

**Composição, distribuição e segregação das espécies da família Acartiidae Sars, 1903 (Copepoda, Calanoida) no estuário do rio Guadiana.**

**Marco Aurelio Rojo Mattos**

Dissertação para obtenção do grau de  
Mestre em Biologia Marinha

Trabalho efetuado sob a orientação de:  
Alexandra Teodósio

**2016**

# Composição, distribuição e segregação das espécies da família Acartiidae Sars, 1903 (Copepoda, Calanoida) no estuário do rio Guadiana

## Declaração de autoria de trabalho

Declaro ser o autor deste trabalho, que é original e inédito. Autores e trabalhos consultados estão devidamente citados no texto e constam da listagem de referências incluída.

Copyright: Marco Aurelio Rojo Mattos

A Universidade do Algarve tem o direito, perpétuo e sem limites geográficos, de arquivar e publicitar este trabalho através de exemplares impressos reproduzidos em papel ou de forma digital, ou por qualquer outro meio conhecido ou que venha a ser inventado, de o divulgar através de repositórios científicos e de admitir a sua cópia e distribuição com objetivos educacionais ou de investigação, não comerciais, desde que seja dado crédito ao autor e editor.

## Agradecimentos

À Professora Alexandra Teodósio, por todo apoio, incentivo, paciência e disponibilidade durante toda a execução deste trabalho. Os meus mais sinceros agradecimentos.

À amiga e investigadora Maria Emília Cunha pelas suas críticas sempre construtivas que contribuíram para a elaboração da tese.

Às professoras Ana Barbosa e Teresa Modesto pelas sugestões dadas ainda na fase de Projeto de Tese.

Aos meus colegas de laboratório e, em especial, ao Dr. Pedro Morais e à Joana Cruz, por todas as ajudas que permitiram que este trabalho fosse concretizado.

Aos professores Bruno Louro e João Brandão e aos doutorandos Rui Machado e Kasia pelas preciosas ajudas na utilização do software de análise estatística “R”.

À Paula e ao Pedro, que durante este último ano sofreram com a minha pouca disponibilidade mas demonstraram sempre o profundo amor que marca uma verdadeira família. Somos a Família Feliz!

À minha querida mãe, por todo o amor e todos os ensinamentos que me permitiram chegar cada vez mais longe.

Ao meu querido irmão Luiz, ao meu saudoso tio Pedro e à Filomena, fontes permanentes de inspiração.

“Faz tudo como se alguém te contemplasse”  
Epicuro

À memória de Catarina Ramis,  
professora que há 30 anos atrás  
iniciou-me no fantástico mundo  
dos copépodes.

## Índice

Agradecimentos .....	3
Resumo .....	5
Abstract .....	6
Introdução .....	7
Um pouco de história .....	7
Os Copépodes .....	8
Objetivos .....	11
Material e Métodos .....	11
Área de estudo e amostragens .....	11
Análise laboratorial .....	13
Tratamento dos dados .....	13
Resultados .....	14
Variação dos parâmetros ambientais em 2002/2003 .....	14
Variação dos parâmetros ambientais em 2012/2013 .....	18
Posição sistemática das espécies estudadas .....	21
Distribuição das espécies em 2002/2003 .....	21
Distribuição das espécies em 2012/2013 .....	26
Tratamento estatístico dos dados .....	30
Dados da análise de sobreposição de nichos .....	47
Discussão .....	48
Coexistência e segregação de espécies - Fatores que determinaram as distribuições no espaço e no tempo .....	48
É <i>A. tonsa</i> , uma espécie invasora bem sucedida? .....	56
Conclusões .....	65
Anexo 1 - Ocorrência das espécies estudadas em Portugal .....	67
Literatura citada .....	74

## Resumo

Devido à sua importância quantitativa e às respostas que dá às variações ambientais bem como pelo seu papel como elo de ligação nas cadeias tróficas, o estudo dos copépodes apresenta-se como sendo de grande importância na caracterização de ambientes aquáticos. Neste trabalho são apresentados os resultados do estudo da distribuição das espécies de Acartiidae Sars, 1903 encontradas no estuário do rio Guadiana em dois períodos distintos, 2002/2003, antes do pleno funcionamento da Barragem do Alqueva, e 2012/2013, após o pleno funcionamento da barragem.

Verificou-se que as quatro espécies presentes, *Acartia clausi*, *Acartia bifilosa*, *Acartia tonsa* e *Paracartia grani* coexistem no estuário com pouca separação sazonal mas com uma segregação ao longo do gradiente salino e de estabilidade decrescente montante/jusante, com *A. tonsa* ocupando as zonas mais internas do estuário e *A. clausi* e *P. grani* a ocupar as estações mais próximas à foz do rio.

Este trabalho mostrou ainda que entre as duas campanhas verificou-se quase o desaparecimento de *A. bifilosa* entre as duas campanhas, sendo esse fato, provavelmente, devido às consequências da regulação do caudal do rio Guadiana combinado com a pressão competitiva das outras espécies.

*A. tonsa* é considerada uma espécie não autóctone na Europa mas a sua ocorrência europeia é registada desde o início do séc. XX. Neste trabalho procurou-se, também, analisar o sucesso da sua ocupação no estuário do Guadiana ao longo desse intervalo de 10 anos entre as duas campanhas de amostragens.

Palavras-chave: *Acartia*, Guadiana, Copepoda, segregação, Alqueva, NIS

## Abstract

Copepods studies are very important to understand aquatic environments. In this work are presented the results of the Acartiidae Sars, 1903 species in the Guadiana estuary from two different sampling periods, 2002/2003 and 2012/2013. Four species, *Acartia clausi*, *Acartia bifilosa*, *Acartia tonsa* and *Paracartia grani* occurred with a large coexistence and a spatial segregation along salinity/stability gradient.

The patterns of Acartiidae distribution was also analyzed and showed *A. clausi* and *P. grani* were most abundant in higher salinity and lower chlorophyll-a concentrations outer stations and *A. tonsa* was dominant in lower salinity inner zones. *A. bifilosa* was very abundant in middle station at 2002/2003 but almost disappeared in 2012/2013, probably due the river flow regulation after Alqueva Dam full operation combined with *A. tonsa* and *P. grani* competitive pressing.

*A. tonsa* is a NIS in Europe but it is recorded in European waters since 1927. It's was registered in Ria Formosa and Doñana Natural Park, two areas close to Guadiana estuary and at this time this species is well established in this ecosystem.

Keywords: *Acartia*, Guadiana, Copepoda, segregation, Alqueva Dam, NIS

## Introdução

### Um pouco de história

Otto Friedrich Müller (1730 – 1784), naturalista dinamarquês criou dispositivos para arrastos e capturas de organismos marinhos e realizou uma série de estudos a partir da riqueza do material encontrado quando tentava obter larvas de estrelas do mar. A primeira vez que uma rede para captura de plâncton foi utilizada foi em 1830, quando o naturalista inglês J. Vaughan Thompson (1779 – 1847) inventou um dispositivo para apanhar larvas de caranguejos e mexilhões. Entretanto, o nome plâncton, do grego πλαγκτός (planktos, em português errante) foi dado pelo biólogo alemão Victor Hense (1835 – 1924). Hense era médico de formação e desenvolveu trabalhos em diversas áreas do conhecimento, sendo também um inventor, tendo criado um dispositivo para a captura do plâncton.



Fig. 1. J. V. Thompson, primeiro a utilizar uma rede para capturar plâncton



Fig. 2. V. Hense, biólogo alemão que propôs o termo “plâncton”

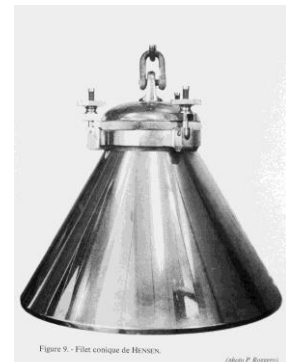


Fig. 3. Dispositivo para captura de plâncton desenvolvido por V. Hense.

A partir dessas novas técnicas e aliado ao ciclo de viagens de investigação que ocorreram entre meados e o fim do sec. XIX, foram realizadas várias campanhas oceanográficas, que permitiram identificar um conjunto de novas espécies marinhas de pequenas dimensões, até então desconhecidas. Dentre os inúmeros trabalhos que começaram a aparecer, destacam-se os contributos do naturalista alemão Ernst Heinrich Philipp August Haeckel (1834 – 1919).

Os copépodes representam o grupo mais importante do plâncton metazoário e, tal como os restantes organismos planctónicos, o seu estudo teve o período entre o final

do sec XIX e o início do século XX como uma época de despertar para novas descobertas.

A palavra copépode deriva do grego *κουρίπῳδ*, que significa “pés em forma de remo” ou “pés para remar” (*kope* = remo, *podos* = pés) e foi proposta, em 1830, pelo investigador francês Henri Milne Edwards (1800-1885).

Se cientistas como Müller, Jean Baptiste Lamarck (1744-1829, França), Georges Cuvier (1769-1832, França), Louis Jurine (1751-1819, Suíça), James Dwight Dana (1813-1895, Estados Unidos) e William Baird (1803-1872, Inglaterra) podem ser considerados como os pioneiros da planctonologia, outros como o austríaco Carl Claus (1835-1899), os alemães Wilhelm Giesbrecht (1854-1913) e Otto Schmeil (1860-1943), o francês



Fig. 4. H. M. Edwards, investigador que propôs a palavra “copépode”.

Eugène Canu (1864-1952) e o norueguês Georg Ossian Sars (1837-1927) podem ser chamados como os cientistas da época de ouro dos copépodes, que foi entre os anos de 1880 a 1920) (Walter e Boxshall, 2015).

Ainda hoje, biólogos continuam a descobrir novas espécies de copépodes e a aumentar o conhecimento sobre a sua biologia e o seu papel nos ecossistemas. As técnicas de

análise de DNA aplicadas ao estudo dos copépodes pode também abrir novas perspectivas sobre a descoberta e aplicação de novas substâncias, deixando em aberto

possibilidades que nem sequer podemos prever.

## Os Copépodes

Os copépodes representam, provavelmente, o mais numeroso grupo de organismos multicelulares do planeta, ultrapassando mesmo o número de insetos, embora estes apresentem um maior número de espécies (Mauchline, 1998). Walter e Boxshall (2015), na página da internet “World of Copepod” reconhecem 16.645 diferentes espécies de copépodes, distribuídas por 10 sub-classes, Os copépodes conseguem

habitar desde a água doce até ambientes hipersalinos, podendo ainda serem encontrados em cavernas ou na água retida em folhas de bromélias; a maioria é de vida livre embora haja copépodes simbióticos e parasitas internos e externos. Os copépodes são também um importante elemento nos ecossistemas, tanto na transferência de matéria e energia dentro das teias tróficas como também sendo, bons indicadores ambientais.

Os estuários são ecossistemas aquáticos de transição caracterizados por uma variedade de inter-relações bióticas e abióticas e um conjunto de processos químicos, físicos e biológicos que se refletem nas dinâmicas das suas populações, especialmente sobre o plâncton (Marques et al.; 2006). Variações geográficas, condições hidrológicas, efeitos antropogênicos, ciclos de vida, fatores ecológicos, etc., mais ou menos combinados, têm sido descritos como condicionadores da estrutura do plâncton, nomeadamente da sua composição e da sua distribuição espaço-temporal (Conover, 1957; Lee e McAlice, 1979; Azeiteiro et al., 1999; Diotadato e Hoffmeyer, 2008) .

Os copépodes da família Acartiidae estão representados em todos os biótopos marinhos, sendo abundantes em águas costeiras (Miller, 1983; Paffenhöfer e Stearns, 1988). As espécies deste género têm revelado uma grande habilidade em atravessar barreiras geográficas e colonizar zonas costeiras e estuarinas (Belmonte e Potenza, 2001; Seuront, 2005; David et al., 2007). Conover (1956), Jeffries (1962), Greenwood (1981), entre outros, mostraram que as espécies de *Acartia* apresentam estratégias especiais para se adaptarem a ambientes marinhos específicos, uma vez que muitas das espécies do género conseguem tolerar maiores variações de salinidade que a generalidade das outras espécies zooplanctónicas (Calliari et al., 2006). Conover (op. cit) indica mesmo que as espécies de *Acartia* são, provavelmente, consumidores menos eficientes que outros copépodes marinhos, mas a sua capacidade de se propagarem em meios de baixa salinidade permite explorar ambientes inacessíveis a potenciais competidores (Jeffries, 1962). As variações tidais típicas dos estuários combinadas com as oscilações sazonais inerentes aos ecossistemas produzem um ambiente com condições próprias onde as espécies de *Acartia* costumam constituir a parcela mais abundante do zooplâncton (Remane, 1934; Deevey, 1948; 1952; Jeffries, 1962; Remane e Schlieper, 1971; Tranter e Abraham, 1971; Attril, 2002).

O estudo da distribuição espacial e sazonal bem como os estudos sobre coexistência de espécies congêneres têm também sido objeto de análise de diversos biólogos planctonologistas (Alcaraz, 1983, 1984; Rodriguez et al. 1985; Lakkis, 1994; Escamilla et al., 2011). Mauchline (1998) referiu que as espécies de *Acartia* estão entre as mais citadas na literatura científica referente ao estudo dos copépodes.

Em Portugal a composição e a distribuição do plâncton foi estudada para diversos estuários e zonas costeiras adjacentes, como por exemplo os trabalhos pioneiros de Candeias (1926, 1932) e, posteriormente os trabalhos de Vilela (1965, 1968), Cunha e Massapina (1984), Santos, M. C. S. (1980, 1981, 1985), Sobral (1985), Morgado (1997), Azeiteiro et al. (1999, 2000, 2005), Vieira et al. (2003a, 2003b) ou Cabeçadas et al. (2004).

A partir de 1988 iniciaram-se os trabalhos para a construção da Barragem do Alqueva, o que permitiu a criação de um lago artificial com capacidade de 4.150.000.000m<sup>3</sup> de água (Morais e Domingues, 2006). Os impactos provocados durante a sua construção bem como as alterações decorrentes da alteração do seu caudal tem sido alvo de diversos estudos realizados na área do plâncton (Domingues et al., 2005, Chícharo et al. 2006, Morais, 2008), Barbosa e Chícharo, 2011, Muha et al., 2012). Relativamente à identificação e distribuição das espécies de copépodes neste ecossistema é praticamente inexistente a produção de trabalhos científicos, ficando a literatura restrita a um trabalho de licenciatura produzido por Ferreira (2009) e a trabalhos ainda não publicados realizados por Cruz (com. pes.), o que torna difícil a realização de comparações com resultados prévios ou a análise da evolução da população dos copépodes ao longo do tempo. Entretanto, em outras zonas do país, têm-se avolumado os trabalhos sobre a distribuição espaço-temporal das espécies de *Acartia* (Azeiteiro et al., 2005; Leandro et al., 2007; Aravena et al., 2009; Escamilla et al., 2011; Berenike et al., 2012; Drira et al., 2013), tendo sido obtido uma grande variedade de resultados e conclusões, algumas vezes contrárias outras vezes coincidentes.

Neste trabalho foi possível detetar a presença de quatro diferentes espécies de *Acartiidae*, com padrões específicos de distribuição no espaço e no tempo, tendo sido

verificadas algumas alterações no modelo de distribuição dessas espécies entre as campanhas de 2002/2003 e 2012/2013.

## Objetivos

Para tentar colmatar esse déficit de informação sobre a constituição e distribuição do principal grupo do metazooplâncton do Rio Guadiana, traçaram-se, os seguintes objetivos:

- descrever a distribuição espacial e temporal das diferentes espécies de Acartiidae no estuário do rio Guadiana,
- identificar o papel dos fatores ambientais e das interações biológicas na distribuição das espécies de Acartiidae no local de estudo,
- identificar as condições que determinaram a segregação e coexistência das espécies de Acartiidae.
- identificar as causas da alteração verificada na composição e distribuição das espécies entre as duas campanhas
- determinar o impacto que a entrada em funcionamento da Barragem do Alqueva teve sobre as espécies analisadas.

## Material e Métodos

### Área de estudo e amostragens

O estuário do rio Guadiana está localizado no litoral sudeste da costa portuguesa, servindo de fronteira entre Portugal e Espanha. Apresenta uma área de aproximadamente 22 km<sup>2</sup> e uma profundidade média de 6,5m. É um estuário mesotidal, com amplitudes de maré na ordem dos 1,3m a 1,5m. O clima da região é classificado como semi-árido mediterrânico com uma estação seca nos meses de julho e agosto. (Muha et al., 2012).

Foram obtidas 65 amostras em três estações (Fig. 5), mensalmente, entre março de 2002 a fevereiro de 2003 e entre fevereiro de 2012 e janeiro de 2013. As amostras

foram obtidas a partir de arrastos sub-horizontais com uma rede de plâncton com 200µm de malha, 1,20m de comprimento e raio de abertura de 40cm realizados em preia-mar. Nos meses de março e abril de 2012 a colheita de plâncton foi feita com uma rede de 500µm e a análise das espécies foi apenas qualitativa. O material obtido foi conservado em formaldeído a 4% para posterior identificação.



Fig. 5. Localização do rio Guadiana e das estações de amostragens.

Na campanha de 2002/2003 foram obtidas informações sobre a temperatura, salinidade, concentração de clorofila *a* e percentagem e clorofila degradada. Os dados de temperatura e salinidade foram obtidos de uma sonda YSI 6600 CTD, as concentrações de clorofila *a* e feopigmentos foram determinadas a partir de amostras colhidas em garrafa de Van Dorn e posterior filtragem da água colhida em filtro de 0,7µm (Whatman GF/F) para análise em espectrofotómetro (Knap et al. 1996). A clorofila degradada foi obtida através da fórmula C/C+P (onde C representa os valores de clorofila *a* e P os valores de feopigmentos). Na campanha de 2012/2013 foram obtidos dados de temperatura, salinidade e oxigénio dissolvido, através da utilização de uma sonda YSI Professional Plus; os dados de clorofila *a* foram obtidos através do método fluorimétrico in situ (Turner 10AU), previamente calibrado com amostras de clorofila extrativa. Tanto em 2002/2003 como em 2012/2013 não foi possível realizar amostragens em algumas estações.

## Análise Laboratorial

As amostras foram fracionadas com utilização de um fracionador de Folsom consoante a sua densidade original.

As espécies foram identificadas com apoio das chaves de identificação publicadas por Bradford-Grieve et al. (1999) e Vives e Shmeleva (2007). Para a observação dos indivíduos foi utilizado um microscópio estereoscópico e um microscópio binocular para a observação de detalhes anatómicos identificativos das espécies (5º par de patas, estrutura dos últimos segmentos do abdómen, segmento genital, etc.).

## Tratamento dos dados

Após a identificação foram produzidas matrizes de abundância com a densidade dos organismos expressas em ind.m<sup>-3</sup>. Para facilitar a visualização da evolução das distribuições ao longo do ano bem como para a realização de testes estatísticos, procedeu-se à normalização dos dados através da transformação em log (x+1).

Com o objetivo de determinar as relações entre a distribuição das espécies analisadas com os fatores ambientais bem como identificar os fatores que regulam as suas abundâncias e a coexistência e a segregação dessas espécies no estuário procedeu-se a um tratamento estatístico recorrendo a testes paramétricos e não paramétricos como análises de variância e de correspondência a partir da transformação normalizada dos valores de abundância. Nesse sentido foi utilizado o programa “R Studio” tendo sido utilizados as análises de Modelo Generalizado (GLM), Modelo Generalizado Aditivo (GAM), Modelos de Dispersão e Análises de Correlação. Com o intuito de determinar o grau de sobreposição dos nichos ocupados por cada uma das espécies foi realizado o teste de sobreposição de nichos, pelo índice de Pianka, existente no pacote spaa do “R Studio”.

Devido à ausência de dados em algumas amostragens, não foi possível efetuar análises GLM e GAM levando em conta as variáveis de clorofila<sub>a</sub> e concentração de O<sub>2</sub> na campanha 2012/2013.

## Resultados

### Variação dos parâmetros ambientais em 2002/2003

#### Índice NAO e caudal do rio Guadiana

São apresentados os dados referentes ao caudal do Rio Guadiana e ao índice de oscilação do Atlântico Norte (Figuras 6 e 7) fornecidos pelo INAG/SNRIH e pelo NAO (respetivamente [www.snirh.pt](http://www.snirh.pt) e [www.npm.ac.uk/rsdas/data](http://www.npm.ac.uk/rsdas/data)). A oscilação do Atlântico Norte é um padrão da pressão do mar, que tem grande influência no clima na Europa. O Índice NAO é definido pela diferença normalizada da pressão entre dois locais no Atlântico Norte, um mais setentrional (normalmente a Islândia) e um outro mais meridional (Açores, Lisboa ou Gibraltar) (Hurrell, 1995; Hurrell e Van Loon, 1997; Ulbrich et al., 1999; Trigo et al., 2003-b; Gillet et al., 2003). As maiores diferenças da pressão do mar entre as duas estações são registadas com valores positivos do índice NAO (NAO+) estão associados a invernos quentes e húmidos no norte e na vertente atlântica da Europa e a diminuição da precipitação invernal na zona mediterrânica. Por outro lado, menores diferenças dessas pressões são registadas com valores negativos desse índice (NAO-) e estão associados a invernos frios e secos no norte e centro da Europa e a possibilidade de tempestades no sul da Europa e norte de África, acompanhadas de um aumento da precipitação na Península Ibérica. Essas variações climáticas podem ter impacto na salinidade de determinados ecossistemas costeiros. Pela observação dos gráficos abaixo podemos observar que em 2002 os valores registados foram baixos, sugerindo que um período onde não se verificaram nem precipitações excessivas nem grandes períodos de secas, indicando que as oscilações de caudal podem ter tido uma menor influência das variações climatéricas. Ainda assim os maiores caudais do Rio Guadiana foram registados nos períodos de março/abril e de dezembro/fevereiro, com valores mais reduzidos entre esses dois períodos. Ao mesmo tempo, observa-se que só foram registados valores negativos do índice NAO nos meses de setembro, outubro e dezembro.

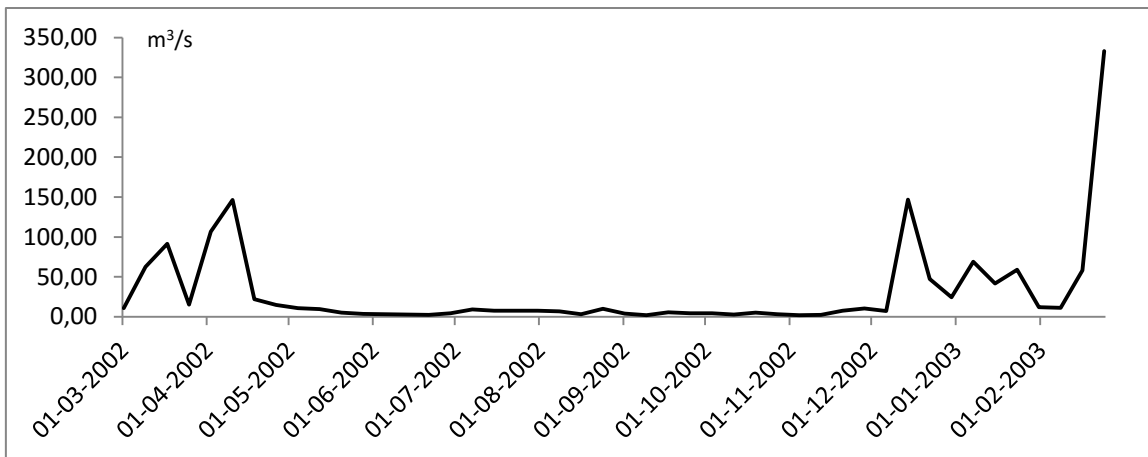


Fig. 6. Caudal do Rio Guadiana em 2002

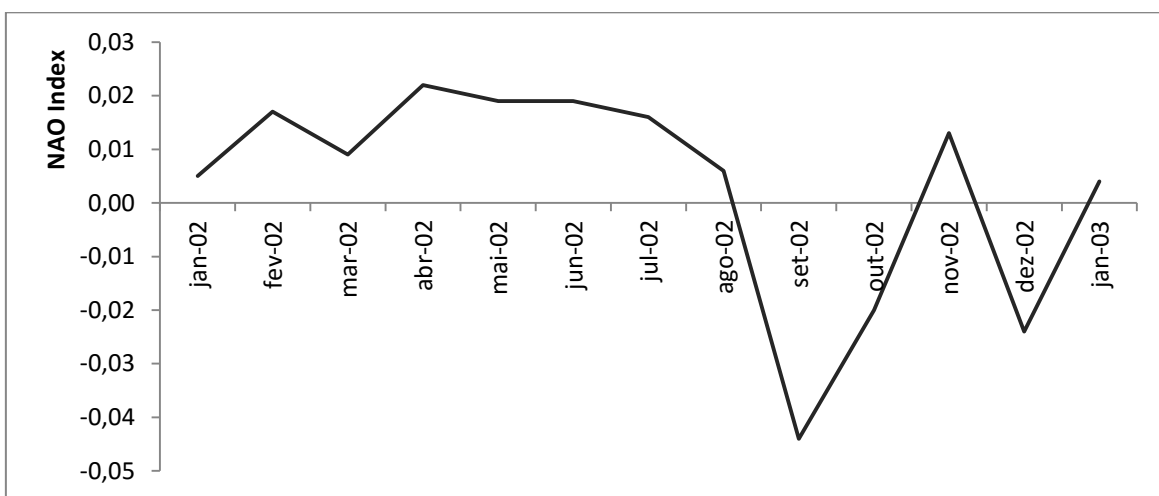


Fig. 7. Índice de Oscilação do Atlântico Norte para a campanha 2002/2003

Durante a campanha de 2002/2003 foram obtidos dados de temperatura, salinidade, clorofila\_ *a* e percentagem de clorofila degradada, que se encontram registados nos gráficos das figuras 8 a 11.

#### Temperatura

A partir da observação dos gráficos pode-se verificar que a temperatura oscilou, durante a maior parte do período de amostragens entre os 15°C e 25°C, exceto em fevereiro de 2003, quando foram registadas temperaturas ligeiramente mais baixas, oscilando entre os 12°C e os 15°C. De modo geral as maiores temperaturas foram verificadas na estação da Foz do Odeleite e as mais baixas na Barra, com as temperaturas mais elevadas sendo obtidas em agosto e setembro na Foz do Odeleite, agosto e outubro no Esteiro e agosto e outubro na Barra, sendo de salientar que em setembro houve uma diminuição da temperatura na Barra, sendo registado um valor de 16,8°C.

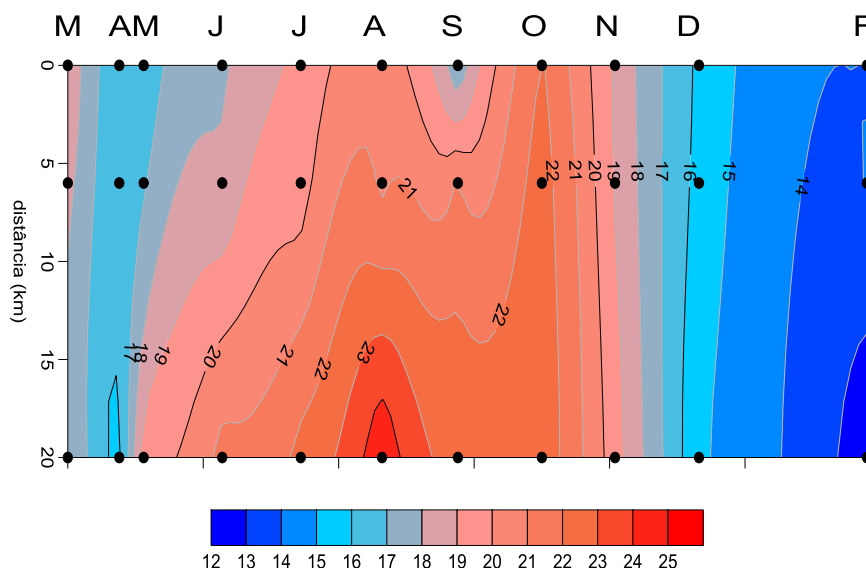


Fig. 8. Variação da temperatura entre março de 2002 e fevereiro de 2003

### Salinidade

A salinidade foi mais elevada na Barra e no Esteiro, sendo os valores mais baixos encontrados na Foz do Odeleite. A Barra foi a área com menor variação de salinidade, tendo os valores anuais oscilado entre um mínimo de 33 em setembro e um máximo de 36 em agosto. O Esteiro foi a área que apresentou os valores mais elevados de salinidade que foram registados, tendo sido observados valores entre os 32 em abril e os 36 em setembro. Na Foz do Odeleite as salinidades mais elevadas foram registadas entre julho e novembro com um máximo de 30 em novembro. As salinidades mais baixas na Foz do Odeleite foram registadas entre março e junho, sendo que no mês de abril foi encontrado o valor de 0,16.

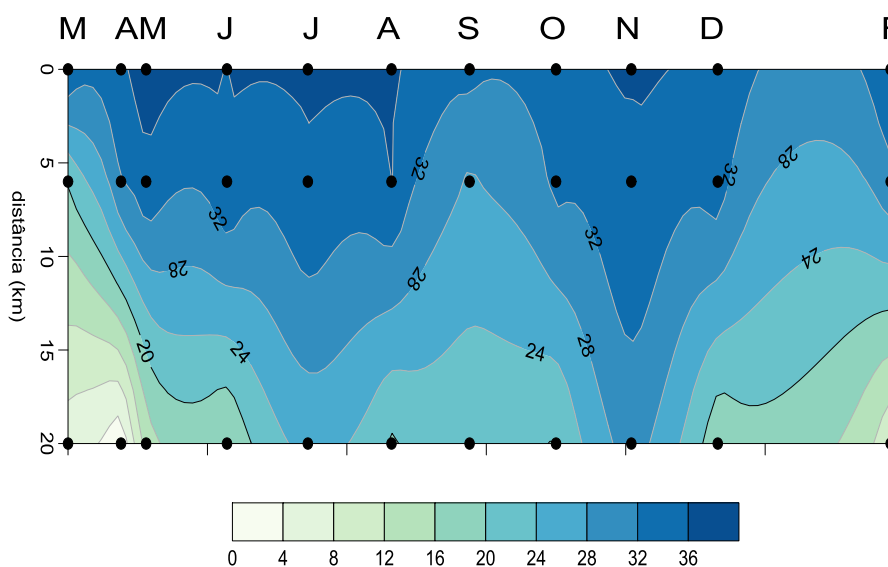


Fig. 9. Variação da salinidade nas estações de amostragem entre março de 2002 e fevereiro de 2003

## Clorofila<sub>a</sub> e Clorofila Degradada

Os pigmentos mostraram um padrão bastante irregular ao longo do ano, com valores de clorofila<sub>a</sub> mais elevados na Foz do Odeleite e valores, tendencialmente mais baixos na Barra. Os máximos registados em cada uma das zonas observadas também variou ao longo do tempo, sendo os valores mais elevados de clorofila<sub>a</sub> na Barra registado em fevereiro de 2003 (2,45 µg/l), no Esteiro em março (2,62 µg/l) e na Foz do Odeleite em julho (3,81 µg/l). Os valores mais baixos encontrados em cada uma das áreas de estudo foram obtidos em novembro para a Barra (0,40 µg/l) e para o Esteiro (0,44 µg/l) e em maio para a Foz do Odeleite (0,96 µg/l).

