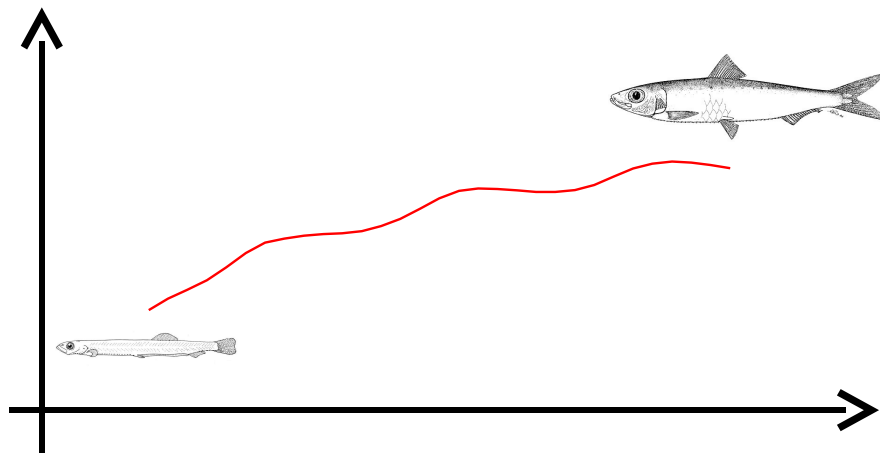




**UNIVERSIDADE DO ALGARVE**  
**Faculdade de Ciências do Mar e do Ambiente**

**Modelação do crescimento de *Sardina pilchardus*  
(Walbaum, 1792) em duas zonas (oceanograficamente  
distintas) da costa Portuguesa**



**Paula Cristina Tapadas Coelho**

Mestrado em Biologia Marinha

Faro, 2009



**UNIVERSIDADE DO ALGARVE**  
**Faculdade de Ciências do Mar e do Ambiente**

**Modelação do crescimento de *Sardina pilchardus*  
(Walbaum, 1792) em duas zonas (oceanograficamente  
distintas) da costa Portuguesa**

**Paula Cristina Tapadas Coelho**

Mestrado em Biologia Marinha

Faro, 2009

Dissertação realizada no Instituto das Pescas da Investigação e do Mar (IPIMAR) em Lisboa, entre Junho e Dezembro de 2008,

Orientada por:

Doutor **Karim Erzini**, Professor Associado com agregação da Faculdade de Ciências do Mar e do Ambiente, da Universidade do Algarve

Co-orientada por:

Doutora **Maria Alexandra Cordeiro de Almeida e Silva**, Investigadora Auxiliar do Instituto das Pescas da Investigação e do Mar

Doutor **Paulo Nogueira Brás de Oliveira**, Investigador Auxiliar do Instituto das Pescas da Investigação e do Mar

Créditos das imagens da capa: L. Fage (larva); FAO (sardinha adulta).

O conteúdo deste trabalho é da exclusiva responsabilidade da autora

---

(Paula Cristina Tapadas Coelho)

Faro, 2009

"Se podes olhar, vê. Se podes ver, repara."

José de Sousa Saramago  
*in* Ensaio sobre a cegueira

## AGRADECIMENTOS

Em primeiro lugar tenho que agradecer ao IPIMAR, pelos dados e por me ter acolhido durante a realização desta tese. Assim como a todas as pessoas envolvidas nas amostragens, que eu não conheço mas cujo trabalho foi indispensável para a realização deste meu trabalho.

À minha orientadora Alexandra Silva, por me ter acolhido no seu gabinete, por me ter ensinado tanta coisa e pela paciência e disponibilidade para me ajudar.

Aos meus orientadores Paulo Oliveira e Karim Erzini, pela disponibilidade e apoio na realização deste trabalho.

À Cristina Nunes (IPIMAR) pela simpatia.

Ao Prof. M.A.Dias pela preocupação e interesse durante a minha procura de uma tese.

À minha little princess, a “Fifi”, por tudo e por nada e por mais alguma coisa... Pela loucura que têm sido estes anos... Enfim... O Rossio estará sempre à nossa espera...

À minha supergirl Mahaut, “You rock!”. Uma grande amiga que apesar de estar muitas vezes longe geograficamente, está sempre por perto. “Yeah, we're on the fun side of the island!” You know... Just waaaave!

Ao Xkuadrão (David, Mimo, Cibelle e Cyrne), esse “grande grupo que tantas alegrias já deu pelo mundo de BMP e também da universidade”, os “meus meninos”... Por me fazerem rir tantas vezes, por me aturarem tanto (principalmente o David) e por serem tão especiais... o meu esquadrão classe A...

À Silke, a grande, porque me chama sempre à realidade, pelos “dias felizes” e todas as outras coisas boas em Lisboa... e também ao grande associado JP, pela boa disposição, paciência e participação nas discussões científicas (e nas outras também).

À Cristina (Brinkinha), que me acolhe, toma conta de mim e está sempre lá quando é preciso! E por perceber tão bem como eu porque é que “são precisas duas mãos para comer um iogurte”.

À Shikha porque sem ela não existia O trio. Obrigada por teres estado lá nos dias menos bons e principalmente pelos grandes e muito bons momentos passados no sul.

À Li uma grande amiga e um elemento indispensável nestes anos que passaram a correr... Don't worry... Be Happy!

À dupla imbatível Henrique & Gustavo, pela ajuda, paciência, apoio, conselhos e boa disposição naqueles momentos realmente difíceis... Obrigada! ☺ Um agradecimento extra ao Henrique pela paciência para as minhas frequentes “dúvidas existenciais”.

À Barbara Costa pelas viagens para a Arrábida, pelo apoio e amizade... À Silvia Costa pelo apoio e amizade, companhia e partilha das pequenas delícias da “bricolage”...

Aos companheiros de ano e amigos ainda não referidos: Daniel, Mendes, Isabel, Gi, Marina, Mafalda, Avô, AG, Roma... por serem pessoas maravilhosas e sempre responsáveis por momentos memoráveis de diversão.

Aos restantes membros desta grande família que é BMP.

Ao Gonçálinho, o grande companheiro da rambóia.... Agora já podemos ir mergulhar!

À Sarita do Welwitsch e ao seu optimismo contagiante, que me faz sempre ver o lado positivo de todas as situações e me dá força para seguir em frente. Este mundo precisa de mais pessoas como tu!

À Joaquina, por ser uma boa amiga e ao Nikolai pela boa disposição e por fazer a Joaquina feliz.

Às companheiras do movimento criativo: Inês, Joana, Mira, Marina, Filipa, Dunya, Rita... pelo apoio e por tornarem a dança ainda mais divertida.

Ao Galante, o grande mestre do trio e um bom amigo, por ter sido uma parte importante da minha vida em faro...

À Cátia Rangel e à Carla Pinheiro... é bom saber que há coisas que nunca mudam...

À Dra. Paula Leandro, à Dra. Aldina Inácio e à Manuela pelo apoio nesta pequena odisseia...

À D. Alice pelas impressões e pela existência da minha "little princess".

À D. Triveni, por me ter recebido sempre com um sorriso e ter partilhado as suas deliciosas receitas, especialmente as famosas batatas Raikundalia, que se tornaram um elemento essencial para a condição nutricional do trio. Thanyavad! ☺

Ao Sr. António Lopes e à D. Natércia, não posso deixar de lhes agradecer a simpatia e disponibilidade.

Ao Jorge (Del Gio), pelas músicas bonitas, por me fazer rir e porque sem ele teria feito a tese mais depressa... (vou ficar à espera do postal...)

À minha Bim, pela paciência durante estes anos, porque é provavelmente graças a ela que eu gosto tanto de letras e números e porque foi muito divertido crescer contigo!

Aos meus sobrinhos... porque são lindos!

Às pessoas mais importantes da minha vida, os meus pais, porque lhes devo bem mais do que a minha existência... pelo apoio incondicional, paciência e mimos...

Ah! E às sardinhas!! O que seria de mim sem elas....

## Resumo

Este estudo analisa o crescimento sazonal de *Sardina pilchardus*, durante o período de 2003 a 2008, em duas zonas da costa Portuguesa, com diferentes características oceanográficas, através do ajuste de um modelo aditivo generalizado, e relacionando-o com a actividade reprodutora, a condição, a alimentação, a temperatura e a densidade das coortes. A informação biológica da espécie foi obtida nos portos de pesca de Matosinhos, Póvoa de Varzim e Portimão. O modelo revela diferenças na estratégia de crescimento das coortes: o crescimento pré-maturação é mais baixo na zona Norte, devido às temperaturas mais baixas e, maior no Sul, onde as temperaturas são mais elevadas, o que também reduz o tamanho de primeira maturação nesta zona. Por crescerem mais no início de vida os indivíduos do Sul investem mais na reprodução na fase adulta. Após a maturação os indivíduos do Norte continuam a investir muita energia para o crescimento, aumentando também a sua fecundidade. Esse investimento no crescimento diminui progressivamente ao longo da vida, favorecendo a alocação de energia para a reprodução. Na fase adulta o crescimento das sardinhas do Norte é mais sazonal, o que estará relacionado com a disponibilidade de fitoplâncton. Em cada uma das zonas também se verificam diferenças de crescimento entre coortes, principalmente durante o início de vida e no Norte, onde a abundância das coortes é maior. Após o segundo ano de vida as diferenças entre coortes são menores, o que evidencia um crescimento compensatório, que permite reduzir alguma desvantagem inicial associada às condições ambientais durante o início de vida das coortes. Uma possível explicação para essas diferenças entre coortes poderá ser um crescimento dependente da densidade, que indica que a disponibilidade de alimento e competição por este serão também factores importantes na regulação do crescimento das sardinhas.

**Palavras-chave:** Sardinha, *Sardina pilchardus*, crescimento, GAM, modelos aditivos generalizados, sazonalidade, dependência da densidade, crescimento compensatório

## **Abstract**

This study analyses the seasonal growth of *Sardina pilchardus* from 2003 to 2008 in two oceanographically distinct coastal zones of Portugal, by fitting a generalized additive model and relating it with the reproductive activity, condition, feeding, temperature and density of the year classes. The biological information of the species was collected at the fishing ports of Matosinhos, Póvoa de Varzim and Portimão. The model reveals differences in the growth strategy of the different year classes: the pre-maturity growth is lower in the North and higher in the South, as a consequence of lower and higher temperatures, respectively, and thus the size of first maturity in the South is reduced. Due to their higher early life growth, the individuals from the South invest more in reproduction during their adult life. After reaching maturity, sardines from the North maintain a relatively high energy allocation to their growth, improving also their fecundity. This growth investment is progressively reduced throughout the years, favouring the energy allocation to reproduction. In the adult life, the Northern sardine's growth is more seasonal, possibly related to phytoplankton availability. Growth differences are also observed between year classes in each study area, mainly during the early life stages and in the North, where the year class abundance is higher. After the second year of life, those differences become smaller, indicating some compensatory growth, as this allows the reduction of the initial disadvantage associated with the environmental conditions during the year classes' early growth. These growth differences might be explained by a density dependent growth, indicating that competition and food availability play an important role in sardine growth regulation.

**Keywords:** European Sardine, *Sardina pilchardus*, growth, GAM, Generalized additive models, seasonality, density-dependence, compensatory growth

# ÍNDICE

|  |    |
|--|----|
| <b>1. Introdução</b> .....   | 1  |
| <b>2. Material e Métodos</b> .....   | 5  |
| 2.1. Dados dos desembarques comerciais .....   | 5  |
| 2.1.1. Procedimento laboratorial .....   | 5  |
| 2.1.2. Determinação dos índices biológicos .....   | 6  |
| 2.2. Dados das campanhas de acústica .....   | 10 |
| 2.3. Dados ambientais .....  | 11 |
| 2.4. Modelação do Crescimento sazonal .....  | 12 |
| <b>3. Resultados</b> .....   | 15 |
| 3.1. Crescimento das coortes 2002-2006 .....   | 15 |
| 3.1.1. Crescimento Sazonal .....   | 15 |
| 3.1.2. Crescimento Anual .....   | 18 |
| 3.2. Sazonalidade biológica da população no período 2002-2008 .....                                | 20 |
| 3.2.1. Condição .....  | 20 |
| 3.2.2. Actividade Reprodutora .....  | 22 |
| 3.2.3. Alimentação .....   | 24 |
| 3.3. Sazonalidade Ambiental .....  | 28 |
| 3.3.1. Temperatura de Superfície do Mar (SST) .....  | 28 |
| 3.3.2. Clorofila .....   | 30 |
| 3.4. Relação do crescimento com a densidade populacional e os índices biológicos e ambientais..... | 31 |
| <b>4. Discussão</b> .....  | 36 |
| <b>5. Conclusão</b> .....  | 44 |

|  |    |
|--|----|
| <b>6. Referências Bibliográficas</b> ..... | 45 |
|--|----|

|                  |  |
|------------------|--|
| <b>7. Anexos</b> |  |
|------------------|--|

## 1. Introdução

O crescimento de um indivíduo pode ser avaliado através das alterações no comprimento, peso, massa ou volume do seu corpo ou dos seus diferentes tecidos (Weatherley & Gill, 1987). Dentro da mesma espécie podem ocorrer diferenças nas taxas de crescimento entre populações, observando-se também alguma variação, ainda que inferior, entre indivíduos da mesma população (Weatherley & Gill, 1987; Pauly, 1991; Villamor et al., 2004).

A maioria dos peixes apresenta um crescimento indeterminado (Heino & Kaitala, 1999), crescendo continuamente ao longo da sua vida, mesmo após a maturação (Karkach, 2006). No início da sua vida, quando estes ainda são sexualmente imaturos, as alterações no comprimento e peso ocorrem rapidamente (Jones, 2002). Ao atingirem a maturidade sexual o seu crescimento torna-se mais lento devido ao investimento na produção de gâmetas, pois a energia metabólica deixa de estar disponível somente para o crescimento somático e manutenção (Heino & Kaitala, 1999; Charnov et al., 2001; Kozłowski et al., 2004). No entanto, ao continuar a crescer após a maturação é possível aumentar a sua capacidade reprodutiva com o tempo, por esta estar relacionada com o tamanho (Karkach, 2006).

O crescimento indeterminado implica uma opção constante entre as diferentes possibilidades de alocação de energia, nomeadamente entre a estrutura somática, as reservas e o crescimento das gónadas, manutenção e actividades que requerem energia como a procura de alimento e fuga dos predadores (Ali et al., 2003). A prioridade será dada à manutenção, sendo a restante energia utilizada para o crescimento ou para a reprodução, podendo ocorrer em simultâneo ou numa alternância entre crescimento e reprodução (Heino & Kaitala, 1999).

O crescimento dos peixes é influenciado por factores exógenos, nomeadamente a temperatura, o oxigénio, a salinidade e o alimento e por factores endógenos, como a contribuição parental (genética e qualidade do ovo), o historial de crescimento do indivíduo, a idade e a maturidade sexual (Weatherley & Gill, 1987; Jones, 2002). No entanto, o crescimento também pode ser controlado por mecanismos de feedback que ajustam as taxas de crescimento (Ali et al., 2003), através de alterações na disponibilidade de alimento devido a interacções intra- (competição, canibalismo) e inter-específicas (predação); o crescimento também pode ser afectado por uma predação

selectiva dos indivíduos com um crescimento mais baixo (Litvak & Leggett, 1992; Jensen, 1993; Ottersen & Loeng, 2000; Takasuka et al., 2004; Takasuka et al., 2007).

Segundo Rochet (2000), os peixes têm que ajustar os detalhes das suas estratégias de vida para serem bem sucedidos em habitats sujeitos a variações ambientais. O tamanho de um indivíduo é determinante para a sua fecundidade, sobrevivência e utilização dos recursos (Cury & Pauly, 2000; Gardmark & Dieckmann, 2006). Desta forma, o crescimento é fundamental na dinâmica de sobrevivência e recrutamento (Anderson, 1988; Ottersen & Loeng, 2000; Takasuka et al., 2003; Takasuka et al., 2007).

A *Sardina pilchardus* (Walbaum, 1792) é um peixe pelágico de pequenas dimensões, da família *Clupeidae*, que se encontra distribuído desde o Norte do Mar do Norte até à Mauritânia/Senegal e dos Açores até ao Mediterrâneo (Parrish et al., 1989). Identificaram-se, com base em razões cabeça/corpo, dois morfotipos de *S. pilchardus* distintos, um do Atlântico e outro do Mediterrâneo (e também dos Açores) (Silva, 2003). A análise da estrutura genética das populações (Atarhouch et al., 2006) confirmou a proposta da existência de 2 subespécies (Parrish et al., 1989), a *S. pilchardus pilchardus*, no Atlântico Este, do Mar do Norte até ao Sul de Portugal e a *S. pilchardus sardina*, no Mediterrâneo e Noroeste da costa Africana.

