyodinium chabelardi* off Portugal. J. Fish. Biol. 57, 476-482.

Capítulo 3.2.2

Parasitismo Incidência em ovos de sardinha na costa portuguesa

Journal of Fish Biology (2000) 57, 476–482 doi:10.1006/jfbi.2000.1324, available online at http://www.idealibrary.com on IDE

(\mathbb{AP})

Infection of sardine eggs by the protistan endoparasite Ichthyodinium chabelardi off Portugal

Y. STRATOUDAKIS*, A. BARBOSA AND I. MENESES

Instituto de Investigação das Pescas e do Mar (IPIMAR), Avenida de Brasilia, 1449-006, Lisboa, Portugal

(Received 18 December 1999, Accepted 30 March 2000)

In 1997 and 1999 around 30% of the stations off Portugal sampled for sardine eggs Sardina pilchardus included eggs infected with Ichthyodinium chabelardi. A randomization test on the mean nearest neighbour distances of parasitized stations did not reveal evidence of significant spatial clustering. The mean prevalence of infection was c. 0.05 for both years, but the probability of parasite detection increased considerably with egg age. Eggs in their first day of development (before the embryo is formed) were not parasitized; most parasitized eggs were in the cohorts close to hatching. Although the reasons for age-dependent detection are unknown, if all parasitized eggs of the cohort ready to hatch were to die, infection by Ichthyodinium chabelardi would lead to mortality rates similar to those reported for the average daily mortality of sardine eggs and early larvae.

Key words: Sardina pilchardus; fish eggs; protistan endoparasite; pre-recruitment mortality.

INTRODUCTION

Atlantic sardine *Sardina pilchardus*, Walbaum 1792 supports important fisheries along the Iberian Peninsula and north-western Africa. As with other sardine species, recruitment variation can be high and extensive research is devoted to exploring recruitment mortality, notably due to unsuccessful egg fertilization (Matsuoka & Konishi, 1996), egg and larva predation (Smith *et al.*, 1989; García & Alejaudre, 1995) and larva starvation (Chícharo *et al.*, 1998).

A little known source of prerecruitment losses for Atlantic sardine is the infection of eggs and larvae by the endoparasitic protistan *Ichthyodinium chabelardi* (Hollande & Cachon, 1952). The parasite is found in the yolk-sac of the embryo where it feeds by osmotrophy and multiplies rapidly passing through intermediate stages of large multinucleated forms (diameter $\leq 100 \,\mu$ m). Infected sardine eggs develop normally (Fig. 1), but newly hatched larvae die from mechanical rupture of the yolk sac (Hollande & Cachon, 1953; Silva & Miranda, 1992). Despite uncertainties in the life cycle and systematics of the parasite, its presence in sardine eggs has been reported repeatedly, often at high prevalences (Hollande & Cachon, 1953; Silva & Miranda, 1992; I. Meneses & P. Ré, unpubl. data). However, estimated prevalences have been based mostly on few samples collected in restricted geographical locations.

Here, extensive information from ichthyoplankton surveys in 1997 and 1999 is used to describe the spatial distribution of *Ichthyodinium chabelardi* infecting

*Author to whom correspondence should be addressed. Tel.: +351 213027190; fax: +351 213015948; email: yorgos@ipimar.pt

476

PARASITISM OF SARDINE EGGS

477



FIG. 1. Sardine egg at early (a) and advanced (b) stage of infection by *Ichthyodinium chabelardi* (magnification 50 ×) and parasitized sardine larva (c) during the first day after hatching and few hours before death due to mechanical rupture of the yolk sac.

478

Y. STRATOUDAKIS ET AL.

sardine eggs off Portugal, estimate the mean prevalence and explore its potential impact on larva survival.

MATERIAL AND METHODS

The analysis was based on ichthyoplankton samples collected in March 1997 (373 stations) and January 1999 (417 stations). The two surveys were part of the daily egg production method (DEPM) used for the fisheries-independent estimation of the spawning biomass of Atlantic sardine in Iberian waters. Sardine DEPM surveys follow a central systematic sampling design (Smith & Hewitt, 1985), with the outer transect boundaries being determined adaptively (Cunha *et al.*, 1992; Garcia *et al.*, 1992). In the 1997 and 1999 surveys Calvet nets with a mesh size of 150 μ m were employed. Vertical hauls extended to 150 m depth or (in shallower areas) to 1–2 m from the bottom. In each station, a Minilog recorder provided profiles of depth and temperature. Surface water temperatures at the plankton stations were 1–2° C lower in January 1999 than in March 1997.

Egg samples were stored immediately in 4% formaldehyde solution. In the laboratory, sardine eggs were identified and staged according to Gamulin & Hure (1955) at $6-50 \times$ magnification. Damaged eggs were recorded separately. Sardine eggs were inspected for parasitism during staging (Fig. 1). In cases where the identification of the parasite was difficult, eggs were inspected at higher magnification (up to $100 \times$). Staged eggs were aged using information on surface water temperature and sampling time, assuming a dusk peak in spawning activity. A temperature-dependent development model for sardine eggs (Miranda *et al.*, 1990) was adjusted to allow for uncertainty in stage to age conversion, according to a technique developed recently by M. Bernal *et al.* (unpublished).

The degree of clustering for stations with parasitized sardine eggs was tested using a randomization test based on nearest neighbour distances (Manly, 1997). The average distances for the five nearest neighbours of parasitized stations were calculated and compared with the distances obtained under random positioning of parasitized stations (400 realizations). The mean prevalence of infection (i.e. average ratio of infected over total number of sardine eggs) per survey was estimated by a ratio estimator and an adjusted approximate variance estimator (Thompson, 1992). The above estimators were considered adequate, since plankton samples obtained under a central systematic survey design can often be treated as random samples (Smith & Hewitt, 1985).

RESULTS

In both surveys, sardine eggs were generally contained within the 200 m isobath (Fig. 2) and parasitized eggs were found in *c*. 30% of the stations with sardine eggs (28 of 91 stations in 1997, 33 of 115 stations in 1999). Stations with parasitized eggs were encountered throughout the study area, and neighbourhoods of parasitized stations appeared in both surveys (for example in the area south of the Canyon of Nazaré, around 39°30' N). Comparing the mean nearest neighbour distances of parasitized stations with the distribution of such distances under random allocation, did not reveal significant evidence of clustering for the entire study area (Fig. 3). In both surveys, most observed mean distances were within the 95% CI of distances expected under random positioning.

The mean prevalence was estimated to be 0.065 (s.e. 0.020) and 0.038 (s.e. 0.012) for the 1997 and 1999 surveys, respectively. Assuming that all parasitized eggs would die soon after hatching, the above estimates would correspond to an instantaneous mortality rate of c. 0.05 per day. Comparing the above rate with the average daily mortality rates reported for sardine eggs and larvae (Table I),



FIG. 2. Distribution of sampled stations during (a) March 1997 and (b) January 1999. +, Stations without sardine eggs; ○, stations where only uninfected sardine eggs were present; ●, stations where infected sardine eggs were found also. —, 200 m depth contour.



FIG. 3. Spatial patterns in stations with parasitized sardine eggs in (a) March 1997 and (b) January 1999: comparison between observed five nearest neighbour distances and the lower and upper 2.5% points for the distribution found by randomly allocating parasitized stations within the stations with sardine eggs.

would suggest that parasitism did not have a major impact on the survival of sardine embryos during the study period. However, when the age distribution of sardine eggs was considered (Fig. 4), the probability of detecting parasitized eggs appeared to be a function of egg age. Although the reason for this age dependence was unclear, mean prevalence probably underestimated the true impact of the parasite on larva survival. For example, prevalence for the egg 480 Y. STRATOUDAKIS ET AL.

 TABLE I. Reported estimates of instantaneous daily mortality rates for sardine Sardina sp. and Sardinops spp. eggs and early larvae

| Species | Mortality rate (daily) | Study | |
|--|---|--|--|
| Sardina pilchardus (eggs) S. pilchardus (eggs) S. pilchardus (eggs) Sardinops melanostictus (eggs and larvae) Sardinops sagax (eggs) S. sagax (eggs and larvae) | $\begin{array}{c} 0.14 - 0.76 \\ 0.20 \\ 0.06 - 0.55 \\ 0.15 - 0.50 \\ 1.28 - 3.88 \\ 0.30 \end{array}$ | Ré (1981) Cunha <i>et al.</i> (1992) Garcia <i>et al.</i> (1992) Kasai <i>et al.</i> (1997) Smith <i>et al.</i> (1989) Smith <i>et al.</i> (1992) | |



FIG. 4. Age distribution (h) of all sardine eggs (a), (b) and parasitized sardine eggs (c), (d) in March 1997 (a), (c) and January 1999 (b), (d).

cohorts nearest to hatching (3-day-olds in 1997 and 4-day-olds in 1999) was 0.37 and 0.17, respectively, giving rise to daily mortality rates similar or higher to those reported in Table I.

DISCUSSION

The presence of *Ichthyodinium chabelardi* in sardine eggs off the Portuguese coast is neither sporadic nor geographically restricted. In both surveys, the parasite was observed in a third of the stations with sardine eggs throughout the continential shelf between the Gulf of Cadiz and northern Portugal. Unpublished Portuguese reports (IPIMAR internal records) show that the parasite has been observed in most ichthyoplankton surveys off Portugal since 1981, although prevalence was rarely quantified. In the most detailed study to date, I. Meneses & P. Ré (unpubl. data) examined the presence of the parasite from sardine eggs

PARASITISM OF SARDINE EGGS

481

sampled monthly along 20 fixed stations off Portugal and identified the parasite at most stations with sardine eggs, particularly during winter months. Observation of sardine egg samples from surveys during the 1990s has also verified the presence of the parasite in 1995, 1996 and 1998. Thus, it is surprising that since the first description of the parasite in 1952, records of parasitism in sardine eggs have been reported only from the Mediterranean (Hollande & Cachon, 1953; Karlovac, 1967; Marinaro, 1971).

It is also worth noting that *Ichthyodinium chabelardi* is not found exclusively in sardine embryos. Hollande & Cachon (1953) also identified the endoparasite in eggs of bristlemouth *Maurolicus muelleri* (Guelin), while Marinaro (1971) observed it in eggs of sea bass *Sparus aurata* L., and other sparids in the Bay of Algier. Further, unpublished information (A. Farinha, pers. comm., IPIMAR) suggests that *Ichthyodinium chabelardi* has been observed repeatedly in eggs of scombrids *Scomber* spp., horse mackerel *Trachurus trachurus* (L.), blue whiting *Micromesistius poutassou* (Risso), and anchovy *Engraulis encrasicolus* (L.) in Portugueses waters. Finally, a similar organism of protistan origin was identified in cod *Gadus morhua* L., and turbot *Scophthalmus maximus* (L.) eggs and larvae (Pedersen & Køie, 1994) from the Baltic, although there were doubts about the identity of the parasite. Unlike *Ichthyodinium chabelardi* in sardine eggs, the parasite in cod and turbot did not rupture the yolk sac and was occasionally observed also in the heart and connective tissue.

The apparent absence of *Ichthyodinium chabelardi* before the formation of the embryo has been reported (I. Meneses & P. Ré, unpubl. data), while the parasite in cod and turbot eggs has also been observed only after gastrulation (Pedersen & Køie, 1994). In the latter case, egg fertilization and incubation under laboratory conditions suggested that the parasite is probably transmitted *via* the fish gametes, remaining invisible in the early stages of egg development. Although this is also likely for sardine, it is currently impossible to rule out direct infection from the wild during embryonic development. In either case, mere consideration of the mean prevalence seems to underestimate the true impact of the parasite on the survival of early sardine larvae. This mortality potential, together with evidence for the presence of *Ichthyodinium chabelardi* in eggs of other fish species, warrants further monitoring and additional research in the life cycle of the parasite, particularly in relation to the route and process of infection.

We thank IPIMAR staff for collection of the sardine egg samples, P. Ré and A. Silva for the photographs of infected sardine embryos; and M. Bernal for the code for ageing sardine eggs. A.B. particularly thanks A. Farinha, F. Varela, and F. Quintela for help in the laboratory. Y.S. thanks the Portuguese Ministry of Education and Technology for funding his work (Post-Doctorate Grant PRAXIS XXI BPD/16338/1998) and F. Borges for her overall support and assistance.

References

- Chícharo, M. A., Chícharo, L., Valdés, L., López-Jamar, E. & Ré, P. (1998). Estimation of starvation and diel variation of RNA/DNA ratios in field-caught Sardina pilchardus larvae off the north of Spain. Marine Ecology Progress Series 164, 273–283.
- Cunha, E., Figueiredo, I., Farinha, A. & Santos, M. (1992). Estimation of sardine spawning biomass off Portugal by the daily egg production method. *Boletin del Instituto Español de Oceanografia* 8, 139–153.

482

Y. STRATOUDAKIS ET AL.

Gamulin, T. & Hure, J. (1955). Contribution à la connaissance de l'écologie de la ponte de sardine (*Sardina pilchardus* Walb.) dans l'Adriatique. *Acta Adriatica* 7, 1–22.

- Garcia, A., Pérez, N., Lo, N. C. H., Lago de Lanzós, A. & Solá, A. (1992). The egg production method applied to sardine, *Sardina pilchardus* (Walb.), on the north Atlantic Spanish coast. *Boletin del Instituto Español de Oceanografia* 8, 123–138.
- García, R. P. & Alejandre, R. V. (1995). Predation upon larvae of the Pacific sardine Sardinops sagax by cyclopoid copepods. Journal of Crustacean Biology 15, 196–201.
- Hollande, A. & Cachon, J. (1952). Un parasite des ouefs de sardine: Ichthyodinim chabelardi nov. gen. nov. sp (Pérdinien parasite). Comptes Rendus des séanres de l'Académie des Sciences, Paris 235, 976–977.
- Hollande, A. & Cachon, J. (1953). Morphologie et évolution d'un Péridinien parasite des oeufs de sardine (Ichthyodinium chabelardi). Bulletin de Travaux de Station d'Aquiculture et de Péche de Castiglone (Alger) 4, 321–331.
- Karlovac, J. (1967). Étude de l'ecologie de la sardine *Sardina pilchardus* Walb., dans la phase planctonique de sa vie en Adriatique moyenne. *Acta Adriatica* **13**, 1–109.
- Kasai, A., Sugimoto, T. & Nakata, H. (1997). The dependence of yearly recruitment of Japanese sardine Sardinops melanostictus on survival in the Kurosivo-Oyashio transition region. Fisheries Science 63, 372–377.
- Manly, B. F. J. (1997). *Randomization, Bootstrap and Monte Carlo Methods in Biology*. 2nd edn. London: Chapman & Hall.
- Marinaro, J. Y. (1971). Contribution à l'étude des oeufs et larves pélagiques de poissons Mediterraneans. V. Oeufs pélagiques de la Baie d'Alger. *Pelagos* 3, 1–118.
- Matsuoka, M. & Konishi, Y. (1996). Morphological characteristics of unfertilised eggs of the Japanese sardine compared with fertilised ones. *Fisheries Science* 62, 855–859.
- Miranda, A., Cal, R. M. & Iglesias, J. (1990). Effect of temperature on the development of eggs and larvae of sardine Sardina pilchardus Walbaum in captivity. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 140, 69–77.
- Pedersen, B. H. & Køie, M. (1994). A protistan endoparasite in embryos and yolk-sac larvae of cod Gadus morhua and turbot Scophthalmus maximus. Diseases of Aquatic Organisms 19, 39–46.
- Ré, P. (1981). Seasonal occurrence, mortality and dimensions of sardine eggs (Sardina pilchardus, Walbaum) off Portugal. Cybium 5, 41–48.
- Silva, A. & Miranda, A. (1992). Laboratory rearing of sardine larvae Sardina pilchardus (Walb.) and early effects of starvation: a preliminary experiment. Boletin del Instituto Español de Oceanografia 8, 163–174.
- Smith, P. E. & Hewitt, R. P. (1985). Sea survey design and analysis of an egg production method of anchovy biomass assessment. In An Egg Production Method for Estimating Spawning Biomass of Pelagic Fish: Application to the Northern Anchovy, Engraulis mordax (Lasker, R., ed.), pp. 17–26. N.O.A.A. Technical Report N.M.F.S. 36.
- Smith, P. E., Santander, H. & Alheit, J. (1989). Comparisons of the mortality rates of Pacific sardine, *Sardinops sagax*, and peruvian anchovy, *Engraulis ringens*, eggs off Peru. *Fishery Bulletin* 87, 497–508.
- Smith, P. E., Lo, N. C. H. & Butler, J. L. (1992). Life-stage and survival parameters as related to interdecadal population variability in Pacific sardine. *CalCOFI Report* 33, 41–49.
- Thompson, S. K. (1992). Sampling. New York: John Wiley.

Capítulo 3.2.3

Parasitismo Incidência em ovos de sarda no Atlântico Nordeste

Capítulo 3.2.3

Parasitismo em ovos de sarda no Atlântico Nordeste

Mackerel egg infection by a parasitic dinoflagellate

off Northeast Atlantic coast

resultados divulgados no relatório final do projecto SEAMAR (FAIR CT98-3695)

Isabel Meneses and Catarina Vendrell

Abstract

Mackerel eggs sampled in Northeast Atlantic during 1998 were analysed and found highly infected (42% infected eggs) in a great proportion of sampled stations (70% of the stations). The parasite is believed to be *I. chabelardi* (Hollande and Cachon, 1952) and consumes all nutritional supply of the embryos yolk, probably causing death to recently hatched larvae. Analysis of sequences of egg stages, in consonance with the development of parasite cells inside the yolk mass, was done to clarify endogenous development of the parasite.

3.2.3.1. Introduction

Fish egg infection by one endopasite off the Portuguese coast has been the target of some reports (Meneses and Ré, 1991, Silva and Miranda, 1992, Borges *et al.*, 1996, Barbosa, 1999 and Stratoudakis *et al.*, 2000). The infection seems to be of great importance since, for sardine eggs, it was incident in a high proportion of study stations and the proportions of parasitised eggs found were also very high (Stratoudakis *et al.*, 2000). This dinoflagellate is believed to be the endoparasite first described for *Sardina pilchardus* eggs by Hollande and Cachon (1953) and identified as *lchthyodinium chabelardi* (Hollande and Cachon, 1952).

We report the results on infection of mackerel eggs sampled in part of 1998 Triennial surveys from cape Finisterre to St Kilda Island east of Rockall Channel (Scotland).

3.2.3.2 Methods

Mackerel eggs used in this report were collected by different countries participating in Triennial mackerel and horse mackerel surveys in the year of 1998 between January and July, and between latitudes 42° and 58°N (Fig. 1), using different plankton gears, and were preserved in formaldehyde. The eggs were counted and allocated to one of five development stages following Lockwood *et al.* (1981) egg staging scale.

Prevalence was calculated as the proportion of stations with infected eggs, and intensity of parasitism as the proportion of contaminated eggs over the observed eggs.

Since no parasite cells could be detected in stage I eggs, only stage II eggs were considered for infection calculations and classified as the level of infection. Four levels of infection were considered taking into account the number of cells of parasite inside the yolk and the parasite development. For parasite development we followed Hollande and Cachon (1953) descriptions and classification.

The four levels of infection considered were (ver Cap.III.2a.Fig.1):

Level 1 – between 1 and 4 cells of primordial schizonts of parasite;

Level 2 – more than 4 cells of primordial schizonts of parasite but easily individualised, with big primordial cells leaving spaces between them;

Level 3 – primordial schizonts occupying completely the yolk mass or occurring simultaneously with secondary schizonts. This secondary schizonts can be cylindrical, in bat shape, triangular and a rosace containing lecithin in the centre;

Level 4 – secondary schizonts and last generation schizonts simultaneously or just last generation schizonts. Secondary schizonts can form long cords of successive groups of eight cells connected by their poles. From these cords will be released sub-spherical last generation cells. Last generation schizonts will suffer some more divisions becoming spherical and decreasing diameters, but will increase in number till complete exhaustion of yolk.

In each sample a maximum of 400 eggs were observed under binocular microscope (maximum magnification 50X), performing a total of 4410 observed eggs in 87 stations.

We proceed of dissection of some eggs, under universal microscope (maximum magnification 200X) to understand the difference between all levels of infection considered. Part of the observations done under the microscope was without using any filter and part using blue filters for better contrast.

3.2.3.3. Results

Observed stations are represented in Figure 1 performing one total of 87 stations. Prevalence was estimated to be 0.70 and intensity of parasitism as the proportion of contaminated eggs over the total observed eggs resulting in 0.42.



Figure 1 – Location of stations from 1998 surveys for mackerel egg parasitism.

• - # with infected eggs; o - # with only uninfected eggs

In Table 1 prevalence and intensities are referred to the whole study area and separated in two sub-areas. One is the Biscay area between latitudes 43° and 48°N and the other between latitudes 48° and 57°N. Although Biscay area is represented by 68 stations while the sub-area north to 48° is only represented by 16 stations it is, however, evident one high difference in prevalence and intensity of infection of the eggs between the two sub-areas.

Table 1 - Results for entire observed area and for sub-areas between 43° to <48°N and between 48° to 57°N

| | Total Area (43°-57°N) | Biscay (<48°N) | North (≥48°N) |
|----------------------------------|-----------------------|----------------|---------------|
| Observed eggs (Obs) | 4410 | 4069 | 333 |
| Infected eggs (I) | 1855 | 1839 | 11 |
| Intensity of infection (I/Obs) | 0.42 | 0.45 | 0.03 |
| Observed stations (Obs#) | 87 | 68* | 16* |
| Stations with infected eggs (#I) | 61 | 55 | 4 |
| Prevalence (#I/Obs#) | 0.70 | 0.81 | 0.25 |

* - some stations were not considered in sub-ares because of co-ordinates failing

Biscay area seem to be one important area of infection since prevalence was found here almost four times than in the remaining northern area, and proportion results indicate more than ten times infected eggs. More stations should be analysed from the area north to latitude 48° to obtain one significant comparison of both sub-areas.

Assuming larvae hatched from eggs without yolk supply will not survive, and supposing the infection could regress, we separate eggs allocated to level 4 of infection, i.e., eggs in which parasite consumed all yolk supply. Results are presented in Table 2 in which we can state 15% of infected eggs in stages III to V, were without yolk supply to survive.

Table 2 – Infection of egg stages III to V. Total observed eggs (TObs) is the total n° of eggs in each stage; total infected eggs (TI) is total n° of infected eggs in each egg stage; infected level 4 (IL4) is the n° of eggs in Level 4 of infection, i.e., without yolk supply.

| | Stage III | Stage IV | Stage V | Total |
|------------------------|-----------|----------|---------|-------|
| Total Observed (TObs) | 2488 | 995 | 346 | 3829 |
| Total Infected (TI) | 1160 | 513 | 128 | 1801 |
| Infected Level 4 (IL4) | 101 | 151 | 18 | 270 |
| Proportion IL4/TI | 0.09 | 0.29 | 0.14 | 0.15 |

3.2.3.4. Discussion

Obtained results revealed the importance of parasitism in mackerel eggs in study area. Although the observed area for this study is wide, compared with the number of observed stations, our results of 42% of infected mackerel eggs in 70% of the stations, indicate attention must be given to parasitism as one environmental important factor in studies of mortality and variability of survival in early life history stages. Other authors (Silva and Miranda, 1992, Stratoudakis *et al.*, 2000) already state important percentages of sardine infected eggs in the area between Cadiz and Caminha (north off Protugal) in different years.

We believe the exhaustion of yolk and oil globule supply will cause death of newly hatched larvae infected by the parasite. Eggs contain two energy sources that are yolk and oil. In mackerel eggs, oil is contained in the single oil globule that was also consumed by the parasite as we observed. Eldridge *et al.* (1981), studying energy sources of eggs and larvae of *Morone saxatilis*, verified that as embryonic and larval development proceeded yolk energy was consumed first, and that most of remaining oil energy was consumed at the time of initial exogenous feeding. Apparently oil is saved to supply energy and prevent starvation during critical first feeding phase (MacFarlane, 1999). *Sardinops caerulea* larvae used in Lasker (1962) experiences suffer considerable weight loss and tissue absorption after hatching, due to an energy deficit until they were able to get food. Considering also the hypotesis that infection could regress as Pedersen and Koie (1994) reffered in experiences with turbot and cod eggs and larvae, we still consider parasitism studies shall continue. Our results indicate at least 15% of infected eggs will die, since they will be starving at hatching.

One interesting observation was that the first detected cells inside the yolk were often located close to the body of the embryo and that, with experience, often the observer can detect the embryo body paler. Pedersen and Koie (1994) observed that there was an invasion of heart tissues and bloodstream of infected cod embryos what probably will cause one deficiency in blood composition.

Acknowledgements

IPIMAR would like to thank IEO, AZTI, PML-MBA, IEO, IHF- HYDROMOD AWI, AZTI, FRS-MLA, MRI-NUIGALWAY, BAH, CEFAS, for the availability of 1998 Triennial samples.

References

- Barbosa, A. (1999). Contaminação dos ovos de sardinha pelo parasita Ichthyodinium chabelardi na costa portuguesa. Student Report of Instituto de Ciências Biomédicas de Abel Salazar da Universidade do Porto made at IPIMar, 58p.
- Borges, R., Ré P. and Azevedo, C. (1996). *Ichthyodinium chabelardi* (Hollande e Cachon 1952), dinoflagelado parasita dos ovos de sardinha. *Ciênc.Biol.Ecol.Syst. (Portugal)*, 16, 245-258.
- Eldridge, M.B., Whipple, J. and Eng, D. (1981). Endogenous energy sources as factors affecting mortality and development in striped bass (*Morone saxatilis*) eggs and larvae. *Rapp. P.-v. Réun. Cons. Int. Explor. Mer*, **178**: 568-570.

- Hollande, A. and Cachon, J. (1952). Un parasite des oeufs de sardine: Ichthyodinium chabelardi nov. gen. Nov. sp. (Péridinien parasite). Comptes Rendus des séances de l'Académie des Sciences, Paris, 235: 976-977.
- Hollande, A. and Cachon, J. (1953). Morphologie et évolution d'un Péridinien parasite des oeufs de sardine (*Ichthyodinium chabelardi*). Bulletin des Travaux Publiés par la Station dÁquiculture et de Pêche de Castiglione (Alger). 4: 321-331.
- Lasker, R. (1962). Efficiency and rate of yolk utilization by developing embryos and larvae of the Pacific sardine *Sardinops caerulea* (Girard). J. Fish. Res. Bd Can., 19 (5): 867-875.
- Lockwood, S.J., Nichols, J.H. and Dawson, W.A. (1981). The estimation of a mackerel (*Scomber scombrus L.*) spawning stock size by plankton survey. *J. Plank. Res.*, **3** (2): 217-233.
- MacFarlane, R.B. (1999). Nutritional dynamics during embryonic development in the viviparous genus *Sebastes* and their application to the assessment of reproductive success. *Fish. Bull.* 97: 273-281.
- Meneses, I. and Ré, P. (1991). Infection of sardine eggs by a parasitic dinoflagellate *Ichthyodinium chabelardi* Hollande et Cachon, 1952 in portuguese waters. Boletim do Instituto Nacional de Investigação das Pescas, 16: 63-72.
- Pedersen, B.H. (1993). Embryos and yolk-sac larvae of turbot *Scophthalmus maximus* are infested with an endoparasite from the gastrula stage onwards. Dis. Aquat. Org. 17: 57-59.
- Pedersen, B.H, Buchmann, K. and Koie, M. (1993). Baltic larval cod *Gadus morhua* are infected with a protistan endoparasite in the yolk sac. Dis. Aquat. Org.16: 29-33.
- Pedersen, B.H. and Koie, M.(1994). A protistan endoparasite in embryos and yolk-sac larvae of cod *Gadus morhua* and turbot *Scophthalmus maximus*. Dis. Aquat. Org. 19: 39- 46.

- Silva, A. and Miranda, A. (1992). Laboratory rearing of sardine larvae, Sardina pilchardus (Walb.), and early effects of starvation: a preliminary experiment. Bol. Inst. Esp. Oceanogr. 8(1): 163-174
- Stratoudakis, Y., Barbosa, A. and Meneses, I. (2000). Infection of sardine eggs by the protistan endoparasite *Ichthyodinium chabelardi* off Portugal. J. Fish. Biol. 57: 476-482.

<u>Capítulo 4</u>

A Fase Larvar - distribuição espacial e influência de factores ambientais

Capítulo 4

A Fase Larvar – distribuição espacial e influência de factores ambientais

Resumo

O Capítulo 4 é composto por três sub-capítulos que se debruçam sobre os estados larvares de duas espécies pelágicas da costa portuguesa: a sardinha (*Sardina pilchardus*, Walbaum 1792) e o verdinho (*Micromesistius poutassou*, Risso 1826). Estas duas espécies têm uma época de reprodução idêntica mas são diferentes na sua estratégia reprodutiva. A sardinha é uma espécie que se distribui preferencialmente e faz a postura sobre a plataforma continental enquanto que o verdinho tem uma distribuição e postura essencialmente oceânicas, ocorrendo como tal, normalmente para lá do talude continental e a profundidades superiores a 200m.

No Capítulo 4.1 analisa-se a amostragem realizada em campanhas de ictioplâncton na costa portuguesa, e estudada no Capítulo 4.2. Debruça-se sobre eventuais fenómenos de evitamento dos estados larvares. Analisam-se as densidades de estados larvares de sardinha ocorridos em períodos diurnos e nocturnos. Alterações morfológicas e comportamentais foram apontadas como responsáveis pelas capturas inferiores observadas para os estados larvares cujo desenvolvimento ontogénico corresponde a formação da bexiga gasosa e a torção da notocorda. As diferenças das médias das densidades colhidas por cada classe de comprimento de dia e de noite, não foram significativas. As curvas de densidades relativas acumuladas foram comparadas e as densidades de estados larvares colhidos de noite foram significativamente superiores às do dia. Conclui-se que, embora estes últimos testes indiquem diferenças significativas nas frequências relativas de dia e de noite, a variabilidade dos resultados obtidos não permite generalizar e calcular factores de correcção. As causas dos resultados são discutidas analisando conhecimentos obtidos em estudos de outros autores sobre alguns factores ambientais.

Nos Capítulos 4.2 e 4.3 os objectivos principais foram compreender e discutir a importância potencial de condições ambientais abióticas e biológicas (situações de convergência e afloramento, acidentes topográficos e morfologia da costa, variabilidade e dinâmica fito e zooplanctónicas) na variabilidade dos padrões de distribuição dos estados larvares na costa portuguesa e na sua sobrevivência.

No Capítulo 4.2 os estados larvares de sardinha, estudados, apresentam padrões de distribuição que parece reflectirem condições de convergência e de transporte que variaram com a época do ano e com a latitude. Os resultados sugerem também influências da configuração geomórfica relacionando-se principalmente com os canhões e os cabos. Observam-se diferenças sazonais nos padrões de distribuição, apresentando em geral diferenças entre a costa ocidental para norte do cabo Carvoeiro e para sul deste cabo, e ainda diferenças entre toda a costa ocidental e a costa algarvia. A presença de frentes termohalinas parece ser importante para a retenção dos estados larvares, como se observou por exemplo na área compreendida entre o cabo da Roca e o cabo Espichel na campanha de Inverno. As distribuições geográficas confrontadas com as distribuições de alimento indicam, em geral, condições favoráveis ao crescimento mas, por exemplo, na campanha de Primavera se por um lado os estados larvares de sardinha parece terem encontrado em geral condições tróficas favoráveis, por outro lado parece que as densidades máximas observadas se sobrepuseram parcialmente com grupos zooplanctónicos predadores como eufausiáceos e taliáceos.

No Capítulo 4.3 estuda-se a distribuição horizontal e vertical de estados larvares de verdinho, numa área compreendida entre o meio e o bordo da plataforma continental, com base em colheitas estratificadas realizadas na costa ocidental norte. A maior concentração de estados larvares encontra-se nos primeiros 150m de profundidade e em duas das seis radiais efectuadas – uma sobre o canhão do Porto e outra sobre o canhão da Nazaré. A distribuição costa-largo apresenta uma variabilidade aparentemente relacionada com a dinâmica e a topografia. Nas duas radiais situadas mais a norte, os estados larvares mais jovens encontraram-se nas estações mais oceânicas e a profundidades maiores, enquanto que nas radiais mais a sul se encontraram distribuídos tanto

nas estações mais oceânicas como nas mais costeiras, mas estando presentes em maiores concentrações nos estratos superiores. As distribuições dos campos termohalinos sugeriram o transporte vertical desses estados larvares para a superfície. A topografia do fundo, principalmente na zona do canhão da Nazaré, parece favorecer a postura desta espécie mais próximo da costa. A distribuição de estados larvares de comprimentos e de idades mais baixas surgiu aqui junto à costa. As taxas de crescimento dos estados larvares nas duas radiais mais setentrionais foram significativamente maiores do que nas duas radiais mais meridionais.

Capítulo 4.1

Evitamento do engenho de captura pelos estados larvares de sardinha
Capítulo 4.1

Evitamento do engenho de captura pelos estados larvares de sardinha

4.1.1. Introdução

A fase larvar tem início quando se dá a eclosão e termina com a metamorfose, passando por diversos estádios cada vez mais complexos e cada vez mais capazes de percepção do meio envolvente (Clutter e Anraku, 1968)¹. Geralmente as larvas recém-eclodidas possuem olhos despigmentados não-funcionais, que iniciam as suas funções na fase da primeira alimentação exógena (Blaxter, 1969)². O ouvido interno existe já nas larvas recém-eclodidas embora não se saiba se terá outra função para além do equilíbrio nestas primeiras fases (Blaxter, 1986)³. Estas larvas, embora possuam neuroreceptores, são apenas capazes de reagir debilmente a movimentos no meio ambiente, sendo incapazes de reagir e escapar com eficiência a um engenho que se desloque à velocidade de 2 nós, que frequentemente se utiliza em arrastos de plâncton.

A relação população de estados larvares/recrutamento implica uma quantificação cuidadosa. Os principais erros da quantificação dos estados larvares provêm da amostragem que, para fornecer dados comparáveis, tem que ser uniformizada recorrendo a factores de conversão. A amostragem destes estados oferece algumas dificuldades que estão relacionadas, principalmente, com o seu tamanho e com a sua capacidade de evitar os engenhos de captura. Estes engenhos são forçosamente selectivos, pois para capturar determinados tamanhos outros são perdidos ou por extrusão, em que se perdem as fases mais atrasadas que passam através das malhas, ou por evitamento das fases mais avançadas (Ahlstrom, 1954⁴ e Smith e Richardson, 1977⁵).

Experiências de capturas de noite e de dia, para alguns autores, demonstraram que a visão é a principal responsável pelo evitamento. À medida que o desenvolvimento avança, os olhos tornam-se mais complexos e funcionais e a capacidade de detecção visual do engenho de captura, aliada à capacidade cada vez maior de fuga devido ao desenvolvimento das barbatanas e torção da notocorda, tornam estas fases menos vulneráveis, principalmente em colheitas diurnas.

A absorção do saco vitelino, a pigmentação dos olhos e a funcionalidade do tubo digestivo são importantes características das quais depende a capacidade de ingestão de alimento que, por sua vez, exige uma capacidade crescente de busca à medida que o desenvolvimento progride. A capacidade de busca, para além da visão, implica mobilidade que depende do desenvolvimento tanto da bexiga gasosa como das barbatanas. A sobrevivência dos estados larvares depende, também, da sua capacidade de detectar e escapar a possíveis predadores. Assim, as características de que se servem para detectar alimento servem, igualmente, para a detecção de predadores. As células mecanoreceptoras são importantes detectores de movimento, que estão presentes desde que as larvas nascem (Silva e Miranda, 1992)⁹.

O objectivo deste capítulo é verificar se a capacidade de evitamento dos estados larvares de sardinha se reflectiu nas amostras realizadas na época de postura de 1985/86. A referida capacidade de evitamento, a reflectir-se na amostragem, poderá ser ou não significativa ao compararem-se amostras realizadas durante o período diurno e durante o período nocturno. Neste sentido, no presente capítulo irão ser analisadas as densidades de estados larvares de sardinha colhidas na costa portuguesa, tendo em conta a amostragem realizada de dia e a amostragem realizada de noite.

4.1.2. Métodos

4.1.2.1. Colheitas

As colheitas foram realizadas ao longo da costa portuguesa em 110 estações fixas (Fig. 1) apresentando profundidades entre 20 e 1000m, em Agosto e Novembro de 1985 e em Janeiro e Março de 1986 representando o Verão, o Outono, o Inverno e a Primavera respectivamente. As amostras foram obtidas por arrastos oblíquos padrão (Smith e Richardson, 1977)⁵ com uma rede com 1m de diâmetro de boca, 5m de comprimento de saco cilindrico-cónico e malha de 505µm.

O plano de amostragem previa que os arrastos fossem realizados entre a superfície e um máximo de 200m de profundidade, sempre que a batimetria da estação o permitisse ou até 5m do fundo. Este limite de profundidade foi estabelecido com base em resultados de outros autores que indicam que a preponderância dos estados larvares de peixes, em geral, se situa nos primeiros 150m da coluna de água (Ahlstrom, 1959⁶ e Ilda, 1972⁷). O volume de água filtrado em cada arrasto, bem como a profundidade atingida pela rede, foram calculados com base nos registos do número de revoluções de um fluxómetro calibrado montado no aro da rede, os metros de cabo largado, o ângulo formado entre o cabo e a superfície da água e o tempo gasto no arrasto.



4.1.2.2. Amostras

As amostras foram imediatamente fixadas com formalina a 4% neutralizada. Os comprimentos padrão dos estados larvares foram medidos utilizando um microscópio estereoscópico munido de um micrómetro ocular devidamente calibrado. As medições foram efectuadas por um único observador e não se procedeu a correcções de encolhimento devido à preservação.

Foram medidos os estados larvares de sardinha até um total de 100 em cada amostra perfazendo cerca de 5000. Em amostras com número de estados larvares desta espécie inferior a 100 todos foram medidos com rigor e os que se encontravam ligeiramente deteriorados foram medidos considerando o intervalo de comprimento mais provável, para que pudessem ser incluídos com alguma certeza, ao serem constituídas as classes de comprimentos. A maioria dos estados larvares deteriorados apresentavam-se em condições de serem aceites para determinar o intervalo provável de comprimento.

4.1.2.3. Classes de comprimento

As classes de comprimento foram constituídas com base no desenvolvimento ontogénico dos estados larvares de sardinha considerando como características mais importantes a absorção do saco vitelino, a pigmentação dos olhos, a funcionalidade do tubo digestivo e da bexiga gasosa, a torção da notocorda e o desenvolvimento das barbatanas. Assim, foram tomados em conta os resultados obtidos por outros autores (Tab. 1) para o desenvolvimento dos estados larvares de *S.pilchardus* (Ré, 1986b⁸ e Silva e Miranda, 1992⁹). As classes consideradas foram: 3-5mm; 6-8mm; 9-11mm; 12-14mm; 15-17mm; 18-20mm; e >20mm.

| Tabela | 1. | Ontogenia | dos | estados | larvares | de | Sardina | pilchardus | (Walbaum) |
|------------|------|--------------------------|---------|----------|-----------|------------|------------|----------------|----------------|
| segundo | Ré | e (1986b) ⁸ e | Silv | a e Mira | nda (1992 | $2)^{9}$. | Nas coluna | s 1 e 2 dentro | dos parênteses |
| estão os d | ados | s destas última | as auto | oras. | | | | | |

| Idade (dias)Comprimento (mm) | | Ré (1986) ⁸ | Silva e Miranda (1992) ⁹ | | |
|------------------------------------|--------------------------|---|--|--|--|
| | * (total) ** (padrão) | | | | |
| 1 | 4* (3-4**) | Eclosão, larva recém eclodida (3.3-4.0mm) | Olhos despigmentados, mecanoreceptores na cabeça e no corpo. Diferenciação do fígado | | |
| 4 (3.5) | 5* | Vitelo esgotado, boca e tracto digestivo funcional, larva (4.0- 5.5mm) | Pigmentação do olho, desenvolvimento do aparato branquial | | |
| 5 (5.5) | 6* (5.3**) | Pigmentação da larva | Primeira alimentação. Completamento da pigmentação dos olhos, da boca e abertura do ânus | | |
| 7 (7.5) | 7* | | Absorção completa das reservas vitelinas. 2 dias de alimentação mista. Sinais de actividade pancreática | | |
| 9 | 8* | Início do desenvolvimento da barbatana dorsal (7.5mm) | | | |
| 10 (9.5) | 9* | | Até esta idade sem alterações na morfologia | | |
| 12 | 10* | Formação da bexiga gasosa | | | |
| 14 | 11* | Início da torção da notocorda (11-12.5mm) | | | |
| 16 | 12* | | | | |
| 17 | 13* | Ritmo diário de enchimento da bexiga gasosa (12.5mm). Ritmos pronunciados da alimentação e migração vertical | | | |

* comprimento total é o comprimento do estado larvar desde a mandíbula mais anterior até à extremidade posterior da barbatana primordial ou caudal.

** comprimento padrão é o comprimento do estado larvar desde a mandíbula mais anterior até ao final da notocorda (antes da finalização da sua torção) ou até à parte mais posterior da placa hipural (depois da torção da notocorda).

4.1.2.4. Contingência da amostragem

Para verificar se a amostragem realizada foi aleatória teve-se em consideração os conhecimentos em relação à distribuição destes estados larvares. Sabe-se que a sua distribuição geográfica vertical e horizontal não é uniforme e que pode variar de forma nictemeral (Ré, 1986a)¹⁰. As amostras com ausência de estados larvares não foram consideradas devido à dificuldade de interpretação desse resultado nulo, pois tanto pode ter sido causado por se ter amostrado fora da zona de ocorrência, como por se ter amostrado em zonas com muito baixa densidade de estados larvares. Qualquer amostra com um número positivo de indivíduos de qualquer classe de comprimento foi tomada em conta.

É necessário ter a certeza de que a amostragem não foi sistematicamente favorecida ou prejudicada em réplicas sucessivas, por fontes de variação incontroladas, ou seja, cada amostra tem que ter a mesma oportunidade de ser atribuída à unidade experimental. Neste caso é necessário haver a certeza de que a amostragem realizada num dos períodos diurno ou nocturno – a unidade experimental – não foi favorecida em relação ao outro período.

A distribuição horizontal pode ser importante se, na amostragem realizada, um dos períodos diurno ou nocturno, coincidir sistematicamente, com uma área de maior concentração de estados larvares. Imaginando três radiais de estações sobre a plataforma continental (Fig.2), sendo 50% a probabilidade de realizar a amostragem numa mancha de estados larvares e 50% a probabilidade de realizar a amostragem fora da mancha durante o período nocturno, mas que devido a circunstâncias técnicas toda a amostragem diurna caia fora da mancha e, toda a nocturna dentro da mancha, esta situação poderia levar a concluir, indevidamente, que durante o período diurno os estados larvares têm grande capacidade de evitamento do engenho de captura.



Figura 2 Amostragem hipotética numa área em que as estações (+) foram distribuídas uniformemente, e em que o tempo decorrido entre o início de duas estações consecutivas é de 3 horas. A mancha representa uma zona de ocorrência de estados larvares, os números representam as horas e as setas a direcção do percurso. Embora 50% das estações fossem diurnas e 50% fossem nocturnas, as primeiras amostraram sempre fora da concentração de estados larvares e as últimas dentro da concentração, fazendo com que a amostragem fosse viciada.

Neste sentido, a amostragem realizada foi testada para verificar se as frequências de ocorrência das estações nas categorias a considerar (localização geográfica e fase do ciclo diário), são independentes uma da outra. Com este propósito utilizou-se uma análise de qui-quadrado empregando a correcção de Yates e a análise de Fisher (Zar, 1984)¹¹ aos dados das estações em tabelas de contingência 2x2. As variáveis foram a localização geográfica das estações e a fase do ciclo diário. A variável localização geográfica foi classificada em dois grupos considerando a batimetria das estações – até aos 100m (inclusive), e para além dos 100m de profundidade. O ciclo diário foi classificado em dia e noite, com base em dados do Observatório Astronómico de Lisboa (I.N.M.G.-August 85 to April 86)¹².