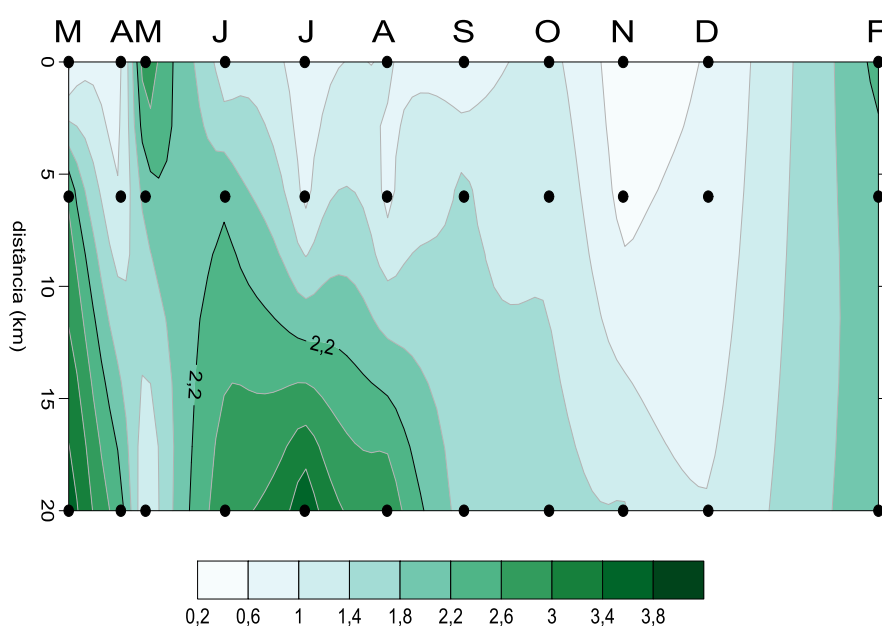


Fig. 10. Variação da concentração de clorofila<sub>a</sub> entre março de 2002 e fevereiro de 2003

A clorofila degradada oscilou entre 0,36 e 0,52, com os mais elevados ocorrendo entre os meses de maio e julho e, na maior parte das vezes, nas estações da Barra e do Esteiro. Os menores valores de degradação de clorofila (0,36) foram encontrados em março no Esteiro e na Foz do Odeleite, em abril na Foz do Odeleite e em maio na Barra, enquanto os valores mais elevados foram encontrados em junho no Esteiro (0,52) e na Barra (0,51).

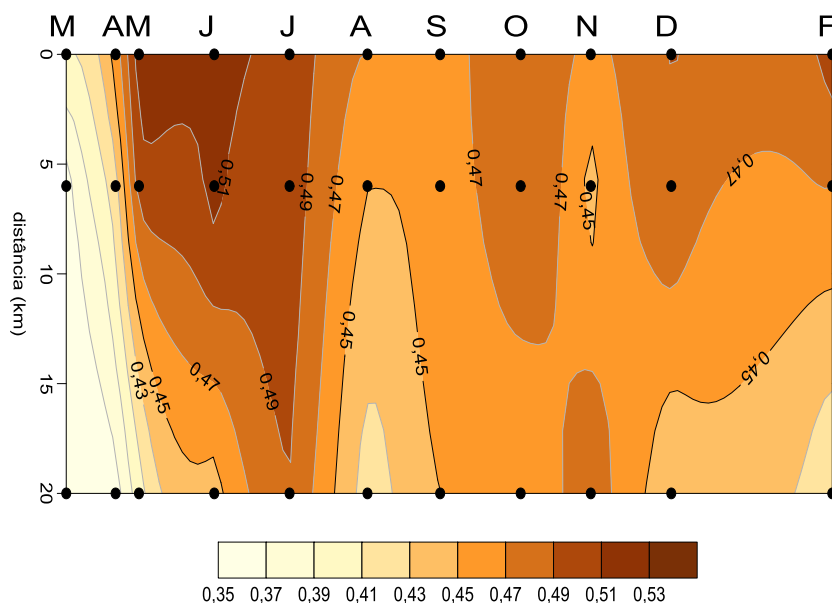


Fig. 11. Variação da percentagem de degradação da clorofila entre março de 2002 e fevereiro de 2003

### Variação dos parâmetros ambientais em 2012/2013

#### Índice NAO e caudal do rio Guadiana

Os dados referentes aos caudais e ao Índice NAO obtidos no INAG/SNIRH e no NAO ([www.snirh.pt](http://www.snirh.pt) e [www.npm.ac.uk/rsdas/data](http://www.npm.ac.uk/rsdas/data), respetivamente) (Fig. 12 e 13) mostraram valores muito próximos a zero, indicando, tal como em 2002/2003, um período sem grandes precipitações ou seca. A normalização do caudal observada deve estar relacionada com o funcionamento da Barragem do Alqueva, desaparecendo os valores elevados que tinham sido observados no início da campanha de 2002/2003 mas mantendo-se uma tendência de aumento do caudal a partir de novembro, embora agora de menor intensidade.

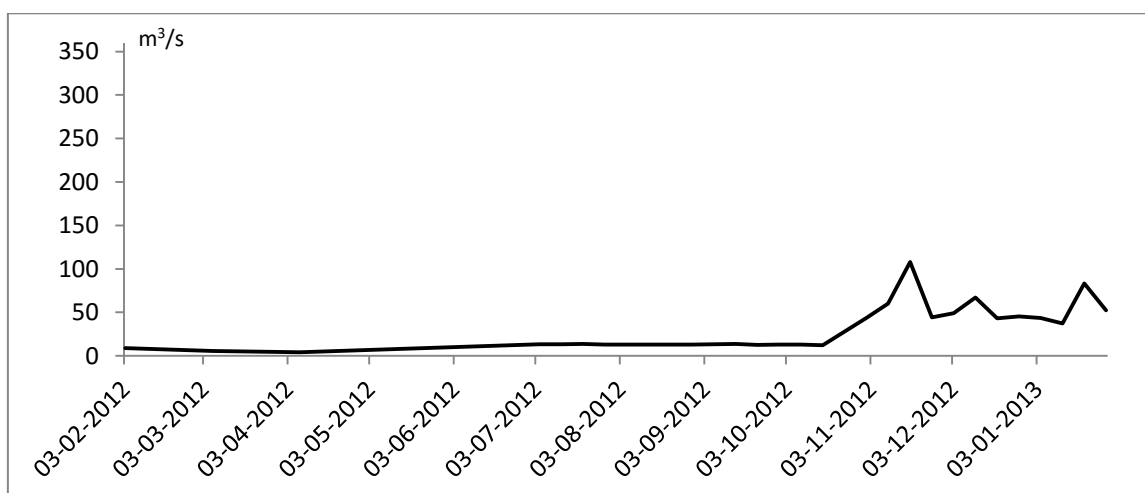


Fig. 12. Caudais do Rio Guadiana em 2012

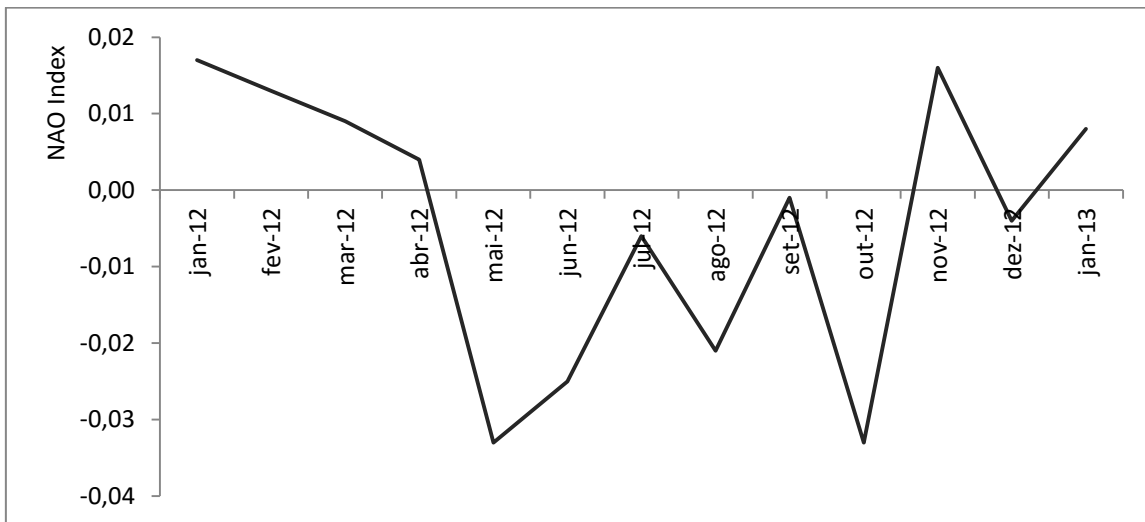


Fig. 13. Índice de Oscilação do Atlântico Norte para a campanha 2012/2013

### Temperatura

Durante a segunda campanha de amostragens foram obtidos dados de temperatura, salinidade, concentração de O<sub>2</sub> e concentração de clorofila *a* (esta apenas nos meses de outubro de 2012 a janeiro de 2013).

As temperaturas mensais foram mais elevadas na Foz do Odeleite no período entre abril e setembro e na Barra entre novembro de 2012 e janeiro de 2013, com uma situação invertida para as temperaturas mais mensais baixas, que foram registadas na Barra entre abril e setembro e na Foz do Odeleite entre novembro de 2012 e janeiro de 2013. A zona do Esteiro apresentou sempre valores de temperatura intermédios. A temperatura oscilou entre um mínimo de 11,1°C na Foz do Odeleite em fevereiro de 2012 e um máximo de 26,2°C também na Foz do Odeleite mas em agosto (Fig. 14).

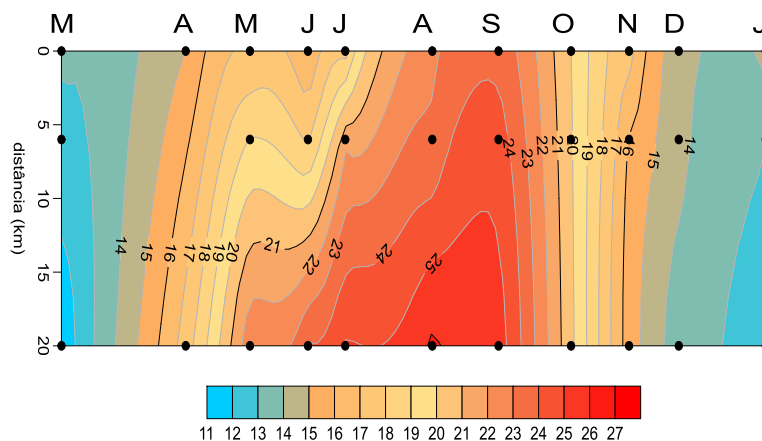


Fig. 14. Variação da temperatura entre fevereiro de 2012 e janeiro de 2013

## Salinidade

Em relação à salinidade observou-se valores à volta dos 35 nas zonas da Barra e do Esteiro entre fevereiro e setembro, verificando-se, nessas estações, uma diminuição a partir de setembro até janeiro no Esteiro e com uma oscilação acentuada entre outubro e janeiro na Barra, com variações entre os 17 e os 36. Na zona da Foz do Odeleite verificou-se uma nítida tendência de subida da salinidade de 2, registada em fevereiro de 2012, ao máximo medido em setembro (25), seguido de uma descida até janeiro de 2013 quando foram registados os valores mais baixos (0,2 em janeiro e em fevereiro) (Fig. 15).

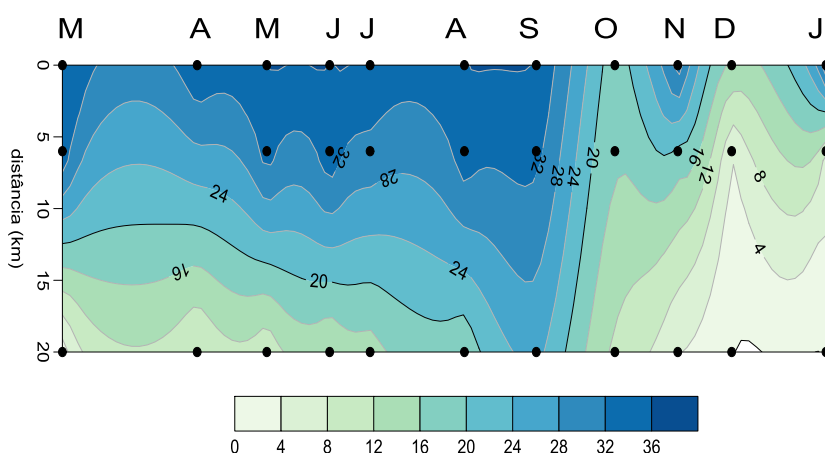


Fig. 15. Variação da salinidade entre fevereiro de 2012 e janeiro de 2013

## Concentração de oxigénio dissolvido

As maiores concentrações de  $O_2$  ocorreram na Barra, entre abril e setembro, e na Foz do Odeleite, entre dezembro e janeiro, com os valores mais elevados sendo registados no inverno e com uma tendência de diminuição dessa concentração nos meses mais quentes (Fig. 16).

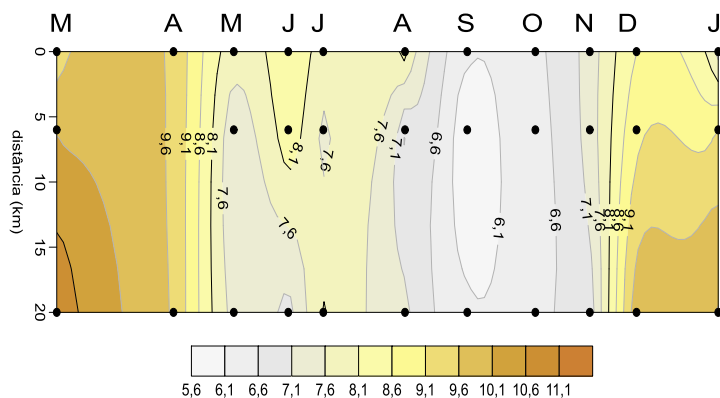


Fig. 16. Variação da concentração de  $O_2$  entre fevereiro de 2012 e janeiro de 2013

Foram identificadas quatro espécies de Acartiidae na área estudada, *Acartia bifilosa*, *Acartia clausi*, *Acartia tonsa* e *Paracartia grani*, tendo sido analisadas as suas distribuições espaciais e temporais. *Acartia* spp representam estágios de copepoditos não identificados das espécies observadas.

Um resumo com o histórico das ocorrências dessas espécies em águas portuguesas bem como os esquemas das espécies encontra-se no anexo 1.

### Posição sistemática das espécies estudadas

De acordo com Walter e Boxshall (2015) e Razouls et al. (2015) essas quatro espécies podem ser classificadas de acordo com a tabela I.

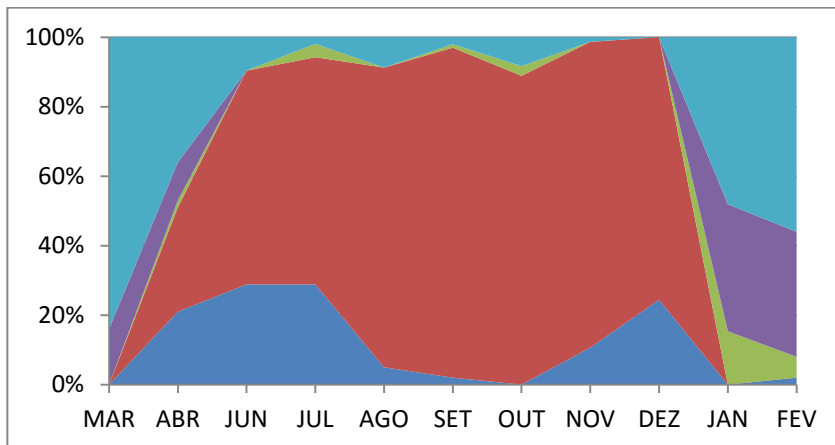
Tabela I. Posição sistemática das espécies estudadas.

Reino	Animalia Linnaeus, 1758
Filo	Arthropoda von Siebold, 1848
Subfilo	Crustacea Brünnich, 1772
Superclasse	Multicrustacea Regier et al., 2010
Classe	Maxillopoda Dahl, 1956
Infraclasse	Neocopepoda Huys e Boxshall, 1991
Superordem	Gymnoplea Giesbrecht, 1882
Ordem	Calanoida Sars, 1902
Família	Acartiidae Sars, 1903
Género	<i>Acartia</i> Dana, 1846
Subgénero	<i>Acartia (Acanthacartia)</i> Steuer, 1915
Espécies	<i>Acartia (Acanthacartia) bifilosa</i> Giesbrecht, 1881
	<i>Acartia (Acanthacartia) tonsa</i> Dana, 1849
Subgénero	<i>Acartia (Acartiura)</i> Steuer, 1915
Espécie	<i>Acartia (Acartiura) clausi</i> Giesbrecht, 1889
Género	<i>Paracartia</i> Scott, 1894
Espécie	<i>Paracartia grani</i> Sars, 1904

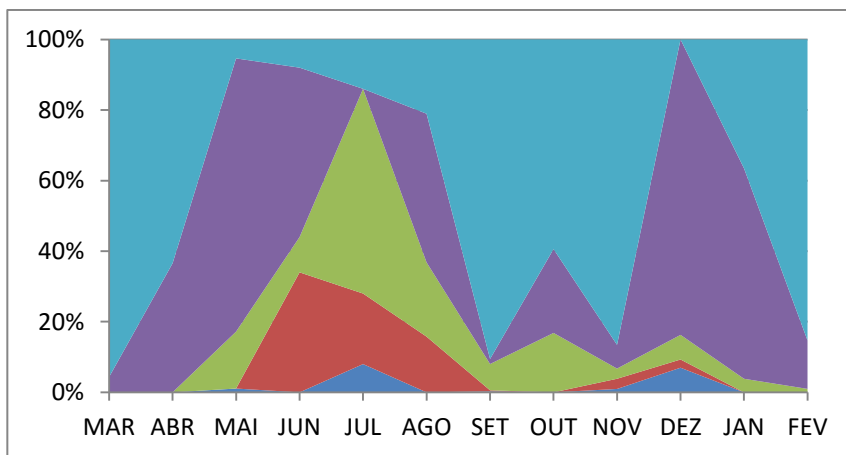
### Distribuição das espécies em 2002/2003

A figura 17 indica a abundância relativa das espécies no período amostrado. *A. clausi* e *P. grani* foram mais abundantes na Barra, *A. bifilosa* foi a espécie dominante no Esteiro e *A. tonsa* foi a espécie mais frequente na estação da Foz do Odeleite.

### Barra



### Esteiro



### Foz do Odeleite

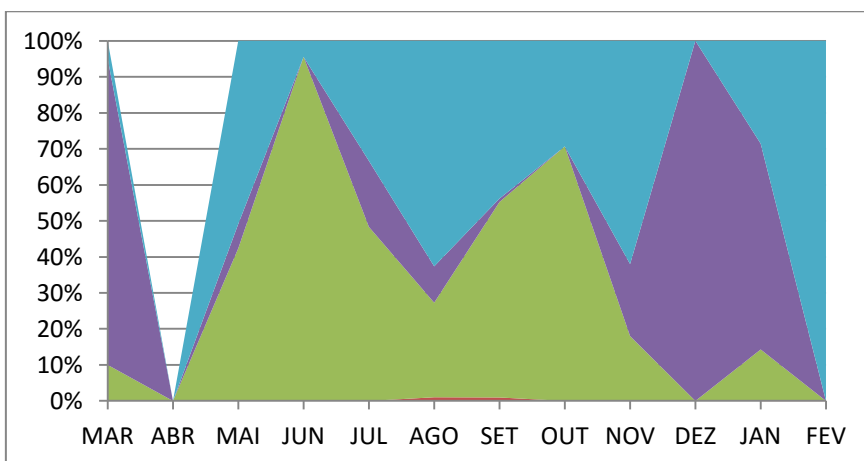


Fig. 17. Abundância relativa das espécies analisadas nas 3 estações de amostragens entre março de 2002 e fevereiro de 2003.

*A. clausi* não foi encontrada na zona da Foz do Odeleite e esteve presente na estação do Esteiro em densidades muito baixas (37,16 ind.m<sup>-3</sup> em maio e valores abaixo de 7 ind.m<sup>-3</sup> nos outros meses onde foi detetada nesse ponto de amostragem). O seu pico de abundância foi em junho, onde alcançou 885,07 ind.m<sup>-3</sup> (Fig. 18).

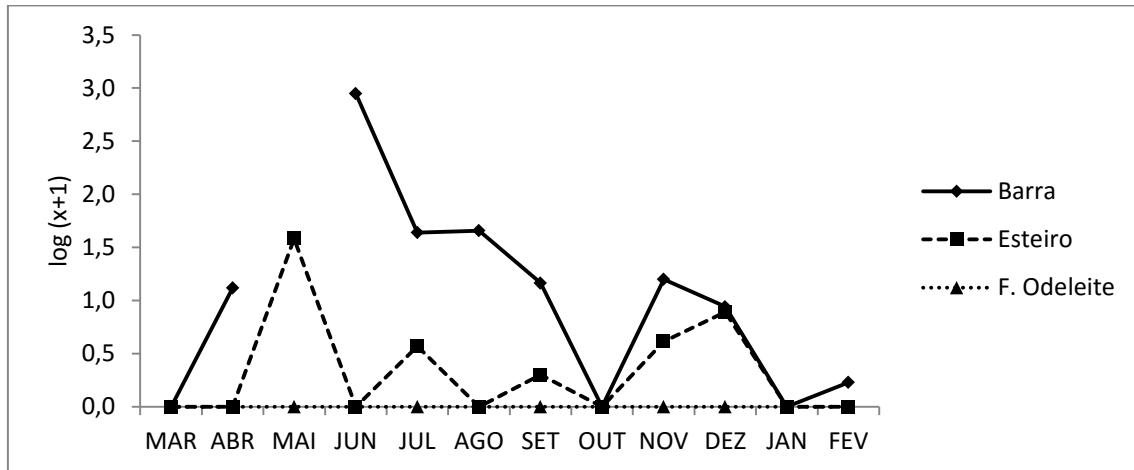


Fig. 18. Variação da distribuição de *A. clausi* entre março de 2002 e fevereiro de 2003 expressa em  $\log(x+1)$ ,  $x = \text{ind.m}^{-3}$

*P. grani* foi a espécie mais importante na estação de amostragem da Barra, tendo sido encontrada com densidades de 1888,14 ind.m<sup>-3</sup> em junho, 766,34 ind.m<sup>-3</sup> em agosto e 641,53 ind.m<sup>-3</sup> em setembro. Em junho esta espécie apresentou também valores elevados de densidade na zona do Esteiro, com valores de 1257,24 ind.m<sup>-3</sup>. Excetuando esses valores de junho, *P. grani* ocorreu sempre com baixa densidade (menos de 10 ind.m<sup>-3</sup>) no Esteiro e esteve ausente na Foz do Odeleite, apresentando um padrão de distribuição similar ao da espécie *A. clausi* (Fig.19).

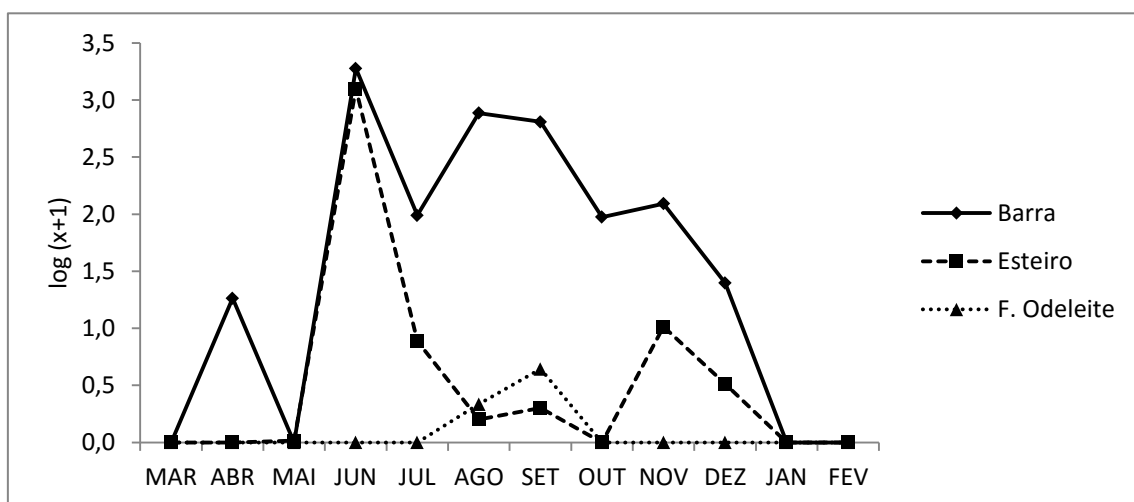


Fig. 19. Variação da distribuição de *P. grani* entre março de 2002 e fevereiro de 2003 expressa em  $\log(x+1)$ ,  $x = \text{ind.m}^{-3}$

*A. tonsa* apresentou as suas maiores densidades na Foz do Odeleite, com um pico de 10.509,9 ind.m<sup>-3</sup> no mês de junho e ainda densidades de 1094,25 ind.m<sup>-3</sup> em outubro e 906,95 ind.m<sup>-3</sup> em maio. Na zona do Esteiro *A. tonsa* foi também importante nos meses de outubro (819,52 ind.m<sup>-3</sup>) e entre maio (557,47 ind.m<sup>-3</sup>) e junho (369,78 ind.m<sup>-3</sup>). Ainda na zona do Esteiro, em janeiro e fevereiro de 2003, *A. tonsa* ocorreu com densidades superiores 200 ind.m<sup>-3</sup>. Na zona da Barra *A. tonsa* esteve ausente em março, junho, agosto, novembro e dezembro e ocorreu de forma residual nos restantes meses (42,20 ind.m<sup>-3</sup> em janeiro e menos de 7 ind.m<sup>-3</sup> no resto do ano) (Fig. 20).

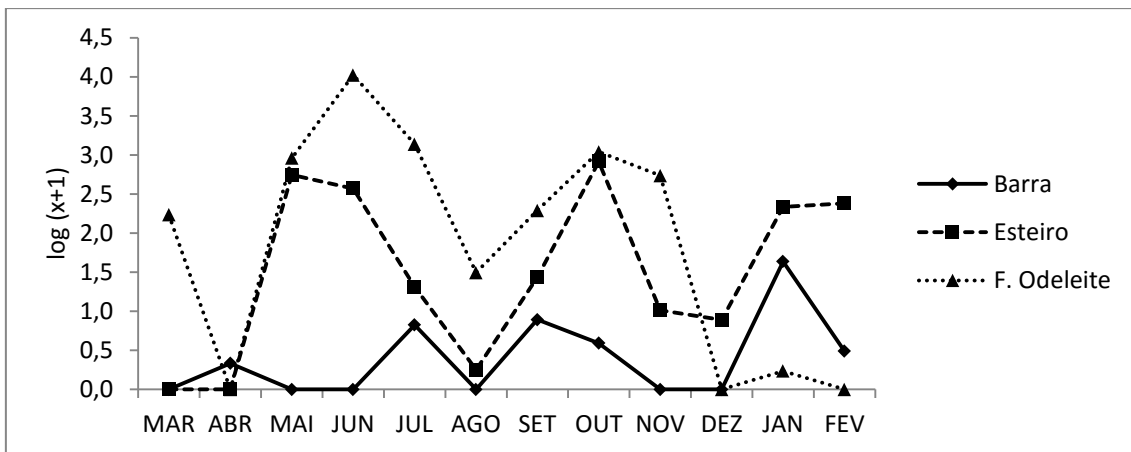


Fig. 20. Variação da distribuição de *A. tonsa* entre março de 2002 e fevereiro de 2003 expressa em  $\log(x+1)$ ,  $x = \text{ind.m}^{-3}$

*A. bifilosa* foi a espécie mais abundante no Esteiro, com elevados picos de abundância nos meses de janeiro (3353,99 ind.m<sup>-3</sup>), fevereiro (3349,25 ind.m<sup>-3</sup>), maio (2675,88 ind.m<sup>-3</sup>), junho (1774,93 ind.m<sup>-3</sup>) e outubro (1156,97 ind.m<sup>-3</sup>). Foi também a espécie mais abundante na Foz do Odeleite no mês de março, quando alcançou 1445,43 ind.m<sup>-3</sup>. Ainda na Foz do Odeleite essa espécie registou densidades elevadas em novembro (603,94 ind.m<sup>-3</sup>) e julho (520,77 ind.m<sup>-3</sup>). Na zona da Barra, *A. bifilosa* foi encontrada em janeiro com uma densidade de 100,22 ind.m<sup>-3</sup>, e nos meses de março (34,55 ind.m<sup>-3</sup>), fevereiro (12,51 ind.m<sup>-3</sup>) e abril (6,35 ind.m<sup>-3</sup>) estando ausente entre junho e dezembro (Fig. 21).

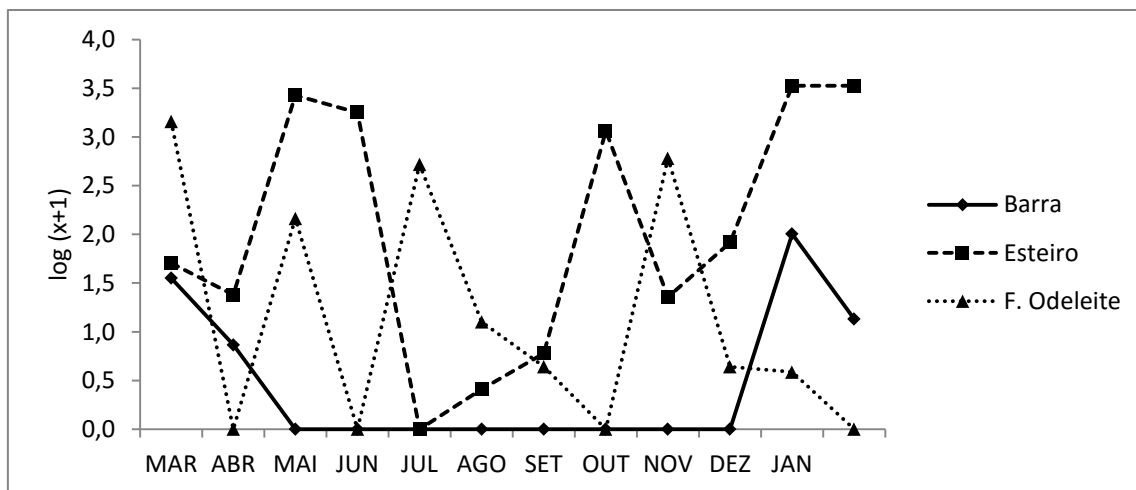


Fig. 21. Variação da distribuição de *A. bifilosa* entre março de 2002 e fevereiro de 2003 expressa em  $\log(x+1)$ ,  $x = \text{ind.m}^{-3}$

Os estágios de copepoditos das espécies estudadas (*Acartia* spp) representaram o grupo mais abundante no Esteiro no mês de fevereiro, tendo alcançado uma densidade de  $20813,22 \text{ ind.m}^{-3}$ . Foi um grupo que ocorreu com valores superiores a  $1000 \text{ ind.m}^{-3}$  em vários meses tanto na zona do Esteiro (março, outubro, janeiro e fevereiro) como na Foz do Odeleite (maio e novembro). Na zona da Barra, *Acartia* spp ocorreu em todos os meses analisados, exceto em dezembro, sendo as maiores densidades nessa estação verificadas nos meses de junho ( $295,02 \text{ ind.m}^{-3}$ ), março ( $181,38 \text{ ind.m}^{-3}$ ) e janeiro ( $131,87 \text{ ind.m}^{-3}$ )(Fig. 22).