Na gestão e avaliação da sardinha na costa atlântica europeia considera-se a existência de um único stock, o stock Atlanto-Ibérico, delimitado pela fronteira França-Espanha e pelo Estreito de Gibraltar (divisões VIIIc e IXa da ICES - *International Council of the Exploration of the Sea*) (ICES, 2008).

A *S. pilchardus* é uma espécie com uma estratégia de vida oportunista, ou seja, com uma vida de curta duração, entre 7 a 8 anos (Silva et al., 2006), com um crescimento rápido no início da vida, permitindo atingir a maturação rapidamente, até aos 2 primeiros anos de vida (Silva et al., 2006), com uma elevada fecundidade e elevado teor de lípidos (Fonseca & Cabral, 2007). Este tipo de estratégia de vida é característica de espécies cujos habitats sofrem alterações frequentes (Rochet, 2000; Fonseca & Cabral, 2007). Uma rápida maturação e uma desova em posturas múltiplas permitem maximizar a sobrevivência e o crescimento da sua descendência, através do aumento da probabilidade de a desova ocorrer num período de condições ambientais favoráveis (Cole & McGlade, 1998).

As sardinhas são reprodutores parciais (“*batch spawners*”), tendo vários episódios discretos de desova ao longo do período de reprodução (posturas múltiplas), durante o qual utilizam a gordura armazenada na época de maior disponibilidade de alimento (Quintanilla & Pérez, 2000; Gantias et al., 2007). Na costa portuguesa a desova de *S. pilchardus* ocorre principalmente entre Outubro e Maio/Junho, (Carrera & Porteiro, 2003; Coombs et al., 2006; Stratoudakis et al., 2007).

Por serem peixes com uma longevidade curta, as flutuações no recrutamento da sardinha reflectem-se rapidamente na abundância das populações, tornando a sua gestão um desafio, devido à elevada variabilidade associada ao seu recrutamento (Cole & McGlade, 1998; Carrera & Porteiro, 2003; Palomera et al., 2007). Estas flutuações no recrutamento estão frequentemente associadas à variabilidade ambiental (Cury & Roy, 1989; Santos et al., 2001; Alheit, 2002; Guisande et al., 2004; Santos et al., 2005a; Santos et al., 2005b; Santos et al., 2007).

As variações na abundância destes pequenos pelágicos influenciam não só os organismos em níveis tróficos superiores (predadores), através da disponibilidade de alimento, mas também as suas presas (através da predação), pois estes ocupam um nível trófico intermédio, tendo um impacto considerável em todo o ecossistema (Cole & McGlade, 1998; Verheye & Richardson, 1998; Cury et al., 2000; Alheit, 2002; Palomera et al., 2007).

As sardinhas vivem em cardumes (Giannoulaki et al., 1999) e, apresentam um comportamento alimentar flexível e oportunista, através da filtração ou captura activa de alimento (Garrido et al., 2007). No entanto, a captura de presas através da filtração parece ser o modo dominante (Garrido et al., 2008a). A sua dieta é constituída por fito e zooplâncton, apresentando uma preferência pelos grupos dominantes (Cunha et al., 2005), sendo os copépodes (*Euterpina*, *Oncaea*, *Centropages* e *Temora*), decápodes (zoeas de *Brachyura*), cirrípedes, ovos de peixe e de crustáceos, assim como dinoflagelados (*Ceratium* e *Proto-peridinium*) e diatomáceas (*Pseudo-nitzschia*) as principais presas desta espécie de sardinha na costa portuguesa (Garrido et al., 2008a). O zooplâncton é o grupo mais importante em termos de volume na dieta da sardinha, tanto para os indivíduos da costa Oeste de Portugal, como para os do Sul (Cunha et al., 2005; Garrido et al., 2008a).

O crescimento da *S. pilchardus* é menor no Mediterrâneo e, no Atlântico é maior no Canal da Mancha e diminui gradualmente para Sul, até ao Norte de Marrocos (Silva et al., 2008). No Noroeste e Sul da Península Ibérica verifica-se um crescimento sazonal que ocorre entre Fevereiro e Agosto no Norte de Portugal e entre Abril e Outubro no Sul (Silva et al., 2008).

A costa Oeste de Portugal, devido à sua localização geográfica, é uma região dominada por um regime de afloramento costeiro intenso e persistente durante o Verão (Relvas & Barton, 2002; Relvas et al., 2007) e que promove a produção planctónica. No entanto, também podem ocorrer períodos de produtividade durante o inverno, cuja ocorrência tem sido mais frequente nas últimas décadas (Borges et al., 2003).

Durante o Verão a circulação na costa Sul é caracterizada pela presença de uma contra corrente costeira de água quente, que se desloca para Oeste junto à costa, e que apenas é interrompida por alguns episódios de afloramento (Relvas & Barton, 2002; Relvas & Barton, 2005; Sánchez et al., 2006). Estes episódios de afloramento costeiro são mais fracos e ocasionais do que os que ocorrem a Norte e, apenas ocorrem com vento de Este ou com vento de Norte muito forte, que faz com que massa de água aflorada na costa oeste se desloque para o sul de Portugal (Fiúza, 1983).

Em Portugal a pesca da sardinha é uma das mais antigas e mais abundantes, sendo este o recurso pelágico mais importante da costa continental portuguesa, tanto economicamente como socialmente (Marques et al., 2003; Mendes & Borges, 2006).

Tendo em conta que as flutuações na sua abundância têm um impacto elevado nas indústrias e na sociedade, e que o crescimento é um dos indicadores mais importantes do estado/condição de um peixe, da produção da população e da qualidade do seu habitat (Devries & Frie, 1996), pretende-se neste estudo analisar o crescimento sazonal da *Sardina pilchardus*, durante o período de 2003 a 2008, em duas zonas distintas da costa Portuguesa (Norte e Sul), utilizando um modelo aditivo generalizado (GAM). Relacionando-o posteriormente com a actividade reprodutora, com as variações na intensidade de alimentação, na composição da dieta, na condição e, com a temperatura da água, explorando também possíveis efeitos da densidade /abundância das coortes.

## **2. Material e Métodos**

### **2.1. Dados dos desembarques comerciais**

#### **2.1.1. Procedimento laboratorial**

Para este estudo utilizou-se a informação biológica de *Sardina pilchardus* proveniente de amostras bimensais realizadas quinzenalmente pelo IPIMAR. Estas amostras foram obtidas dos desembarques comerciais da pesca do cerco nos portos de Portimão (zona Sul), Matosinhos e Póvoa de Varzim (zona Norte, algumas amostras provenientes do arrasto), durante o período de Janeiro de 2003 a Dezembro de 2007.

A amostragem consistiu em duas etapas: na primeira etapa, foi retirada uma amostra aleatória de 100-150 indivíduos que se distribuíram por classes de comprimento de 0.5 cm; na segunda etapa, destinada a obter as características biológicas individuais, seguiu-se um desenho estratificado, retirando-se 10 indivíduos de cada classe de comprimento da distribuição anterior (algumas classes dos extremos da distribuição continham por vezes menos de 10 indivíduos). O número total de peixes amostrados em cada mês foi variável, entre 60 e 478 no Norte e entre 55 e 336 no Sul. Não foi realizada qualquer amostragem no mês de Dezembro de 2004 na zona Norte, nem no mês de Setembro de 2004 ano na zona Sul.

Em cada uma das amostras determinou-se o comprimento total (cm), peso eviscerado (peso do peixe sem vísceras) e peso das gónadas (g), maturação sexual, quantidade de gordura (observada na cavidade abdominal), idade, cor do estômago (índice representativo da contribuição relativa de fito e zooplâncton, Cunha et al., 2005) e enchimento do estômago, por indivíduo.

O estado de maturação sexual foi determinado através da observação macroscópica das gónadas, tendo sido atribuído um valor de 1 a 6 de uma escala, na qual o 1 corresponde a imaturo, o 2 em desenvolvimento, o 3 em pré-desova, o 4 em desova, o 5 em pós-desova e o 6 em desova/recuperação (Soares et al., 2007).

A determinação da quantidade de gordura obteve-se, também, através de uma observação macroscópica e respectiva classificação do teor de gordura visceral de acordo com uma escala numérica, de 1 a 4, onde o 1 será a ausência de gordura e o 4 uma cavidade abdominal cheia de gordura (Furnestin, 1945).

A idade dos exemplares amostrados foi estimada através da extracção e observação de otólitos (*sagittae*), de acordo com o protocolo para a determinação de idades da sardinha Ibero-Atlântica (ICES, 1997; Soares et al., 2002), assumindo-se o dia 1 de Janeiro como a data de nascimento média (Soares et al., 2007).

Na análise da cor e enchimento dos estômagos utilizaram-se os índices sugeridos por Cunha et al. (2005). A escala da cor tem as seguintes categorias: 1, bege; 2, laranja ou castanho e 3, verde. Nesta escala o bege corresponde a um estômago vazio, o verde indica uma contribuição superior de fitoplâncton na dieta da sardinha observada e o laranja ou castanho sugerem uma maior contribuição de zooplâncton. No caso do enchimento do estômago este pode ter 4 categorias possíveis: 1, quase vazio; 2, meio cheio; 3, cheio e 4, muito cheio.

### **2.1.2. Determinação dos índices biológicos**

Com a informação biológica proveniente das amostras dos desembarques calcularam-se, para cada zona e cada mês: os comprimentos médios à idade e variâncias das coortes de 2002 a 2006, para a modelação do crescimento sazonal; o índice de condição e a proporção de indivíduos com uma quantidade elevada de gordura visceral, como indicador da condição das populações; o índice gonado-somático e a proporção de indivíduos em desova, como indicador da actividade reprodutora; a proporção de estômagos com conteúdo, como indicador da intensidade de alimentação e a proporção de estômagos com fitoplâncton, em relação aos estômagos com fito ou zooplâncton, como indicador da composição da dieta.

Para evitar a obtenção de estimativas enviesadas, devido à amostragem de um número fixo de indivíduos por classe de comprimento, utilizaram-se as distribuições de frequência dessas classes, provenientes dos desembarques mensais, para ponderar todos os cálculos efectuados com os dados biológicos resultantes dessas amostragens.

Para descrever o crescimento sazonal da sardinha calcularam-se os comprimentos médios à idade, das coortes de 2002 a 2006, em cada um dos meses do período em estudo, utilizando fórmulas para dados agrupados (Zar, 1996):

$$\text{Média} = 1/n \sum f_i x_i$$

$$\text{Variância} = SS/(n-1)$$

$$SS = \sum f_i x_i^2 - (\sum f_i x_i)^2/n$$

Estes comprimentos médios e respectivas variâncias foram calculados através da utilização de uma chave idade-comprimento comum para os meses do mesmo trimestre do ano. A utilização de uma chave trimestral deve-se ao facto de em cada amostragem não existirem indivíduos suficientes para a construção de uma chave.

Uma chave idade-comprimento é uma composição de idades por classe de comprimento e, permite a obtenção de uma estimativa do comprimento médio para cada idade, através das observações das distribuições de frequência por classe de comprimento e da utilização do ponto médio das respectivas classes.

A atribuição de idades aos otólitos dos indivíduos da zona Sul é mais difícil, por estes serem mais complexos (Soares et al., 2007), o que pode introduzir algum enviesamento nos comprimentos médios à idade desta zona.

Por serem amostras provenientes da pesca comercial existe uma sub-amostragem dos indivíduos mais pequenos, resultante de preferências comerciais por tamanhos mínimos de 15-16 cm (Silva et al., 2008) e da existência de um tamanho mínimo legal de 11 cm para os desembarques (Regulamento (CE) 850/98, Portaria nº 27/2001). Desta forma, consideraram-se apenas os comprimentos a partir da idade 1 (e até à idade 4).

Para existir uma distinção mensal da idade esta foi convertida em valores decimais, considerando-se a convenção do mês de Janeiro ser o mês de nascimento das sardinhas na costa portuguesa (Soares et al., 2007).

O estudo da condição nas pescas é muitas vezes baseado na análise de informação relativa ao peso e comprimento, assumindo que um peixe com um determinado comprimento estará em melhor condição se o seu peso for superior (Bolger & Connolly, 1989). Existem vários métodos para determinar a condição através do peso e comprimento, sendo o factor de condição de Fulton (K), o índice de condição relativa

(Kn) e o peso relativo (Wr) os mais utilizados (Ricker, 1975; Bolger e Connoly, 1989; Cone, 1989; Murphy et al., 1991; Blackwell et al., 2001).

Neste estudo utilizou-se o índice de condição relativa (Kn) desenvolvido por Le Cren (1951), cuja fórmula é:

$$Kn=W/W'$$

$W$  é o peso individual (observado) do peixe e  $W'$  um peso médio esperado para um peixe com o seu comprimento, obtido através da relação peso-comprimento da sua população.

A escolha do índice de condição relativa deve-se ao facto de este permitir a comparação de peixes de diferentes comprimentos e não assumir um crescimento isométrico (i.e. a proporção do peixe mantém-se constante com o crescimento), como acontece no factor de Fulton e, apesar do Kn ser semelhante ao Wr, este último requer a utilização de uma relação peso-comprimento representativa da espécie, para a obtenção do  $W'$  (Murphy et al., 1991; Blackwell et al., 2001).

Estimou-se então uma relação peso-comprimento comum para a zona Norte e para a zona Sul:

$$W=aL^b$$

Os parâmetros  $a$  e  $b$  desta relação indicam a variação exponencial do peso ( $W$ ) em função do comprimento ( $L$ ). Estes parâmetros foram estimados através de uma regressão da média geométrica (GM) (Ricker, 1973; Ricker, 1975), após a transformação das variáveis peso eviscerado ( $W$ ) e comprimento total ( $L$ ) com o logaritmo natural:

$$\log W = \log a + b \cdot \log L$$

A estimativa de  $b$  corresponde ao declive da recta ajustada e o  $\log a$  corresponde à ordenada na origem.

Segundo Ricker (1975) a regressão GM é a mais adequada para a estimação dos parâmetros de uma relação peso-comprimento mas só deve ser utilizada quando a variabilidade nas variáveis é completamente natural (pouca variabilidade resultante de erros das medições) ou, quando a razão das variâncias totais das variáveis é aproximadamente a mesma que a razão das variâncias das suas medições.

Calculou-se um Kn mediano (para minimizar o efeito de possíveis *outliers* ou distribuições enviesadas) para cada classe de comprimento e posteriormente a média mensal e respectiva variância para cada uma das zonas. O peso eviscerado corresponde ao  $W$  e o  $W'$  resulta da aplicação do comprimento total observado na relação peso-comprimento comum para as duas zonas em estudo. A utilização de uma relação comum permite a comparação da condição observada entre indivíduos da zona Norte e da zona Sul (Murphy et al., 1991; Blackwell et al., 2001).

Para cada classe de comprimento calculou-se um índice gonado-somático (GSI) mediano (para minimizar o efeito de possíveis *outliers* ou distribuições enviesadas), obtendo-se posteriormente um valor médio mensal e respectiva variância para cada uma das zonas em estudo. O GSI consiste numa razão entre o peso das gónadas e o peso eviscerado, representando a proporção do peso das gónadas em relação ao peso do peixe.

Calculou-se também a proporção mediana de indivíduos com gordura visceral elevada (valores de 3 ou 4 na escala de gordura) e a proporção mediana de indivíduos em desova (com valores de 3, 4 ou 6 na escala de maturação) em cada mês e para cada uma das zonas em estudo.

Para a análise da informação relativa à alimentação (estômagos) obteve-se uma percentagem mediana mensal de estômagos com conteúdo (2, 3 ou 4 na escala de enchimento) e também uma percentagem mediana mensal de observações de estômagos com fitoplâncton (3-verde na escala da cor) em relação aos estômagos com fito ou zooplâncton, ou seja, com conteúdo.

Para distinguir os mesmos meses de anos diferentes, converteram-se os anos em valores decimais, de forma a existir um valor distinto para cada um dos meses do período em estudo. Por exemplo para o ano de 2003 o mês de Janeiro corresponde ao valor 2003.0, o mês de Abril ao 2003.25, o mês de Julho ao 2003.5 e o mês de Outubro ao 2003.75.

Para avaliar a associação entre a variação do Kn e do GSI em cada uma das zonas, assim como a variação dos mesmos índices entre cada zona, realizaram-se testes de correlação de Spearman (não paramétrico), desfasando as séries de 0 a 4 meses. Por

estes índices terem uma variação inversa, os coeficientes de correlação entre o Kn e o GSI em cada zona são negativos e, sendo assim, a correlação será entre o máximo de um e o mínimo do outro. Neste caso realizaram-se desfasamentos até 8 meses mas apenas se apresentam as correlações até aos 4 meses de desfasamento e utilizam-se os coeficientes negativos.

Para analisar a variação, ao longo do período entre 2003 e 2008, graficou-se o índice de condição, o índice gonado-somático, a proporção de indivíduos com elevada quantidade de gordura, a proporção de indivíduos em desova, a proporção de indivíduos com conteúdo no estômago e a proporção de indivíduos com fitoplâncton no estômago.