A hipótese nula (H_0) para o teste desta contingência, foi que as frequências das estações feitas durante o dia ou durante a noite não são dependentes da sua localização geográfica, e a hipótese alternativa (H_A) foi que as frequências das estações de dia ou de noite são dependentes da localização geográfica, ou seja, H_0 : a localização geográfica das estações não é dependente da fase de dia ou noite; e H_A : a localização geográfica das estações é dependente da fase de dia ou noite. As tabelas de contingência foram analisadas para os quatro cruzeiros (Tab. 2).

Tabela 2. Resultados da análise comparativa das frequências das estações efectuadas durante os períodos diurno e nocturno classificadas em dois grupos segundo a batimetria – estações com batimetria ≤ 100 m e estações com batimetria >100m. Os cálculos de χ^2 foram corrigidos pelo factor de Yates para a continuidade (Zar,1984)¹¹

| Teste/Mês | Agosto | Novembro | Janeiro | Março |
|--------------------------|-------------------------|--------------------------|--------------------------|--------------------------|
| χ^2_c (v=1)bicaudal | 0.040 <i>(p=0.8728)</i> | 0.190 <i>(p= 0.6635)</i> | 0.030 <i>(p= 0.8728)</i> | 11.560 <i>(p=0.0007)</i> |
| Fisher exact bicaudal, p | p=1.0000 | <i>p</i> = 0.5510 | <i>p</i> = 0.7579 | <i>p</i> = 0.0004 |

Os resultados levam a aceitar a hipótese nula – a localização geográfica das estações não dependeu da fase de dia ou de noite em todos os meses excepto em Março, em que houve uma tendência para colher as amostras com mais frequência numa dada área geográfica, que pode ter sido até aos 100m de batimetria ou para além dos 100m. Este facto iria levar a observar resultados de dia e de noite tendenciosos. Por esta razão este mês não foi considerado na análise dos resultados deste capítulo.

4.1.2.5. Transformação dos dados e testes estatísticos

As densidades de estados larvares por classes de comprimentos apresentam uma acentuada heterocedasticidade, i.e., as variâncias das médias de cada classe observadas em cada mês são acentuadamente heterogéneas, o que exige uma correcção utilizando uma transformação logarítmica $X' = \log(X + 1)$. Optou-se pela transformação logarítmica uma vez que, para além da heterocedasticidade, os dados apresentavam desvios padrão proporcionais às médias, i.e., coeficientes de variação constantes, por cada classe de comprimento $(Zar, 1984)^{11}$. Os intervalos de confiança para as médias de cada classe foram calculados $L' = \overline{X'} \pm t_{0.05(2),\nu} s'_{\overline{X}}$.

Depois da transformação as variâncias foram outra vez comparadas pelo teste da razão das variâncias $F = \frac{s_1^{2'}}{s_2^{2'}}$, bicaudal ao nível de significância $\alpha = 0.05$. Concluiu-se que as variâncias dos dados transformados são homogéneas para algumas das amostras mas não o são para uma parte delas (Tab. 3). As variâncias das médias do mês de Agosto, por exemplo, foram diferentes para todas as classes de comprimento.

As diferenças das médias das densidades dos estados larvares transformadas por logaritmização, $\overline{X'_N} - \overline{X'_D}$, representam o logarítmo da razão das densidades dos períodos nocturno e diurno dos dados originais, $\log \frac{\overline{X_N}}{\overline{X_D}}$, e a sua transformação usando antilogarítmos representará a média geométrica desses dados.

Interessa verificar se as diferenças entre as densidades (em nº.10m⁻²) de dia e de noite são significativas, ou se são diferenças que apenas podem ser consideradas como dados adquiridos que só poderão ser confirmados no futuro com amostragem dirigida e planeada apenas com estes objectivos. Pelas razões expostas, compararam-se os resultados utilizando um teste não-paramétrico. O teste escolhido foi o de Wilcoxon-Man-Whitney (Zar, 1984)¹¹

 $U = n_1 n_2 + \frac{n_1(n_1 + 1)}{2} - R_1$. Utilizaram-se os dados das densidades por cada classe de comprimento sem transformação, uma vez que se pretende comparar resultados por métodos que são independentes das estatísticas dos parâmetros. As frequências observadas foram organizadas do valor mais alto para o mais baixo e excluiram-se os valores nulos. A hipótese nula foi decidida depois de observadas as médias das densidades para cada classe, em cada período (diurno ou nocturno) e em cada mês. **Tabela 3**. Frequências de larvas de sardinha por classe de comprimento (mm) observadas nos períodos diurno e nocturno em quatro meses ac longo da costa portuguesa, e teste para as diferenças das variâncias. Os dados são as médias dos logarítmos das frequências \overline{X} por classe de comprimento \pm os limites de confiança a 95%, com *n* número de amostras positivas dentro de parênteses, os erros padrão $s_{\overline{X}}$ e a variância s^2 é o valor calculado para o teste bicaudal da razão das variâncias, $F_{0.05(2),\nu_1,\nu_2}$ são os valores críticos da distribuição de *F* e *P* as probabilidades c ser maior ou igual a *F* crítico se H_0 for verdadeira. $H_0: s_D^{-2} = s_N^{-2}$.

| | | Dia | | | Noite | | | | | |
|----------|------------------|-----------------------------------|----------------------|------------|----------------------------------|----------------------------|------------|-------|-----------------------|--------------|
| | Classe s (mm) | $\overline{X_D} \pm LimConf 95\%$ | $S_{\overline{X_D}}$ | $s_D^{2'}$ | $\overline{X_N} \pm LimConf95\%$ | $\dot{S_{\overline{X_N}}}$ | $s_N^{2'}$ | F | $F_{0.05(2),v_1,v_2}$ | Р |
| | 3-5 | 0.2 ± 0.14 (33) | 0.1 | 0.15 | 0.5 ± 0.42 (18) | 0.2 | 0.71 | 4.57 | 2.23 | < 0.001* |
| | 6-8 | $0.3\pm 0.17~(33)$ | 0.1 | 0.23 | 0.5 ± 0.40 (18) | 0.2 | 0.66 | 2.85 | 2.23 | < 0.001* |
| to | 9-11 | 0.1 ± 0.10 (33) | 0.0 | 0.07 | 0.6 ± 0.35 (18) | 0.2 | 0.50 | 6.80 | 2.23 | < 0.001* |
| SOS | 12-14 | $0.1\pm 0.08\;(33)$ | 0.0 | 0.06 | 0.6 ± 0.30 (18) | 0.1 | 0.36 | 6.49 | 2.23 | < 0.001* |
| P | 15-17 | $0.0\pm 0.04\;(33)$ | 0.0 | 0.01 | $0.4\pm 0.23~(18)$ | 0.1 | 0.22 | 15.62 | 2.23 | < 0.001* |
| | 18-20 | $0.0\pm 0.05\;(33)$ | 0.0 | 0.02 | 0.3 ± 0.19 (18) | 0.1 | 0.15 | 7.57 | 2.23 | < 0.001* |
| | >20 | $0.0\pm 0.02\;(33)$ | 0.0 | 0.00 | 0.0 ± 0.05 (18) | 0.0 | 0.01 | 5.71 | 2.23 | < 0.001* |
| | 3-5 | 0.4 ± 0.29 (23) | 0.1 | 0.46 | 0.4 ± 0.24 (25) | 0.1 | 0.34 | 1.34 | 2.30 | >0.50 |
| 5 | 6-8 | $0.6\pm 0.32\ (23)$ | 0.2 | 0.55 | 0.6 ± 0.28 (25) | 0.1 | 0.47 | 1.18 | 2.30 | >0.50 |
| Iqu | 9-11 | $0.5\pm 0.20\ (23)$ | 0.1 | 0.21 | 0.7 ± 0.26 (25) | 0.1 | 0.40 | 1.86 | 2.33 | 0.20>P>0.10 |
| en | 12-14 | $0.4\pm 0.15\ (23)$ | 0.1 | 0.12 | 0.5 ± 0.21 (25) | 0.1 | 0.26 | 2.26 | 2.33 | 0.10>P>0.05 |
| 00 | 15-17 | $0.2\pm 0.14\ (23)$ | 0.1 | 0.10 | 0.3 ± 0.15 (25) | 0.1 | 0.14 | 1.30 | 2.33 | >0.50 |
| Z | 18-20 | 0.1 ± 0.07 (23) | 0.0 | 0.03 | 0.1 ± 0.09 (25) | 0.0 | 0.05 | 1.71 | 2.33 | 0.20>P>0.10 |
| | >20 | 0.0 ± 0.02 (23) | 0.0 | 0.00 | 0.1 ± 0.07 (25) | 0.0 | 0.03 | 16.28 | 2.33 | < 0.001* |
| | 3-5 | $0.6\pm 0.33\;(22)$ | 0.2 | 0.55 | 0.3 ± 0.23 (21) | 0.1 | 0.25 | 2.21 | 2.45 | 0.10>P>0.05 |
| • | 6-8 | 0.5 ± 0.29 (22) | 0.1 | 0.44 | 0.4 ± 0.26 (21) | 0.1 | 0.32 | 1.36 | 2.45 | >0.50 |
| irc | 9-11 | $0.0\pm 0.05\;(22)$ | 0.0 | 0.01 | 0.1 ± 0.06 (21) | 0.0 | 0.02 | 1.50 | 2.42 | 0.50>P>0.20 |
| ne | 12-14 | 0.1 ± 0.09 (22) | 0.0 | 0.04 | 0.1 ± 0.10 (21) | 0.0 | 0.04 | 1.09 | 2.42 | >0.50 |
| Ja | 15-17 | 0.2 ± 0.10 (22) | 0.0 | 0.05 | $0.0\pm 0.06\;(21)$ | 0.0 | 0.02 | 2.88 | 2.45 | 0.05>P>0.02* |
| | 18-20 | 0.1 ± 0.10 (22) | 0.0 | 0.05 | 0.1 ± 0.07 (21) | 0.0 | 0.02 | 2.34 | 2.45 | 0.10>P>0.05 |
| | >20 | 0.1 ± 0.08 (22) | 0.0 | 0.03 | 0.1 ± 0.09 (21) | 0.0 | 0.04 | 1.22 | 2.42 | >0.50 |
| | 3-5 | $0.6\pm 0.22\;(32)$ | 0.1 | 0.38 | 0.5 ± 0.24 (31) | 0.1 | 0.43 | 1.12 | 2.06 | >0.50 |
| _ | 6-8 | 1.2 ± 0.38 (32) | 0.2 | 1.10 | 0.6 ± 0.27 (31) | 0.1 | 0.55 | 2.00 | 2.07 | 0.10>P>0.05 |
| 25 | 9-11 | $0.9\pm 0.28\;(32)$ | 0.1 | 0.62 | 0.3 ± 0.15 (31) | 0.1 | 0.16 | 3.84 | 2.07 | <0.001* |
| ar | 12-14 | $0.6\pm 0.26~(32)$ | 0.1 | 0.51 | 0.3 ± 0.18 (31) | 0.1 | 0.24 | 2.10 | 2.07 | 0.05>P>0.02 |
| Σ | 15-17 | $0.4\pm 0.19\;(32)$ | 0.1 | 0.29 | $0.1\pm 0.09~(31)$ | 0.0 | 0.06 | 4.40 | 2.07 | <0.001* |
| | 18-20 | $0.3\pm 0.14\ (32)$ | 0.1 | 0.16 | 0.1 ± 0.12 (31) | 0.1 | 0.11 | 1.47 | 2.07 | 0.50>P>0.20 |
| _ | >20 | 0.1 ± 0.09 (32) | 0.0 | 0.06 | 0.1 ± 0.08 (31) | 0.0 | 0.04 | 1.41 | 2.07 | 0.50>P>0.20 |

4.1.2.6. Densidades relativas

As distribuições de densidades relativas foram calculadas transformando os resultados das densidades dos estados larvares (em nº.10m⁻²) por classe da comprimento para cada período (diurno ou nocturno), em percentagens relativas às densidades totais de estados larvares que ocorreram nas estações positivas. As estações positivas são todas as estações com ocorrência de estados larvares, qualquer que fosse a classe a que pertenciam.

As percentagens acumuladas são apresentadas dando informação sobre as percentagens pertencentes a uma classe e a todas as que lhe são superiores. Por exemplo, nas capturas realizadas no período diurno em Janeiro, a percentagem de estados larvares maiores ou iguais a 6 mm foi de cerca de 39% enquanto que no período nocturno esta percentagem foi de 54%.

As curvas das percentagens acumuladas para os dois períodos (diurno e nocturno) em cada mês foram comparadas pelo teste de Kolmogorov-Smirnov (Smith e Richardson, 1977⁵ e Zar, 1984¹¹) para um nível de significância $\alpha = 0.05$.

4.1.3. Resultados

A dependência tipicamente biológica da variância em relação às médias das frequências por classe de comprimento dos estados larvares capturados nas amostras estudadas, obrigou a uma transformação dos dados para a igualdade dessas variâncias.

Na Tabela 3 estão representadas as médias transformadas das densidades dos estados larvares distribuídas pelas classes de comprimento, podendo verificarse que a transformação dos dados não obteve o resultado pretendido de equalização das variâncias para algumas das classes de comprimentos. Por exemplo, as variâncias das médias das densidades de estados larvares de Agosto colhidos de dia (D) e de noite (N) foram significativamente diferentes em todas as classes de comprimentos. Em Novembro e em Janeiro as diferenças não foram significativas na maioria das classes. Contudo, em Novembro na classe >20mm as diferenças foram significativas bem como em Janeiro na classe 15-17mm. Uma vez que houve indicação de heterocedasticidade em algumas das classes, as médias obtidas foram comparadas recorrendo a testes não paramétricos.

Na Figura 3 estão representadas as médias transformadas das densidades por cada classe de comprimento em amostras realizadas de Dia (linha laranja) e em amostras realizadas de Noite (linha azul). As diferenças das médias das frequências transformadas $\overline{X'_N} - \overline{X'_D}$ para cada classe (Fig. 3 linha vermelha), parecem ter importâncias relativas diferentes em cada mês.

As amostras de dia e de noite em Agosto (Fig.3a) indicam diferenças aparentemente claras. Estas diferenças nas capturas diminuiram progressivamente com o tamanho dos estados larvares traduzindo um paralelismo das curvas noite e dia, mas o mesmo não se observou nas diferenças dos outros meses. Em Novembro (Fig. 3b) e em Janeiro (Fig. 3c) observou-se uma inversão das capturas, pois nas duas primeiras classes de comprimento (3-5 e 6-8mm) estas foram mais elevadas de dia passando a ser mais elevadas de noite nas duas classes seguintes (9-11 e 12-14mm).

O mês de Março, como ficou exposto anteriormente, apresenta erros de amostragem que dificultam a análise dos resultados, no entanto, parece indicar um "comportamento" das médias semelhante às estimadas para Janeiro observando-se uma diminuição acentuada de capturas a partir da classe dos 9-11mm.

De forma geral (Figs. 3a-c) parece ser nesta classe dos 9-11mm que se observa uma diminuição das capturas de estados larvares, recorrente principalmente nas colheitas realizadas no período diurno.



Figura 3. Médias das densidades transformadas \pm os limites de confiança a 95% (linhas verticais), de estados larvares de sardinha por classes de comprimento nos períodos diurno (linha a laranja) e nocturno (linha a azul) em Agosto (a), Novembro (b), Janeiro (c) e Março (d). As razões noite/dia (linha vermelha) estão representadas pelas diferenças dos logarítmos das médias de cada classe nestes períodos.

4.1.3.1. Teste para as diferenças de frequências noite-dia observadas

As diferenças observadas nas médias das densidades dos estados larvares (nº.10m⁻²) em cada classe de comprimento para cada mês e que estão representadas na Figura 3 foram comparadas utilizando o teste não-paramétrico de Wilcoxson-Mann-Whitney.

Os resultados encontrados estão representados na Tabela 4 e indicam que, em geral, as diferenças entre as capturas de estados larvares nos arrastos efectuados de dia ou de noite não foram significativas. Em Agosto houve duas excepções, nas classes de comprimentos de 3 a 5mm e na de 12 a 14mm, em que as médias das densidades de dia foram significativamente inferiores às médias das densidades da noite.

Tabela 4. Comparação das densidades por classe de comprimento dos estados larvares capturados de noite e de dia nas estações positivas em Agosto, Novembro e Janeiro pelo teste unicaudal de Wilcoxon-Mann-Whitney para um nível de significância $\alpha = 0.05$ (Zar, 1984)¹¹ e desprezando os valores nulos em cada classe.

| | (mm) | H_0 | $U ou \ U'$ | $U_{0.05(1),n_1,n_2}$ | р |
|----------|-------|-----------------|-------------|-----------------------|------------------------------------|
| | 3-5 | $Dia \ge Noite$ | 47 | 39 | 0.0025 <p<0.005< th=""></p<0.005<> |
| • | 6-8 | $Dia \ge Noite$ | 25.5 | 58 | >0.10 |
| ost | 9-11 | $Dia \ge Noite$ | 55 | 65 | >0.10 |
| Se Co | 12-14 | ٠٠ | 65 | 58 | 0.01 |
| A | 15-17 | ٠٠ | 12 | 19 | >0.10 |
| | 18-20 | ٠٠ | 7 | 15 | >0.10 |
| | 3-5 | Dia ≤Noite | 65.5 | 87 | >0.10 |
| DLC | 6-8 | $Dia \le Noite$ | 119 | 153 | >0.10 |
| al m | 9-11 | Dia ≥Noite | 209 | 225 | >0.10 |
| vei | 12-14 | ~~ | 92 | 183 | >0.10 |
| 07 | 15-17 | ~~ | 62.5 | 79 | >0.10 |
| F | 18-20 | ~~ | 17.5 | 22 | >0.10 |
| | 3-5 | Dia ≤Noite | 91 | 99 | >0.10 |
| 0 | 6-8 | " | 63 | 72 | >0.10 |
| eir | 9-11 | - | - | - | - |
| n | 12-14 | $Dia \ge Noite$ | 6 | 14 | >0.10 |
| J | 15-17 | Dia ≤Noite | 17.5 | 21 | >0.10 |
| | 18-20 | ~~ | 7 | 14 | >0.10 |
| | | | | | |

No cálculo destas estatísticas não-paramétricas de Mann-Whitney só foram tomados em consideração os valores positivos das frequências observadas em cada classe de comprimento e em cada estação nos dois períodos, diurno e nocturno. Considerando os resultados de ausência de estados larvares em determinada classe, pois essa ausência poderá marcar a diferença entre os dois períodos em casos de frequências relativamente baixas, então lida-se com um número de observações superiores à que é permitida na Tabela de distribuição de Mann-Whitney que, neste caso, se aproxima da distribuição normal passando a significância a ser determinada por *Z* cujos valores críticos são iguais aos de $t_{\alpha,\infty}$. Os resultados obtidos nestas estatísticas foram idênticos aos anteriores, indicando que as diferenças entre dia e noite das capturas dos estados larvares, de uma forma

geral, não foram significativas.

4.1.3.2. Densidades relativas

Na Figura 4 estão representadas as densidades relativas por classe de comprimento em curvas percentuais acumuladas, para os períodos diurno (Fig. 4a) e nocturno (Fig. 4b). Cada densidade relativa dá a indicação da percentagem de estados larvares com comprimentos padrão iguais ou superiores a cada uma das classes.



Figura 4. Densidades relativas acumuladas, em percentagens de estados larvares por classe de comprimento capturados de dia (a) e de noite (b)

Comparando os dois gráficos verifica-se que as percentagens de estados larvares de comprimentos iguais ou superiores aos da segunda (6 a 8mm) e terceira classes de comprimento (9 a 11mm), foram superiores nas capturas efectuadas de noite. Assim, por exemplo, em Novembro no período diurno as percentagens de estados larvares de comprimentos iguais ou superiores a 6mm,

situaram-se no terceiro quartil, enquanto que no período nocturno se situaram no último quartil. Ainda neste mês no período diurno, a percentagem de estados larvares com comprimentos iguais ou superiores a 9mm situou-se no primeiro quartil, elevando-se para o terceiro quartil no período nocturno.

Verifica-se que, em geral, as diferenças entre as percentagens acumuladas nos dois períodos (diurno e nocturno) mudaram de um quartil para um outro superior nas amostras nocturnas. Mas esta diferença só é notória para as três primeiras classes. A partir da quarta classe de comprimento as diferenças foram muito mais discretas, pois as percentagens relativas acumuladas situaram-se todas dentro do primeiro quartil, embora possam verificar-se aumentos ligeiros entre o dia e a noite tendendo, nas amostras nocturnas, para a parte superior do primeiro quartil.

Os resultados do teste de Kolmogorov-Smirnov (Tab. 4) indicam que as duas curvas de frequências relativas acumuladas (dia e noite) para cada mês, foram diferentes ao nível de significância de 5%.

Tabela 5. Resultados do teste de Kolmogorov-Smirnov para as diferenças D das percentagens das capturas de estados larvares em arrastos realizados de dia e de noite (Smith e Richardson, 1977⁵ e Zar, 1984¹¹)

| | Agosto | Novembro | Janeiro | Março |
|---------------|--------|----------|---------|-------|
| $D_{0.05, n}$ | 3.5 | 3.7 | 7.8 | 1.4 |
| D_{max} | 19.5 | 36.6 | 15.4 | 34.8 |

4.1.4. Discussão

As diferenças das densidades relativas de estados larvares de sardinha nas amostragens efectuadas durante os períodos diurno e nocturno, foram estatísticamente significativas. No entanto, as diferenças observadas por classes de comprimento, não foram significativas levantando, por esta razão, algumas dúvidas.

Diversos autores (Smith e Richardson, 1977⁵, Hewitt, 1982¹³, Neilson e Perry, 1990¹⁹) indicam que a uniformização das densidades, referindo-se a estados larvares, é complicada devido à interacção de muitos factores que estão na base da variabilidade, como por exemplo diferenciais relacionados com o seu tamanho, a viscosidade e a densidade da água do mar, regimes de ventos, factores que raramente são relacionados com as capturas, de forma a tornar possível a modelação pretendida.

Nas classes de comprimento compreendidas entre os 3 e os 8mm, as abundâncias nas colheitas diurnas foram, em Novembro e em Janeiro, superiores às das colheitas nocturnas, contrariamente ao que era esperado. Apesar de essas diferenças não terem sido estatísticamente significativas elas merecem ser analisadas.

A discordância destes resultados em relação a resultados esperados, de capturas superiores no período nocturno, sugere que os factores sensoriais dos estados larvares não foram, para estas classes, determinantes para a sua captura. Embora com o sentido da visão funcional, os estados larvares foram mais abundantes no período diurno. Então qual ou quais teriam sido os factores influentes no diferencial das capturas destes estados larvares? A sua morfologia é a mesma, pois trata-se de estados larvares nas mesmas fases de desenvolvimento (as classes de comprimento).

Se não são factores endógenos que condicionam as capacidades destes estados larvares, poderão ser factores exógenos os responsáveis.

Por outro lado, a diminuição brusca das abundâncias a partir da classe dos 9-11mm, principalmente nas colheitas diurnas, sugere a existência de alterações possivelmente morfológicas e comportamentais, a partir desses comprimentos. O seu desenvolvimento ontogénico corresponderá não só à maior capacidade de percepção e evitamento do engenho de captura, como a ritmos diários de enchimento da bexiga gasosa, ritmos tróficos, intensificação de migrações verticais e início da formação de cardumes (Van Olst e Hunter, 1970¹⁴, Blaxter e Staines, 1971¹⁵, Hunter, 1984¹⁶, Ré, 1986a¹⁰, Ré, 1986b⁸, Webb e Weihs, 1986¹⁷, Neilson e Perry, 1990¹⁹, Silva e Miranda, 1992⁹).

Os estados larvares fazem migrações verticais distribuindo-se na coluna de água até profundidades que podem variar com a espécie e com as condições ambientais (Mann,1992)¹⁸.

Neilson e Perry (1990)¹⁹ referem que a temperatura é o factor ambiental mais óbvio e influente nas distribuições verticais. Alguns autores relacionaram a estratificação da coluna de água com a distribuição vertical dos estados larvares de peixes, e concluiram que as concentrações eram maiores na termoclina e acima dela (Ahlstrom, 1959⁶, Kendall e Naplin, 1981²⁰). Gray (1996)²¹, num estudo efectuado na costa australiana, refere que a relação entre a estratificação térmica e a distribuição vertical, no caso de Clupeiformes (*Engraulis australis* e *Sardinops neopilchardus*), foi significativa e positiva. Outros autores sugerem que a termoclina e a picnoclina podem ser limitantes para as migrações verticais funcionando como barreira física (Webb e Weihs, 1986¹⁷ e Davis *et al.*, 1990²²).

Moita (2001)²³ e Cunha (2001)²⁴ determinaram a profundidade da camada de mistura nas campanhas aqui estudadas e verificaram que, durante o período de amostragem de Verão (campanha de Agosto), esta se manteve até um máximo de 20m de profundidade em toda a área amostrada, e nas campanhas seguintes (Outono, Inverno e Primavera) a coluna de água permaneceu homogénea em quase toda a costa.

A hipótese que se põe, é que no cruzeiro de Agosto a distribuição vertical dos estados larvares possa ter sido restrita às camadas mais superficiais da coluna de água acompanhando a picnoclina, sem efectuarem grandes amplitudes de migrações verticais, sendo portanto as frequências mais facilmente comparáveis evidenciando-se a capacidade de evitamento.

Nas campanhas seguintes as migrações verticais terão, seguindo o mesmo raciocínio, sido de maior amplitude distribuindo-se na coluna de água durante o dia, até estratos mais profundos, e migrando para a superfície durante a noite. Neste caso, os arrastos realizados no período nocturno filtraram muitos estratos com ausência de estados larvares, enquanto que nos arrastos diurnos eles estavam presentes em todas as camadas filtradas, sendo retidos ao longo de todo, ou em grande parte do arrasto. Este facto, aliado à menor capacidade de evitamento dos estados larvares menos desenvolvidos, compreendidos nas duas primeiras classes consideradas, pode ter sido o responsável pela sua sub-amostragem nas colheitas realizadas durante o período nocturno.

Resultados idênticos foram obtidos por Ré (1986a)¹⁰, em campanhas de Inverno e Primavera, em que a amostragem dos estados larvares desta espécie, filtrando a coluna de água, revelaram uma diminuição de capturas durante a noite enquanto que filtrando apenas as camadas superficiais da coluna de água, com um engenho de neuston, as capturas de estados larvares aumentaram significativamente no período nocturno.

Os resultados obtidos não permitiram obter factores genéricos de padronização entre capturas diurnas e nocturnas possivelmente devido à falta de planeamento da amostragem para este objectivo reiterando conclusões de outros autores que afirmam que os modelos que pretendem generalizar o comportamento dos estados larvares de peixes são normalmente irrealistas, devido ao vasto conjunto de processos físicos e biológicos que podem modificá-lo (Kingsford, 1988)²⁵

4.1.5. Revisão dos resultados

Os resultados das capturas de estados larvares de sardinha nos períodos diurno e nocturno nas campanhas sazonais realizadas ao longo da costa portuguesa, foram comparados utilizando as densidades por unidade de área e as densidades relativas. As diferenças observadas entre os dois períodos, por classes de comprimento, não foram significativas. Contudo, as densidades relativas revelaram aumentos significativos do dia para a noite.

Os resultados evidenciaram os estados larvares a partir da classe dos 9-11mm de comprimento padrão. Possivelmente devido a alterações morfológicas e comportamentais, estes estados larvares passaram a ser capturados em densidades inferiores às das classes abaixo e por outro lado passaram a demonstrar maior capacidade de evitamento do engenho de captura nas colheitas realizadas durante o período diurno.

Estudos de outros autores que se debruçaram sobre ontogénese, morfologia, comportamento, factores físicos e dinâmica de águas costeiras, permitiram discutir as causas dos resultados aqui obtidos.

Pôs-se a hipótese de que as condições de estratificação e a profundidade da camada de mistura da coluna de água, observadas nas diferentes campanhas tenham tido importância na amplitude dos movimentos migratórios nictemerais, tornando o diferencial noite-dia observado em estados larvares menos desenvolvidos, inverso daquele que era esperado.

Referências

- ⁶ Ahlstrom, E.H. (1959) Vertical distribution of pelagic fish eggs and larvae off California and Baja California. U.S. Fish. Wildl. Serv., Fish. Bull. **60**: 107-146.
- ⁷ Ilda, H. (1972) Some ecological aspects of larval fishes in waters off central Japan. Bull. Jap. Soc. scient. Fish. **38** (9): 981-994.
- ⁸ Ré, P. (1986b) Otolith microstructure and the detection of life history events in sardine and anchovy larvae. *Ciênc. Biol. Ecol. Syst.* 6 (1/2): 9-17.
- ⁹ Silva, A. e Miranda, A. (1992) Laboratory rearing of sardine larvae, *Sardina pilchardus* (Walb.), and early effects of starvation: a preliminary experiment. *Bol. Inst. Esp. Oceanogr.* 8 (1): 163-174.
- ¹⁰ Ré, P. (1986a) Ecologia da postura e da fase planctónica de Sardina pilchardus (Walbaum, 1792) na região central da costa portuguesa. Bol. Soc. Port. Ciênc. Nat. XXIII: 5-81.
- ¹¹ Zar, J.H. (1984) Biostatistical analysis. 2nd ed. Prentice-Hall, (eds), Englewood Cliffs, New Jersey, 718 pp.
- ¹² I.N.M.G. (August 1985 to April 1986) Boletim Meteorológico Diário. Instituto Nacional de Meteorologia e Geofísica.
- ¹³ Hewitt, R.P. (1982) Spatial pattern and survival of anchovy larvae: Implications of adult reproductive strategy. Dissertation for the degree of Doctor of Philosophy in Marine Biology. Univ. California, San Diego.
- ¹⁴ Van Olst, J.C. e Hunter, J.R. (1970) Some aspects of the organization of fish schools. J. Fish. Res. Bd. Can., 27 (7):1225-38.
- ¹⁵ Blaxter, J.H.S. e Staines, M.E. (1971) Food seraching potencial in marine fish larvae. p. 467-485 *In* J.D. Crisp (ed). 4th European Marine Biology Symp. Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- ¹⁶ Hunter, J.R. (1984) Feeding ecology and predation of marine fish larvae. p. 33-77 *In* R. Lasker (ed.), Marine fish larvae: morfology, ecology, and relation to fisheries, Univ. Wash. Press, Seattle.
- ¹⁷ Webb, P.W. e Weihs, D. (1986) Functional locomotor morphology of early life history stages of fishes. *Trans. Amer. Fish. Soc.* **115**: 115-127.
- ¹⁸ Mann, K.M. (1992) Physical influences on biological processes: how important are they? S. Afr.J. mar. Sci. 12: 107-121.
- ¹⁹ Neilson, J.D. e Perry, R.I. (1990) Diel vertical migrations of marine fishes: an obligate facultative process? p. 115-168 *In* J.H.S. Blaxter e A.J. Southward (eds), Advances in Marine Biology 26. Academic Press, Ltd 314p.
- ²⁰ Kendall, A.W. e Naplin, N.A. (1981) Diel depth distribution of summer ichthyoplankton in the middle Atlantic Bight. *Fish. Bull. U.S.* **79**: 705-726.
- ²¹ Gray, C.A. (1996) Do thermoclines explain the vertical distributions of laravl fishes in the dynamic coastal waters of south-eastern Australia? *Mar. Freshwater Res.* 47: 183-190.

¹ Clutter, R.I. e Anraku, M. (1968) Avoidance of samplers. *In* D.J. Tranter (ed) Zooplankton sampling, p. 57-76. UNESCO Monogr. *Oceanogr. Methodolol*. Vol. **2.**

² Blaxter, J.H.S. (1969) Development: Eggs and larvae. p 177-252 *In* W.S. Hoar e D.G. Randall (eds), Fish Physiology Vol.3. Academic Press, New York.

³ Blaxter, J.H.S. (1986) Development of sense organs and behavior of teleost larvae with special reference to feeding and predator avoidance. *Trans. Am. Fish. Soc.* **115**: 98-114.

⁴ Ahlstrom, E.H. (1954) Distribution and abundance of egg and larval populations of the Pacific sardine. *Fish. Bull.* **93.**

⁵ Smith. P.E. e Richardson, S.L. (1977) Standard technics for pelagic fish eggs and larva surveys. *FAO Fish. Tech. Pap.* **175**, 100p.

- ²² Davies, T.L., Jenkins. G.P. e Young, J.W. (1990) Diel patterns of vertical distribution in larvae of southern bluefin Thunnus maccoyii and other tuna in the east Indian Ocean. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* **59**: 63-74
- ²³ Moita, M.T. (2001) Estrutura, Variabilidade e Dinâmica do Fitoplâncton na Costa de Portugal Continental. Tese de doutoramento no ramo de Ecologia e Biossistemática, Universidade de Lisboa, Portugal 272p.
- ²⁴ Cunha, M.E. (2001) Physical control of biological processes in a coastal upwelling system: Comparison of the effects of coastal topography, river run-off and physical oceanography in the northern and southern parts of western portuguese coastal waters. Tese de doutoramento no ramo de Ciências do Mar, Universidade de Lisboa, Portugal 293p.
- ²⁵ Kingsford, M.J. (1988) The early life history of fish in coastal waters of northern New Zeland: a review. New Zeland J. *Mar.Freshwater Res.* 22: 463-479.

Capítulo 4.2

Distribuição e transporte de estados larvares de sardinha na costa portuguesa

Capítulo 4.2.

Distribuição e transporte de estados larvares de sardinha na costa portuguesa

4.2.1. Introdução

A época de postura da maior parte das espécies de peixes na costa portuguesa está compreendida entre Outubro e Maio. Algumas das espécies que constituem uma biomassa importante nas comunidades desta área são a sardinha (*Sardina pilchardus*), o carapau (*Trachurus trachurus*), a pescada (*Merluccius merluccius*), a sarda (*Scomber scombrus*), o verdinho (*Micromesistius poutassou*) e o biqueirão (*Engraulis encrasicolus*). Contudo, a época de postura pode estar sujeita a alguma variabilidade (Figueiredo e Santos,1988¹ e Soares, 1999²) que depende de interacções biológicas e físicas do meio ambiente. Variações ambientais em escala reduzida, quer no tempo quer no espaço, podem levar a grandes variações de transporte, retenção e potencial sobrevivência dos ovos e estados larvares de peixes (ICES, 2002)³.

A costa portuguesa faz parte do sistema de afloramento do Atlântico Nordeste. O afloramento costeiro é caracterizado por um transporte da água superficial para o largo, com substituição por água sub-superficial mais fria, e consequente redução da estabilidade na coluna de água junto á costa (Parrish *et* $al., 1983)^4$.

Ao largo da Península Ibérica ocorrem, durante o Verão, condições de afloramento costeiro persistentes (Parrish *et al.*, 1983)⁴ e as espécies de peixes parecem ter adoptado estratégias reproductivas minimizando os efeitos do transporte para longe da costa nesses períodos de afloramento persistente (Parrish *et al.*, 1983⁴, Schwartzole *et al.*, 1999⁵). No entanto, Dias *et al.* (1996)⁶ refere a ocorrência de condições favoráveis ao afloramento, ao largo da costa portuguesa, fora dos períodos de Verão que podem influenciar o sucesso do recrutamento e os

anos de 1984, 86, 88, 91 e 94 parece terem sido anos de afloramento relativamente forte em oposição aos anos de 1987, 89 e 90 em que foi relativamente fraco (Oliveira e Fiúza, 1998)⁷.

A sobrevivência dos estados larvares pelágicos de peixes depende de condições favoráveis à sua alimentação. Falta de estratificação e transporte para o largo dispersam o alimento, podendo ter como consequência altos níveis de mortalidade (Lasker, 1984)⁸. Mas, forte mistura da coluna de água seguida de estratificação, são alternâncias chave para alta produtividade de fito e de zooplâncton (Mann, 1992)⁹ sendo, por isso, importante a ocorrência de fenómenos de afloramento de curta duração para se atingirem as condições favoráveis à boa condição física da fase adulta dos peixes pelágicos filtradores, como são a sardinha e a anchova, e as condições favoráveis à sobrevivência das larvas recémeclodidas (Cushing, 1990)¹⁰.

Alguns autores encontraram relações positivas entre grandes taxas de crescimento, resultantes de grandes concentrações de alimento e, simultâneamente, grandes taxas de mortalidade, explicadas pela simultânea concentração de predadores (Ware e Lambert, 1985¹¹, McGurk, 1984¹² e Pepin, 1991¹³). Neste contexto, o estudo qualitativo das comunidades fito e zooplanctónicas, é importante numa perspectiva específica de qualidade de alimento dos estados larvares e da presença de potenciais predadores.

Estudos sobre estados larvares de sardinha do Pacífico (*Sardinops caerulea*) indicaram que o seu alimento, nas fases iniciais do desenvolvimento, é composto essencialmente por ovos de copépodes e nauplius, sendo importante o tamanho desse alimento, pois os estados larvares mais jovens estão condicionados a um máximo de 80µm (Ahlstrom, 1954)¹⁴ aumentando gradualmente com o desenvolvimento (Blaxter e Hunter, 1982)¹⁵. Estes autores referem também que o fitoplâncton encontrado no tubo digestivo dos estados larvares são ingeridos ocasionalmente, e Lasker (1984)⁸ relacionou a ocorrência do dinoflagelado nu *Gymnodinium splendens* com a sobrevivência de estados larvares pelágicos de peixes. Este autor refere as células fitoplanctónias tecadas como alimento pobre, e as nuas como nutritivas. As diatomáceas, por exemplo, não são um bom alimento

para os estados larvares. Para estados larvares de biqueirão as diatomáceas também não constituem alimento de boa qualidade mas existe uma variedade grande de dinoflagelados que o são (Hunter, 1984)²⁵. No entanto van der Lingen (1994)¹⁶, em experiências de laboratório, verificou que os indivíduos adultos de sardinha assimilam de forma eficiente, o carbono e o azoto das diatomáceas.

Em experiências realizadas com estados larvares de biqueirão, Lasker e Zweifel $(1978)^{17}$ concluiram que deve existir um mínimo de concentração de alimento para a sobrevivência e crescimento, que para esta espécie, nas experiências que realizaram, foi de 30 a 50 partículas por mililitro com diâmetros de cerca de 50 µm. Em relação a organismos maiores, como por exemplo nauplius de copépodes, concluiram que a concentração deve variar entre 10 e 100 por litro.

Parece pois que os factores mais importantes do ponto de vista da sobrevivência, são a qualidade do alimento presente e a ausência de predadores.

Este capítulo irá relacionar a distribuição geográfica dos estados larvares de sardinha na costa portuguesa colhidos em quatro campanhas representando situações de Verão, de Outono, de Inverno e de Primavera, com resultados de estudos anteriormente realizados sobre a variabilidade e dinâmica de fito e de zooplâncton para estas mesmas campanhas.

Centrar-se-á principalmente nas campanhas de Inverno e Primavera já que são as que incidem numa fase de maior intensidade da postura sendo o objectivo principal, observar o possível transporte dos estados larvares pela sua distribuição e ontogénese, uma vez que a sua sobrevivência parece estar fortemente dependente de um sincronismo temporal e geográfico com a concentração de alimento (hipótese de "match/mismatch" de Cushing, 1974¹⁸ e Hjort, 1914¹⁹) e com a concentração de predadores (McGurk, 1986)²⁰.

4.2.2. Material e métodos

Alguma da metodologia aqui apresentada foi já decrita em capítulos anteriores, nomeadamente no Capítulo 4.1 mas, por conveniência, será em parte repetida no presente capítulo. A amostragem foi a mesma, e apenas difere o tratamento dos seus resultados. Alguns pormenores aqui realçados não o foram nesse capítulo.

4.2.2.1. Colheitas

As colheitas foram realizadas em 110 estações fixas, fazendo parte de um conjunto de amostragens sazonais iniciadas no ano de 1985. As estações foram distribuídas por 18 transectos perpendiculares à costa cobrindo uma área até à isobata dos 1000m (ver Cap.3.1, Fig.1).

As campanhas estudadas foram realizadas nos meses de Agosto/Setembro (de 21 de Ag^o a 01 de Set^o), Novembro/Dezembro (de 15 de Nov^o a 05 de Dez^o), Janeiro/Fevereiro (de 20 de Jan^o a 6 de Fev^o) e Março/Abril (de 19 de Mar^o a 05 de Abril).

Os arrastos foram oblíquos desde a superfície até um máximo de 200m utilizando uma rede com 1 metro de diâmetro de aro, 5 metros de saco cilindricocónico e 505µm de abertura de malha.

4.2.2.2. Amostras e medições dos estados larvares

Imediatamente após o arrasto e a conveniente lavagem do saco da rede, as amostras foram fixadas com formalina a 4% neutralizada e posteriormente, já em laboratório, foram preservadas também em formalina neutralizada e com a mesma diluição.

Os estados larvares foram triados, identificados e contados tendo-se procedido à uniformização dos resultados calculando o volume de água filtrada e a distância percorrida pela rede durante o arrasto, com base nas técnicas descritas por Smith e Richardson $(1977)^{21}$.

Os comprimentos padrão foram determinados com uma aproximação de 10⁻⁴mm, utilizando um microscópio estereoscópico acoplado a um sistema de digitalização devidamente calibrado, e tendo em conta os resultados anteriormente apresentados no Capítulo 2, que se debruça sobre a utilização deste sistema.

Mediram-se os estados larvares de cada amostra até um máximo de 100. Este número máximo foi adoptado para amostras em que o número de indivíduos era superior a 100, tendo sido retirados ao acaso da amostra inteira. Os estados larvares muito deteriorados foram substituídos por outros novamente retirados ao acaso da amostra remanescente. Este procedimento de substituição foi evitado sempre que possível, e apenas se recorreu a ele em situações extremas de destruição de alguns indivíduos. Na impossibilidade de substituição dos indivíduos em piores condições, fez-se uma medição aproximada na amostra aleatória e classificaram-se dentro dos limites máximo e mínimo prováveis dos seus comprimentos. Com base no número total de estados larvares contidos nesse intervalo, e cujos comprimentos foram medidos com precisão, fez-se uma redistribuição proporcional dos indivíduos cujas medições foram menos precisas.

Os estados larvares capturados foram agrupados nas seguintes classes de comprimento: 3 a 5mm; 6 a 8mm; 9 a 11mm; 12 a 14mm; 15 a 17mm; 18 a 20mm e maiores do que 20mm. Estas classes foram constituídas com base no desenvolvimento ontogénico dos estados larvares de sardinha, conforme referido no Capítulo 4.1 – Tabela 1.

4.2.2.3. Determinação das idades

Calcularam-se as idades dos estados larvares colhidos na campanha de Primavera. A escolha desta campanha de Primavera tem, aparentemente, inconvenientes devido aos resultados apresentados no Capítulo 4.1, que indicaram uma amostragem viciada. Mas, por outro lado, essa amostragem foi viciada de forma positiva para os objectivos deste capítulo. É que a maior parte das estações foi amostrada durante o mesmo período circadiano, na área para além do meio da plataforma continental. Mas, uma vez que foi nesta área que foram capturados os ovos em maiores concentrações, esse facto sugere que a amostragem efectuada seja representativa da distribuição para se estudarem possíveis efeitos de transporte.

Utilizaram-se os parâmetros do modelo de regressão linear anteriormente estimados (Relatórios do INIP do Projecto "Ciclos de Produção Planctónica e sua Relação com os Recursos Pesqueiros na Costa Portuguesa") pela leitura de incrementos diários nos *sagitta* de larvas provenientes destas mesmas campanhas.

Modelo de crescimento utilizado:

 $Idade(dias) = 1.739x - 1.261, r^2 = 0.99, n = 23$

em que x é o comprimento dos estados larvares.