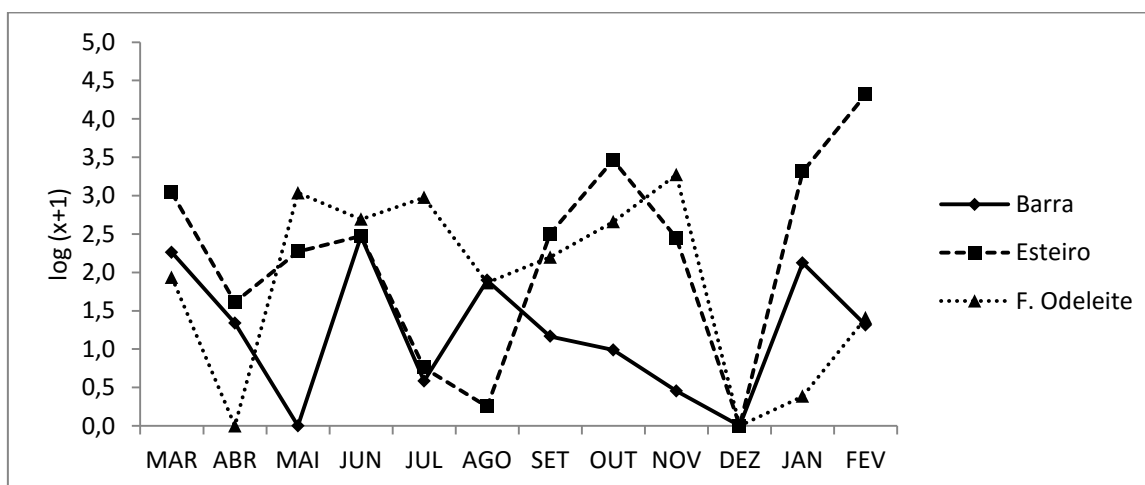


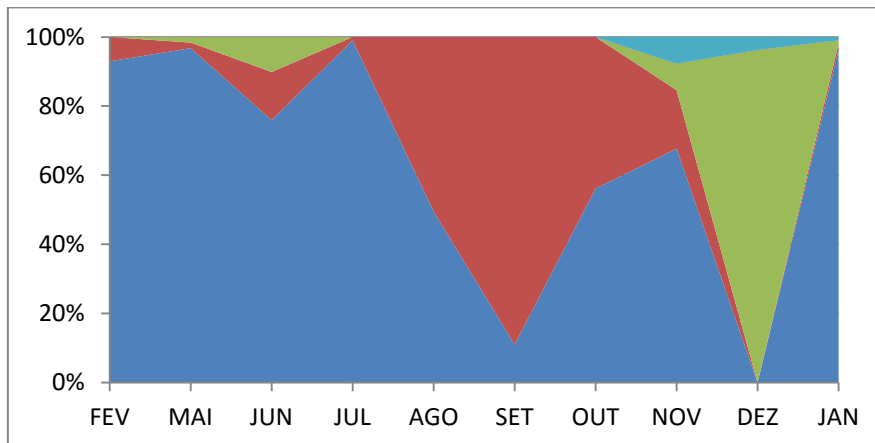
Fig. 22. Variação da distribuição de *Acartia* spp entre março de 2002 e fevereiro de 2003 expressa em  $\log(x+1)$ ,  $x = \text{ind.m}^{-3}$

## Distribuição das espécies em 2012/2013

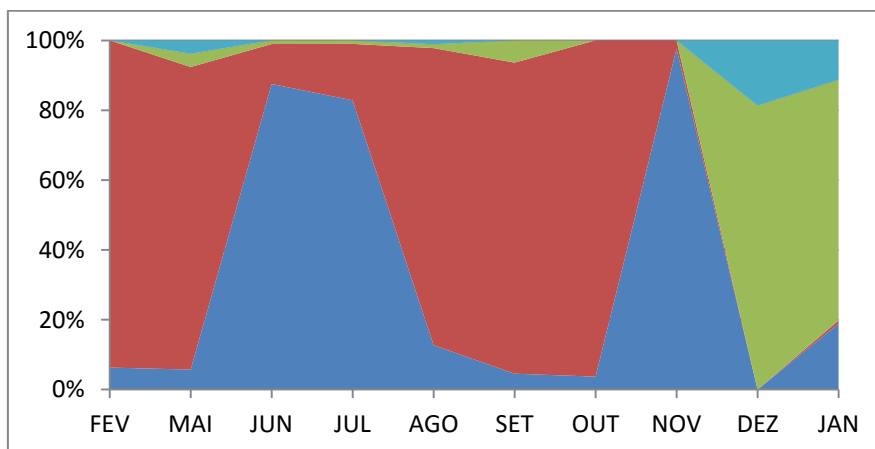
No período de amostragens compreendido entre fevereiro de 2012 a janeiro de 2013 verificou-se, em relação ao período 2002/2003, uma maior penetração das espécies *A. clausi* e *P. grani* nas zonas mais interiores da área de estudo embora com uma diminuição da densidade de organismos dessas espécies. Essa diminuição foi verificada para todas as espécies analisadas. Da mesma maneira, *A. tonsa* sofreu uma diminuição acentuada da sua presença na zona do Esteiro e *A. bifilosa* quase desapareceu completamente da zona de estudo, sendo encontrada apenas nos meses de maio e julho de 2012 e somente na estação da Foz do Odeleite.

A abundância relativa observada em cada uma das estações ao longo do período de amostragem permite verificar a maior presença das espécies mais características das estações mais externas na composição da população do estuário. (Fig. 23).

Barra



Esteiro



## Foz do Odeleite

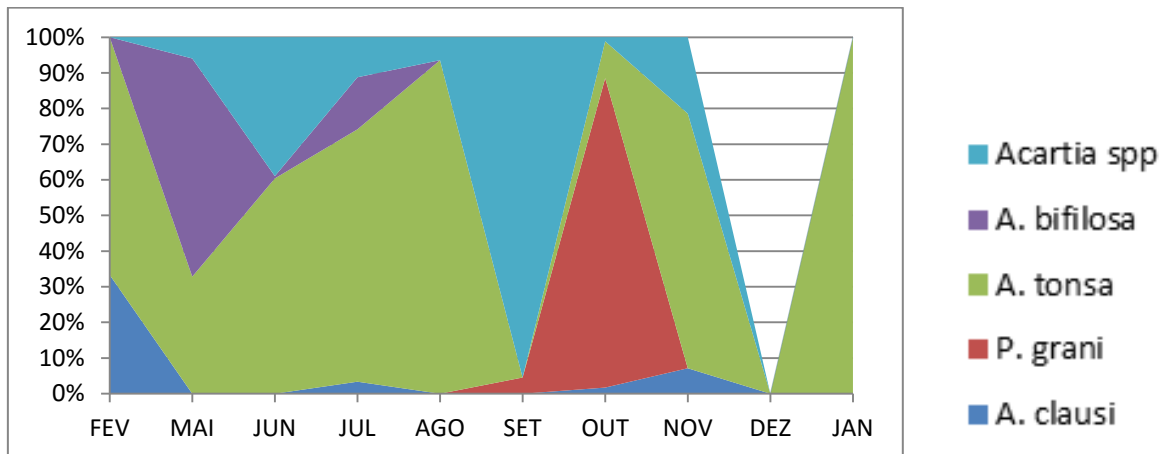


Fig. 23. Abundância relativa das espécies analisadas nas 3 estações de amostragem entre fevereiro de 2012 e janeiro de 2013

*A. clausi* apresentou as maiores densidades entre junho e outubro, com um máximo de  $344,97 \text{ ind.m}^{-3}$  registado em junho no Esteiro. A espécie foi a mais abundante na Barra exceto nos meses de agosto, setembro e dezembro de 2012. Ao contrário do período 2002/2003, *A. clausi* foi encontrada na Foz do Odeleite nos meses de fevereiro, julho, outubro e novembro de 2012 e apresentou densidades superiores a  $100 \text{ ind.m}^{-3}$  na zona do Esteiro entre os meses de junho a agosto. A espécie não foi encontrada em nenhuma das estações na amostragem de dezembro e ocorreu com uma baixa densidade ( $< 10 \text{ ind.m}^{-3}$ ) no mês de setembro. Nas amostragens realizadas com rede de  $500 \mu\text{m}$  e, por isso avaliada apenas qualitativamente, *A. clausi* esteve presente no mês de abril nas estações da Barra e da Foz do Odeleite (Fig. 24).

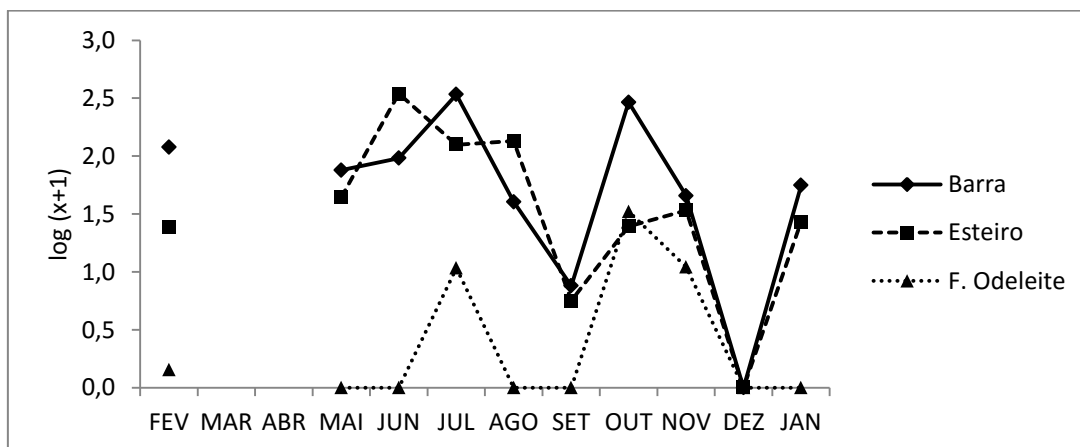


Fig. 24. Variação da distribuição de *A. clausi* entre fevereiro de 2012 e janeiro de 2013 expressa em  $\log(x+1)$ ,  $x = \text{ind.m}^{-3}$

*P. grani* sofreu uma deslocação para montante em relação ao período de 2002/2003. No primeiro período de amostragens esta espécie teve as suas maiores abundâncias na zona da Barra sendo que nesse segundo período de análise os seus máximos foram verificados, de modo geral, no Esteiro, com valores de 658,73 ind.m<sup>-3</sup> em maio, 895,29 ind.m<sup>-3</sup> em agosto e 618,24 ind.m<sup>-3</sup> em outubro. Entretanto, o seu pico foi registado na Foz do Odeleite, também em outubro, quando alcançou 1622,70 ind.m<sup>-3</sup>. Ainda que encontrada na zona da Barra durante todo o segundo período de amostragens, exceto em dezembro, as suas densidades oscilaram, nessa estação, entre 1,07 ind.m<sup>-3</sup> (janeiro de 2013) e 226,48 ind.m<sup>-3</sup> (outubro de 2012). Na Foz do Odeleite *P. grani* tinha sido encontrada nos meses de agosto e setembro durante a campanha 2002/2003 sendo que nesse segundo período de análise a espécie esteve presente nos meses de setembro e outubro (Fig. 25).

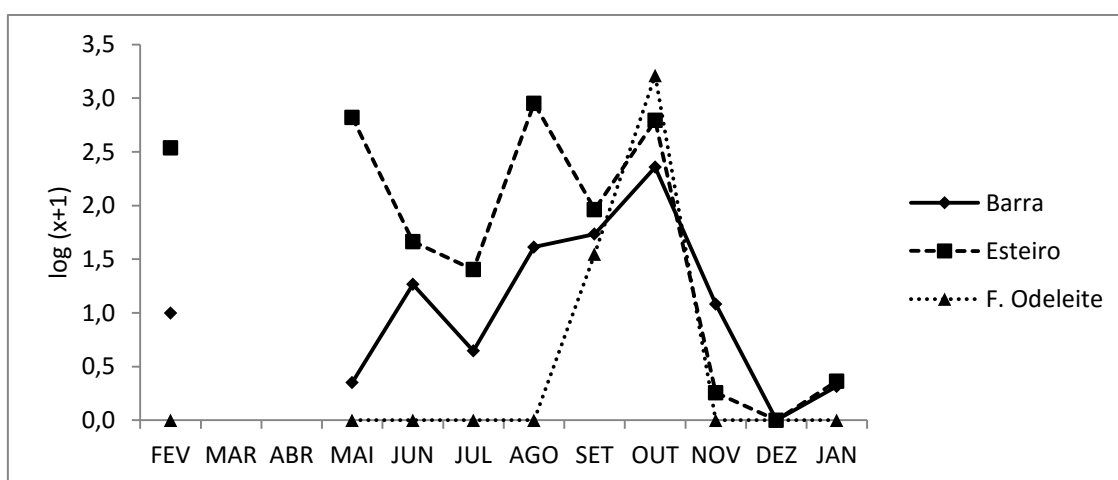


Fig. 25. Variação da distribuição de *P. grani* entre fevereiro de 2012 e janeiro de 2013 expressa em  $\log(x+1)$ ,  $x = \text{ind.m}^{-3}$

Tal como as espécies anteriormente referidas, *A. tonsa* também foi deslocada para montante em relação à primeira campanha de amostragens. As suas maiores densidades foram obtidas em junho (2882,79 ind.m<sup>-3</sup>) e maio (2489,99 ind.m<sup>-3</sup>) na Foz do Odeleite. Nesta estação a espécie esteve ausente nas amostragens de setembro e de dezembro e ocorreu com apenas 19,17 ind.m<sup>-3</sup> na amostragem de janeiro de 2013. Nas zonas do Esteiro e da Barra a espécie ocorreu sempre com densidades inferiores a 50 ind.m<sup>-3</sup>, exceto em janeiro de 2013 (95,53 ind.m<sup>-3</sup> no Esteiro) e esteve ausente na Barra nos meses de julho a outubro e ausente no Esteiro em outubro e novembro. A estação do Esteiro foi o local onde a espécie apresentou as suas maiores abundâncias durante os meses de dezembro de 2012 e janeiro de 2013. Nas amostragens efetuadas com rede de 500  $\mu\text{m}$  *A. tonsa* esteve presente na Foz do Odeleite nos meses de março e abril (Fig. 26).

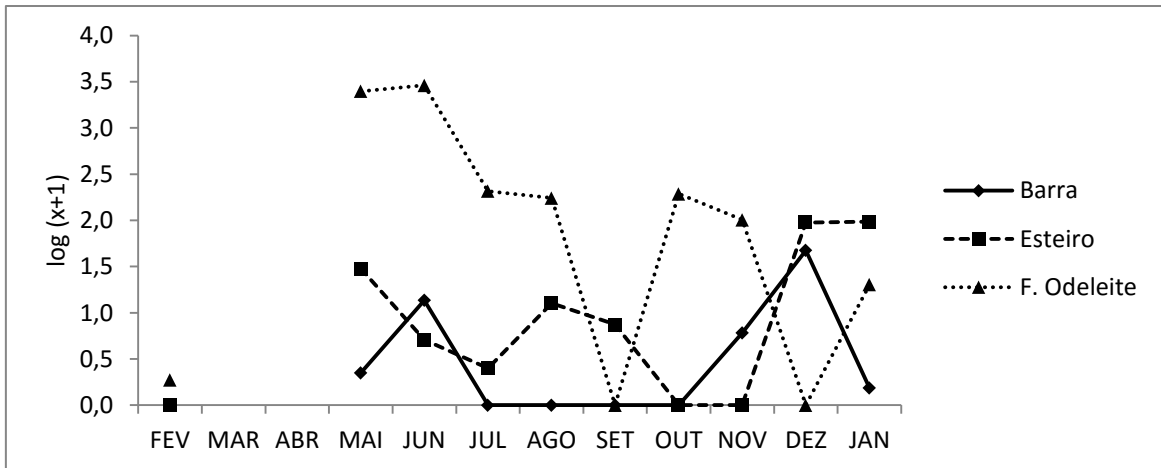


Fig. 26. Variação da distribuição de *A. tonsa* entre fevereiro de 2012 e janeiro de 2013 expressa em  $\log(x+1)$ ,  $x = \text{ind.m}^{-3}$

*A. bifilosa* foi uma espécie que quase desapareceu quando comparada aos resultados da campanha 2002/2003. Nesse primeiro período de amostragens essa espécie esteve presente em todos os três pontos de observação e esteve presente com densidades entre os  $500 \text{ ind.m}^{-3}$  e os  $3400 \text{ ind.m}^{-3}$ , sendo especialmente abundante nas estações do Esteiro e da Foz do Odeleite. Na campanha 2012/2013 *A. bifilosa* só foi encontrada entre os meses de maio a julho e apenas na Foz do Odeleite, com densidades de  $4640,43 \text{ ind.m}^{-3}$ ,  $31,0 \text{ ind.m}^{-3}$  e  $42,58 \text{ ind.m}^{-3}$  respetivamente. (Fig. 27)

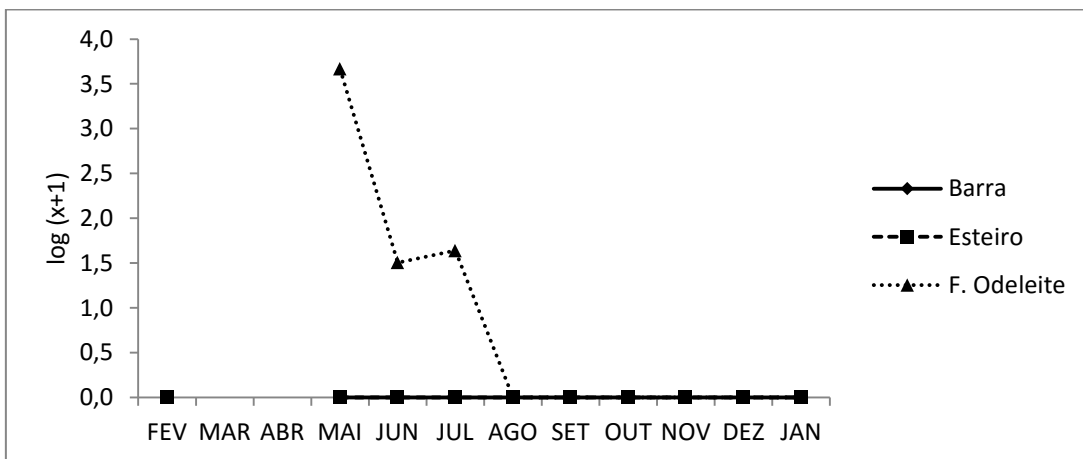


Fig. 27. Variação da distribuição de *A. bifilosa* entre fevereiro de 2012 e janeiro de 2013 expressa em  $\log(x+1)$ ,  $x = \text{ind.m}^{-3}$

*Acartia* spp esteve presente na Barra apenas nas amostragens entre novembro de 2012 e janeiro de 2013 e no Esteiro nas amostragens de maio, agosto e dezembro de 2012 e janeiro de 2013. Na Foz do Odeleite este táxon foi observado entre maio e novembro de 2012, com densidades elevadas nos meses de maio ( $452,72 \text{ ind.m}^{-3}$ ),

junho (1859,87 ind.m<sup>-3</sup>) e setembro (720,20 ind.m<sup>-3</sup>). Nos restantes meses onde houve registo desse, grupo as suas densidades foram sempre inferiores a 35 ind.m<sup>-3</sup>. (Fig 28)

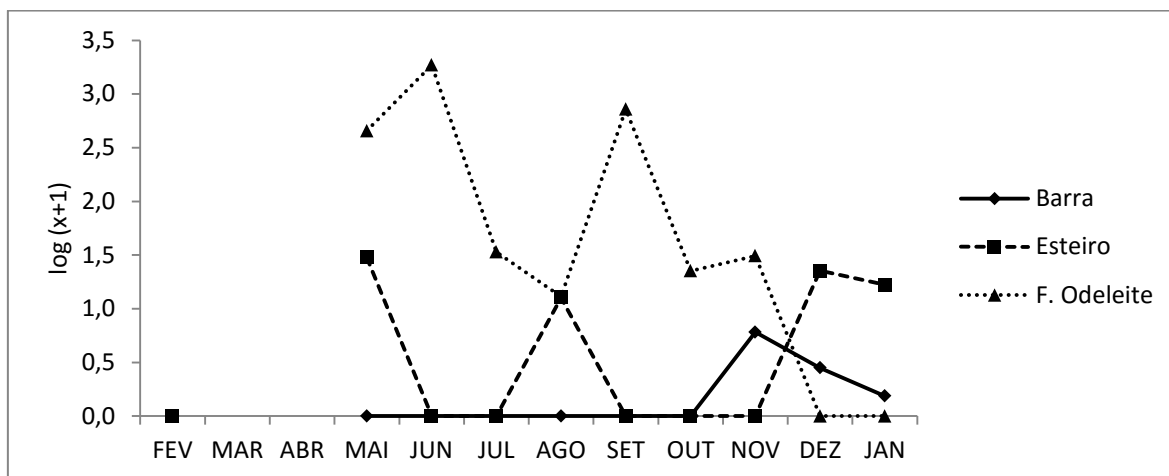


Fig. 28. Variação da distribuição de *Acartia* spp entre fevereiro de 2012 e janeiro de 2013 expressa em  $\log(x+1)$ ,  $x = \text{ind.m}^{-3}$

### Tratamento estatístico dos dados

As correlações entre a abundância das espécies, estações e os fatores ambientais observados são apresentados nas figuras 29 e 30 e mostram que essas relações não foram lineares, o que traduzem a distribuição dessas espécies em volta de um valor ótimo e dos seus diferentes limites de tolerância, pelo que foram também realizados testes de Modelo Generalizado e do Modelo Generalizado Aditivo.

Em 2002/2003 *A. clausi* e *A. grani* aparecem associadas às estações de salinidades mais elevadas enquanto *A. tonsa* e *A. bifilosa* ocorreram nas estações onde as salinidades registadas foram mais baixas, entretanto verifica-se também que *A. tonsa* mostrou uma maior abundância em estações com temperaturas mais elevadas. A análise desses gráficos também indica que *A. clausi* e *P. grani* foram mais seletivas em relação à temperatura e à salinidade que as demais espécies, preferindo *A. clausi* temperaturas entre os 15°C e os 18°C e *P. grani* entre os 15°C e os 21°C; *A. tonsa* e *A. bifilosa* mostram um comportamento mais euritérmico com preferências para temperaturas entre os 21°C e 23°C para a primeira e entre os 13°C e os 19°C para a segunda. Em relação à salinidade, tanto *A. clausi* como *P. grani* mostraram maior preferência por salinidades superiores a 30 enquanto *A. tonsa* e *A. bifilosa* registaram maiores abundâncias em salinidades entre 15 e 30, embora essas últimas espécies, tal como em relação à temperatura, também mostraram um maior grau de tolerância às amplitudes verificadas. *A. clausi* e *P. grani* apresentaram as maiores densidades associadas a valores mais baixo de clorofila<sub>a</sub> mais elevados de clorofila degradada.

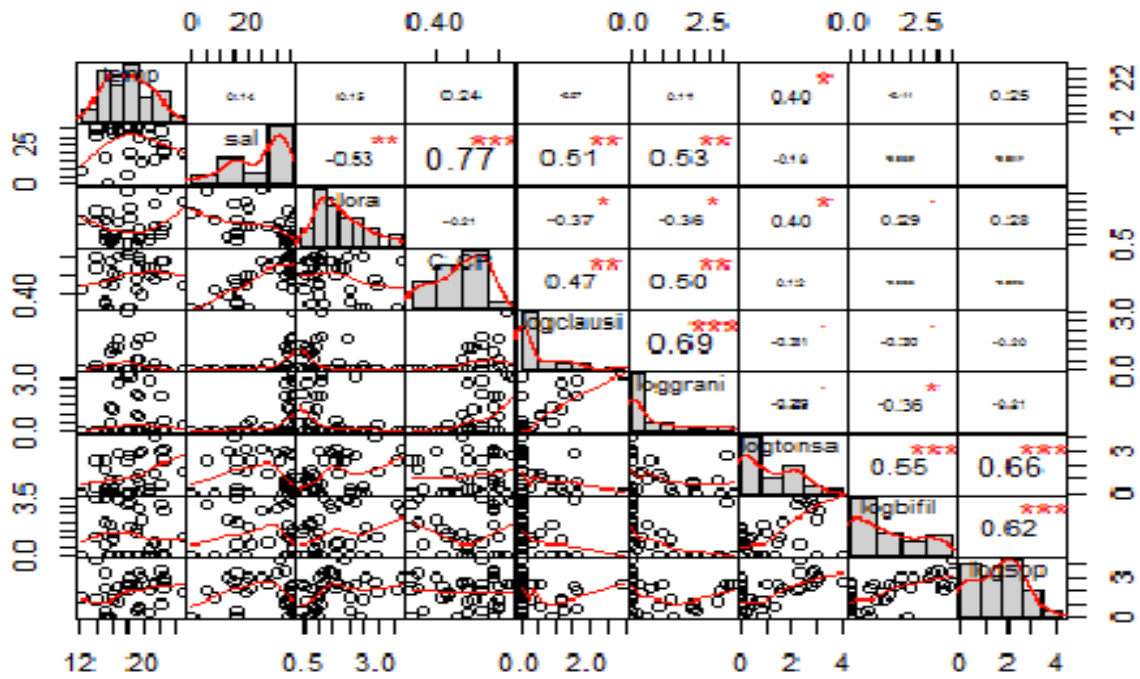


Fig. 29. Coeficientes de correlação das espécies e variáveis ambientais em 2002

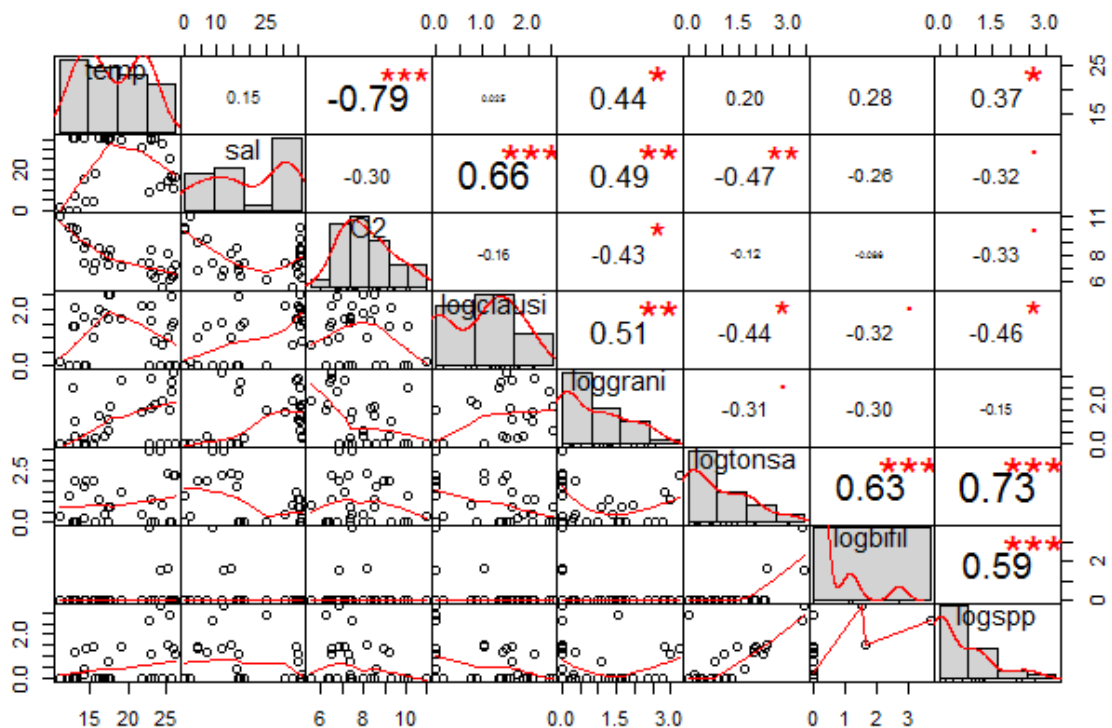


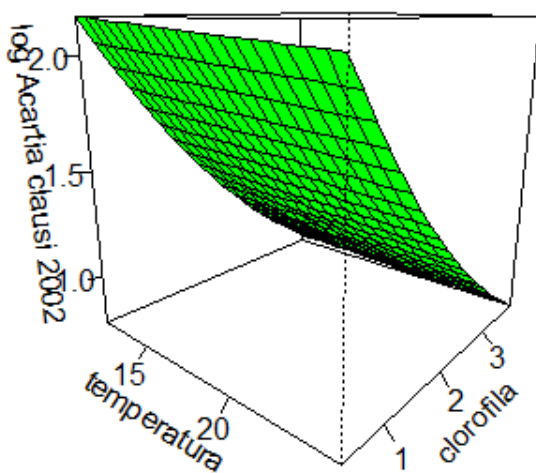
Fig. 30. Coeficientes de correlação das espécies e variáveis ambientais em 2012

Em 2012 *A. clausi* mostrou um comportamento de maior tolerância às flutuações de temperatura e salinidade, com maiores abundâncias entre os 15°C e os 22°C e salinidades entre os 15 e 32. *P. grani* manteve um padrão similar ao de 2002, embora com uma ligeira deslocação das temperaturas onde se verificaram maiores

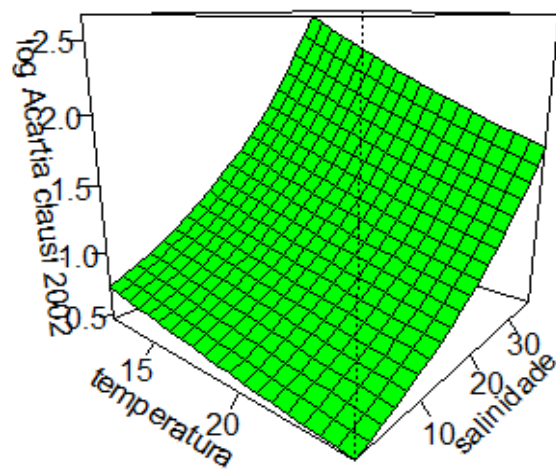
abundâncias para valores entre os 17°C e os 23°C, mantendo a salinidade onde se verificaram maiores abundâncias em valores próximos ou superiores a 30. Ao contrário das anteriores espécies, *A. tonsa* apresentou, em 2012, uma distribuição mais restrita em relação à variação de salinidade, com preferência de valores inferiores a 20, embora apareça um pico de densidade associado a uma salinidade entre os 30 e os 34. Em relação à temperatura, os dados representados no gráfico mostram uma pequena variação em relação a este parâmetro. *A. bifilosa* foi uma espécie que sofreu uma grande diminuição da sua população, não tendo sido possível estabelecer uma correlação com a temperatura e com dados de salinidade, que mostram uma população restrita a valores de salinidade inferiores a 15. Em 2012, *Acartia* spp mostrou um padrão de distribuição similar ao de *A. tonsa*.