Também se construiu uma tabela resumo, para cada zona, com a variação anual dos máximos e mínimos do índice de condição (Kn), índice gonado-somático (GSI), temperaturas de superfície do mar (SST) e clorofila, assim como o crescimento anual (cm) de cada uma das coortes de 2002 a 2007 (estimativas das campanhas do IPIMAR). A variação anual dos diferentes parâmetros, com a exceção do crescimento, foi avaliada em relação ao valor médio do período em estudo (2003 a 2008), sendo atribuído um + quando o valor máximo anual é superior ao valor médio mais o respectivo desvio padrão; 0 quando o valor máximo ou mínimo está entre a média e a média mais ou menos o desvio padrão (respectivamente); e – quando o valor mínimo anual é inferior ao valor médio menos o respectivo desvio padrão.

## **2.2. Dados das campanhas de acústica**

Para analisar a variação anual do comprimento médio à idade de cada coorte, utilizaram-se dados provenientes das campanhas de investigação acústica do IPIMAR realizadas no 1º semestre (Primavera) dos anos de 2003 a 2008. Estas campanhas foram realizadas em Fevereiro no ano de 2003, em Junho no ano de 2004 e em Abril nos restantes anos e cobriram as águas Portuguesas entre 15 e 200 m de profundidade. Estas campanhas produzem estimativas da abundância e estrutura por comprimentos e idades da população de sardinha na costa Portuguesa e Golfo de Cádiz, por zona da costa. Neste estudo utilizaram-se as estimativas da zona Ocidental Norte e do Algarve.

A informação das campanhas é um complemento importante aos dados obtidos com as amostras dos desembarques nas lotas, pois, nestas últimas pode existir uma sub-

amostragem das primeiras idades, resultante das preferências comerciais por tamanhos mínimos de 15-16 cm (Silva et al., 2008) e da existência de um tamanho mínimo legal de 11 cm para os desembarques (Regulamento (CE) 850/98, Portaria nº 27/2001).

O procedimento de amostragem destas campanhas é semelhante ao realizado nas lotas comerciais (ver secção 2.1.1.), no entanto, a amostra é obtida após cada arrasto realizado na campanha.

Para cada zona e campanha (ano) calculou-se o comprimento médio à idade, através de uma chave idade-comprimento e da abundância estimada, por classe de comprimento para cada população, assim como a respectiva variância para as coortes em estudo (2002 a 2006), utilizando o mesmo procedimento da secção 2.1.2.

As estimativas do comprimento médio à idade 2 e 3 da coorte de 2002, assim como o comprimento médio à idade 5 da coorte de 2003, foram excluídos por não serem representativos, devido ao facto de terem sido amostrados poucos indivíduos destas coortes para a construção da chave idade-comprimento dos anos em questão (2004, 2005 e 2008).

### **2.3. Dados ambientais**

Para a caracterização e análise da variabilidade ambiental das zonas em estudo, utilizaram-se dados mensais, de Julho de 2002 a Janeiro de 2008, de temperaturas de superfície do mar ("Sea Surface Temperature" - SST, em °C) e clorofila ("Chlorophyll" - *Chl*, em mg/m<sup>3</sup>).

As SST foram extraídas dos mapas "North Atlantic Regional SST" (CMS, 2005), fornecidos pelo "Ocean and Sea Ice Satellite Application Facility" da organização europeia para os satélites meteorológicos EUMETSAT; e as estimativas dos valores de clorofila foram extraídas dos mapas disponibilizados pelo arquivo do "Goddard Space Flight Centre" (Feldman & McClain, 2006), elaborados a partir dos dados do sensor MODIS (MODerate resolution Imaging Spectrometer).

Para eliminar os valores muito elevados da variância mensal resultante da variabilidade de curto período (< 5 dias), os valores de SST e *Chl a* foram pré-filtrados, através do cálculo das médias de 5 dias antes de calcular os valores médios e variâncias

mensais. Espacialmente esses valores médios mensais correspondem a duas zonas definidas para cada uma das zonas em estudo, utilizando os seguintes critérios:

- Norte: longitude entre -10 e 8, latitude entre 40 e 42 e batimetria entre -100 e -10;
- Sul: longitude entre -10 e 8, latitude entre 35.5 e 37.3 e batimetria entre -100 e -10;

Para suavizar a variação mensal dos valores de *Chl a* e obter uma tendência da variação ao longo do tempo, aplicou-se uma regressão local (não-paramétrica) - *loess* (Cleveland, 1979), com um *span*=0.2.

## 2.4. Modelação do Crescimento sazonal

Os modelos aditivos generalizados (GAM) foram propostos por Hastie e Tibshirani (1990). Estes modelos assumem:

$$g(\mathbb{E}(Y)) = \beta_0 + f_1(x_1) + f_2(x_2) + \dots + f_m(x_m).$$

Sendo  $g$  uma função de ligação que relaciona o valor esperado de  $Y$  com os preditores aditivos. Esses preditores podem ser ajustados através de métodos paramétricos ou não paramétricos, nomeadamente através de alisadores. Estes alisadores sumarizam a resposta da variável dependente em função de um ou mais variáveis preditivas ( $x_m$ ), produzindo uma estimativa menos variável do que as observações e, por não ser paramétrica não assume uma rigidez na dependência do  $y$  no  $x$  (Hastie & Tibshirani, 1990). Os GAM assumem que a resposta de  $Y$  tem uma densidade da família exponencial, nomeadamente distribuição Normal, Binomial, Gamma, Poisson e a Gaussiana inversa (Hastie & Tibshirani, 1990).

Em resumo, a dependência da resposta de acordo com os preditores pode ser representada como um sub-modelo paramétrico, mais a soma de algumas funções alisadoras de uma ou mais variáveis preditivas. Desta forma, os GAM têm a vantagem de ser relativamente flexíveis em relação aos modelos lineares estritamente paramétricos e aos modelos lineares generalizados (Wood, 2006).

Ajustaram-se os GAM aos comprimentos médios (das amostras dos desembarques, n=288) usando a idade, a zona e a coorte como variáveis preditivas, assumindo-se uma distribuição normal dos erros e uma função de ligação identidade (Wood, 2006).

A fórmula do modelo base é a seguinte:

$$E(\text{comprimento}) = f(\text{idade}) * \text{zona} + \text{zona} * \text{coorte}$$

Sendo  $f( )$  uma função alisadora, cujos parâmetros foram seleccionados através de *penalized regression spline* e com uma dimensão de base,  $k= 20$ . Os graus de liberdade de cada dos alisadores foram estimados através de validação cruzada.

Este assume a existência de uma curva (alisador) diferente para cada zona e também considera uma interacção entre os factores *zona* e *coorte*, permitindo desta forma que a curva de cada zona seja ajustada aos comprimentos médios de cada coorte.

Inicialmente tentou-se o ajuste de um modelo com uma interacção tripla, entre a idade, a zona e a coorte [ $E(\text{comprimento}) = f(\text{idade}) * \text{zona} * \text{coorte}$ ], no entanto esse ajuste não foi possível devido ao facto de o  $n$  ser muito baixo (existe apenas um comprimento médio à idade mensal para cada coorte).

Exploraram-se modelos alternativos mais simples em relação ao modelo base (Tabela 1.) através da remoção de cada um dos termos alternadamente.

**Tabela 1.** Modelos (GAM) ajustados aos comprimentos médios à idade mensais e respectivo significado biológico.

|   | <b>Modelo (fórmula)</b>   | <b>Significado</b>  |
|---|---|---|
| 1 | $E(\text{comprimento}) = f(\text{idade}) * \text{zona} + \text{zona} * \text{coorte}$ | Crescimento varia entre zonas e as coortes são diferentes entre zonas     |
| 2 | $E(\text{comprimento}) = f(\text{idade}) * \text{zona} + \text{coorte}$               | Crescimento varia entre zonas e as coortes são iguais entre zonas         |
| 3 | $E(\text{comprimento}) = f(\text{idade}) * \text{zona}$                               | Crescimento varia entre zonas   |
| 4 | $E(\text{comprimento}) = f(\text{idade}) + \text{coorte}$                             | Crescimento não varia entre zonas e as coortes são iguais entre zonas     |
| 5 | $E(\text{comprimento}) = f(\text{idade}) + \text{zona} * \text{coorte}$               | Crescimento não varia entre zonas e as coortes são diferentes entre zonas |

A selecção do modelo mais adequado realizou-se através da comparação do valor da Validação Cruzada Generalizada (Generalized Cross Validation - GCV) e do critério de Akaike (Akaike Information Criterion - AIC) de cada um dos modelos, sendo aquele com os valores mais baixos o com um melhor ajuste aos valores observados (Wood, 2006; Wood & Augustin, 2002). A significância do ajuste dos modelos foi avaliada com uma ANOVA.

Através do modelo com o melhor ajuste calcularam-se os incrementos mensais relativos para cada uma das zonas.

O tratamento dos dados e todos os cálculos foram realizados através da utilização do R 2.7.2 (R Development Core Team, 2008). Para a modelação do crescimento sazonal utilizou-se o pacote *mgcv*, versão 1.4-1 (Wood, 2008).

### 3. Resultados

#### 3.1. Crescimento das coortes 2002-2006

##### 3.1.1. Crescimento Sazonal

O modelo 1 é o modelo base e todos os outros modelos resultam de uma simplificação do primeiro (Tabela 2.). A substituição da interação entre a zona e a coorte (modelo 2) por efeitos aditivos da zona e coorte piora ligeiramente o ajuste do modelo e, ao adicionar essa interação no modelo 5 este ajusta-se melhor aos dados do que o modelo 4, indicando a existência de uma diferença no crescimento entre coortes entre zonas, ou seja, todas as coortes são diferentes. O ajuste dos modelos 4 e 5 é inferior quando comparado com os modelos que têm uma curva diferente para cada zona (modelos 1, 2 e 3), evidenciando a existência de diferenças no crescimento entre as duas zonas.

**Tabela 2.** Resumo dos modelos (GAM) ajustados aos comprimentos médios mensais à idade (em meses). %ED: percentagem de *deviance* explicada pelo modelo; R<sup>2</sup>: variância explicada; GCV: critério de Validação Cruzada Generalizada (Generalized Cross Validation); AIC: critério de Akaike (Akaike Information Criterion).

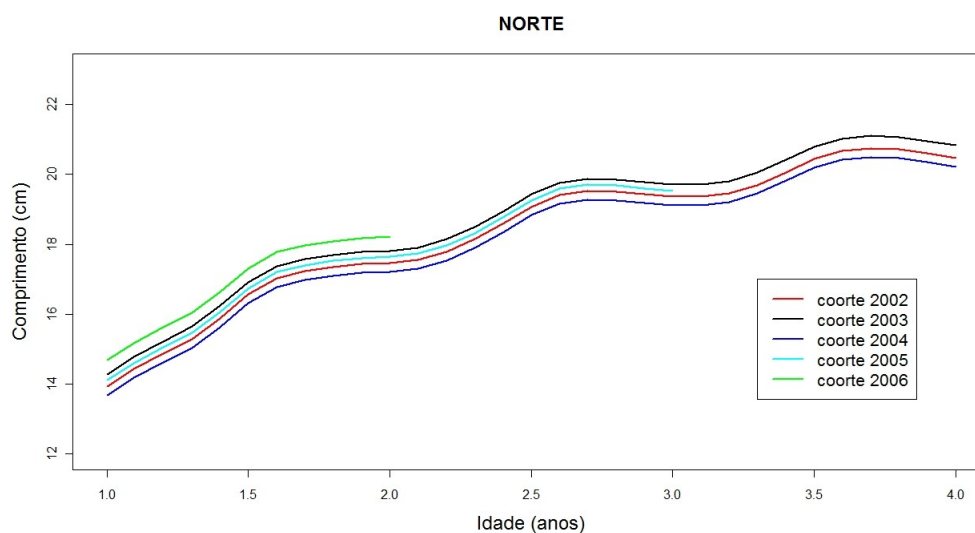
|   | <b>Modelo (fórmula)</b>   | <b>% ED<br/>(<i>deviance</i><br/>explicada)</b> | <b>R<sup>2</sup></b> | <b>GCV</b> | <b>AIC</b> | <b>ANOVA</b>                |
|---|---|---|----------------------|------------|------------|-----------------------------|
| 1 | $E(\text{comprimento}) = f(\text{idade}) * \text{zona} + \text{zona} * \text{coorte}$ | 90.60%  | 0.90                 | 0.33       | 471.5      |                             |
| 2 | $E(\text{comprimento}) = f(\text{idade}) * \text{zona} + \text{coorte}$               | 89.90%  | 0.89                 | 0.34       | 484.0      | F=4.56<br>Pr(>F)=0.0012     |
| 3 | $E(\text{comprimento}) = f(\text{idade}) * \text{zona}$                               | 89.10%  | 0.88                 | 0.35       | 495.1      | F=4.39<br>Pr(>F)=2.26 e-05  |
| 4 | $E(\text{comprimento}) = f(\text{idade}) + \text{coorte}$                             | 85.90%  | 0.85                 | 0.45       | 559.4      | F=9.80<br>Pr(>F)=3.83 e-16  |
| 5 | $E(\text{comprimento}) = f(\text{idade}) + \text{zona} * \text{coorte}$               | 86.50%  | 0.85                 | 0.44       | 556.9      | F=14.00<br>Pr(>F)=2.67 e-16 |

As análises de variância (ANOVA) indicam que a simplificação do modelo base piora significativamente o ajuste. Desta forma, o modelo base é o que apresenta o melhor ajuste (Figuras 11.1. e 11.2. do Anexo I), explicando 90.6% do desvio e aproximadamente 90% da variância, sendo também aquele com os valores mais baixos

do GCV (0.33) e do AIC (471.5). Os gráficos de diagnóstico não indicam nenhuma irregularidade nos resultados nem no procedimento de ajuste deste modelo (Figura 12. do Anexo II).

Este modelo indica que o crescimento da sardinha varia entre zonas e também entre coortes. Com este modelo calcularam-se os comprimentos médios preditos e respectivos erros padrão para cada uma das coortes do Norte e do Sul (Figuras 13.1. e 13.2. do Anexo III). O ajuste da curva do Sul aos valores observados é inferior, possivelmente devido à dificuldade de atribuição de idades aos otólitos dos indivíduos desta zona, ou ao facto de se assumir que os indivíduos nascem no início do ano (dia 1 de Janeiro) quando a época de desova começa no Outono, conduzindo atribuições de anos de nascimento diferentes a indivíduos da mesma coorte (Soares et al., 2007).

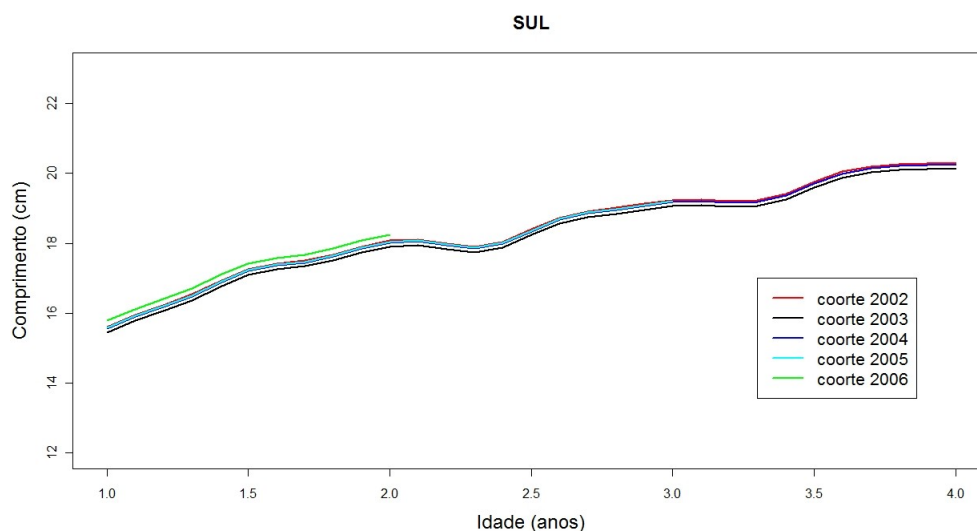
Os comprimentos preditos para a zona Norte variam entre 13 e 15 cm na idade 1 e entre 20 e 21 cm na idade 4 (Figura 1.1.). Para o Sul entre 15 e 16 cm para a idade 1 e entre 19.5 e 20.5 cm para a idade 4 (Figura 1.2.). Os comprimentos iniciais preditos são inferiores para a zona Norte, no entanto, os valores preditos para a idade 4 são semelhantes para as duas zonas mas ligeiramente inferiores no Sul.



**Figura 1.1.** Curvas de crescimento das coortes de 2002 a 2006 da zona Norte, previstas através do modelo com o melhor ajuste aos comprimentos médios à idade mensais.

Na zona Norte, as diferenças entre as coortes são mais visíveis (Figura 1.1.), sendo a coorte de 2006 aquela com comprimentos superiores e a de 2004 a que tem os comprimentos inferiores.