Para cada estação determinou-se a média ponderada (Steel e Torrie, 1960²²) das idades calculadas $\overline{Y_w} = \frac{\sum nI}{\sum n}$ em que *n* é o nº.10m⁻² de larvas com a idade *I* e $\sum n$ é o nºtotal.10m⁻² de estados larvares da estação. Foram considerados os comprimentos compreendidos entre os limites 4 e 17mm para excluir indivíduos mais susceptíveis a efeitos de extrusão e de evitamento.

4.2.2.4. Apresentação das distribuições geográficas

A apresentação da distribuição geográfica das densidades das larvas foi realizada utilizando o programa "Surface Mapping System" (Surfer, versão 7) da "Golden Software", usando o método de triangulação com interpolação linear. Este método foi escolhido por se ter verificado a sua superioridade na fidelidade das isolinhas desenhadas em relação aos padrões de distribuição observados.

4.2.3. Resultados e Discussão

Embora este capítulo diga respeito aos estados larvares da sardinha, apresenta-se a distribuição dos ovos desta espécie colhidos nas amostras, como pontos de referência do local da sua origem.

4.2.3.1. Distribuição geográfica

No cruzeiro de Verão o número de ovos capturado foi baixo ao longo de toda a costa, estando apenas representados em três áreas distintas e, de forma geral, entre a costa e a batimétrica dos 100m (Fig. 1a). A costa algarvia parece ter tido uma actividade reprodutora de sardinha mais abrangente, numa extensão de cerca de 250Km no barlavento, pois os ovos foram colhidos entre o cabo de S. Vicente e a Ria Formosa. O máximo de ovos foi observado entre Portimão e a Ria Formosa cingindo-se à zona costeira.

Os estados larvares (Fig. 1b-i) distribuíram-se, na costa ocidental norte, entre a batimétrica dos 100 e a dos 200m, por vezes sugerindo a influência de características topográficas do fundo importantes, como é o caso do canhão do Porto cerca de 41.3°N, o canhão de Aveiro cerca de 40.7°N e o canhão da Nazaré cerca de 39.6°N. Assim, parece haver uma deslocação costa-largo com o decorrer do desenvolvimento desde a fase de ovo até aos estados larvares mais avançados. Estes resultados apenas dizem respeito à costa ocidental norte. Só posteriormente será referida a distribuição dos estados larvares na costa algarvia.

As condições oceanográficas descritas por Cunha $(2001)^{23}$ e Moita $(2001)^{24}$ durante esta campanha, reflectem condições de afloramento fraco a moderado que se traduziu num forte gradiente térmico costa-largo, gradiente este que, por sua vez, se reflectiu na distribuição das espécies fito e zooplanctónicas e que parece também estar aqui reflectido na distribuição das fases planctónicas desta espécie.



Figura 1. Distribuição geográfica de ovos (a) e estados larvares (b-f) de *S. pilchardus* durante o cruzeiro de Verão. Está representado o número total de estados larvares (b) e o número por classes de comprimento (c-i). $(n=n^{\circ}.10m^{-2})$

Assim como Moita (2001)²⁴ observou uma separação dos máximos de clorofila *a* na zona frente à Figueira da Foz (cerca de 40°N), também a distribuição dos estados larvares parece ocorrer em duas manchas cujos máximos se situaram entre o meio e o bordo da plataforma (Fig. 1b). Estas duas manchas parecem separar-se frente à Figueira da Foz a uma distância de 30 a 50Km da costa, por uma zona de ausência de estados larvares. A separação entre as duas manchas coincide com a zona de maior biomassa de zooplâncton e menor diversidade, estando presentes apenas seis espécies incluindo eufausiáceos, sifonóforos, copépodes e quetognatas (Cunha, 2001)²³. Segundo Hunter (1984)²⁵ estes são grupos de grandes predadores de larvas de peixes embora não os considere a principal fonte de mortalidade de larvas de anchova na costa da California, mas sim outras espécies que podem ocorrer simultaneamente, como por exemplo, algumas espécies de cefalópodes, que se alimentam não só de estados larvares de peixes como também de eufausiáceos.

A localização da maior biomassa de zooplâncton representada por grupos predadores nesta área, com ausência de estados larvares de peixes e ausência de fitoplâncton, poderá significar uma mortalidade significativa por predação. Em relação à ausência de fitoplâncton Moita (2001)²⁴ prefere atribuí-la à presença de uma zona de convergência, onde as células se dispersam por afundamento e onde se concentra o zooplâncton. A ser correcta esta hipótese para o fitoplâncton, ela não deverá aplicar-se para justificar a ausência de estados larvares de peixes, persistindo a hipótese da sua mortalidade por predação ou mesmo por ausência de alimento. As células de fitoplâncton além de se encontrarem em estratos mais profundos (50 a 100m), apresentaram aqui valores mínimos (Moita, 2001)²⁴ não havendo, provavelmente, disponibilidade alimentar em densidades suficientes nesta área, para a sobrevivência dos estados larvares. A presença de predadores aliada à escassez eminente de alimento, resulta em metabolismo baixo e possivelmente inanição e consequente vulnerabilidade.

As densidades máximas de estados larvares observadas (Fig. 1b) encontraram-se, uma delas sobre a batimétrica dos 100m apresentando uma configuração que se prolonga, no sentido norte-sul, numa extensão de mais de 100Km desde próximo do canhão do Porto até à zona costeira frente à Figueira da Foz. A outra mancha é mais oceânica, acompanhando a batimétrica dos 200 m com o máximo situado entre o perfil frente à F. Foz e o canhão da Nazaré.

Em relação à costa ocidental sul verifica-se que surgiram apenas alguns ovos de sardinha na zona costeira entre Sines e a Ponta da Atalaia representados na Figura 1a, mas não foram capturados estados larvares nesta região (Fig. 1b).

Na costa algarvia, dobrando o cabo de S. Vicente até à Ria Formosa (Faro), portanto em todo o barlavento, foi colhido o máximo de ovos de sardinha desta campanha (Fig. 1a), como foi já referido no início da apresentação destes resultados, nas duas estações mais costeiras frente a Portimão e frente a Faro (>30.10m⁻²). A sua distribuição estendeu-se até ao bordo da plataforma nesta área.

Os estados larvares capturados (Fig. 1b) parece terem sofrido um fenómeno de transporte para leste, pois a inclinação das isolinhas, representando a sua abundância, assim o indica.

As condições oceanográficas - distribuição de temperaturas, de salinidade, densidade, nutrientes - observadas durante o cruzeiro indicaram condições de afloramento forte, que relaxou quando a campanha atingiu a costa algarvia (Moita, 2001²⁴ e Cunha, 2001²³). Os parâmetros analisados por estas autoras indicaram a existência de um centro de afloramento no cabo de S. Vicente, com indicação de deslocação das massas de água para sul e leste, transportando provavelmente ovos e estados larvares aí presentes. Esta situação de progressão de uma pluma para leste, contornando o cabo de S. Vicente, foi também descrita por Fiúza (1983)²⁶ concentrando-se, segundo este autor, sobre o meio da plataforma continental e sobre a parte superior do talude.

A camapanha de Outono, que decorreu entre 23 de Novembro e 2 de Dezembro, apresentou uma distribuição de ovos e estados larvares (Fig. 2a-b), de forma geral, costeira em três zonas distintas, aparentando influências da configuração topográfica do fundo na costa ocidental norte, principalmente dos canhões anteriormente referidos, e na costa algarvia distribuindo-se em torno do cabo de S. Vicente e estendendo-se paralelamente à costa sobre toda a plataforma
continental do barlavento com o máximo observado sobre a batimétrica dos 100m. Na parte do sotavento, observou-se uma densidade fraca de ovos na estação mais costeira frente a Vila Real de S^{to} António, cerca de 7.5° de longitude oeste.

As distribuições observadas neste campanha de Outono parece estarem de acordo com os resultados relativos às biomassas de fito e de zooplâncton observadas durante a mesma campanha, com máximos na costa ocidental norte localizados entre a costa e o meio da plataforma (Moita, 2001^{24} e Cunha, 2001^{23}). No entanto, parece haver mais concordância com a distribuição das biomassas de zooplâncton do que com as de fitoplâncton, pois estas foram observadas ainda mais próximo da costa do que as de zoo e ictioplâncton. Por exemplo, o máximo de estados larvares ao largo de Vila do Conde (Fig.2b) foi observado a cerca 12Km da costa, enquanto que o máximo de clorofila *a* foi observado a uma distância da costa, inferior a 5Km. A mesma situação se verificou um pouco mais a sul, na radial situada a sul de Aveiro e na radial da Figueira da Foz.

As condições oceanográficas descritas e analisadas por Moita $(2001)^{24}$ e Cunha $(2001)^{23}$, indicaram a ocorrência de um fluxo de águas superfíciais para norte na plataforma continental, e uma área de convergência ao longo de toda a plataforma noroeste. A ocorrência de estados larvares numa banda de estações mais oceânicas (Fig. 2b), na costa ocidental norte, poderá ser consequência do afloramento verificado no período que antecedeu o início da campanha (Cunha, 2001)²³. Mas a permanência das manchas de ovos e dos estados larvares capturados na zona costeira, poderá dever-se à situação de convergência costeira referida por Moita $(2001)^{24}$ e por Cunha $(2001)^{23}$ que também se traduziu na composição específica de fitoplâncton (Moita, 2001)²⁴. Esta última autora observou a ocorrência de espécies que considera indicadoras de águas tropicais quentes e oligotróficas a norte do cabo Carvoeiro, que atribuiu à influência da componente subtropical da Água Central Oriental do Atlântico Norte, transportadas para norte deste cabo. A observação da distribuição dos estados larvares por ordem cronológica (Fig. 2c-i), com base nos seus tamanhos, parece confirmar os resultados destas autoras sobre a ocorrência de transporte para norte associado ao fenómeno de convergência.



Figura 2. Distribuição geográfica de ovos (a) e estados larvares (b-i) de *S. pilchardus* durante o cruzeiro de Outono. Está representado o número total de estados larvares (b) e o número por classes de comprimento (c-i). $(n=n^{\circ}.10m^{-2})$

Na costa algarvia as maiores densidades de ovos e estados larvares ocorreram na área de barlavento (Fig. 2a-b), contornando o cabo de S. Vicente e prolongando-se até à zona frente a Faro.

As distribuições dos estados larvares por classes de comprimento parecem reflectir fortes variações ambientais (Fig.2c-i). Assim, pode verificar-se que, ao subdividir o total de larvas pelas diversas classes, uma parte delas se distribuiu segundo um padrão que parece reflectir a circulação da massa de água no sentido retrógrado, em torno do cabo de S. Vicente. Situação semelhante à descrita por Fiúza (1983)²⁶, com condições de afloramento nesta zona, depois de ventos soprando de ocidente. No entanto, só pode ser sugerido que a situação seja idêntica, pois a amostragem e recolha de dados oceanográficos foram interrompidas na costa sudoeste. Esta foi a situação de ventos que se verificou no início desta campanha de Outono na costa algarvia, tendo sofrido mais duas viragens num período de oito dias. A primeira viragem, para leste, verificou-se dois dias depois do início da campanha, e a nova viragem para oeste, voltou a darse seis dias mais tarde (Cunha, 2001)²³.

Na Figura 2c a distribuição dos estados larvares classificados na classe entre 3 e 5mm de comprimento padrão, alonga-se numa mancha em forma de língua para lá do talude da plataforma continental, até ao cabo de S^{ta} Maria (Faro), onde é quebrada e voltando a aproximar-se da costa na zona de sotavento em densidades fracas – não representadas nesta figura por condicionamento da escala adoptada.

Por outro lado, as distribuições dos estados larvares de comprimentos compreendidos entre 9 e 14mm (Fig. 2e-f), parece traduzirem bem as alterações a que estiveram sujeitos com consequências negativas para a permanência do seu padrão de distribuição, que parece ter sido fragmentado separando-se da mancha proveniente do cabo de S. Vicente, e deixando fragmentos dispersos do lado oceânico, do lado costeiro e do lado de sotavento bem patentes nestas duas classes de comprimentos, cujas idades estarão compreendidas entre 15 e 25 dias sensivelmente. Por este facto, parece terem estado sujeitos desde a fase de ovo até esta idade, às três situações anteriormente descritas que provocaram a formação

da mancha contornando o cabo de S. Vicente, afastando-se da costa e alongandose paralelamente a ela. Provavelmente com alongamentos e retracções devido às diferentes situações, o padrão inicial de distribuição passou de uma mancha a vários fragmentos.

As condições oceanográficas observadas durante a campanha de Inverno revelaram que a ocorrência dos ventos de norte por períodos curtos, originou uma mistura da coluna de água, principalmente nas estações mais oceânicas da costa NW, e que nas estações costeiras a estratificação halina se manteve, devido às descargas dos rios. Estas condições originaram não só a distribuição geográfica heterogénea da biomassa de fitoplâncton com maiores concentrações à superfície no meio ou no bordo da plataforma, como a ocorrência de máximos junto à costa relacionados com as descargas dos rios (Moita, 2001)²⁴. Os máximos de clorofila a observados foram baixos em relação aos que se observaram nas outras campanhas e, embora os índices de diatomáceas (quociente do número de diatomáceas pelo total de diatomáceas e dinoflagelados) calculados por Moita $(2001)^{24}$ fossem altos, é certo que as áreas de maiores concentrações de ovos e estados larvares (Fig. 3) parecem relacionar-se com as áreas de maiores concentrações de dinoflagelados podendo significar melhores condições tróficas para a sua sobrevivência (Lasker, 1984)⁸. Os episódios curtos de ventos ocorridos ao longo da costa ocidental, podem ter estado na origem da já referida distribuição heterogénea de fito e zooplâncton que segundo alguns autores (Vlymen, 1977²⁷, Lasker, 1978²⁸, 1981²⁹, Hunter, 1984²⁵, Cushing, 1990¹⁰ e Mann, 1992⁹), tem vantagens, pois os estados larvares têm maior probabilidade de encontrar alimento, sem para isso, dispenderem muita energia.



Figura 3. Distribuição geográfica de ovos (a) e estados larvares (b-i) de *S. pilchardus* durante o cruzeiro de Inverno. Está representado o número total de estados larvares (b) e o número por classes de comprimento (c-i). $(n=n^{\circ}.10m^{-2})$

No entanto, a distribuição de zooplâncton (Cunha, 2001)²³ em toda a costa ocidental, embora sendo também heterogénea, apresentou-se desfasada no espaço em relação aos estados larvares da sardinha (Fig. 3b). As maiores concentrações de zooplâncton ocorreram próximo da costa e em águas mais oceânicas, enquanto que os estados larvares da sardinha ocorreram em geral entre o meio e o bordo da plataforma excepto na área entre Lisboa e Setúbal, onde a distribuição foi principalmente costeira, como será apresentado mais à frente. Nesta área (Lisboa-Setúbal) as maiores concentrações de zooplâncton ocorreram em estações mais oceânicas, mais uma vez desfasadas das maiores concentrações dos estados larvares da sardinha.

Nesta campanha a postura parece ter sido mais acentuada na costa ocidental norte (Fig. 3a). Os ovos distribuíram-se principalmente sobre o bordo da plataforma, com um máximo calculado de cerca de 200.10³.m⁻² em cada uma das duas estações mais oceânicas do perfil frente à cidade do Porto. Densidades menores de ovos foram registadas até próximo da costa, nas estações para norte da Figueira da Foz. Este padrão de distribuição é bastante diferente daquele que se observou durante a campanha de Outono, passando agora a ser essencialmente oceânico em vez de costeiro.

Na costa ocidental sul, entre o canhão de Setúbal e o cabo de S. Vicente, apesar de haver falta de amostragem em muitas das estações, a distribuição dos ovos apresentou um afastamento da costa localizando-se para além da batimétrica dos 100m, que poderá ter tido origem nas condições de afloramento patentes na análise das distribuições térmica e halina na coluna de água, registadas na campanha (Moita, 2001)²⁴.

No cabo de S. Vicente não se registaram ocorrências de ovos que possibilitassem estudar a sua distribuição e, como tal, observar a transição entre a costa ocidental e a costa algarvia. Na parte ocidental da costa algarvia, até ao cabo de S^{ta} Maria, a distribuição parece afastar-se também da costa, assim como do lado de sotavento, onde surge uma língua com uma maior concentração de ovos sobre a vertente (Fig. 3a).

A distribuição dos estados larvares (Fig. 3b) na costa ocidental norte, foi idêntica à dos ovos, aparentando apenas um transporte para sul, mas mantendo-se entre o meio e o bordo da plataforma, contrariamente ao que foi descrito para a campanha anterior. Este padrão de distribuição é bastante mais definido do que o que foi observado em relação às distribuições de fito e zooplâncton desta campanha (Moita, 2001²⁴ Cunha, 2001²³). Os máximos de estados larvares apenas ocorreram nas estações entre o meio e o bordo da plataforma da costa noroeste, enquanto que os máximos de fitoplâncton surgiram nas estações mais costeiras de forma mais heterogénea, e o zooplâncton se apresentou concentrado nas estações mais oceânicas e nas mais costeiras, separadas a meio da plataforma por uma zona de biomassas inferiores. Segundo a análise de Cunha $(2001)^{23}$, esta zona de separação poderá ser uma consequência da presença de uma frente no bordo da plataforma continental, característica desta época. Também esta autora refere que a distribuição de zooplâncton parece reflectir a influência dos ventos norte que ocorreram durante a campanha, de que resultou o transporte para sul aparentemente também observado nas distribuições dos estados larvares da sardinha.

Na zona a sul do cabo Carvoeiro a distribuição dos estados larvares parece contornar a costa sobre o cabo da Roca em duas manchas, sendo uma costeira e outra oceânica, acompanhando a configuração da plataforma continental, que aqui se volta a alargar sendo uma área de transição entre dois importantes canhões, que são o canhão da Nazaré e o canhão de Lisboa.

A mancha costeira é constituida por estados larvares desde os 3mm até aos 14mm de comprimento (Fig. 3c-f). Estes, parece terem ficado retidos pela massa de água menos densa, menos salina e mais fria (Cunha, 2001)²⁴ descarregada pelo rio Tejo, que terá sido comprimida contra a costa pelas águas oceânicas mais densas e mais salinas. Esta compressão poderá ter provocado um acompanhamento da distribuição de estados larvares, dos contornos da costa para norte e para sul do cabo da Roca. Moita (2001)²⁴ observou o mesmo padrão de distribuição de sais nutrientes associados às descargas do rio Tejo nesta campanha. Sobre o bordo da plataforma, ao largo do cabo da Roca, ocorreu

também uma concentração de estados larvares, numa densidade inferior à descrita anteriormente, mas estes com comprimentos padrão entre 6 e 11mm (Fig. 3d-e). Estes estados larvares poderão ter tido origem na área de distribuição de ovos mais oceânica e, devido à presença da frente termohalina, não se confundiram com os estados larvares mais costeiros. Verifica-se que a concentração mais costeira dos indivíduos maiores se mantém (Fig. 3e-f), enquanto que a mais oceânica desaparece, podendo no entanto estar fora do alcance da grelha de estações da amostragem.

Mas, o padrão de distribuição dos ovos parece apresentar uma discordância com o padrão de distribuição dos estados larvares pois, precisamente nas estações mais costeiras, contornando a costa desde o cabo Carvoeiro até ao sul do cabo da Roca, observou-se uma completa ausência de ovos. A proveniência de estados larvares de dentro do estuário é pouco provável, pois esta espécie parece só utilizar o meio estuarino, assim como rias e lagoas, para o seu desenvolvimento até à fase de juvenil, e não para postura (Dias *et al.*, 1996⁶, Ré, 1996³⁰). Na verdade, Farinha e Meneses (1980)³¹ num estudo realizado no estuário do rio Sado, em que foi utilizada uma rede com malha de 200µm para colheita de ictioplâncton, apenas capturaram estados larvares desta espécie relativamente avançados, e não lhes foi possível a captura de estados larvares em fase de saco vitelino.

A zona compreendida entre o cabo da Roca e o cabo de Sines onde existem duas importantes baías - uma delas até ao cabo Espichel e a outra entre este e o cabo de Sines - parece ser uma zona importante de retenção, causada pelo abrupto recuo da costa para leste, onde o padrão de circulação poderá, eventualmente, reter a massa de água transportada de norte (Fiúza, 1983²⁶ e Cunha, 2001²³). Nesta área, os ventos são gradualmente menos intensos e a turbulência diminui também abruptamente (Cunha, 2001)²³. A biomassa de fito e de zooplâncton parece concentrar-se também nesta área (Cunha, 2001)²³, tornando-a uma zona de produção primária e secundária bastante importante para os estados larvares que aqui possam ser também retidos.

A hipótese de esta ser uma importante área de retenção, especialmente a área entre o cabo da Roca e o cabo Espichel, foi anteriormente salientada por Dias *et al.* (1996)⁶ que recomendaram mesmo, que fosse uma das áreas protegidas na costa portuguesa. Estes autores, em campanhas acústicas, verificaram que esta é uma importante área de distribuição de juvenis de sardinha, onde se podem encontrar indivíduos resultantes de posturas diferentes separadas por alguns meses dentro da mesma época de postura. Estes resultados indicaram então a importância desta zona como área de retenção e crescimento de indivíduos jovens podendo, provavelmente, pensar-se também em retenção dos estados larvares.

Na costa algarvia a distribuição dos estados larvares (Fig. 3b) parece seguir a dos ovos distribuindo-se principalmente na zona da vertente sugerindo um afastameno provavelmente devido ao afloramento intenso verificado durante a campanha (Cunha, 2001²³ e Moita, 2001²⁴).

Segundo Cunha (2001)²³ e Moita (2001)²⁴ as condições oceanográficas observadas durante a campanha de Primavera foram favoráveis à ocorrência de afloramento costeiro devido ao vento, principalmente na costa noroeste. Estes ventos foram moderados a fortes de norte, provocando episódios de afloramento mais intensos e prolongados do que no Inverno. A estratificação da coluna de água foi quase nula em toda a zona de amostragem, excepto nas áreas cuja influência fluvial se fez sentir, devido às fortes descargas por acção das chuvas intensas observadas nos meses antecedentes.

Na costa sudoeste, para sul do cabo da Roca, a distribuição das isotérmicas, das isohalinas e das isopícnicas parece indicar um transporte para sul das camadas superficiais da coluna de água, depois do bordo da plataforma continental (Cunha, 2001²³ e Moita, 2001²⁴). No cabo de S. Vicente, as condições oceanográficas estudadas por estas autoras, indicaram um afloramento intenso e um afundamento das isotérmicas nas estações oceânicas originando, possivelmente, uma zona de convergência. Na costa algarvia o campo halino observado, parece indicar a aproximação à costa de águas oceânicas mais salinas.

A intensidade da postura observada pelas densidades de ovos presentes durante a campanha da Primavera (Fig. 4a), foi em geral semelhante à que se observou na campanha anterior, excepto na costa noroeste. Nesta parte da costa, na campanha de Inverno, ocorreram concentrações de ovos muito superiores (cerca de 200.10³.m⁻²) às que foram observadas na campanha de Primavera (cerca de 70.10³.m⁻²) na mesma área. A sua distribuição nesta campanha ocorreu, no entanto, num padrão mais heterogéneo com áreas bem definidas de distribuição ao contrário dos estados larvares que ocorreram em toda a costa com zonas de maiores concentrações (Fig. 4b), e mais extensas do que as que se observaram na campanha de Inverno. Os máximos de estados larvares foram também observados nas duas campanhas ao largo da costa noroeste, mas na Primavera (cerca de 2800.10m⁻²) foram dez vezes superiores aos que se observaram na campanha de Inverno.

A banda de distribuição de ovos (Fig. 4a) nesta campanha de Primavera apresentou-se em toda a costa ocidental, sobre o meio da plataforma continental, enquanto que na campanha anterior a sua distribuição foi em geral mais oceânica. No cabo de S. Vicente os ovos ocorreram numa só estação localizada para lá da batimétrica dos 200m, contrariamente à distribuição observada em toda a remanescente costa algarvia, em que a distribuição foi costeira.

A distribuição dos estados larvares em toda a costa ocidental parece indicar, de forma geral, um transporte para sul ao observarem-se as distribuições de forma cronológica (Fig. 4c-f). Esta é uma observação genérica, pois na área mais a norte desta parte da costa, compreendida entre o perfil do Porto e o de Caminha, a distribuição parece destacar-se para norte saindo da área de amostragem (Fig. 4a-e).



Figura 4. Distribuição geográfica de ovos (a) e estados larvares (b-i) de *S. pilchardus* durante o cruzeiro de Primavera. Está representado o número total de estados larvares (b) e o número por classes de comprimento (c-i). $(n=n^{\circ}.10m^{-2})$

Tanto no que respeita à distribuição dos ovos (Fig. 4a), como à dos estados larvares desta espécie (Fig. 4b), observou-se uma área costeira de ausência total compreendida entre a Figueira da Foz e Aveiro, onde parece ter havido um afastamento da costa terminando na latitude aproximada do perfil frente ao Porto (cerca de 41°N). O transporte para sul a meio da plataforma, parece reflectir-se à superfície nos campos halino e pícnico que Cunha (2001)²³ analisou. Segundo esta autora, esta corrente para sul deforma a corrente que se dirige para norte resultante das fortes descargas fluviais verificadas. Esta corrente para norte das águas menos densas e menos salinas, aliada à ocorrência de afloramento, poderá ser a responsável pelo intenso afastamento dos estados planctónicos que agora foi referido. A ocorrência de afloramento foi deduzida da análise da estrutura dos campos térmico, halino e pícnico em profundidade (Cunha, 2001²³ e Moita, 2001²⁴).

O canhão da Nazaré parece, mais uma vez, ter uma influência importante, funcionando como barreira para as distribuições, pois os máximos das fases de ovo (Fig. 4a) e dos estados larvares mais pequenos (Fig. 4c) ocorreram a norte e a sul em áreas distintas aparentemente influenciadas por esta perturbação topográfica.

Os estados larvares intermédios (ver por exemplo as duas classes entre os 6 e os 11mm nas Figs. 4d-e) parecem no entanto, provavelmente devido ao transporte para sul, vir posteriormente a juntar-se entre o cabo Carvoeiro e o da Roca. A distribuição dos estados larvares parece desenhar, do lado oceânico, o contorno do cabo Carvoeiro a uma distância da costa de mais de 50Km, num movimento para sul, passando a sugerir a mesma tendência em relação ao cabo da Roca (ver distribuição da classe de 9 a 11mm na Fig. 4e). Por outro lado, e simultâneamente, os estados larvares parece serem nesta área transportados em parte para águas mais oceânicas, saindo provavelmente da área amostrada, pelo que a diminuição da sua concentração não poderá ser esclarecida. Parece pois que aqui se verifica um transporte de massas de água para sul, e para águas oceânicas que é contrariado pelo transporte de Ekman em direcção à costa. O afastamento dos estados larvares em relação à costa, pode dever-se à forte descarga fluvial

verificada. Por esta razão terão sofrido de um transporte mais intenso para o oceano e para sul cobrindo também a baía de Setúbal com extensão até ao cabo de Sines (Fig. 4b). Não foi possível observar a distribuição por classes de comprimento, na costa ocidental sul devido ao mau estado de muitos dos estados larvares como já foi explicado no início deste trabalho.

A área costeira entre a Nazaré e o cabo Carvoeiro parece, também, ser importante pois aí parece permanecer uma concentração de estados larvares que se observou também na campanha de Inverno (ver Fig. 3c-d). Esta pequena área onde, na campanha de Primavera, estão presentes todas as classes de comprimentos até à dos 15 a 17mm (Fig. 4c-g), começa a destacar-se na classe dos 9 a 11mm (Fig. 4e). A partir da classe dos 18mm (Fig. 4h) os estados larvares já não foram aí capturados, mas a sua ausência nas amostra poderá indicar um efeito de evitamento devido às suas capacidades de deslocação mais eficientes nesta fase.

Na costa sudoeste a distribuição dos estados larvares parece estar interrompida por altura do perfil de Sines (Fig. 4b), voltando a intensificar-se para sul com máximos apresentando uma inclinação para sul ao largo do cabo de S. Vicente. Esta ausência de estados larvares no perfil de Sines poderá dever-se à língua de águas mais quentes e mais salinas observadas aqui entre a superfície e os 100m de profundidade (Moita, 2001)²⁴, que deverá ter origem numa intrusão de águas oceânicas (Fiúza, 1983)²⁶.

A zona compreendida entre o cabo de Sines e o cabo de S. Vicente, parece não ter tido a resolução suficiente na grelha de estações, para amostrar uma postura que parece ter aí ocorrido. A ocorrência de ovos (Fig. 4a) foi restrita à parte externa da plataforma, que aqui é bastante estreita, tendo ocorrido numa fina faixa paralela à costa, formada por 4 das 7 estações para dentro da batimétrica dos 200m. As densidades máximas foram relativamente elevadas, entre cerca de 1000 e 2000.10m⁻², cerca do triplo do máximo estimado no perfil frente a Lisboa, e a abundância dos estados larvares foi também relativamente elevada (cerca de 400.10m⁻² na Ponta da Atalaia e 600.10m⁻² entre a Ponta da Atalaia e o cabo de S. Vicente). Ao largo do cabo de S. Vicente registaram-se alguns ovos numa estação

oceânica, onde também ocorreram estados larvares até aos 17mm de comprimento padrão. O afastamento da costa pode dever-se ao centro de afloramento aqui registado (Cunha, 2001²³ e Moita, 2001²⁴) tendo-se também observado o mesmo padrão de distribuição de fito e de zooplâncton.

A distribuição de ovos e estados larvares observada na costa algarvia ocorreu principalmente nas estações mais costeiras, como já foi referido, com os máximos, em geral, até à batimétrica dos 100m, estendendo-se por toda a costa praticamente sem haver diferenciação entre barlavento e sotavento. Na campanha de Inverno as maiores concentrações de ovos ocorreram na parte mais oceânica da plataforma e apresentaram-se separadas pelo cabo de S^{ta} Maria, o que nesta campanha não se verificou. Esta corresponde a uma situação típica de distribuição de adultos na Primavera tal como apresentou Dias *et al.* (1996)⁶ para distribuições de abundância de sardinha adulta numa campanha de Março de 1988.

A distribuição mais costeira ao longo da costa sul, poderá dever-se à presença de águas mais salinas e quentes vindas de sul possivelmente correspondendo à componente subtropical da Água Central Ocidental do Atlântico Norte (ACOANst). Ao longo de toda a costa sul verificou-se também a ocorrência de zonas ricas em fitoplâncton tendo como consequência um aumento de biomassa de zooplâncton (Cunha, 2001²³ e Moita, 2001²⁴). O afloramento ocorrido na costa sul foi de fraca intensidade em relação ao que se verificou na costa sudoeste tal como Moita (2001)²⁴ verificou ao analisar a distribuição vertical das isotérmicas e das isohalinas. A intensidade do afloramento foi também interpretada por esta autora como sendo fraca devido à ocorrência, em águas costeiras, de uma mistura de comunidades fitoplanctónicas, sendo umas características de situações de afloramento e outras características de águas estratificadas.

4.2.3.2. Distribuição geográfica por idades

Na Figura 5 apresenta-se a distribuição das médias das idades dos estados larvares por estação ao longo da costa, colhidos na campanha de Primavera, que decorreu entre 18 de Março e 5 de Abril.

Na costa ocidental norte, sobre a plataforma continental, a composição etária dos estados larvares está compreendida, principalmente, entre sete e nove dias. Estes resultados sugerem uma postura em toda esta área da costa, para norte do canhão da Nazaré, mostrando também que a concentração maior de estados larvares, verificada sobre o bordo da plataforma (ver Fig. 4b), está contida neste grupo de idades sendo, provavelmente provenientes de uma mesma postura. Entre o canhão da Nazaré (cerca de 39º de latitude norte) e a Figueira da Foz (cerca de 40°) verificou-se, anteriormente neste capítulo, existir uma concentração de estados larvares numa mancha. Os resultados de idades médias ponderadas indicam serem estados larvares predominantemente de cerca de dez dias no que respeita à concentração mais próxima da costa. A concentração mais oceânica destes estados larvares parece estender-se para sul do cabo Carvoeiro, passando aqui a predominar idades superiores a catorze dias que ocuparam toda a zona até ao cabo Espichel. Para sul do cabo da Roca, embora a amostragem fosse escassa, houve ocorrência de estados larvares maiores, cujas idades foram calculadas em mais de 30 dias, sugerindo a área de retenção anteriormente referida.

Na costa algarvia surge a necessidade de estudar dados de correntes para compreender a circulação que se verificou nesta época, principalmente em torno do cabo de S. Vicente, dados estes não disponíveis e, como tal, apenas é possível levantar algumas hipóteses com base em estudos feitos por outros autores na mesma área ou em situações semelhantes em outras áreas.

A interpretação do padrão de distribuição dos estados larvares por idades nesta área do cabo de S. Vicente e barlavento, parece complicada pois aparentemente está invertida. Os estados mais jovens encontraram-se na periferia das maiores concentrações e em duas áreas distintas sendo o centro ocupado por estados larvares mais velhos. As hipóteses para justificar esta situação, poderão estar relacionadas com circulação condicionada pela frente aqui presente nesta época, com o afloramento verificado nesta área de topografia abrupta e com a conjugação destes factores originando uma zona de convergência. Segundo Fiúza $(1983)^{26}$, a configuração da costa, em situação de afloramento e ventos fortes persistentes de norte, ocasionam a circulação das massas de águas afloradas e mais frias que contornam o cabo de S. Vicente sob a forma de pluma, no sentido norte-sul e depois para leste. Por sua vez, junto à costa, este autor verificou formar-se uma contracorrente, fluindo em sentido contrário e contornando o cabo para norte. Nesta situação, os estados larvares presentes junto à costa teriam sido transportados para ocidente contornando o cabo e fluindo para norte, sendo alguns retidos antes de contornar o cabo (Figs. 4 e 5). Os estados larvares provenientes das estações mais costeiras e mais ocidentais parece terem envolvido as concentrações de estados larvares mais velhos do barlavento continuando a ser transportados para norte. Acaba por haver uma troca de estados larvares entre a costa sul e a costa sudoeste transportados por águas mais costeiras e, entre a costa sudoeste e a costa sul através de águas mais oceânicas.

A distribuição vertical de vários parâmetros estudados por Moita $(2001)^{24}$ sugerem a existência, não só de afloramento costeiro na zona do cabo de S. Vicente, durante esta campanha, como uma zona de convergência a uma distância da costa entre 15 e 30Km, onde se terão concentrado os estados larvares atrás referidos cujas idades foram estimadas em cerca de 14 dias. Os parâmetros estudados por esta autora, sugerindo convergência, foram temperaturas, salinidades, nutrientes, oxigénio dissolvido e clorofila *a* cujos máximos ocorreram a esta distância da costa.

Frente a Portimão, os estados larvares pertenciam à classe dos mais jovens parecendo progredir para estados mais velhos até ao meio da plataforma. Na zona adjacente ao rio Guadiana, os estados larvares mais velhos encontraram-se também aqui presentes enquanto que os mais jovens ocorreram mais para o largo.



Figura 5. Distribuição de estados larvares de sardinha por idades médias ponderadas

4.2.3.3 Relação da distribuição dos estados larvares com a distribuição quantitativa e qualitativa de fito e zooplâncton na campanha de Primavera

A campanha de Primavera apresentou as maiores concentrações de clorofila *a* (Moita, 2001)²⁴ nas estações mais oceânicas na costa ocidental norte (entre Caminha e o cabo Carvoeiro). Na costa ocidental sul e sul as maiores concentrações foram observadas por esta autora nas estações mais costeiras, como foi o caso da área ao largo do cabo da Roca-cabo Espichel e ao largo do cabo de S. Vicente. As concentrações máximas foram observadas nas regiões ao largo de Lisboa (4.2 mg.m^{-3}) e de Faro (6.3 mg.m^{-3}).

A distribuição da biomassa de zooplâncton observada nesta campanha na costa ocidental norte (Cunha, 2001)²³, apresentou-se com as concentrações mais altas principalmente na parte externa da plataforma continental e sobre a vertente. Na costa ocidental sul e sul, até ao perfil de Portimão, as biomassas mais altas foram observadas para além da batimétrica dos 200m numa concentração três vezes superior à que foi observada na zona da vertente (Cunha, 2001)²³.

A diversidade taxonómica de zooplâncton sobre a vertente, na costa ocidental norte, foi menor do que na plataforma, embora Cunha (2001)²³ atribua esse resultado ao facto de a amostragem sobre a plataforma ter sido realizada durante a noite, enquanto que sobre a vertente foi realizada durante o dia. Os grupos que mais contribuiram para a biomassa nesta parte da costa foram eufausiáceos, copépodes e larvas de decapodes Brachyura (Cunha, 2001)²³.

Na costa ocidental sul, Cunha (2001)²³ observou que a zona sobre a vertente apresentou, para além da superioridade na biomassa, uma diversidade taxonómica superior. Os grupos que mais contribuíram para a biomassa foram copépodes na zona da plataforma. Na zona da vertente, para além de copépodes, também os eufausiáceos foram um grupo importante.

Numa análise sobre a distribuição de larvas e adultos dos crustáceos holoplanctónicos mais abundantes, Cunha (2001)²³ verificou que a razão nº de larvas/nº de adultos aumentou gradualmente da zona costeira para a zona oceânica tanto na costa ocidental norte como na costa ocidental sul significando, portanto,

uma predominância de adultos na zona costeira e uma predominância de larvas na zona oceânica. Por outro lado, esta autora verificou que esta razão foi superior na costa ocidental norte (1.1) em relação à da costa ocidental sul (0.9).

A ocorrência dos estados larvares de sardinha parece ter estado sujeita a condições tróficas mais favoráveis na costa ocidental até à baía de Setúbal, do que do cabo de Sines até ao cabo de S. Vicente onde a distribuição fito e zooplanctónica, aparentemente, foi menos favorável.

A ocorrência de uma abundância de dinoflagelados relativamente elevada, comparada com a de diatomáceas, sobre grande parte da plataforma na costa ocidental norte, pode ter favorecido a sobrevivência dos estados larvares nos primeiros dias após o início da alimentação exógena. No entanto, o aparente transporte para sul, pode não ter favorecido a sua sobrevivência uma vez que, por exemplo, para sul do cabo Carvoeiro prevaleciam as diatomáceas (Moita, 2001)²⁴. Mas os estados larvares que aqui ocorreram eram predominantemente de idades superiores a 14 dias (Fig. 5), podendo alimentar-se de zooplâncton que aqui se apresentou com uma distribuição geográfica idêntica à sua (Cunha, 2001)²³.

Na zona a sul de Sines, os ovos foram libertados sobre o bordo da plataforma onde, pelas descrições anteriores, aparentemente as condições tróficas eram favoráveis (índice de diatomáceas baixo a sul de Sines junto à costa), mas os estados larvares terão sofrido de um transporte para sul (Fig. 4b) e em simultâneo para águas oceânicas. Por outro lado, a predominância de larvas zooplanctónicas em águas mais oceânicas poderá pois, ter constituído o alimento dos estados larvares de sardinha encontrados ao largo do cabo de S. Vicente, cujas idades foram calculadas em cerca de 14 dias. Na costa algarvia os resultados de produção primária parecem indicar condições menos favoráveis à alimentação dos estados larvares que aí se mantiveram sobre a plataforma. As diatomáceas predominaram junto à costa, embora Moita (2001)²⁴ tenha observado um máximo de dinoflagelados ao largo de Faro, onde se observou também uma concentração de estados larvares cujas idades médias variaram entre 10 e 15 dias. Em relação à biomassa zooplanctónica apenas se sabe que até ao perfil frente a Portimão esta foi máxima nas estações mais oceânicas (Cunha, 2001)²³.

A mortalidade diária calculada por Pepin (1991)¹³ diminui com o desenvolvimento cronológico dos estados planctónicos dos peixes pelágicos, facto que este autor atribui à capacidade de evitamento de predadores. Por outro lado, as taxas de crescimento e a ingestão de alimento são positivamente relacionadas com as taxas de mortalidade dos estados larvares dos peixes (Pepin, 1991)¹³ devido ao aumento de probabilidades de encontro com os predadores associados a áreas de concentração de alimento.

A velocidade de deslocação dos estados larvares aumenta com a sua idade sendo, portanto, um factor importante para o evitamento dos predadores. Blaxter e Staines (1971)³² verificaram que em 3 semanas a velocidade de deslocação de estados larvares de sardinha triplica, passando de 10 para 30cm.min⁻¹.

Os eufausiáceos parece serem predadores importantes de estados larvares de peixes (Hunter, 1984)²⁵, podendo chegar a consumir, por exemplo 2800 larvas de biqueirão por dia e por unidade de superfície (Theilacker e Lasker, 1974)³³. Este foi um dos grupos predominantes na campanha de Primavera (Cunha, 2001)²³ na costa ocidental norte, até ao cabo da Roca, mas não para sul deste cabo, pelo que os estados larvares poderão ter beneficiado do transporte para sul que os dados físicos e biológicos sugeriram ter havido nesta campanha.

Os *thalia* são também um grupo que Hunter (1984)²⁵ considera como bons predadores de estados planctónicos de peixes. Nesta campanha houve uma ocorrência elevada de taliáceos (Fig. 6) ao longo de toda a costa nas estações mais oceânicas, exceptuando-se uma faixa para sul do canhão de Setúbal onde houve concentrações relativamente elevadas também sobre a vertente. As densidades máximas observaram-se fora das áreas de maiores concentrações de ovos e de estados larvares de sardinha sensivelmente até ao cabo de Sines sobrepondo-se apenas em parte. Deste cabo para sul, a sua ocorrência foi mais oceânica não se sobrepondo à dos ovos nem à dos estados larvares de sardinha, que ocorreram junto à costa.



Figura 6. Distribuição de *Thalia sp* log (ml.1000m⁻³+1) no cruzeiro de Primavera 86 (dados cedidos por M.E. Cunha)

A dominância de espécies pertencentes ao *Phylum Chordata*, ao qual pertencem os taliáceos, foi relacionada com áreas de menor abundância de biqueirão na costa da California (Alvariño,1980)³⁴. O biqueirão parece adoptar uma estratégia fazendo a postura onde estes predadores ocorrem em menor

abundância, o que parece estar também patente nesta campanha no padrão de distribuição dos ovos de sardinha.

4.2.4. Conclusões

O estudo da distribuição geográfica dos estados larvares de sardinha colhidos em quatro campanhas sazonais, permitiram observar diversas situações ao longo da costa portuguesa e comparar os resultados com os que foram obtidos por outros autores para as mesmas campanhas.

As ocorrências de estados larvares parece terem sido afectadas pelas condições oceanográficas prevalecentes de afloramento e de convergência costeira. As concentrações de estados larvares foram observadas em densidades progressivamente maiores desde Agosto de 1985 até Março de 1986, verificandose que a costa ocidental, para norte do cabo Espichel, foi a zona onde ocorreram as maiores densidades.

A distribuição por classes de comprimentos dos estados larvares na costa ocidental durante a campanha de Outono, sugeriu a existência de um transporte para norte e, nas duas campanhas que se seguiram (Inverno e Primavera) em geral um transporte para sul.

As condições de convergência costeira com ventos predominantemente de sul e simultâneamente variáveis, observados durante a campanha de Outono, traduziram-se numa distribuição nerítica dos estados larvares na costa ocidental, para norte do cabo da Roca enquanto que na costa algarvia a sua distribuição parece ter estado sujeita a condições intermitentes, uma vez que se observaram ocorrências de estados larvares junto à costa e também em estações mais oceânicas.

Na campanha de Inverno, parece ter-se verificado uma retenção de estados larvares junto à costa, na área compreendida sensivelmente entre o cabo da Roca e o cabo Espichel, facto que pode ter estado associado a uma frente salina resultante da descarga do rio Tejo e, também, a uma possível compressão relacionada com a aproximação à costa de águas oceânicas mais quentes e mais salinas, verificada nesta época (Moita, 2001)²⁴. Esta zona já vem sendo realçada por diversos autores, devido às suas características hidrodinâmicas (Fiúza, 1983)²⁶ favoráveis à retenção, por exemplo de juvenis de sardinha (Dias *et al.*, 1996)⁶.