Os dados encontrados (Figs. 29 e 30) também mostraram uma forte correlação entre as espécies *A. clausi* com *P. grani* e entre *A. tonsa*, *A. bifilosa* e *Acartia* spp, tanto em 2002 como em 2012.

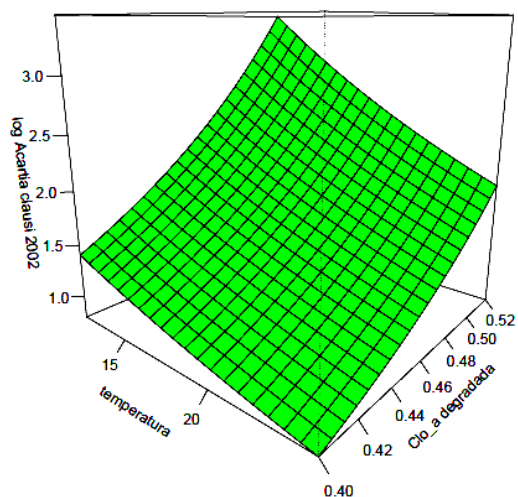
Os Modelos Generalizados (GLM) (Fig. 31) os Modelos Generalizados Aditivos (GAM) (Fig. 32 e 33) mostraram que a distribuição de *A. clausi* foi muito determinada pelo aumento da salinidade, tanto em 2002 ( $p < 0,001$ ) como em 2012 ( $p = 0$ ) e com os valores mais elevados de degradação da clorofila ( $p < ,001$ ). Ainda que sem demonstrar um grau de correlação significativa, os dados também refletem uma ligeira tendência para o aumento da abundância com a diminuição da temperatura e da concentração de clorofila *a*, padrão esse que se notou em ambas as campanhas de amostragens (Tabelas II e III).



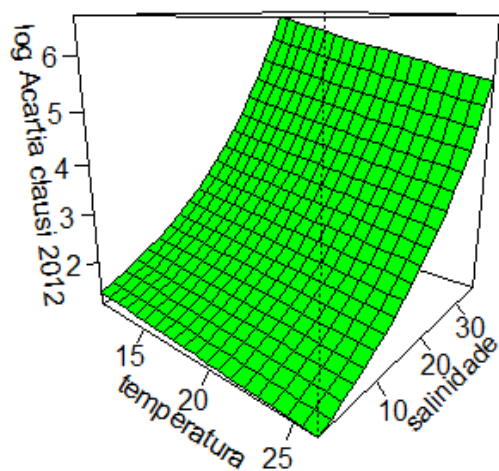
A



B



C



D

Fig. 31. Gráficos das análises GLM para *A. clausi* em 2002 e 2012 (temperatura em °C, clorofila\_a e feopigmentos em µg/l). A: temperatura/clorofila\_a 2002, B: temperatura/salinidade 2002, C: temperatura/% Clorofila degradada 2002, D: temperatura/salinidade 2012.

Tab. II. Dados da análise GLM de *A. clausi* em 2002 e em 2012

GLM 2002	Estimate Std.	Error	t value	Pr(>  t )
(Intercepção)	0,08950	0,67130	0,133	0,89477
temperatura	-0,03424	0,03519	-0,973	0,33788
salinidade	0,03609	0,01024	3,523	0,00131**
	Estimate Std.	Error	t value	Pr(>  t )
(Intercepção)	0.930294	0.715073	1.301	0.203
temperatura	-0.003674	0.038582	-0.095	0.925
clorofila a	-0.288744	0.129601	-2.228	0.033*
	Estimate Std.	Error	t value	Pr(>  t )
Intercepção	1,07629	0,70613	1,524	0,1373
Temperatura	-0,04507	0,03644	-1,237	0,22518
Clo degradada	7,55817	2,28050	3,314	0,00229**
GLM 2012	Estimate Std.	Error	t value	Pr(>  t )
(Intercepção)	0,454993	0,513831	0,885	0,384
temperatura	-0,013344	0,0225390	-0,526	0,603
salinidade	0,04556	0,009672	4,607	8,76x10 <sup>-5</sup> ***
Nível de confiança: *** 0 ** 0.01 * 0.05 ° 0,1				

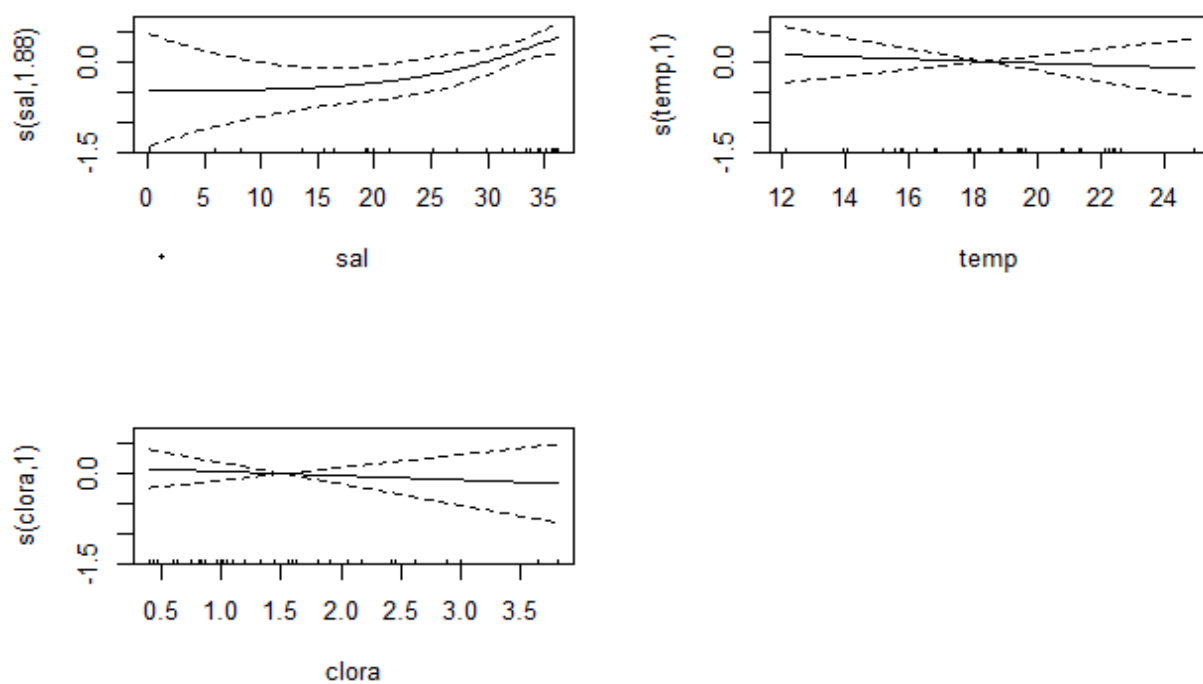


Fig. 32. Gráficos da análise GAM para *A. clausi* em 2002.

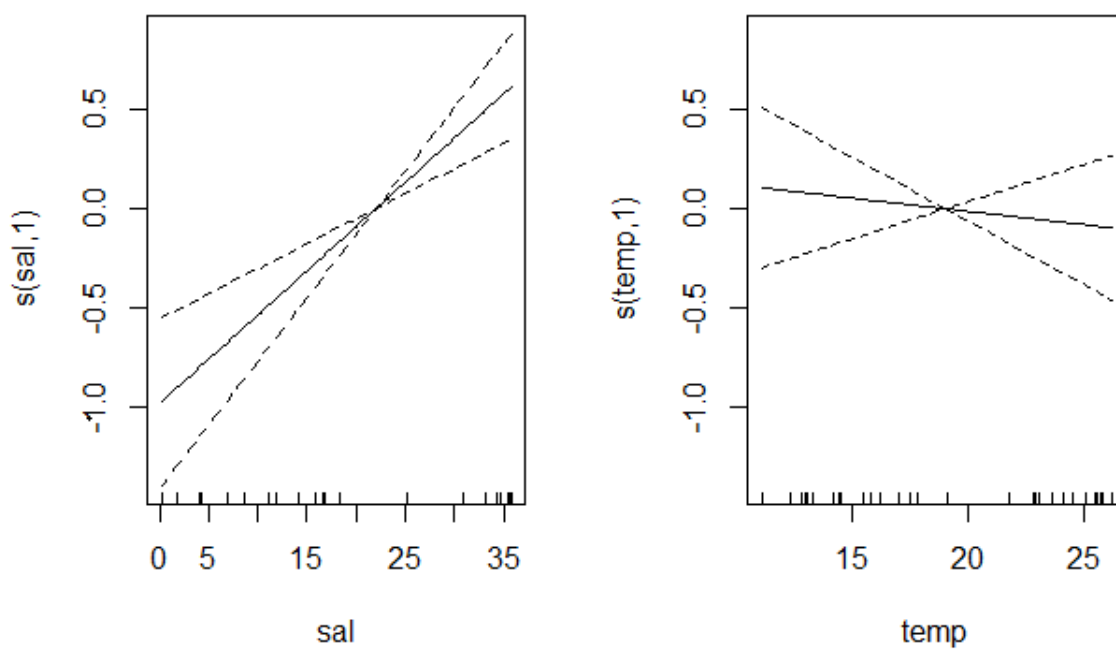


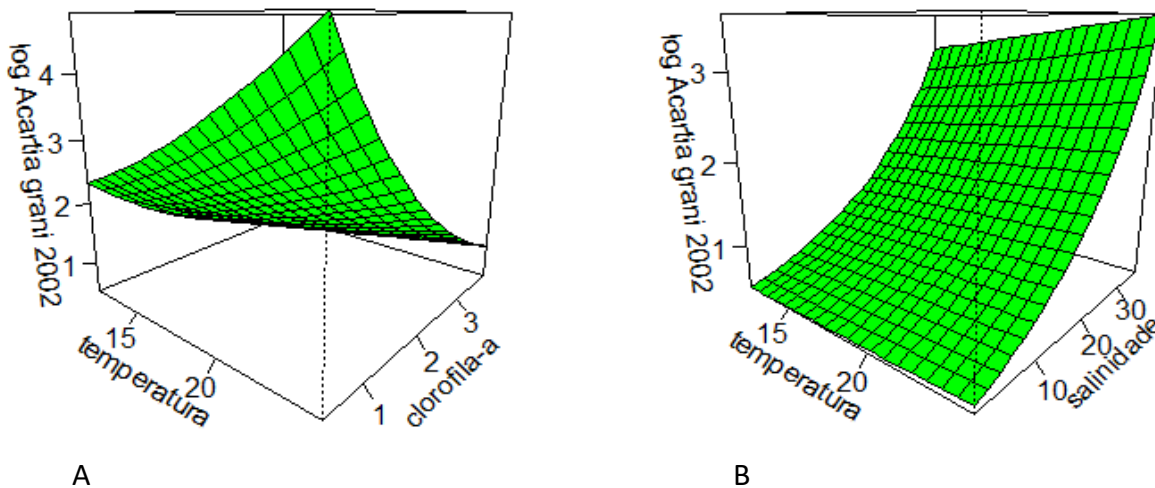
Fig. 33. Gráficos da análise GAM para *A. clausi* em 2012.

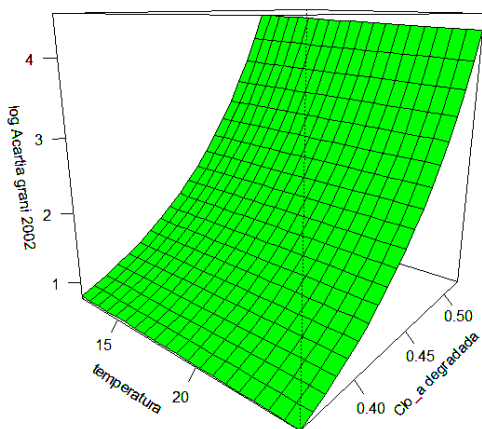
Tab. III. Dados da análise GAM de *A. clausi* em 2002 e em 2012

GAM 2002	Estimate Std.	Error	t value	Pr(> t )
Interceção	0,4243	0,1020	4,158	0,000245***
	Edf	Ref. Df	F	p-value
s (sal)	1,876	2,311	3,722	0,0307*
s (temp)	1,000	1,000	0,216	0,6456
s(cloro-a)	1,000	1,000	0,249	0,6214
GAM 2012	Estimate Std.	Error	t value	Pr(> t )
Interceção	1,1823	0,1256	9,414	$5 \times 10^{-10}$ ***
	Edf	Ref. Df	F	p-value
s (sal)	1	1	21,222	$7,37 \times 10^{-5}$ ***
s (temp)	1	1	0,276	0,603

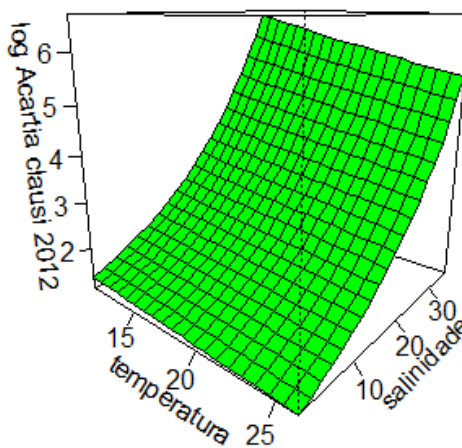
Nível de confiança: \*\*\* 0 \*\* 0.01 \* 0.05 ° 0,1

De acordo com as análises efetuadas, *P. grani* mostrou um padrão de distribuição muito próximo ao da espécie anterior, que é facilmente observável através da comparação dos gráficos GLM (Fig. 31 e 34), com a sua densidade sendo determinada em ambas as campanhas, principalmente, pela salinidade, tanto em 2002/2003 como em 2012/2013 ( $p < 0,01$ ) e pela clorofila degradada em 2002. Entretanto, nessa espécie a concentração de clorofila<sub>a</sub>, em 2002/2003 e a temperatura, em 2012/2013, também mostraram ser fatores relacionados com a sua distribuição ( $p < 0,05$ ). Os gráficos (Fig. 38 a 40) e tabelas abaixo (Tabelas IV e V) resumem as análises efetuadas entre a distribuição de *P. grani* e as variáveis ambientais.





C



D

Fig. 34. Gráficos das análises GLM para *P. grani* em 2002 e 2012 (temperatura em °C, clorofila\_a e feopigmentos em µg/l). A: temperatura/clorofila\_a 2002, B: temperatura/salinidade 2002, C: temperatura/% clorofila degradada 2002, D: temperatura/salinidade 2012.

Tab. IV. Dados da análise GLM de *P. grani* em 2002 e em 2012

GLM 2002	Estimate Std.	Error	t value	Pr(> t )
Intercepção	0,90889	1,00558	-0,904	0,37283
temperatura	0,01149	0,05271	0,218	0,82879
salinidade	0,05263	0,01534	3,430	0,00168**
	Estimate Std.	Error	t value	Pr(> t )
(Intercepção)	0,33404	1,05737	0,316	0,7541
temperatura	0,05708	0,05705	1,001	0,03245
clorofila a	-0,44448	0,19164	-2,319	0,0269*
	Estimate Std.	Error	t value	Pr(> t )
Intercepção	-4.088593	1.631135	-2.507	0.01746 *
Temperatura	-0,003651	0,054818	-0,067	0,94731
% Clo degradada	1,0850369	3,430357	3,163	0,00341 **
GLM 2012	Estimate Std.	Error	t value	Pr(> t )
Intercepção	1,24094	0,65985	1,881	0,07085°
temperatura	0,07982	0,03261	2,448	0,02114*
salinidade	0,03549	0,01242	2,857	0,00813**
Nível de confiança: *** 0 ** 0.01 * 0.05 ° 0,1				

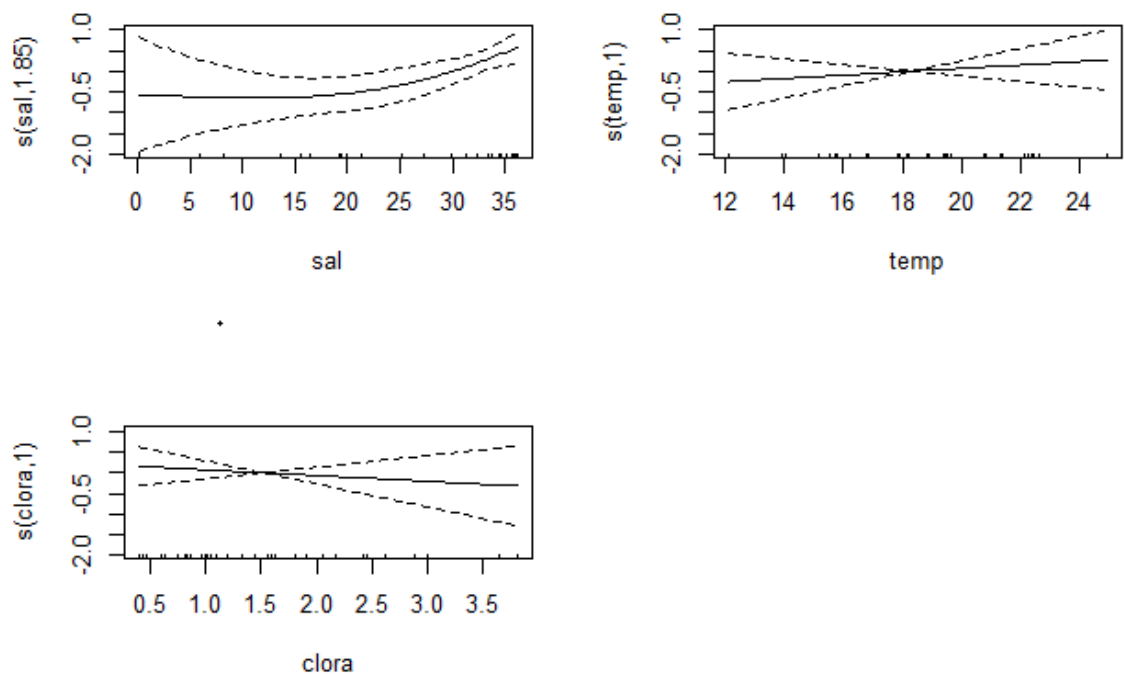


Fig. 35. Gráficos da análise GAM para *P. grani* em 2002.

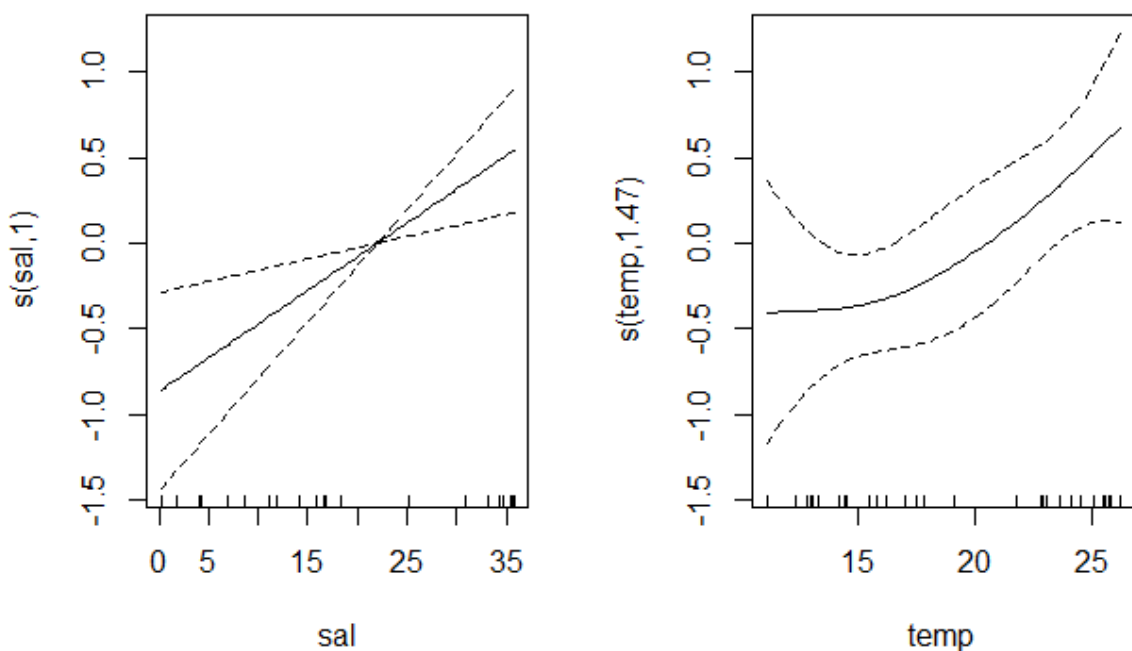
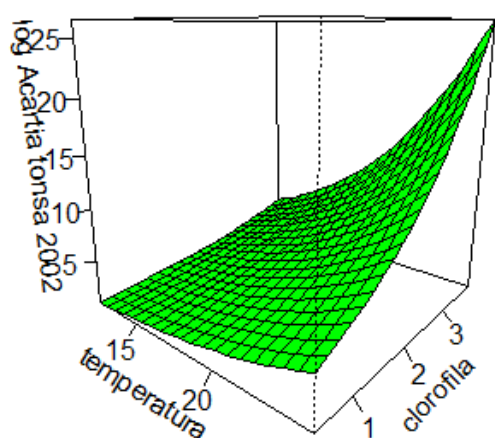


Fig. 36. Gráficos da análise GAM para *P. grani* em 2012.

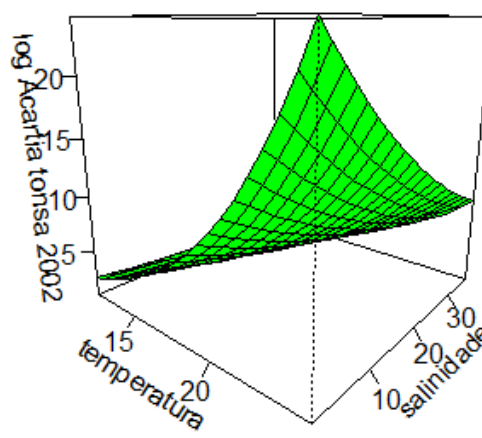
Tab. V. Dados da análise GAM de *P. grani* em 2002 e em 2012

GAM 2002	Estimate Std.	Error	t value	Pr(> t )
Interceção	0,7054	0,1515	4,656	6,08 x 10 <sup>-5***</sup>
	Edf	Ref. df	F	p-value
s (sal)	1,853	2,282	3,810	0,0314*
s (temp)	1,000	1,000	0,557	0,4611
s(cloro-a)	1,000	1,000	0,435	0,5146
GAM 2012	Estimate Std.	Error	t value	Pr(> t )
Interceção	1,062	0,159	6,681	3,92 x 10 <sup>-7***</sup>
	Edf	Ref. df	F	p-value
s (sal)	1,000	1,000	8,989	0,00573**
s (temp)	1,471	1,819	4,439	0,05134°
Nível de confiança: *** 0 ** 0.01 * 0.05 ° 0,1				

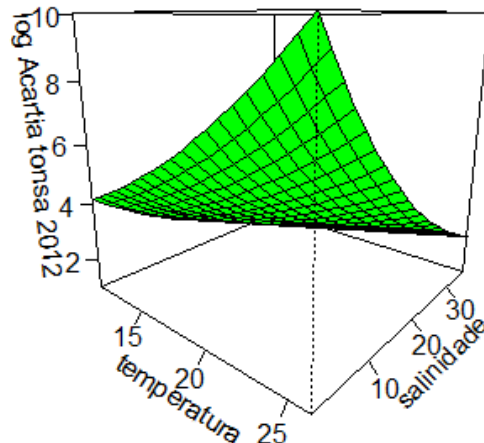
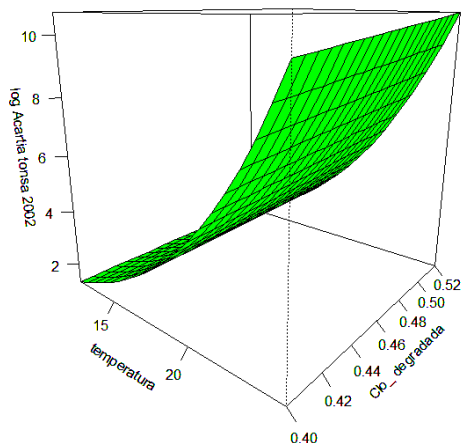
De acordo com os dados obtidos, a distribuição de *A. tonsa* mostrou ser explicada, principalmente, pela temperatura em 2002 e pela salinidade em 2012. As análises efetuadas com base nos Modelos Lineares Generalizados e nos Modelos Generalizados Aditivos mostraram uma evidente relação entre o aumento da sua densidade com o aumento da temperatura a observação dos gráficos das figuras evidenciam que a espécie preferiu as zonas com salinidades mais baixas, ainda que os valores de salinidade observados nas zonas da Barra e do Esteiro sejam, na maior parte das amostragens, muito próximos. O aumento da densidade de *A. tonsa* também mostrou estar relacionado com o aumento da clorofila\_a. (Fig. 37 a 39 e Tabelas VI e VII).



A



B



C

D

Fig. 37. Gráficos das análises GLM para *A. tonsa* em 2002 e 2012 (temperatura em °C, clorofila<sub>a</sub> e feopigmentos em µg/l). A: temperatura/clorofila<sub>a</sub> 2002, B: temperatura/salinidade 2002, C: temperatura/% clorofila degradada 2002, D: temperatura/salinidade 2012.

Tab. VI. Dados da análise GLM *A. tonsa* em 2002 e em 2012

GLM 2002	Estimate Std.	Error	t value	Pr(> t )
Interceção	-1,15837	1,21950	-0,950	0,34929
temperatura	0,17516	0,06393	2,740	0,00996**
salinidade	-0,02904	0,01861	-1,561	0,12842
	Estimate Std.	Error	t value	Pr(> t )
(Interceção)	-2,00611	1,14063	-1,759	0,0882
temperatura	0,14019	0,06154	2,278	0,0295*
clorofila a	0,47022	0,20673	2,275	0,0298*
	Estimate Std.	Error	t value	Pr(> t )
Interceção	-2,00144	1,20433	-1,662	0,1063
Temperatura	0.15774	0.06753	2.336	0.0259 *
% Clo degradada	0.77689	4.22574	0.184	0.8553
GLM 2012	Estimate	Std. Error	t value	Pr(> t )
Interceção	0.78544	0.68678	1.144	0.26280
temperatura	0.05848	0.03394	1.723	0.09631°
salinidade	-0.04092	0.01293	-3.166	0.00381**
Nível de confiança: *** 0 ** 0.01 * 0.05 ° 0,1				

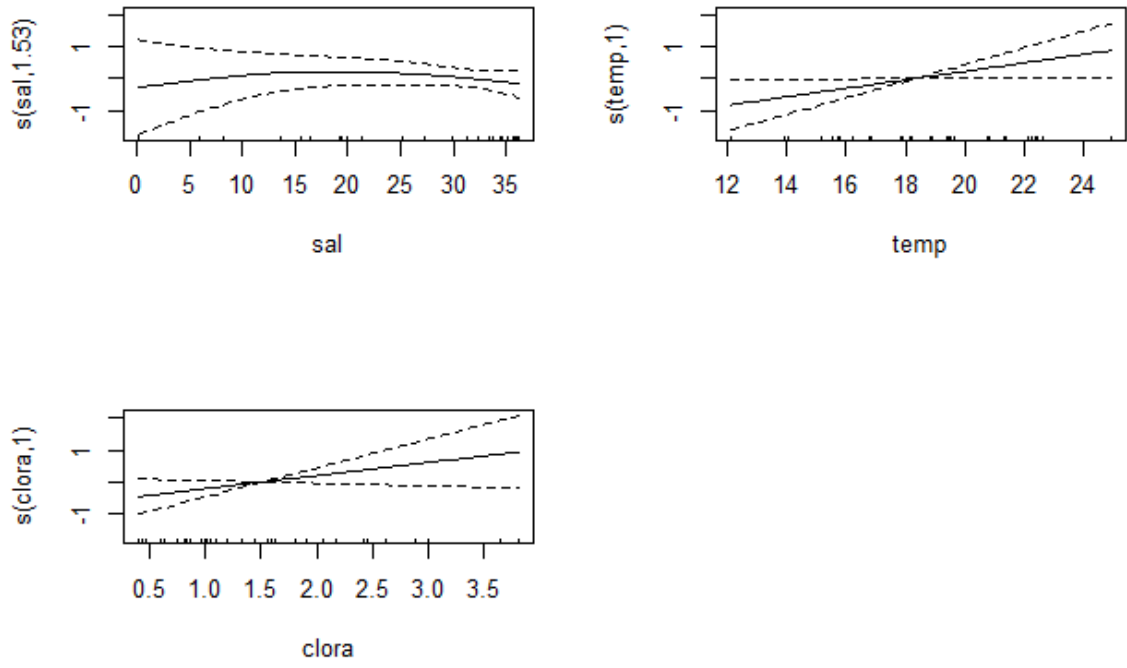


Fig. 38. Gráficos da análise GAM para *A. tonsa* em 2002.

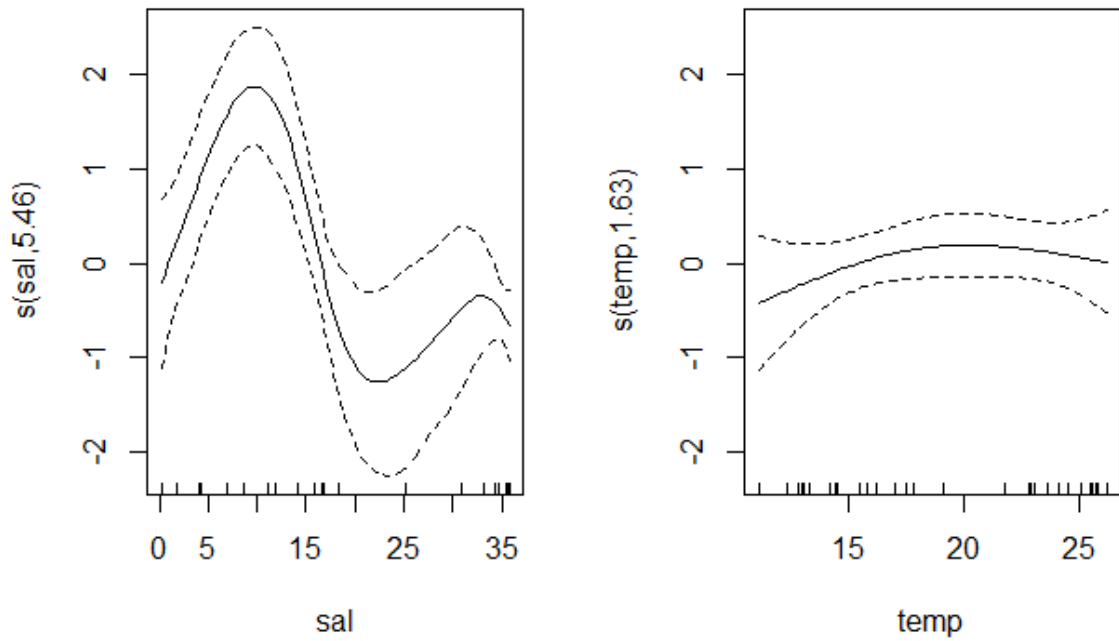


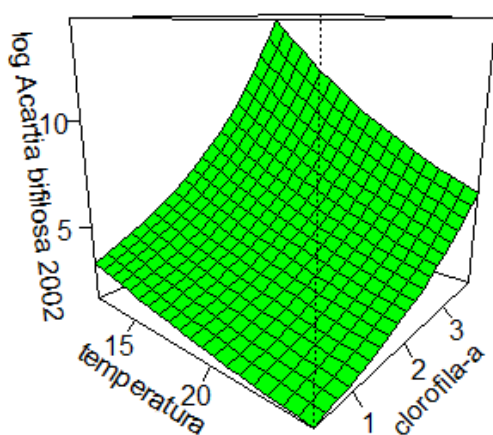
Fig. 39. Gráficos da análise GAM para *A. tonsa* em 2012.