No Sul, a distinção das curvas é difícil (Figura 1.2.), indicando uma grande semelhança nos comprimentos entre coortes. É possível, no entanto, observar que nesta zona também é a coorte de 2006 que apresenta os valores mais elevados de comprimento.

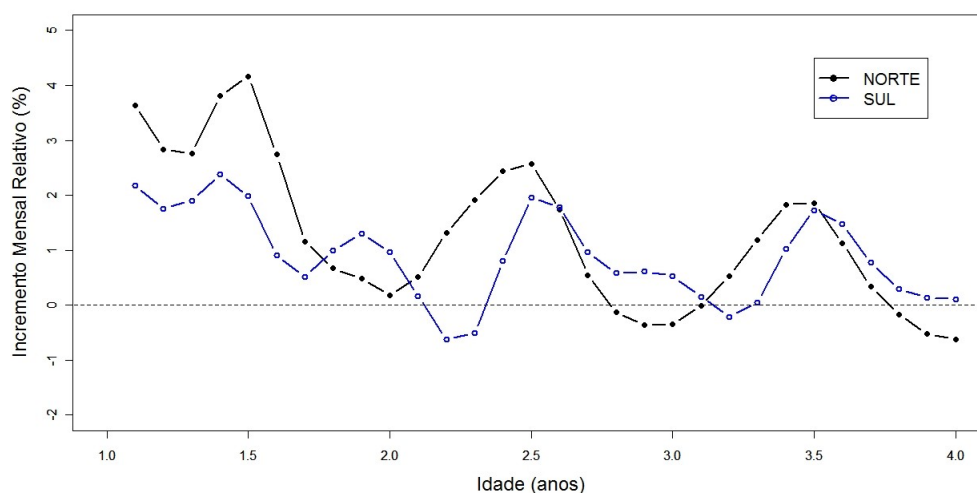


**Figura 1.2.** Curvas de crescimento das coortes de 2002 a 2006 da zona Sul, previstas através do modelo com o melhor ajuste aos comprimentos médios à idade mensais.

A forma das curvas revela um crescimento sazonal, que é mais evidente na zona Norte, onde se observa um crescimento mais acentuado aproximadamente entre Janeiro (idades 1.0, 2.0 e 3.0) e Junho (idades 1.5, 2.5 e 3.5).

No Norte existe uma diminuição progressiva na percentagem de incremento máxima ao longo da vida das sardinhas (Figura 2.). Nesta zona verifica-se um aumento nos incrementos mensais entre Janeiro e Junho e, entre Junho e Janeiro um decréscimo, aproximando-se dos 0%. Em geral, os valores são elevados durante a Primavera/Verão e baixos durante o Verão. Os valores negativos devem ser considerados como sendo crescimento nulo (0%).

Entre a idade 1 e a idade 4, os incrementos mensais no Norte são geralmente superiores aos do Sul. No Sul não se observa uma diminuição ao longo da vida da percentagem de incremento mensal e o crescimento é mais variável do que no Norte. No segundo ano de vida (idade 1) o crescimento das sardinhas no Sul aumenta durante a Primavera e o Outono e, diminui no Verão. No terceiro ano de vida o crescimento diminui no Inverno, aumenta na Primavera e depois diminui durante o Verão até à Primavera do ano seguinte, após a qual volta a diminuir.

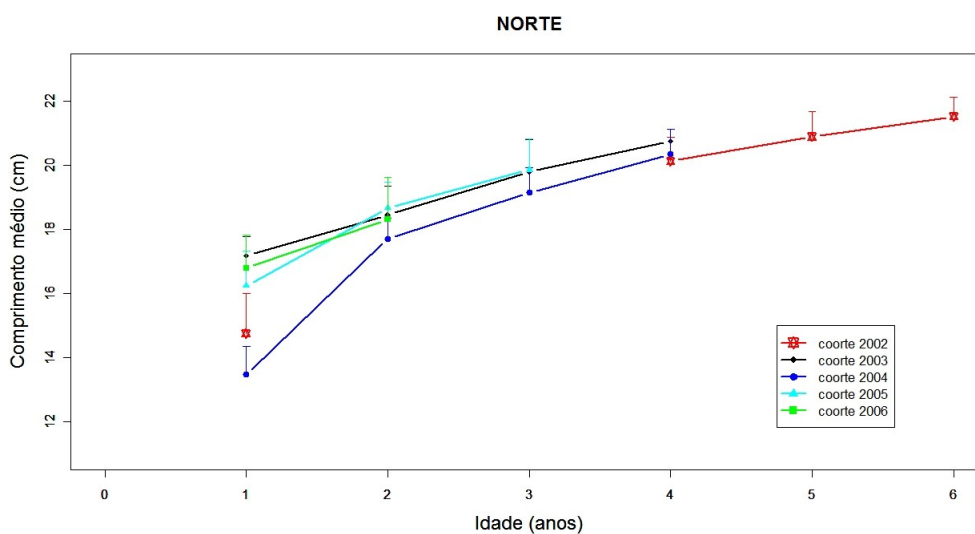


**Figura 2.** Variação temporal do crescimento mensal (incrementos mensais relativos (%)) em cada uma das zonas (Norte e Sul). Estes incrementos foram calculados através dos comprimentos médios mensais preditos pelo modelo com o melhor ajuste.

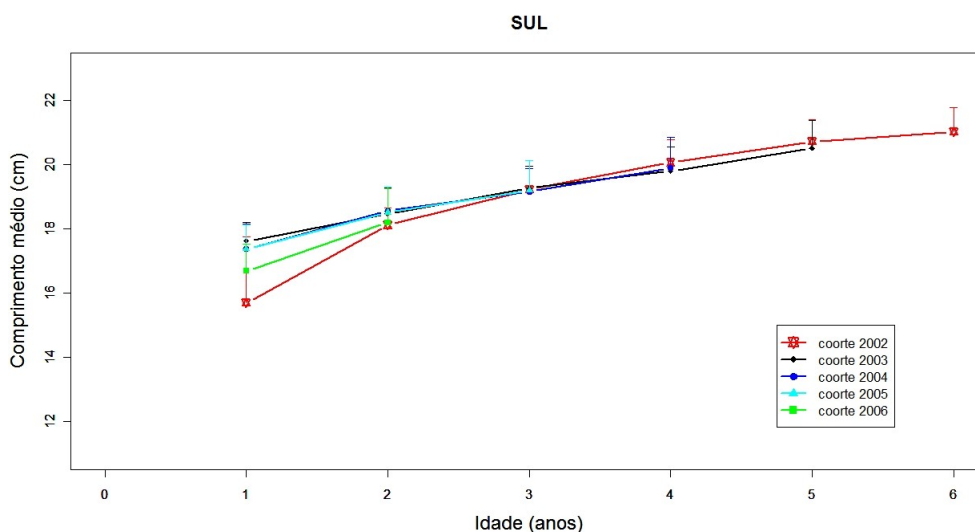
### 3.1.2. Crescimento Anual

A variabilidade inter-anual do comprimento médio à idade na zona Norte é elevada (Figura 3.1.), com diferenças evidentes entre coortes, principalmente nos 2 primeiros anos de vida, verificando-se inclusive um incremento de 4 cm do primeiro para o segundo ano de vida na coorte de 2004 (Tabela 6.1.). Esta coorte também apresenta o comprimento médio à idade 1 mais baixo (13.5 cm, desvio padrão = 0.88).

No Sul, o crescimento anual é menos variável, sendo mais previsível, com incrementos anuais mais baixos, após um crescimento superior no início da vida (Figura 3.2. e Tabela 6.2.). Os comprimentos médios à idade são semelhantes entre as diferentes coortes do período em análise, com as maiores diferenças observadas sobretudo nos dois primeiros anos de vida. As coortes de 2002 e 2006 cresceram menos do que as outras coortes no primeiro ano de vida (15.7 cm, desvio padrão = 2.06 e 16.7 cm, desvio padrão = 0.85 respectivamente).



**Figura 3.1.** Variação temporal do comprimento médio à idade (cm) das coortes de 2002 a 2006. Estes comprimentos foram obtidos através da informação das campanhas de investigação acústica do IPIMAR da costa Noroeste de Portugal. As barras verticais correspondem ao desvio padrão.



**Figura 3.2.** Variação temporal do comprimento médio à idade (cm) das coortes de 2002 a 2006. Estes comprimentos foram obtidos através da informação das campanhas de investigação acústica do IPIMAR da costa Sul de Portugal. As barras verticais correspondem ao desvio padrão.

## 3.2. Sazonalidade biológica da população no período 2002-2008

### 3.2.1. Condição

Os parâmetros estimados para a relação peso-comprimento ( $W=aL^b$ ) são os seguintes:

$$a \rightarrow 0.00281$$

$$b \rightarrow 3.323$$

Em ambas as zonas, a condição, tal como a quantidade de gordura, seguem um padrão sazonal, com os valores máximos no Verão e mínimos durante o Inverno (Figuras 4.1. e 4.2.).

Os picos na condição ocorrem nos meses de Agosto, Setembro ou Outubro e os mínimos nos meses de Janeiro, Fevereiro ou Março. Os máximos coincidem com a altura em que 100% dos indivíduos apresentam elevados níveis de gordura armazenada na cavidade abdominal e os mínimos coincidem com os 0%.

Os coeficientes de correlação de Spearman (Tabela 3.) indicam que os picos de condição (Kn) no Norte ocorrem aproximadamente 1 mês depois do que os do Sul ( $\rho=0.90$ ,  $p < 2.2e-16$ ).

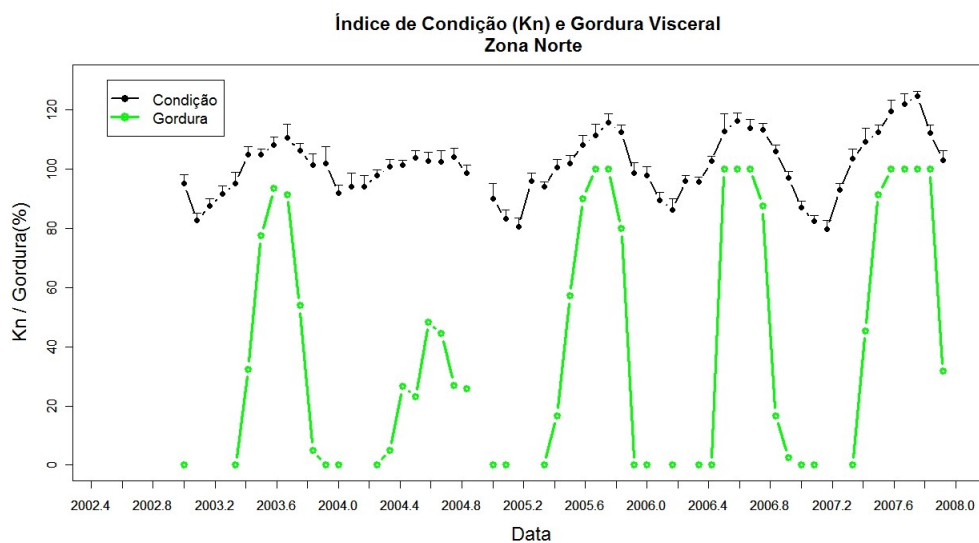
**Tabela 3.** Correlações de Spearman ( $\rho$ ) entre o Índice de Condição (Kn) e o Índice Gonado-Somático (GSI) na zona Norte e na zona Sul e entre as duas zonas. p: nível de significância.

| Desfasamento (meses) | Kn e GSI (Norte)  |          | Kn e GSI (Sul)      |          |
|----------------------|-------------------|----------|---------------------|----------|
|                      | $\rho$            | p        | $\rho$              | p        |
| 0                    | -0.46             | 2.0e-4   | -0.60               | 8.8e-7   |
| 1                    | -0.72             | <2.2e-16 | -0.84               | <2.2e-16 |
| 2                    | -0.77             | <2.2e-16 | -0.89               | <2.2e-16 |
| 3                    | -0.60             | 2.6e-6   | -0.66               | 1.5e-07  |
| 4                    | -0.22             | 0.11     | -0.26               | 0.06     |
|                      | Kn Norte e Kn Sul |          | GSI Norte e GSI Sul |          |
|                      | $\rho$            | p        | $\rho$              | p        |
| 0                    | 0.82              | <2.2e-16 | 0.78                | <2.2e-16 |
| 1                    | 0.90              | <2.2e-16 | 0.81                | <2.2e-16 |
| 2                    | 0.76              | <2.2e-16 | 0.62                | 6.7e-7   |
| 3                    | 0.41              | 2.1e-3   | 0.23                | 0.09     |
| 4                    | -1.0e-3           | 1.0      | -0.19               | 0.17     |

No entanto, os desfasamentos de 0, 2 e 3 meses também são significativos, o que pode estar relacionado com variações anuais dos meses nos quais ocorrem os máximos ou mínimos. Neste período em análise, o pico anual da condição no Sul ocorre 2 meses antes (2004, 2005 e 2007) ou no mesmo mês que o pico do Norte (2003 e 2006).

A condição dos indivíduos do Sul é geralmente superior à do Norte, tanto nos valores do Kn como no mínimo de meses com percentagem máxima de gordura.

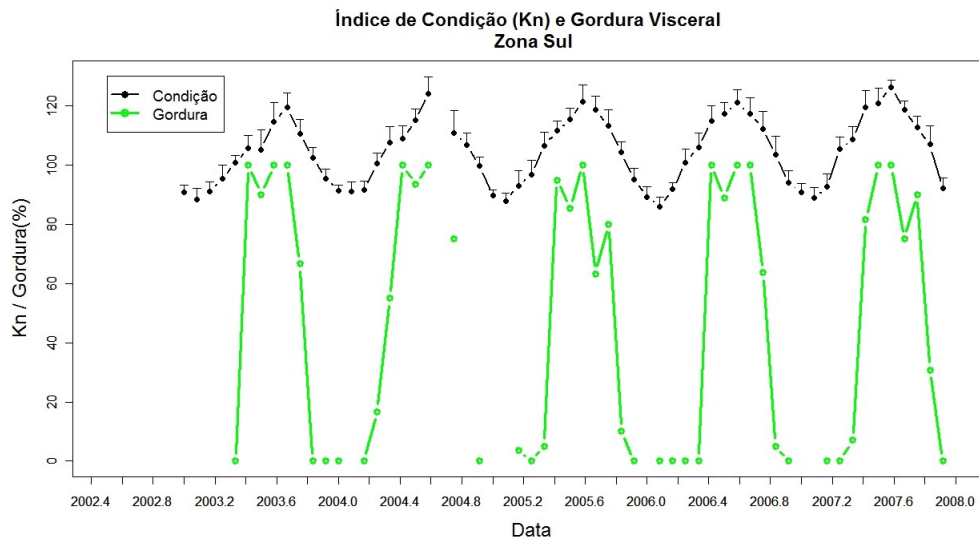
No Norte o pico sazonal da condição aumenta, progressivamente, ao longo do período em estudo, com a excepção do ano de 2004, no qual a condição é mais baixa e o pico pouco evidente, com apenas metade dos indivíduos (48.3%) com uma acumulação de elevada de gordura. No Verão de 2003, apesar de quase todos os indivíduos (93.4%) terem uma quantidade elevada de gordura, em nenhum dos meses se observam os 100%, ao contrário de 2005, 2006 e 2007, onde todos os indivíduos têm uma elevada quantidade de gordura visceral durante 2, 3 ou 4 meses respectivamente.



**Figura 4.1.** Variação temporal (2003 a 2008) do índice de condição relativa (Kn) (curva superior) e da percentagem de indivíduos com valores 3 ou 4 na escala de gordura (curva inferior) nas amostras da zona Norte. As barras verticais na curva superior correspondem ao desvio padrão.

No Sul, a sazonalidade é aparentemente caracterizada por dois picos, em Maio/Junho e em Agosto, o que também se reflecte no número de meses com uma percentagem máxima de indivíduos com gordura. Em 2003 a condição geral é ligeiramente inferior à verificada nos anos seguintes, mas, é em 2005 que se observa

uma percentagem de indivíduos com uma elevada quantidade de gordura ligeiramente inferior.