A presença de frentes termohalinas observadas e descritas por outros autores para as campanhas estudadas, parece terem desempenhado o papel de barreiras controlando a dispersão e o transporte dos ovos e dos estados larvares para águas mais oceânicas e adversas. Por exemplo, as condições oceanográficas observadas por Cunha (2001)²³ e Moita (2001)²⁴ durante a campanha de Inverno revelaram a presença, do lado oceânico da área amostrada, de águas mais quentes e mais salinas e do lado costeiro, a presença de águas mais frias e menos salinas, resultando numa frente termohalina bem definida. Os estados larvares mantiveram-se entre o bordo e o meio da plataforma, na zona de transição entre as duas massas de água diferentes, aparentando apenas um transporte para sul. Já na campanha de Primavera, em que foi registada a ocorrência de fortes ventos de norte favoráveis ao afloramento, fortes descargas fluviais e a ocorrência de uma frente menos acentuada na costa ocidental, a distribuição dos estados larvares indicou não só um transporte para sul mas também para longe da costa, principalmente entre as latitudes da Figueira da Foz e do cabo da Roca, parecendo em parte, sairem da área de amostragem ao contornarem este cabo. Ainda no que respeita a esta campanha e na costa sul. Moita (2001)²⁴ sugeriu a ocorrência de um fluxo de águas oceânicas mais salinas e mais quentes em direcção à costa, constituindo uma frente, que parece ter delimitado a distribuição dos estados larvares sobre toda a plataforma continental.

As distribuições geográficas por classes de comprimento nas quatro campanhas e por idades na campanha de Primavera, ao longo de toda a costa, comparadas com as de fito e zooplâncton, já descritas por outros autores para estas campanhas, sugeriram que, de forma geral, as condições de transporte norte-sul foram favoráveis.

A distribuição observada, por exemplo, na campanha de Primavera na costa ocidental a norte do cabo Carvoeiro, coincidiu com áreas de prevalência de dinoflagelados em relação a diatomáceas, enquanto que para sul deste cabo

prevaleceram as diatomáceas em relação aos dinoflagelados. Nesta área, a sul do cabo Carvoeiro, sendo uma das áreas em que coincidiram as distribuições dos máximos de zooplâncton e de estados larvares de sardinha, verificou-se que estes possuíam idades médias de cerca de 14 dias, presumindo-se já capacidade para ingerirem zooplâncton de maiores dimensões como, por exemplo copépodes, e também capacidade de fuga para sobreviverem a possíveis acções de predação.

Em relação a factores negativos na área de distribuição dos estados larvares, deu-se especial importância - para além da prevalência de diatomáceas já referida - a predadores, como por exemplo eufausiáceos e taliáceos. Na campanha de Primavera por exemplo, se por um lado houve uma abundância elevada de estados larvares de sardinha nas estações mais oceânicas, por outro lado pode ter havido uma acção negativa de predação, pois houve uma parcial sobreposição com grandes concentrações de taliáceos. No entanto, devido ao transporte que parece ter sido exercido no sentido costa-largo, a área de amostragem foi insuficiente para que se pudesse esclarecer e adiantar hipóteses em relação ao possível destino destes estados larvares.

A campanha de Primavera, dada a abundância de estados larvares desta espécie observada ao longo de toda a costa, poderia ter contribuído para um bom recrutamento, mas as condições físicas e biológicas - fortes ventos de norte, divergência costeira e transporte para águas oceânicas e a abundância de predadores - parece não terem sido favoráveis. Contudo, os dados disponíveis não foram suficientes pois seria importante, por exemplo, a aquisição de dados de correntes e o alargamento da área de amostragem.

Os fenómenos de afloramento relacionados com alterações globais, que parece virem a intensificar-se, continuam a ser estudados em larga escala numa tentativa de compreensão das condições que alteram os padrões de recrutamento, em especial de espécies pelágicas de vida curta com grande importância económica, como é o caso da sardinha. Os resultados destes estudos convergem para relações fortemente positivas entre o aquecimento global, o intensificar de regimes de vento e, em consequência disso, o intensificar dos episódios de afloramento nas épocas de reprodução destas espécies, a tendência decrescente na produção primária e secundária, e a tendência decrescente dos índices de recrutamento provavelmente como consequência do insucesso da sobrevivência nos primeiros estados do ciclo de vida. Assim se pode inferir dos estudos realizados por exemplo por Cushing $(1990)^{10}$, Mann $(1992)^9$, Dias *et al.* $(1996)^6$ Schwartzlose, *et al.* $(1999)^5$, Santos *et al.* $(2001)^{35}$ e Borges *et al.* $(2003)^{36}$.

Referências

- ³ ICES (2002) Report of the Working Group on Recruitment Processes. ICES C.M. 2002/C:14.
- ⁴ Parrish, R.H., Bakun, A., Husby, D.M. e Nelson, C.S. (1983) Comparative climatology of selected environmental processes in relation to eastern boundary current pelagic fish reproduction. Proceedings of a joint FAO-IOC sponsered "Expert consultation to examine changes in abundance and species composition of neritic fish stocks", San Jose, Costa Rica, 18-29 April 1983.
- ⁵ Schwartzlose, R.A., Alheit, J., Bakun, A., Baumgartner, T.R., Cloete, R., Crawford, R.J.M., Fletcher, W.J., Green-Ruiz, Y., Hagen, E., Kawasaki, T., Lluch-Belda, D., Lluch-Cota, S.E., MacCall, A.D., Matsuura, Y., Nevarez-Martinez, M.O., Parrish, R.H., Roy, C., Serra, R., Shust., K.V., Ward, M.N. e Zuzunaga, J.Z. (1999) Worldwide large-scale fluctuations of sardine and anchovy populations. S. Afr. J. mar. Sci. 21: 289-347.
- ⁶ Dias, C.A., Pestana, G., Soares, E. e Marques, V. (1996) Present state of sardine stock in ICES divisions VIIIc and Ixa. ICES W.D. 13-22 August 1996.
- ⁷ Oliveira, P.B. e Fiúza, A.F.G. (1998) Seasonal and interannual variability of sea surface temperature in the NE Atlantic coastal upwelling region using NOAA/AVHHR data. ICES, C.M. 1998/R:20.
- ⁸ Lasker, R. (1984) The role of a stable ocean in larval fish survival and subsequent recruitment, p. 79-87. *In* R. Lasker (ed.), Marine fish larvae: morfology, ecology, and relation to fisheries. Univ. Wash. Press, Seattle.
- ⁹ Mann, K.H. (1992) Physical influences on biological processes: how important are they? S.Afr. J. mar. Sci. 12: 107-121.
- ¹⁰ Cushing, D.H. (1990) Plankton production and year-class strength in fish populations: an update of the match/mismatch hypotesis. *In* J.H.S. Blaxter e A.J. Southward (eds.), Advances in Marine Biology, **26**, p.249-293, Academic Press Ltd.
- ¹¹ Ware, D.M. e Lambert, T.C. (1985) Early life history of atlantic mackerel (*Scomber scombrus*) in the southern Gulf of St. Lawrence. *Can J. Fish. Aquat. Sci.* **42**: 577-592.
- ¹² McGurk, M.D. (1984) Effects of delayed feeding and temperature on the age of irreversible starvation and on the rates of growth and mortality of Pacific herring larvae. *Mar. Biol.* 84: 13-26.
- ¹³ Pepin, P. (1991) Effect of temperature and size on development, mortality, and survival rates of the pelagic early life history stages of marine fish. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **48**: 503-518.
- ¹⁴ Ahlstrom, E.H. (1954) Distribution and abundance of egg and larval populations of the Pacific sardine. *Fish. Bull.* **93**.
- ¹⁵ Blaxter, J.H.S. e Hunter, J.R. (1982) The biology of Clupeoid fishes. Advances in Marine Biology. Academic Press ed., **20**: 1-223.

¹ Figueiredo, I. e Santos, A.M. (1988) On sexual maturation, condition factor and gonadosomatic index of *Sardina pilchardus* Walb., off Portugal (1986/1987). ICES C.M. 1988/H:70.

² Soares, E. (1999) Reproductive biology of sardine (*S.pilchardus*, Walb.) off portuguese coast: seasonal evolution of sexual maturity, condition factor and gonadosoamtic index in 1991-1998.

¹⁶ van der Lingen (1994) Effect of particle size and concentration on the feeding behaviour of adult pilchard, *Sardinops sagax. Mar. Ecol. Prog. Ser.* **109**: 1-13.

- ¹⁷ Lasker, R. e Zweifel, J.R. (1978) Growth and survival of first-feeding northern anchovy (*Engraulis mordax*) in patches containing different proportions of large and small prey. p. 329-354 *In* J.H. Steele (ed.) Spatial Pattern in Plankton Communities, Plenum, New York.
- ¹⁸ Cushing, D.H. (1974) The natural regulation of fish populations p. 399-412 *In* F.R. Harden Jones (ed.) Sea Fisheries Research. Elek Science, London.
- ¹⁹ Hjort, J. (1914) Fluctuations in the great fisheries of northern Europe viewed in the light of biological research. *Rapp. et Proc. – Ver., Cons. Perm. Internat. Explor. Mer, 20. Copenhague.*
- ²⁰ McGurk, M.D. (1986) Natural mortality of marine pelagic fish eggs and larvae: role of spacial patchiness. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **34**: 227-242.
- ²¹ Smith. P.E. e Richardson, S.L. (1977) Standard technics for pelagic fish eggs and larva surveys. *FAO Fish. Tech. Pap.*, **175**, 100p.
- ²² Steel, R.G. e Torrie, J.H. (1980) Principles and Procedures of Statistics. A Biometrical approach. 2nd ed. McGraw-Hill New York, 633p.
- ²³ Cunha, M.E. (2001) Physical control of biological processes in a coastal upwelling system: Comparison of the effects of coastal topography, river run-off and physical oceanography in the northern and southern parts of western portuguese coastal waters. Tese de doutoramento no ramo de Ciências do Mar, Universidade de Lisboa, Portugal 293p.
- ²⁴ Moita, M.T. (2001) Estrutura, variabilidade e dinâmica do fitoplâncton na costa de Portugal continental. Tese de doutoramento no ramo de Ecologia e Biosistemática, Universidade de Lisboa, Portugal 272p.
- ²⁵ Hunter, J.R. (1984) Feeding ecology and predation of marine fish larvae p. 33-77. *In* R. Lasker (ed.), Marine Fish Larvae: Morfology, Ecology, and Relation to Fisheries, Univ. Wash. Press, Seattle.
- ²⁶ Fiúza, A. (1983) Upwelling patterns off Portugal, p.85-98 *In* E. Suess e J. Thied (eds.) Coastal Upwelling, its Sediment Record. Part A. Responses of the sedimentary Regime to Present Coastal Upwelling. Plenum, New York.
- ²⁷ Vlymen, W. J. (1977) A mathematical model of the relationship between larval anchovy (*Engraulis mordax*) growth, prey microdistribution, and larval behavior. *Env. Biol. Fish.* 2 (3): 211-233.
- ²⁸ Lasker, R. (1978) The relation between oceanographic conditions and larval anchovy food in the California Current: identification of factors contributing to recruitment failure. *Rapp. P.v. Réun. Cons. Int. Expl. Mer* **173**: 212-230.
- ²⁹ Lasker, R. (1981) Factors contributing to variable recruitment of the northern anchovy (*Engraulis mordax*) in the California Current: contrasting years, 1975 through 1978. *Rapp. P.-v. Réun. Cons. Int. Expl. Mer* **178**: 375-388.
- ³⁰ Ré, P. (1999) Ictioplâncton Estuarino da Península Ibérica (Guia de Identificação dos Ovos e Estados Larvares Planctónicos). Câmara Municipal de Cascais.
- ³¹ Farinha, A. e Meneses, I. (1980) Ictioplâncton do Estuário do Sado. Relatório de Estágio Licenciatura da Faculdade de Ciências da Universidade de Lisboa.
- ³² Blaxter, J.H.S. e Staines, M.E. (1971) Food searching potential in marine fish larvae, p. 467-485 *In* D.J. Crisp (ed.) 4th European Marine Symp. Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- ³³ Theilacker, G.H. e Lasker, R. (1974) Laboratory studies of predation by Euphausiid shrimps on fish larvae p. 287-299 *In* J.H.S. Blaxter (ed.) The Early Life History of Fish. Springer-Verlag, Berlin.
- ³⁴ Alvariño, A. (1980) The relation between the distribution of zooplankton predators and anchovy larvae. *Calif. Coop. Oceanic Fish. Invest. Rep.* **21**: 150-160.
- ³⁵ Santos, A.M., Borges, M.F. e Groom, S. (2001) Sardine and horse mackerel recruitment and upwelling off Portugal. *ICES J.Mar. Sci.*, **58**:589-596.
- ³⁶ Borges, M.F., Santos, A.M., Crato, N., Mendes, H. e Mota, B. (2003) Sardine regime shifts off Portugal: a time series analysis of catches and wind conditions. *Sci. Mar.* 67: 235-244.

Capítulo 4.3

Distribuição e crescimento de estados larvares de verdinho no bordo da plataforma continental da costa NW de Portugal

Capítulo 4.3

Distribuição e crescimento de estados larvares de verdinho no bordo da plataforma continental da costa NW de Portugal

Distribution and growth of blue whiting larvae over the shelf edge off the NW Portuguese coast

(relatório de projecto em 1996, submetido ao *Fish. Res. Journal* e aceite em versão reduzida – a ser submetido com essas alterações)

Isabel Meneses

Abstract

The distribution and growth of blue whiting larvae sampled in March 1996 over the shelf edge of the western Portuguese coast, was analysed within the scope of Shelf Edge Fisheries and Oceanography Studies (SEFOS). A multiple opening-closing net was used in stratified oblique hauls to 200m depth, and a CTD cast was performed at each station. Temperature and salinity data were analysed to 250m, for environmental conditions. At 10m depth temperatures ranged between 13.8 and 15.2°C and salinities between 35.3 and 36.1. Temperature and salinity did not seem directly related to blue whitng larvae distribution and growth. Most larvae occurred in the upper 150m and the highest densities were present in two of the six transects at the latitudes of 41°26'N and 39°45'N. Horizontal (inshore-offshore) and vertical distributions seem to be different along the area; in the two northernmost transects smaller/younger larvae were more abundant in offshore stations and in deeper strata, while in the southernmost transects blue whiting smaller/younger larvae were present both inshore and offshore but they were mainly distributed in the upper depth strata. Vertical distribution of temperature and salinity in the southern transects suggest water movement towards the surface which can be at the origin of the reversed distribution of the larvae. On the other hand, bottom topography in the area of Nazaré Canyon (centred at 39°36'N) is suggested as beeing important to spawning behaviour conditioning spawning activity closer to the coast. Instantaneous growth rates were analysed separately from two northern and southern

Instantaneous growth rates were analysed separately from two northern and southern transects ($G_N=0.103$; r²=0.82, p<0.0005, n=108; and $G_S=0.088$; r²=0.84, p<0.0005, n=143 for north and south respectively), since significant spatial differences in growth rates were observed. According to these results larvae from the north were growing significantly faster than larvae from the south (t=2.45, p=0.008, v=247).

Key words: blue whiting; larvae; distribution; length; age; growth; portuguese coast

4.3.1. Introduction

Blue whiting (*Micromesistius poutassou*, Risso 1826) is a pelagic species living between 160 and 3000m depth (Svetovidov, 1984a) and with a geographical distribution ranging between the Mediterranean Sea and the North Atlantic. In the Portuguese coast highest concentrations of adults have been registered between 200m and 500m depth over the shelf slope (Cardador, 1983). Within the first year of life growth is very fast and, in the Iberian Peninsula, first maturity takes place between 23 and 26cm total length (Cunha, 1992). Temperature and food availability are important for blue whiting reproduction (Cunha, 1992), which takes place in Winter-Spring (Russel, 1976) beyond the shelf break from about 300 to 600m depth (Coombs <u>et al</u>., 1981 and Cunha, 1992). After about 4 days of incubation at 10°C (Seaton and Bailey, 1971), larvae hatch and ascend towards the surface and, about five days later, they start exogenous feeding, which is mainly composed of copepod eggs and nauplii (Conway, 1980 and Hillgruber, <u>et al.</u>, 1995).

The study area off the portuguese coast is located over the continental shelf edge, between 41° 26′ and 38° 50′N. In this area the continental shelf is wide (\cong 50km) and is roughly divided in two by the Nazaré submarine canyon centered at 39° 36′N. These two areas, according to Fiúza (1983), have different hydrodinamism; the area North of the canyon is particularly homogeneous which is reflected in high zooplankton production that increases over the continental shelf in March, maintaining high levels until October (Cunha, 1993).

The present study is a contribution to the distribution and growth of blue whiting larvae. After the analysis of horizontal and vertical distributions of blue whiting larvae, by abundances and ages, study area was splitted in two and growth was compared in the two considered sub-areas (north and south). The northern area was centered at latitude 41° 07′N and the southern area at latitude 39° 33′N nearby the Nazaré canyon.

4.3.2. Methods

4.3.2.1. Sampling

Samples were collected on board of RV "Heincke" from 8 to 13 March 1996 in the area between the river Minho (41° 26′N) and Lisbon (38° 50′N) and distributed over 6 transects (Fig.1). At each station, oblique hauls were carried out using a multiple-opening-closing-net equipped with 200 μ m mesh apperture nets between the surface up to a maximum of 200m depth, when allowed by station depth, according to following strata: from 200 to 150m; from 150 to 100m; from 100 to 50m; from 50 to 25m and from 25m to the surface (Kloppmann <u>et al</u>, 1996). Samples were stored in buffered formaldehyde 4% seawater solution to pH 8.5-9. One CTD cast was performed at each station down to 1000m or about 5m above the bottom. Since hauls were done to 200 m depth we present temperature and salinity results up to 250m depth.



Figure 1. Station grid of RV "Heincke" cruise off Portugal

4.3.2.2. Horizontal and vertical distribution

Throughout this paper the term "larvae" refers to all post-hatch individuals sampled independently of their size.

Larvae were sorted and counted. In each sample 100 larvae, when present, were randomly selected and standard lengths were taken using a calibrated image analysis system.

Horizontal distributions of larvae were standardised (N^o.m⁻²) considering the number of larvae present, the maximum depth sampled and water filtered in each station.

For vertical distributions in the study area, the number of larvae in each stratum was standardised (N°.m⁻³) considering the volume of water filtered. Corresponding average standard length (mm) of larvae by stratum is also presented.

Vertical distributions were summarized grouping larvae in two size categories (\leq 3.5 and > 3.5 mm standard length) and grouping transects E and F (stations 128 to 134) as representing the northern part of the area, and B and C (stations 138 to 144) as representing southern part of the area. Within these stations, those with bottom depths under 1000m were considered inshore, and those over 1000m, offshore. Procedures for grouping results were as follows: only positive stations were considered; the number of larvae by stratum is the sum of larvae in the target category and group, extrapolated for the entire sample if there were more than 100 in the entire sample; volume of water is the total volume in stratum and group; the average number of larvae per volume of water was transformed to logarithms. In total 4 groups of stations were considered – two offshore groups (stations 128 to 132 and 138 to 144) and two inshore groups (stations 129 to 134 and 140 to 143).

4.3.2.3. Otolith processing and ageing

Sagittae and *lapilli* were removed and mounted in a glass slide using mounting medium Entellan. Microstructure was examined assuming that increments are daily rings (Gjosaeter <u>et al.</u>, 1979 and Townsend and Shaw, 1982). Increments of both sagittae were interpreted and counted by one reader and, when necessary, confirmed observing <u>lapilli</u>.

Inicial examinations were done in order to determine which increment should be considered the first to count after hatch check, *i.e.*, the first feeding check. The conclusion was that, on average, 5 narrow increments were present after hatching and before the first well marked increment. This increment was considered the first feeding check, in accordance with Coombs and Hiby (1979). To assign the age to the larva 5 days were added to the number of daily increments counted in each otolith.

The best estimate of readings of each otolith was calculated by the weighted average of three readings of each otolith. To each reading, a confidence rank was assigned (the weight given to each count) based on a subjective scale (Campana and Jones, 1992) from 1 (low confidence) to 5 (high confidence). Age was assigned to each of the two sagitta and the mean of both assigned to the larva in question.

4.3.2.4. Growth

The exponential growth model $L = ae^{GX}$ was used to describe growth of blue whiting larvae and, after log transformation, fitted to a simple linear regression model using the least squares method for the transformed equation ln L = ln a + GX. In these equations L is the standard length of the larvae, a is the standard length at age 0 and G is the instantaneous growth rate. Two regression lines were obtained by pooling the results from transects E and F to represent the north, and transects B and C for the south of the area respectively. Dependence of standard length (*L*) on age of larvae for each of the two regression lines, was tested by analysis of variance (Zar, 1984) calculating the F statistic, F=regressionMS/residual MS, for the critical value of $F_{0.05(1),1,(n-2)}$.

Growth rates determined were statistically compared using Student's <u>t</u> one tailed test for H_0 : $G_1 < G_2$ against H_A : $G_1 > G_2$, for $\alpha = 0.05$ (Zar, 1984).

4.3.3. Results and Discussion

4.3.3.1. Temperature and salinity

During the period of sampling, temperatures at 10m depth ranged from 13.8 to 15.2°C and salinity from 35.3 to 36.1 (Fig. 2). Figure 3 shows the vertical distribution of temperature and salinity to 250m depth. On transect A, between 50 and 100m, there was an intrusion of warmer and more saline water. Vertical temperature and salinity distributions suggest the occurrence of some upwelling along transects A and B. Transect D shows a vertical mixture of the water column to about 150m depth. Shallower stations, mainly on transects E and F, show low salinities as a result of fresh water input from nearby rivers.



Figure 2. Horizontal distribution of 10m depth temperatures (a) and salinities (b)



Figure 3. Vertical distribution of temperatures (left) and salinities (right)

4.3.3.2. Horizontal and Vertical distribution

Blue whiting larvae seem to have two distinct distribution patterns in the study area, with transect D (40° 20'N), where no larvae were found, as a separator (Figs. 4 and 5).



Figure 4. Horizontal distribution $(n^{\circ}.10m^{-2})$ and mean standard length of *M*. *poutassou* larvae by station


Figure 5. Vertical distribution $(n^{\circ}.100m^{-3})$ of *M. poutassou* larvae in every sampled station and mean standard length (*sl mm*) by strata

On transect F smaller larvae (mean SL=3.34mm; s=1.81) occurred at relatively high abundance (>1000.10m⁻²) on offshore station, becoming bigger (mean SL=6.14mm; s=1.08) and less abundant (<100.10m⁻²) towards the coast. On the contrary, on transects south to transect D, horizontal distribution of larvae was more homogenous. On transect C, abundances were relatively high in the four stations, and recently hatched larvae (mean SL=2.86mm; s=0.21) were abundant in the two inshore stations. Although on transect B blue whiting larvae were poorly represented, again smaller/recently hatched larvae (mean SL=2.2mm; s=0.19) were present in station more inshore.

The majority of blue whiting larvae occured in the upper 150m (Fig. 5) in accordance with Coombs and Pipe (1978), who described one peak of larvae in the upper 100m. Temperatures ranged, at these depths, between 13.7 and 14.8 °C and salinities between 34.8 and 36.0.

For a better comparison of inshore/offshore and north/south vertical distributions, mean abundances (log (N°.100m⁻³ +1)) of blue whiting larvae were plotted considering standard length categories \leq 3.5mm and >3.5mm (Fig. 6).

In the northern area densities of small larvae (≤ 3.5 mm standard length) were higher in offshore stations than in inshore stations, suggesting offshore spawning and subsequent inshore transport of larvae. In the south, small larvae were well represented both offshore and inshore stations.



Figure 6. Vertical distribution $(\log(n^{\circ}.100m^{-3}+1))$ of *M. poutassou* larvae in north and south of study area. Data grouped by bottom depth of station <1000m and >1000m and by standard lenght of larvae <3.5mm and >3.5mm

In offshore stations the maximum density of small larvae, occured in strata between 50 and 100m depth, and in inshore stations at the surface strata between 0 and 25m depth. Larger larvae were also present although in higher densities in offshore stations.

The different patterns of distribution between north and south of the study area, do not seem to be related either to temperatures or salinities, since higher abundances occurred in stations with a wide range of mean temperatures at 10m depth (from 14.1 to 14.8°C) and mean salinities at 10m depth (from 35.7 to 36.1) (see Fig. 2).

On the other hand, the apparent reversed distribution of larvae in the south can be a consequence of adult behaviour conditioned by Nazaré canyon. Adult individuals tend to follow bottom topography (V. Marques pers.com.) coming closer to the coast in the canyon region. We suggest larvae distribution in this area, is a natural consequence of spawning in deep waters, which here are close to the coast, that ascend rapidly to the surface and spread. Temperature and salinities vertical distributions on transects B and C (Fig. 3) suggest the occurrence of upwelling movements maybe at the origin of ascending of the small larvae to surface.

In stations from transect A, temperatures were around 15°C which could be considered too high for egg survival. Coombs and Hiby (1979) tested the development of blue whiting eggs at different temperatures and no eggs survived at temperatures above 15.79°C. The upper limit determined for successful development of the eggs was about 14.5°C. On the other hand, there were stations where occurences were high, for example in station 138 (Figs. 4 and 5), where the range of temperatures varied between 12.6°C at 200m depth and 14.8°C at the surface, suggesting that temperature is not the most important factor. In effect Pepin (1991), discussing the effect of temperature on the eggs and larvae of marine fish, concluded that temperature is important during early life development stages each <u>per se</u> but has little influence on the cumulative survival indicating hydrodinamism to play a more important role.

4.3.3.3. Age and growth

4.3.3.3.1. Age

Not every sample had larvae which could be aged, since in some larvae no otoliths could be found. This may be a consequence of some problem with preservation, or a particular characteristisc on the composition of the accompanying plankton, resulting in a change in pH.

Results of vertical distribution of aged larvae are presented in Fig. 7.

In transect F the younger larvae were present in offshore station becoming older towards the coast.

In contrast, in transect C the oldest larvae were present in the two offshore stations where ages ranged between 5 and 21 days while in the two inshore stations of this transect, ages varied between 5 and 8 days. In these two inshore stations most of the larvae had no otoliths but mean standard lengths, as described before, indicate these to be recently hatched larvae.



Figure 7. Vertical distribution of mean ages (days) of *M. poutassou* larvae in transects B, C, E and F

According to these results spawning started earlier in the northern stations, wich is not in agreement with Cunha (1992), where spawning is said to take place from south to the north. On the other hand, the same author says that mature individuals off the portuguese coast were sampled about to spawn from January to April and individuals in spawning stage VI were sampled in February. So, the period of our sampling seems to be within the spawning period in the area.

4.3.3.3.2. Growth

Instantaneous growth rates were determined grouping results from the northernmost transects E and F representing north area, and from transects B and C representing south area. The results (Fig. 8) suggest that larvae from northern stations grew faster than those from the south: $G_N = 0.103$ (r²=0.82, p<0.0005, n=108), and $G_S = 0.088$ (r²=0.84, p<0.0005, n=143).

As it can be seen on Fig. 8 a), there is an assigned 25 days old larva, with a below average standard length. We decided to maintain this result after confirmation of the reading of daily rings. Perceived confidence in both sagittae readings was 4, and 20 increments were counted for both, indicating no ambiguity in the age determination. The exclusion of this larva would have resulted in an even greater difference between the predicted growth rates of larvae from the north and south areas.

Regression lines, obtained by fitting the exponential model using least squares for the log-transformed standard lengths for both north and south data, were tested by an analysis of variance for the representativeness of their slopes, before testing their differences. Results from the analysis are presented in Table 1.

Residuals from these regression lines (Fig. 8b, 8c) are not randomly distributed and variance is not randomly distributed across the entire data range. This is a serious limitation of our results and it must be considered if estimating age using these regression models.

Nevertheless, the two regression line slopes were compared using Student's \underline{t} one tailed test (Zar, 1984).

Growth rate of larvae from the north was significantly greater than growth rate of larvae from the south (t=2.45, P = 0.008, v = 247 and $t_{0.05(1), 247} = 1.653$).

| North (#128-134) | SS | DF | MS |
|----------------------------|-----------|-----|----------|
| Total | 30.17513 | 107 | |
| Regression | 24.72714 | 1 | 24.72714 |
| Residual | 5.447987 | 106 | 0.051396 |
| F | 481.1093 | | |
| F _{0.05(1).1.106} | 3.92 | | |
| Р | <<0.0005 | | |
| South (#138-141) | | | |
| Total | 10.23184 | 142 | |
| Regression | 8.550243 | 1 | 8.550243 |
| Residual | 1.681597 | 141 | 0.011926 |
| F | 716.9282 | | |
| F _{0.05(1).1.141} | 3.91 | | |
| Р | << 0.0005 | | |

Table 1. Regression analysis of variance for growth rates results of larvae of northern and southern stations



Figure 8. Relationships between log transformed standard length (mm) and age (days) of *M. poutassou* larvae; a) stations 128-134 representing north and 138-144 representing south; b) residuals from north area; c) residuals from south

Acknowledgements

I would like to thank Dr Mathias Kloppmann, the Captain, the crew and all the scientific team on board RV Heincke. Thanks are due to Doctor Dave Reid, to Fátima Borges, to João Pereira, Yorgos Stratoudakis, to Martin Bailey and to anonymous referees for critical reading of the manuscript.

This work was funded by EU/AIR project "SEFOS AIR CT93 1105".

References

Cardador, F., 1983. Indices of abundance from groundfish surveys in the Portuguese continental coast Div. IXa) during 1979/82. ICES C.M. 1983/G:45, 29 pp.

Campana, S.E. and Jones, C.M., 1992. Analysis of Otolith Microstructre Data. <u>In</u>: D.K. Stevenson and S.E. Campana (Editors), Otolith Microstructure Examination and Analysis. Canada Special Publication of Fisheries and Aquatic Sciences 117: 73-100.

Coombs, S.H. and Hiby, A.R., 1979. The development of the eggs and early larvae of blue whiting, <u>Micromesistius poutassou</u> and the effect of temperature on development. J. Fish. Biol. 14: 111-123.

Coombs, S.H. and Pipe, R.K., 1978. The distribution, abundance and seasonal occurence of the eggs and larvae of blue whiting, <u>Micromesistius</u> <u>poutassou</u> (Risso) in the eastern North Atlantic. ICES C.M. 1978/H:45, 19 pp.

Coombs, S.H., Pipe, R.K. and Mitchell, C.E., 1981. The vertical distribution of eggs and larvae of blue whiting (<u>Micromesistius poutassou</u>) and mackerel (<u>Scomber scombrus</u>) in the eastern North Atlantic and North Sea. In: R. Lasker and K. Sherman (Editors), The Early Life History of Fish: Recent Studies. Rapp. P.-v. Réun. Cons. int. Explor. Mer, 178: 188-195.

Conway, D.V.P., 1980. The food of larval blue whiting <u>Micromesistius</u> poutassou (Risso 1826), in the Rockall area. J. Fish. Biol., 16: 709-723.

Cunha, M., 1992. On the reproductive biology of blue whiting (<u>Micromesistius poutassou</u>, Risso 1826) from the portuguese coast (ICES-Division IXa). Bol. Inst. Nac. Invest. Pescas, Lisboa, 17: 5-31.

Cunha, M.E., 1993. Seasonal variation of the zooplankton biomass over the Portuguese continental shelf. ICES C.M. 1993/L:62, 15 pp.

Fiúza, A.F.G., 1983. Upwelling patterns off Portugal. In: E. Suess and J. Thiede (Editors), Coastal Upwelling. Its sediment record, Part A. Plenum Press, pp. 58-98.

Gjosaeter, J., Beck, I.M., and Monstad, T., 1979. Primary growth rings in blue whiting otoliths. ICES C.M. 1979/H:32, 12 pp.

Hillgruber, N., Kloppmann, M. and Westernhagen, H., 1995. Distribution of blue whiting <u>Micromesistius poutassou</u> larvae in the Porcupine Bank area,

West of Ireland, in relation to hydrography and the feeding environment. ICES C.M. 1995/H:27, 23 pp.

Kloppmann, M., Franco, C., Lanzós, A.L., Solá, A., Conway, D., Wahl, E., Hillgrubber, N., Farinha, A., Lopes, P., 1996. Distribution of blue whiting (<u>Micromesistius poutassou</u> Risso 1826) larvae along western Iberian Coast. Results from a joint research cruise to Spanish and Portuguese waters. ICES C.M. 1996/S:2, 18 pp.

Pepin, P., 1991. Effect of temperature and size on development, mortality and survival rates of the pelagic early life history stages of marine fish. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 48: 503-517

Russel, F.S., 1976. The Eggs and Planktonic Stages of British Marine Fishes. Academic Press, London, 524 pp.

Seaton, D. and Bailey, R.S., 1971. The identification and development of the eggs and larvae of the blue whiting <u>Micromesistius poutassou</u> (Risso). J. Cons. int. Explor. Mer, 34 (1): 76-83.

Svetovidov, A.N., 1984a. Gadidae. <u>In</u>: P.J.P. Whitehead, M.L. Bauchot, J.C. Hureau, J. Nielsen and E. Tortonese (Editors), Fishes of the North-Eastern Atlantic and Mediterranean, vol. II. UNESCO, Paris, pp. 677-679.

Townsend, D.W. and Shaw, R.F., 1982. Daily growth increments in otoliths of blue whiting, <u>Micromesistius poutassou</u> (Risso) from above the Arctic Circle. Sarsia, 67 (3): 143-147.

Zar, J.H., 1984. Biostatistical analysis. 2nd ed. Prentice-Hall, (Editors), Englewood Cliffs, New Jersey, 718 pp.

<u>Capítulo 5</u>

A Fase Juvenil - Idades e Crescimento

Capítulo 5

A fase juvenil – Idades e Crescimento

Resumo

A variabilidade sazonal e anual do crescimento da sardinha na fase juvenil e o crescimento dos seus otólitos, foram observados e discutidos sendo estimados parâmetros de crescimento e ajustados os modelos que melhor parecem descrevê-lo.

A análise da microestrutura dos *sagittae* de juvenis de sardinha colhidos em 1989 e em 1990 na Lagoa de Óbidos e em Peniche, permitiu determinar as suas datas de nascimento que sugeriram uma actividade reprodutora fora da época principal de postura. Estes resultados indicam que a actividade reprodutora da sardinha pode ocorrer durante todo o ano e que, possivelmente, os indivíduos nascidos em 1988 terão sido resultado de postura tardia de indivíduos de idade 0, observados no ano anterior (1987) por outros autores.

As relações estabelecidas entre peso e comprimento e entre o comprimento e a idade sugeriram algumas diferenças interanuais e sazonais no crescimento dos indivíduos estudados. A relação peso-comprimento foi descrita pelo modelo potencial e a relação comprimento-idade pelos modelos linear e exponencial. Neste último caso, depois de efectuadas comparações entre os parâmetros dos dois modelos escolheu-se o linear para descrever a relação comprimento-idade.

As taxas de aumento de peso em relação ao comprimento, descritas pelo modelo potencial, dos juvenis de sardinha capturados, parecem apresentar uma variabilidade principalmente inter-anual. Em Peniche entre Inverno e Primavera de 1989 não foram significativamente diferentes, mas foram diferentes entre as Primaveras de 1989 e de 1990 e na Lagoa de Óbidos foram diferentes entre os Verões de 1989 e de 1990. Por outro lado, os factores de condição relativos estimados, parece terem sido significativamente inferiores para os juvenis de Peniche colhidos no Inverno de 1989. As taxas de crescimento somático não apresentaram diferenças significativas entre as três épocas, mas os indivíduos colhidos no Inverno de 1989 em Peniche eram significativamente menores do que os que foram colhidos nas Primaveras de 1989 e de 1990.

Analisados os resultados dos juvenis e a variabiliade anual e sazonal nas taxas de crescimento estimadas, ajustou-se o modelo de Gompertz ao conjunto geral de dados. Este modelo apresentou uma inflexão da curva cerca dos 84 dias de idade. Contudo, apesar de um coeficiente de determinação alto, indicando um bom ajuste da curva estimada, nos dados de juvenis anteriores ao ponto de inflexão houve indicação de uma sobrestimação das taxas de crescimento pelo modelo de Gompertz, sugerindo uma inflexão anterior, mais próxima da metamorfose, que deverá ser determinada em estudos posteriores. Os dados foram estratificados em três grupos (um respeitante a estados larvares e dois a juvenis). As taxas de crescimento absolutas, estimadas pelos modelos lineares ajustados, revelaram-se semelhantes às taxas estimadas por outros autores para estados larvares da costa portuguesa e para juvenis colhidos no mar Cantábrico.

Foi sugerido um modelo geral teórico com dois ciclos, para descrever o crescimento somático da fase não-explorada da sardinha, em que o primeiro se situa cerca dos 30-40mm de comprimento padrão e o outro cerca dos 120mm.

A variabilidade das taxas de crescimento dos otólitos nas relações raio dos otólitos/comprimento e raios/idade, parece ser menos evidente do que a das taxas de crescimento somático nas relações comprimento/idade, facto atribuído às características conservadoras dos otólitos.

As relações entre os raios dos otólitos/comprimentos e raios dos otólitos/idades dos juvenis de diversos locais da costa ocidental norte portuguesa, foram descritas por dois modelos gerais. O modelo geral que melhor descreveu o crescimento dos raios dos otólitos, quando relacionadao com o comprimento padrão, foi o de von Bertalanffy e o modelo que melhor descreveu o crescimento diário dos raios dos otólitos foi o de Gompertz. Este último modelo indicou um abrandamento no crescimento dos otólitos, cerca dos 70 dias de idade com raios de cerca de 462µm, como consequência da metamorfose sofrida em fases anteriores.

As características conservadoras dos otólitos parece sobresaírem nos juvenis nascidos entre o Inverno e a Primavera de 1988. Esses otólitos parece reflectirem condições ambientais adversas, pois no modelo de von Bertalanffy ajustado aos dados relacionando raio e comprimento, a taxa de crescimento dos raios é sobrestimada, indicando uma recuperação no crescimento somático enquanto se verificava ainda um crescimento lento dos otólitos.

A determinação das datas de nascimento sugeriu a existência de uma relação da variabilidade observada nas taxas de crescimento com condições ambientais, já estudadas por outros autores. Os indivíduos nascidos em 1988, ano em que se observou um grande aumento de índices de vento e de afloramento, apresentaram taxas de crescimento mais baixas, tanto em peso, como em comprimento e dos raios dos otólitos, do que os que nasceram em 1989 e em 1990. Discutiram-se estes resultados, sugerindo que as condições ambientais a que os juvenis estudados estiveram sujeitos, quebraram a característica conservadora dos otólitos antes referida, deixando a sua assinatura nas taxas de crescimento.

Capítulo 5.1

Idades e crescimento de juvenis de sardinha

Capítulo 5.1

Idades e crescimento de juvenis de sardinha

5.1.1. Introdução

A sardinha distribui-se por toda a costa portuguesa na zona da plataforma continental, não parecendo ter zonas preferenciais de distribuição (Soares, 1995)¹. No entanto, até meados da década de 90 os estudos realizados consideravam que as áreas junto á costa na zona ocidental norte (de Caminha até ao cabo Carvoeiro) e na área norte da zona ocidental sul (do cabo Carvoeiro até Sines) eram importantes na distribuição de juvenis desta espécie (Dias *et al.* 1989)². Mais recentemente o estudo da dinâmica desta espécie ao largo da Península Ibérica, parece indicar uma variabilidade nos padrões de distribuição, que é importante do ponto de vista da gestão do recurso (ICES, 2001)³. Estes estudos indicaram que o padrão de distribuição se alterou a partir do início dos anos 90, com uma instabilidade e redução em abundância na área mais a norte e uma estabilidade mais a sul.

A análise temporal (de 1976 a 1995) da variação da biomassa do manancial e de recrutamentos estimados por rastreio acústico ao longo da costa portuguesa, indicaram que a resposta do manancial em relação à variabilidade das condições ambientais, se reflecte na variabilidade do recrutamento com um desfasamento de dois anos (Dias *et al.*, 1996)⁴. Assim, estes autores referem que 1983 e 1991 se revelaram anos de recuperação no recrutamento como consequência de um aumento na biomassa desovante em 1981 e 1989. O recrutamento depois do aumento de 1991 e até ao ano de 1995, voltou a sofrer de uma diminuição significativa.

As alterações no comportamento e na biomassa do manancial observadas na Península Ibérica levaram a que fossem tomadas importantes medidas de protecção. Uma das alterações que se observou foi a retracção da área de distribuição em 1995 e 1996, outra alteração foi a ausência de indivíduos mais velhos no mar Cantábrico e também uma diminuição da biomassa do manancial em toda a área desde 1985 passando de 600 toneladas calculadas para este ano, para 220 toneladas calculadas para 1995 (Dias *et al.*, 1996)⁴.

Estas alterações são atribuídas a alterações oceanográficas e hidroclimáticas (Lluch-Belda *et al.*, 1989⁵, Schwartzlose *et al.*, 1999⁶, Borges *et al.*, 2003⁷) que se reflectem rapidamente na produção primária e secundária de importância directa para o crescimento e a sobrevivência, não só de indivíduos adultos mas também de juvenis e estados larvares.

O crescimento em peso e o crescimento em comprimento estão normalmente correlacionados (Ricker, 1979⁸, Wooton, 1991⁹). No entanto, o indivíduo pode sofrer alterações em peso sem sofrer alterações no comprimento, podendo esta relação dar indicações sobre alterações profundas no metabolismo que podem, por sua vez indicar, por exemplo, as condições tróficas a que estiveram sujeitos os indivíduos.

A determinação das datas de nascimento, bem como a parametrização de modelos de crescimento, são resultados usados para avaliar retrospectivamente as condições responsáveis pelas estimativas calculadas. Permitem também estimar idades/datas de nascimento de outros indivíduos e comparar as taxas de crescimento com resultados de outros autores ou de indivíduos com outra proveniência (Campana e Jones, 1992)¹⁰. Por exemplo, a determinação das datas de nascimento pela análise da microestrutura dos otólitos de juvenis de sardinha, capturados em 1992 em águas da Galiza, e a relação com dados oceanográficos obtidos nessa área, levaram à conclusão que esses juvenis eram nascidos antes da época de postura e fora da área estudada, sendo provenientes da costa ocidental norte portuguesa tendo sido

transportados para norte em oposição à hipótese de serem originários do mar Cantábrico (Álvarez e Alemany, 1997)¹¹.

A interpretação do padrão de deposição de material orgânico e inorgânico nos otólitos e a taxa de crescimento somático relacionada com esse padrão de deposição, pode ser usada para inferir sobre as causas da variabilidade dessa relação ajudando a compreender quais os factores que são responsáveis por variações nos padrões de recrutamento (Jones, 1992)¹². Não só a compreensão dos factores que contribuem para a variabilidade do recrutamento se reveste de grande importância para a gestão do rescurso, como também a compreensão da sua estrutura etária, principalmente das fases mais jovens, o que fez com que os estudos dos padrões de deposição diários fossem fortemente recomendados nos grupos de trabalho debruçados sobre recursos pelágicos (ICES, 2001)³. Do ponto de vista da avaliação o desconhecimento das idades dos indivíduos mais jovens pode fazer, por exemplo, com que o grupo de idade 1 seja sobre-estimado pois muitas vezes indivíduos de tamanhos menores, em estimativas feitas na primeira metade de um ano civil, são incluídos no grupo de idade 1 quando na realidade o deveriam ser no grupo de idade 0 sendo incluídos só mais tarde no mesmo ano no grupo de idade 0.

Este capítulo tem como objectivos fazer uma descrição das idades e datas de nascimento e, analisar e comparar o crescimento de juvenis capturados em diversos anos e épocas, em áreas costeiras próximas do cabo Carvoeiro, provenientes de desembarques ali efectuados e de juvenis provenientes de pesca artesanal da Lagoa de Óbidos.

As análises efectuadas servem para testar a hipótese de que existe uma variabilidade inter-anual e sazonal no crescimento dos juvenis desta espécie e, por outro lado, estimar parâmetros de crescimento contribuindo assim, não só para o estudo do padrão de deposição como para a compreensão do sucesso da fase não-explorada.