Tab. VII. Dados da análise GAM de *A. tonsa* em 2002 e em 2012

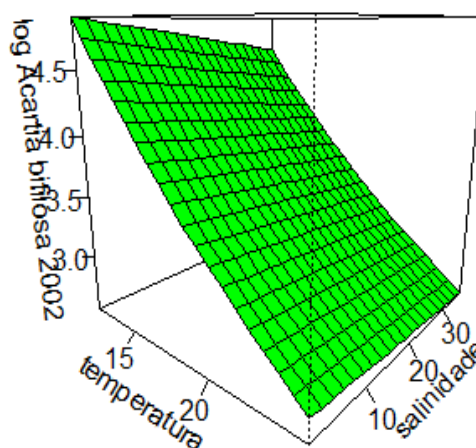
GAM 2002	Estimate Std.	Error	t value	Pr(>  t )
Interceção	1,2786	0,1801	7,1	$6,2 \times 10^{-8***}$
	Edf	Ref. df	F	p-value
s (sal)	1,534	1,878	0,532	0,531
s (temp)	1,000	1,000	4,279	0,047*
s(cloro-a)	1,000	1,000	2,751	0,107
GAM 2012	Estimate Std.	Error	t value	Pr(>  t )
Interceção	0,9983	0,1116	8,944	$9,13 \times 10^{-9***}$
	Edf	Ref. df	F	p-value
s (sal)	5,456	6,539	8,688	$1,67 \times 10^{-5***}$
s (temp)	1,639	2,032	0,893	0,427

Nível de confiança: \*\*\* 0 \*\* 0.01 \* 0.05 ° 0,1

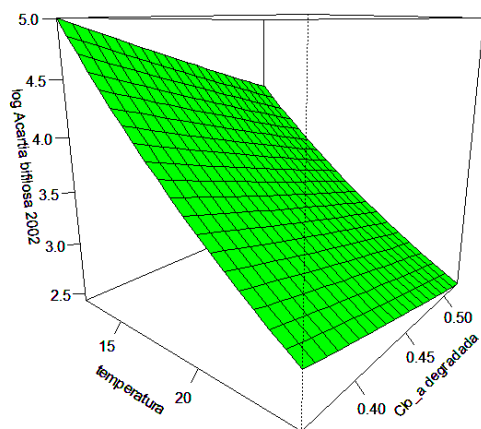
As análises estatísticas efetuadas não mostraram nenhuma relação significativa entre a distribuição de *A. biflosa* com as variáveis ambientais analisadas em 2002, embora se possa notar uma tendência para as maiores abundâncias ocorrerem em temperaturas e salinidades mais baixas, o que já não aconteceu para a campanha de 2012, quando a distribuição dessa espécie esteve bastante relacionada com o aumento da temperatura e a diminuição da salinidade. Entretanto é importante voltar a destacar a reduzida ocorrência que essa espécie registou em 2012/2013. A relação entre a distribuição da espécie e as variáveis ambientais nas duas campanhas bem como os seus respetivos coeficientes estão representados nos gráficos das figuras 40 a 42 e nas tabelas VIII e IX.



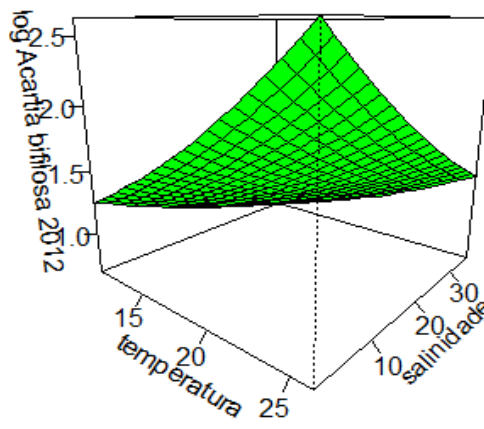
A



B



C



D

Fig. 40. Gráficos das análises GLM para *A. biflora* em 2002 e 2012 (temperatura em °C, clorofila\_a e feopigmentos em µg/l). A: temperatura/clorofila\_a 2002, B: temperatura/salinidade 2002, C: temperatura/% clorofila degradada 2002, D: temperatura/salinidade 2012.

*A. biflora* foi a espécie do grupo observado que apresentou a maior alteração no padrão da sua distribuição entre as campanhas de 2002 e de 2012 (Fig. 62). Outra característica que a observação desses gráficos revelam foi a similaridade entre as curvas referentes à distribuição dessa espécie em função da temperatura/salinidade em 2012 com à equivalente para a distribuição de *A. tonsa*.

Tab. VIII. Dados da análise GLM *A. biflora* em 2002 e em 2012

GLM 2002	Estimate Std.	Error	t value	Pr(> t )
Interceção	2,147292	1,405158	1,528	0,136
temperatura	-0,046280	0,073659	-0,628	0,534
salinidade	-0,001872	0,021442	-0,087	0,931
	Estimate Std.	Error	t value	Pr(> t )
(Interceção)	1,79967	1,29727	1,387	0,1749
temperatura	-0,06630	0,06999	-0,947	0,2506
clorofila a	0,43764	0,23512	1,861	0,0719 °
	Estimate Std.	Error	t value	Pr(> t )
Interceção	2,51857	2,23150	1,129	0,267
Temperatura	-0,04314	0,07499	-0,575	0,569
% Clo degradada	-1,06870	4,69296	-0,228	0,821
GLM 2012	Estimate	Std. Error	t value	Pr(> t )
Interceção	-0,30773	0,53746	-0,573	0,5717
temperatura	0,04870	0,02656	1,834	0,0777 °
salinidade	-0,01785	0,01012	-1,764	0,0890 °
Nível de confiança: *** 0 ** 0.01 * 0.05 ° 0,1				

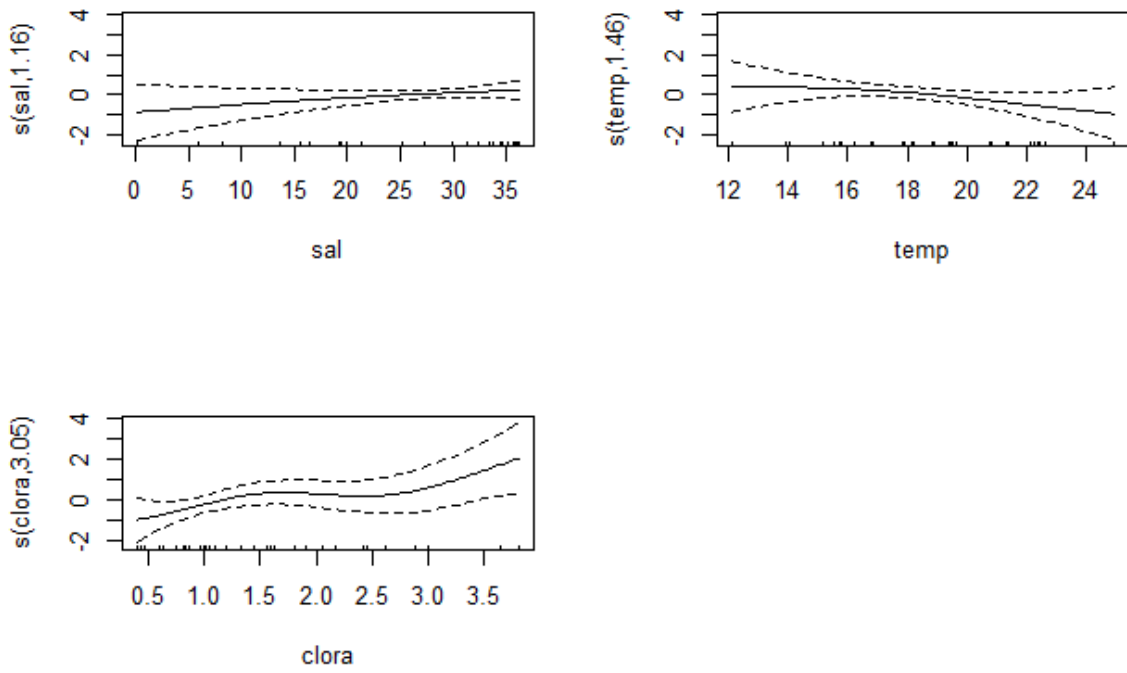


Fig. 41. Gráficos da análise GAM para *A. bifilosa* em 2002.

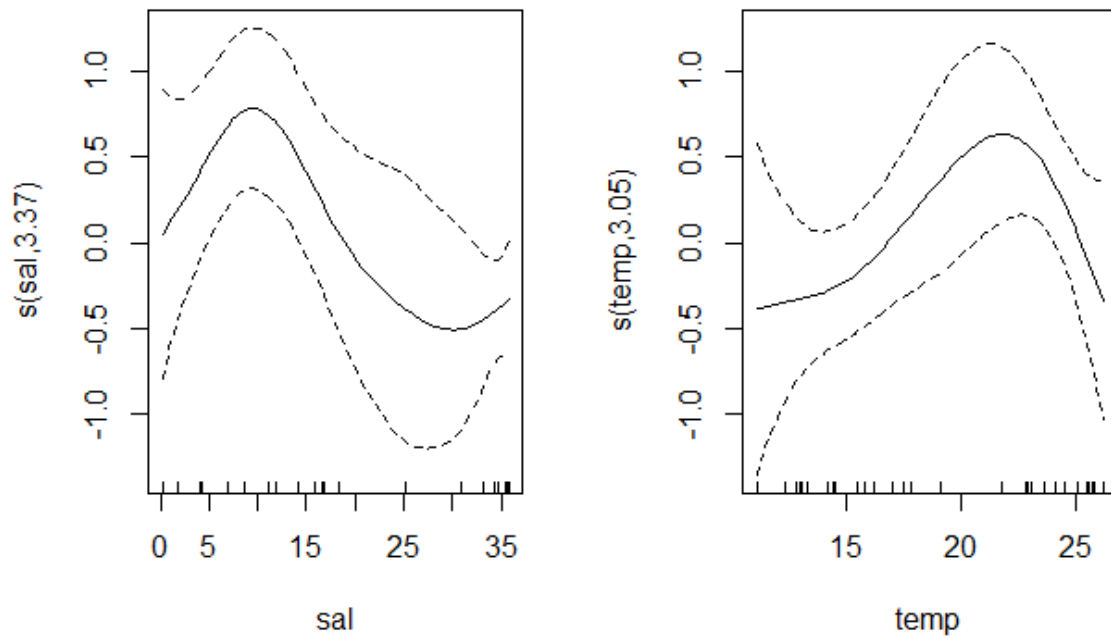


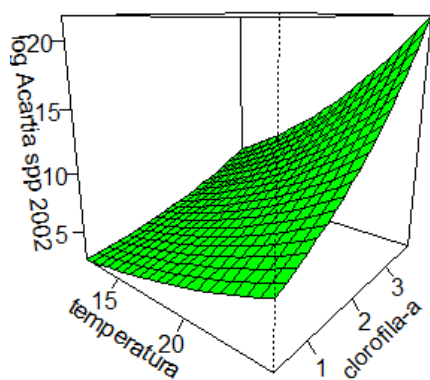
Fig. 42. Gráficos da análise GAM para *A. bifilosa* em 2012.

Tab. IX. Dados da análise GAM de *A. bifilosa* em 2002 e em 2012

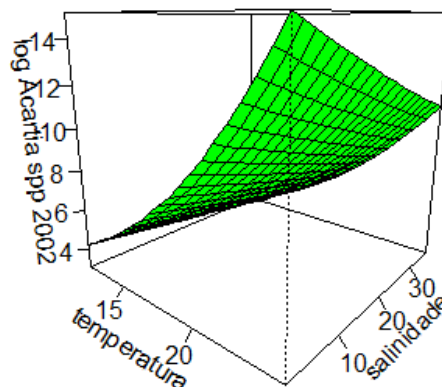
GAM 2002	Estimate Std.	Error	t value	Pr(> t )
Intercepção	1,2489	0,1965	6,356	6,69 x 10 <sup>-7</sup> ***
	Edf	Ref. df	F	p-value
s (sal)	1,161	1,296	1,314	0,324
s (temp)	1,461	1,802	1,179	0,243
s(cloro-a)	3,048	3,734	2,013	0,099 °
GAM 2012	Estimate Std.	Error	t value	Pr(> t )
Intercepção	0,2273	0,1091	2,083	0,0488 *
	Edf	Ref. df	F	p-value
s (sal)	3,366	4,139	3,204	0,031 *
s (temp)	3,055	3,805	2,026	0,114

Nível de confiança: \*\*\* 0 \*\* 0.01 \* 0.05 ° 0,1

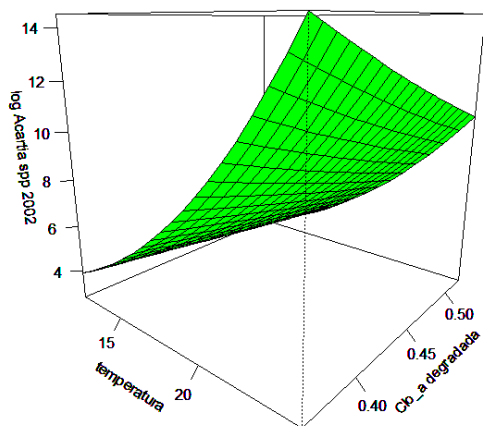
*Acartia* spp refere-se à copepoditos que não foram possíveis de identificar, sobretudo devido à similaridade entre as espécies *A. tonsa* e *A. bifilosa* nos estádios mais jovens, sendo por isso natural que as curvas de distribuição desse táxon tenham sido similares ao dessas duas espécies. *Acartia* spp não apresentou relações significativas com nenhuma das variáveis ambientais em 2002 mas mostrou uma tendência de distribuição similar às essas outras duas espécies no que toca à preferência por salinidades mais baixas. Em 2012, ano que a população de *A. bifilosa* diminuiu drasticamente, a distribuição de *Acartia* spp acompanhou o padrão de *A. tonsa*, com uma relação elevada para o aumento da temperatura ( $p < 0,05$ ) e para a diminuição da salinidade ( $p < 0,05$ ). Os gráficos (Fig. 43 a 45) e tabelas (Tabelas X e XI) a seguir resumem a relação desse grupo com as variáveis ambientais.



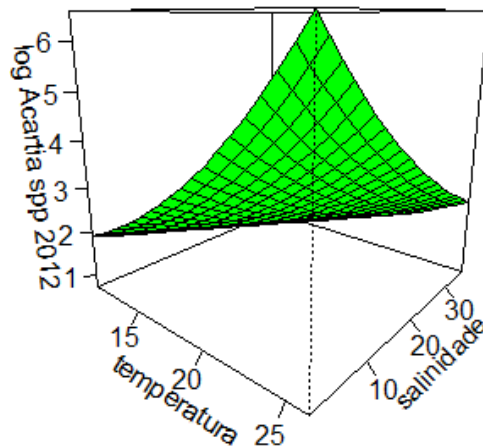
A



B



C



D

Fig. 43. Gráficos das análises GLM para *Acartia* spp em 2002 e 2012 (temperatura em °C, clorofila<sub>a</sub> e feopigmentos em µg/l). A: temperatura/clorofila<sub>a</sub> 2002, B: temperatura/salinidade 2002, C: temperatura/% clorofila degradada 2002, D: temperatura/salinidade 2012.

Tab. X. Dados da análise GLM *Acartia* spp em 2002 e em 2012

GLM 2002	Estimate Std.	Error	t value	Pr(> t )
Intercepção	0,237898	1,255177	0,190	0,851
temperatura	0,099639	0,065797	1,514	0,140
salinidade	-0,009433	0,019154	-0,0493	0,626
	Estimate Std.	Error	t value	Pr(> t )
Intercepção	0,15871	1,18360	0,134	0,804
temperatura	0,08092	0,06386	1,267	0,214
clorofila a	0,32133	0,21452	1,498	0,144
	Estimate Std.	Error	t value	Pr(> t )
Intercepção	0.86303	1.99451	0.433	0.668
Temperatura	0.10291	0.06703	1.535	0.135
% Clo degradada	-2.09082	4.19456	-0.498	0.622
GLM 2012	Estimate	Std. Error	t value	Pr(> t )
Intercepção	-0,23425	0,62746	-0,575	0,7116
temperatura	0,08095	0,03101	2,611	0,0146 *
salinidade	-0,02787	0,01181	-2,360	0,0258 *
Nível de confiança: *** 0 ** 0.01 * 0.05 ° 0,1				

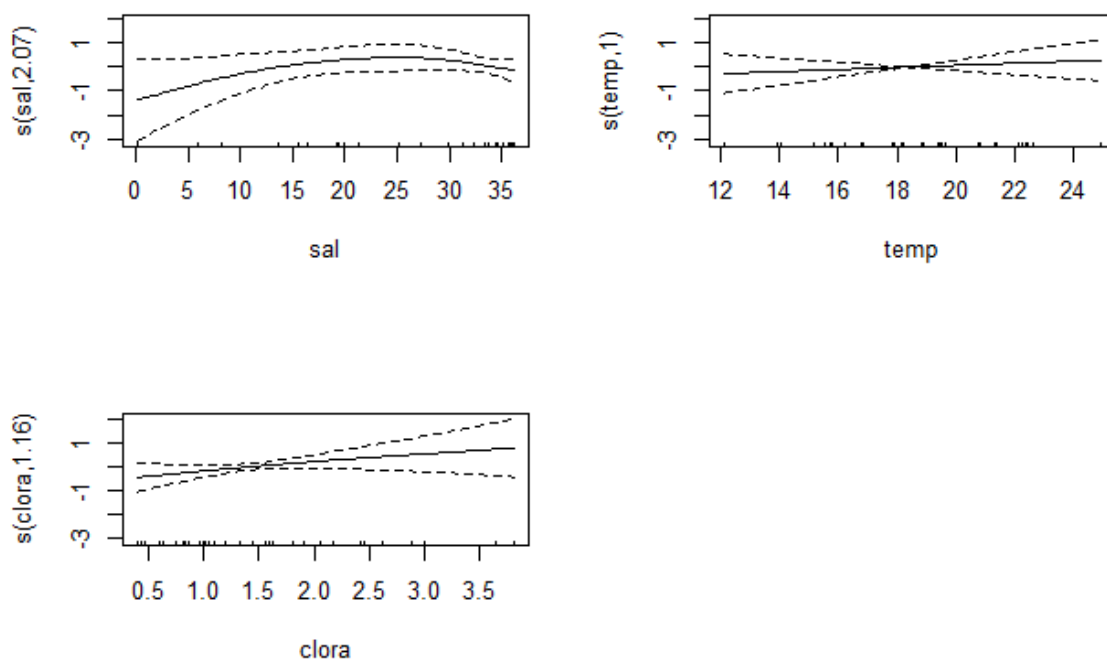


Fig. 44. Gráficos da análise GAM para *Acartia* spp em 2002.

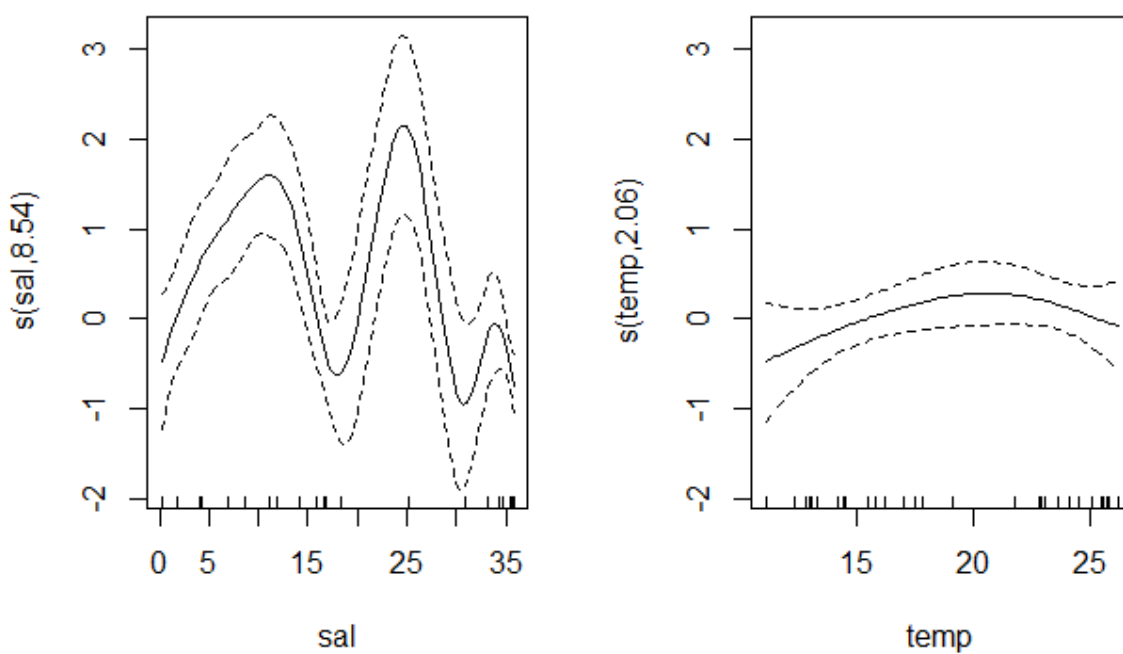


Fig. 45. Gráficos da análise GAM para *Acartia* spp em 2012.

Tab. XI. Dados da análise GAM de *Acartia* spp em 2002 e em 2012

GAM 2002	Estimate Std.	Error	t value	Pr(>  t )
Intercepção	1,2489	0,1965	6,356	6,69 x 10 <sup>-7</sup> ***
	Edf	Ref. df	F	p-value
s (sal)	1,161	1,296	1,314	0,324
s (temp)	1,461	1,802	1,179	0,243
s (cloro-a)	3,048	3,734	2,013	0,099 °
GAM 2012	Estimate Std.	Error	t value	Pr(>  t )
Intercepção	0,2273	0,1091	2,083	0,0488 *
	Edf	Ref. df	F	p-value
s (sal)	3,366	4,139	3,204	0,031 *
s (temp)	3,055	3,805	2,026	0,114
Nível de confiança: *** 0 ** 0.01 * 0.05 ° 0,1				

### Dados da análise de sobreposição de nichos

Os dados realizados para avaliar o grau de sobreposição dos nichos ocupados por cada uma das espécies é apresentado na tabela XII.

Tab. XII. Percentagem da sobreposição de nichos pelo método de Pianka

% de sobreposição de nicho em 2002/2003				
	<i>A. clausi</i>	<i>P. grani</i>	<i>A. tonsa</i>	<i>A. bifilosa</i>
<i>P. grani</i>	77,91			
<i>A. tonsa</i>	0,22	1,76		
<i>A. bifilosa</i>	1,86	1,48	9,25	
<i>Acartia</i> spp	1,44	1,89	7,44	64,15
% de sobreposição de nicho em 2012/2013				
	<i>A. clausi</i>	<i>P. grani</i>	<i>A. tonsa</i>	<i>A. bifilosa</i>
<i>P. grani</i>	23,82			
<i>A. tonsa</i>	0,74	4,27		
<i>A. bifilosa</i>	0,01	0,00	65,60	
<i>Acartia</i> spp	0,37	2,07	83,11	22,75

A observação dos dados permitiu verificar que houve uma considerável sobreposição dos nichos ocupados por *A. clausi* e *P. grani* registada em 2002 e permitiu também supor que a maior parte dos copepoditos não identificados e assinalados como *Acartia* spp devam tratar-se de *A. bifilosa*. Por outro lado, a deslocação das espécies em direção para montante verificada em 2012 levou a uma diminuição da sobreposição entre *A. clausi* e *P. grani*, tendo esse valor diminuído dos 77,91% verificados em 2002/2003 para 23,82% em 2012/2013. Entretanto, a eliminação da segregação

espacial entre *A. bifilosa* e *A. tonsa* que se verificou em 2002/2003 foi alterada quando *A. bifilosa* passou a ficar restrita a Foz do Odeleite, zona que *A. tonsa* foi dominante em ambas as campanhas, provocando o aumento da sobreposição entre essas espécies, que havia sido muito baixa em 2002/2003 (9,25%) para um valor de 65,60%. Essa resposta da espécie *A. bifilosa* em 2012/2013 leva também a se sugerir, de acordo com esses dados, que a maior parte dos copepoditos não identificados em 2012/2013 sejam pertencentes à *A. tonsa*.

## Discussão

### Coexistência e segregação de espécies – Fatores que determinaram as distribuições no espaço e no tempo

As quatro espécies de Acartiidae identificadas nesse trabalho apresentaram padrões específicos de distribuição no espaço e no tempo, tendo sido ainda verificadas algumas alterações no modelo de distribuição de algumas dessas espécies entre as campanhas de 2002/2003 e 2012/2013. As diferenças a nível ambiental que caracterizaram uma situação antes do enchimento completo da Barragem do Alqueva (2002/2003) e outra posterior, onde esse impacto da redução de caudal já está consolidado (2012/2013), pareceram estar associadas com esta situação, tal como referiram também Chícharo et al. (2006), Morais et al. (2009, 2012). Essas quatro espécies foram também encontradas na Ria Formosa, que é um ecossistema bastante próximo do rio Guadiana, por Santos (1989), embora nesse trabalho a amostragem tenha sido restrita apenas aos meses de novembro e dezembro, não sendo, por isso, possível realizar comparações com esses resultados.

Com base nos resultados encontrados pôde-se considerar que em 2002/2003 obteve-se um agregado formado pelas espécies *A. clausi* e *P. grani* que tiveram as suas populações determinadas pelas salinidades mais elevadas, valores de clorofila degradada mais altos e por menores concentrações de clorofila *a*, caracterizando uma nítida segregação espacial em relação ao outro grupo, formado por *A. tonsa*, *A. bifilosa* e *Acartia* spp, que foram grupos que estiveram associados a salinidades mais baixas e maiores concentrações de clorofila *a*. A formação de agregados congêneres de *Acartia*

e os seus padrões de coexistência e segregação tem sido alvo de estudos realizados em outros estuários na Península Ibérica. Alcaraz (1977, 1983, 1984) observou, na Ria de Vigo, uma coexistência entre quatro espécies de *Acartia* (*A. clausi*, *A. discaudata*, *A. margalefi*, e *A. grani*) durante quase todo o ano, com uma competição entre elas, atenuada por uma segregação espacial incompleta ao largo da Ria; Rodriguez et al. (1985), no Mar de Alborán, Málaga, encontrou uma segregação entre *A. clausi* e *A. grani* porém essa segregação tendeu a desaparecer no verão, quando os gradientes ambientais foram menos nítidos. Leandro et al. (2013), na Ria de Aveiro, e Azeiteiro et al. (2005), no rio Mondego, também encontraram uma forte segregação espacial entre *A. clausi* e *A. tonsa*. Os resultados aqui obtidos também estão de acordo com o registado em outros estuários portugueses, nomeadamente nas preferências de ocupação dessas espécies no gradiente espacial das diferentes zonas analisadas (Mattos, 1995; Vieira et al., 2003a; Azeiteiro et al., 2005; Morgado et al., 2007; Primo et al., 2009 e Leandro et al., 2013).

A observação da abundância das espécies *A. clausi* e *P. grani* em 2002 e em 2012 mostrou que ambas as espécies foram mais abundantes no período entre junho e outubro, sendo *P. grani* a espécie mais abundante em relação à *A. clausi*. A observação direta das abundâncias não permitiu identificar uma separação sazonal ou espacial entre essas duas espécies, apesar da correlação positiva de *P. grani* com a temperatura, tendo a análise de sobreposição de nicho revelado uma taxa de sobreposição de 77,91%, sugerindo um padrão de agregação e partilha de recursos das estações onde ambas foram mais abundantes. Os períodos de abundância dessas duas espécies são similares aos verificados por Villate (1982) na Ria de Mundaka, Mattos (1995) no rio Mira, Leandro et al. (2013) na Ria de Aveiro e Primo et al. (2009) no rio Mondego. Os dados obtidos também demonstraram que não se pôde considerar que tenha havido uma sobreposição de nichos entre *A. tonsa* e *A. bifilosa* em 2002 (taxa de sobreposição de 9,25%), sendo certo que ambas as espécies apresentaram um padrão sazonal de distribuição similar mas separadas espacialmente, com *A. tonsa* dominante na zona da Foz do Odeleite e *A. bifilosa* sendo a espécie mais abundante do Esteiro.

Os resultados encontrados estão de acordo com o obtido por outros autores. Massapina (1982) observou, na Ria Formosa, que *A. clausi* foi muito mais abundante

nas estações costeiras, fora da Ria, e nas estações internas com maiores influências marinhas. Viera et al. (2003a, 2003b), no rio Mondego, registou *A. clausi* relacionada positivamente com a temperatura e a salinidade, e Vieira et al. (2002), também no rio Mondego, encontrou *A. bifilosa* positivamente relacionada com a clorofila<sub>a</sub> e com a salinidade enquanto que Azeiteiro et al. (2005) encontrou *A. clausi* com maior predominância nas estações próximas à foz do estuário do rio Mondego, onde a espécie foi mais sujeita às variações tidais, e com correlações positivas com a temperatura e salinidade, enquanto que *A. tonsa* esteve relacionada com a temperatura e a concentração de oxigénio dissolvido. Ainda que as espécies estuarinas apresentem maiores tolerâncias às variações de salinidade, as preferências salinas e o gradiente salino unidirecional acabam por se constituírem como um dos principais fatores de separação entre as espécies de Acartiidae (Azeiteiro et al., 2000, Lee e McAlice, 1979, Lance, 1963).

Embora *A. bifilosa* tenha sido encontrada com abundância na zona da Foz do Odeleite (março, julho e novembro de 2002), algumas vezes em densidades de indivíduos superiores às de *A. tonsa* (março e de novembro de 2002 a janeiro de 2003), não se consegue afirmar que essas espécies tenham formado um segundo associado congénere. Ao contrário da distribuição de *A. clausi*/*P. grani*, nesse grupo conseguiu-se notar uma separação espacial e sazonal.

A partir da entrada em funcionamento da Barragem do Alqueva, verificou-se uma normalização no caudal do rio Guadiana, tal como mostrado nos trabalhos realizados por Domingues et al (2014) e Morais et al. (2012). Entretanto, o caudal do rio não determina apenas o transporte do zooplâncton, sendo também um regulador das variáveis abióticas, como os nutrientes (Barbosa e Chícharo 2011, Domingues et al. 2012). Porém, de acordo com Domingues et al (2014) a regulação do caudal do rio Guadiana, após o pleno funcionamento da Barragem do Alqueva, levou à diminuição da biomassa fitoplanctónica, com natural impacto sobre as restantes redes tróficas. *A. clausi* e *P. grani* foram as espécies que mostraram correlações negativas com a concentração de clorofila<sub>a</sub> e positivas com a clorofila degradada, sendo possível que tenham sido espécies menos sensíveis à essas diminuição do fitoplâncton provocada pela regulação do caudal pela barragem.