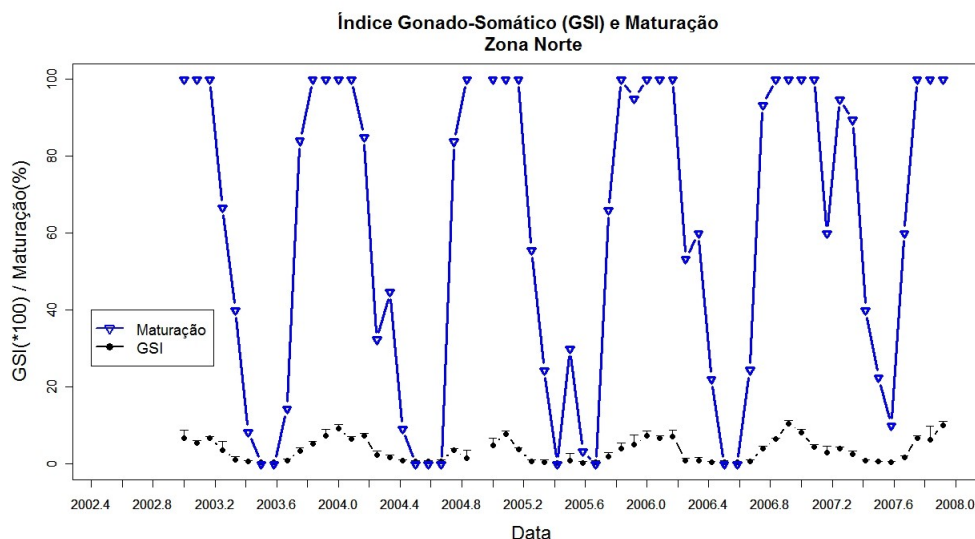


**Figura 4.2.** Variação temporal (2003 a 2008) do índice de condição relativa (Kn) (curva superior) e da percentagem de indivíduos com valores 3 ou 4 na escala de gordura (curva inferior) nas amostras da zona Sul de Portugal. As barras verticais na curva superior correspondem ao desvio padrão.

### 3.2.2. Actividade Reprodutora

A actividade reprodutora também apresenta uma variação sazonal, tal como a condição, com os máximos a ocorrer durante o Inverno e os mínimos durante o Verão (Figuras 5.1. e 5.2.). Os picos no índice gonado-somático (GSI) ocorrem nos meses de Novembro, Dezembro, Janeiro ou Fevereiro e os mínimos nos meses de Abril ou Junho. Os máximos coincidem com a altura em que 100% dos indivíduos estão em desova e os mínimos coincidem com os 0%.

As correlações de Spearman (Tabela 3.) indicam que tanto no Norte como no Sul o mínimo do Kn ocorre 1 ou 2 meses depois do pico máximo do GSI ( $\rho = -0.72$  e  $-0.77$  respectivamente para o Norte;  $\rho = -0.84$  e  $-0.89$  respectivamente para o Sul;  $p < 2.2e-16$ ). No entanto as correlações com os desfaseamentos de 0 e 3 meses apesar de serem mais fracas também são significativas.



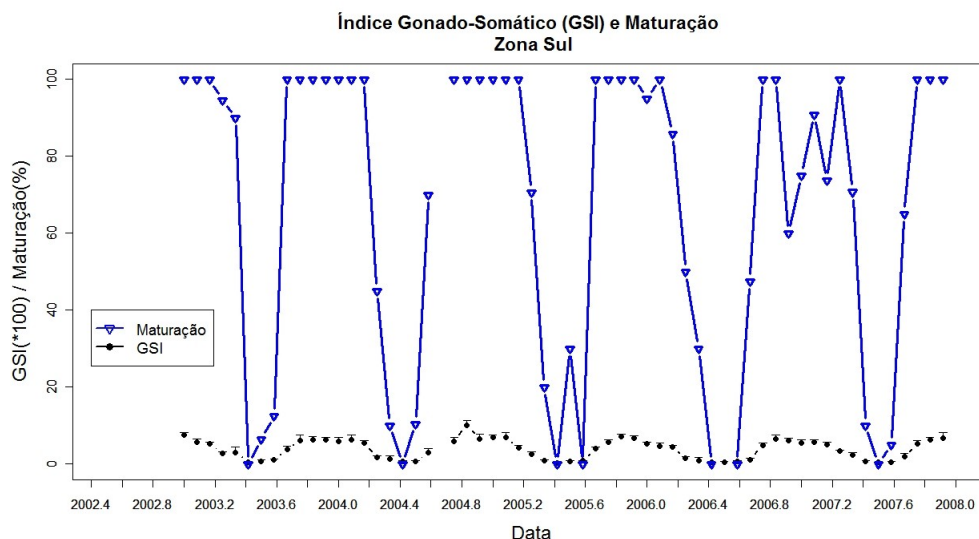
**Figura 5.1.** Variação temporal (2003 a 2008) do índice gonado-somático (GSI) (curva inferior) e da percentagem de indivíduos com valores de 3, 4 ou 6 na escala de maturação (curva superior) nas amostras da zona Norte de Portugal. As barras verticais na curva inferior correspondem ao desvio padrão.

Os coeficientes de correlação (Tabela 3.) indicam também que os picos do GSI no Norte ocorrem aproximadamente 1 mês depois do que os do Sul ( $\rho = 0.81$ ,  $p < 2.2e-16$ ). As correlações com desfasamentos de 0 e 2 meses também são significativas, o que pode estar relacionado com variações anuais dos meses em que ocorrem os máximos ou mínimos.

No Sul a época de desova é maior, verificando-se o valor máximo anual do GSI 2 ou mais meses mais cedo do que no Norte e, 100% dos indivíduos estão em desova 1 ou 2 meses antes, com a diminuição dessa percentagem a ocorrer pouco depois ou na mesma altura que no Norte.

No início de 2005 o GSI dos indivíduos do Norte (Figura 5.1.) é ligeiramente inferior ao que se observa nos outros anos e, o máximo ocorre um mês depois (em Fevereiro). Em 2007 o máximo ocorre um mês antes, ou seja, ainda no final do ano de 2006, sendo este pico superior ao dos outros anos.

Em 2004 verifica-se o maior número de meses (3) sem qualquer indivíduo em desova e, em 2007 acontece o oposto, não existindo nenhum mês com 0% dos indivíduos maduros, sendo o valor mínimo 10% no mês de Agosto.



**Figura 5.2.** Variação temporal (2003 a 2008) do índice gonado-somático (GSI) (curva inferior) e da percentagem de indivíduos com valores de 3, 4 ou 6 na escala de maturação (curva superior) nas amostras da zona Sul de Portugal. As barras verticais na curva inferior correspondem ao desvio padrão.

No Sul, a variação do GSI é mais suave/sem picos evidentes e com uma amplitude entre valores máximos e mínimos mais discreta (Figura 5.2.), destacando-se apenas um pico em Novembro de 2004. No entanto, a variação da percentagem de indivíduos em desova apresenta algumas diferenças inter-anuais, com um valor mais elevado do que seria esperado em Julho de 2005 (~20% indivíduos maduros) e, com valores mais baixos do que o esperado entre Dezembro de 2006 e Março de 2007.

### 3.2.3. Alimentação

A informação dos estômagos relativa à dieta e intensidade de alimentação da sardinha é muito variável, sem evidência clara da existência de um padrão sazonal (Figuras 6.1. e 6.2.).

A percentagem média anual de estômagos com fitoplâncton no Norte é mais elevada em 2005 (Tabela 4.1.) e em seguida em 2006, sendo os desvios padrão também mais elevados nestes anos.

**Tabela 4.1.** Médias e desvios-padrão (SD) anuais da percentagem de estômagos com conteúdo e da percentagem de estômagos com fitoplâncton observados na zona Norte.

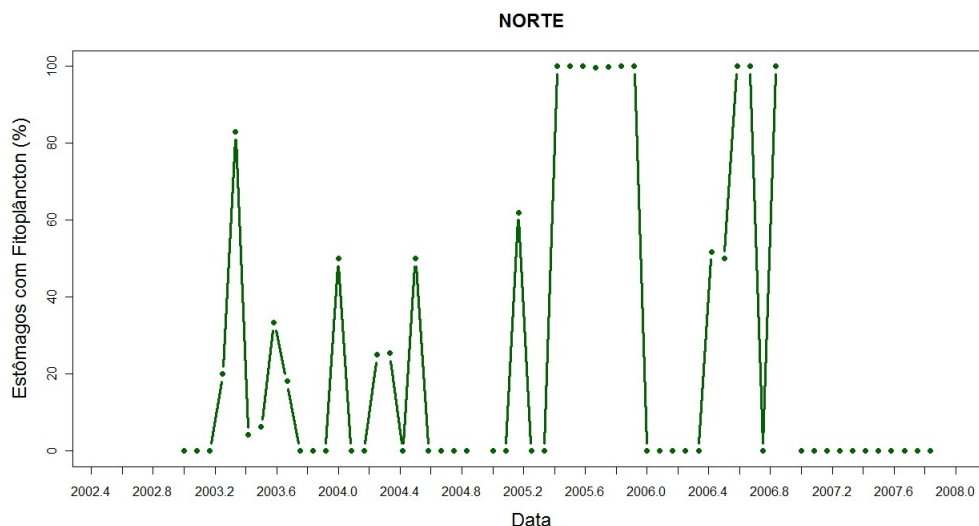
| NORTE | Conteúdo |      | Fitoplâncton |      |
|-------|----------|------|--------------|------|
|       | Média    | SD   | Média        | SD   |
| 2003  | 18.0     | 21.4 | 13.7         | 24.3 |
| 2004  | 16.2     | 16.1 | 13.7         | 20.5 |
| 2005  | 24.7     | 33.0 | 63.5         | 48.1 |
| 2006  | 16.6     | 21.1 | 36.5         | 45.3 |
| 2007  | 36.9     | 29.5 | 0.0          | 0.0  |

As percentagens médias anuais de estômagos com fitoplâncton são em geral superiores no Sul, sendo 2004 e também 2005 os anos com os valores mais elevados (Tabela 4.2.). Em 2004 verifica-se um valor médio de 100% e o desvio padrão de 0% poderia indicar que este seria um ano em que todos os estômagos apresentavam fitoplâncton mas, na realidade, os 100% apenas se observam numa parte do ano (de Janeiro a Maio), sendo que nos restantes meses os estômagos observados não tinham nem fitoplâncton nem zooplâncton. Em alguns dos meses de 2005 também se verifica a ausência de valores, devido ao facto de os estômagos não apresentarem nem fitoplâncton nem zooplâncton.

**Tabela 4.2.** Médias e desvios-padrão (SD) anuais da percentagem de estômagos com conteúdo e da percentagem de estômagos com fitoplâncton observados na zona Sul.

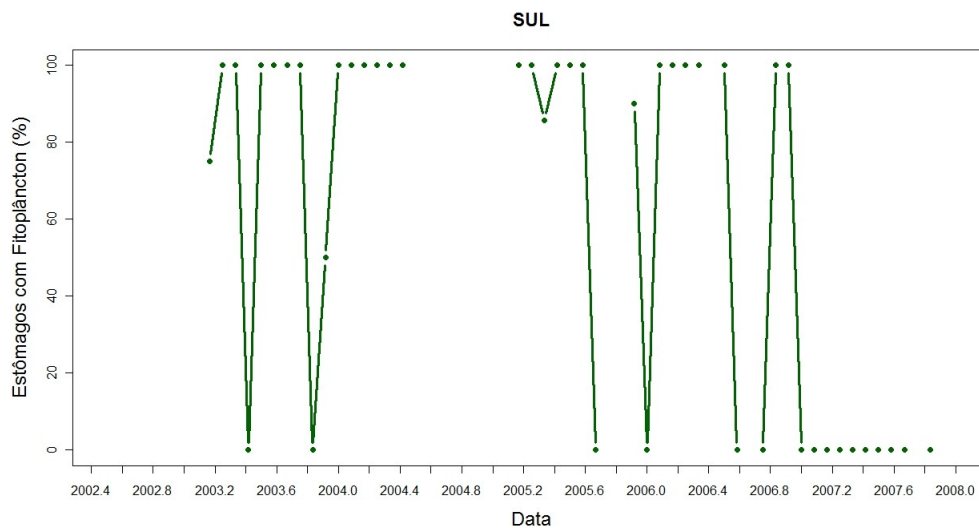
| SUL  | Conteúdo |      | Fitoplâncton |      |
|------|----------|------|--------------|------|
|      | Média    | SD   | Média        | SD   |
| 2003 | 25.8     | 30.0 | 72.5         | 41.6 |
| 2004 | 13.5     | 21.4 | 100.0        | 0.0  |
| 2005 | 13.4     | 23.8 | 84.5         | 34.6 |
| 2006 | 15.8     | 32.8 | 70.0         | 48.3 |
| 2007 | 44.6     | 42.1 | 0.0          | 0.0  |

A preferência alimentar por zooplâncton ou por fitoplâncton no Norte aparentemente não se verifica até ao mês de Junho de 2005, após o qual a percentagem mediana de fitoplâncton é frequentemente 100 ou 0. De Junho a Dezembro de 2005, 100% dos estômagos apresentavam fitoplâncton. Por outro lado, entre Julho e Fevereiro de 2004, entre Janeiro e Maio de 2006 e de Dezembro de 2006 até ao final do período em análise a percentagem foi constantemente 0%, indicando uma exclusividade para o zooplâncton (Figura 6.1.).



**Figura 6.1.** Variação temporal (2003 a 2008) da percentagem de estômagos com fitoplâncton na zona Norte de Portugal.

No Sul, a informação relativa à dieta revela uma alternância entre só fitoplâncton ou só zooplâncton, sendo mais frequente a totalidade (100%) de estômagos com fitoplâncton até 2007 (Figura 6.2.). Nesse ano, nenhum dos estômagos apresenta fitoplâncton, ou seja, todos os indivíduos amostrados teriam consumido zooplâncton, à semelhança do que ocorreu no Norte.

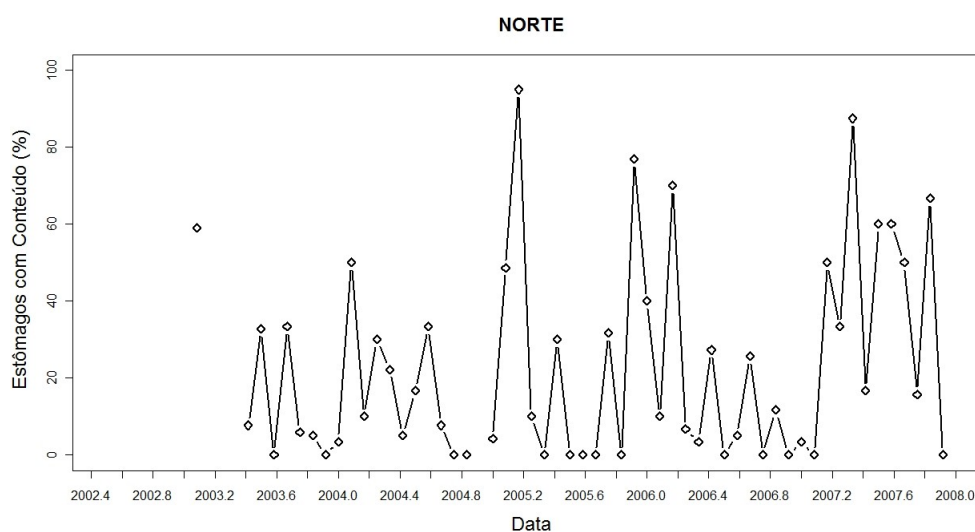


**Figura 6.2.** Variação temporal (2003 a 2008) da percentagem de estômagos com fitoplâncton na zona Sul de Portugal.

Relativamente à percentagem de estômagos com conteúdo no Norte existe uma aparente tendência para a diminuição da percentagem ao longo do ano, ou seja, diminui de Janeiro/Fevereiro até ao final do ano (Figura 7.1.). No Sul, a percentagem de estômagos com conteúdo aumenta gradualmente entre Agosto e Junho, com excepção do ano de 2004, no qual os estômagos estão vazios durante o Verão e até ao ano seguinte (Figura 7.2.).

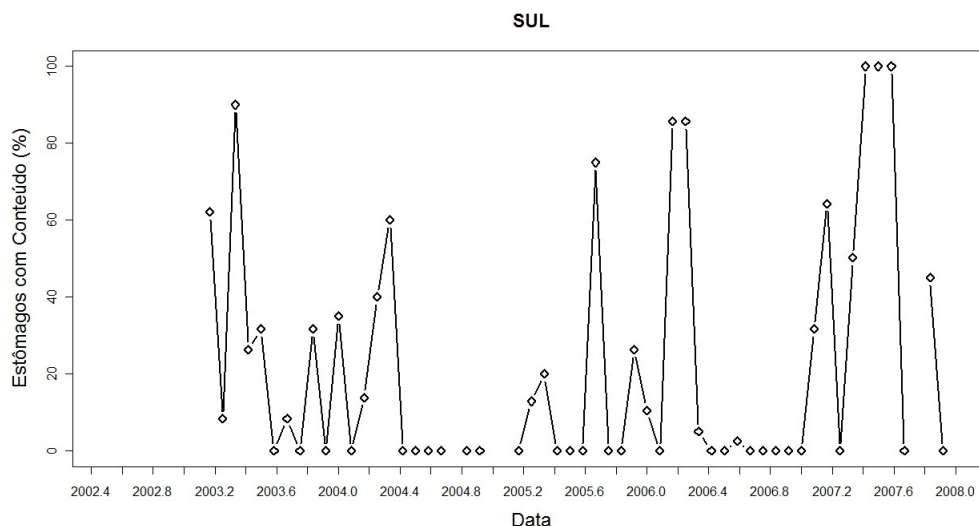
A percentagem média anual de estômagos com conteúdo no Norte é mais elevada em 2007 e em 2005 (Tabela 4.1.). No Sul, as médias anuais mais elevadas correspondem a 2007 e 2003 (Tabela 4.2.). Em geral, as percentagens médias anuais do Sul são ligeiramente inferiores às do Norte, sendo os desvios padrão superiores no Sul.