5.1.2. Material e métodos

5.1.2.1. Amostragem

Na Figura 1 pode ver-se a localização das zonas de pesca das amostras utilizadas.

A selecção dos dois locais para este estudo – Peniche e Lagoa de Óbidos - baseou-se em três características importantes: 1. fazerem parte de uma área provável de postura intensa (ver capítulos anteriores); 2. fazerem parte de uma área de distribuição preferencial de juvenis (Dias *et al.*, 1996)⁴; 3. serem locais com características distintas não só do ponto de vista físico, como do ponto de vista biológico (Silva, 1968)¹³.

Os indivíduos utilizados para este trabalho foram obtidos utilizando o Plano Nacional de Amostragem Biológica (PNAB) no porto de Peniche no Inverno de 1989 e Primaveras de 1989 e 1990, e na Lagoa de Óbidos no Verão de 1989 e no Verão e Primavera de 1990. A pesca de juvenis na Lagoa de Óbidos está condicionada aos meses de Primavera/Verão, pelo que as amostras com esta proveniência foram desfasadas das de Peniche.

A amostragem realizada serviu para caracterizar as áreas amostradas do ponto de vista qualitativo, tendo-se comparado o crescimento e a condição dos indivíduos nas áreas escolhidas. A importância do ponto de vista quantitativo não foi possível pois a amostragem realizada não o permitiu. Os indivíduos foram amostrados aleatoriamente, em geral, abaixo dos 13cm de comprimento total.



Figura 1. Localização das zonas de proveniência das amostras de juvenis de sardinha

5.1.2.2. Relação peso-comprimento

Os exemplares amostrados foram todos pesados eviscerados e medidos. As pesagens foram feitas numa balança com a precisão 10⁻²g. Foram registados os comprimentos padrão com a precisão de 1mm.

A relação peso-comprimento foi determinada pela equação $W = aL^b$ em que W é o peso eviscerado, L é o comprimento padrão e a e b são constantes da relação peso-comprimento (Ricker, 1979 e Wooton, 1991). O aumento do peso dos indivíduos na relação peso-comprimento, foi comparado entre épocas e locais amostrados utilizando um teste de t de *Student* aplicado aos coeficientes de regressão das curvas calculadas (Zar, 1984)¹⁴. Com este fim procedeu-se previamente à sua transformação logarítmica de forma a linearizar os modelos.

5.1.2.3.Condição dos juvenis

Os factores de condição de Fulton $K = \frac{W}{L^3}$ e relativo $K_n = \frac{W}{\hat{W}}$ (Wooton, 1991)⁹ foram calculados para os juvenis estudados, em que W é o peso eviscerado observado do indivíduo, \hat{W} é o peso eviscerado previsto, obtido da relação genérica peso-comprimento estimada e L é o seu comprimento padrão (Wooton, 1991)⁹. O factor de condição de Fulton K dá indicação sobre o estado dos indivíduos em relação a um estado ideal de crescimento isométrico, ou seja, quantifica o desvio do peso dos indivíduos estudados em relação a indivíduos com um crescimento ideal (Wooton, 1991)⁹; e o factor de condição relativo K_n quantifica o desvio do peso observado em relação ao previsto para um indivíduo de um determinado tamanho na população analisada (Cone, 1989¹⁵, Springer *et al.*, 1990¹⁶ e Wooton, 1991⁹).

Foram calculados os dois factores pois parece existirem, em algumas espécies, correlações significativas entre os comprimentos dos indivíduos e o factor de condição (ICES, 2003a)¹⁷. Segundo alguns autores estas correlações surgem, principalmente, no factor de Fulton (*K*) quando, na relação peso-comprimento, ocorre um desvio significativo de 3 do coeficiente de regressão *b* (Cone, 1989¹⁵ e ICES $2003a^{17}$).

No sentido de verificar se estes coeficientes apresentam uma relação com o comprimento dos indivíduos estudados, fizeram-se regressões lineares simples entre cada uma das variáveis (factor de condição e tamanho). Os coeficientes de determinação foram muito baixos em ambos os casos, variando entre 0.001 e 0.081 para K, e entre 2.30.10⁻⁵ e 1.41.10⁻³ para K_n , indicando ausência de correlação entre as duas variáveis. No entanto, atendendo aos resultados, críticas, discussões e recomendações formuladas por outros autores (ICES, 2003a)¹⁷, para outras espécies, no que respeita ao índice de Fulton e à sua dependência em relação ao comprimento

escolheu-se o factor de condição relativo K_n para expressar a condição dos juvenis destas amostras.

As médias dos factores de condição relativos de cada época, foram posteriormente comparadas duas a duas utilizando o teste não-paramétrico de Mann-Whitney bicaudal para um nível de significância α =0.05 (Zar, 1984)¹⁴.

As amostras foram estratificadas por classes de comprimentos de 1cm para se proceder à comparação dos factores de condição entre algumas classes de épocas diferentes, utilizando o teste não-paramétrico de Kruskal-Wallis (Zar, 1984)¹⁴.

Neste último teste, nos casos de rejeição da H_0 , ficando como tal por esclarecer qual a classe cujo factor era diferente, procedeu-se a um teste nãoparamétrico de comparação múltipla tipo Tukey (Zar, 1984)¹⁴ $Q = \frac{\overline{R}_B - \overline{R}_A}{SE}$ em que

SE é o erro padrão $SE = \sqrt{\frac{N(N+1)}{12} \left(\frac{1}{n_A} + \frac{1}{n_B}\right)}$, e \overline{R} é a média dos n^{os} de ordem.

5.1.2.4 .Determinação de idades

Foram retirados os *sagittae* a 10 indivíduos da classe modal de amostras provenientes do porto de Peniche, num total de 129 pares de otólitos e da Lagoa de Óbidos perfazendo um total de 141 pares de otólitos.

Estes otólitos foram montados em lâminas de vidro utilizando resina de dureza média Entellan, lixados e polidos com papel abrasivo de grão progressivamente menor (30-0.3µm) até se obter uma superfície espelhada.

A deposição diária dos incrementos em otólitos de estados larvares de sardinha na costa portuguesa foi validada por Ré (1983a¹⁸ e 1984a¹⁹), pelo que o padrão de deposição observado seguiu a sua interpretação. A deposição do primeiro anel diário de crescimento logo após a absorção do saco vitelino, determinada por Ré (1986a)²⁰, também para estados larvares desta espécie, foi assumida como sendo de 4 dias. Este parece ser um número médio de dias decorrido entre a eclosão e o início da

alimentação exógena pois também Dulčić $(1995)^{21}$, observou a formação de 2 a 5 anéis diários em estados larvares de sardinha do Adriático e da Baía da Biscaia.

A leitura da microestrutura foi realizada seguindo um eixo traçado ao longo do diâmetro maior desde o núcleo até à margem posterior do otólito, em ampliações variando entre 500x e 1000x. Utilizou-se um sistema de digitalização de imagem devidamente calibrado e tomando em consideração os resultados das experiências anteriormente descritas no Capítulo 2.

Em caso de impossibilidade de leitura em algum sector do eixo escolhido, por sobre- ou sub-polimento, ou por defeito do otólito, foi feita uma interpolação com base nos sectores antecedentes, desde que não ultrapassasse 20% do comprimento total do eixo de leitura e desde que não fosse uma zona de alteração brusca da espessura dos incrementos adjacentes (Campana, 1992)²².

As leituras foram repetidas por três vezes e atribuídos factores de confiança à interpretação de cada sector lido (Campana e Jones, 1992)¹⁰ com base numa escala de 1 (pouca confiança) a 5 (muita confiança). A conversão da leitura de cada indivíduo em idade foi feita considerando a média ponderada por estes factores de confiança para cada otólito, a média aritmética dos valores obtidos para os dois otólitos lidos e finalmente adicionando 4 - tempo médio de absorção das reservas vitelinas anteriormente referido.

5.1.2.5. Curvas de crescimento e tratamento dos resultados 5.1.2.5.1. Modelos de crescimento

Os modelos linear L=a+gt, exponencial $L=ae^{Gt}$ e de Gompertz $L=L_{\infty}e^{-e^{-G(t-t_0)}}$

foram ajustados aos resultados de comprimento padrão e idades determinadas, e escolheu-se o que melhor descrevia o crescimento dos indivíduos com base nos coeficientes de determinação. Nestes modelos, L é o comprimento padrão, a é o comprimento à idade 0, g é a taxa de crescimento absoluta, t é a idade em dias, G é a taxa de crescimento instantânea expressa como a percentagem de alteração em relação ao tamanho inicial num determinado intervalo de tempo; no modelo de Gompertz G é a taxa de crescimento instantânea à idade t_0 , sendo t_0 o ponto de inflexão da curva e representando a idade à qual a taxa de crescimento absoluta começa a decrescer e L_{∞} é o comprimento assimptótico.

As taxas de crescimento instantâneas e absolutas foram calculadas respectivamente como a proporção média de aumento em tamanho em relação ao tamanho inicial dos indivíduos estudados e a diferença no tamanho por unidade de tempo, para os diferentes modelos. Para o modelo linear a taxa de crescimento absoluta é o coeficiente de regressão da recta, para o modelo exponencial a taxa de crescimento absoluta foi calculada pela equação $g = aG^{e(Gt)}$ e a taxa de crescimento

instantânea $G = \frac{\ln L_2 - \ln L_1}{t_2 - t_1}$; para o modelo de Gompertz $g = GL_0(\ln L_\infty - \ln L_0)$ é a

taxa de crescimento absoluta à idade t_0 e G é a taxa de crescimento instantânea à idade t_0 (Campana e Jones, 1992)¹⁰.

Os modelos que melhor se ajustaram aos dados, considerando os coeficientes de determinação como indicadores do melhor ajuste, foram o linear e o exponencial. Na Tabela 1 são apresentados os resultados da parametrização destes dois modelos de crescimento que aqui são incluídos por conveniência, para serem observados no decorrer das decisões tomadas.

Realizaram-se testes de *z* de *Fisher* (Zar, 1984)¹⁴ à igualdade dos coeficientes de correlação dos dois modelos linear e exponencial linearizado, tendo-se obtido como resultado que todos são semelhantes com probabilidades associadas *p*>>0.05. Sendo a igualdade entre os coeficientes significativa, e sendo a regressão linear simples o modelo análogo ao exponencial (Campana e Jones)¹⁰ optou-se então pela utilização do modelo linear. O modelo linear deve ser usado em intervalos de tempo curtos (Ricker, 1979)⁸ em que as taxas de crescimento sejam constantes (Campana e Jones, 1992)¹⁰, exigências do modelo que à partida assumimos como satisfeitas.

As taxas de crescimento absolutas foram comparadas por ANCOVA (Zar, 1984)¹⁴ em que H_0 : todos os coeficientes de regressão são iguais contra H_A : os coeficientes de regressão das rectas de regressão não são todos iguais.

| Local/Época | Modelo | \mathbf{r}^2 | n | G | g (mm.dia ⁻¹) |
|---------------------|--------------------------|----------------|----|-------|-------------------------------------|
| Peniche/Inverno 89 | Lst=0.022t+5.836 | 0.679 | 75 | 0.003 | 0.22 |
| | $Lst = 6.603e^{0.0021t}$ | 0.674 | | 0.001 | 0.19 |
| Peniche/Primav. 89 | Lst=0.019t+7.204 | 0.849 | 21 | 0.002 | 0.19 |
| | $Lst = 7.865e^{0.0017t}$ | 0.850 | | 0.001 | 0.15 |
| Peniche/Primav. 90 | Lst=0.028t+5.169 | 0.742 | 27 | 0.003 | 0.28 |
| | $Lst = 6.337e^{0.0026t}$ | 0.740 | | 0.001 | 0.21 |
| L. Óbidos/Verão 89 | Lst=0.035t+2.012 | 0.711 | 58 | 0.008 | 0.35 |
| | $Lst = 2.826e^{0.0066t}$ | 0.694 | | 0.004 | 0.27 |
| L.Óbidos/Primav. 90 | Lst=0.054t+0.371 | 0.935 | 22 | 0.019 | 0.54 |
| | $Lst = 1.789e^{0.0116t}$ | 0.928 | | 0.010 | 0.50 |
| L.Óbidos/Verão 90 | Lst=0.031t+1.932 | 0.762 | 46 | 0.008 | 0.31 |
| | $Lst = 2.565e^{0.0067t}$ | 0.769 | | 0.005 | 0.23 |

Tabela 1- Equações de crescimento de juvenis de sardinha capturados ao largo do porto de Peniche e na Lagoa de Óbidos, e respectivas taxas de crescimento instantâneas (G) e absolutas (g). *Lst* é o comprimento padrão em cm e t é a idade em dias.

5.1.2.5.2. Observação dos resíduos do modelo linear

Fez-se uma primeira observação dos resíduos da regressão linear ajustada aos dados, pelo método dos mínimos quadrados, de ambos os locais para as diferentes épocas, a partir da qual se rejeitaram alguns dos dados admitindo erros eventuais na atribuição das idades ou na medição dos comprimentos. Na Figura 2 estão representados os resíduos da regressão ajustada aos dados considerados depois das rejeições.

A desigualdade da distribuição dos resíduos mais evidente pode ser observada nos resultados da Lagoa de Óbidos para o Verão de 1989. A distribuição dos resíduos num padrão ligeiramente curvilíneo não parece, no entanto, indicar que o modelo linear seja inadequado para descrever este conjunto de dados.



Figura 2. Resíduos da regressão pelo método dos mínimos quadrados do comprimento em função da idade dos juvenis de sardinha de Peniche (a-c) e da Lagoa de Óbidos (d-f)

5.1.2.5.3. Generalização dos modelos

Analisados os resultados dos juvenis e a variabiliade anual e sazonal nas taxas de crescimento estimadas, ajustou-se o modelo de Gompertz $L = L_{\infty}e^{-e^{-G(t-t_0)}}$ ao conjunto geral de dados.

A existência de dados de comprimentos e idades de estados larvares colhidos na costa ocidental norte durante o projecto "Ciclos de Produção Planctónica na Costa Portuguesa e sua Relação com os Recursos Pesqueiros", permitiu a representação da relação daquelas duas variáveis complementando a compreensão os dados de juvenis deste capítulo.

Foram ajustados, por regressão simples, modelos lineares aos dados agrupados em três conjuntos. Um dos conjuntos, já agrupado *per se*, foi o dos estados larvares já referidos e os outros dois conjuntos, constituídos pelos dados dos juvenis, distinguidos com base na observação da sua distribuição, na relação entre o comprimento e a idade, e pelo ajuste da curva de Gompertz e dos seus valores residuais.

5.1.3. Resultados

5.1.3.1. Relação peso-comprimento

Na Figura 3 são apresentados os resultados das relações peso-comprimento dos indivíduos capturados ao largo de Peniche (Fig. 3a) e na Lagoa de Óbidos (Fig. 3b) e os resultados da linearização dessas relações depois da transformação das duas varáveis peso e comprimento (Fig. 3 c e d).



Figura 3. Relação entre o peso e o comprimento de juvenis de sardinha capturados ao largo de Peniche $(a \ e \ c)$ e na Lagoa de Óbidos $(b \ e \ d)$ em diferentes épocas. Os gráficos $c \ e \ d$ representam a relação dos dados sujeitos a transformação logarítmica.

O aumento de peso em relação ao comprimento, indicado pelos coeficientes de regressão b dos modelos potenciais ajustados aos dados, estão representados na Tabela 2.

| | | Peniche | | Lagoa de Óbidos | | | | |
|------------|------------|-----------|-----------|-----------------|-----------|----------|--|--|
| Parâmetros | Inverno 89 | Primav.89 | Primav.90 | Verão 89 | Primav.90 | Verão 90 | | |
| а | 0.014 | 0.013 | 0.007 | 0.010 | 0.005 | 0.019 | | |
| b | 2.856 | 2.917 | 3.198 | 3.031 | 3.420 | 2.698 | | |
| r^2 | 0.94 | 0.91 | 0.94 | 0.94 | 0.99 | 0.87 | | |
| п | 66 | 95 | 53 | 212 | 27 | 97 | | |

Tabela 2. Parâmetros das curvas potenciais ajustadas aos dados de peso e comprimento dos indivíduos capturados em Peniche e na Lagoa de Óbidos nas diferentes épocas.

Estes coeficientes de regressão foram comparados pelo teste de *t de student* e os resultados (Tab. 3) indicaram que os juvenis provenientes de Peniche parece terem sofrido de aumentos de peso em relação ao comprimento significativamente inferiores em 1989 do que em 1990 (0.02). Por outro lado, verificou-se que os juvenis da Lagoa de Óbidos parece terem tido aumentos em peso em relação ao comprimento com diferenças significativas nas 3 épocas dos dois anos estudados sugerindo uma grande variabilidade inter-anual (Tab. 3).

| Tabela 3. | Comparação | o dos coe | ficientes | de reg | gressão | (<i>b</i>) | obtidos | para | as relaç | ções |
|--------------|--------------|-----------|------------|--------|---------|--------------|---------|-------|----------|------|
| peso-compr | rimento de i | ndivíduos | s capturad | dos em | Penich | ne e | na Lago | ba de | Óbidos | em |
| diferentes é | pocas | | | | | | | | | |

| | | Pen | iche | Lagoa de Óbidos | | | |
|----------|------------|---------------|--|--|--------------------------------|--|--|
| | | Primav.89 | Primav.90 | Primav.90 | Verão 90 | | |
| | Inverno 89 | <i>p</i> >0.5 | 0.02 <p<0.05< th=""><th>-</th><th>-</th></p<0.05<> | - | - | | |
| Peniche | Primav.89 | - | 0.02 <p<0.05< th=""><th>-</th><th>-</th></p<0.05<> | - | - | | |
| | Primav.90 | - | - | 0.10 <p<0.2< th=""><th>-</th></p<0.2<> | - | | |
| Lagoa de | Verão 89 | - | - | <i>p</i> <0.001 | 0.02 <p<0.05< th=""></p<0.05<> | | |
| Óbidos | Primav.90 | - | - | - | <i>p</i> <0.001 | | |

Apresentam-se as probabilidades associadas aos resultados obtidos pela estatística de t de Student para $\alpha = 0.05$. A cinza realçam-se as comparações que não são significativamente diferentes

Sintetizando, as taxas de aumento de peso em relação ao comprimento dos juvenis de sardinha capturados em Peniche e na Lagoa de Óbidos parecem apresentar uma variabilidade principalmente inter-anual. Em Peniche entre Inverno e Primavera de 1989 não foram significativamente diferentes mas foram diferentes entre as Primaveras de 1989 e de 1990 e na Lagoa de Óbidos foram diferentes entre os Verões de 1989 e de 1990.

5.1.3.2. Condição dos juvenis

As médias dos factores de condição relativos (K_n) dos juvenis de Peniche e Lagoa de Óbidos (Fig. 4) foram comparadas entre as épocas estudadas em cada local utilizando o teste não-paramétrico de Mann-Whitney. Os resultados indicaram que as médias obtidas para Peniche foram significativamente inferiores no Inverno de 1989 (p<0.001) e que não foram significativamente diferentes nas Primaveras de 1989 e de 1990 (p>0.50). Na Lagoa de Óbidos as médias não foram significativamente diferentes (p>0.50) entre qualquer das épocas.



Figura 4. Factores d econdição relativos médios (*Kn*) dos indivíduos capturados em Peniche (P) e na Lagoa de Óbidos (LO) indicando a média ± 1 erro padrão (caixa) e \pm o intervalo de confiança a 95% (linha vertical)

Estimaram-se os factores de condição relativos médios por classe de comprimento com intervalos de 1cm. A Figura 5 e a Tabela 4 mostram as médias dos factores estimados para as épocas estudadas e os seus desvios e erros padrão por classe de comprimento, considerando apenas as classes com $n\geq 5$. Algumas das classes ficaram reduzidas a um número muito pequeno de indivíduos, como por exemplo para Peniche, a classe dos 8cm no Inverno de 1989 que ficou reduzida a 2 juvenis e a classe dos 9cm na Primavera de 1990 que ficou reduzida a 4 juvenis.



Figura 5. Factores de condição relativos por classe de comprimento para as amostras de Peniche (a-c) e da Lagoa de Óbidos (d-f). Estão representadas as médias \pm o erro padrão (caixa) e \pm o desvio padrão (linha vertical).

As médias dos factores de condição dos juvenis de Peniche (Fig. 5 a-c) das classes dos 10, 11 e 12cm nas três épocas foram comparadas usando o teste não paramétrico de Kruskal-Wallis (Zar, 1984)¹⁴. Para a classe dos 10cm a desigualdade foi significativa indicando pelo menos um factor de condição relativo diferente na comparação das três épocas (p<0.001). No entanto, recorrendo ao teste não-paramétrico de comparação múltipla, os resultados não foram conclusivos sugerindo a ocorrência de pelo menos um erro do Tipo II (probabilidade de não rejeitar a hipótese nula sendo ela falsa) na comparação das três épocas requerendo, como tal, o aumento do número de observações.

Para a classe dos 11cm os resultados do teste indicaram uma desigualdade significativa (p<0.001) e o teste de comparação múltipla indicou que os factores de condição foram inferiores no Inverno de 89 em relação aos observados na Primavera do mesmo ano (p<0.001), não sendo conclusivas as comparações em relação aos factores de condição dos juvenis da Primavera de 1990, possivelmente devido ao mesmo problema que anteriormente surgiu na análise da classe dos 10cm.

Para a classe dos 12cm os resultados indicaram que os factores de condição relativos foram inferiores no Inverno de 1989 (p<0.001) e foram semelhantes nas Primaveras de 1989 e de 1990 (p>0.50).

Tabela 4. Médias dos factores de condição relativos por classes de comprimento em cada local e época. Os dados apresentados são a média dos factores $(\overline{K_n})$, o desvio padrão da média (*s*), o erro padrão da média (*se*) e o nº de indivíduos observado (*n*)

| Local | Classes (cm) | $\overline{K_n}$ | S | se | n | $\overline{K_n}$ | S | se | n | $\overline{K_n}$ | S | se | n |
|-------|-----------------|------------------|--------|--------|-----|------------------|---------|--------|----|------------------|---------|--------|----|
| | | | Inver | 10 89 | |] | Primave | era 89 | | | Primave | era 90 | |
| e | 8 | 0.9909 | 0.0264 | 0.0187 | 2 | - | - | - | - | - | - | - | - |
| ich | 9 | 0.9691 | 0.0681 | 0.0182 | 14 | - | - | - | - | 1.0323 | 0.0169 | 0.0084 | 4 |
| Pen | 10 | 0.9816 | 0.0679 | 0.0126 | 29 | 1.0508 | 0.0716 | 0.0271 | 7 | 1.0179 | 0.0383 | 0.0080 | 23 |
| H | 11 | 0.9591 | 0.0464 | 0.0129 | 13 | 1.0212 | 0.0450 | 0.0073 | 38 | 1.0037 | 0.0679 | 0.0156 | 19 |
| | 12 | 0.8716 | 0.0764 | 0.0270 | 8 | 1.0097 | 0.0533 | 0.0075 | 50 | 1.0364 | 0.0668 | 0.0252 | 7 |
| s | | | Verã | o 89 | |] | Primave | era 90 | | | Verão | 90 | |
| oido | 3 | - | - | - | - | 0.9635 | 0.1014 | 0.0306 | 11 | - | - | - | - |
| ŷ | 4 | 0.9842 | 0.0473 | 0.0211 | 5 | 1.0628 | 0.0869 | 0.0328 | 7 | 0.9805 | 0.0722 | 0.0295 | 6 |
| a de | 5 | 0.9942 | 0.0810 | 0.0119 | 46 | 0.9865 | 0.0281 | 0.0162 | 3 | 1.0001 | 0.0478 | 0.0050 | 91 |
| agos | 6 | 1.0099 | 0.0814 | 0.0070 | 135 | 1.0182 | 0.1161 | 0.0670 | 3 | - | - | - | - |
| L, | 7 | 0.9630 | 0.0639 | 0.0125 | 26 | 0.9506 | 0.0111 | 0.0064 | 3 | - | - | - | - |

Os factores de condição dos juvenis colhidos na Lagoa de Óbidos (Fig. 5 d-f), apenas para as classes de comprimento dos 4 e 5cm, foram também comparados por métodos não-paramétricos. A comparação indicou que os factores de condição não foram significativamente diferentes tanto na classe dos 4cm (H_c =5.637, 0.05<p<0.10) nas três épocas estudadas Verão de 1989 e Primavera e Verão de 1990, como na classe dos 5cm (z=0.45, p>0.50) comparando o Verão de 89 e o de 90.
5.1.3.3. Idades e crescimento

Na Tabela 5 mostram-se as idades mínima e máxima assim como as datas médias de nascimento dos exemplares recolhidos nos dois locais em estudo.

Tabela 5. Idades mínima e máxima em dias e datas médias de nascimento entre parêntesis, de indivíduos de Peniche e da Lagoa de Óbidos

| | Inverno 89 | Primavera 89 | Primavera 90 | Verão 89 | Primavera 90 | Verão 90 |
|---------|---------------|----------------|--------------------------|---------------|---------------|---------------|
| Peniche | 129-277 | 170-252 | 131-170 | | | |
| | (23 Julho 88) | (14 Agosto 88) | (14 Set ^o 89) | | | |
| Lagoa | | | | 74-133 | 47-123 | 63-123 |
| | | | | (23 Março 89) | (04 Março 90) | (05 Abril 90) |

Para Peniche os exemplares amostrados no Inverno de 89 terão nascido nas datas compreendidas entre a Primavera e o Verão do ano de 1988 recaindo no mês de Julho a data média de nascimento; os das amostras da Primavera de 89 e da Primavera de 90 terão nascido no Verão do ano anterior, *i.e.*, Verão de 88 e Verão de 89 respectivamente. Os juvenis provenientes da Lagoa de Óbidos terão nascido entre o Inverno e a Primavera do mesmo ano, i.e., os do Verão de 89 terão nascido na Primavera de 1989 e os da Primavera e do Verão de 1990 terão nascido no Inverno/Primavera de 1990.

As relações entre o comprimento e as idades determinadas, foram ajustadas a modelos lineares e exponenciais para descreverem os crescimentos dos juvenis em estudo (ver Tab.1).

As taxas instantâneas e absolutas de crescimento foram estimadas para os indivíduos de Peniche e da Lagoa de Óbidos nos períodos estudados (ver Tab.1).

Para os indivíduos de Peniche dois modelos diferentes apresentaram coeficientes de determinação mais altos. Foram eles o modelo linear para o Inverno de 1989 ($r^2 = 0.679$) e o modelo exponencial para a Primavera de 89 ($r^2 = 0.850$).

Para a Primavera de 1990 o modelo linear foi o que apresentou um coeficiente de determinação mais elevado ($r^2 = 0.742$). Para a Lagoa de Óbidos os resultados obtidos nos dois anos ajustaram-se também aos modelos linear e exponencial para indivíduos capturados no Verão de 1989, e na Primavera e no Verão de 1990. No entanto, as diferenças observadas nos coeficientes de correlação (r) dos dois modelos não são significativas (p>0.50) em qualquer das épocas estudadas tanto em Peniche como na Lagoa de Óbidos. Adoptou-se o modelo linear (Fig. 6) para descrever o crescimento dos juvenis, prosseguindo o estudo.



Figura 6. Curvas de crescimento dos juvenis de sardinha capturados em Peniche e na Lagoa de Óbidos

As taxas de crescimento diárias calculadas para os indivíduos capturados ao largo de Peniche podem resumir-se por ordem decrescente da seguinte forma: Primavera de 1990 (g=0.28mm.dia⁻¹), Inverno de 1989 (g=0.22mm.dia⁻¹) e Primavera de 1989 (g=0.19mm.dia⁻¹). Contudo, procedendo a análises de covariância, as três épocas foram comparadas e concluiu-se que estas diferenças não são significativas (Tab. 6).

Tabela 6. Comparação dos declives dos modelos lineares de crescimento em comprimento de indivíduos capturados em Peniche e na Lagoa de Óbidos em diferentes épocas.

| | | Per | niche | Lagoa de Óbidos | | |
|----------|------------|----------------|--|-----------------|--------------------------------|--|
| | | Primav.89 | Primav.90 | Primav.90 | Verão 90 | |
| Peniche | Inverno 89 | <i>p</i> >0.50 | 0.05 <p<0.10< th=""><th>-</th><th>-</th></p<0.10<> | - | - | |
| | Primav.89 | - | 0.10 <p<0.20< th=""><th>-</th><th>-</th></p<0.20<> | - | - | |
| Lagoa de | Verão 89 | - | - | <i>p</i> <0.001 | 0.20 <p<0.50< th=""></p<0.50<> | |
| Óbidos | Primav.90 | - | - | - | <i>p</i> <0.001 | |

A cinza estão realçados os declives cujas diferenças não são significativas

As elevações dos modelos lineares de Peniche foram comparadas para determinar se à igualdade dos declives correspondia uma igualdade da elevação das rectas. Os resultados indicam que a elevação da recta dos indivíduos do Inverno de 1989 foi inferior (p<0.001) às elevações das rectas da Primavera de ambos os anos (89 e 90) e que as diferenças das elevações das duas rectas de Primavera não foram significativas (p>0.50).

Estes resultados significam que os juvenis colhidos no Inverno de 1989 eram significativamente mais pequenos, e que cresceram ao mesmo ritmo que os da Primavera desse mesmo ano e do ano seguinte, e que os indivíduos das Primaveras de 89 e 90 além de terem taxas de crescimento cujas diferenças não foram significativas, possuíam tamanhos também sem diferenças significativas entre si. Na Lagoa de Óbidos os resultados indicam uma taxa de crescimento maior (p < 0.001) dos indivíduos colhidos na Primavera de 1990 (g=0.54mm.dia⁻¹) do que no Verão dos anos de 1989 (g=0.35mm.dia⁻¹) e de 1990 (g=0.31mm.dia⁻¹) e um crescimento sem diferenças significativas (0.20 no Verão dos dois anos estudados.

Na Primavera de 1990, na Lagoa de Óbidos, foram amostrados indivíduos com comprimentos inferiores (entre 30 e 40mm) aos das outras duas épocas que, por ajuste de um modelo linear, apresentaram uma taxa de crescimento de 0.18mm.dia⁻¹ que, no entanto, não é significativamente diferente ($0.10) da taxa de crescimento de 0.36mm.dia⁻¹ observada para os indivíduos de comprimentos superiores a 50mm, também por ajuste de um modelo linear (Fig. 6). O coeficiente de determinação foi baixo para o grupo de indivíduos mais pequenos (<math>r^2 = 0.59, s_{Y,X} = 0.107, n = 10$), e um pouco superior para os exemplares de tamanhos acima dos 50mm ($r^2 = 0.72, s_{Y,X} = 0.306, n = 12$).

5.1.3.4. Modelos gerais de crescimento

A parametrização de um modelo geral para descrever o crescimento desde a fase larvar, é considerado um objectivo importante para a previsão do tamanho ou de taxas de crescimento em determinadas idades e permitir a comparação com estimativas de taxas de crescimento publicadas por outros autores (Campana e Jones, 1992)¹⁰.

O modelo de Gompertz parece ajustar-se bem ($r^2 = 0.95, n = 240$) aos dados de comprimento e idade observados para os juvenis aqui estudados, colhidos nos dois anos e nos dois locais referidos (Fig. 7a linha azul tracejada). A equação de Gompertz parametrizada foi

$$L = 124.5 * e^{-e^{-0.014830(t-84.3499)}}$$

indicando uma alteração (inflexão) na taxa de crescimento cerca dos 84 dias de idade. A taxa de crescimento absoluta estimada no ponto de inflexão foi g=0.487mm.dia⁻¹.

Complementando os resultados deste capítulo com resultados de estados larvares colhidos também na costa portuguesa (Fig. 7a linha vermelha e Fig. 7c) observa-se que parece haver uma evolução gradual entre as duas fases (larvar e juvenil).



Figura 7. Modelo de Gompertz (linha a azul tracejada) e modelos lineares (linhas a preto) parametrizados com os dados de juvenis da Lagoa de Óbidos e de Peniche (a); e resíduos do modelo de Gompertz (b); modelo linear ajustado aos dados dos estados larvares (c); resíduos das três rectas ajustadas aos dados de estados larvares, de juvenis até idades de 125 dias e até idades de 277 dias (d). As + são dados de estados larvares colhidos na costa ocidental norte durante os dois cruzeiros de 1985, do projecto Ciclos. A curva de Gompertz foi parametrizada apenas com os dados dos juvenis.

Voltando ao modelo de Gompertz, embora o coeficiente de determinação indique um bom ajuste, ele não se ajusta correctamente na fase de transição próxima da metamorfose, situada no troço inferior da curva. A distribuição dos valores residuais (Fig. 7b) apresenta um padrão inconveniente para que este modelo possa ser aceite sem reticências (Campana e Jones, 1992¹⁰ e Jones, 2000²³), tornando necessário aumentar o número de observações, principalmente de indivíduos mais próximos da metamorfose que, segundo estes resultados se situará entre os 37 e os 47 dias de idade com comprimentos entre os 30 e os 40mm (Fig. 7a). O modelo sobrestima as taxas de crescimento destes juvenis, abaixo do ponto de inflexão, ou seja, abaixo dos 84 dias de idade. Por estas razões será mais prudente considerar o percurso do crescimento dos juvenis estudados, subdividindo-o em segmentos (Ricker, 1979⁸ e Wooton, 1991⁹) e proceder futuramente ao ajuste dos parâmetros agora estimados recorrendo a um maior número de dados.

Aos dados dos estados larvares, cujos comprimentos variaram entre 6.0 e 25.0mm, ajustou-se uma recta por regressão linear simples (Fig. 7c) e a taxa de crescimento absoluta estimada foi g=0.55mm.dia⁻¹.

Aos dados de juvenis ajustaram-se duas rectas por regressão linear simples (Fig. 7a), tendo-se obtido as taxas de crescimento g=0.41mm.dia⁻¹ e g=0.24mm.dia⁻¹ para os comprimentos variando, para o primeiro grupo, entre 31.3 e 72mm, e idades entre 47 e 121 dias e, para o segundo grupo com comprimentos entre 93 e 124.5mm e idades entre 142 e 277 dias.

Os valores residuais das três regressões não apresentam um padrão de distribuição, indicando que o ajuste das rectas é apropriado (Fig. 7d).

Na Tabela 7 estão resumidos os parâmetros determinados para as rectas ajustadas aos três grupos de indivíduos, incluindo os estados larvares.

Tabela 7- Equações gerais de crescimento de estados larvares colhidos na costa portuguesa em 1985 e de juvenis de sardinha capturados ao largo do porto de Peniche e na Lagoa de Óbidos em 1989 e 90. *Lst* é o comprimento padrão em mm, t é a idade em dias

| Fase/Época Modelo | | r ² | п | $\overline{Lst}(se)$ | g mm.dia ⁻¹ |
|--|---------------------|----------------|-----|----------------------|------------------------|
| <u>Estados larvares</u> Verão e Outono 85 | Lst=0.5518t+5.1907 | 0.859 | 83 | 14.50 (0.396) | 0.55 |
| <u>Juvenis</u> Verão 89 Primavera 90 Verão 90 | Lst=0.4147t+12.3389 | 0.759 | 137 | 51.21 (0.739) | 0.41 |
| <u>Juvenis</u> Inverno 89 Primavera 89 Primavera 90 | Lst=0.2397t+55.5206 | 0.617 | 108 | 102.38 (0.895) | 0.24 |

5.1.4. Discussão

5.1.4.1. Relação peso-comprimento

As relações peso-comprimento dos juvenis capturados tanto ao largo de Peniche como na Lagoa de Óbidos parecem indicar uma taxa de aumento em peso, quando relacionado com o comprimento, maior nos indivíduos colhidos na Primavera, principalmente na Primavera de 1990, uma vez que o coeficiente de regressão do modelo potencial ajustado aos dados foi superior ao das outras épocas estudadas (Inverno e Primavera de 89 em Peniche, e Verão de 89 e 90 na Lagoa de Óbidos). Os juvenis colhidos em Peniche na Primavera nasceram entre o Verão e o Outono do ano anterior como foi referido na apresentação dos resultados e, como tal, podem ter beneficiado de estas serem as duas épocas de ocorrência de maior biomassa de fito e zooplâncton (Moita, 2001²⁴ e Cunha, 2001²⁵) para se alimentarem e apresentarem taxas de aumento em peso superiores.

Os clupeídeos são omnívoros e a disponibilidade alimentar parece ser um factor de grande importância nas fases iniciais do ciclo de vida, mas a importância relativa das componentes zoo e fitoplanctónicas pode variar não só com a fase do seu desenvolvimento, mas também com as condições ambientais físicas presentes. Alguns autores sugerem que as taxas de crescimento dos estados larvares de alguns clupeídeos não são limitadas pela disponibilidade alimentar (Butler, 1987³⁷, Owens *et al.*, 1990²⁶ e McGurk *et al.*, 1993²⁷) e outros autores acrescentam que a concentração de alimento é importante mas que pode ser condicionada por factores ambientais associados, como turbulência e predadores (Gaughan *et al.*, 2001)²⁸.

Em situações de afloramento intenso alguns autores verificaram que a dieta de clupeídeos é principalmente composta por fitoplâncton, enquanto que em regiões onde o afloramento é moderado a dieta se compõe principalmente de zooplâncton (Blaxter e Hunter, 1982)²⁹. *Sardinops sagax*, por exemplo, no sistema de afloramento a sul de Benguela, tem uma dieta dominada, do ponto de vista quantitativo, por fitoplâncton mas a maior contribuição de carbono é fornecida pelo zooplâncton ingerido (van der Lingen, 2002)³⁰.

A intensidade moderada do vento associada ao fenómeno de afloramento é importante não só para o seu transporte para zonas favoráveis, como para a optimização da capacidade de alimentação das larvas favorecendo o recrutamento (Cushing, 1990)³¹. A sobrevivência dos estados mais atrasados do ciclo de vida da sardinha, que se repercute no sucesso do recrutamento, parece estar inversamente relacionada com a intensidade dos regimes de vento na costa portuguesa assim como na costa da Califórnia (Dikson *et al.*, 1988^a)³². A tendência observada para a costa portuguesa de diminuição da biomassa desovante e do recrutamento desde 1985 (Dias *et al.*, 1996⁴, Kawasaki, 1992³³., Azevedo, 2000³⁴, Santos *et al.*, 2001, Borges *et al.*, 2003⁷) pode relacionar-se com alterações ambientais que se reflectem no crescimento e na sobrevivência dos primeiros estados do ciclo de vida. Por exemplo, para a sardinha do Pacífico (*S. sagax*), o decréscimo da biomassa desovante, relacionou-se

com a baixa sobrevivência dos ovos e larvas (Schwartzlose *et al.*, 1999)⁶. Esta diminuição de biomassa é relacionada por estes autores com alterações ambientais a nível global que têm sido estudadas através de registos de séries temporais de dados biológicos e ambientais como ventos, temperaturas e índices de afloramento em diversas regiões do Globo (Schwartzlose *et al.*, 1999⁶ e Borges *et al.*, 2003⁷).

O aquecimento global parece ser responsável pelo aumento da frequência de ventos e de afloramento nos meses de Inverno. Apesar de este afloramento induzir um aumento de produtividade primária, a intensificação dos ventos de Norte e do transporte de Ekman para longe da costa não oferecem condições favoráveis à sobrevivência. O ano de 1988 foi um ano de aumento da média do índice de afloramento no cabo Carvoeiro, em relação aos três anos que o antecederam no período de Abril a Setembro - período de nascimento dos juvenis provenientes de Peniche no ano de 1989. Neste último ano de 1989 a média do índice de afloramento caiu para um valor mínimo em relação às quatro décadas antecedentes (Dias *et al.*, 1996)⁴, facto que poderá ter sido o responsável pelo aumento em peso superior dos juvenis nascidos nesse ano entre Julho e Novembro, e colhidos no ano de 1990 em Peniche, contribuindo assim para as diferenças observadas nas taxas de aumento em peso.

Os crescimentos em comprimento e em peso estão normalmente correlacionados, mas pode haver alterações no peso independentes do comprimento e vice-versa (Wooton, 1991)⁹. A relação peso-comprimento oferece informação sobre a combinação das duas variáveis, enquanto que o estudo da condição representa o balanço final do metabolismo e assume que os indivíduos mais pesados de um determinado comprimento estão numa condição melhor.

Existe uma controvésia quanto à representatividade dos factores de condição morfométricos de Fulton e relativo pela possível dependência em relação ao comprimento dos indivíduos (Cone, 1989¹⁵, Bolger e Connolly, 1989³⁵ e ICES, 2003¹⁷). Apesar de todas as reticências apontadas nas discussões científicas sobre as

várias formas de expressão da condição, os factores morfométricos continuam a ser usados dada a facilidade na obtenção dos resultados (Bolger e Connolly, 1989³⁵ e ICES, 2003¹⁷). O estudo da condição dos indivíduos de uma população é importante como indicador do seu estado físico geral e das condições ambientais sejam elas tróficas, condições oceanográficas físicas, etc, e pode ser também importante como indicador da fase e duração da maturação sexual (Bolger e Connolly, 1989)³⁵.

Apesar de se ter verificado não haver correlação entre ambos os factores de condição e os comprimentos dos juvenis estudados, optou-se pelo factor de condição relativo para expressar a sua condição.

As diferenças entre as médias dos factores de condição relativos por cada época estudada indicaram uma condição inferior dos indivíduos colhidos no Inverno de 1989 em Peniche e idêntica nas Primaveras de 1989 e de 1990. As médias dos factores dos juvenis da Lagoa de Óbidos não foram significativamente diferentes entre as três épocas Primavera de 1989 e Primavera e Verão de 1990. A estratificação por classes de comprimento não foi em geral conclusiva, provavelmente por falta de representatividade. Os resultados apenas sugerem uma condição inferior no Inverno de 89 o que parece estar em concordância com os resultados das médias por época antes da estratificação.

Estes resultados não podem, por enquanto, ser comparados com outros por desconhecimento de publicações a este respeito e relativas a esta fase do ciclo de vida. Apenas se pode verificar que as diferenças encontradas na condição parecem corresponder a diferenças sazonais, que são também verificadas para outras espécies e atribuídas a dois tipos de processos (ICES, 2003)¹⁷: processos intrínsecos, como o desenvolvimento das gónadas; e processos extrínsecos, como por exemplo alterações sazonais na disponibilidade alimentar. Estes últimos serão os principais responsáveis da variabilidade no caso dos juvenis aqui estudados, uma vez que ainda não atingiram a primeira maturação.

Por outro lado, as igualdades observadas na condição dos juvenis colhidos na Lagoa de Óbidos pode levantar algumas questões, como por exemplo, será que neste local as condições se mantêm de modo a não resultar numa variabilidade sazonal ou anual? Nestes mesmos anos e épocas, a condição de juvenis com os mesmos tamanhos capturados fora da Lagoa seria semelhante ou diferente? Assumindo que as condições tróficas são muito importantes nesta fase do desenvolvimento, os resultados de Silva (1968)¹³, que sugerem que as variações inter-anuais da productividade primária e secundária não são nítidas neste local, principalmente no Braço da Barrosa – local de proveniência das amostras - podem ser o suporte para a igualdade da condição dos juvenis estudados que acabam de recuperar da adversidade da metamorfose.

5.1.4.2. Idades e crescimento

A determinação das idades pela leitura dos anéis diários dos *sagittae* dos indivíduos colhidos na Lagoa de Óbidos indicou que estes nasceram entre Fevereiro e Abril de 1989 e entre Janeiro e Maio de 1990.

As idades determinadas para os indivíduos colhidos ao largo de Peniche, indicaram que o seu nascimento ocorreu entre Abril e Outubro de 1988 e entre Julho e Novembro de 1989 sugerindo, pois, alguma actividade reprodutora fora da época considerada principal de postura já observada por outros autores (Ré *et al.*, 1990)³⁸.