A deslocação de *A. clausi* e *P. grani* para montante observada em 2012/2013, quando *P. grani* passou a registar as maiores densidades na zona do Esteiro, poderia estar associada à fatores como o caudal do rio ou à penetração da maré enchente no momento da colheita. Alcaraz (1983) refere, por exemplo, que o confinamento de *A. grani* nas zonas mais interiores da Ria de Vigo pareceu não estar condicionado às oscilações das variáveis ambientais mas com uma combinação da migração vertical com ritmos tidais e o hidrodinamismo da Ria.

Neste trabalho, com base nos resultados obtidos, foi possível notar que houve uma marcada coexistência entre *A. clausi* e *P. grani* em 2002, com maior predominância dessa última sobre a primeira, tendo ambas as espécies mostrado maior eficiência adaptativa nas condições de maior salinidade, que resultaram numa taxa de sobreposição de nicho de 77,91%, e uma segregação espacial entre essas duas espécies e *A. bifilosa* e *A. tonsa*. Por sua vez, também ocorreu uma segregação espacial entre estas duas espécies, com a predominância de *A. bifilosa* na zona do Esteiro, que mostrou relação significativa apenas com o aumento de clorofila<sub>a</sub>, e de *A. tonsa* na Foz do Odeleite, que apresentou uma fraca relação com a diminuição da salinidade mas uma forte relação com o aumento da temperatura. Ainda em 2002, foi possível verificar que também houve coexistência temporal entre *A. clausi* e *P. grani*, tendo essas duas espécies sido mais abundante entre maio e outubro de 2002.

Em 2012/2013 notou-se uma significativa alteração na distribuição dessas espécies, com uma separação entre os nichos ocupados por *A. clausi* e *P. grani*, que passaram a ter uma taxa de sobreposição de 23,82%, passando *A. clausi* a ser a espécie mais importante quantitativamente na Barra e mantendo a forte relação com o aumento da salinidade. Resultado semelhante foi obtido por Alcaraz (1983, 1984), que observou, na Ria de Vigo, que *A. grani* preferiu zonas mais internas em relação à distribuição de *A. clausi*. Nessa segunda campanha, *P. grani* passou a ser a espécie mais abundante na zona do Esteiro, apresentando correlações positivas com a salinidade e com a clorofila degradada e negativa com a clorofila<sub>a</sub>. Essa espécie apresentou seus picos de abundância entre agosto e outubro com um segundo pico em maio, defasado do pico de *A. clausi*, que foi em junho, e também mais tardio em relação ao que havia apresentado na campanha de 2002/2003.

As afinidades existentes entre espécies congêneres levantam também considerações sobre a utilização dos recursos do ecossistema, o que também é relevante na determinação dos padrões de coexistência e segregação (Whittaker et al., 1973). A consideração de nicho ecológico como um hipervolume abstrato de  $n$  dimensões, limitado pelo grau de tolerância da espécie a esses fatores (Hutchinson, 1961; Feoli et al., 1988) permite relacionar o conceito de nicho com a utilização dos recursos pelas espécies em causa, permitindo ainda quantificar a competição entre as espécies (Alcaraz, 1984).

A análise de sobreposição de nicho indicou um valor de sobreposição para os nichos de *A. tonsa* e *A. bifilosa* de 65,60%, o que faria supor um terceiro grupo de distribuição espacial, localizado preferencialmente na zona da Foz do Odeleite. Entretanto *A. bifilosa* ocorreu apenas nos meses de maio, junho e julho, exclusivamente nessa zona, enquanto *A. tonsa* foi a espécie mais importante nessa estação de amostragem, registrada em todas as estações de colheita e presente em todos os meses de amostragem.

Ecossistemas marinhos semi-confinados (portos, baías, estuários, etc.) tendem a apresentar uma baixa diversidade específica do plâncton (Margalef, 1967), contrastando com a frequência com que coexistem espécies congêneres, mostrando uma aparente contradição com o princípio da exclusão competitiva (Hardin, 1960; Alcaraz, 1984). Hutchinson (1961) explicou essa contradição a partir da relação entre a taxa de variabilidade das condições ambientais do biótopo e a taxa de renovação (*turnover*) das espécies que o ocupam. Outras propostas têm também sido apresentadas para explicar esse paradoxo, como o trabalho de Károlyi et al. (2000) que demonstra a influência da dinâmica dos fluidos ou o trabalho de Wiggert, et al. (2005) que mostra o papel da seletividade por tamanho durante a herbivoria. Scheffer et al. (2003) sugere ainda que a constante interação entre os fatores ambientais e o plâncton nunca alcançam um equilíbrio para que uma única espécie seja favorecida.

Segundo Jeffries (1967), a forma mais eficaz de utilização dos recursos em sistemas instáveis é a sua ocupação por grupos de espécies congêneres. As espécies de *Acartia* são dominantes em muitos estuários de zonas temperadas e sub-tropicais e a

coexistência de espécies mostra padrões de segregação associados com as condições hidrológicas, sazonalidade, posição trófica, competição inter-específicas e ações antrópicas (Alcaraz, 1977; 1983; Collins e Williams, 1981; Lawrence et al., 2004; Aravena et al., 2009), pelo que o estudo da distribuição das espécies de *Acartia* e a determinação dos fatores que a regem podem oferecer informações importantes para a compreensão desses ecossistemas.

De acordo com Lakkis (1994), o número de espécies de *Acartia* que coexistem em ambientes semi-confinados varia entre 2, em alguns estuários de zonas temperadas a 9, em áreas sujeitas ao regime de monções. Em baías, portos e estuários do Mediterrâneo o número de espécies varia entre 2 a 6.

A tabela abaixo ilustra algumas referências sobre o número de espécies de Acartiidae que coexistem em determinados ecossistemas costeiros e estuarinos.

Tabela XIII. Número de espécies de Acartiidae em coexistência em alguns estuários

Autor	Ano	Local	nº espécies
Jeffries	1962	Narraganset Bay (Estados Unidos)	2
Ueda	1987	Maizuru Bay (Japão)	2
Azeiteiro et al.	2005	Estuário do rio Mondego	2
Escamilla et al.	2011	Lagoa de Chelem (México)	3
Alcaraz	1984	Ria de Vigo	4
Gubanova	2000	Mar Negro	4
Aravena et al.	2009	Golfo de Biscaia (Espanha)	4
Rodriguez et al.	1985	Mar de Alboran, Málaga (Espanha)	6
Lakkis	1994	Port du Jounieh (Líbano)	6
Tranter e Abraham	1971	Cochin Backwater (Índia)	9

Quando em 2012/2013 observou-se à deslocação de *P. grani* para a zona do Esteiro, *A. clausi* passou a ser a espécie dominante na zona da Barra, o que se traduziu na diminuição da taxa de sobreposição dos nichos dessas duas espécies e consequente maior segregação espacial verificada entre elas. Por outro lado, essas espécies mostraram uma clara segregação espacial em relação à *A. tonsa* e *A. bifilosa*, com uma

preferência destas duas espécies pelas zonas onde as populações de *A. clausi* e *P. grani* foram menores. Entretanto, a segregação entre *A. bifilosa* e *A. tonsa* verificada em 2002/2003 já não foi possível de se observar em 2012/2013, fruto do quase total desaparecimento de *A. bifilosa*. Nessa campanha já não se observou nenhuma separação espacial entre essas espécies mas sim a coexistência de ambas na zona da Foz do Odeleite. Foi também difícil, com base nos dados disponíveis, identificar se a concentração de *A. bifilosa* nos meses de maio a julho representa alguma forma de segregação sazonal, uma vez que foi nesse mesmo período que *A. tonsa* atingiu os seus máximos populacionais dessa campanha.

De um modo geral, a salinidade aparece em todos os estudos como sendo um dos fatores mais importantes na segregação e/ou coexistência de espécies de *Acartia* (Gaudy et al., 2000). Outros fatores, atuando em conjunto com a salinidade têm diferentes papéis, mais ou menos importantes, em função das características dos ambientes estudados. De acordo com Alcaraz (1977), num sistema mais homogêneo, onde a água apresenta um tempo de residência mais alto ocorre uma sucessão ao longo do ciclo anual devido à forte competição interespecífica, sendo a temperatura um fator responsável pela dominância de uma espécie sobre outra. Por outro lado, Rodriguez et al. (1985) referiu que a segregação espacial é mais eficiente para explorar um sistema heterogêneo e evitar gastos de energia requeridos para a manutenção da atividade competitiva expressa pela sobreposição de efetivos populacionais. Esses autores concluem que as relações competitivas ficam mais atenuadas, ocorrendo segregação incompleta, quando existem espécies oportunistas que se desenvolvem e ocupam zonas mais interiores de maior variabilidade ambiental. Neste trabalho, *A. tonsa* pode ter desempenhado esse papel, tendo sido a espécie que mostrou um comportamento similar ao descrito por esses autores. Santos (1993), no estuário do rio Sado, encontrou resultados muitos similares, com *A. tonsa* como uma espécie eurihalina a ocupar as zonas mais internas do estuário de maiores temperaturas, salinidades mais baixas e maior instabilidade, *A. clausi* na zona mais externa, de menores temperaturas, maiores salinidades e mais estabilidade e *P. grani* numa zona intermédia com um comportamento mais euritérmico, ocorrendo as três espécies sem separação temporal mas sim ao longo de um gradiente crescente de instabilidade

jusante/montante. Rodriguez et al. (1985), analisando a região do porto de Málaga, encontraram *A. clausi* como sendo a espécie mais oportunista (espécie de estratégia r) e *A. grani* como espécie mais seletiva, com uma distribuição mais concreta e típica, com abundância nos meses de verão, desaparecendo no inverno (espécie de estratégia k). O final da primavera foi um período de grande abundância para todas as espécies analisadas, sugerindo que existiam condições suficientes para o desenvolvimento de todas as espécies. Essa observação está de acordo com Rodriguez et al. (op. cit.), que mostraram que a coexistência durante o verão ocorreu quando as densidades são maiores, quando estiveram criadas condições para o desenvolvimento das espécies com menor amplitude de nicho. Isso também favorece as espécies mais seletivas em detrimento das menos seletivas.

Alcaraz (1983), na Ria de Vigo, também encontrou *P. grani* confinada nas zonas mais interiores da ria e com picos de abundância no verão, *A. clausi* ocorrendo durante todo o ano, com maiores incidências nas estações mais exteriores, e *A. discaudata* mais frequente nas zonas intermédias. Entretanto não se verificaram grandes variações de salinidade que justificassem a segregação espacial. Neste trabalho, ao contrário do encontrado por Rodriguez et al. (1985) em Málaga, e levando em conta as características ambientais, tanto *A. clausi* e *P. grani* buscaram zonas de maior estabilidade enquanto *A. tonsa* foi considerada a espécie-r, ocupando zonas menos estáveis.

Com base nos diferentes resultados encontrados pelos diferentes autores citados, é razoável admitir que a estratégia de uma espécie não seja universal, dependendo fortemente das outras espécies congêneres que competem entre si bem como das características de cada um dos ambientes analisados. De acordo com Azeiteiro et al. (2005) *A. tonsa* foi menos produtiva em ambientes estáveis com ocorrência de espécies que competem diretamente pelo alimento. Esses autores verificaram ainda uma forte segregação espacial, demonstrando as preferências térmicas e salinas diferentes, coerentes com o forte gradiente salino da zona de estudo (ao contrário da área analisada por Alcaraz (1983)).

Como referido por vários outros autores (Vieira et al., 2003a; Azeiteiro, 2005 et al.; Leandro et al., 2013) o gradiente espacial salino parece ser o principal vetor explicativo da segregação espacial entre as espécies de Acartiidae. Lance (1964) propôs uma sequência de tolerância à salinidade onde *A. tonsa* > *A. bifilosa* > *A. clausi*, enquanto que variações de temperatura e concentração de clorofila\_*a* constituem os fatores secundários e responsáveis pela sazonalidade dessas espécies. A partir dessa proposta de Lance (op. cit.), e com base nos resultados aqui obtidos em 2002/2003, poder-se-ia considerar que a sequência de tolerância à salinidade seria *A. tonsa* > *P. grani* > *A. bifilosa* > *A. clausi*.

### É *A. tonsa*, uma espécie invasora bem sucedida?

Um dos resultados mais relevantes na comparação entre as duas campanhas foi a quase eliminação da espécie *A. bifilosa* da zona de estudo e a sua concentração na zona da Foz do Odeleite restrita aos meses de maio, junho e julho. Foi também notável a grande variação da sua população entre maio, quando registou 2489,99 ind.m<sup>-3</sup> para junho e julho, onde não ultrapassou os 45 ind.m<sup>-3</sup>.

Uma primeira interpretação possível poderia ser a pressão ecológica exercida por uma espécie invasora, que leva ao desaparecimento de uma espécie nativa pelo fato da espécie invasora apresentar vantagens na exploração do ambiente e na sua relação com eventuais predadores. Porém, tanto as características dessas espécies bem como a distribuição delas e das outras duas espécies identificadas podem dar respostas em outras direções.

A descrição da espécie *A. tonsa* apresentou algumas dúvidas em relação às suas origens. Alguns autores descrevem-na como uma espécie originária da América do Norte e do Sul, de águas costeiras e em estuários (Mallin, 1991; Caudill e Bucklin, 2004; Frisch et al.; 2006) enquanto Jensen (2010) considerou-a como uma espécie críptica, que pode ter sido alvo de vários erros de identificação. McAlice (1981) refere-a como tendo uma origem em águas frias do nordeste da América do Norte. Jensen (op. cit.)

considerou mesmo que o fato da espécie ter sido descrita numa zona portuária é um forte indicador da ação humana na introdução da espécie. Sazhina (1987) descreve *A. tonsa* como eurihalina, euritêmica e euritrófica, capaz de retardar o desenvolvimento dos ovos em baixas concentrações de O<sub>2</sub>; Jensen (2010) refere também que essa espécie possui extremas habilidades na obtenção de alimentos, podendo se alimentar de fitoplâncton, especialmente de diatomáceas, flagelados e mesmo de náuplios de outros copépodes, podendo ser utilizada para controlar blooms de algas (Leppäkoski et al., 2002). De Meester e Vyverman (1997) e Uriarte e Villate (2005) reportaram que *A. tonsa* suporta melhor as baixas concentrações de oxigênio em relação à *A. clausi*. Também produz ovos de diapausa quando a temperatura é inferior a 12°C (Chaalali et al., 2013).

A primeira referência europeia dessa espécie foi feita por Remy (1927) para a região do Canal de Caen, em França. Brylinsk (1981) fez um resumo da ocorrência dessa espécie na Europa e outros trabalhos posteriores também indicaram a presença de *A. tonsa* em mais regiões. De forma resumida, pode-se indicar as seguintes referências de *A. tonsa* na Europa e no Mediterrâneo (entre parênteses a numeração referida no mapa da Fig. 46):

#### Europa

- Remy (1927): Canal de Caen, França (1)
- Klie (1933) e Kunz (1935): litoral da Alemanha (2)
- Redeke (1934): Zuidersee, Holanda (deve ter sido coletada pela primeira vez em 1916, porém mal identificada (Jensen, 2010) (3)
- Jespersen (1933): litoral da Dinamarca – presente desde 1921 (4)
- Smirnov (1935): Golfo da Finlândia (5)
- Conover (1957): Southampton, Inglaterra (6)
- Polk (1977): Porto de Ostend, Bélgica (7)
- Brylinsk (1981): Dunkirk, França. (8)
- Sobral (1985): Rio Tejo (9)
- Gaudy e Vinhas (1985): Lagoa de Berre, Marselha, França. (10)
- Farabegoli et al. (1989): Mar Adriático, Itália. (11)

- Santos (1989): Ria Formosa, Portugal (12)
- Mattos (1995): Rio Mira, Portugal (13)
- Mattos et al. (1996): Ria de Aveiro, Portugal (14)
- Cuesta (1994, **in** Frisch, 2006): Veta la Palma, Parque de Doñana, Espanha (15)
- Belmonte et al. (1994): Mar Negro (16)
- Cuesta e Drake (1998 **in** Frisch, 2006): Rio Guadalquivir, Espanha. (17)
- Vincent et al. (2002): Golfo de Arcachon, França (18)
- Pastorinho et al. (2003): Rio Mondego (19)
- Sei e Ferrari (2006): Lagoa de Lesina, Mar Adriático, Itália (20)
- Aravena, et al (2009): Baía de Biscaia (Espanha), desde 2001. (21)
- Jensen (2010): Golfo de Riga, Mar Báltico, 1924 (22a); Golfo de Gdansk, Polónia, 1925 (22b); Golfo da Finlândia, 1934 (22c) e litoral da Suécia, em 1934 (22d).
- Chaalali et al. (2013): Gironde, França, desde 1983. (23)

#### Outras zonas do Mediterrâneo

- Hadjederi (1995): Mar de Marmara, Turquia (24)
- Uysal et al. (2002): Levantine Basin, Turquia (25)



Fig. 67. Mapa com ocorrências de *A. tonsa* na Europa

Brylinks (1981) considerou que a presença desta espécie poderia mesmo ser anterior aos registos conhecidos, podendo *A. tonsa* ter sido confundida com outras espécies, nomeadamente com *A. bifilosa*.

A introdução de espécies não indígenas (NIS) é a principal causa de extinção a seguir à degradação do ambiente (Vitousek, et al. 1997). A chegada de espécies invasoras pode ter diversas origens, tais como consequência da atividade humana (água de lastro, por exemplo) ou mecanismos naturais de dispersão associados a alterações ambientais, de causas antrópicas ou não, que criem condições de fixação em novos ambientes (Gravili et al. 2010). O sucesso da introdução desses invasores depende de fatores como a capacidade da espécie adaptar-se às novas condições, o seu potencial reprodutivo ou a

capacidade de competir com as espécies autóctones. Certo parece ser que as espécies invasoras modificam o status das espécies nativas exercendo, sobre essas, pressão competitiva (Lakkis, 1994). Gravili et al. (op. cit.) propuseram que *A. tonsa* deve ter chegado ao Mar Mediterrâneo através da água de lastro ou a partir de atividades relacionadas com a aquacultura. Esses autores sugeriram que a espécie encontra-se já bem estabelecida. De acordo com Jensen (2010) não há registos da espécie no Mediterrâneo até 1985, daí Gubanova (2000) considerar a sua introdução no Mar Negro através da água de lastro e ser essa uma das principais formas de expansão dessa espécie.

A zona estuarina do Parque Natural de Doñana localiza-se relativamente próxima ao estuário do rio Guadiana. Frisch et al. (2006) estudou a ocorrência e distribuição de *A. tonsa* nessa região tendo encontrado essa espécie como sendo dominante do zooplâncton nos meses mais frios e com picos de abundância entre outubro e abril. Segundo esses autores, *A. tonsa* invadiu esse ambiente com sucesso. No rio Guadiana observaram esses picos entre maio e outubro. Jeffries (1962) encontrou-a mais abundante entre o verão e o outono e tolerante à baixas salinidades, o que vem reforçar o seu caráter euritérmico e eurihalino já mencionados. Cervetto et al. (1999) encontraram como condições ótimas de salinidade para *A. tonsa* valores entre 11 e 22, Siudzinski (1968) encontrou esses valores entre 6 e 7 e Jensen (2010) referiu que embora a espécie tenha preferido salinidades entre 15 e 22, suportou valores entre 0 e 7 em condições laboratoriais. Neste trabalho a espécie tolerou salinidades mais elevadas mas teve os seus picos de abundância coincidentes com esses intervalos referidos. Frisch et al. (2006) indicaram que tolerância às variações de salinidade facilita que as NIS invadam habitats de água doce. Uma vez estabelecidas, essas espécies podem ter efeitos deletérios na fauna e flora nativas, podendo a vir a dominar a comunidade planctónica e levar à extinção de espécies locais (Lehman e Caceres, 1993; Ruiz et al., 1999; Hoffmeyer, 2004).

De acordo com Aravena et al. (2009), em estuários com existência de habitats com grande variação salina e populações de *Acartia* bem desenvolvidas, a salinidade parece ser o principal fator de separação espacial entre *A. clausi* e *A. tonsa* ao longo do gradiente longitudinal, sendo as espécies nativas as mais afetadas pela colonização de

*A. tonsa*. Contudo não foi o que os autores encontraram na Baía de Biscaia, onde as águas oligo-mesohalinas não constituíram um ambiente estável e as espécies de águas mais salobras estiveram ausentes.

Ainda de acordo com Aravena et al. (op. cit.), houve um relacionamento significativo entre os fatores ambientais e a população de *Acartia* e as interações competitivas entre *A. clausi* e *A. tonsa*. As mudanças na abundância e na distribuição de *A. clausi* foram resultado da presença e do sucesso da colonização de *A. tonsa*. Antes da introdução, *A. clausi* apresentava uma ampla distribuição na região euhalina (>30) porém, com o aparecimento de *A. tonsa*, *A. clausi* foi deslocada ficando restrita, espacialmente, às zonas mais externas do estuário. Isto reflete, segundo os autores, não só uma preferência ambiental de *A. clausi* mas também o resultado da pressão competitiva entre as duas espécies. No rio Guadiana não se dispõe de dados anteriores à chegada de *A. tonsa* para poder determinar se a concentração de *A. clausi* nas zonas mais exteriores foi devido à pressão exercida por *A. tonsa* ou apenas resultado das suas preferências por maiores salinidades. Porém, o fato de *P. grani* ter migrado para zonas mais internas do estuário em 2012 poderia significar uma menor relação entre as distribuições de *A. clausi* e *A. tonsa*.

Calliari et al. (2008) mostraram que a sobrevivência de *A. tonsa* e *A. clausi* podem estar relacionadas com mudanças osmóticas significantes, sendo que *A. tonsa* mostrou uma maior capacidade de resistência (de, pelo menos, 10 de salinidade a mais que *A. clausi*). *A. tonsa* mostrou uma maior tolerância para variações osmóticas instantâneas e uma tendência para dominar em zonas de baixa ou média salinidade do estuário. Lance (1963) indicou também que a taxa de mortalidade de *A. tonsa* é menor que a de *A. clausi* quando ocorre uma variação instantânea de salinidade. Calliari et al. (op. cit.) concluem que a diminuição abrupta de salinidade é menos mortal que o aumento abrupto, concordando com os trabalhos de Cervetto et al. (1999). As fortes precipitações ou a abertura de comportas de reservatórios de água doce são fatores que podem levar a uma rápida diminuição da salinidade, situações que podem ocorrer no rio Guadiana. Essa situação pode levar a uma grande mortalidade entre os copépodes (Kaartvedt e Aksnes, 1992; Soetaert e Herman, 1994; Hubareva et al.,

2008). Tester e Turner (1991) mostraram que os náuplios de *A. tonsa* possuem salinidade ótima em valores inferiores a 25.

O estuário rio Guadiana possui pequenos portos de pesca e recreio em Ayamonte, Vila Real de Santo António, Alcoutim e Sanlúcar de Guadiana e a região adjacente ao estuário possui grande tráfego marítimo pelo que a chegada dessa espécie no estuário através da água de lastro é uma possibilidade. Por outro lado, a proximidade com zonas onde a espécie foi descrita (Ria Formosa (Santos, 1989) e Parque Natural de Doñana (Frisch et al., 2006)), pode significar a sua expansão natural a partir dessas zonas, ao encontrar as condições necessárias para essa expansão. A falta de registos dificulta a identificação da chegada da espécie mas reforça a importância deste trabalho como ferramenta para ajudar a compreender os mecanismos de competição da espécie e o seu impacto nas populações congéneres nativas.

Durante a campanha de 2002/2003 *A. bifilosa* foi a espécie dominante na zona do Esteiro, tendo as outras espécies também sido registadas nessa zona em diferentes densidades, *A. clausi* de forma residual, *P. grani* com um importante pico de abundância em junho e residual no resto da campanha e *A. tonsa* com densidades entre os 216,39 ind.m<sup>-3</sup> (janeiro de 2013) e os 819,52 ind.m<sup>-3</sup> (outubro de 2002) que foram obtidas em alguns meses (maio, junho, outubro, janeiro e fevereiro) tendo sido também residual nos restantes meses (março, abril, julho, agosto, setembro, novembro e dezembro). Por seu turno, *A. tonsa* foi a espécie mais abundante na zona da Foz do Odeleite, com picos de abundância entre maio e outubro de 2002.

O que se verificou foi que a zona que foi dominada por *A. bifilosa* em 2002/2003 passou a ser a zona de maior ocorrência de *P. grani*, uma espécie que mostrou pouca afinidade com *A. bifilosa* em termos de preferências ambientais.

Domingues et al. (2014) referiu que um dos importantes impactos do funcionamento da Barragem do Alqueva foi a diminuição da biomassa de fitoplâncton, que causaria impacto direto no equilíbrio das redes tróficas. *A. clausi* e *P. grani* foram espécies mais abundantes em menores concentrações de clorofila<sub>a</sub>, o que, a partida, permitiria

supor que seriam espécies menos afetadas pelo controle da regulação do caudal do rio Guadiana.

A redução do número de indivíduos de *A. tonsa* que também se verificou na zona do Esteiro entre as campanhas de 2002/2003 e de 2012/2013, combinado com os outros dados anteriormente referidos não permite concluir que a pressão exercida por essa espécie pudesse ser, isoladamente, a causa da quase eliminação de *A. bifilosa* da zona estudada. Muito possivelmente, a combinação das diversas habilidades adaptativas que *A. tonsa* possui, associadas às alterações ambientais provocadas pela regulação controlada do caudal do rio Guadiana e ao dinamismo do conjunto das espécies presentes, nomeadamente à deslocação da espécie *P. grani* para zonas mais interiores e uma eventual deslocação de *A. bifilosa* para uma zona onde teria que competir com uma espécie muito tolerante às variações salinas e com as habilidades de obtenção de nutrientes já mencionadas, num ambiente onde possivelmente haveria menor disponibilidade de alimento, a partir do pleno funcionamento da Barragem do Alqueva, podem ter levado a essa redução da população de *A. bifilosa*.

É importante realçar que o impacto da espécie *A. tonsa* sobre outros copépodes autóctones é conhecida, sendo exemplos a substituição que efetuou sobre *A. latisetosa* no Mar Negro, na década de 1970, a substituição de *A. bifilosa* em águas de baixa salinidade no sudoeste de França (Jensen, 2010) ou o forte impacto que teve sobre a população de *A. clausi* no Golfo de Biscaia (Aravena, 2009).

De modo geral, observou-se uma diminuição dos picos de abundância de cada uma das espécies, com exceção de *A. bifilosa*, e uma redução da população média das espécies que em 2002/2003 mostraram correlações positivas com a clorofila *a*, (Tabela XIV).

Tabela XIV. Picos de abundância e média da densidade em todas as estações ao longo dos períodos de amostragens (valores em ind.m<sup>-3</sup>).

	abundância máxima (2002/2003)	média anual de abundância (2002/2003)	abundância máxima (2012/2013)	média anual de abundância (2012/2013)
<i>A. clausi</i>	885,07 (junho)	30,63	344,97 (junho)	62,41
<i>P. grani</i>	1888,14 (junho)	140,89	1622,70 (outubro)	156,62
<i>A. tonsa</i>	10509,90 (junho)	489,95	2489,99 (maio)	212,47
<i>A. bifilosa</i>	3353,99 (janeiro)	439,54	4640,43 (maio)	157,13
<i>Acartia</i> spp	20813,22 (fevereiro)	2093,87	1859,87 (junho)	107,14

Os valores apresentados na tabela XIV podem também sugerir que a maior segregação verificada entre *A. clausi* e *P. grani* em 2012/2013 permitiu uma melhor exploração dos recursos disponíveis por essas espécies, com conseqüente aumento das suas populações ao longo do ano, ainda que as condições para atingir os picos populacionais de 2002/2003 já não fossem mais verificadas.

As espécies que se mostraram mais influenciadas pela biomassa fitoplanctónica parecem ter sido as mais impactadas pelas condições verificadas em 2012/2013, devendo-se notar ainda que mesmo o aumento do pico de *A. bifilosa* na segunda campanha somado ao pico de *A. tonsa* representa um valor inferior ao pico isolado de *A. tonsa* na primeira campanha.

A distribuição de *A. tonsa* nas duas campanhas mostrou que essa espécie foi bem sucedida na ocupação do estuário do rio Guadiana, tendo sido capaz de ocupar um nicho específico dentro desse ecossistema e mantendo uma população adulta praticamente ao longo de todo o ano. Os resultados aqui obtidos estão de acordo com o encontrado por outros autores onde essa espécie também foi registada como invasora, nomeadamente zonas estuarinas de características hídricas ou climáticas semelhantes ao do rio Guadiana (Frisch et. al.2006; Aravena et al., 2009; Katsenevakis et al., 2014).

## Conclusões

- Foram identificadas quatro espécies de Acartiidae no rio Guadiana, *A. clausi*, *A. bifilosa*, *A. tonsa* e *P. grani*
- Durante a campanha de 2002/2003, essas espécies estiveram distribuídas da seguinte forma: *A. clausi* e *P. grani* preferencialmente ocorreram na estação da Barra, *A. bifilosa* ocorreu preferencialmente na zona do Esteiro e *A. tonsa* foi a espécie mais abundante na Foz do Odeleite.
- Em 2002/2003 a salinidade foi o principal fator a explicar a distribuição de *A. clausi* e de *P. grani*. A distribuição de *A. tonsa* foi explicada principalmente pela variação de temperatura e *A. bifilosa* e *A. tonsa* mostraram correlações positivas com a clorofila\_*a*.
- Em 2012/2013 verificou-se uma redução das populações médias das espécies que haviam sido mais positivamente relacionadas com a clorofila\_*a*, *A. bifilosa* e *A. tonsa*. Nessa campanha verificou-se a separação entre os nichos ocupados por *A. clausi* e *P. grani*, tendo havido uma deslocação dessa última espécie para a zona do Esteiro. Também verificou-se o quase desaparecimento de *A. bifilosa*, que ocorreu apenas durante três meses e restrita à estação da Foz do Odeleite.
- Na campanha de 2012/2013 a distribuição de *A. tonsa* foi explicada principalmente pela salinidade, sendo esse gradiente salino o principal responsável pela segregação entre *A. clausi*/*P. grani* de *A. tonsa*.
- *A. tonsa* pode ser considerada uma espécie invasora bem sucedida no rio Guadiana, embora sejam necessários estudos posteriores para mais bem analisar a evolução dessas espécies na zona.
- A entrada em pleno funcionamento da Barragem do Alqueva deve ter contribuído para uma diminuição da biomassa de fitoplâncton, sendo, provavelmente, um dos fatores que provocou as alterações verificadas entre as duas campanhas.
- A grande redução da população de *A. bifilosa*, que levou ao seu quase desaparecimento deve ter sido causada pela conjugação dos fatores ambientais com a regulação controlada do caudal do rio Guadiana, que pode ter conduzido a uma diminuição da disponibilidade de alimentos, provocando

uma redistribuição das espécies de *Acartia* no rio Guadiana e *A. bifilosa*, tendo sido deslocada para zonas mais interiores do rio, mostrou uma menor capacidade de competir com *A. tonsa*.