No Norte verifica-se que a tendência geral em 2003 e 2004 é a de poucos estômagos com conteúdo (Figura 7.1.). Em Março de 2005 observa-se uma percentagem elevada de estômagos com conteúdo, tal como no final de 2005/início de 2006 e, em 2007 a tendência geral é a de estômagos com valores elevados de conteúdo.



**Figura 7.1.** Variação temporal (2003 a 2008) da percentagem de estômagos com conteúdo na zona Norte de Portugal.

No Sul é frequente a existência de estômagos quase vazios, como se verifica principalmente no segundo semestre de 2004 e 2006, mas também no Verão de 2005 (Junho, Julho e Agosto). Em 2003 existe sempre alguma percentagem de estômagos com conteúdo e, em 2007 a percentagem de estômagos com conteúdo é elevada, sendo 100% nos meses de Junho, Julho e Agosto (Verão).



**Figura 7.2.** Variação temporal (2003 a 2008) da percentagem de estômagos com conteúdo na zona Sul de Portugal.

### 3.3. Sazonalidade Ambiental

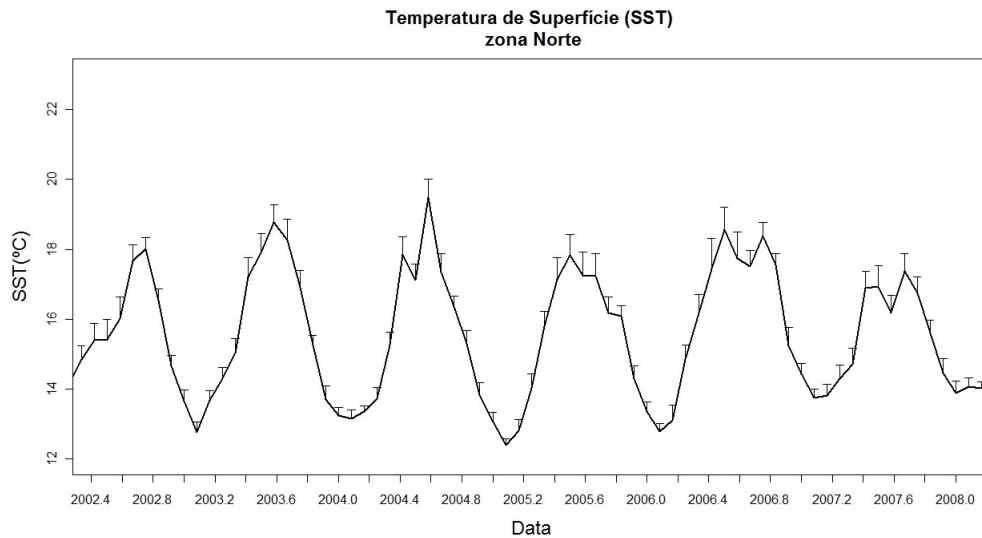
#### 3.3.1. Temperatura de Superfície do Mar (SST)

As SST seguem um padrão sazonal, com os valores máximos no Verão (Julho, Agosto, Setembro) e os mínimos durante o Inverno (Fevereiro) (Figuras 8.1. e 8.2.). No Sul as temperaturas de superfície são mais elevadas do que no Norte, variando entre 12.4 e 19.5 °C no Norte e entre 14.1 e 21.2 °C no Sul.

Tanto no Norte como no Sul existe uma tendência temporal para os mínimos de SST serem gradualmente mais elevados de 2005 a 2008.

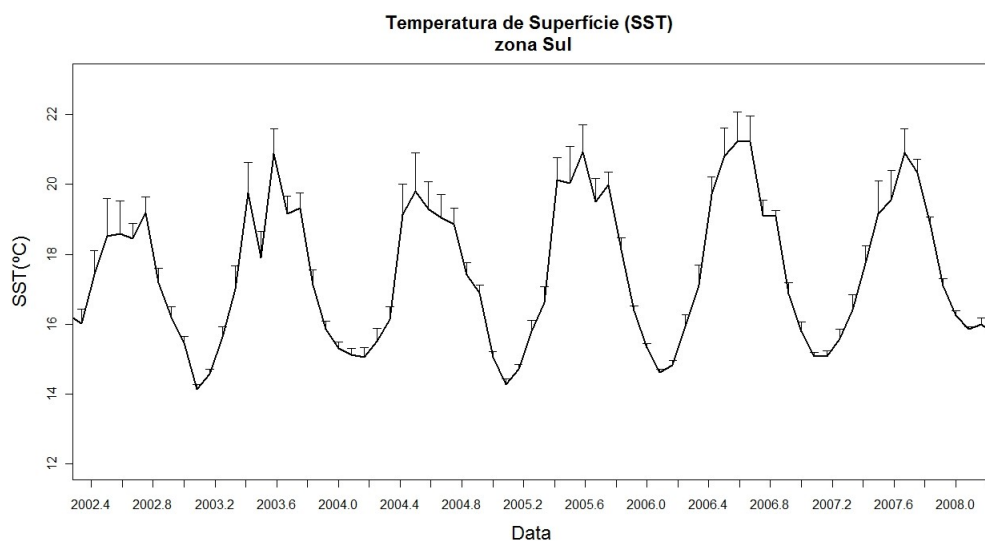
O valor máximo da temperatura de superfície em 2002 na zona Norte ocorre mais tarde, em Outubro, e não entre Julho e Setembro como nos anos seguintes. No início de 2004 verifica-se um valor mínimo ligeiramente superior ao dos outros anos, com a exceção de 2007. Ainda em 2004 podem observar-se dois picos máximos de temperatura durante o Verão, devido a uma descida na temperatura no mês de Julho. Em 2005 verifica-se o mínimo mais baixo do período em análise e, a descida da temperatura média do Verão para o Inverno ocorre por patamares. Em 2006 verificam-se também dois picos de temperatura, o primeiro em Julho e o outro em Outubro. Após este máximo a temperatura desce para o mínimo de inverno mais elevado e, no ano

seguinte (2007), as temperaturas não sobem para valores muito elevados, sendo o ano com a menor amplitude na variação da SST.



**Figura 8.1.** Variabilidade temporal da temperatura média de superfície do mar (SST) na zona Norte. As barras verticais na curva correspondem à variância.

Em Julho de 2003 a temperatura apresenta um mínimo relativo, apenas observado nesse ano. No verão de 2004 a média mensal da temperatura não varia muito entre meses, pelo contrário, em 2005 existe uma alternância nos valores de temperatura, subindo e descendo de mês para mês e, como tal observam-se três picos máximos de temperatura em Junho, Agosto e Outubro.

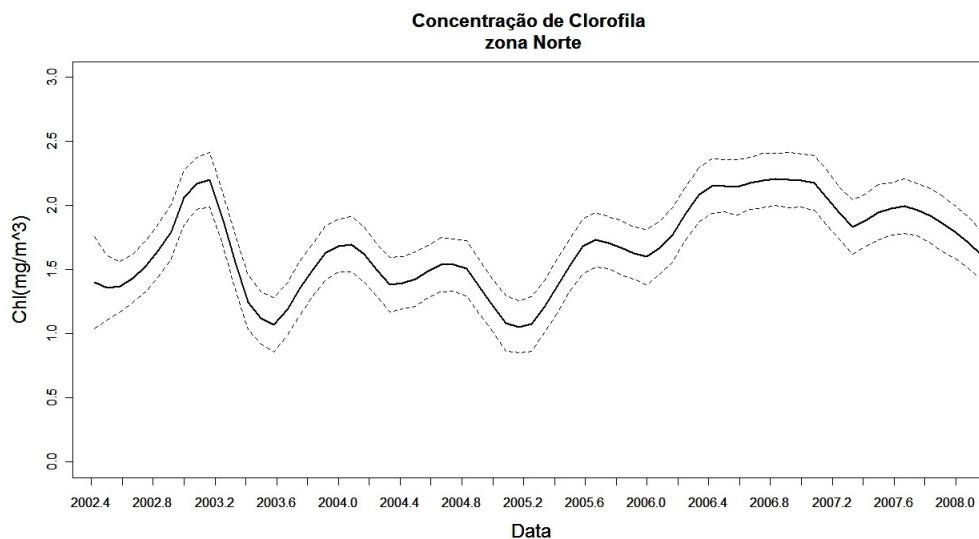


**Figura 8.2.** Variabilidade temporal da temperatura média de superfície do mar (SST) na zona Sul. As barras verticais na curva correspondem à variância.

### 3.3.2. Clorofila

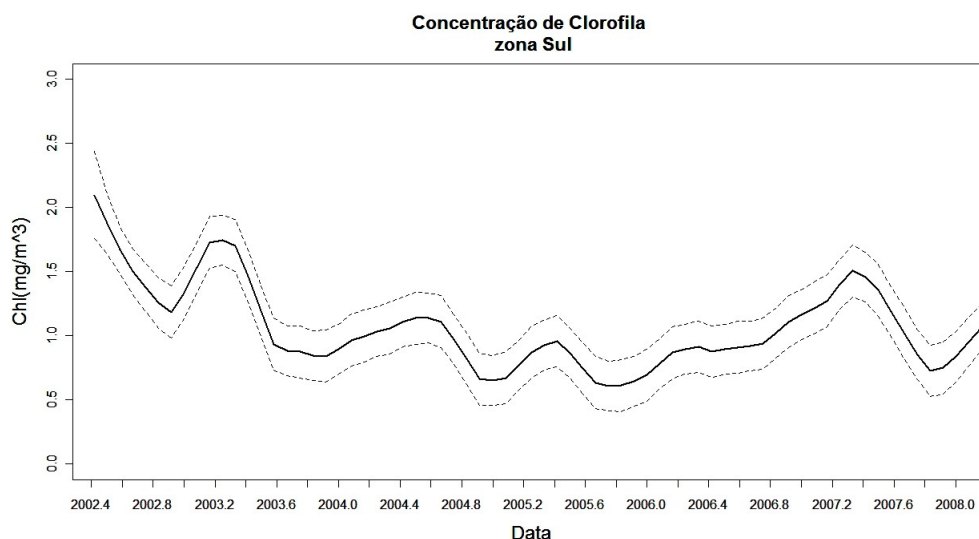
A concentração de clorofila mensal média estimada a partir dos dados de satélite é tipicamente sazonal com os máximos na Primavera mas com uma elevada variabilidade inter-anual (Figuras 9.1. e 9.2.). No período em análise verificam-se valores elevados em 2003, valores mais baixos nos anos seguintes e um aumento gradual no final do período, que é mais acentuado na zona Norte.

No Norte, em 2003, o pico anual ocorre ainda no inverno, em 2004 observam-se dois picos na concentração de clorofila, no Inverno e no Outono, o que faz com que nesse ano o mínimo ocorra durante a Primavera e, em 2006 o máximo permanece quase constante desde a Primavera desse ano até à Primavera do ano seguinte.



**Figura 9.1.** Variabilidade temporal da concentração média de clorofila na superfície do mar, na zona Norte. As curvas a tracejado correspondem ao erro padrão.

No Sul o máximo anual de 2004 ocorre ligeiramente mais tarde, já no Verão e, em 2006 a concentração de clorofila aumenta progressivamente até ao pico anual de 2007.



**Figura 9.2.** Variabilidade temporal da concentração média de clorofila na superfície do mar, na zona Sul. As curvas a tracejado correspondem ao erro padrão.

A concentração de clorofila mensal média estimada a partir dos dados de satélite é, em geral, superior e mais variável no Norte, apresentando valores entre 0.69 e 3.40  $\text{mg}/\text{m}^3$ , sendo as respectivas variâncias mensais também mais elevadas. No Sul, os valores médios de clorofila são geralmente mais baixos do que no Norte, e variam entre 0.42 e 3.42  $\text{mg}/\text{m}^3$ .

### **3.4. Relação do crescimento com a densidade populacional e os índices biológicos e ambientais**

As estimativas das campanhas de investigação do IPIMAR indicam-nos que a abundância de sardinha na zona Norte é sempre superior à observada no Sul (Tabela 5). Verifica-se uma coorte muito forte no Norte, a coorte de 2004, em contraste com a coorte de 2006, que é a mais fraca do período em análise. Em resumo, temos por ordem decrescente de abundância a coorte de 2004, 2005, 2002, 2003, 2007 e 2006.

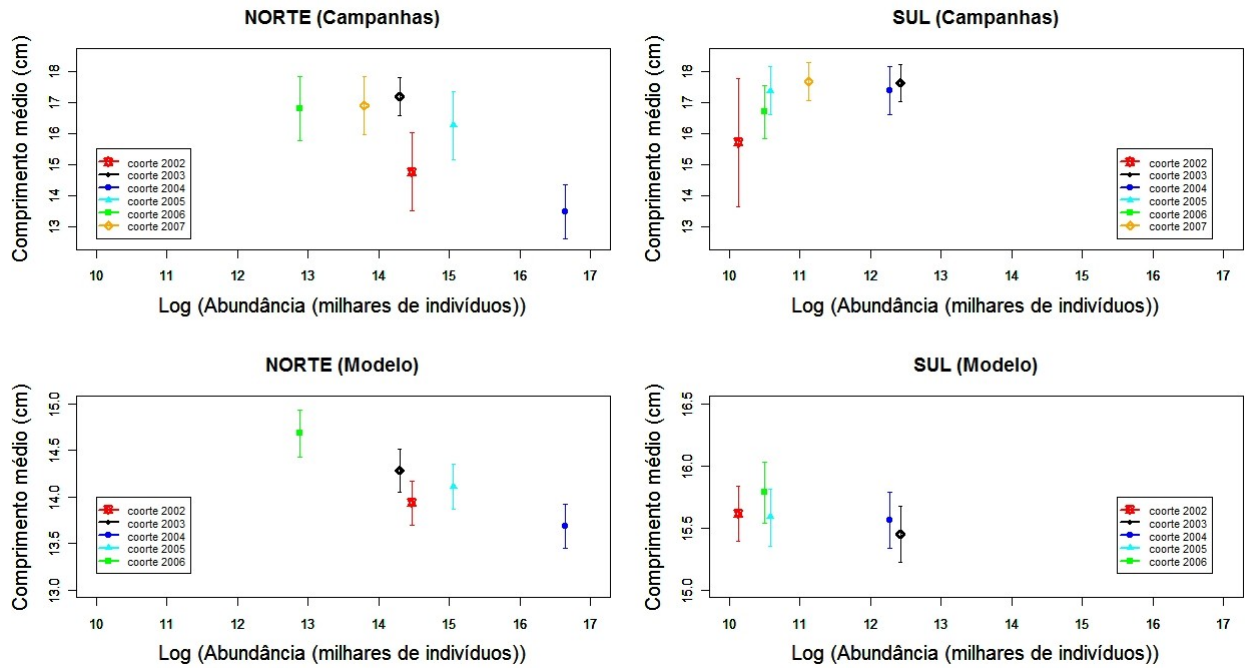
No Sul não se distingue nenhuma coorte forte, sendo as coortes de 2002, 2005 e 2006 as mais fracas. Por ordem decrescente temos a coorte de 2003, 2004, 2007, 2005, 2006 e 2002.

**Tabela 5.** Abundância de cada uma das coortes das zonas em estudo, após o primeiro ano de vida. Estimativas das campanhas de acústica do IPIMAR.

| Zona  | Ano  | Coorte | Abundância<br>(milhares de indivíduos) |
|-------|------|--------|--|
| Norte | 2003 | 2002   | 1929640.0                              |
| Norte | 2004 | 2003   | 1618981.2                              |
| Norte | 2005 | 2004   | 16886755.9                             |
| Norte | 2006 | 2005   | 3472527.2                              |
| Norte | 2007 | 2006   | 394154.3                               |
| Norte | 2008 | 2007   | 980810.5                               |
|       |      |        |  |
| Sul   | 2003 | 2002   | 25032.0                                |
| Sul   | 2004 | 2003   | 248969.5                               |
| Sul   | 2005 | 2004   | 213612.0                               |
| Sul   | 2006 | 2005   | 39348.1                                |
| Sul   | 2007 | 2006   | 36354.2                                |
| Sul   | 2008 | 2007   | 67900.3                                |

A relação entre o crescimento de uma coorte no seu primeiro ano de vida e a abundância da mesma é aparentemente inversa para a zona Norte, sendo esta relação menos clara nos comprimentos médios das campanhas (Figura 10.). Esta relação inversa é pouco evidente ou ausente no Sul, esta não se verifica quando se relaciona a abundância com os comprimentos médios calculados com os dados provenientes das campanhas nesta zona, inclusive aparenta uma relação positiva.