Na amostragem disponível para a Lagoa de Óbidos por pesca artesanal, foi possível obter exemplares com comprimentos inferiores a 40 mm ($\overline{L} = 33.91, n = 17$) na Primavera de 1990. Estes indivíduos tinham já, pelas suas características, passado a fase de metamorfose. A média das suas idades estimou-se em 58 dias ($\overline{t} = 58.4 dias, se = 2.17, n = 10$), tendo sido a idade mínima estimada para todos os indivíduos abaixo de 40mm $t_{min} = 47 dias$. Os comprimentos médios destes indivíduos correspondem aos referidos por outros autores para a fase de metamorfose

(Navarro, 1926³⁶ e Ré, 1986b²⁰) o que parece indicar que estes juvenis atingiram essa fase prematuramente no que respeita ao seu tamanho. Navarro (1926)³⁶ refere um exemplar que tomou como muito raro por possuir 35mm de comprimento e todas as características de juvenil, Ré (1986b)²⁰ refere o início da metamorfose aos 40mm e mais de 40 dias de idade, Butler (1987)³⁷, num estudo dedicado às fases larvar e juvenil, refere para *Sardinops sagax* a metamorfose cerca dos 35mm e Dulčić (1995)²¹ refere a metamorfose, para *S. pilchardus* na Biscaia, entre os 29 e os 30mm. Poder-se-ia pensar que os tamanhos inferiores indicavam taxas de crescimento inferiores na fase larvar e, como tal, a metamorfose ser atingida com comprimentos inferiores. Mas Butler (1987)³⁷ verificou que, para *S. sagax*, a comparação interanual das taxas de crescimento - considerando anos com condições ambientais adversas eram mantidas até à metamorfose e só posteriormente, na fase juvenil, se alteravam parecendo indicar que não existe uma relação entre as taxas de crescimento e o atingir da fase de juvenil.

As datas de nascimento dos juvenis de Peniche indicaram uma actividade reprodutora fora da época principal de postura. Estudos não só da fase planctónica (Ré *et al.*, 1990)³⁸ como da fase adulta desta espécie (Figueiredo e Santos, 1988³⁹ e Pestana, 1989⁴⁰) indicam que a sua postura é mais intensa no período entre o Outono de um ano e a Primavera do ano seguinte. Contudo Soares (1999)⁴¹ observou que, principalmente na zona de Peniche ocorrem, por vezes, adultos em fases de maturação sugerindo postura fora desta época principal, como por exemplo nos anos de 1995 e 1997. Nestes dois anos ocorreram mais de 50 % de fêmeas maduras no mês de Agosto. Em anos anteriores este autor refere percentagens também altas (30-55%) de adultos maduros entre os meses de Maio e Agosto. Por outro lado, em 1988 os ovos e os estados larvares apresentaram os seus máximos de Março a Maio e as suas ocorrências em Agosto foram aparentemente superiores às da época de postura de 1986/1987 (Farinha, 1991)⁴². Os resultados desta autora indicam que a postura na área de Matosinhos, em Maio de 1988, foi tão intensa como a que se verificou na

mesma área em Nov/Dez 86, e na área da Figueira da Foz foi mais intensa entre Março e Maio do que em Outubro/Novembro dessa época de postura. Estes resultados, aliados aos de Soares (1999)⁴¹ sobre a área de Peniche, podem justificar as datas de nascimento, aparentemente tardias, estimadas para os juvenis estudados neste trabalho.

Se o bom recrutamento referido por Dias *et al.* (1996)⁴ para o ano de 1987 se reflectiu no ano seguinte nas abundâncias de indivíduos de idade 1, que iniciaram a sua primeira postura tardiamente, é possível que os juvenis nascidos em 1988 tenham sido resultado desse bom recrutamento. As capturas por idade na costa portuguesa (Pestana, 1989)⁴⁰ confirmam a existência de uma proporção alta de indivíduos de idade 1 em 1988 provavelmente consequência desse recrutamento de 1987 (Fig. 8).

Se as sardinhas de idade 0 que surgiram no III e IV trimestres de 1987 (Pestana, 1989)⁴⁰ nasceram entre o I e o II trimestre, completaram provavelmente 1 ano de idade no início de 1988 e poderão (Pérez *et al.*, 1985⁴³ e Figueiredo e Santos, 1988³⁹) ter iniciado a postura a partir do II trimestre de 1988.



Figura 8. Capturas de sardinha na costa portuguesa por idades nos anos de 1986 a 1988 (adaptado de Pestana, 1989).

A comparação das taxas de crescimento absolutas indicou diferenças apenas nos juvenis de tamanhos inferiores que foram colhidos na Lagoa de Óbidos, não sendo significativas as diferenças observadas para as taxas de crescimento dos que foram colhidos ao largo de Peniche. Os indivíduos da Lagoa de Óbidos parece terem apresentado uma taxa de crescimento absoluta maior na Primavera de 1990 quando comparada com as taxas determinadas para os juvenis colhidos nos Verões de 1989 e de 1990. Nestas duas épocas as diferenças não foram significativas.

Os comprimentos dos juvenis colhidos na L. de Óbidos variaram entre cerca de 31 e 71mm e as suas taxas de crescimento absolutas foram para o Verão de 1989, Primavera de 1990 e Verão de 1990 respectivamente 0.35mm.dia⁻¹, 0.54mm.dia⁻¹ e 0.31mm.dia⁻¹. Os comprimentos dos juvenis de Peniche variaram entre cerca de 85 e 125mm e as taxas de crescimento foram para o Inverno e Primavera de 1989 e Primavera de 1990 0.22mm.dia⁻¹, 0.19mm.dia⁻¹ e 0.28mm.dia⁻¹. Estas taxas parece estarem aquém da taxa estimada de cerca de 0.54mm.dia⁻¹, por exemplo, para juvenis colhidos na Galiza em 1992 (Álvarez e Alemany, 1997)¹¹, com comprimentos totais variando entre cerca de 80 e 140mm. Contudo, o modelo estimado por estes autores parece sobrestimar as idades em relação às idades observadas, principalmente para os que se situam na parte inferior da recta, ou seja, o modelo linear ajustado por estes autores parece sobrestimar as idades e a taxa de crescimento para os juvenis mais pequenos (ver Figura 3 de Alvarez e Alemany, 1997)¹¹ levando a crer que as taxas estimadas para os juvenis da Lagoa de Óbidos e de Peniche se aproximam das dos juvenis colhidos na Galiza.

Segundo alguns autores, a importância da velocidade do crescimento tem efeitos nas primeiras fases do ciclo de vida, assim como os tamanhos dos progenitores poderão ter efeito na sobrevivência dessas fases (Solemdal *et al.*, 1995⁴⁴, Chambers e Waiwood, 1996⁴⁵, Trippel *et al.*, 1997⁴⁶, Marteinsdottir e Steinarsson, 1998⁴⁷ e Trippel, 1998⁴⁸). Todos os juvenis colhidos ao largo de Peniche, como tal em fases mais adiantadas em relação aos da L. Óbidos, de facto parece terem estado

sob um regime de crescimento igual, mas a análise das elevações das rectas de regressão, ajustadas aos dados de comprimento e idade, indicou que os que foram colhidos no Inverno de 1989 (nascidos entre o II e III trimestres de 1988) eram indivíduos significativamente menores. A observação dos dados de adultos (idades >1ano) não ajuda a esclarecer as causas dessas diferenças, pelo que existem outras hipóteses. Ou a amostragem de Inverno de 89 foi deficiente drigindo-se a exemplares de tamanhos inferiores, ou durante a sua fase larvar as condições ambientais foram menos favoráveis ao crescimento e a trajectória estabelecida manteve-se no percurso ontogénico (Bertram *et al.*, 1993)⁴⁹.

Por outro lado, o facto de não ter havido um maior recrutamento em 1990 (Dias *et al.*, 1996⁴ e Santos *et al.*, 2001)⁵⁰ pode ter sido consequência das igualdades das taxas de crescimento aliadas à desigualdade de tamanhos sugeridas nestes resultados.

5.1.4.3. Modelo geral de crescimento

O crescimento é um fenómeno heterogéneo e complexo nos seus aspectos descritivos e causais (von Bertalanffy, 1938)⁵¹. Bertalanffy diz que, o fenómeno complexo do crescimento, é o resultado estatístico de uma quantidade enorme de processos que se manifestam em alterações das taxas de crescimento que podem ser descritas por modelos ajustados aos dados dos organismos vivos, independentemente daqueles processos.

Os dados estudados, por se referirem a indivíduos colhidos em locais diferentes, em épocas e anos diferentes e abrangendo uma parte considerável do percurso da fase não explorada da sardinha, parece serem uma boa fonte de informação para construir um modelo que generalize e permita fazer estimativas de idades e de taxas de crescimento para juvenis de sardinha.

O bom ajuste do modelo de Gompertz ($r^2 = 0.95, n = 240$) aos dados dos juvenis de Peniche e da Lagoa de Óbidos parece indicar que este pode descrever genericamente o seu crescimento embora não se ajuste na sua parte inferior, sobrestimando as taxas de crescimento dos indivíduos abaixo do ponto de inflexão $(t_0=84.3 \text{ dias})$. Este facto poderá dever-se, por exemplo, a um artefacto por amostragem deficiente de indivíduos com taxa de crescimento superior e, por exemplo, maior capacidade de fuga ao engenho de pesca (Jones, 1992)¹². Por estas razões procedeu-se a uma estratificação dos dados em três grupos, sendo um deles o dos estados larvares e os outros dois de juvenis. No entanto fica por esclarecer a hipótese de erro de amostragem.

Os estados larvares de *S. pilchardus* foram já estudados e o seu crescimento descrito pelo modelo linear para a costa portuguesa (Ré, 1986a)⁵² e pelo modelo de Laird-Gompertz para larvas cultivadas em laboratório (Silva e Miranda, 1992)⁵³. As taxas de crescimento obtidas por estes autores aproximam-se da taxa apresentada g=0.55mm.dia⁻¹ para os estados larvares incluídos neste capítulo. Aos dados de juvenis ajustaram-se por regressão linear simples duas rectas, tendo-se obtido taxas de crescimento absolutas g=0.42mm.dia⁻¹ e g=0.26mm.dia⁻¹. Alvaréz e Alemany (1997)¹¹, para juvenis de sardinha nascidos em média no mês de Fevereiro de 1992 e provenientes da costa norte de Portugal com um leque de comprimentos recaindo no segundo dos dois grupos de juvenis, obtiveram taxas de crescimento duas vezes mais altas, de cerca de 0.54mm.dia⁻¹. Os anos de 1991 e 1992 foram anos de bom recrutamento em relação aos recrutamentos estimados para os anos entre 1988 e 1990 (Borges *et al.*, 2003)⁷, pelo que estes resultados sugerem que os indivíduos estudados neste capítulo poderão ter estado sujeitos a condições especialmente adversas.

A observação da trajectória dos dados, incluindo os dos estados larvares, sugere que um modelo curvilíneo com dois ciclos (Fig. 9), com um patamar em cada um, descreveria bem o crescimento da fase não-explorada da sardinha para as amostras estudadas. O primeiro patamar, traduzindo um abrandamento no crescimento, situar-se-ia cerca dos 30-40mm, e o segundo patamar cerca dos 120mm (ver setas na Fig. 9).



Figura 9. Hipotético ajuste de uma curva de crescimento com dois ciclos para a fase não-explorada de *S. pilchardus* na costa portuguesa. As setas sugerem as assimptotas de cada ciclo.

O crescimento dos peixes parece ser caracterizado por um conjunto de curvas assimptóticas (Zweifel e Lasker, 1976⁵⁴, Ricker, 1979⁸, Moreau, 1987⁵⁵ e Dulčić, 1995²¹) cuja visualização dependerá da escala temporal da observação (Zweifel e Lasker, 1976⁵⁴). Zweifel e Lasker (1976)⁵⁴ restringindo-se à fase larvar, reconheceram dois ciclos relacionados com os estádios de desenvolvimento, como o estado larvar desde a eclosão até à absorção das reservas vitelinas e o estado post-larvar desde o início da funcionalidade da mandíbula. Ao alargar a escala, abrangendo a fase não-explorada desde o estado post-larvar, os dados indicam um abrandamento na passagem para a fase juvenil e outro no final da fase de juvenil parecendo reflectir, respectivamente, a metamorfose e o período anterior à primeira maturação (Navarro, 1926³⁶, Pérez *et al.*, 1985⁴³ e Ré, 1986b²⁰).

Todos estes resultados deverão ser atendidos com a maior das precauções. Embora os fenómenos de crescimento diferenciado e mortalidade possam compensarse na fase não-explorada, é facto que são factores que não foram aqui considerados. Em cada ciclo (ciclo de Sachs) da curva hipotética apresentada, a mortalidade nos seus extremos pode ser grande (Ricker, 1979)⁸. Á medida que se avança em cada ciclo a mortalidade pode ser maior, devido a mecanismos internos e por pesca nos indivíduos com taxas de crescimento maiores (fenómeno de Lee), de modo que a diferença do crescimento em idades sucessivas se torna pequena, ou seja, a comparação das taxas de crescimento entre os sobreviventes que compõem a parte superior assimptótica de um ciclo e as taxas dos indivíduos que compõem a parte inferior do ciclo seguinte, pode não ser característica da espécie em estudo mas sim dos seus sobreviventes no seu "habitat".

Por outro lado, voltando às considerações mais genéricas sobre as análises de séries temporais de recrutamentos da sardinha realizadas por outros autores (Dias *et al.*, 1996⁴, Santos *et al.*, 2001⁵⁰ e Borges *et al.*, 2003⁷), pensa-se que as taxas de crescimento estimadas, reportando-se a um período em que as condições foram aparentemente menos favoráveis, serão provavelmente inferiores em relação a outros períodos como por exemplo os anos 70 e, pontualmente, o ano 2000, mas podendo no entanto servir como referência.

Referências

- ¹ Soares, E. (1995) Contribuição para o estudo da distribuição e do comportamento da sardinha na costa continental portuguesa. Trabalho de síntese apresentado para provas de acesso à categoria de Assistente de Investigação. Área Científica de Recursos Haliêuticos, 100 p.
- ² Dias, C.A., Soares, E. e Marques, V. (1989) Acoustic abundance and estimation of sardine (*Sardina pilchardus*, Walb.) off the Portuguese coast, July-August 1988. ICES, C.M. 1989/H:52.
- ³ ICES (2001) Report of the Working Group on the Assessment of Mackerel, Horse Mackerel, Sardine and Anchovy. ICES C.M. 2001/ACFM: 06.
- ⁴ Dias, C.A., Pestana, G., Soares, E. e Marques, V. (1996) Present state of sardine stock in ICES divisions VIIIc and Ixa. ICES W.D. 13-22 August 1996.
- ⁵ Lluch-Belda, D., Crawford, R.J.M., Kawasaki, T., MacCall, A.D., Parrish, R.H., Schwartzlose, R.A. e Smith, P.E. (1989) World-wide fluctuations of sardine and anchovy stocks: the regime problem. S. Afr. J. Mar. Sci. 8: 195-205.
- ⁶ Schwartzlose, R.A., Alheit, J., Bakun, A., Baumgartner, T.R., Cloete, R., Crawford, R.J.M., Fletcher, W.J., Green-Ruiz, Y., Hagen, E., Kawasaki, T., Lluch-Belda, D., Lluch-Cota, S.E., MacCall, A.D., Matsuura, Y., Nevarez-Martinez, M.O., Parrish, R.H., Roy, C., Serra, R., Shust., K.V., Ward, M.N. e Zuzunaga, J.Z. (1999) Worldwide large-scale fluctuations of sardine and anchovy populations. S. Afr. J. mar. Sci. 21: 289-347.
- ⁷ Borges, M.F., Santos, AM., Crato, N., Mendes, H. e Mota, B. (2003) Sardine regime shifts off Portugal: a time series analysis of catches and wind conditions. *Sci. Mar.* 67: 235-244.
- ⁸ Ricker, W.E. (1979) Growth rates and models. *In* W.S. Hoar, D.J. Randall e J.R. Brett (eds) Fish Physiology, Vol. VIII Bioenergetics and Growth. Academic Press. New York pp.677-743.
- ⁹ Wooton, R.J. (1991) Ecology of Teleost Fishes. Chapman e Hall. (eds) p. cm. Fish and Fisheries series 1, 404p.
- ¹⁰ Campana, S.E. e Jones, C. M. (1992) Analysis of otolith microstructure data, p. 73-100 In D.K. Stevenson e S.E. Campana (eds.) Otolith Microstructure Examination and Analysis. Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci. 117.
- ¹¹ Álvarez, F. e Alemany, F. (1997) Bithdate analysis and its application to the study of recruitment of the Atlanto-Iberian sardina *Sardina pilchardus*. *Fish. Bull.* **95**: 187-194.
- ¹² Jones, C.M. (1992). Development and application of the otolith increment technique, p. 1-11.*In* D.K. Stevenson e S.E. Campana (eds.) Otolith Microstructure Examination and Analysis. *Can Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci.* 117.
- ¹³ Silva, E.S. (1968) Plâncton da Lagoa de Óbidos (III). Abundância, variações sazonais e grandes «blooms». Notas e Estudos do IBM **34**: 1-79.
- ¹⁴ Zar, J.H. (1984) Biostatistical analysis. 2nd edn. Prentice-Hall, (Eds), Englewood Cliffs, New Jersey, 718 p.
- ¹⁵ Cone, R.S. (1989) The need to reconsider the use of condition indices in fishery science. *Trans. Am. Fish. Soc.* **118**: 510-514.
- ¹⁶ Springer, T.A., Murphy, B.R., Grutreuter, S., Anderson, R.O., Miranda, L.E., Jackson, D.C. e Cone, R.S. (1990) Properties of relative weight and other condition indices. *Trans. Am. Fish. Soc.* **19**: 1048-1058.
- ¹⁷ ICES (2003a) Report of the study group on growth, maturity and condition in stock projections. ICES C.M. 2003/D:01 Ref. ACFM, C,G, H, WGMG.
- ¹⁸ Ré, P. (1983a) Daily growth increments in the sagitta of pilchard larvae Sardina pilchardus (Walbaum, 1792) (Pisces: Clupeidae). Cybium 7(3): 9-15.
- ¹⁹ Ré, P. (1984a) Evidence of daily and hourly growth in pilchard larvae Sardina pilchardus (Walbaum, 1792) based on otolith growth increments. *Cybium* 8(1): 33-38.

- ²⁰ Ré, P. (1986b) Otolith microstructure and detection of life history events in sardine and anchovy larvae. *Ciênc. Biol. Ecol. Syst.* 6(1/2): 9-17.
- ²¹ Dulčić, J. (1995) Estimation of age and growth of sardine, *Sardina pilchardus* (Walbaum, 1792), larvae by reading daily otolith increments. *Fish. Res.* 22: 265-277
- ²² Campana, S.E. (1992) Measurement and interpretation of the microstructure of fish otoliths p. 59-71 In D.K. Stevenson e S.E. Campana (eds.) Otolith Microstructure Examination and Analysis. Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci. 117.
- ²³ Jones, C.M. (2000) Fitting growth curves to retrospective size-at-age data. *Fish. Res.* **46**: 123-129
- ²⁴ Moita, M.T. (2001) Estrutura, Variabilidade e Dinâmica do Fitoplâncton na Costa de Portugal Continental. Tese de doutoramento no ramo de Ecologia e Biossistemática, Universidade de Lisboa, Portugal 272p.
- ²⁵Cunha, M.E. (2001) Physical control of biological processes in a coastal upwelling system: Comparison of the effects of coastal topography, river run-off and physical oceanography in the northern and southern parts of western portuguese coastal waters. Tese de doutoramento no ramo de Ciências do Mar, Universidade de Lisboa, Portugal 293p.
- ²⁶ Owens, R.W., Lo, N.C.H., Butler, J.L., Theilacker, G.H., Alvariño, A., Hunter, J.R. e Watanabe, Y. (1990) Spawning and survival patterns of larval anchovy, *Engraulis mordax*, in contrasting environments a site intensive study. *Fish. Bull.* U.S. **87**: 673-688.
- ²⁷ McGurk, M.D., Paul, A.J., Coyle, K.O., Zieman, D.A. e Haldorson, L.J. (1993) Relationships between prey concentration and growth, condition and mortality of Pacific herring, *Clupea pallasi*, larvae in an Alaskan subarctic embayment. *Can. J. Fish Aquat. Sci.* **50**: 163-180.
- ²⁸ Gaughan, D.J., Fletcher, W.J. e White, K.V. (2001) Growth rate of larval Sardinops sagax from ecosystems with different levels of productivity. Mar. Biol. 139: 831-837.
- ²⁹ Blaxter, J.H.S. e Hunter, J.R. (1982) The biology of Clupeoid fishes. Advances in Marine Biology. Academic Press ed. 20: 1-223.
- ³⁰ van der Lingen, C.D. (2002) Diet of sardine *Sardinops sagax* in the southern Benguela upwelling ecosystem. *S. Afr. J. mar. Sci.* **24**: 301-316.
- ³¹ Cushing, D.H. (1990) Plankton production and year-class strength in fish populations: an update of the match/mismatch hypotesis. p. 249-293 *In* J.H.S. Blaxter e A.J. Southward (eds.), *Advances in Marine Biology* 26, Academic Press Ltd.
- ³² Dickson, R.R., Kelly, P.M., Colebrook, J.M., Wooster, W.S., e Cushing, D.H. (1988a) North winds and production in the eastern North Atlantic. J. Plankton Res. 10: 151-169.
- ³³ Kawasaki, T. (1992) Mechanisms governing fluctuations in pelagic fish populations. In Bengela Trophic Functioning. Payne, A.I.L., K.H. Bink, K.H. Mann e R. Hilborn (eds), S. Afr. J. mar. Sci. 12: 135-146.
- ³⁴ Azevedo, M. (2000) Exploratory data analysis for Iberian sardine (*Sardina pilchardus*). ICES C.M. 2000/ACFM: 5, 529p.
- ³⁵ Bolger, T. e Connolly, P.L. (1989) The selection of suitable indices for the measurement and analysis of fish condition. J. Fish. Biol. 34: 171-182.
- ³⁶ Navarro, F.P. (1926) Estudios sobre los clupeidos de Baleares. I.- Estados jóvenes de la sardina (Clupea pilchardus Walb.) Ministerio de Marina – Direccion General de Pesca. Notas y Resúmenes Serie II, Nº 9.
- ³⁷ Butler, J. L. (1987) Comparisons of the Larval and Juvenile Growth and Larval Mortality Rates of Pacific Sardine and Northern Anchovy and Implications for Species Interactions. Dissertação submetida para obtenção de PhD na Área de Biologia Marinha. Universidade da Califórnia em San Diego, 242p.
- ³⁸ Ré, P., Cabral e Silva, R., Cunha, M.E., Farinha, A., Meneses, I. e Moita, T. (1990) Sardine spawning off Portugal. *Bol. Inst. Nac. Inv. Pescas* 15: 31-44.

- ³⁹ Figueiredo, I. e Santos, M. (1988) On sexual maturation, condition factor and gonadosomatic index of *Sardina pilchardus* Walb., off Portugal (1986/1987). ICES, C.M. 1988/H:70.
- ⁴⁰ Pestana, G. (1989) Manancial ibero-atlantico de sardinha *Sardina pilchardus*, sua avaliação e medidas de gestão. Dissertação apresentada para provas de acesso à categoria de Investigador Auxiliar. Área científica de Dinâmica de Populações. INIP, 192p.
- ⁴¹ Soares, E. (1999) Reproductive biology of sardine (*Sardina pilchardus*, Walb.9 off Portuguese coast: seasonal evolution of sexual maturity, condition factor and gonadosomatic index in 1991-1998. ICES WG on the Assessment of Mackerel, Horse Mackerel, Sardine and Anchovy. Copenhagen, 14-23 September 1999.
- ⁴² Farinha, A. (1991) Diversidade, abundância e composição do ictioplâncton em quatro regiões da costa continental portuguesa. Trabalho de síntese apresentado para provas de acesso à categoria de Assistente de Investigação. Área Científica de Oceanografia Biológica, INIP, 134p.
- ⁴³ Pérez, N., Porteiro, C. e Alvarez, F. (1985) Contribución al conocimiento de la biología de la sardina de Galicia. *Bol. Inst. Esp. Oceanog.* 2 (3): 27-37.
- ⁴⁴ Solemdal, P. Kjesbu, O.S. e Fonn, M. (1995) Egg mortality in recruit- and repeat-spawning cod an experimental study. ICES C.M. 1995/G:35.
- ⁴⁵ Chambers, R.C. e Waiwood, K.G. (1996) Maternal and seasonal differences in egg sozes and spawning characteristics of captive Atlantic cod, *Gadus morhua. Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 53: 1986-2003.
- ⁴⁶ Trippel, E. A., Kjesbu, O.S. e Solemdal, P. (1997) Effects of adult age and size structure on reproductive output in marine fishes. p. 63-102 *In* R.C. Chambers e E.A. Tripple (eds) Early Life History and Recruitment in Fish Populations, Chapman e Hall, *Fish and Fisheries Series* 21. London, UK.
- ⁴⁷ Marteinsdottir, G. e Steinarsson, A. (1998) Maternal influence on the size and viability of Iceland cod (*Gadus morhua L.*) eggs and larvae. *J. Fish. Biol.* **52** (6): 1241-1258.
- ⁴⁸ Trippel, E.A. (1998) Egg size and viability and seasonal offspring production of young Atlantic cod. *Trans. Am. Fish. Soc.* **127**: 339-359.
- ⁴⁹ Bertram, D.F., Chambers, R.C. e Leggret, W.C. (1993) Negative correlations between larval and juvenile growth rates in winter flounder: implications of compensatory growth for variation in size-at-age. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **96**: 209-215.
- ⁵⁰ Santos, A.M., Borges, M.F. e Groom, S. (2001) Sardine and horse mackerel recruitment and upwelling off Portugal. *ICES J. Mar. Sci.* 58: 589-596.
- ⁵¹ von Bertalanffy, L. (1938) A quantitative theory of organic growth (inquiries of growth laws II). *Human Biol.* 10: 181-213.
- ⁵² Ré, P. (1986a) Ecologia da postura e da fase planctónica de Sardina pilchardus (Walbaum, 1792) na região central da costa portuguesa. Bol. Soc. Port. Ciênc. Nat. XXIII: 5-81.
- ⁵³ Silva, A. e Miranda, A. (1992) Laboratory rearing of sardine larvae, *Sardina pilchardus* (Walb.), and early effects of starvation: a preliminary experiment. *Bol. Inst. Esp. Oceanogr.* 8 (1): 163-174.
- ⁵⁴ Zweifel, J.R. e Lasker, R. (1976) Prehatch and posthatch growth of fishes a general model. Fish. Bull. 74 (3): 609-621.
- ⁵⁵ Moreau, J. (1987) Mathematical and biological expression of growth in fishes: Recent trends and further developments p. 81-113 *In* R.C. Summerfelt e E.H. Gordon (eds) The Age and Growth of Fish. The Iowa State University Press/AMES, U.S.A.

Capítulo 5.2

Crescimento dos otólitos de juvenis de sardinha

Capítulo 5.2

Crescimento dos otólitos de juvenis de sardinha

5.2.1. Introdução

O crescimento dos otólitos é muitas vezes usado para determinar as respostas somáticas ás variações ambientais e compreensão de causas de mortalidade e sucesso do recrutamento (Campana e Neilson, 1985¹, Ré, 1986b², Butler, 1987³, Ribeiro e Gonçalves, 1996⁴, Norbis *et al.*, 1999⁵ e Morales-Nin, 2000⁶). Para que se possam fazer previsões de crescimento somático de uma espécie com base no crescimento dos otólitos, deverá estabelecer-se uma relação entre as duas variáveis para as fases da vida que se pretendem estudar (Jones, 1992)⁷.

Estas respostas somáticas poderão ser diferentes consoante a fase da vida do indivíduo dificultando o estabelecer de uma correspondência (Morales-Nin, 2000)⁶. Os estados larvares, por exemplo, demonstram uma resposta somática mais rápida do que os juvenis (Campana e Neilson, 1985¹ e Jones, 1992⁷). Mas, apesar da facilidade relativa da realização destes estudos, já a sua interpretação não o é tanto por razões específicas como por razões técnicas. Algumas espécies parece apresentarem um desfasamento entre a causa e o efeito no crescimento dos otólitos (Maillet e Checkley, 1990)⁸, enquanto que noutras espécies já esse desfasamento não é tão evidente (Gutiérrez e Morales-Nin, 1986⁹ e Molony e Choat, 1990¹⁰). Campana e Thorrold (2001)¹¹ dizem que apesar de todas as vantagens apresentadas pelos otólitos para determinação de idades, eles não são ideais do ponto de vista morfológico, para estudos da relação de variações ambientais durante a vida dos indivíduos.

Condições adversas, como falta de alimento ou mudanças de "habitat", com consequências directas nas taxas de crescimento somático (Silva e Miranda, 1992¹² e Folkvord *et al.*, 2000¹³) poderão não se reflectir no crescimento dos otólitos e a relação entre as duas variáveis deixar de ser linear (Mosegaard *et al.*, 1988)¹⁴. Indivíduos em estado de inanição ou em crescimento lento têm otólitos proporcionalmente maiores e mais pesados do que indivíduos com um crescimento rápido (Templeman e Squires, 1956¹⁵, Victor, 1982¹⁶, Boehlert, 1985¹⁷, Mosegaard *et al.*, 1988¹⁴, Reznick *et al.*, 1989¹⁸ e Secor e Dean, 1989¹⁹).

A característica conservadora dos otólitos, pelo seu isolamento em relação às variações ambientais (Gutiérrez e Morales-Nin, 1986)⁹, pode ser importante para desenhar um modelo de crescimento generalizado contribuindo para a compreensão das características do crescimento potencial na fase juvenil. No entanto, alguns resultados parece não estarem completamente de acordo com este conservadorismo do crescimento dos otólitos. Por exemplo, em experiências realizadas em laboratório com larvas de arenque (*Clupea harengus*) tanto o crescimento somático como o dos seus otólitos deu respostas rápidas ao aumento da densidade de alimento, mas a alteração das condições com a redução de densidade de presas já surtiu um efeito mais retardado no crescimento dos otólitos do que no crescimento somático (Folkvord *et al.*, 2000)¹³. Estes autores referem, contudo, que as respostas do crescimento dos otólitos dependem do tamanho/fase ontogénica dos indivíduos sendo o padrão de crescimento geralmente descrito por curvas de Gompertz.

Partindo do princípio deste conservadorismo do crescimento dos otólitos, neste capítulo iremos apresentar modelos de crescimento generalizados dos otólitos de juvenis de sardinha colhidos em diversos locais, épocas e anos na costa portuguesa e relacioná-los com o crescimento somático. Os parâmetros dos modelos serão estimados com base nos dados combinados e, posteriormente, serão estratificados por local, época e ano e ajustados modelos lineares. As taxas de crescimento resultantes desta estratificação serão analisadas para a sua covariância e estimadas taxas de crescimento comuns. A variabilidade de condições a que estiveram sujeitos os juvenis estudados permitirá, ou não, obter estas taxas comuns, e observar a sua semelhança com as taxas estimadas pelo modelo generalizado.

5.2.2. Material e métodos

5.2.2.1. Amostragem

Os indivíduos estudados foram provenientes de uma campanha realizada em 1988, de pesca comercial e artesanal ao largo de Matosinhos, Peniche e Lagoa de Óbidos em 1989, Figueira da Foz e Lagoa de Óbidos em 1990 e de novo Lagoa de Óbidos em 1993. Mediram-se os comprimentos padrão até ao 10⁻¹mm. O número total de indivíduos medidos perfez um total de 848. Na Tabela 1 está feita uma resenha das datas e locais das amostras bem como de estatísticas descritivas dos indivíduos utilizados por local e por ano.

| Local | Ano/Mês | $\overline{L} \pm se(mm)$ | $L_{\min}(mm)$ | $L_{\max}(mm)$ | n |
|------------------------------|--------------|---------------------------|----------------|----------------|-----|
| Cabo da Roca | 88 / Ago | 78.91±0.88 | 65.8 | 98.6 | 82 |
| Peniche | 89 / Jan | 99.43±1.14 | 85.8 | 117.0 | 44 |
| " | " / Fev | 101.29±1.78 | 83.9 | 124.5 | 36 |
| " | " / Mar | 110.50±0.96 | 98.4 | 119.3 | 40 |
| " | " / Abr | 116.96±0.74 | 108.8 | 123.9 | 36 |
| Matosinhos | " / Jan | 106.03±0.61 | 99.9 | 113.0 | 34 |
| L.Óbidos | " / Jun-Jul | 56.58±0.50 | 38.6 | 71.5 | 129 |
| Peniche | 90 / Mar | 104.61±0.99 | 91.6 | 123.2 | 50 |
| $L.\acute{O}bidos \leq 36mm$ | ″ / Mai | 33.91±0.33 | 31.4 | 36.6 | 17 |
| " >36mm | " / " | 56.18±1.21 | 41.2 | 68.6 | 26 |
| L.Óbidos | " / Jun-Jul | 46.85±0.24 | 36.7 | 67.9 | 246 |
| Figueira da Foz | " / Set | 51.76±0.56 | 46.0 | 65.0 | 55 |
| L.Óbidos ≤36mm | 93 / Mai-Jul | 33.65±0.63 | 30.9 | 36.1 | 10 |
| " >36mm | " " | 48.16±1.03 | 37.0 | 60.2 | 43 |

Tabela 1. Estatísticas descritivas das amostras dos diversos locais. Os dados são o comprimento padrão médio em mm \pm o erro padrão, o comprimento padrão mínimo e o máximo e o tamanho da amostra

5.2.2.2. Otólitos

Os *sagittae* foram retirados aos juvenis e escolheu-se o esquerdo para processar. Procedeu-se à sua limpeza apenas por lavagem com água corrente com auxílio de um pincel de cerda e, depois de seco, montou-se numa lâmina de vidro com resina de dureza média.

Para a realização das medições dos *sagittae*, foi desenhado um segmento entre o ponto médio do *rostrum* e o *postrostrum* passando pelo *primordium* (Fig. 1). Os otólitos foram observados e as medições feitas utilizando um sistema de digitalização de imagem devidamente calibrado, associado a um microscópio estereoscópico. As calibrações foram feitas tomando em consideração os resultados obtidos no Capítulo 2.



Figura 1. Definição do raio a medir em *sagittae* de juvenis de sardinha. a) juvenil com 33.0mm; b) juvenil com 41.2mm; c) juvenil com 107.8mm. R=*rostrum*; PR=*postrostrum*; P=*primordium*; P-PR=raio a medir

5.2.2.3. Tratamento dos resultados

5.2.2.3.1. Relação entre os raios dos otólitos e os comprimentos padrão dos juvenis

O crescimento dos otólitos em função do comprimento padrão foi descrito pela equação de crescimento de von Bertalanffy (1938)²⁰

$$R = R_{\infty} \left(1 - e^{-K(L - L_0)} \right)$$

em que R_{∞} é o raio máximo medido, *K* é o coeficiente de Pütter, *i.e.*, a taxa à qual a taxa de crescimento do otólito diminui, L_0 é o comprimento padrão ao qual o raio do otólito seria zero se o crescimento fosse sempre descrito por este modelo. A taxa de crescimento absoluta do raio em relação ao comprimento vem descrita por

$$g = K \left(R_{\infty} - R_{x} \right)$$

5.2.2.3.2. Estratificação das variáveis X e Y

O crescimento dos peixes caracteriza-se por se dividir em períodos relativamente curtos que se podem descrever por modelos lineares simples (Ricker, 1979)²¹. Foram estimadas a taxas de crescimento absolutas dos raios dos otólitos por ajustamento de regressões lineares simples para cada amostra e comparadas por ANCOVA (Zar, 1984)²² em que H_0 : todos os coeficientes de regressão são iguais contra H_A : os coeficientes de regressão das rectas de regressão não são todos iguais. As comparações foram feitas entre grupos previamente escolhidos por inspecção (Fig. 2 e Tab. 2). Foram constituídos 5 grupos (A-E) e nos casos de rejeição da H_0 , *i.e.*, sendo aceite que os coeficientes de regressão não são todos iguais, procedeu-se a uma análise múltipla para determinar quais dos coeficientes são diferentes e de quais diferem. Utilizou-se o teste de comparação múltipla de Tukey para amostras de tamanhos diferentes (Zar, 1984)²² para um nível de significância $\alpha=0.05$ (probabilidade de cometer pelo menos um erro Tipo I, *i. e.*, a probabilidade de rejeitar falsamente pelo menos uma H_0 durante a comparação de todos os pares). A estatística do teste é

$$q = \frac{b_B - b_A}{SE}$$

em que b são os coeficientes de regressão de cada par de rectas e SE é o erro padrão da diferença entre os pares de coeficientes de regressão

$$SE = \sqrt{\frac{\left(S_{Y.X}^2\right)_p}{2}} \left[\frac{1}{\left(\sum x^2\right)_A} + \frac{1}{\left(\sum x^2\right)_B}\right]$$

em que $(S_{Y,X}^2)_p$ é a ponderação da média dos quadrados dos resíduos da análise de variância de cada par de rectas.

Em alguns casos o teste de Tukey deu resultados ambíguos (grupo B) pela sobreposição de semelhanças obtidas não oferecendo resultados conclusivos para todas as amostras. Nesses casos, voltando atrás à ANCOVA foram retiradas as amostras com coeficientes provavelmente diferentes (por sugestão do teste de Tukey) e repetiu-se sem essas amostras (Tab. 2, Grupo Ba).

Os coeficientes de regressão comuns (b_c) foram estimados (Zar, 1984)²² para cada grupo de regressões em que H_0 foi aceite, *i.e.*, em que os coeficientes de regressão não apresentavam diferenças significativas para um nível de significância α =0.05.

$$b_c = \frac{\sum_{i=1}^{k} (\sum xy)_i}{\sum_{i=1}^{k} (\sum x^2)_i}$$

o erro padrão de b_c é $se = \sqrt{\frac{\left(S_{Y,X}^2\right)_c}{\sum_{i=1}^k \left(\sum x^2\right)}}$



Figura 2. Codificação dos grupos estabelecidos (linhas elípticas) para comparação das taxas de crescimento dos raios dos otólitos por ANCOVA. Grupo **A** – constituído por juvenis com comprimentos padrão ≤36mm de amostras da Lagoa de Óbidos Primavera de 1990 e de 1993; Grupo **B** - constituído por amostras da Lagoa de Óbidos Verão de 1989 e de 1990, Primavera de 1990 e de 1993 e Figueira da Foz Verão de 1990; Grupo **C** – constituído por amostras do cabo da Roca Verão de 1988; Grupo **D** - constituído por amostras de Peniche de Janeiro, Fevereiro e Abril de 1989 e Março de 1990, e de Matosinhos de Janeiro de 1990; Grupo **E** – constituído pelas amostras do Grupo D e de Peniche de Março de 1989.

Tabela 2. Regressões dos raios dos otólitos (R, μm) com os comprimentos padrão (x,mm). A constituição dos grupos está descrita no texto e na Fig. 2. O grupo Ba é idêntico ao grupo B mas retirou-se a amostra da Lagoa de Óbidos do Verão de 1990. Apresentam-se os coeficientes de determinação (r^2) estimados, a significância das regressões (p), as médias dos comprimentos (\bar{L}) e o erro padrão (se), o leque de tamanhos ($L_{min} \in L_{máx}$) e o tamanho da amostra (n).

| Grupo | Local/ Data | Modelo | r^2 | р | $\overline{L}\pm se \ (mm)$ | L _{mín} (mm) | L _{máx} (mm) | n |
|-------|-------------|---------------------|-------|---------|-----------------------------|-----------------------|-----------------------|-----|
| А | LO Prim 90 | R = 19.69x - 313.28 | 0,57 | < 0.005 | 33.91±0.33 | 31.4 | 36.6 | 17 |
| | LO Prim 93 | R = 23.58x - 423.20 | 0.85 | < 0.005 | 33.65±0.63 | 30.9 | 36.1 | 11 |
| В | LO Ver 89 | R = 11.16x - 24.27 | 0.71 | < 0.005 | 56.58±0.50 | 38.6 | 71.5 | 129 |
| | LO Ver 90 | R = 13.39x - 47.37 | 0.60 | < 0.005 | 46.85±0.24 | 36.7 | 67.9 | 246 |
| | LO Prim 90 | R = 13.12x - 120.86 | 0.73 | < 0.005 | 56.18±1.21 | 41.2 | 68.6 | 26 |
| | LO Prim 93 | R = 10.05x + 109.20 | 0.82 | < 0.005 | 48.16±1.03 | 37.0 | 60.2 | 41 |
| | Fig Ver 90 | R = 9.03x + 179.22 | 0.53 | < 0.005 | 51.76±0.56 | 46.0 | 65.0 | 55 |
| Ba | LO Ver 89 | - | - | - | | | | - |
| | LO Prim 90 | - | - | - | | | | - |
| | LO Prim 93 | - | - | - | | | | - |
| | Fig Ver 90 | - | - | - | | | | - |
| С | CR Ver 88 | R = 3.12x + 572.92 | 0.21 | < 0.005 | 78.91±0.88 | 65.8 | 98.6 | 82 |
| D | Pen Jan 89 | R = 6.32x + 374.53 | 0.48 | < 0.005 | 99.43±1.14 | 85.8 | 117.0 | 44 |
| | Pen Fev 89 | R = 5.21x + 527.92 | 0.47 | < 0.005 | 101.29±1.78 | 83.9 | 124.5 | 36 |
| | Pen Abr 89 | R = 6.76x + 304.30 | 0.21 | < 0.005 | 116.96±0.74 | 108.8 | 123.9 | 36 |
| | Mat Jan 89 | R = 5.32x + 442.06 | 0.10 | >0.06 | 106,03±0.61 | 99.9 | 113.0 | 34 |
| | Pen Mar 90 | R = 7.13x + 296.99 | 0.47 | < 0.005 | 104.61±0.99 | 91.6 | 123.2 | 50 |
| Е | Pen Mar 89 | R = 2.39x + 871.64 | 0.06 | >0.1 | 110.50±0.96 | 98.4 | 119.3 | 40 |
| | Grupo D | - | - | - | | | | - |

5.2.2.3.3. Relação entre os raios dos otólitos e as idades

O crescimento diário dos otólitos foi descrito utilizando as idades determinadas no Capítulo 5.1 para alguns dos otólitos (n=246).

Pelas razões expostas anteriormente em relação às características de isolamento dos otólitos, e ao objectivo concreto de estimar parâmetros generalizados para o modelo que melhor descrever o seu crescimento relativo, a esquematização deste parágrafo tem início com a apresentação dos parâmetros estimados para o modelo geral e só posteriormente se procedeu à estratificação das variáveis X e Y (idades e raios respectivamente).

O modelo de Gompertz (Ricker, 1979²¹ e Campana e Jones, 1992²³) foi o que melhor se ajustou aos dados

$$R = R_{\infty} e^{-e^{-G(t-t_0)}}$$

em que R_{∞} é o raio máximo observado, G é a taxa de crescimento instantânea à idade t_0 e t_0 é o ponto de inflexão da curva, *i.e.*, a idade à qual a taxa de crescimento absoluta começa a decrescer. O raio do otólito no ponto de inflexão $t = t_0$ é $R_0 = R_{\infty}/e$. A taxa de crescimento absoluta à idade X é

$$g = GR_X (\ln R_\infty - \ln R_X)$$

5.2.2.3.4. Estratificação das variáveis X e Y

À semelhança do que foi feito para a relação do raio com o comprimento dos juvenis, as variáveis da curva ajustada foram estratificadas por locais e datas de colheita. As amostras foram provenientes de: Peniche Inverno e Primavera de 1989 e Primavera de 1990; e Lagoa de Óbidos Verão de 1989, e Primavera e Verão de 1990.

Ajustaram-se rectas de regressão lineares aos resultados assumindo que representam fases restritas ("stanzas") do crescimento destes juvenis (Ricker, 1979)²¹. Os coeficientes de regressão de cada recta ajustada foram comparados por ANCOVA e calculados os coeficientes de regressão comuns (b_c) tal como

265

descrito anteriormente. Estes últimos foram então confrontados com as taxas de crescimento estimadas pelo modelo de Gompertz geral.