- Devem ser continuados os estudos sobre a população de *Acartia* nessa zona de modo a acompanhar a evolução dessas espécies e confirmar ou não o desaparecimento de *A. bifilosa* na zona em questão.

## Anexo 1. Ocorrência das espécies estudadas em Portugal

### Acartiidae Sars, 1903

Chaves de identificação para géneros e espécies: radford-Grieve et al. (1999), Boxshall e Halsey (2004) e Vives e Shmeleva (2007)

Sinonímia: Dias Lilljeborg (1853), Claus (1863), Brady (1878)

*Acartia (Acartiura) clausi* Giesbrecht, 1889 (Fig. 47)

Sinonímia: *Acartia clausi gabonensis* Rahm, 1955

Ocorrência em Portugal: Candeias (1926), Rose (1929), Vilela (1965, 1968, 1993), Vives (1970, 1972), Santos, M. C. (1980, 1988, 1990, 1993), Massapina (1982), Sobral (1982, 1984, 1985), Neto e Paiva (1984), INIP (1985a, 1985b, 1986a, 1986b), Assis et al. (1984), Cunha e Massapina (1984), Gonçalves, J. et al. (1988), Santos, A. (1989), Vilela e Sampayo (1990), Cruz dos Santos, M. G. (1992), Mattos (1995), Mattos et al. (1996), Vieira et al (2003a, 2003b), Morgado et al. (2007), Marques et al. (2007), Leandro (2008), Primo et al. (2009), Gonçalves, A. et al. (2012), Leandro et al. (2013), Leandro et al. (2014).

Descrição dos estágios de desenvolvimento: Ogilvie (1953), Sazhina (1960, 1985), Cohen e Doyle (1984), Conway (2006).

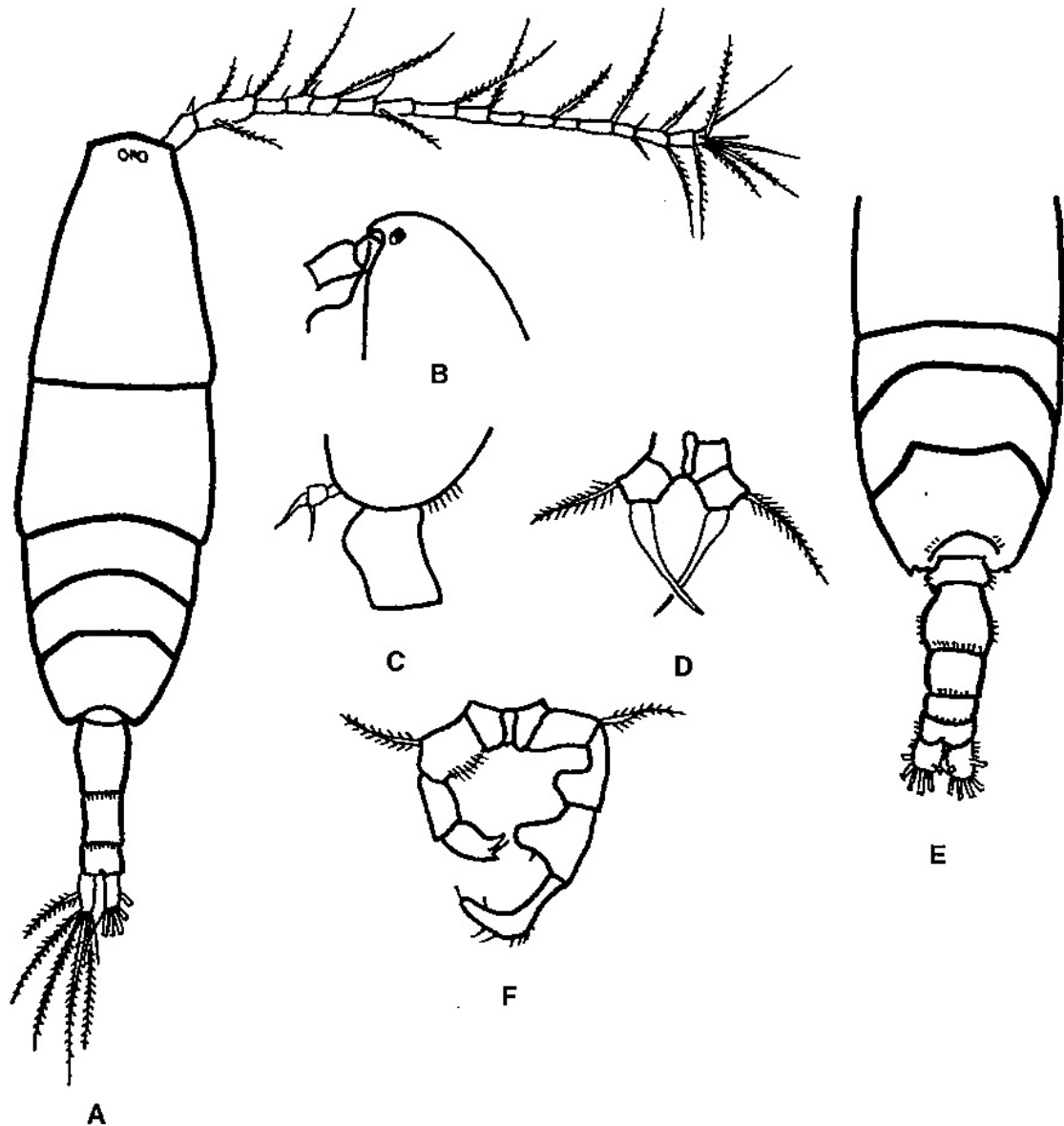


Fig. 47. *Acartia clausi* (A partir de Vives e Schmeleva, 2007, segundo Sars, 1903 e Bradford, 1976). Fêmea: a) corpo, b) vista lateral da cabeça, c) quinto segmento torácico e P<sub>5</sub>, d) P<sub>5</sub>. Macho: e) corpo, f) P<sub>5</sub>.

Espécie muito frequente nas zonas neríticas, enseadas e portos. É comum ser das espécies mais abundantes de copépodes nesses ecossistemas. Apresenta preferência por temperaturas inferiores a 20°C (Conover, 1956, Anraku, 1962). É uma espécie eurihalina podendo ocorrer durante todo o ano ainda que com abundância reduzida em determinados períodos. É uma espécie cosmopolita, presente nos oceanos Atlântico, Pacífico e Índico, muito abundante, sendo das espécies mais estudadas do género *Acartia*, com centenas de publicações que abordam diferentes características

da sua biologia. De forma resumida, e com maior ênfase na sua referência à Península Ibérica pode-se citar os trabalhos de Villate (1991) e de Puelles et al. (2003), em relação ao seu ciclo biológico; Azeiteiro et al. (2005), sobre dinâmica e estrutura de populações; Calbet et al. (2002) e Uriarte et al. (2005), sobre nicho reprodução e produtividade; Alcaraz (1983), Rodriguez, et al. (1985) e Guisande et al. (2002), sobre nicho ecológico e competição interespecífica e Fernandez (1978) sobre fisiologia e metabolismo.

*Acartia (Acanthacartia) bifilosa* Giesbrecht, 1881 (Fig. 48)

Sinonímia: *Acartia (Acanthacartia) bifilosa inermis* Rose, 1929, *Acartia (Acanthacartia) intermedia* (Poppe, 1885), *Acartia bifilosa* (Giesbrecht, 1881)

Ocorrência em Portugal: Santos, A. (1989), Monteiro (1995), Mattos (1995), Mattos et al. (1996), Vieira et al. (2002, 2003a), Morgado et al. (2006), Leandro et al. (2007), Leandro et al. (2013)

Descrição dos estágios de desenvolvimento: Yoon, Shim e Choi (1998).

Clarificação das divergências sobre a espécie: Hirst e Castro-Longoria (1998).

É uma espécie comum e alguns estuários e zonas litorais. Tem sido descrita no Atlântico norte, Mar Mediterrâneo e no oceano Pacífico. Ainda que tenha sido referida, em algumas zonas, em mar aberto, é uma espécie tipicamente estuarina (Hirst e Castro-Longoria (1998), sendo, muitas vezes, um dos copépodes mais abundantes dos estuários (Brylinski, 1981, Collins and Williams, 1981).

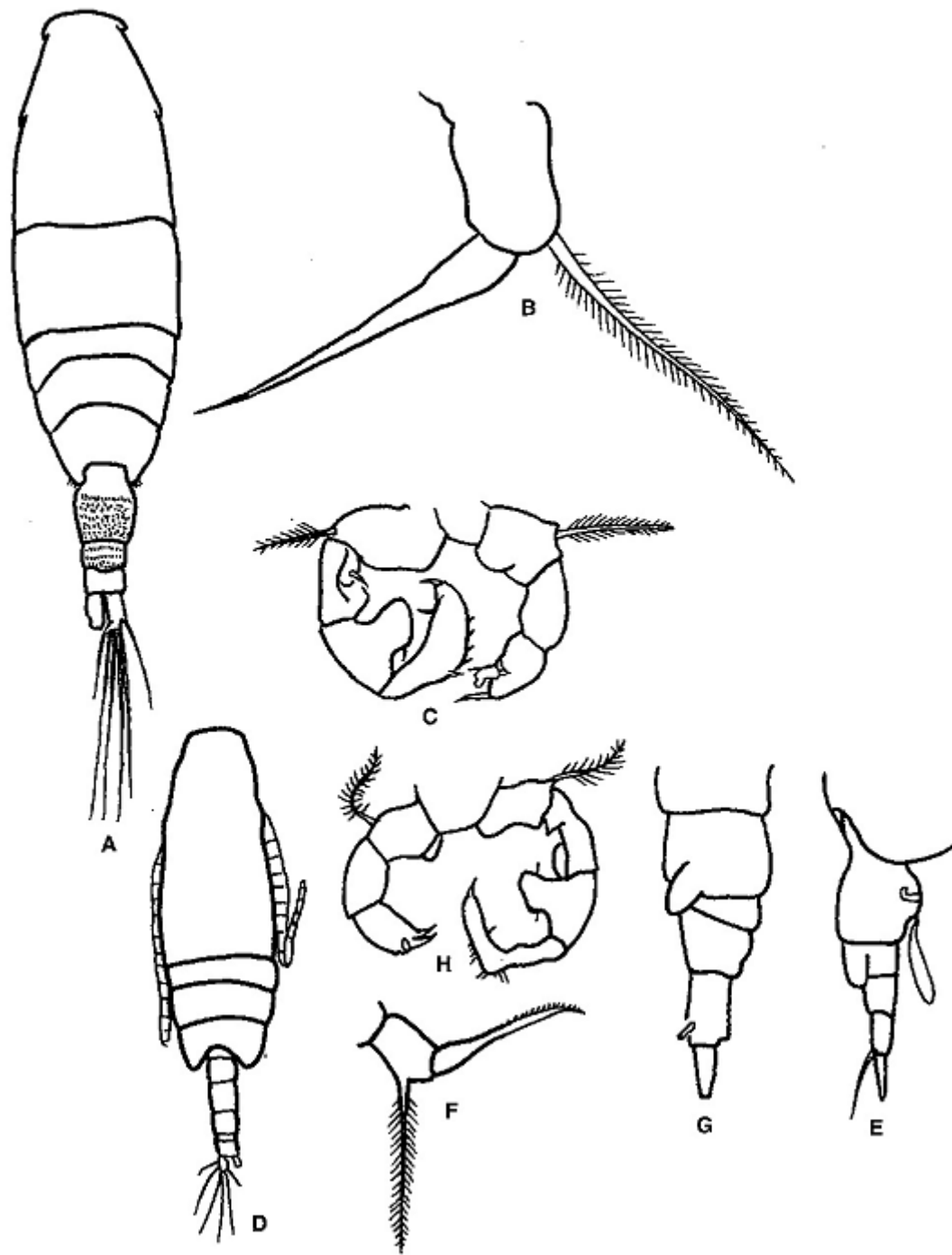


Fig. 48. *Acartia bifilosa* (A partir de Vives e Schmeleva, 2007, segundo Giesbrecht, 1893). Fêmea: a) corpo, b) P<sub>5</sub> c). Macho P<sub>5</sub>. *A. bifilosa inermis* (A partir de Vives e Schmeleva, 2007, segundo Rose, 1929). Fêmea: d) vista dorsal do corpo, e) vista lateral do urossoma, f) P<sub>5</sub>. Macho: g) vista lateral do urossoma, h) P<sub>5</sub>.

*Acartia (Acanthacartia) tonsa* Dana, 1849 (Fig. 49)

Sinonímia: *Acartia (Acanthacartia) giesbrechti* Dahl, 1894, *Acartia gracilis* Herrick, 1887, ? *Acartia (Acartiura) floridana* Davis, 1948, *Acartia tonsa cryophylla* Björnberg, 1963.

Ocorrência em Portugal: Santos, M. C. (1980, 1981, 1990, 1993), Sobral (1982, 1984, 1985), Vilela (1993), Santos, A. (1989), Mattos (1995), Mattos et al. (1996), Morgado et al. (2003), Pastorinho et al. (2003), Viera et al (2003a, 2003b,), Azeiteiro et al. (2005), Morgado et al. (2007), Leandro (2008), Primo et al. (2009), Gonçalves, A. et al. (2012), Leandro et al. (2013).

Descrição dos estágios de desenvolvimento: Sazhina (1985), Sabatini (1990), Leandro et al. (2006).

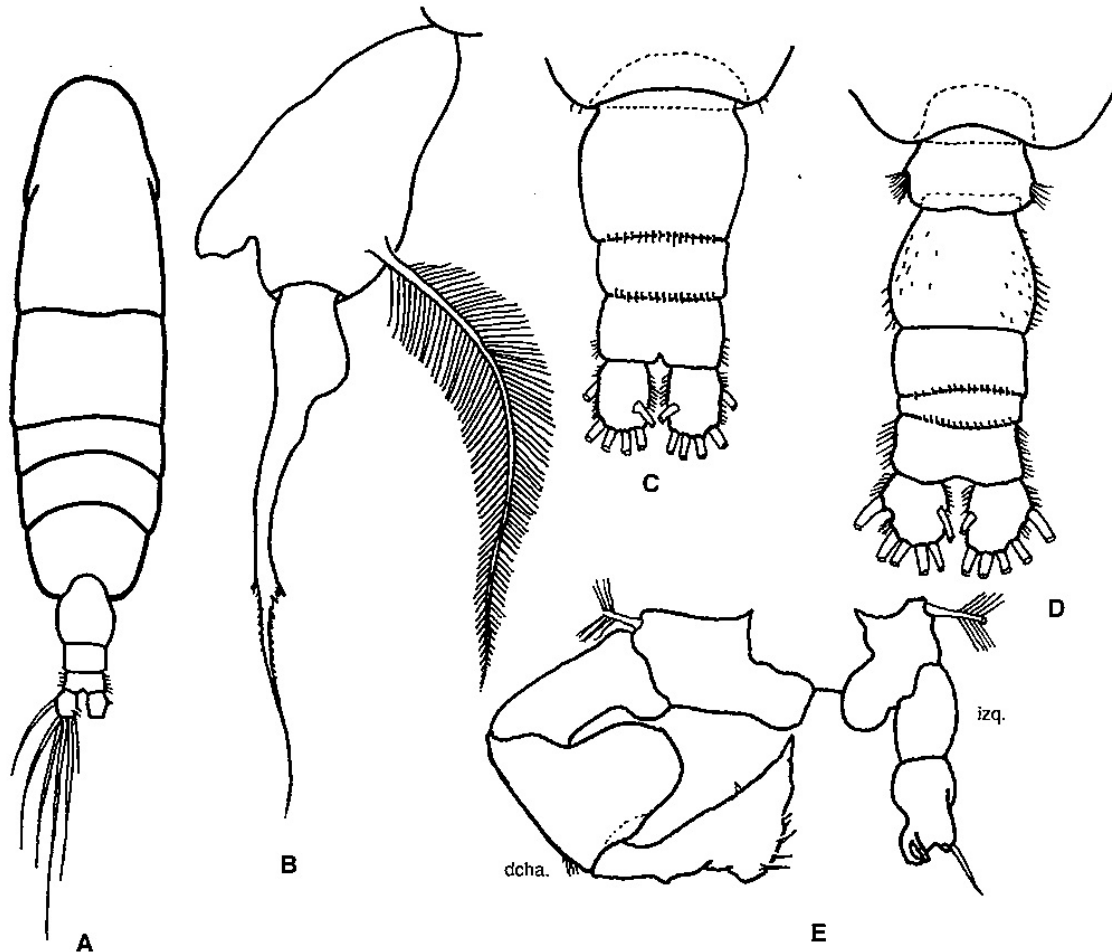


Fig. 49. *Acartia tonsa* (A partir de Vives e Schmeleva, 2007, segundo Rémy, 1927). Fêmea: a) vista dorsal do corpo, b) P<sub>5</sub>, c) urossoma. Macho: d) urossoma, e) P<sub>5</sub>.

É uma espécie cosmopolita encontrada em águas tropicais, subtropicais e temperadas frias com preferência para zonas estuarinas mais quentes, ainda que apresente um grau de tolerância à salinidade extremamente elevado (2 a 33 de acordo com Calliari et al., 2006 e 1 a 72, com um ótimo entre 15 e 22 de acordo com Cervetto et al., 1999). É uma espécie não autóctone na Europa embora tenha sido referenciada desde o início da década de 20 do século passado (Remy, 1927). Possivelmente a sua ocorrência europeia está associada ao transporte em águas de lastro (Mauchline, 1998). Pode apresentar abundâncias extremamente elevadas tendo alguns autores encontrados valores superiores a 10.000 ind.m<sup>-3</sup> em alguns estuários (Vecchione, 1991, Rios-Jara, 1998, Viñas et. al., 2002).

*Paracartia grani* Sars, 1904 (Fig. 50)

Sinonímia: Esta espécie aparece referenciada pela generalidade da literatura como *Acartia grani*.

Ocorrência em Portugal: Candeias (1926, 1932), Vilela (1965, 1972, 1993), Santos, M. C. (1979, 1980, 1981, 1986, 1988, 1990, 1993), Assis et al. (1984), Santos, A. (1989), Vilela e Sampaio (1990), Mattos (1995), Sumares (2012).

Descrição dos estágios de desenvolvimento: Vilela (1972).

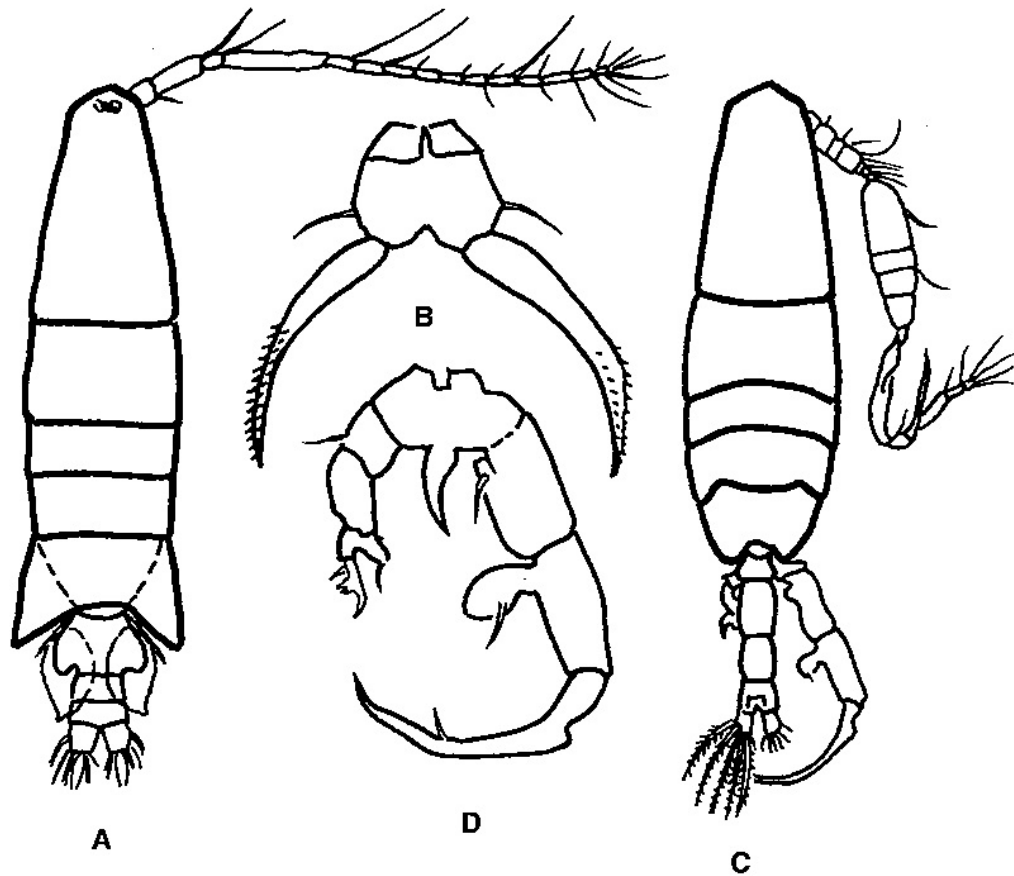


Fig. 50. *Paracartia grani*. (A partir de Vives e Schmeleva, 2007, segundo Sars, 1904).  
 Fêmea: a) vista dorsal do corpo, b) P<sub>5</sub>. Macho: c) vista dorsal do corpo, d) P<sub>5</sub>.

É uma espécie muito comum em ambientes costeiros e estuarinos do Atlântico Norte e do Mar Mediterrâneo. Há ainda a citação dessa espécie para o Golfo da Guiné. (Razouls, et al., 2015). De acordo com Boyer et al., (2013), essa espécie é afetada pela diminuição da temperatura que ocorre no outono, levando a uma diminuição da sua população.

## Literatura Citada

- Alcaraz, M. (1977). Ecología, competencia y segregación en especies congénicas de copépodos (*Acartia*). These Doctoral Univ. Barcelona, 191p.
- Alcaraz, M. (1983). Coexistence and segregation of congeneric pelagic copepods: spatial distribution of the *Acartia* complex in the Ria of Vigo (NW of Spain). *J. Plankton Res.*, 5: 891–900.
- Alcaraz, M. (1984). Asociados congénicos: nichos ecológicos y segregación espacial en el género *Acartia* (Copepoda: Calanoida) de la Ría de Vigo (NO de España). *Cuad. Área Cienc. Mar. Sem. Est. Galegos*, 1: 251-259.
- Anraku, M. (1962). The separation of copepod populations in a natural environment: a summary. *Rapp. Proces-Verbaux Reunions Conseil Perm. Intern. Exploration Mer*, 153: 165-176.
- Aravena, G., Villate, F., Uriarte, I., Iriarte, A. e Ibanez, B. (2009). Response of *Acartia* populations to environmental variability and effects of invasive congenics in the estuary of Bilbao, Bay of Biscay. *Estuar. Coast. Shelf S.*, 83: 621–628.
- Assis, M. E., Sampayo, M. A., e Vilela, M. H. (1984). A Ria de Faro–Olhão. I Pigmentos e formas planctónicas predominantes maio 1972–Maio 1973. *In Seminario Estudos Galegos. Cuad. Area Cienc. Marinas Vol. 1: 217–236.*
- Attrill, M. J. (2002). A testable linear model for diversity trends in estuaries. *J. Animal Ecol.*, 71: 262–269.
- Azeiteiro, U. , Marques, J. C. and Ré, P. (1999) Zooplankton annual cycle in the Mondego river estuary (Portugal). *Arq. Museu Bocage*, 3: 239–263.
- Azeiteiro, U., Marques, S. C., Vieira, L. M. R., Pastorinho, M. R. D., Ré, P. A. B., Pereira, M. J. e Morgado, F. M. R. (2005). Dynamics of the *Acartia* genus (Calanoida: Copepoda) in a temperate shallow estuary (the Mondego estuary) on the western coast of Portugal. *Acta Adriat.*, 46 (1): 7 - 20.
- Azeiteiro, U.M., Marques, J. C., Ré, P. (2000). Zooplankton assemblages in a shallow seasonally tidal estuary in temperate Atlantic Ocean (Western Portugal: Mondego estuary). *Arq. Museu Bocage*, 3: 357–376.

- Barbosa, A. e Chícharo, M. (2011). Hydrology and Biota Interactions as Driving Forces for Ecosystem Functioning. In: Wolanski, E. and McLusky, D. S. (eds.) Treatise on Estuarine and Coastal Science, Vol 10, pp. 7–47. Waltham: Academic Press.
- Belmonte, G., Mazzocchi, M. G., Prusova, I. Y. e Shadrin, N. V. (1994). *Acartia tonsa*: a species new for the Black Sea fauna. *Hydrobiologia*, 292/293: 9-15.
- Belmonte, G., Potenza, D. (2001). Biogeography of the family *Acartiidae* (Calanoida) in the Ponto-Mediterranean Province. *Hydrobiologia*, 453/454: 171–176.
- Berenike, A., Diekmann, S., Clemmesen, C., St. John, M., Paulsen, M. e Peck, M. (2012). Environmental cues and constraints affecting the seasonality of dominant calanoid copepods in brackish, coastal waters: a case study of *Acartia*, *Temora* and *Eurytemora* species in the south-west Baltic. *Mar. Biol.*, 159: 2399–2414.
- Boxshall, G. A. e Halsey, S. H. (2004). An Introduction to Copepod Diversity. Ray Society. London. 966 pp.
- Boyer, S., Bouvy, M., Bonnet, D. (2013) What triggers *Acartia* species egg production in a Mediterranean lagoon? *Estuar. Coast. Shelf S.* 117: 125–135. doi: 10.1016/j.ecss.2012.11.006
- Bradford-Grieve, J. M. (1999). To replace Fiches d'Identification du Zooplankton No. 12. Copepoda. Sub-order: Acartiidae, Genera: *Acartia*, *Paracartia*, *Ptericartia*. ICES Identification Leaflets for Plankton, 181: 1-19.
- Brylinski, J.M. (1981). Report on the presence of *Acartia tonsa* Dana (Copepoda) in the harbour of Dunkirk (France) and its geographical distribution in Europe. *J. Plankton Res.*, 3: 255–260.
- Cabeçadas, G., Monteiro, M., Brogueira, M., Guerra, M., Gaudêncio, M., Passos, M., Cavaco, M., Gonçalves, C., Ferronha, H., Nogueira, M., Cabeçadas, P. e Oliveira, A. (2004). Caracterização ambiental da zona costeira adjacente aos estuários do Tejo e do Sado. *Relat. Cient. Téc. IPIMAR Ser. digital*, 20, 40pp.
- Calbet A., Saiz, E. e Alcaraz, M. (2002). Copepod egg production in the NW Mediterranean: effects of winter environmental conditions. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 237: 173–184.
- Calliari, D., Andersen, C.M., Thor, P., Gorokhova, E., Tiselius, P. (2006). Salinity *Acartia tonsa* and *A. clausi* in different modulates the energy balance and reproductive success of co-occurring copepods ways. *Mar. Ecol.-Prog. Ser.*, 312: 177–188.

- Calliari D, Andersen Borg, M., Thor, P., Gorokhova, E. e Tiselius, P. (2008). Instantaneous salinity reductions affect the survival and feeding rates of the co-occurring copepods *Acartia tonsa* Dana and *A. clausi* Giesbrecht differently. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 362: 18–25.
- Candeias, A. (1926). Première liste des copépodes des côtes du Portugal. *Bull. Soc. Port. Sci. Nat.*, 10(3): 23-58.
- Candeias, A. (1932). Lista adicional de copépodos pelágicos das costas de Portugal. *Mems. Est. Mus. Zool. Univ. Coimbra, Sér. I*(56): 10 pp + I estampa.
- Caudill, C., Bucklin, A. (2004). Molecular phylogeography and evolutionary of the estuarine copepod *Acartia tonsa* on the Northwest Atlantic coast. *Hydrobiologia*, 511: 91-102.
- Cervetto, G., Gaudy, R. e Pagano, M. (1999). Influence of salinity on distribution of *Acartia tonsa* (copepoda calanoida). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 235: 33–45.
- Chaalali, A., Beaugrand, G., Raybaud, V., Goberville, E., David, V., Boët, P e Sautour, B. (2013) Climatic Facilitation of the Colonization of an Estuary by *Acartia tonsa*. *PLoS ONE*, 8(9): e74531. doi:10.1371/journal.pone.0074531.
- Chícharo, L., Chícharo, M.A., Ben-Hamadou, R., 2006. Use of a hydrotechnical infrastructure (Alqueva dam) to regulate planktonic assemblages in the Guadianaestuary: basis for sustainable water and ecosystem services management. *Estua. Coastal Shelf S.*, 70: 3–18.
- Cohen, R. E., Doyle, J. M. (1984). Notes on the ecology, development and taxonomy of common calanoid copepods of the Georges Bank-Gulf of Maine region. Woods Hole Laboratory Reference Document Number 84-02. Northeast Fisheries Center, Woods Hole Laboratory, Woods Hole, Massachusetts 02543 (MARMAP Contribution MEDNEFC 84-01).
- Collins, N.R., Williams, R. (1981). Zooplankton of the Bristol channel and severn estuary. The distribution of four copepods in relation to salinity. *Mar. Biol.*, 64: 273–283.
- Conover, R. J. (1956). Oceanography of Long Island Sound 1952-1954. 6. Biology of *Acartia clausi* and *Acartia tonsa*. *Bull. Bingham, Oceanogr. Coll.*, 15: 156-233.

- Conover, R. J. (1957). Notes on the seasonal distribution of zooplankton in Southampton water with special reference to the genus *Acartia*. *Annu. Mag. Nat. Hist.* 10: 63-67.
- Conway, D. V. P. (2006). Identification of the copepodite developmental stages of twenty-six North Atlantic copepods. *Marine Biological Association of the United Kingdom Occasional Publications*, 21 (revised edition). 35 pp.
- Cruz dos Santos, M. G. (1992). Ciclo anual da produção zooplanctónica na região NW da costa portuguesa (Figueira da Foz). *Estágio de Licenciatura. Fac. Ciências, Univ. Lisboa*.
- Cunha, M. E. e Massapina, C. (1984). Contribution to the zooplankton community analysis of the Ria de Faro-Olhão. *Cuad. Area C. Mar. Seminario Estudos Galegos*, 1: 237-250.
- David, V., Sautour B. e Chardy, P. (2007). Successful colonization of the calanoid copepod *Acartia tonsa* in the oligo-mesohaline area of the Gironde estuary (SW France) – Natural or anthropogenic forcing? *Estuar. Coast. Shelf S.*, 71: 429–442.
- De Meester, L., Vyverman, W. (1997). Diurnal residence of the larger stages of the calanoid copepod *Acartia tonsa* in the anoxic monimolimnion of a tropical meromictic lake in New Guinea. *J. Plankton Res.*, 19: 425–434.
- de Puellas, M. F., Grás, D. and Hernández-León, S. (2003), Annual Cycle of Zooplankton Biomass, Abundance and Species Composition in the Neritic Area of the Balearic Sea, Western Mediterranean. *Mar. Ecol.*, 24: 123–139.
- Deevey, G.B. (1948). The zooplankton of Tisbury Great Pond. *Bull. Bingham Oceanogr. Coll.*, 15: 156-233.
- Deevey, G. B. (1952). A survey of the zooplankton of Block Island Sound, 1943-1946. *Bull. Bingham Oceanogr. Coll.*, 13( 3): 65-119.
- Diodato, S.L., Hoffmeyer, M.S., 2008. Contribution of planktonic and detritic fractions to the natural diet of mesozooplankton in Bahía Blanca Estuary. *Hydrobiologia* 614: 83–90.
- Domingues, R., Barbosa, A. e Galvão, H. (2005). Nutrients, light and phytoplankton succession in a temperate estuary (the Guadiana, south-western Iberia). *Estuar. Coast. Shelf S.* 64: 249-260.