A coorte de 2004 do Norte é a que menos cresceu no primeiro ano de vida (idade 0), no entanto, nos anos seguintes o seu crescimento/incremento é sempre superior ao que se observa para as outras coortes nas mesmas idades (Tabela 6.1.), nomeadamente 4.2, 1.4 e 1.2 cm. Também se verifica que a coorte de 2002 cresce pouco no primeiro ano (14.8 cm), no entanto, a ausência de informação relativa ao seu crescimento no segundo ano impossibilita uma comparação com a coorte de 2004. Das restantes coortes a de 2005 é a que atinge um comprimento ligeiramente mais baixo após o primeiro ano e, esta também é a que cresce mais (excluindo a coorte de 2004) no seu segundo ano (2.4 cm em 2006).



**Figura 10.** Relação entre o comprimento médio (cm) e o logaritmo da abundância estimada (milhares de indivíduos) na idade 1, para as coortes de 2002 a 2007 e para as zonas em estudo (Norte e Sul). Nos gráficos superiores os comprimentos médios foram estimados com a informação proveniente das campanhas de acústica do IPIMAR e os gráficos inferiores correspondem aos valores preditos pelo modelo com o melhor ajuste aos comprimentos médios à idade mensais dos indivíduos desembarcados nas lotas. As estimativas da abundância provêm das campanhas de acústica do IPIMAR.

Por outro lado, a coorte de 2003 cresce 17.2 cm em 2003 (primeiro ano de vida) e no segundo ano apresenta o crescimento mais baixo (1.3 cm) de todas as coortes em análise. Em 2005, esta corte cresce mais (1.4 cm) do que no ano anterior, apesar de se verificar que os incrementos no comprimento diminuem com a idade para as outras coortes. Nesse ano, a clorofila não atinge valores muito elevados mas os máximos de temperatura e de condição são elevados.

Em 2004 o crescimento das coortes (coortes de 2004 e 2003) é o mais baixo do período em estudo. Neste ano, a oscilação da temperatura é semelhante à dos outros anos (com excepção de 2007), a variação da clorofila é semelhante à de 2003 mas a condição geral é baixa e o investimento na reprodução (GSI) é elevado (mínimo superior ao dos outros anos, exceptuando 2007). Em 2007 o crescimento das coortes também é baixo, apesar de ser superior ao de 2004 e, verifica-se que a actividade reprodutiva também é elevada (tal como em 2004). A condição e a clorofila também são

elevadas mas, ao contrário dos outros anos a amplitude da variação das temperaturas é mais baixa.

**Tabela 6.1.** Resumo da variação anual dos valores máximos e mínimos do índice de condição (Kn), índice gonado-somático (GSI), temperaturas de superfície do mar (SST) e clorofila e crescimento anual (cm) de cada uma das coortes (estimativas das campanhas do IPIMAR) na zona Norte. A variação anual dos diferentes parâmetros foi avaliada em relação ao valor médio do período em estudo (2003 a 2008). +: valor máximo anual superior ao valor médio mais o respectivo desvio padrão; 0: valor máximo ou mínimo entre a média e a média mais ou menos o desvio padrão respectivamente; -: valor mínimo anual inferior ao valor médio menos o respectivo desvio padrão.

| <b>NORTE</b> |  | <b>Kn</b> |      | <b>GSI</b> |      | <b>SST</b> |      | <b>Clorofila</b> |      |
|--------------|--|-----------|------|------------|------|------------|------|------------------|------|
| Ano          |  | Max.      | Mín. | Max.       | Mín. | Max.       | Mín. | Max.             | Mín. |
| <b>2003</b>  |  | 0         | -    | +          | -    | +          | -    | +                | -    |
| <b>2004</b>  |  | 0         | 0    | +          | 0    | +          | -    | +                | -    |
| <b>2005</b>  |  | +         | -    | +          | -    | +          | -    | 0                | -    |
| <b>2006</b>  |  | +         | -    | +          | -    | +          | -    | +                | 0    |
| <b>2007</b>  |  | +         | -    | +          | 0    | 0          | 0    | +                | 0    |

| <b>Crescimento (cm)</b> |  | <b>Idade</b> |     |     |     |
|-------------------------|--|--------------|-----|-----|-----|
| Coorte                  |  | 0            | 1   | 2   | 3   |
| <b>2002</b>             |  | 14.8         |     | 5.4 |     |
| <b>2003</b>             |  | 17.2         | 1.3 | 1.4 | 0.9 |
| <b>2004</b>             |  | 13.5         | 4.2 | 1.4 | 1.2 |
| <b>2005</b>             |  | 16.3         | 2.4 | 1.2 |     |
| <b>2006</b>             |  | 16.8         | 1.5 |     |     |
| <b>2007</b>             |  | 16.9         |     |     |     |

No Sul, os comprimentos atingidos durante a idade 0 são superiores aos do Norte para a mesma idade, no entanto, os incrementos anuais nos anos seguintes são mais baixos (Tabelas 6.1. e 6.2.). A variabilidade inter-anual da condição, GSI, SST é menor e mais estável do que no Norte, verificando-se uma maior variabilidade entre anos apenas na Clorofila (Tabela 6.2.). A variabilidade do crescimento anual de todas as coortes também é mais baixa nesta zona.

Nesta zona, também se verifica o mesmo padrão observado no Norte, ou seja, as coortes que crescem mais inicialmente (primeiro ano) crescem menos nos anos seguintes (por exemplo, coorte 2003) e vice-versa (coorte 2002). As coortes de 2004 e 2005 têm comprimentos iniciais semelhantes, apesar de em 2005 a produtividade ser ligeiramente mais baixa (valor mínimo mais baixo) e, o seu crescimento também é semelhante nos anos seguintes.

**Tabela 6.2.** Resumo da variação anual dos valores máximos e mínimos do índice de condição (Kn), índice gonado-somático (GSI), temperaturas de superfície do mar (SST) e clorofila e crescimento anual (cm) de cada uma das coortes (estimativas das campanhas do IPIMAR) na zona Sul. A variação anual dos diferentes parâmetros foi avaliada em relação ao valor médio do período em estudo (2003 a 2008). +: valor máximo anual superior ao valor médio mais o respectivo desvio padrão; 0: valor máximo ou mínimo entre a média e a média mais ou menos o desvio padrão respectivamente; -: valor mínimo anual inferior ao valor médio menos o respectivo desvio padrão.

| <b>SUL</b>              | <b>Kn</b>    |          | <b>GSI</b> |          | <b>SST</b> |      | <b>Clorofila</b> |      |
|-------------------------|--------------|----------|------------|----------|------------|------|------------------|------|
|                         | Max.         | Mín.     | Max.       | Mín.     | Max.       | Mín. | Max.             | Mín. |
| <b>Ano</b>              |              |          |            |          |            |      |                  |      |
| <b>2003</b>             | +            | -        | +          | -        | +          | -    | +                | 0    |
| <b>2004</b>             | +            | -        | +          | -        | +          | -    | 0                | 0    |
| <b>2005</b>             | +            | -        | +          | -        | +          | -    | 0                | -    |
| <b>2006</b>             | +            | -        | +          | -        | +          | -    | +                | 0    |
| <b>2007</b>             | +            | -        | +          | -        | +          | -    | +                | 0    |
| <b>Crescimento (cm)</b> | <b>Idade</b> |          |            |          |            |      |                  |      |
| <b>Coorte</b>           | <b>0</b>     | <b>1</b> | <b>2</b>   | <b>3</b> |            |      |                  |      |
| <b>2002</b>             | 15.7         | 2.4      | 1.1        | 0.8      |            |      |                  |      |
| <b>2003</b>             | 17.6         | 0.9      | 0.8        | 0.5      |            |      |                  |      |
| <b>2004</b>             | 17.4         | 1.2      | 0.6        | 0.7      |            |      |                  |      |
| <b>2005</b>             | 17.4         | 1.1      | 0.7        |          |            |      |                  |      |
| <b>2006</b>             | 16.7         | 1.5      |            |          |            |      |                  |      |
| <b>2007</b>             | 17.7         |          |            |          |            |      |                  |      |

## 4. Discussão

A análise do crescimento da sardinha por coortes confirma indicações anteriores de um padrão sazonal significativo, caracterizado por um período de crescimento máximo no final da Primavera/início do Verão e um período de crescimento mínimo no Inverno (Silva et al., 2008). Obteve-se ainda evidência de diferenças marcadas na estratégia de crescimento das coortes distribuídas no Norte e Sul de Portugal.

No Norte, o padrão de crescimento é bastante sazonal, com uma fase de crescimento acentuado desde Janeiro a Junho, com um decréscimo entre Junho e Janeiro. O investimento no crescimento durante o primeiro ano de vida é geralmente inferior ao do Sul, onde os indivíduos crescem mais durante o primeiro ano de vida.

A estratégia no Sul é aparentemente um investimento elevado no crescimento durante o início da vida. No segundo ano de vida (idade 1) o crescimento aumenta na Primavera e no Outono e diminui durante o Verão e o Inverno. Após esse período, o crescimento ocorre apenas durante a Primavera.

Os comprimentos médios à idade 4 são semelhantes para as duas zonas, mas ligeiramente inferiores no Sul, apesar de um crescimento inicial superior dos indivíduos do Sul. Isto deve-se ao facto de os incrementos mensais das sardinhas do Norte serem superiores após o seu primeiro ano de vida.

No Norte, verificou-se também uma redução progressiva no crescimento ao longo da vida das coortes, enquanto no Sul o investimento anual no crescimento foi constante.

O crescimento nos peixes, por ser indeterminado, pode ser dividido em duas fases: uma fase pré-maturação sexual (fase juvenil), na qual a energia extra é utilizada para o crescimento somático e uma fase pós-maturação sexual (fase adulta), onde a alocação de energia se torna mais complexa devido à opção de investir no crescimento somático ou no crescimento das gónadas (Heino & Kaitala, 1999; Jones, 2002).

A frequência de disponibilidade de alimento pode ter uma influência decisiva no crescimento dos peixes (Ali et al., 2003), pois a alocação dos recursos é afectada pela disponibilidade de alimento (Heino & Kaitala, 1999). Desta forma, o tamanho que um organismo pode atingir é em grande parte limitado pelo ambiente, nomeadamente pela disponibilidade de alimento (Karkach, 2006).

A informação dos estômagos relativa à dieta não revela um padrão sazonal evidente na alimentação da sardinha. No entanto, existe uma variação sazonal na concentração de clorofila, que está associada a fenômenos de afloramento costeiro mais activos e persistentes no Verão (Santos et al., 2001; Tilstone et al., 2003). Em relação à variação da intensidade de alimentação também não se observa uma sazonalidade evidente, que possa ser relacionada com a sazonalidade do crescimento. Esta ausência de evidência da sazonalidade nos dados dos estômagos pode estar relacionada com uma fraca representatividade da alimentação mensal da população nos indivíduos capturados, por esta informação ser relativa à alimentação na altura da captura.

A concentração de clorofila mensal média é em geral superior, mas também mais variável, na zona Norte, permitindo uma maior intensidade de alimentação e uma maior contribuição do fitoplâncton (correspondente à variabilidade temporal) na dieta das sardinhas desta zona (Garrido et al., 2008a). No entanto, porque é que as sardinhas do Norte não crescem mais no início da vida, tendo em conta que vivem num ambiente mais produtivo? A resposta poderá ser a temperatura. A costa oeste é mais produtiva devido ao afloramento costeiro mas, para além do aumento dos nutrientes na coluna de água o afloramento também é sinónimo de temperaturas mais baixas. Desta forma, o crescimento será menos estimulado do que no Sul, onde as temperaturas da água são mais elevadas. Garrido et al. (2008a) concluíram também que as diferenças regionais observadas entre as sardinhas do Norte e as do Sul deveriam ser controladas não pela disponibilidade de alimento mas por outras variáveis, nomeadamente a temperatura.

Hinrichsen et al. (2007) referem a importância da temperatura no crescimento larvar do arenque em ambientes onde as condições são mais variáveis e as variações na abundância das presas em ambientes cuja temperatura é estável. No Sul, a menor disponibilidade alimentar durante a fase inicial de crescimento não parece ser limitante, o que poderá reforçar a importância da temperatura para o crescimento na fase de juvenil. No entanto, a observação de estômagos vazios com maior frequência no Sul pode estar associada ao consumo de ovos de peixe. Szeinfeld (1991) refere que os ovos são digeridos rapidamente e que a presença de um pequeno número de ovos nos estômagos pode representar um consumo significativo. Ao contrário das sardinhas do Norte, cujo consumo de ovos de peixe ocorre apenas durante o Inverno, no Sul os ovos são um alimento mais importante do que o fitoplâncton e são consumidos durante todo o ano (Garrido et al., 2008a). Nos dados dos estômagos o consumo de ovos também

poderá ser subvalorizado por se utilizar uma escala baseada na cor do conteúdo estomacal.

Basilone et al. (2004) encontraram uma relação entre o crescimento da anchova e a produção primária, mas também com as SST, sendo a relação com a produção primária mais forte. Por outro lado, em ambientes menos favoráveis, a competição e a predação selectiva também poderão influenciar a sobrevivência dos indivíduos com as maiores taxas de crescimento (Jones, 2002; Takasuka et al., 2003; Takasuka et al., 2004; Takasuka et al., 2007)

No Sul o tamanho de primeira maturação é mais baixo do que no Norte (Sul-12.4 cm; Norte-14.3cm; Silva et al., 2006). Desta forma, a maturação ocorre mais cedo no Sul, o que pode estar associado com as temperaturas mais elevadas. O tamanho de primeira maturação também pode ser o resultado de uma mortalidade dependente do tamanho dos indivíduos (Gardmark & Dieckmann, 2006).

Esta maturação mais cedo implica uma redução do investimento no crescimento também mais cedo, o que explica porque é que no modelo os incrementos no Sul são inferiores aos do Norte e, porque é que a variação sazonal é semelhante entre as idades 1 e 4.

Ama-Abasi et al. (2004) descreveram o crescimento sazonal de um clupeídeo (*Ethmalosa fimbriata*) e, consideraram que a redução do crescimento se devia ao investimento na reprodução e Cubillos et al. (2001) também descrevem a oscilação sazonal da taxa de crescimento de pequenos pelágicos como uma consequência da estratégia reprodutiva, adaptando-se (numa perspectiva evolutiva) às regularidades oceanográficas do seu habitat: na época mais produtiva crescem e acumulam reservas, que depois utilizam para a reprodução, quando a disponibilidade de alimento é menor.

Na fase adulta o padrão de crescimento no Norte é bastante sazonal e superior ao do Sul. A época de desova no Norte é mais curta, em relação à do Sul, o que permite que o crescimento ocorra durante um período superior. No Sul, a época de desova mais prolongada requer mais recursos e como consequência a alocação de energia para o crescimento é mais limitada.

A maior sazonalidade no padrão de crescimento pode estar associada à maior sazonalidade na intensidade de alimentação na costa oeste de Portugal (Garrido et al., 2008a). Segundo Garrido et al. (2008b) a época de acumulação de reservas (Verão e Outono) é a altura em que a contribuição de fitoplâncton é mais elevada e, o

fitoplâncton disponível durante essa época produz ácidos gordos que são necessários para a reprodução.

Segundo Kozłowski et al. (2004) após a maturação o crescimento diminui ao longo dos anos pois uma fracção maior será alocada para a reprodução. O investimento energético durante uma época de reprodução tem uma elevada influência no crescimento e consequente fecundidade no futuro (Heino & Kaitala, 1999), ou seja, um maior investimento na reprodução implica um investimento menor no crescimento e, como consequência, uma redução da possibilidade de um aumento da fecundidade.

Desta forma, as sardinhas do Norte, ao reduzirem progressivamente o crescimento ao longo da vida, investem mais na reprodução com o passar dos anos, crescendo mais inicialmente, o que lhes permite aumentar a sua fecundidade. No Sul, o investimento entre a reprodução e crescimento mantém-se constante, o que poderá ser uma consequência da sua época de crescimento ser mais curta, por terem uma época de desova mais extensa. Por outro lado, o maior crescimento durante o início de vida também permite um maior investimento na reprodução em detrimento do crescimento pós-maturação.

O crescimento, tal como sugerido por Silva et al. (2008), ocorre no final da época de desova. No Norte o crescimento começa no final da época de desova e continua durante a Primavera; no Verão diminui, permitindo a acumulação de reservas lipídicas para utilizar na próxima época de desova (Garrido et al., 2008b). Garrido et al. (2008a) sugerem que a época principal de alimentação das sardinhas da Península Ibérica é o inverno mas, devido ao investimento na reprodução durante este período, só se observa o aumento das reservas de gordura no verão. No Sul, como a época de desova é mais prolongada o crescimento começa mais tarde, só na Primavera, e diminui também no Verão. No segundo ano de vida crescem também no Outono, ou seja, no início da época de desova da população. Nesse ano, a coorte poderá atingir a maturação mais tarde do que o resto da população (Ré, 1984).