5.2.3. Resultados

5.2.3.1. Relação entre os raios dos otólitos e os comprimentos padrão dos juvenis

A relação ente os raios dos otólitos e os comprimentos padrão dos juvenis de sardinha (Fig. 3a) provenientes de amostras de diversos locais da costa ocidental norte portuguesa parece ser bem descrita pelo modelo de von Bertalanffy $R = 1255(1 - e^{-0.020(L-17.173)}), r^2 = 0.93, n = 846$ sendo as taxas de crescimento absolutas dos raios estimadas para 30, 40, 60 e 100mm de comprimento padrão apresentadas na Tabela 3. Contudo, a distribuição dos valores residuais (Fig. 3b) mostra um aumento da variância com o aumento do comprimento padrão dos juvenis (heterocedasticidade) para além de que o modelo parece sobrestimar a taxa de crescimento dos otólitos (Campana e Jones, 1992)²³ com raios variando entre cerca de 800 e 1000µm pertencentes a indivíduos com comprimentos padrão entre cerca de 65 e 100mm.



Figura 3. Modelo de crescimento de von Bertalanffy ajustado ao comprimento de juvenis de sardinha e raios dos otólitos (a) e relação dos valores residuais com os valores previstos pelo modelo (b)

Tabela 3. Estimativas dos parâmetros da equação de von Bertalanffy ajustada ao comprimento dos juvenis e raios dos otólitos. R_{∞} é o raio máximo observado; K é o coeficiente de Pütter; L_0 é o comprimento, em *mm*, ao qual o raio do otólito seria zero se o crescimento fosse sempre descrito por este modelo; g é a taxa de crescimento absoluta determinada aos comprimentos 30, 40, 60 e 100 mm; são apresentados os erros padrão (*se*), o coeficiente de determinação (r^2) e o nº de otólitos (n) observados.

| Lst (mm) | $g(\mu m.mm^{-1})$ | R_{∞} | K (se) | $L_0(se)$ | r^2 | п |
|----------|--------------------|--------------|-------------------|------------------|-------|-----|
| | | 1255 | 0.0203 (0.000267) | 17.173 (0.49511) | 0.93 | 846 |
| 30 | 19.60 | | | | | |
| 40 | 16.01 | | | | | |
| 60 | 10.68 | | | | | |
| 100 | 4.75 | | | | | |

As taxas de crescimento somático variam durante a ontogénese (Ricker, 1979^{21} e Wooton, 1991^{24}) e podem ser influenciadas por outros factores, como por exemplo os ambientais (Campana e Thorrold, 2001)¹¹. As amostras estudadas percorrem um leque de comprimentos cujos segmentos, por vezes, foram apenas amostrados uma só vez, o que pode estar na origem da aparente sobrestimação no troço referido. Os otólitos cuja taxa de crescimento parece ser sobrestimada pelo modelo de von Bertalanffy pertencem a juvenis amostrados no Verão de 1988 ao largo do cabo da Roca (ver Tab. 2). Por essa razão seguidamente analisam-se os resultados estratificando as variáveis (raios e comprimentos) por amostra, e excepcionalmente, por tamanhos em duas das amostras da Lagoa de Óbidos. Estas duas amostras (Primaveras de 1990 e 1993), por possuírem juvenis tanto com tamanhos próximos da metamorfose (Ré, 1986b)² como outros maiores, foram também separadas em dois grupos (L≤36mm e L>36mm respectivamente).

5.2.3.2. Estratificação das variáveis da curva de von Bertalanffy

A estratificação das variáveis pelas diferentes amostras reduzindo-as a períodos curtos da vida dos juvenis, permite descrever o crescimento por modelos
de regressão linear simples (Ricker, 1979²¹ e Campana e Jones, 1992²³). As taxas de crescimento dos otólitos, traduzidas pelos coeficientes de regressão, foram comparadas por ANCOVA seguindo o critério de selecção por tamanhos e amostras anteriormente expostos nos Métodos (Tab. 2 e Fig. 2).

Os resultados da análise (Tab. 4) sugeriram uma igualdade significativa (p>0.25) para o crescimento dos otólitos dos juvenis com tamanhos inferiores a 36mm colhidos na Lagoa de Óbidos nas Primaveras de 1990 e de 1993 (grupo A) e também dos juvenis constituintes do grupo D (Peniche Janeiro, Fevereiro, Abril de 1989 e Março de 1990 e Matosinhos Janeiro de 1989) (p>0.25). A relação entre os raios dos otólitos dos juvenis de Peniche de Março de 89 do grupo E, apresentou um coeficiente de determinação muito baixo (r^2 =0.057) indicando uma proporção muito alta da variação total dos raios dos otólitos não explicada pela regressão.

Os otólitos dos juvenis da Lagoa de Óbidos com comprimentos superiores a 36mm pescados nos Verões de 89 e 90 e Primaveras de 90 e 93, bem como os da Figueira da Foz pescados no Verão de 1990 (grupo B) foram da mesma forma comparados por ANCOVA indicando pelo menos uma desigualdade entre os coeficientes de regressão (0.005). Uma segunda análise, em que aoconjunto das amostras do grupo B se retirou a amostra da Lagoa de Óbidos doVerão de 1990 (grupo Ba da Tab. 4), indicou uma igualdade significativa entre oscoeficientes de regressão (<math>0.10) identificando assim a amostra queconduzia à desigualdade. O crescimento dos raios dos otólitos dos juvenispescados ao largo do cabo da Roca e dos componentes do grupo D, foi tambémcomparado por ANCOVA indicando pelo menos uma diferença no conjunto(<math>0.025).

Procedeu-se a uma comparação múltipla pelo teste de Tukey (Zar, 1984)²² em relação a estes dois grupos (B e C), que confirmou a diferença da amostra da Lagoa de Óbidos Verão 1990 em relação às outras amostras e a diferença da amostra do cabo da Roca Verão de 1988 em relação às amostras do grupo D (Tab. 4).

Em resumo os coeficientes de regressão da relação entre o raio dos otólitos e o comprimento padrão dos juvenis de sardinha na costa portuguesa a norte do cabo da Roca, tomando em consideração o seu desenvolvimento cronológico, parece ter sido diferente apenas para os juvenis provenientes da Lagoa de Óbidos no Verão de 1990 e do cabo da Roca no Verão de 1988.

Os coeficientes de regressão comuns (b_c) foram determinados para os grupos estabelecidos (Tab. 4) e aproximaram-se das taxas de crescimento estimadas a partir da equação de von Bertalanffy (ver Tab. 3). Por exemplo, para os juvenis da Lagoa de Óbidos com $L \le 36$ mm, colhidos nas Primaveras de 1990 e de 1993, cujos comprimentos médios foram respectivamente $\overline{L} = 33.9$ e $\overline{L} = 33.7mm$, o coeficiente de regressão comum estimado $b_c = 22.11$, corresponde à taxa de crescimento $g = 19.60 \mu m.dia^{-1}$ estimada para L = 30mmpelo modelo de von Bertalanffy antes da estratificação aqui efectuada.

As taxas de crescimento dos otólitos anteriormente referidas como estando a ser sobrestimadas pelo modelo de von Bertalanffy, correspondem aos otólitos de indivíduos colhidos no cabo da Roca no Verão de 1988. O coeficiente de regressão do modelo linear ajustado aos dados destas amostras (Tab. 2 e Tab. 4) foi mais baixo (0.025) do que os coeficientes de regressão calculadospara as amostras de Peniche (Inverno e Primavera de 1989 e Primavera de 1990) ede Matosinhos (Janeiro de 1989). Esta aparente diferença na taxa de crescimentodos otólitos poderá significar não um crescimento mais lento dos otólitos mas simum crescimento somático mais rápido (Secor,*et al.*, 1989²⁵, Reznick*et al.*, 1989¹⁸e Morales-Nin, 2000⁶). **Tabela 4.** Comparação dos coeficientes de regressão das rectas descrevendo o crescimento dos otólitos (raios) em relação aos comprimentos de juvenis de sardinha por ANCOVA. Os indivíduos foram distribuídos por cinco grupos (A-E) tendo em consideração o seu comprimento padrão. *b* é o coeficiente de regressão de cada recta; *b_c* é o coeficiente de regressão comum (ponderado); *se* é o erro padrão de *b_c*; *F* estimado para testar a igualdade; *p* é a probabilidade associada para *F*, *n* é o tamanho da amostra. LO - Lagoa de Óbidos; Pen - Peniche; Mat - Matosinhos; Fig - Figueira da Foz; CR - cabo da Roca. Jan - Janeiro; Fev - Fevereiro; Mar - Março; Abr - Abril; Prim - Primavera; Ver - Verão. O grupo Ba é o grupo B retirando a amostra da LO Verão de 1990; o grupo A é constituído por juvenis de comprimentos ≤36mm. A cinza estão assinalados os grupos em que as diferenças entre todos os coeficientes de regressão não foram significativas.

| Grupo | Local/ Data | b | b _c (se) | F | р | n |
|--------|-------------|-------|----------------------------|------|---|-----|
| Α | LOPrim 90 | 19.69 | 22.11 (2.89) | 0.49 | >0.25 | 28 |
| | LOPrim 93 | 23.58 | | | | |
| В | LO Ver 89 | 11.16 | - | 3.77 | 0.005 <p<0.01< td=""><td>497</td></p<0.01<> | 497 |
| | LO Ver 90 | 13.39 | | | | |
| | LOPrim 90 | 13.12 | | | | |
| | LOPrim 93 | 10.05 | | | | |
| | Fig Ver 90 | 9.03 | | | | |
| Ba | LO Ver 89 | 11.16 | 10.90 (0.45) | 2.05 | 0.10 <p<0.25< td=""><td>251</td></p<0.25<> | 251 |
| | LOPrim 90 | 13.12 | | | | |
| | LOPrim 93 | 10.05 | | | | |
| | Fig Ver 90 | 9.03 | | | | |
| D | Pen Jan 89 | 6.32 | 6.06 (0.56) | 0.51 | >0.25 | 200 |
| | Pen Fev 89 | 5.21 | | | | |
| | Pen Abr 89 | 6.76 | | | | |
| | Mat Jan 89 | 5.32 | | | | |
| | Pen Prim 90 | 7.13 | | | | |
| C vs D | CR Ver 88 | 3.12 | - | 2.44 | 0.025 <p<0.05< td=""><td>282</td></p<0.05<> | 282 |
| | D | | | | | |
| E vs D | PenPrim 89 | 2.39 | 5.59 (0.53) | 1.46 | 0.10 <p<0.25< td=""><td>240</td></p<0.25<> | 240 |
| | D | | | | | |

5.2.3.3. Relação entre os raios dos otólitos e as idades

A relação entre os raios dos otólitos e as idades (Fig. 4) dos juvenis colhidos na Lagoa de Óbidos e em Peniche combinados, parece serem bem descritas pelo modelo de Gompertz $R = 1255e^{-e^{-0.015(r-71.79)}}$ ($r^2 = 0.94, n = 246$) que apresenta um ponto de inflexão (t_0) aos 71.79 (se = 0.998) dias de idade, sendo correspondente a um raio (R_0) de 461.69µm. Na Tabela 5 estão resumidas as estimativas dos parâmetros do modelo, bem como as taxas de crescimento dos otólitos para várias idades.



Figura 4. Crescimento do raio dos otólitos em função da idade com o modelo de Gompertz (a) ajustado. A elipse a tracejado realça os indivíduos da Lagoa de Óbidos; os restantes são juvenis provenientes de Peniche. Valores residuais e valores previstos (b)

Tabela 5. Parâmetros estimados da equação de Gompertz para o crescimento diário dos otólitos. R_{∞} é o raio máximo observado; G é a taxa de crescimento instantânea dos otólitos no ponto de inflexão t_0 da curva; g é a taxa de crescimento absoluta dos raios (em µm.dia⁻¹) determinada às idades de 30, 50, 70, 100, 200 e 250 dias; são apresentados os erros padrão (*se*), o coeficiente de determinação (r^2) e o nº de otólitos (n) observados.

| Idade (dias) | $g(\mu m.dia^{-1})$ | R_{∞} | G (se) $t_0(se)$ | | r^2 | n |
|--------------|---------------------|--------------|------------------|-----------------|-------|-----|
| | | 1255 | 0.0147 (0.0003) | 71.921 (0.9982) | 0.94 | 246 |
| 30 | 5.37 | | | | | |
| 50 | 6.41 | | | | | |
| 70 | 6.78 | | | | | |
| 100 | 6.29 | | | | | |
| 200 | 2.41 | | | | | |
| 250 | 1.25 | | | | | |

Tal como para a relação entre o raio dos otólitos e o comprimento padrão dos juvenis, estratificaram-se as variáveis por local e amostra para observar possíveis variações.

5.2.3.4. Estratificação das variáveis da curva de Gompertz

A relação entre o raio do otólito e a idade dos juvenis parece ser descrita pelo modelo de Gompertz. Se se considerarem os resultados agrupados por local e por época, reduz-se o leque de idades e, como tal, restringe-se a observação a períodos mais curtos da vida desta espécie e consideram-se possíveis variações sazonais. Essa restrição permite a utilização de modelos de regressão lineares para descrever os crescimentos dos otólitos (Ricker, 1979)²¹. Os modelos para otólitos dos juvenis colhidos na Lagoa de Óbidos estão representados na Figura 5 e na Tabela 6.



Figura 5. Relação entre raio do otólito e a idade dos juvenis da Lagoa de Óbidos (Verão 1989 e Primavera e Verão de 1990)

A comparação dos coeficientes de regressão, por ANCOVA, sugeriu pelo menos uma desigualdade significativa para os otólitos da Lagoa de Óbidos (p<0.0005) mas, a comparação retirando a amostra de juvenis colhidos neste local na Primavera de 1990, indica que as diferenças observadas não são significativas (p>0.25). Por esta razão foi estimado o coeficiente de regressão comum b_c =4.49 (se=0.29) para a relação entre os raios dos otólitos e as idades dos juvenis da Lagoa de Óbidos colhidos no Verão de 1989 e no Verão de 1990. A idade média dos juvenis destas duas épocas foi $\bar{t} = 96.92$ (se = 1.49, n = 112). A taxa de crescimento aqui estimada, é semelhante à taxa de crescimento para 100 dias de idade estimada pelo modelo de Gompertz anteriormente descrito, e ajustado às variáveis combinadas de todas as amostras apesar de incluir a que agora foi retirada nesta última comparação (ver Tab. 5).

Tabela 6. Regressões dos raios dos otólitos $(R,\mu m)$ com as idades (t,dias). Apresentam-se os coeficientes de determinação (r^2) estimados, a significância das regressões (p), as médias dos comprimentos (\overline{L}) e o erro padrão (se) e o tamanho da amostra (n). LO – Lagoa de Óbidos; Pen - Peniche

| Local/ Data | Modelo | r^2 | р | $\overline{L} \pm se(mm)$ | п |
|-------------|----------------------------|-------|---------|---------------------------|----|
| LO Ver 89 | $R = 4 \cdot 65t + 169.92$ | 0.67 | < 0.001 | 55.54±0.86 | 61 |
| LO Prim 90 | R = 6.80t - 34.38 | 0.90 | دد | 47.82±2.51 | 26 |
| LO Ver 90 | R = 4.26t + 199.43 | 0.70 | دد | 47.81±0.73 | 51 |
| Pen Inv 89 | R = 1.71t + 708.24 | 0.50 | < 0.001 | 96.92 ± 0.77 | 68 |
| Pen Prim 89 | R = 0.63t + 1024.45 | 0.15 | >0.10 | 111.33±1.67 | 15 |
| Pen Prim 90 | R = 2.20t + 635.27 | 0.49 | < 0.001 | 103.84±1.65 | 25 |

A relação entre os raios dos otólitos e as idades dos juvenis colhidos ao largo de Peniche foi também descrita recorrendo ao ajuste de rectas de regressão linear simples que estão representadas na Figura 6 e na Tabela 6.

Os coeficientes de regressão dos dois modelos lineares, Inverno de 1989 e Primavera de 1990, parece não serem significativamente diferentes (0.25). $Foi então estimado o coeficiente de regressão comum <math>b_c=1.80$ (se=0.19), sendo muito aproximado da taxa de crescimento diário estimada para a idade de 200 dias baseada no modelo de Gompertz anteriormente descrito (ver Tab. 5). A idade média dos juvenis destas duas épocas foi t = 188.24 (se = 3.11, n = 93).



Figura 6. Relação entre raio do produçais) a idade dos juvenis de Peniche capturados no Inverno e Primavera de 1989 e na Primavera de 1990.

A variação total explicada para a regressão respeitante aos otólitos de Primavera 1989 foi muito baixa (r^2 =0.145) indicando que os raios dos otólitos destes indivíduos não se correlacionaram significativamente com as idades. No entanto, na Discussão irão tecer-se algumas considerações sobres estes resultados.

5.2.4. Discussão

O crescimento dos otólitos dos peixes parece ser autoregressivo (Ralston, 1995)²⁶. Essa característica causa um efeito de isolamento de factores exógenos e retardamento da sua influência no crescimento dos otólitos (Reznick *et al.*, 1989)¹⁸. Se o crescimento dos otólitos for contínuo, mesmo em períodos de crescimento somático lento, a relação com o comprimento dos indivíduos, indicará um tamanho aparentemente maior dos otólitos (Reiznick *et al.*, 1989^{18} , Secor e Dean, 1989^{19} , Secor *et al.*, 1989^{25} , Wright *et al.*, 1990^{27} e Folkvord *et al.*, 2000^{13}). Mas, se as causas das alterações no crescimento somático forem extremas, como por exemplo falta de alimento durante um período demasiadamente longo, poderão reflectir-se significativamente no crescimento dos otólitos (Folkvord *et al.*, 2000)¹³ o que torna o estudo desta relação – crescimento dos otólitos/crescimento somático – uma potencial fonte de informação suplementar de referência.

Um dos objectivos delineados no início deste capítulo era obter um modelo generalizado para descrever o crescimento dos otólitos como complemento para estudos de crescimento dos juvenis de sardinha na costa portuguesa. Ora, ao intentar generalizar um modelo, procurou-se integrar amostras que, não só fornecessem um leque de comprimentos cobrindo o melhor possível a fase juvenil, como também representassem a variabilidade de condições exógenas que poderão estar na origem da variabilidade do recrutamento desta espécie de vida curta e de grande sensibilidade.

275

A modelação do crescimento dos otólitos dos juvenis de sardinha colhidos na costa ocidental norte portuguesa, foi feita relacionando o raio com os comprimentos padrão e com as suas idades, percorrendo um leque de tamanhos desde indivíduos em fase de post-metamorfose (Navarro, 1926²⁸, Ré, 1986b², e Dulčić, 1995²⁹) com cerca de 31*mm* até indivíduos com cerca de 125*mm*. As amostras foram realizadas em diversos locais, épocas e anos que, combinadas, produziram os modelos gerais para descrever o crescimento dos otólitos desses juvenis.

O modelo que melhor se ajustou à relação entre o raio e o comprimento foi o de von Bertalanffy e à relação entre o raio e a idade foi o de Gompertz.

Os testes estatísticos realizados serviram para ajustar uma segunda função de von Bertalanffy, aos dados dos raios e comprimentos, depois de retirados os dos juvenis cujos crescimentos esses testes apontaram como significativamente diferentes. Inspeccionando os dois modelos aceitou-se aquele que, inicialmente, foi derivado da integração completa dos dados antes de se estratificarem e compararem as amostras. A exclusão destes juvenis (n=137) não parece originar diferenças no modelo, provavelmente pela discrepância em relação ao número total de indivíduos do modelo geral (n=846). A variância total explicada das duas curvas, respectivamente $r^2=0.93$ e $r^2=0.94$, indicou uma representatividade alta do ajuste.

A parametrização do modelo de Gompertz, ajustado à relação do raio com a idade, indica uma alteração importante nas taxas de crescimento cerca dos 70 dias de idade com raios (R_0) de cerca de 462 μ m. Esta alteração está possivelmente relacionada com a metamorfose embora os indivíduos com 70 dias, nas amostras estudadas no Capítulo 5.1 tivessem já sofrido de metamorfose, apresentando características da fase juvenil, o que significa que as alterações com ela relacionadas tivessem ocorrido em idades mais jovens.

Os parâmetros estimados para os modelos ajustados às duas relações aqui estudadas – raio/comprimento e raio/idade – aplicam-se única e exclusivamente (Ricker, 1979)²¹ ao leque de juvenis com comprimentos padrão variando entre

cerca de 31 e 125*mm*. Na Figura 7 aos modelos ajustados acrescentaram-se relações anteriormente estabelecidas (projecto "Ciclos de Produção Planctónica", relatórios internos do INIP) para estados larvares colhidos na costa ocidental norte entre Caminha e o cabo Carvoeiro. Admitindo que a trajectória do modelo de Gompertz parametrizado também descrevia bem o crescimento dos otólitos dos estados larvares, calcularam-se as taxas para indivíduos mais jovens verificando-se que estas seriam sobrestimadas para os exemplares com menos de 30 dias de idade e subestimadas para indivíduos com mais de 30 dias, demonstrando que de facto retrocálculos só poderão ser válidos para indivíduos compreendidos no leque de comprimentos contemplados nos modelos, mais ainda por se tratar agora de considerar estados mais atrasados que irão naturalmente sofrer alterações importantes no padrão de crescimento, ao passarem da fase larvar para a fase juvenil (Ricker, 1979²¹ e Wooton, 1991²⁴).



Figura 7. Modelos de Gompertz (a) e de von Bertalanffy (b) parametrizados utilizando os dados dos juvenis. As + são dados de larvas colhidas na costa ocidental norte durante os cruzeiros nas épocas Verão e Outono de 1985, do projecto "Ciclos". A curvas são as que foram apresentadas nas Figs. 3 e 4 deste Capítulo (5.2)

As taxas de crescimento observadas em ambos os modelos – von Bertalanffy e Gompertz – indicaram e fizeram suspeitar de algum acontecimento importante na vida de alguns dos juvenis estudados a partir do meio do percurso das duas curvas. Como foi já referido nesta Discussão, uma das características importantes dos otólitos é a característica conservadora que, segundo alguns autores, só é vencida quando as condições a que os indivíduos se sujeitam são de intensidade forte ou prolongadas (Folkvord *et al.*, 2000)¹³. O estudo aqui apresentado parece sugerir episódios negativos numa parte dos juvenis das amostras, que terão nascido e crescido entre o Inverno e o Verão de 1988. Este facto parece emergir com bastante evidência no modelo de von Bertalanffy, da relação entre os raios e os comprimentos dos juvenis colhidos no Verão de 1988 que, com base nos resultados apresentados anteriormente (ver Cap. 5.1), terão possivelmente nascido entre Janeiro e Abril desse ano.

As taxas de crescimento estimadas para os otólitos destes indivíduos são comparáveis às estimadas por Butler $(1987)^3$ para juvenis de sardinha do Pacífico (*Sardinops sagax*) com tamanhos médios idênticos (cerca de 110*mm*) e raios médios de otólitos também idênticos (cerca de 1135 μ m). A taxa estimada por este autor (7.9 μ m.mm⁻¹), para esta espécie, foi muito superior à estimada para estes juvenis de *S. pilchardus* colhidos no Verão de 1988 (3.12 μ m.mm⁻¹). Por outro lado, é semelhante à taxa estimada para os otólitos dos juvenis colhidos na Primavera de 1990 (7.13 μ m.mm⁻¹).

Aparentemente, as condições a que estiveram sujeitos estes juvenis excederam os limites de conservadorismo dos otólitos, que passou a estar evidente depois da recuperação somática se começar a verificar. No entanto, esta assinatura revelada pelos otólitos parece tão acentuada que surge uma pergunta, antes de qualquer outra:

Paragem no crescimento ou erros nas observações?

Apesar de não terem significado estatístico, as relações entre os raios dos otólitos e os comprimentos e as idades para Peniche Março de 1989, sugerem um crescimento relativo dos raios muito baixo que pode ser um vestígio, apenas do ponto de vista biológico, mas que não deve ser desprezado. Poder-se-ia pensar que a origem deste resultado estaria, por ordem de probabilidades empíricas, em erros na atribuição das idades, nas medições dos juvenis, nas medições dos otólitos ou em factores exógenos ou endógenos negativos. Mas, no Capítulo 5.1 a

relação entre os comprimentos padrão e as idades destes juvenis, que parece terem nascido no Verão de 1988, foi significativa ($r^2=0.85$), sendo a taxa de crescimento somático diário significativamente diferente de zero (t, p<0.001 e F, p<0.0005) enfraquecendo a hipótese de erros nas leituras das idades e nas medições destes juvenis. Não sendo de excluir totalmente a hipótese de erros nas medições dos otólitos, parece também uma hipótese pouco aceitável pois este seria um erro muito pontual uma vez que todas as medições foram realizadas pelo mesmo leitor, com os mesmos critérios e com o mesmo sistema de digitalização de imagem. Resta admitir como mais provável a quase paragem no crescimento dos otólitos, relacionada com factores ambientais. Talvez devido às características conservadoras dos otólitos, anteriormente mencionadas, esta última parece uma hipótese a admitir.

Será então que as condições ambientais foram de extrema adversidade? Se sim, então está-se perante a análise de crescimentos de juvenis sacrificados por uma época ou um ano possivelmente com consequências negativas para o recrutamento. Admitindo que sim, então foram estabelecidas relações e estimados parâmetros com base, em parte, em dados de juvenis de sardinha provenientes de um ano de condições extremas, o que pode ser encarado de duas formas diferentes:

1). Em primeiro lugar, os dados integrados para a generalização dos modelos deveriam aumentar em quantidade, para que as suas variâncias estabilizassem, tornando os resultados mais comparáveis e mais coerentes. A amostragem obtida referiu-se a indivíduos de três anos diferentes (1989, 1990 e 1993) na análise do crescimento dos otólitos em relação ao crescimento somático, e de dois anos (1989 e 1990) na análise do crescimento dos otólitos em relação às idades. Aumentando o número de observações as diferenças das amostras seriam, provavelmente, significativas.

2). Em segundo lugar, os parâmetros do modelo geral obtidos poderão servir de referência, em conjunto com estudos de avaliação e previsão de recrutamento à pescaria, como os limites inferiores de sucesso dos juvenis de sardinha na costa portuguesa. Borges *et al.* (2003)³⁰ observaram uma grande correlação entre condições oceanográficas adversas durante a época de reprodução desta espécie, e o abaixamento do recrutamento no ano seguinte. Os resultados deste capítulo acrescentam que as condições não só são importantes na época de reprodução, como referem estes autores, mas que também o são durante o crescimento da fase juvenil, *i.e.*, a partir da metamorfose.

Possíveis relações com alterações ambientais

A parametrização dos modelos de crescimento para os juvenis utilizados neste capítulo baseia-se em dados em que 1/3 dos indivíduos nasceram, provavelmente, na sua maioria entre a Primavera e o Verão de 1988 (ver Cap. 5.1).

Análises temporais têm demonstrado que este foi um ano de alteração de regime no Atlântico nordeste, com fortes implicações biológicas. As alterações ambientais têm sido atribuídas a alterações nos padrões de ventos relacionados com a "North Atlantic Oscillation" (NÃO), que passou a uma fase positiva a partir dos anos 80 (Stenseth *et al.*, 2002)³¹, e que a partir de 1988 atingiu o nível mais alto observado no século XX (Reid *et al.*, 2001)³². Alterações na estrutura das comunidades fito, zoo (Reid *et al.*, 2001³² e Fromentin e Planque, 1996³³) e ictioplanctónicas (Sola *et al.*, 1990)³⁴ foram também observadas, assim como na abundância e distribuição dos mananciais de recursos pesqueiros desde 1988 (Reid *et al.*, 2001³² e Corten, 2001³⁵).

Algumas espécies, como o arenque, a sarda e o carapau parece terem alterado o seu padrão de distribuição no Atlântico deslocando-se mais para norte

(Reid, *et al.*, 2001^{32} e Corten, 2001^{35}) outras, como a sardinha, iniciaram um período de tendência decrescente no recrutamento que parece ter sido também acompanhada de uma tendência decrescente da produção de ovos e larvas no Mar Cantábrico e Galiza (Sola *et al.*, 1990)³⁴. Estas alterações foram acompanhadas por uma alteração crescente da produção de ovos de sarda e carapau na mesma região, no período de 1987-1989, cujas abundâncias máximas de estados planctónicos foram estimadas para o ano de 1988 (Sola *et al.*, 1990)³⁴.

Ora, estas grandes alterações climáticas observadas não só a nível global, como ao largo da Península Ibérica e, mais pontualmente, ao largo dos cabos Carvoeiro (Peniche) e da Roca (Lisboa) e com fortes influências na estrutura e dinâmica das populações especialmente sensíveis, como o são os pequenos pelágicos, parece demonstrarem que a parte fnal da década de 80-início da década de 90 foi marcadamente negativa. Parece, de facto, que as condições ambientais adversas podem ter deixado a sua assinatura no crescimento dos otólitos dos juvenis de sardinha aqui estudados.

Referências

- ¹ Campana , S.E. e Neilson, J.D. (1985) Microstructure of fish otoliths. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **42**: 1014-1032.
- ² Ré, P. (1986b) Otolith microstructure and detection of life history events in sardine and anchovy larvae. *Ciênc. Biol. Ecol. Syst.* 6(1/2): 9-17.
- ³ Butler, J. L. (1987) Comparisons of the Larval and Juvenile Growth and Larval Mortality Rates of Pacific Sardine and Northern Anchovy and Implications for Species Interactions. Dissertação submetida para obtenção de PhD na Área de Biologia Marinha. Universidade da Califórnia em San Diego, 242p.
- ⁴ Ribeiro, R. e Gonçalves, F. (1996) Integrated and recent growth of anchovy *Engraulis encrasicolus* (L.) larvae in the Mondego estuary. *Ciênc. Biol. Ecol. Syst.* (Portugal) 16 (1/2): 227-243.
- ⁵ Norbis, W., Lorenzo, M.I. e Torres, G.J. (1999) Intra-annual growth variations of young-of-theyear hake (*Merluccius hubbsi*) of the Uruguayan continental shelf based on otolith analysis. *Fish. Res.* 44: 129-137.
- ⁶ Morales-Nin, B. (2000) Review of the growth regulation processes of otolith daily increment formation. *Fish. Res.* **46**: 53-67.
- ⁷ Jones, C. (1992) Development and application of the otolith increment technique p.1-11 *In* D.K. Stevenson e S.E. Campana (eds.) Otolith Microstructure Examination and Analysis. *Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci.* **117**.
- ⁸ Maillet, G.L. e Checkley, D.M., Jr. (1990) Effects of starvation on the frequency of formation and width of growth increments in sagittae of laboratory-reared Atlantic menhaden *Brevoortia tyrannus* larvae. *Fish. Bull. U.S.* **88**: 155-165.
- ⁹ Gutiérrez, E. e Morales-Nin, B. (1986) Time series analysis of daily growth in *Dicentrarchus labrax* L. otoliths. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 103: 163-179.
- ¹⁰ Molony, B.W. e Choat, J.H. (1990) Otolith increment widths and somatic growth rate: the presence of a time lag. *J. Fish. Biol.* **37**: 541-551.
- ¹¹ Campana, S.E. e Thorrold, S.R. (2001) Otoliths, increments, and elements: keys to a comprehensive understanding of fish population? *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **58**: 30-38.
- ¹² Silva, A. e Miranda, A. (1992) Laboratory rearing of sardine larvae, Sardina pilchardus (Walb.), and early effects of starvation: a preliminary experiment. Bol. Inst. Esp. Oceanogr. 8 (1): 163-174.
- ¹³ Folkvord, A., Blom, G., Johannenssen A. e Moksness, E. (2000) Growth-dependent age estimation in herring (*Clupea harengus* L.) larvae. *Fish. Res.* 46: 91-103.
- ¹⁴ Mosegaard, H., Svedang, H. e Taberman, K. (1988) Uncoupling of somatic and otolith growth rates in Artic char (*Salvelinus alpinus*) as an effect of differences in temperarture response. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **45**: 1514-1524.
- ¹⁵ Templeman, W. e Squires, H.J. (1956) Relationship of otolith lengths and weights in the haddock *Melanogrammus aeglefinus* (L.) to the rate of growth of the fish. J. Fish. Res. Bd. Canada 13: 467-487.
- ¹⁶ Victor, B.C. (1982) Daily otolith increments and recruitment in two coral-reef wrasses, *Thalassoma bifasciatum* and *Hlichoeres bivittattus*. Mar. Biol. **71**: 203-208.
- ¹⁷ Boehlert, G.W. (1985) Using objective criteria and multiple regression models for age determination in fishes. *Fish. Bull. U.S.* **83**: 103-117.
- ¹⁸ Reznick, D., Linbeck, E., e Bryga, H. (1989) Slower growth results in larger otoliths: an experimental test with guppies (*Poecilia reticulata*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **46**: 108-112.
- ¹⁹ Secor, D.H. e Dean, J.M. (1989) Somatic growth effects on the otolith fish size relationship in young pond-reared striped bass, *Morone saxatilis. Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 46: 113-121.

- ²⁰ Von Bertalanffy, L. (1938) A quantitative theory of organic growth (inquiries of growth laws. II). *Human Biol.* **10**: 181-213.
- ²¹ Ricker, W.E. (1979) Growth rates and models. p. 677-743 *In* W.S. Hoar, D.J. Randall e J.R. Brett (eds) Fish Physiology, Vol. VIII Bioenergetics and Growth. Academic Press. New York.
- ²² Zar, J.H. (1984) Biostatistical analysis. 2nd ed. Prentice-Hall, (eds), Englewood Cliffs, New Jersey, 718 p.
- ²³ Campana, S.E. e Jones, C.M. (1992) Analysis of otolith microstructure data. p. 73-100 *In* D.K. Stevenson e S.E. Campana (eds.) Otolith Microstructure Examination and Analysis. *Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci.* **117**.
- ²⁴ Wootton, R.J. (1991) Ecology of Teleost Fishes. Fish and Fisheries Series 1. Chapman e Hall (eds) London, 404p.
- ²⁵ Secor, D.H., Dean, J.M. e Baldevarona, R.B. (1989) Comparison of otolith growth and somatic growth in larval and juvenile fishes based on otolith length/fish length relationships. *Rapp. P.-v. Réun. Cons. int. Explor. Mer* **191**: 431-438.
- ²⁶ Ralston, S. (1995) The influence of oceanographic variables on time series of otolith growth in pelagic young-of-the-year rockfish, Sebastes spp. p. 97-118 *In* D.H. Secor, J.M. Dean, e S.E. Campana (eds.), Recent Developments in Fish Otolith Research. University of South Carolina Press, Columbia, SC.
- ²⁷ Wright, P.J., Metcalfe, N.B. e Thorpe, J.E. (1990) Otolith and somatic growth rates in Atlantic salmon parr, *Salmo salar* L: evidence against coupling. *J. Fish. Biol.* **36**: 241-249.
- ²⁸ Navarro, F.P. (1926) Estudios sobre los clupeidos de Baleares. I.- Estados jóvenes de la sardina (Clupea pilchardus Walb.) Ministerio de Marina – Direccion General de Pesca. Notas y Resúmenes Serie II, Nº 9.
- ²⁹ Dulčić, J. (1995) Estimation of age and growth of sardine, *Sardina pilchardus* (Walbaum, 1792), larvae by reading daily otolith increments. *Fish. Res.* 22: 265-277.
- ³⁰ Borges, M.F., Santos, A.M., Crato, N., Mendes, H. e Mota, B. (2003) Sardine regime shifts off Portugal: a time series analysis of catches and wind conditions. *Sci. Mar.* 67: 235-244.
- ³¹ Stenseth, N., Mysterud, A., Ottersen, G., Hurrel, J.W., Chan, K. e Lima, M. (2002) Ecological effects of climate fluctuations. *Science* **297**: 1292-1296.
- ³² Reid, P.H., Borges, M.F. e Svendsen, E. (2001) A regime shift in the North Sea circa 1988 linked to changes in the North Sea horse mackerel fishery. *Fish. Res.* **50**: 163-171.
- ³³ Fromentin, J.M. e Planque, B. (1996) Calanus and environment in the eastern North Atlantic. 2 Influence of the North Atlantic Oscillation on Calanus finmarchicus and C. helgolandicus. Mar. Ecol. Prog. Ser. 143: 111-118.
- ³⁴ Sola, A., Motos, L., Franco, C. e Lanzos, A.L. (1990) Seasonal ocurrence of pelagic fish eggs and larvae in the Catabrian Sea (VIIIc) and Galicia (IXa) from 1987 to 1989. ICES. C.M./H:25.
- ³⁵ Corten, A. (2001) Northern distribution of North Sea herring as a response to high water temperatures and/or low food abundance. *Fish. Res.* **50**: 189-204.

<u>Capítulo 6</u>

Sumário e Considerações Finais

Capítulo 6

Sumário e considerações finais

A variabilidade da abundância dos mananciais de recursos pesqueiros tem sido alvo de investigação desde há décadas, considerandose de grande importância o estudo das primeiras fases do ciclo de vida numa perspectiva dinâmica e num contexto geral do ciclo. Nesse contexto geral, o recrutamento, como fase de transição entre a fase sem interesse económico e a fase explorável e economicamente importante, tem sido alvo de um acentuar de esforços científicos que cada vez mais salientam a ideia da sensibilidade às variações das fases anteriores e das condições ambientais que controlam a sua sobrevivência.

A sobrevivência das fases planctónicas e dos juvenis dos recursos pesqueiros dependem fortemente das áreas onde nascem, determinadas pelo comportamento dos adultos progenitores, e das condições ambientais subsequentes e prevalecentes durante o seu crescimento. Por exemplo, na costa ocidental norte, os estados larvares de verdinho apresentaram distribuições, horizontais e verticais, aparentemente condicionadas pela topografia do fundo, que se terá reflectido no comportamento dos reprodutores, e pelo transporte de massas de água para a superfície, na área do canhão da Nazaré. Os estados larvares mais jovens desta espécie, cuja postura se efectua a profundidades superiores a 200m, ocorreram nesta zona perto da costa e nos estratos superiores da coluna de água.

A mortalidade dos ovos e dos estados larvares, depende da sua permanência simultânea com agentes de doenças e predadores, e de condições ambientais abióticas desfavoráveis – ventos e turbulência por exemplo. Estas fases serão tão rapidamente ultrapassadas quanto menor for o seu tempo de desenvolvimento. Este dependerá principalmente da temperatura (relação negativa) e das suas dimensões que, por sua vez e segundo alguns autores, poderão ser dependentes da idade/tamanho e condição dos progenitores. Dependerá também da permanência dos estados larvares com alimento de qualidade ideal – dinoflagelados por exemplo são alimento de melhor qualidade do que diatomáceas.

Antes da metamorfose, os estados larvares iniciam a formação de cardumes que, no caso da sardinha é um padrão comportamental importante para a sua sobrevivência, tornando-se necessário que as condições oceanográficas não tenham anteriormente destruído as manchas de concentrações dos estados atrasados.

Ao longo deste trabalho, foram apresentados resultados referentes ao parasitismo de ovos de peixe no Atlântico nordeste, como agente responsável por uma mortalidade elevada que não se limita a afectar uma só espécie. A sua incidência foi maior em latitudes mais baixas atingindo, principalmente ovos de recursos de peixes na Península Ibérica. Os diâmetros dos ovos, em conjunto com as condições de temperatura, parecem indicar que a costa ocidental norte portuguesa é bastante importante no que respeita à abundância e sobrevivência dos estados larvares. Esta zona da costa parece ser importante para a parte Ibero-Atlântica do manancial de sardinha, visto ter sido já referido por outros autores que os indivíduos de idade 0, capturados por pesca comercial na costa da Galiza, provêm da costa ocidental norte de Portugal. Este facto parece ter estado patente nas distribuições, por exemplo, dos estados larvares desta espécie, principalmente na campanha de Primavera de 1986. Os ventos e a turbulência, bem como as condições de convergência, afloramento e correntes, são factores que parecem condicionar as distribuições dos ovos e das larvas principalmente em sistemas de afloramento como o das Canárias, em que se insere a costa portuguesa. As condições climáticas, tão estudadas nos últimos anos, regulam todo este processo que é, em parte, regulado pela batimetria, pela topografia e pela configuração da costa com cabos proeminentes, baías e canhões no fundo do mar. A corrente da vertente continental, mais salina e mais quente, muitas vezes aproxima-se da costa originando frentes que poderão servir de barreira e contribuir para aí manter os ovos e os estados larvares.

Esta situação parece ter-se verificado principalmente na campanha de Inverno de 1986, em que os estados planctónicos de sardinha se mantiveram entre o meio e o bordo da plataforma continental da costa ocidental norte. A influência da frente termohalina observada na costa ocidental, ventos de norte ocasionando transporte para sul, fortes descargas fluviais e afloramento parece terem comprimido ao mesmo tempo as manchas de estados planctónicos entre a vertente e o meio da plataforma, sendo todo o sistema não só barrado pelo canhão da Nazaré como forçado a contorná-lo, bem como aos cabos Carvoeiro, da Roca e Espichel. Parte dos estados larvares parece terem sido mantidos na região, e outros provavelmente afastados para águas mais oceânicas. Esta massa de água pode, por vezes, ser retida no complexo formado pelas baías de Lisboa e Setúbal, que já anteriormente foram referidas como áreas de retenção de indivíduos de idade 0 de sardinha.

Na campanha de Primavera de 1986, a frente termohalina permaneceu em águas mais oceânicas situação que, aliada à ocorrência de ventos de norte mais fortes e consequente afloramento, parece ter originado um afastamento dos estados larvares para fora da área em estudo. A distribuição etária dos estados larvares indicou ocorrências nesta região de indivíduos com idades compreendidas entre 14 e 30 dias, facto só recorrente na zona do cabo de S. Vicente.

Quando a situação é de convergência, os ovos e estados larvares parecem manter-se entre o meio da plataforma e a costa, como se verificou nas distribuições dos ovos e estados larvares na campanha de Outono de 1985, em que houve indicações de fluxo de águas superficiais para norte e convergência ao longo de toda a plataforma noroeste.

As alterações ambientais, que parece virem a evidenciar-se em todos os relatórios científicos, têm alterado os regimes de ventos e provocado a intensificação de fenómenos de afloramento. Se durante a época de postura o afloramento for intenso, aumentando a produção primária por um lado, mas provocando por outro lado, transporte para longe da costa, alterando os padrões de comportamento dos primeiros estados do ciclo de vida que acabam por dispersar e não formar cardumes, ou se a produção planctónica for grande, acompanhada de aglomeração e concentração desses estados em zonas com grandes concentrações de predadores, a sobrevivência deverá ser pequena.

Assim parece terem indicado os resultados do estudo dos juvenis de sardinha provenientes de colheitas na costa ocidental norte de Portugal entre 1989 e 1993. As curvas de crescimento ajustadas ao crescimento somático em peso e em comprimento, indicaram não só uma variabilidade sazonal e anual, como indicaram também que as taxas de crescimento foram menores, de forma geral, nos indivíduos colhidos em 1989 no Inverno e na Primavera do que em 1990 na Primavera. Até esta fase do estudo os resultados não davam indicação clara de influências negativas sobre esses juvenis.

As datas de nascimento estimadas, indicaram actividade reprodutora fora da época considerada normal nos anos de 1988 e de 1989, que havia sido já referida por outros autores em estudos de biologia de adultos e também em estudos de ictioplâncton. As datas estimadas para os juvenis de 1989 situaram-se entre a Primavera de 1988 e o Inverno de 1989 incluindo, portanto o Verão do primeiro ano.

O conservadorismo do crescimento dos otólitos é tomado por muitos autores como certo mas não o é por outros. Partiu-se do princípio de que existe um conservadorismo e, como tal, seria bom completar o estudo do crescimento somático com o crescimento dos otólitos. Verificou-se que as curvas ajustadas – von Bertalanffy para a relação raio/comprimento e Gompertz para a relação raio/idade – indicavam uma aparente alteração no crescimento de otólitos dos juvenis colhidos no Verão de 1988 (nascidos entre Janeiro e Abril de 1988), e também de parte dos que foram colhidos na Primavera de 1989 (nascidos entre Julho e Setembro de 1988).