- Domingues, R., Barbosa, A., Sommer, U. e Galvão, H. (2012). Phytoplankton composition, growth and production in the Guadiana estuary (SW Iberia): unraveling changes induced after dam construction. *Sci. Total Environ.*, 416: 300-313.
- Domingues, R., Barbosa, A. e Galvao, H. (2014). River damming leads to decreased phytoplankton biomass and disappearance of cyanobacteria blooms. *Estuar. Coast. Shelf S.*, 136: 129–138.
- Drira Z, Bel Hassen, M, Ayadi H, Aleya L. (2013). What factors drive copepod community distribution in the Gulf of Gabes, Eastern Mediterranean Sea?, *Environ. Sci. Pollut. Res.*, Doi 10.1007/s11356-013-2250-4
- Escamilla, B., Ordóñez-López, U. e Suárez-Morales, E. (2011). Spatial and seasonal variability of *Acartia* (Copepoda) in a tropical coastal lagoon of the southern Gulf of Mexico. *Rev. Biol. Mar. Oceanogr.* 46(3): 379-390.
- Edwards, M. H. (1830). Extraits de recherches pour servir à l’histoire naturelles des crustacées amphipodes. *Ann. Sci. Naturelles*, 20: 353-399.
- Farabegoli, A.I., Ferrari, I., Manzoni, C., Pugnetti, A. (1989). Prima segnalazione nel Mare Adriatico del copepode calanoide *Acartia tonsa*. *Nova Thalassia* 10, Suppl., 1: 207-208.
- Feoli, E ., Ganis, P. e Woldu, Z. (1988). Community niche, an effective concept to measure diversity of gradients and hyperspaces. *Coenoses*, 3(2): 79-82.
- Ferreira, S. 2009. Identification of calanoid copepods and copepod eggs from Guadiana River to determine the egg production rate in *Acartia* spp. Tese de Licenciatura em Biologia Marinha, Univ. Algarve.
- Fernandez, F., 1978. Metabolismo y alimentacion en copepodos planctonicos del Mediterraneo: respuesta a la temperatura. *Inv. Pesq.*, 42(1): 97–139.
- Frisch, D., Rodriguez-Perez, H. e Green, A. J. (2006). Invasion of artificial ponds in Doñana Natural Park, southwest Spain, by an exotic estuarine copepod. *Aquatic Conserv: Mar. Freshw. Ecosyst.*, 16: 483–492.
- Gaudy, R., Cervetto, G. e Pagano, M. (2000). Comparison of the metabolism of *Acartia clausi* and *A. tonsa*: influence of temperature and salinity. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 247: 51–65.

- Gaudy, R. e Vinhas, M. D. (1985). Premiere signalization en Mediterranee du copepode pelagique *Acartia tonsa*. Rapp. Comm. int. Mer Medit. 29: 227-229.
- Gillet, N.P.; Graf, H.F.; Osborn, T.J. (2003). Climate change and the North Atlantic Oscillation. In James W. Hurrell, Yochanan Kushnir, Geir Ottersen, e Martin Vsibeck (edit.), The North Atlantic Oscillation: Climatic significance and environmental impact. Trans. Amer. Geophys. Union: 193-209
- Gonçalves, J. M. A., Reis, C. A. S. e Monteiro, A. S. (1988). Estrutura de comunidades zooplanctónicas na “Ria Formosa” (Zona das Quatro-Águas, Tavira). 5º Congresso do Algarve, 1: 413-418.
- Gonçalves, A.M.M., Pardal, M.A., Marques, S.C., Mendes, S., Fernández- Gómez, M.J., Galindo-Villardón, M.P., Azeiteiro, U.M., 2012a. Diel vertical behavior of Copepoda community (naupliar, copepodites and adults) at the boundary of a temperate estuary and coastal waters. Estuar. Coast. Shelf S., 98: 16-30. doi:10.1016/j.ecss.2011.11.018.
- Gravili, C., Belmonte, G., Cecere, E., Denitto, F. e Giangrande, A. (2010). Non-indigenous species (NIS) along the Apulian coast, Italy. Chem.Ecol., 26: 121-142.
- Greenwood, J. (1981). Occurrence of congeneric pairs of *Acartia* and *Pseudodiaptomus* species (Copepoda, Calanoida) in Moreton bay, Queensland . Estuar. Coast. Shelf S., 13: 591-596.
- Gubanova A. D. (2000). Occurrence of *Acartia tonsa* Dana in the Black Sea. Was it introduced from the Mediterranean? Medit. Mar. Sci., 1: 105-109.
- Guisande, C., Maneiro, I., Riveiro, I., Barreiro, A. e Pazos, Y. (2002). Estimation of copepod trophic niche in the field using amino acids and marker pigments. Mar. Ecol. Prog. Ser., 239:147–156.
- Hajderi, E. (1995). Osservazioni sui copepodi del Mare di Marmara. Biol. Mar. Medit. 2: 541–542.
- Hardin, G. (1960). "The Competitive Exclusion Principle". Science, 131 (3409): 1292–1297.
- Hirst, A.G. e Castro-Longoria ,E. (1998) *Acartia bifilosa* (Copepoda: Calanoida): a clarification of the species and its varieties *inermis* and *intermedia*. J. Plankton Res., 20: 1119–1130.

- Hoffmeyer, M. S. (2004). Decadal change in zooplankton seasonal succession in the Bahía Blanca estuary, Argentina, following introduction of two zooplankton species. *J. Plankton Res.* 26: 181–189.
- Hubareva, E., Svetlichny, L., Kideys, A. e Isinibilir, M. (2008). Fate of the Black Sea *Acartia clausi* and *Acartia tonsa* (Copepoda) penetrating into the Marmara Sea through the Bosphorus. *Est. Coast. Shelf S.*, 76: 131–140.
- Hutchinson, G. E., (1961). The paradox of plankton. *The Am. Nat.*, 95: 137-143.
- Hurrell, J.W. (1995). Decadal Trends in the North Atlantic Oscillation: regional temperatures and Precipitation. *Science*, 269: 676-679.
- Hurrell, J.W.; Van Loon, H. (1997). Decadal variations in climate associated with the North Atlantic Oscillation. *Clim. Chang.*, 36: 301-326.
- INIP (1985a). Projecto “Ciclo de produção planctónica na costa portuguesa e sua relação com os recursos pesqueiros”. Cruzeiro 02050885 – agosto 1985.
- INIP (1985b). Projecto “Ciclo de produção planctónica na costa portuguesa e sua relação com os recursos pesqueiros”. Cruzeiro 02091185 – novembro 1985.
- INIP (1986a). Projecto “Ciclo de produção planctónica na costa portuguesa e sua relação com os recursos pesqueiros”. Cruzeiro 02020186 – janeiro/fevereiro 1986.
- INIP (1986b). Projecto “Ciclo de produção planctónica na costa portuguesa e sua relação com os recursos pesqueiros”. Cruzeiro 02040386 – março/abril 1986.
- Jeffries, H. P. (1962). Succession of two *Acartia* species in estuaries. *Limnol. Oceanogr.*, 7(3): 354-364.
- Jeffries, H. P. (1967). Saturation of estuarine zooplankton by congeneric associates. **In:** Lauff, G. M. (Editor). *Estuaries*, Am. Assoc. Adv. Sci, Washington, DC, Publ., 83: 500-508.
- Jensen, K. R. (2010): NOBANIS – Invasive Alien Species Fact Sheet – *Acartia tonsa* – From: Identification key to marine invasive species in Nordic waters – NOBANIS [www.nobanis.org](http://www.nobanis.org), Date of access 20/06/2015.
- Jespersen, P. (1933). Planktonfaunaen i Ringkøbing Fjord og Nymindestrømmen 1914-30. [The plankton fauna in Ringkøbing Fjord and the Nyminde Inlet] **In:** R. Spärck (ed.) 1933-1936. *Ringkøbing Fjords Naturhistorie i Brakvandsperioden 1915 - 31pp.* 49-61. [em dinamarquês com sumário em inglês]

- Kaartvedt S, Aksnes DL (1992). Does Freshwater Discharge Cause Mortality of Fjord-Living Zooplankton? *Estuar Coast Shelf S.*, 34: 305-313.
- Károlyi, G., Péntek, Á., Scheuring, I., Tél, T., Toroczkai, Z. (2000). Chaotic flow: the physics of species coexistence. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 97: 13661-13665.
- Katsanevakis, S, Wallentinus, I., Zenetos, A., Leppäkoski, E., Çinar, M. E., Oztürk, B., Grabowski, M., Golani, D. e Cardoso, A. C. (2014). Impacts of invasive alien marine species on ecosystem services and biodiversity: a pan-European review. *Aquat. Invasions*, 9(4): 391-423.
- Klie.W. (1933). Neues zur Crustaceen-Fauna Nordwestdeutschlands!. *Abh. Naturw. Ver. Bremen*, 28: 271-276.
- Knapp, A., Michaels, A., Close, A., Ducklow, H., Dickson, A., (1996). Protocols for the Joint Global Ocean Flux Study (JGOFS) Core Measurements. JGOFS Report Nr 19, Reprint of the IOC Manuals and Guides No. 29. UNESCO, Bergen.
- Kunz.V.(1935): Zur Oekologie der Copepoden Schleiswig-Holsteins und der Kieler Buchf. *Schriften Naturw. Ver. Schleiswig-Holsteins*, 21: 84-132.
- Lakkis, S. (1994). Coexistence and competition within *Acartia* (Copepoda, Calanoida) congeners from Lebanese coastal water: niche overlap measurements. *Hydrobiologia*, 292/293: 481–490.
- Lance, J. (1963). The salinity tolerance of some estuarine planktonic copepods. *Limnol. Oceanogr.*, 8: 440–449
- Lance, J. (1964). The salinity tolerances of some estuarine planktonic crustaceans. *Biol. Bull.*, 127(1): 108-118.
- Lawrence, D., Valiela, I., e Tomasky, G. (2004). Estuarine calanoid copepod abundance in relation to season, salinity, and land-derived nitrogen loading, Waquoit Bay, MA. *Estuar. Coast. Shelf S.*, 61: 547–557.
- Leandro, S. (2008). Environmental forcing of an estuarine gradient of zooplankton abundance and production. PhD Thesis. University of Aveiro, Aveiro.
- Leandro, S. M., Morgado, F, Pereira, F e Queiroga, H. (2007). Temporal changes of abundance, biomass and production of copepod community in a shallow temperate estuary (Ria de Aveiro, Portugal). *Estuar. Coast. Shelf S.*, 74: 215-222.

- Leandro, S. M., Tiselius, P. e Queiroga, H. (2006). Growth and development of nauplii and copepodites of the estuarine copepod *Acartia tonsa* from southern Europe (Ria de Aveiro, Portugal) under saturating food conditions. *Mar. Biol.*, 150: 121-129.
- Leandro, S. M., Tiselius, P. e Queiroga, H. (2013). Spatial and temporal scales of environmental forcing of *Acartia* populations (Copepoda: Calanoida) in the Canal de Mira (Ria de Aveiro, Portugal). *ICES J. Marine Sci.*, doi: 10.1093/icesjms/fst008.
- Leandro S. M, Tiselius P, Marques S. C, Azeiteiro, F., Correia, C., Sá, P. e Queiroga, H. (2014) Copepod production estimated by combining in situ data and specific temperature-dependent somatic growth models. *Hydrobiologia*, doi:10.1007/s10750-014-1833-5.
- Lee, W. and McAlice, B. (1979). Seasonal succession and breeding cycles of three species of *Acartia* (Copepoda: Calanoida) in a Maine Estuary. *Estuaries*, 2 (4): 228-235.
- Lehman, J. e Caceres, C. (1993). Food-web responses to species invasion by a predatory invertebrate: Bythotrephes in Lake Michigan. *Limnol. Oceanog.*, 38: 879–891.
- Leppäkoski, E., Gollasch, S., Gruszka, P, Ojaveer, H, Olenin, S. e Panov, V. (2002). The Baltic—a sea of invaders. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 59: 1175–1188.
- Mallin, M. (1991). Zooplankton abundance and community structure in a mesohaline North-Carolina estuary. *Estuaries* 14: 481–488.
- Margalef, R. (1967) . Laboratory analogues of estuarine plankton system . In G . H . Lauf (ed.), *Estuaries*. American Association for the Advancement of the Science 83. Washington DC, 757 pp.
- Marques, S., Azeiteiro, U. M., Marques, J. e Pardal, M. (2006) Zooplankton and ichthyoplankton communities in a temperate estuary: spatial and temporal patterns. *J. Plankton Res.*, 28-3: 297-312.
- Marques, S.C., Azeiteiro, U.M., Martinho, F., Pardal, M.A. (2007). Climate variability and planktonic communities: the effect of an extreme event (severe drought) in a southern European estuary. *Estuar. Coast. Shelf S.*, 73: 725-734.
- Massapina, C. (1982). Contribuição para o estudo das comunidades zooplanctónicas da Ria de Faro-Olhão. Estágio de Licenciatura. Faculdade de Ciências, Universidade de Lisboa, 130 pp + 30 estampas.

- Mattos, M. (1995). Distribuição espaço-temporal do zooplâncton no estuário do rio Mira. Rel. Cient. Téc. Inst. Port. Invest. Marít., 11, 29p.
- Mattos, M., Azeiteiro, U e Morgado, F. (1996). Composition, structure and sex rate of copepods of Ria de Aveiro (Portugal). Acta 2<sup>nd</sup> European Crustace Conference, 2-6 Setembro, 1996, Liège, Bélgica.
- Mauchline, J. (1998) The biology of calanoid copepods. Adv. Mar. Biol., 33, 701pp.
- McAlice, B. (1981). On the post-glacial history of *Acartia tonsa* (Copepoda: Calanoida) in the Gulf of Maine and the Gulf of St. Lawrence. Mar. Biol., 64: 267-272.
- Miller, C. (1983). The zooplankton of estuaries. In: Ketchum, B.H. (Ed.), Estuaries and Enclosed Seas. Elsevier Science, Amsterdam: 293-310.
- Monteiro, M. T. (1995). Distribuição e dinâmica sazonal do zooplâncton nas zonas superior, média e inferior do estuário do Sado. Bol. Inst. Port. Invest. Marít., 1:49-63.
- Morais, P. e Domingues, R. (2006). The Guadiana estuary: a journey through time. ECSA Bulletin, 50: 8-10.
- Morais, P. (2008). Review on the major ecosystem impacts caused by damming and watershed in an Iberian basin (SW-Europe): focus on the Guadiana estuary. Ann. Limnol., 44(2): 105-117.
- Morais, P., Chícharo, M.A. e Chícharo, L. (2009). Changes in a temperate estuary during the filling of the biggest European dam. Science of The Total Environment 407: 2245-2259, doi:10.1016/j.scitotenv.2008.11.037.
- Morais, P., Martins, F., Chícharo, M.A., Lopes, J. e Chícharo, L., (2012). Merging anchovy eggs abundance into a hydrodynamic model as an assessment tool for estuarine ecohydrological management. River Res. Appl., 28: 160-176, doi:10.1002/rra.1443.
- Morgado F. (1997). Ecologia do zooplâncton da Ria de Aveiro. Tese de doutoramento, Universidade de Aveiro, pp. 427.
- Morgado, F., Queiroga, H., Melo, F. e Sorbe, J. C. (2003). Zooplankton abundance in a coastal station off the Ria de Aveiro inlet (north-western Portugal): relations with tidal and day/night cycles. Acta Oecologica 24, S175-S181.

- Morgado, F., Pastorinho M. R., Quintaneiro C. e Ré, P. (2006). Vertical distribution and trophic structure of the macrozooplankton in a shallow temperate estuary (Ria de Aveiro, Portugal). *Sci. Mar.*, 70: 177-188.
- Morgado, F., Quintaneiro, C., Rodrigues, E., Pastorinho, M. R., Nicolau, P. B., Vieira, L. e Azeiteiro, U. (2007). Composition of the trophic structure of zooplankton in a shallow temperate estuary (Mondego Estuary, western Portugal). *Zool. Stud.* 46:57-68.
- Muha, T., Chícharo, L., Morais, P., Pereira, R., Ben-Hamadou, R., Cruz, J. e Chícharo, M. (2012). The effect of distinct hydrologic conditions on the zooplankton community in an estuary under Mediterranean climate influence. *Ecohydrol. Hydrobiol.* 12(4): 327-335.
- Neto, T. and Paiva, I. (1984). Algumas considerações sobre o zooplâncton da Costa Algarvia. 3º Congresso do Algarve, 1(57):443-441.
- Ogilvie, H. S. (1953). Copepod nauplii (I) and (II). *Cons. Int. Explor. Mer, Zooplankton Sheet 50 and 60, 1-4 e 1-4.*
- Paffenhöfer, G., e Stearns, D. (1988). Why is *Acartia tonsa* (Copepoda, Calanoida) restricted to nearshore environments? *Mar. Ecol.-Prog. Ser.*, 42:33-38.
- Pastorinho, R., Vieira, L., Ré, P., Pereira, M. e Bacelar-Nicolau, P. (2003). Distribution, production, histology and histochemistry in *Acartia tonsa* (Copepoda: Calanoida) as means for life history determination in a temperate estuary (Mondego estuary, Portugal). *Acta Oecol.*, 24: 259–273.
- Polk, P. (1977): 'Inventarisatie plankton - Fauna and Flora'. *Proj. Nat. Rech. Dev. Belg.* id. Nihoul et Conninck, Project Mer, rapport final.: 233-252.
- Primo, A., Azeiteiro, U., Marques, S., Martinho, F., Pardal, M. (2009). Changes in zooplankton diversity and distribution pattern under varying precipitation regimes in a southern temperate estuary. *Estuar. Coast. Shelf S.*, 82: 341-347.
- Razouls C., de Bovée F., Kouwenberg J. e Desreumaux, N. (2015). - Diversity and Geographic Distribution of Marine Planktonic Copepods. Disponível em <http://copepodes.obs-banyuls.fr/en>

- Redeke, H. (1934). 'On the occurrence of two pelagic copepods, *Acartia bifilosa* and *Acartia tonsa*. in the brackish waters of the Netherlands'. J. Cons. Int. Explor. Mer. 9: 39-45.
- Remane, A. (1934). Die Brackwasserfauna. Zoologischer Anzeiger (Supplement), 7, 34–74.
- Remane, A. e Schlieper, C. (1971). Biology of Brackish Water. E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung, Stuttgart.
- Remy, P. (1927). Note sur un copepode de l'eau saumfitre du canal de Caen a la mer, *Acartia tonsa*, Dana. Ann. Biol. Lacustre, 15: 169-186.
- Rios-Jara, E. (1998). Spatial and temporal variations in the zooplankton community of Phosphorescent Bay, Puerto Rico. Estuar. Coast. Shelf S., 46: 797-809.
- Rodriguez, V., Rodriguez, J e Niell, F. (1985). Coexistencia de espécies congénicas de *Acartia* (Copepoda) en sistemas alterados: una aproximación empleando la teoria del nicho. Inv. Pesq., 49(1): 15-34.
- Rose, M. (1929). Copépodes pélagiques particulièrement de surface provenant des campagnes scientifiques de S.A.S. le Prince Albert Ier de Monaco. Resultats des Campagnes Scientifiques du Prince de Monaco, 78: 1-126, pls 1-6.
- Ruiz, G., Fofono, P, Hines, A. e Grosholz, E. (1999). Non-indigenous species as stressors in estuarine and marine communities: assessing invasion impacts and interactions. Limnol. Oceanogr., 44: 950–972.
- Sabatini, M. E. (1990) The developmental stages (copepodid-I to copepodid-VI) of *Acartia tonsa* Dana, 1849 (Copepoda, Calanoida). Crustaceana, 59: 53–61.
- Santos, A. M. M. (1989). Copépodes na Ria Formosa : comparação de uma zona de barra com uma zona interior-parte 1 : métodos de captura-parte 2. Estágio de Licenciatura, Univ. Algarve, 74 pp.
- Santos, M. C. S. (1979). Contribuição para o estudo do zooplâncton do rio Sado com vista à análise do impacte da Central Termoeléctrica de Setúbal. Estágio de Licenciatura. Fac. Ciências, Univ. Lisboa. Publ. SEA., 98 pp.
- Santos, M. C. S. (1980). Estudo do zooplâncton do estuário do rio Sado. Fase I. Plub. SEA., 30 pp.
- Santos, M. C. S. (1981). Estudo do zooplâncton do estuário do rio Sado. Fase II. Plub. SEA., 45 pp.

- Santos, M. C. S. (1985). Estudo do zooplâncton da Lagoa de Albufeira In: Caracterização ecológica da Lagoa de Albufeira, suas potencialidades de utilização. Relatório LNETI.: 464-494.
- Santos, M. C. (1986). Estudo do Zooplâncton da Ria de Alvor integrado no Plano Director de Aproveitamento e Valorização da Ria de Alvor. In: Caracterização Ecológica da Ria de Alvor. Plano Geral Director de Aproveitamento e Valorização da Ria de Alvor. Relatório LNETI.: 444-474.
- Santos, M. C. S. (1988). Ciclo anual do zooplâncton da Ria de Alvor. 5º Congresso do Algarve, 1: 427-435.
- Santos, M. C. S. (1990). Repartição espaço-temporal do zooplâncton no estuário do rio Sado. Provas de Acesso à Categoria de Investigador Auxiliar. LNETI, 259 pp.
- Santos, M. C. S. (1993). Sobre a ocorrência de espécies congéneres no estuário do rio Sado. Bol. Uca, 1: 430-443.
- Sazhina, L. (1960). Développement des Copépodes de la Mer Noire I. Stades "nauplius" d'*Acartia clausi* Giesb., *Centropages krøyeri* Giesb., *Oithona minuta* Krietz. Trudy Sevast. biol. Sta., 13: 49-67. (em russo).
- Sazhina L. (1985). Naupliusy massovykh vidov pelagickeskikh kopepod Mirovogo okeana. Opredelitel'. Kiev, Nauk. Dumka: 1-238. (em ucraniano).
- Sazhina, L. (1987). Reproduction, growth, production of marine copepods. Kiev, 156 pp.
- Scheffer, M., Rinaldi, S., Huisman, J. e Weissing, F. (2003). Why plankton communities have no equilibrium: solutions to the paradox. *Hydrobiologia* 491, 9-18.
- Sei, S. e Ferrari, I. (2006). First record of occurrence of *Acartia tonsa* (Copepoda: Calanoida) in the Lesina lagoon (south Adriatic Sea – Mediterranean Sea), JMBA2 - Biodiversity Records.
- Seuront, L. (2005). First record of the calanoid copepod *Acartia omorii* (Copepoda: Calanoida: Acartiidae) in the southern bight of the North Sea. *J. Plankton Res.*, 27: 1301–1306.
- Siudzinski, K. (1968). Ecology of species of the genus *Acartia* in the Baltic. ICES. Plankton Committee, L:11, 4 pp.
- Smirnov, S. (1935): Ober das Auftreten von *Acartia tonsa* Dana (Copepoda) in Finnischen Meerbusen'. *C.R. Acad. Sci. U.R.S.S.* 3(5), 237-240.

- Sobral, P. (1982). Zooplâncton do estuário do Tejo. C.N.A./Tejo, 16, 19 pp.
- Sobral, P. (1984). Zooplâncton do estuário do Tejo. Distribuição e Abundância. Scientific Workshop on Estuarine Process: an application to the Tagus estuary. Proc. Unesco/IOC/CAN workshop, Lisboa, 13 a 16 dezembro 1982: 371-394.
- Sobral, P. (1985). Distribuição de *Acartia tonsa* Dana no estuário do Tejo e sua relação com *Acartia clausi* Giesbrecht. Bol. Inst. Nac. Invest. Pescas, 13: 61-75.
- Soetaert K. e Herman, P. (1994) One foot in the grave: zooplankton drift into the Westerschelde estuary (The Netherlands). Mar Ecol Prog Ser., 105:19-29.
- Sumares, L. B. (2012). The effect of abiotic and biotic variables on culturing conditions of Calanoid copepod *Acartia grani*. Tese de Mestrado, Inst. Ciências Biomédicas Abel Salazar, Porto. 138 pp.
- Tester, P. e Turner, T (1991). Why is *Acartia tonsa* restricted to estuarine habitats. Proc. 4th Int. Conf. on Copepoda, Vol I (special issue), Bull. Plankton Soc. Jpn, pp. 603-611.
- Tranter, D. J. e Abrams, S. (1971) . Coexistence of species of Acartiidae (Copepoda) in the Cochin backwater, a monsoonal estuarine lagoon. Mar. Biol . 11 : 222-224.
- Trigo R.M.; Osborn, T.J.; Corte-Real, J. (2002). Influência da Oscilação do Atlântico Norte no Clima do continente europeu e no caudal dos rios ibéricos atlânticos. Finisterra, Revista Portuguesa de Geografia, 37: 5-31
- Ueda H. 1987. Temporal and spatial distribution of the two closely related *Acartia* species *Acartia omorii* and *Acartia hudsonica* copepoda calanoida in a small inlet water of Japan. Estuar. Coast. Shelf S., 24: 691-700.
- Ulbricht, U.; Christoph, M. Pinto, J.G.; Corte-Real, J. (1999) – Dependence of winter precipitation over Portugal on NAO and baroclinic activity. Inter. J. Climatol., 19: 379-390.
- Uriarte, I. e Villate, F. (2005). Differences in the abundance and distribution of copepods in two estuaries of the Basque coast (Bay of Biscay) in relation to pollution. J. Plankton Res., 27: 863–874.
- Uriarte, I., Cotano, U., Villate, F. (2005). Effects of estuarine conditions and organic enrichment on the fecundity and hatching success of *Acartia clausi* in contrasting systems. J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 320: 105–122.

- Uysal, Z., Kideys, A., Shmeleva, A., Zagorodnyaya, J. e Ubanova, A. (2002). Checklist of copepods (Calanoida and Podoplea) from the northern Levantine basin shelf waters. *Hydrobiologia*, 482: 15-21
- Vecchione, M. (1991). Long-term trends in the abundance of the copepod *Acartia tonsa* in the Calcasieu Estuary. *Contrib. Mar. Sci.*, 32: 89-101.
- Vieira, L, Ré, P., Morgado, F., Pereira, J. J., Marques, J. C. e Azeiteiro, U. (2002), Population dynamics, biometry and production of *Acartia bifilosa* var. *inermis* (Crustacea: Copepoda) in a temperate estuary (Mondego estuary, Western Portugal). *Arq. Mus. Bocage, Nova Série*, 3(17): 423-442.
- Vieira, L., Azeiteiro, U., Ré, P., Pastorinho, R., Marques, J. C. e Morgado, F. (2003a). Zooplankton distribution in a temperate estuary (Mondego estuary southern arm: Western Portugal). *Acta Oecologica* 24: S163- S173.
- Vieira, L., Morgado, F, Ré, P., Nogueira, A., Pastorinho, R., Pereira, M. J., Marques, J. C. e Azeiteiro, U. (2003b). Population dynamics, biometry and production of *Acartia clausi* (Crustacea: Copepoda) in a temperate estuary (Mondego estuary, Western Portugal). *Invertebr. Repr. Dev.*, 44(1): 9-15.
- Villate, F. (1982). Contribución al conocimiento de las especies de *Acartia* autoctonas de zonas salobres: *Acartia* (*Paracartia*) *grani*, G.O. Sars en la ria de Mundaka (Vizcaya, Espana). *Kobie*, 12: 76-81.
- Villate, F. (1991). Annual cycle of zooplankton community in the Abra Harbor (Bay of Biscay): abundance, composition and size spectra. *J. Plankton Res.*, 13: 691–706
- Vilela, M. H. (1965). Copépodes da Ria de Faro-Olhão. *Notas e Estudos Inst. Biol. Marit.* 31, 38 pp + 14 estampas.
- Vilela, M. H. (1968). Copepodes do N.R.P. Faial, 1958-1959. *Notas e Estudos Inst. Biol. Marit.*, 35: 1-55.
- Vilela, M. H. (1972). The developmental stages of the marine calanoid copepod *Acartia grani* Sars bred in the laboratory. *Notas e Estudos do Inst. Biol. Mar.*, 40, 20 pp + XVIII pl.
- Vilela, M. H. (1993). Estudo dos factores ecológicos num viveiro de peixe do estuário do Sado. Composição da comunidade zooplanctónica ao longo de um ano. *Bol. Uca*, 1: 352-379.

- Vilela, M. H. e Sampayo, M. A. (1990). Estudos de plâncton num viveiro fertilizado para crescimento de pós-larvas de *Pnaeus japonicus* Bate, na Ria Formosa. Relat. Téc. Cient. INIP, Lisboa, 34, 29 pp.
- Viñas, M. D., Negri, R. M., Ramirez, F. C., e Hernandez, D. (2002). Zooplankton assemblages and hydrography in the spawning area of anchovy (*Engraulis anchoita*) off Rio de la Plata estuary (Argentina – Uruguay). Mar. Freshwater Res., 53: 1031–1043.
- Vincent, D., Luczac C. e Sautour B. (2002). Effects of a brief climatic event on zooplankton community structure and distribution in Arcachon Bay (France). J. Mar. Biol. Assoc. U.K. 82: 21–30.
- Vitousek, P. , D’Antonio, C., Loope, L., Rejmanek, M. e Westbrooks, R. (1997). Introduced species: A significant component of human-caused global change. N. Z. J. Ecol., 21: 1-16.
- Vives, F. (1970). Distribucion y migracion vertical de los copepodos planctonicos (calanoida) del SW de Portugal. Inv. Pesq. 34: 529–564.
- Vives F. (1972). Los copépodos del SW de Portugal en Junio y Julio de 1967. Inv. Pesq., 36 (2): 201-240.
- Vives, F. e Shmeleva, A. (2007). Crustacea, copépodos marinos I. Calanoida. Fauna Ibérica, vol 29. Museo Nacional de Ciencias Naturales, CSIC, Madrid. 1152 pp.
- Walter, T. e Boxshall, G. (2015). World of Copepods database. Disponível em <http://www.marinespecies.org/copepoda> em 2015-06-25.
- Whittaker, R. H., Levin, S. A. & Root, R. B. (1973). Niche, habitat, and ecotope. The Am. Nat., 107 : 321–338.
- Wiggert, J., Haskell, A., Paffenhofer, G., Hofmann, E. e Klinck, J. (2005). The role of feeding behavior in sustaining copepod populations in the tropical ocean. J. Plankton Res., 27: 1013-1031.
- Yoon, W. D. , Schim, M. B. , Choi, J. K. (1998) Description of the developmental stages in *Acartia bifilosa* Giesbrecht (Copepoda: Calanoida). J Plankton Res 20: 923– 942.