O conservadorismo dos otólitos tinha sido quebrado o que pode indicar situações adversas extremas, reflectidas num desfasamento do seu crescimento em relação ao crescimento somático devido às características autoregressivas dos otólitos.

Os resultados obtidos indicaram que foram estudados e estimados parâmetros para os modelos de crescimento, com base em dados de indivíduos sujeitos a condições muito adversas. A amostragem utilizada situou-se no tempo, numa fase em que foram registadas fortes alterações hidro-climáticas com alteração global dos regimes de ventos, de temperaturas e mesmo de produção planctónica no Atlântico Norte. A partir de 1988, o índice de Oscilação do Atlântico Norte aumentou para o nível mais alto observado no século XX. Essas alterações fizeram-se sentir nos níveis de produção planctónica, nas distribuições e nos recrutamentos de algumas espécies de peixes como a sardinha, a sarda, o carapau e o arenque. Na costa portuguesa registaram-se aumentos dos índices de afloramento no Inverno, com consequências nos recrutamentos da sardinha entre 1988 e 1990, referidos como tendo sido dos mais baixos em análises de séries temporais.

<u>Referências</u>

Referências

- Ahlstrom, E.H. (1954) Distribution and abundance of egg and larval populations of the Pacific sardine. *Fish. Bull.* **93.**
- Ahlstrom, E.H. (1959) Vertical distribution of pelagic fish eggs and larvae off California and Baja California. U.S. Fish. Wildl. Serv., Fish. Bull. 60: 107-146.
- Alheit, J. (1988) Reproductive biology of sprat (*Sprattus spratus*): factors determining annual egg production. J. Cons. Perm.int. Explor. Mer 44: 162-168.
- Alheit, J. e Hagen, E. (1997) Long-term climate forcing of European herring and sardine populations. *Fish. Oceanogr.* **6**: 130-139.
- Álvarez, F. e Alemany, F. (1997) Bithdate analysis and its application to the study of recruitment of the Atlanto-Iberian sardina *Sardina pilchardus*. *Fish. Bull.* **95**: 187-194.
- Alvariño, A. (1980) The relation between the distribution of zooplankton predators and anchovy larvae. *Calif. Coop. Oceanic Fish. Invest. Rep.* **21**: 150-160.
- Azevedo, M. (2000) Exploratory data analysis for Iberian sardine (*Sardina pilchardus*). ICES C.M. 2000/ACFM: **5**, 529p.
- Bagenal, T.B. (1971) The interrelation of the size of fish eggs, the date of spawning and the prodution cycle. J. Fis. Biol. 3: 207-219.
- Barbosa, A. (1999) Contaminação dos ovos de sardinha pelo parasita *Ichthyodinium chabelardi* na costa portuguesa. Relatório de estágio do Instituto de Ciências Biomédicas de Abel Salazar da Universidade do Porto realizado no IPIMar, 58p.
- Bertram, D.F., Chambers, R.C. e Leggret, W.C. (1993) Negative correlations between larval and juvenile growth rates in winter flounder: implications of compensatory growth for variation in size-at-age. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 96: 209-215.
- Bez, N., Fives, J. e Walsh, M. (1996) Analisys of the early life history stages of mackerel. 1989 North East Atlantic. ICES C.M. 1996/S:32.
- Blaxter, J.H.S. (1969) Development: Eggs and larvae. p 177-252 *In* W.S. Hoar e D.G. Randall (eds), Fish Physiology, Vol.**3**. Academic Press, New York.
- Blaxter, J.H.S. (1969) Experimental rearing of pilchard larvae (*Sardina pilchardus*). J. Mar Biol. Ass. UK **49**: 557-575.
- Blaxter, J.H.S. (1986) Development of sense organs and behavior of teleost larvae with special reference to feeding and predator avoidance. *Trans. Am. Fish. Soc.* **115**: 98-114.
- Blaxter, J.H.S. e Hempel, G. (1963) The influence of egg size on herring larvae (*Clupea harengus* L.). J. Cons. Int. Explor. Mer 28: 211-240.
- Blaxter, J.H.S. e Hunter, J.R. (1982) The biology of Clupeoid fishes. *Advances in Marine Biology*. Academic Press ed. **20**: 1-223.
- Blaxter, J.H.S. e Staines, M.E. (1971) Food searching potential in marine fish larvae. p. 467-485 *In* D.J. Crisp (ed.) 4th European Marine Symp. Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- Boehlert, G.W. (1985) Using otolith objective criteria and multiple regression models for age determination in fishes. *Fish. Bull. U.S.* **83**: 103-117.
- Bolger, T. e Connolly, P.L. (1989) The selection of suitable indices for the measurement and analysis of fish condition. J. Fish. Biol. 34: 171-182.
- Borges, R., Ré P. e Azevedo, C. (1996). *Ichthyodinium chabelardi* (Hollande e Cachon 1952), dinoflagelado parasita dos ovos de sardinha. *Ciênc. Biol. Ecol. Syst. (Portugal)* 16: 245-258.
- Borges, M.F., Santos, A.M., Crato, N., Mendes, H. e Mota, B. (2003) Sardine regime shifts off Portugal: a time series analysis of catches and wind conditions. *Sci. Mar.* 67: 235-244.
- Butler, J. L. (1987) Comparisons of the Larval and Juvenile Growth and Larval Mortality Rates of Pacific Sardine and Northern Anchovy and Implications for Species Interactions. Dissertação submetida para obtenção de PhD na Área de Biologia Marinha. Universidade da Califórnia em San Diego. 242p.

- Cachão, M. e Moita, M.T. (2000) *Coccolithus pelagicus*, a productivity proxy related to meoderate fronts off Western Iberia. *Mar. micropaleontol.* **39**: 131-155.
- Campana, S.E. (1992) Measurement and interpretation of the microstructure of fish otoliths. p. 59-71 In D.K. Stevenson and S.E. Campana (eds.) Otolith Microstructure Examination and Analysis. Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci.117.
- Campana, S.E., Gagné, J.A. e Munro, J.D. (1987) Otolith microstructure of larval herring (*Clupea harengus*): image or reality? *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **44**: 1922-1929.
- Campana, S.E. e Jones, C.M. (1992) Analysis of otolith microstructure data. P.73-100 *In* D.K. Stevenson e S.E. Campana (eds.) Otolith Microstructure Examination and Analysis. *Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci.* **117**.
- Campana, S.E. e Moksness, E. (1991) Accuracy and precision of age and hatch date estimates from otolith microstructure examination. *ICES J. Mar. Sci.* **48**: 303-316.
- Campana, S.E. e Neilson, J.D.(1985) Microstructure of fish otoliths. Can. J. Fish Aquat. Sci. 42: 1014-1032.
- Campana, S.E. e Thorrold, S.R. (2001) Otoliths, increments widths and somatic growth rate: the presence of a time lag. J. Fish. Biol. 37: 541-551.
- Campana, S.E. e Thorrold, S.R. (2001) Otoliths, increments, and elements: keys to a comprehensive understanding of fish population? *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **58**: 30-38.
- Cardador, F. (1983) Indices of abundance from groundfish surveys in the Portuguese continental coast Div. IXa) during 1979/82. ICES C.M. 1983/G:45, 29 p.
- Chambers, R.C. e Waiwood, K.G. (1996) Maternal and seasonal differences in egg sozes and spawning characteristics of captive Atlantic cod, *Gadus morhua. Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 53: 1986-2003.
- Chícharo, M.A., Chícharo, L., Valdés, L. López-Jamar, E. e Ré, P. (1998) Estimation of starvation and diel variation of RNA/DNA ratios in field-caught Sardina pilchardus larvae off the north of Spain. Mar. Ecol. Progr. Ser. 164: 273-283.
- Clemmensen, C. Sanchés, R. e Wongtschowski, C. (1997) A regional comparision of the nutritional condition of SW Atlantic anchovy larvae, *Engraulis anchoita*, based on RNA/DNA ratios. *Arch. Fish. Mar. Res.* 45: 17-43.
- Clutter, R.I. e Anraku, M. (1968) Avoidance of samplers. p. 57-76 In D.J. Tranter (ed), Zooplankton sampling. UNESCO Monogr. Oceanogr. Methodolol. Vol. 2.
- Cone, R.S. (1989) The need to reconsider the use of condition indices in fishery science. *Trans. Am. Fish. Soc.* **118**: 510-514.
- Conway, D.V.P. (1980) The food of larval blue whiting *Micromesistius poutassou* (Risso 1826), in the Rockall area. J. Fish. Biol. 16: 709-723.
- Coombs, S.H. e Hiby, A.R. (1979) The development of the eggs and early larvae of blue whiting, *Micromesistius poutassou* and the effect of temperature on development. J. Fish. Biol. 14: 111-123.
- Coombs, S.H. e Pipe, R.K. (1978) The distribution, abundance and seasonal occurence of the eggs and larvae of blue whiting, *Micromesistius poutassou* (Risso) in the eastern North Atlantic. ICES C.M. 1978/H:45, 19 p.
- Coombs, S.H., Pipe, R.K. e Mitchell, C.E. (1981) The vertical distribution of eggs and larvae of blue whiting (*Micromesistius poutassou*) and mackerel (*Scomber scombrus*) in the eastern North Atlantic and North Sea. In R. Lasker and K. Sherman (eds), The Early Life History of Fish: Recent Studies. Rapp. P.-v. Réun. Cons. int. Explor. Mer 178: 188-195.
- Corten, A. (2001) Northern distribution of North Sea herring as a response to high water temperatures and/or low food abundance. *Fish. Res.* **50**: 189-204.
- Cunha, M. (1992) On the reproductive biology of blue whiting (*Micromesistius poutassou*, Risso 1826) from the portuguese coast (ICES-Division IXa). *Bol. Inst. Nac. Invest. Pescas*, Lisboa **17**: 5-31.
- Cunha, M.E. (1993) Seasonal variation of the zooplâncton biomass over the portuguese continental shelf. ICES C.M. 1993\L:62 Session O.

- Cunha, M.E. (2001) Physical control of biological processes in a coastal upwelling system: Comparison of the effects of coastal topography, river run-off and physical oceanography in the northern and southern parts of western portuguese coastal waters. Tese de doutoramento no ramo de Ciências do Mar, Universidade de Lisboa, Portugal 293p.
- Cunha, E., Figueiredo, I., Farinha, A. e Santos, M. (1992) Estimation of sardine spawning biomass off Portugal by the daily egg production method. *Bol. Inst. Esp. Ocean.* 8: 139-153.
- Cushing, D.H. (1974) The natural regulation of fish populations, p. 399-412 *In* F.R. Harden Jones (ed.) Sea Fisheries Research. Elek Science, London.
- Cushing, D.H. (1990) Plankton production and year-class strength in fish populations: an update of the match/mismatch hypotesis, p .249-293 *In* J.H.S. Blaxter e A.J. Southward (eds.), *Advances in Marine Biology* **26**, Academic Press Ltd.
- Davies, T.L., Jenkins. G.P., e Young, J.W. (1990) Diel patterns of vertical distribution in larvae of southern bluefin *Thunnus maccoyii* and other tuna in the east Indian Ocean. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 59: 63-74.
- Dias, C.A., Pestana, G., Soares, E. e Marques, V. (1996) Present state of sardine stock in ICES divisions VIIIc and Ixa. ICES WD 13-22 August 1996.
- Dias, C.A., Soares, E. e Marques, V. (1989) Acoustic abundance and estimation of sardine (*Sardina pilchardus*, Walb.) off the Portuguese coast, July-August 1988. ICES, C.M. 1989/H:52.
- Dickson, R.R., Kelly, P.M., Colebrook, J.M., Wooster, W.S., e Cushing, D.H. (1988a) North winds and production in the eastern North Atlantic. *J. Palnkton Res.* **10**: 151-169.
- Duarte, C.M. e Alcaraz, M. (1989) To produce many small or few large eggs: a size-independent reproductive tactic of fish. *Oecologia* **80**: 401-404.
- Dulčić, J. (1995) Estimation of age and growth of sardine, *Sardina pilchardus* (Walbaum, 1792), larvae by reading daily otolith increments. *Fish. Res.* 22: 265-277.
- Eldridge, M.B., Whipple, J. e Eng, D. (1981) Endogenous energy sources as factors affecting mortality and development in striped bass (*Morone saxatilis*) eggs and larvae. *Rapp. P.-v. Réun. Cons. Int. Explor. Mer* **178**: 568-570.
- FAO (1997) Review of the state of world fishery resources: marine fisheries. B.2. Northeast Atlantic. Fisheries Circular Nº 920 FIRM/C920.
- Farinha, A. (1991) Diversidade, abundância e composição do ictioplâncton em quatro regiões da costa continental portuguesa. Trabalho de síntese apresentado para provas de acesso à categoria de Assistente de Investigação. Área Científica de Oceanografia Biológica, INIP 134p.
- Farinha, A. e Meneses, I. (1980) Ictioplâncton do Estuário do Sado. Relatório de Estágio de Licenciatura da Faculdade de Ciências da Universidade de Lisboa.
- Figueiredo, I. e Santos, A.M. (1988) On sexual maturation, condition factor and gonadosomatic index of *Sardina pilchardus* Walb., off Portugal (1986/1987). ICES C.M. 1988/H:70.
- Fiúza, A. (1983) Upwelling patterns off Portugal, p. 85-98 In E. Suess e J. Thied (eds.) Coastal Upwelling, its Sediment Record. Part A. Responses of the sedimentary Regime to Present Coastal Upwelling. Plenum, New York.
- Fiúza, A. (1984) Hidrologia e dinâmica das águas costeiras de Portugal. Tese de doutoramento, Universidade de Lisboa, Portugal, 294 p. *In* Moita, T. Estrutura, variabilidade e Dinâmica do Fitoplâncton na costa de Portugal Continental. Tese de doutoramento, Universidade de Lisboa, Portugal, 272 p.
- Folkvord, A, Blom, G., Johannenssen, A. e Moksness, E. (2000) Growth-dependent age estimation in herring (*Clupea harrengus* L.) larvae. *Fish. Res.* **46**: 91-103.
- Fromentin, J.M. e Planque, B. (1996) Calanus and environment in the eastern North Atlantic. 2. Influence of the North Atlantic Oscillation on Calanus finmarchicus and C. helgolandicus. Mar. Ecol. Prog. Ser 143: 111-118.
- Gamulin, T. e Hure, J. (1955) Contibution à la connaissance de l'écologie de la ponte de sardine (*Sardina pilchardus* Walb.) dans l'Adriatique. *Acta Adriatica* **7**: 1-22.

- Garcia, A., Pérez, N., Lo, N.C., Lago de Lanzos, A. e Solá, A. (1992) The egg production method applied to sardine, *Sardina pilchardus* (Walb.), on the north Atlantic Spanish coast. *Bol. Inst. Esp. Ocean.* 8: 123-138.
- Garcia, L.P. e Alejandre, R.V. (1995) Predation upon larvae of the Pacific sardine Sardinops sagax by cyclopoid copepods. J. Crustac. Biol. 15: 196-201.
- Gaughan, D.J., Fletcher, W.J. ande White, K.V. (2001) Growth rate of larval *Sardinops sagax* from ecosystems with different levels of productivity. *Mar. Biol.* **139**: 831-837.
- Gjosaeter, J., Beck, I.M., e Monstad, T. (1979) Primary growth rings in blue whiting otoliths. ICES C.M. 1979/H:32, 12 p.
- Gray, C.A. (1996). Do thermoclines explain the vertical distributions of larval fishes in the dynamic coastal waters of south-eastern Australia? *Mar. Freshwater Res.* **47**: 183-190.
- Gunderson, D.R. (1993) Surveys of Fisheries Resources. J.Wiley and Sons (eds).
- Guttiérrez, E. e Morales-Nin, B. (1986) Time series analysis of daily growth in *Dicentrarchus labrax* L. otoliths. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 103: 163-179.
- Hempel, G. (1984) Early Life History of Marine Fish The Egg Stage. Washington Sea Grant pub. Univ. Seattle and London 70p.
- Hewitt, R.P. (1982) Spatial pattern and survival of anchovy larvae: Implications of adult reproductive strategy. Dissertação submetida para obtenção de PhD na área de Biologia Marinha. Universidade da California em San Diego.
- Hillgruber, N., Kloppmann, M. e Westernhagen, H. (1995) Distribution of blue whiting *Micromesistius poutassou* larvae in the Porcupine Bank area, West of Ireland, in relation to hydrography and the feeding environment. ICES C.M. 1995/H:27, 23 p.
- Hjort, J. (1914) Fluctuations in the great fisheries of northern Europe viewed in the light of biological research. *Rapp. et Proc. Ver., Cons. Perm. Internat. Explor. Mer* 20. *Copenhague.*
- Hollande, A. e Cachon, J. (1952) Un parasite des oeufs de sardine: Ichthyodinium chabelardi nov. gen. nov. sp (Pérdinien parasite). Comptes Rendus des séances de l'Académie des Sciences. Paris 235: 976-977.
- Hollande, A. e Cachon, J. (1953) Morphologie et évolution d'un Péridinien parasite des oeufs de sardine (Ichthyodinium chabelardi). Bulletin des Travaux Publiés par la Station d'Aquiculture et de Pêche de Castiglione (Alger) 4: 321-331.
- Houde, E.D. (1989) Comparative growth, mortality, and energetics of marine fish larvae: temperature and implied latitudinal effects. *Fish. Bull.* 87: 471-496.
- Hunter, J.R. (1984) Feeding ecology and predation of marine fish larvae, p. 33-77 *In* R. Lasker (ed.), Marine fish larvae: morfology, ecology, and relation to fisheries. Univ. Wash. Press, Seattle.
- ICES (2001) Report of the Working Group on the Assessment of Mackerel, Horse Mackerel, Sardine and Anchovy. ICES CM 2001/ACFM: 06.
- ICES (2002) Report of the Working Group on Recruitment Processes. ICES C.M. 2002/C:14.
- ICES (2003a) Report of the study group on growth, maturity and condition in stock projections. ICES C.M. 2003/D:01 Ref. ACFM, C,G, H, WGMG.
- ICES (2003f) Report of the Working Group on Recruitment Processes by Correspondence. ICES CM 2003/C:16.
- Ilda, H. (1972) Some ecological aspects of larval fishes in waters off central Japan. Bull. Jap. Soc. scient. Fish. **38** (9): 981-994.
- Iles, T.D. (1984) Allocation of resources to gonad and soma in Atlantic herring *Clupea harengus* L. p. 331-347 *In* G.W. Potts and R.J. Wooton (eds). Fish Reproduction: Strategies and Tactics. Academic Press, London.
- I.N.M.G. (August 1985 to April 1986). Boletim Meteorológico Diário. Instituto Nacional de Meteorologia e Geofísica.
- Jones, C.M. (1992) Development and application of the otolith increment technique, p.1-11 In D.K. Stevenson e S.E. Campana (eds.) Otolith Microstructure Examination and Analysis. Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci. 117.

- Jones, C.M. (2000) Fitting growth curves to retrospective size-at-age data. Fish. Res. 46: 123-129.
- Karlovac, J. (1967) Etude de l'ecologie de la sardine, *Sardina pilchardus* Walb., dans la phase planctonique de sa vie en Adriatique moyenne. *Acta Adriatica* **13**(2): 1-109.
- Kasai, A. Sugimoto, T. e Nakata, H. (1997) The dependence of yearly recruitment of Japanese sardine Sardinops melanostictus on survival in Kurosivo-Oyashio transition region. *Fish. Sci.* 63: 372-377.
- Kawasaki, T. (1992) Mechanisms governing fluctuations in pelagic fish populations, p. 135-146 In A.I.L. Payne, K.H. Bink, K.H. Mann e R. Hilborn (eds) Bengela Trophic Functioning. S. Afr. J. mar. Sci. 12.
- Kendall, A.W. e Naplin, N.A. (1981) Diel depth distribution of summer ichthyoplankton in the middle Atlantic Bight. Fish. Bull. U.S. 79: 705-726.
- Kingsford, M.J. (1988) The early life history of fish in coastal waters of northern New Zeland: a review. New Zeland J. Mar.Freshwater Res. 22: 463-479.
- Kejesbu, O.S., Solemdal, P., Bratland, P. e Fonn, M. (1996) Variation in annual egg production in individual captive Atlantic cod (*Gadus morhua*). Can. J. Fish. Aquat. Sci. 53: 610-620.
- Kloppmann, M., Franco, C., Lanzós, A.L., Solá, A., Conway, D., Wahl, E., Hillgrubber, N., Farinha, A. e Lopes, P. (1996) Distribution of blue whiting (*Micromesistius poutassou*, Risso 1826) larvae along western Iberian Coast. Results from a joint research cruise to Spanish and Portuguese waters. ICES C.M. 1996/S:2, 18 p.
- Köster, F.W., Schnack, D. e Möllmann, C. (2003) Scientific knowledge of biological processes that are potentially useful in fish stock predictions. *Sci. Mar.* **67** (Suppl.1): 101-127.
- Lasker, R. (1962) Efficiency and rate of yolk utilization by developing embryos and larvae of the Pacific sardine *Sardinops caerulea* (Girard). *J. Fish. Res. Bd Can.* **19** (5): 867-875.
- Lasker, R. (1978) The relation between oceanographic conditions and larval anchovy food in the California Current: identification of factors contributing to recruitment failure. *Rapp. P.-v. Réun. Cons. Int. Expl. Mer* **173**: 212-230.
- Lasker, R. (1981) Factors contributing to variable recruitment of the northern anchovy (*Engraulis mordax*) in the California Current: contrasting years, 1975 through 1978. *Rapp. P.-v. Réun. Cons. Int. Expl. Mer* **178**: 375-388.
- Lasker, R. (1984) The role of a stable ocean in larval fish survival and subsequent recruitment, p. 79-87 In R. Lasker (ed.), Marine fish larvae: morfology, ecology, and relation to fisheries. Univ. Wash. Press, Seattle.
- Lasker, R. e Zweifel, J.R. (1978) Growth and survival of first-feeding northern anchovy (*Engraulis mordax*) in patches containing different proportions of large and small prey, p. 329-354 *In* J.H. Steele (ed.) Spatial Pattern in Plankton Communities, Plenum, New York.
- Le Clus, F. (1979a) Oocyte development and spawning frequency in the South West African pilchard Sardinops ocellata. *Fish. Bull. S. Afr.* **12**: 53-68.
- Le Clus, F. (1992) Seasonal trends in sea surface temperature, dry mass per oocyte and batch fecundity of pilchard *Sardinops ocellatus* in the northern Benguela system. S. Afr. J. mar. Sci. 12: 123-134.
- Lockwood, S.J., Nichols, J.H. e Dawson, W.A. (1981) The estimation of a mackerel (*Scomber* scombrus L.) spawning stock size by plankton survey. J. Plankton Res. 3 (2): 217-233.
- Lluch-Belda, D., Crawford, R.J.M., Kawasaki, T., MacCall, A.D., Parrish, R.H., Schwartzlose, R.A. e Smith, P.E. (1989) World-wide fluctuations of sardine and anchovy stocks: the regime problem. S. Afr. J. Mar. Sci. 8: 195-205.
- MacFarlane, R.B. (1999) Nutritional dynamics during embryonic development in the viviparous genus *Sebastes* and their application to the assessment of reproductive success. *Fish. Bull.* **97**: 273-281.

- Maillet, G.L. e Checkley, D.M., Jr. (1990) Effects of starvation on the frequency of formation and width of growth increments in *sagittae* of laboratory-reared Atlantic menhaden *Brevoortia tyrannus* larvae. *Fish. Bull. U.S.* **88**: 155-165.
- Manly, B.F.J. (1997) Randomization, Bootstrap and Monte Carlo Methods in Biology. 2nd ed. London: Cahpman and Hall.
- Mann, K.H. (1992) Physical influences on biological processes: how important are they? S. Afr. J. mar. Sci. 12: 107-121.
- Marinaro, J.Y. (1971) Contribution à l'étude des oeufs et larves pélagiques de poissons Mediterraneans. V. Oeufs pélagiques de la Baie d'Alger. *Pelagos* 3: 1-118.
- Marteinsdottir, G. e Steinarsson, A. (1996) Variation in reproductive characteristics of cod: effects of female properties on eggs and larvae. ICES C.M. 1996/G:34.
- Marteinsdottir, G. e Steinarsson, A. (1998) Maternal influence on the size and viability of Iceland cod (*Gadus morhua* L.) eggs and larvae. J. Fish. Biol. **52** (6): 1241-1258.
- Matsuoka, M. e Konishi, Y. (1996) Morphological characteristics of unfertilised eggs of the Japanese sardine compared with fertilised ones. *Fish. Sci.* **62**: 855-859.
- McGurk, M.D. (1984) Effects of delayed feeding and temperature on the age of irreversible starvation and on the rates of growth and mortality of Pacific herring larvae. *Mar. Biol.* **84**: 13-26.
- McGurk, M.D. (1986) Natural mortality of marine pelagic fish eggs and larvae: role of spacial patchiness. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **34**: 227-242.
- McGurk, M.D., Paul, A.J., Coyle, K.O., Zieman, D.A. e Haldorson, L.J. (1993) Relationships between prey concentration and growth, condition and mortality of Pacific herring, *Clupea pallasi*, larvae in an Alaskan subarctic embayment. *Can. J. Fish Aquat. Sci.* 50: 163-180.
- Meneses, I. e Ré, P. (1991) Infection of sardine eggs by a parasitic dinoflagellate *Ichthyodinium chabelardi* Hollande et Cachon, 1952 in portuguese waters. *Bol. Inst. Nac. Invest. Pescas*, Lisboa **16**: 63-72.
- Miranda, A., Cal, R.M., e Iglesias, J. (1990) Effect of temperature on the development of eggs and larvae of sardine *Sardina pilchardus* Walbaum in captivity. *J. Exper. Mar. Biol. Ecol.* **140**: 69-77.
- Moita, M.T. (2001) Estrutura, variabilidade e dinâmica do fitoplâncton na costa de Portugal continental. Tese de doutoramento no ramo de Ecologia e Biosistemática, Universidade de Lisboa, Portugal 272p.
- Molony, B.W. e Choat, J.H. (1990) Otolith increment widths and somatic growth rate: the presence of a time-lag. J. Fish. Biol. 37: 541-551.
- Morales-Nin, B. (2000) Review of the growth regulation processes of otolith daily increment formation. *Fish. Res.* **46**: 53-67
- Moreau, J. (1987) Mathematical and biological expression of growth in fishes: Recent trends and further developments p. 81-113 *In* R.C. Summerfelt and E.H. Gordon (eds), The Age and Growth of Fish. The Iowa State University Press/AMES, U.S.A.
- Mosegaard, H. Svedang, H. e Taberman, K. (1988) Uncoupling of somatic and otolith growth rates in Artic char (*Salvelinus alpinus*) as an effect of differences in temperature response. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **45**: 1514-1524.
- Navarro, F.P. (1926) Estudios sobre los clupeidos de Baleares. I.- Estados jóvenes de la sardina (Clupea pilchardus Walb.) Ministerio de Marina – Direccion General de Pesca. Notas y Resúmenes Serie II, Nº 9.
- Neilson, J.D. (1992) Sources of error in otolith microstructure examinaton, p.115-126 In D.K. Stevenson, e S.E. Campana (eds.), Otolith Microstructure Examination and Analysis. Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci. 117.
- Neilson, J.D. e Perry, R.I. (1990) Diel vertical migrations of marine fishes: an obligate facultative process?, p. 115-168 In J.H.S. Blaxter e A.J. Southward (eds), Advances in Marine Biology 26. Academic Press, Ltd 314p.

- Norbis, W., Lorenzo, M.I. e Torres, G.J. (1999) Intra-annual growth variations of young-of-theyear hake (*Merluccius hubbsi*) of the Uruguayan continental shelf based on otolith analysis. *Fish. Res.* 44: 129-137.
- Oliveira, P.B. e Fiúza, A.F.G. (1998) Seasonal and interannual variability of sea surface temperature in the NE Atlantic coastal upwelling region using NOAA/AVHHR data. ICES, C.M. 1998/R:20.
- Owens, R.W., Lo, N.C.H., Butler, J.L., Theilacker, G.H., Alvariño, A., Hunter, J.R. e Watanabe, Y. (1990) Spawning and survival patterns of larval anchovy, *Engraulis mordax*, in contrasting environments – a site intensive study. *Fish. Bull.* U.S. 87: 673-688.
- Parrish, R.H., Bakun, A., Husby, D.M. e Nelson, C.S. (1983) Comparative climatology of selected environmental processes in relation to eastern boundary current pelagic fish reproduction. Proceedings of a joint FAO-IOC sponsered "Expert consultation to examine changes in abundance and species composition of neritic fish stocks", San Jose, Costa Rica, 18-29 April 1983.
- Pauly, D. e Pullin, R.S.V. (1988) Hatching time in spherical, pelagic, marine fish eggs in response to temperature and egg size. *Environmental Biology of Fishes* 22 (4): 261-271.
- Pawson, M.G. (1990) Using otholith weight to age fish. J.Fish.Biol. 36: 521-531.
- Pedersen, B.H. (1993) Embryos and yolk-sac larvae of turbot *Scophthalmus maximus* are infested with an endoparasite from the gastrula stage onwards. *Dis. Aquat. Org.* **17**: 57-59.
- Pedersen, B.H, Buchmann, K. e Koie, M. (1993) Baltic larval cod *Gadus morhua* are infected with a protistan endoparasite in the yolk sac. *Dis. Aquat. Org.* **16**: 29-33.
- Pedersen, B.H. e Koie, M (1994) A protistan endoparasite in embryos and yolk-sac larvae of cod *Gadus morhua* and turbot *Scophthalmus maximus*. *Dis. Aquat. Org.* **19**: 39-46.
- Pederson, I. e Wroblewski, J.S. (1984) Mortality rate of fishes in the pelagic ecosystem. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **41**: 1117-1120.
- Pepin, P. (1991) Effect of temperature and size on development, mortality, and survival rates of the pelagic early life history stages of marine fish. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 48: 503-518.
- Pérez , N., Porteiro, C. e Alvarez, F. (1985) Contribución al conocimiento de la biología de la sardina de Galicia. *Bol. Inst. Esp. Oceanog.* **2** (3): 27-37.
- Pestana, G. (1989) Manancial ibero-atlantico de sardinha Sardina pilchardus, sua avaliação e medidas de gestão. Dissertação apresentada para provas de acesso à categoria de Investigador Auxiliar. Área científica de Dinâmica de Populações. INIP, 192p.
- Ralston, S. (1995) The influence of oceanographic variables on time series of otolith growth in pelagic young-of-the-year rockfish, *Sebastes spp.*, p. 97-118 *In* D.H. Secor, J.M. Dean e S.E. Campana (eds.). Recent Developments in Fish Otolith Research. University of South Carolina Press, Columbia, SC.
- Ré, P. (1981) Seasonal occurrence, mortality and dimensions of sardine eggs (*Sardina pilchardus*, Walbaum) off Portugal. *Cybium* **5**: 41-48.
- Ré, P. (1983a) Daily growth increments in the sagitta of pilchard larvae Sardina pilchardus (Walbaum, 1792) (Pisces: Clupeidae). Cybium 7(3): 9-15.
- Ré, P. (1984a) Evidence of daily and hourly growth in pilchard larvae Sardina pilchardus (Walbaum, 1792) Cybium 8(1): 33-38.
- Ré, P. (1986a) Ecologia da postura e da fase planctónica de *Sardina pilchardus* (Walbaum, 1792) na região central da costa portuguesa. *Bol. Soc. Port. Ciênc. Nat.* **XXIII**: 5-81.
- Ré, P. (1986b) Otolith microstructure and detection of life history events in sardine and anchovy larvae. *Ciênc. Biol. Ecol. Syst.* **6**(1/2): 9-17.
- Ré, P. (1999) Ictioplâncton Estuarino da Península Ibérica (Guia de Identificação dos Ovos e Estados Larvares Planctónicos). Câmara Municipal de Cascais.
- Ré, P., Cabral e Silva, R., Cunha, M.E., Farinha, A., Meneses, I. e Moita, T. (1990) Sardine spawning off Portugal. Bol. Inst. Nac. Inv. Pescas 15: 31-44.

- Reid, P.H., Borges, M.F. e Svendsen, E. (2001) A regime shift in the North Sea circa 1988 linked to changes in the North Sea horse mackerel fishery. *Fish. Res.* **50**: 163-171.
- Reznick, D. Linbeck, E. e Bryga, H. (1989) Slower growth results in larger otoliths: an experimental test with guppies (*Poecilia reticulata*). Can. J. Fish. Aquat. Sci. 46: 113-121.
- Ribeiro, R. e Gonçalves, F. (1996) Integrated and recent gorwth of anchovy *Engraulis* encrasicolus (L.) larvae in the Mondego estuary. *Ciênc. Biol. Ecol. Syst.* (Portugal) 16 (1/2): 227-243.
- Ricker, W.E. (1979) Growth rates e models p.677-743 *In* W.S. Hoar, D.J. Randall e J.R. Brett (eds) Fish Physiology, Vol. VIII Bioenergetics and Growth. Academic Press. New York.
- Riveiro, I., Guisande, C., Lloves, M., Maneiro, I. e Cabanas, J.M. (2000) Importance of parental effects on larval survival in *Sardina pilchardus. Mar. Ecol. Progr. Ser.* 205: 249-258.
- Rothshild, B.J. (2000) "Fish stocks and recruitment": the past thirty years. *ICES J.Mar.Sci.* 57: 191-201.
- Russel, F.S. (1976) The Eggs and Planktonic Stages of British Marine Fishes. Academic Press, London, 524 p.
- Santos, A.M., Borges, M.F. e Groom, S. (2001) Sardine and horse mackerel recruitment and upwelling off Portugal. *ICES J. Mar. Sci.* 58: 589-596.
- Sharp, G.D., Klyashtorin, L. e Goodridge, J. (2000) Climate and Fisheries: costs and benefits of change. II FET 2000 (Fisheries Economics and Trade) Online presentation meeting at Oregon State Univ., July 10-14.
- Schwartzlose, R.A., Alheit, J., Bakun, A., Baumgartner, T.R., Cloete, R., Crawford, R.J.M., Fletcher, W.J., Green-Ruiz, Y., Hagen, E., Kawasaki, T., Lluch-Belda, D., Lluch-Cota, S.E., MacCall, A.D., Matsuura, Y., Nevarez-Martinez, M.O., Parrish, R.H., Roy, C., Serra, R., Shust., K.V., Ward, M.N. e Zuzunaga, J.Z. (1999) Worldwide large-scale fluctuations of sardine and anchovy populations. S. Afr. J. mar. Sci. 21: 289-347.
- Seaton, D. e Bailey, R.S. (1971). The identification and development of the eggs and larvae of the blue whiting *Micromesistius poutassou* (Risso). J. Cons. int. Explor. Mer 34 (1): 76-83.
- Secor, D.H. e Dean, J.M. (1989) Somatic growth effects on the otolith fish size relationship in young pond-reared striped bass, *Morone saxatilis. Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 46: 113-121.
- Secor, D.H., Dean, J.M. e Baldevarona, R.B. (1989) Comparison of otolith growth and somatic growth in larval and juvenile fishes based on otolith length/fish length relationships. *Rapp. P.-v. Réun. Cons. int. Explor. Mer* 191: 431-438.
- Shul'man, G.E. (1974) Life Cycles of Fish, John Wiley (ed.) New York.
- Silva, A. e Miranda, A. (1992) Laboratory rearing of sardine larvae, Sardina pilchardus (Walb.), and early effects of starvation: a preliminary experiment. Bol. Inst. Esp. Oceanogr. 8 (1): 163-174.
- Silva, E.S. (1968) Plâncton da Lagoa de Óbidos (III). Abundância, variações sazonais e grandes «blooms». Notas e Estudos do IBM **34**: 1-79.
- Smith, P.E. (1973) The mortality and dispersal of sardine eggs and larvae. *Rapp. p.-v. Réun. Cons. Int. Expl. Mer* 164: 282-292.
- Smith, P.E. e Hewitt, R.P. (1985) Sea survey design and analysis of an egg production method of anchovy biomass assessment. p 17-26 *In* An egg production method for estimating spawning biomass of pelagic fish: application to the northern anchovy, *Engraulis mordax*. R. Lasker (ed.) NOAA Technical Rep. N.M.F.S.
- Smith, P.E, Lo, N.C.H. e Butler, J.L. (1992) Life-stage and survival parameters as related to interdecadal population variability in Pacific sardine. *CalCOFI Report* **33**: 41-49.
- Smith, P.E. e Richardson, S.L. (1977) Standard technics for pelagic fish eggs and larva surveys. *FAO Fish. Tech. Pap.* **175**, 100p.

- Smith, P.E., Santander, H. e Alheit, J. (1989) Comparisions of the mortality rates of Pacific sardine, Sardinops sagax, and peruvian anchovy, Engraulis ringens, eggs off Peru. Fish. Bull. 87: 497-508.
- Soares, E. (1995) Contribuição para o estudo da distribuição e do comportamento da sardinha na costa continental portuguesa. Trabalho de síntese apresentado para provas de acesso à categoria de Assistente de Investigação. Área Científica de Recursos Haliêuticos, 100p.
- Soares, E. (1999) Reproductive biology of sardine (*S.pilchardus*, Walb.) off portuguese coast: seasonal evolution of sexual maturity, condition factor and gonadosoamtic index in 1991-1998. ICES WG on the Assessment of mackerel, horse mackerel, sardine and anchovy. Copenhagen, 14-23 September 1999.
- Sola, A., Motos, L., Franco, C. e Lanzos, A.L. (1990) Seasonal ocurrence of pelagic fish eggs and larvae in the Cantabrian Sea (VIIIc) and Galicia (Ixa) from 1987 to 1989. ICES C.M./H:25.
- Solemdal, P. Kjesbu, O.S. e Fonn, M. (1995) Egg mortality in recruit- and repeat-spawning cod an experimental study. ICES C.M. 1995/G:35.
- Southward, A.J. e Demir, N. (1974) Seasonal changes in dimension and viability of the developing eggs of the Cornish pilchard (*Sardina pilchardus* Walbaum) off Plymouth. p. 53-68 *In* J.H.S. Blaxter (ed.). The early Life History of Fish. Berlin; Springer.
- Springer, T.A., Murphy, B.R., Grutreuter, S., Anderson, R.O., Miranda, L.E., Jackson, D.C. e Cone, R.S. (1990) Properties of relative weight and other condition indices. *Trans. Am. Fish. Soc.* **19**: 1048-1058.
- Steel, R.G. e Torrie, J.H. (1980) Principles and Procedures of Statistics. A Biometrical approach. 2nd ed. McGraw-Hill New York, 633p.
- Stenseth, N., Mysterud, A., Ottersen, G., Hurrel, J.W., Chan, K. e Lima, M. (2002) Ecological effects of climate fluctuations. *Science* 297: 1292-1296.
- Stratoudakis, Y., Barbosa, A. e Meneses, I. (2000) Infection of sardine eggs by the protistan endoparasite *Ichthyodinium chabelardi* off Portugal. *J. Fish. Biol.* **57**: 476-482.
- Svetovidov, A.N. (1984a) Gadidae. p. 677-679 In P.J.P. Whitehead, M.L. Bauchot, J.C. Hureau, J. Nielsen e E. Tortonese (eds), Fishes of the North-Eastern Atlantic and Mediterranean, vol. II. UNESCO, Paris.
- Templeman, W. e Squires, H.J. (1956) Relationship of otolith lengths and weights in the haddock Melanogramus aeglefinus (L.) to the rate of growth of the fish. J. Fish. Res. Bd. Canada 13: 467-487.
- Theilacker, G.H. (1978) Effects of starvation on the histological and morphological characteristics of jack mackerel, *Trachurus symmetricus* larvae. *Fish. Bull.* **76**: 403-414.
- Theilacker, G.H. (1981) Effect of feeding history and egg size on the morphology of jack mackerel, *Tachurus symmetricus*, larvae. *Rapp. P.-v. Réun. Cons. Int. Explor. Mer* **178**: 432-440.
- Theilacker, G.H. e Lasker, R. (1974) Laboratory studies of predation by Euphausiid shrimps on fish larvae. p. 287-299 *In* J.H.S. Blaxter (ed.) The Early Life History of Fish. Springer-Verlag, Berlin.
- Thompson, S.K. (1992) Sampling. New York: John Wiley.
- Townsend, D. W. e Shaw, R. F. (1982) Daily growth in otoliths of blue whiting, *Micromesistius poutassou*, from above the Artic Circle. *Sarsia* 67 (3): 143-147.
- Trippel, E.A. (1998) Egg size and viability and seasonal offspring production of young Atlantic cod. *Trans. Am. Fish. Soc.* **127**: 339-359.
- Trippel, E. A., Kjesbu, O.S. e Solemdal, P. (1997) Effects of adult age and size structure on reproductive output in marine fishes. p. 63-102 *In* Early Life History and Recruitment in Fish Populations, R.C. Chambers e E.A. Tripple (eds). Chapman and Hall, *Fish* and Fisheries Series 21. London, UK.

- van der Lingen, C.D. (1994) Effect of particle size and concentration on the feeding behaviour of adult pilchard, *Sardinops sagax. Mar. Ecol. Prog. Ser.* **109**: 1-13.
- van der Lingen, C.D.(2002) Diet of sardine *Sardinops sagax* in the southern Benguela upwelling ecosystem. *S. Afr. J. mar. Sci.* 24: 301-316.
- Van Olst, J.C. e Hunter, J.R.(1970) Some aspects of the organization of fish schools. J. Fish. Res. Bd. Can. 27 (7):1225-38.
- Victor, B.C. (1982) Daily otolith increments and recruitment in two coral-reef wrasses, *Thalassoma bifasciatum* and *Hlichoeres bivittattus*. *Mar. Biol.* **71**: 203-208.
- Vlymen, W. J. (1977) A mathematical model of the relationship between larval anchovy (*Engraulis mordax*) growth, prey microdistribution, and larval behavior. *Env. Biol. Fish.* 2 (3): 211-233.
- Von Bertalanffy, L. (1938) A quantitative theory of organic growth (inquiries of growth laws II). *Human Biol.* **10**: 181-213.
- Ware, D.M. (1975) Relation between egg size, growth and natural mortality of larval fish. J. Fish. Res. Board Can. 32: 2503-2512.
- Ware, D.M. e Lambert, T.C. (1985) Early life history of atlantic mackerel (*Scomber scombrus*) in the southern Gulf of St. Lawrence. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **42**: 577-592.
- Webb, P.W. e Weihs, D. (1986) Functional locomotor morphology of early life history stages of fishes. *Trans. Amer. Fish. Soc.* 115: 115-127.
- Wooton, R.J. (1979) Energy costs of egg production and environmental determinants of fecundity in teleost fishes. Symp. Zool. Soc. Lond. 44: 133-159.
- Wooton, R.J. (1991). Ecology of Teleost Fishes. Cahpman and Hall. (eds) p. cm. Fish and fisheries series: 1, 404p.
- Wooton, R.J. (1994) Life histories as sampling devices: optimum egg size in pelagic fishes. J. *Fish Biol.* **45**: 1067-1077.
- Wright, P.J. Metcalfe, N.B. e Thorpe, J.E. (1990) Otolith and somatic growth rates in Atlantic salmon parr, Salmo salar L.: evidence against coupling. J. Fish. Biol. 36: 241-249.
- Zar, J.H. (1984) Biostatistical analysis. 2nd ed. Prentice-Hall, (eds), Englewood Cliffs, New Jersey, 718p.
- Zweifel, J.R. e Lasker, R. (1976) Prehatch and posthatch growth of fishes a general model. *Fish. Bull.* **74** (3): 609-621.
- Zwolinski, J. Stratoudakis, Y. e Soares, E. (2001) Intra-annual variation in the batch fecundity of sardine off Portugal. J. Fish. Biol. 58: 1633-1645.