As sardinhas do Sul, ao crescerem mais no início da vida e por terem um período mais curto de crescimento após a maturação podem acumular mais energia, que poderá ser utilizada para a reprodução. Esta poderá ser uma razão pela qual as sardinhas do Sul apresentam valores superiores de condição ( $K_n$ ) e o pico da condição ocorre antes. Na altura do seu recrutamento à pesca estas já investem menos no crescimento e, principalmente fora da época de desova, o seu peso será superior ao esperado porque podem acumular mais reservas do que as sardinhas do Norte. Rätz & Lloret (2003)

referem que diferentes níveis de condição em diferentes populações são devidas às características dos seus habitats.

Silva et al. (2008) justificaram a sazonalidade do crescimento através da melhoria da condição das sardinhas, por este ocorrer fora da época de desova, onde o investimento no desenvolvimento das gónadas é menor, e da disponibilidade de alimento aumenta mas também devido ao aumento da temperatura.

A condição e a actividade reprodutiva têm padrões sazonais inversos, o que está relacionado com a dependência da gordura acumulada para a reprodução (Ganias et al., 2007). No período em análise o máximo da condição está de acordo com a época de acumulação de reservas (Agosto, Setembro ou Outubro).

A temperatura também pode afectar indirectamente o crescimento, através da estimulação da actividade reprodutiva. Stratoudakis et al. (2004) sugerem que a temperatura da água poderá ser o factor determinante da sazonalidade da época de desova das sardinhas. Deste modo, a época mais extensa de desova verificada no Sul deve-se às temperaturas mais elevadas verificadas nesta zona (Stratoudakis et al., 2007). A actividade reprodutiva é mais elevada nos meses de Novembro, Dezembro, Janeiro ou Fevereiro, que corresponde à altura em que o crescimento é mínimo, sendo a época de desova maior no Sul e o máximo a ocorre mais cedo do que no Norte. A amplitude entre valores máximos e mínimos do investimento na produção das gónadas (GSI) é mais discreta nos indivíduos do Sul, provavelmente por terem uma época de desova mais prolongada. A temperatura da água também pode alterar o investimento na reprodução, nomeadamente na qualidade dos ovos, sendo estes de maior qualidade quando as temperaturas são mais baixas (Riveiro et al., 2004).

Em cada uma das zonas também se verificam diferenças de crescimento entre as coortes, principalmente no Norte. As maiores diferenças entre coortes verificam-se no início de vida, o que indica que a maior variabilidade de crescimento ocorre durante as fases de larva e de juvenil. Desta forma, os factores ou condições que ocorrem durante estas fases serão possivelmente os mais relevantes na determinação do crescimento e consequente sobrevivência.

O papel dos adultos é muito importante na determinação do crescimento e sobrevivência dos primeiros estados larvares, pois estes dependem fundamentalmente das dimensões do ovo e, conseqüentemente, das dimensões das reservas vitelinas, mas também através do padrão, que determina as condições ambientais da fase inicial de vida (Ré, 1984). Alemany et al. (2006) referem uma relação positiva entre o

crescimento das larvas e juvenis e os eventos de afloramento, sugerindo a existência de um estímulo ou feedback ambiental que regula as taxas de crescimento, enquanto Arrhenius & Hansson (1996) referem a importância do consumo de zooplâncton no primeiro ano de vida do arenque, sugerindo que a disponibilidade deste tipo de alimento será mais importante na descrição do crescimento em relação à temperatura.

Neste estudo não se verificaram diferenças claras na temperatura ou na disponibilidade de alimento que permitam explicar as diferenças de crescimento entre coortes, no entanto existe alguma evidência de um crescimento dependente da densidade que poderá explicar essas diferenças. Principalmente nas previsões do modelo, as coortes mais abundantes apresentaram os crescimentos mais baixos na idade 1 e as menos abundantes os mais elevados. Este tipo de efeito da densidade no crescimento já foi descrito para alguns clupeídeos (Kim et al., 2006; Voulgaridou & Stergiou, 2003; Shin & Rochet, 1998). Shin & Rochet (1998) consideraram a relação negativa entre a abundância e o crescimento de arenque, que atribuíram à competição intra-específica, como sendo possivelmente mais importante que os factores ambientais.

A influência da densidade no crescimento deve-se à competição intra-específica: um aumento da abundância/densidade implica uma maior competição pelos recursos alimentares, resultando numa menor disponibilidade de alimento e consequente redução do crescimento dos indivíduos. Segundo Cowan et al. (2000) esta redução das presas é mais provável que ocorra no final do período larvar ou na fase de juvenil. Shin & Rochet (1998) sugerem que uma maior abundância vai implicar também um maior gasto energético na procura de alimento, devido à diminuição das presas.

No Norte, esta dependência da densidade foi particularmente importante para a coorte de 2004, possivelmente por esta ter sido uma corte muito forte (abundância elevada: 16886755.9 milhares de indivíduos após o 1º ano de vida). Na zona Sul a existência de um crescimento dependente da densidade observado no primeiro ano de vida é pouco evidente, observando-se apenas uma ligeira relação inversa entre crescimento e abundância nos comprimentos obtidos com o modelo. É possível que o efeito da densidade das coortes seja menos evidente no Sul pelo facto de a abundância das coortes ser inferior nesta zona e, desta forma, esses efeitos serão também mais fracos e, consequentemente, menos evidentes.

A contradição observada na relação entre o crescimento no 1º ano e a respectiva abundância das coortes na zona Sul, entre os comprimentos obtidos nas campanhas do IPIMAR e os comprimentos estimados com o modelo pode dever-se ao facto de

algumas campanhas terem sido realizadas em meses diferentes, nomeadamente a de 2003 em Fevereiro e a de 2004 em Junho, enquanto as restantes se realizaram em Abril. Desta forma, o comprimento à idade 1 da coorte de 2002 deveria ser maior e o da coorte de 2003 deveria ser menor se a campanha se tivesse realizado em Abril. A comparação de um maior número de coortes poderia ajudar a esclarecer o efeito da densidade no crescimento nesta zona.

Segundo Lorenzen & Enberg (2002) o crescimento dependente da densidade é um mecanismo importante na regulação das populações de peixes, devendo ser considerado nas avaliações dos stocks, pois ao não considerar este tipo de mecanismo poderão obter-se avaliações demasiado optimistas de stocks sobre-explorados.

As coortes cujo crescimento inicial (até à idade 1) foi inferior são as que apresentam os incrementos mais elevados nos anos seguintes, ocorrendo também o oposto. A coorte de 2004 do Norte, em especial, cresce aproximadamente 4 cm no seu segundo ano de vida, sendo este incremento demasiado elevado em comparação com os incrementos das outras coortes da mesma zona e, aparentemente, será devido ao facto de esta coorte ter crescido menos, em relação ao esperado, durante o seu primeiro ano de vida. Este fenómeno é uma evidência de crescimento compensatório, que consiste numa fase de crescimento acelerado, após um período de inibição do crescimento, quando as condições ambientais são mais favoráveis (Ali et al., 2003).

Desta forma, os peixes podem regular o seu crescimento e minimizar a variabilidade imposta pelas condições ambientais, tendo como vantagem a recuperação para o tamanho que seria esperado e também restaurar as reservas lipídicas (Ali et al., 2003).

A existência de crescimento compensatório na sardinha permite a convergência das trajectórias de crescimento (Ali et al., 2003), o que explica a diminuição progressiva das diferenças dos comprimentos à idade entre as coortes. Segundo Karkach (2006) o crescimento compensatório ocorre em organismos que possuem um tamanho “alvo” que é geneticamente determinado.

No entanto, um crescimento compensatório implica a utilização de energia que poderia estar disponível para a reprodução e, apesar de se verificar apenas um crescimento compensatório parcial, ou seja, não chegam a atingir o tamanho esperado, este investimento no crescimento tem que ter alguma vantagem que compense os custos de um aumento da taxa de crescimento. Ali et al. (2003) sugerem que as vantagens deste tipo de crescimento estão provavelmente relacionadas com a mortalidade, com a

fecundidade e com uma dieta dependentes do tamanho dos indivíduos e Karkach (2006) refere a competição.

O aumento do consumo de alimento será possivelmente o factor que permite o aumento a taxa de crescimento, no entanto, Ali et al. (2003) indicam também o aumento da eficiência do crescimento, a redução dos custos metabólicos ou a redução dos gastos de deslocação (Ali et al., 2003).

## 5. Conclusão

As diferenças observadas na estratégia de crescimento das coortes das populações de sardinha da costa Norte e Sul de Portugal são possivelmente devidas às diferentes temperaturas observadas nessas zonas. Na fase de crescimento pré-maturação a temperatura parece estimular o crescimento no Sul, o que possibilita um maior investimento de energia na reprodução após a maturação, associado também a uma maturação mais cedo, em relação às sardinhas do Norte, e a uma época de desova mais extensa. Na zona Norte o crescimento inicial é menor, o que poderá estar associado às temperaturas mais baixas verificadas nesta zona. Deste modo, após a maturação os indivíduos desta população ainda continuam a investir muita energia para o crescimento, aumentando também a sua fecundidade. Esse investimento no crescimento diminui progressivamente ao longo da vida, aumentando a alocação para a reprodução. Na fase adulta o crescimento das sardinhas do Norte é mais sazonal, o que estará relacionado com a disponibilidade de fitoplâncton.

Em cada uma das zonas também se verificam diferenças de crescimento entre coortes durante o início de vida e no Norte, onde a abundância das coortes é maior. Após o segundo ano de vida as diferenças entre coortes são menores, o que evidencia um crescimento compensatório, que permite reduzir alguma desvantagem inicial associada às condições ambientais durante o início de vida das coortes.

Uma possível explicação para essas diferenças poderá ser um crescimento dependente de densidade, que indica que a disponibilidade de alimento e competição por este serão também factores importantes na regulação do crescimento das sardinhas. O esclarecimento desta possível dependência de densidade, assim como a exploração da relação entre a sardinha e as suas presas na fase inicial de crescimento, será importante para a compreensão da variabilidade do crescimento desta espécie.

## 6. Referências Bibliográficas

Alemaný, F., Alvarez, F., 1993. Growth differences among sardine (*Sardina pilchardus* Walb.) populations in Western Mediterranean. *Sci. Mar.*, 57(2-3): 229-234.

Alemaný, F., Alvarez, I., Garcia, A., Cortes, D., Ramirez, T., Quintanilla, J., Alvarez, F., Rodriguez, J.M., 2006. Postflexion larvae and juvenile daily growth patterns of the Alboran Sea sardine (*Sardina pilchardus* Walb.): influence of wind. *Sci. Mar.*, 70 (suppl.2): 93-104.

Alheit, J., 2002. Impact of Climate Variability on Small Pelagic Fish Stocks - A Comparative View. *Investig. mar.*, Vol. 30, No.1, Supl, p.175-175.

Ali, M., Nicieza, A., Wootton, R. J., 2003. Compensatory growth in fishes: a response to growth depression. *Fish and Fisheries*, 4: 147-190.

Alvarez-Salgado, X.A., Gago, J., Miguez, B.M., Gilcoto, M., Pérez, F.F., 2000. Surface waters of the NW Iberian upwelling system: upwelling on the shelf versus outwelling of upwelled waters from the Rías Baixas. *Estuarine Coastal and Shelf Science*, 51: 821–837.

Ama-Abasi, D., Holzloehner, S., Enin, U., 2004. The dynamics of the exploited population of *Ethmalosa fimbriata* (Bowdich, 1825, Clupeidae) in the Cross River Estuary and adjacent Gulf of Guinea. *Fisheries Research*, 68: 225–235.

Anderson, J. T., 1988. A review of size dependent survival during pre-recruit stages of fishes in relation to recruitment. *J. Northwest Atl. Fish. Sci.*, 8: 55–66.

Arrhenius, F., Hansson, S., 1996. Growth and seasonal changes in energy content of young Baltic Sea herring (*Clupea harengus* L.). *ICES Journal of Marine Science*, 53: 792–801.

Atarhouch, T., Rüber, L., Gonzalez, E.G., Albert, E.M., Rami, M., Dakkak, A., Zardoya, R., 2006. Signature of an early genetic bottleneck in a population of Moroccan sardines (*Sardina pilchardus*). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 39: 373–383.

Basilone, G., Guisande, C., Patti, B., Mazzola, S., Cuttitta, A., Bonanno, A., Kallianiotis, A., 2004. Linking habitat conditions and growth in the European anchovy (*Engraulis encrasicolus*). *Fish. Res.*, 68: 9-19.

Blackwell, B.G., Brown, M.L., Willis, D.W., 2000. Relative Weight (Wr) Status and Current Use in Fisheries Assessment and Management, *Reviews in Fisheries Science*, 8(1): 1-44.

Bolger, T., Connolly, P.L., 1989. The selection of suitable indices for the measurement and analysis of fish condition. *J. Fish Biol.*, 34: 171–182.

Borges, M.F., Santos, A.M.P., Crato, N., Mendes, H., Mota, B., 2003. Sardine regime shifts off Portugal: a time series analysis of catches and wind conditions. *Sci. Mar.*, 67(1): 235–244.

Carrera, P., Porteiro, C., 2003. Stock dynamics of the Iberian sardine (*Sardina pilchardus*, W.) and its implication on the fishery off Galicia (NW Spain). *Sci. Mar.*, 67 (Suppl. 1): 245–258.

Charnov, E.L., Turner, T.F., Winemiller, K.O., 2001. Reproductive constraints and the evolution of life histories with indeterminate growth. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 98: 9460–9464.

Cleveland, W.S., 1979. Robust Locally Weighted Regression and Smoothing Scatterplots. *Journal of the American Statistical Association*, Vol. 74, No. 368, pp. 829-836.

CMS (Centre de Meteorologie Spatiale), 2005. North Atlantic Regional Sea Surface Temperature Product Manual. Ref. SAF/OSI/M-F/TEC/MA/124. Available from: [http://www.osi-saf.org/biblio/docs/ss1\\_pmnrst\\_1\\_7.pdf](http://www.osi-saf.org/biblio/docs/ss1_pmnrst_1_7.pdf)

Cole, J., McGlade, J., 1998. Clupeoid population variability, the environment and satellite imagery in coastal upwelling systems. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 8: 445-471.

Cone, R.S., 1989. The need to reconsider the use of condition indices in fisheries science. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 118: 510–514.

Coombs, S.H., Smyth, T.J., Conway, D.V.P., Halliday, N.C., Bernal, M., Stratoudakis, Y., Álvarez, P., 2006. Spawning season and temperature relationships for sardine (*Sardina pilchardus*) in the eastern North Atlantic. *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.*, 86: 1245–1252.

Cowan, J.H., Rose, K.A, DeVries, D.R., 2000. Is density-dependent growth in young-of-the-year fishes a question of critical weight? *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 10: 61-89.

Cubillos, L.A., Arcos, D.F., Bucarey, D.A., Canales, M.T., 2001. Seasonal growth of small pelagic fish off Talcahuano, Chile (37°S, 73°W): a consequence of their reproductive strategy to seasonal upwelling. *Aquat. Living Resour.*, 14: 115–124.

Cunha, M.E., Garrido, S., Pissarra, J., 2005. The use of stomach fullness and colour indices to assess *Sardina pilchardus* feeding. *J. Mar. Biol. Assoc. UK*, 85: 425–431.

Cury, P., Bakun, A., Crawford, R. J. M., Jarre, A., Quiñones, R. A., Shannon, L. J., Verheye, H. M., 2000. Small pelagics in upwelling systems: patterns of interaction and structural changes in “wasp-waist” ecosystems. *ICES Journal of Marine Science*, 57: 603–618.

Cury, P., Pauly, D., 2000. Patterns and propensities in reproduction and growth of fishes. *Ecological Research*, 15(1): 101-106.

Cury, P., Roy, C., 1989. Optimal environmental window and pelagic fish recruitment success in upwelling areas. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 46: 670-680.

Devries, D.R., Frie, R.V., 1996. Determination of age and growth. *In*: Murphy, B.R. & D.W. Willis (eds). Fisheries Techniques. Maryland, USA. American Fisheries Society, pp 483-512.

Feldman, G. C., McClain, C. R., 2006. Ocean color web, modis reprocessing 1.1. NASA Goddard Space Flight Center. Eds. Kuring, N., Bailey, S. W., 11 Dec 2006. <http://oceancolor.gsfc.nasa.gov>.

Fiúza, A.F.G., 1983. Upwelling patterns off Portugal *in* Suess, E., Thieda, J. (eds), Coastal Upwelling: Its Sediment Record, part A. Plenum, New York, 85-98 pp.

Fonseca, V.F., Cabral, H.N., 2007. Are fish early growth and condition patterns related to life-history strategies? *Rev. Fish Biol. Fisheries*, 17: 545–564.

Furnestin, J. 1945. Contribution à l'étude biologique de la sardine atlantique (*Sardina pilchardus* Walbaum). DSc Thèse, Faculté des Sciences de Marseille, Paris, Imprimerie Nationale.

Ganias, K., Somarakis, S., Koutsikopoulos, C., Machias, A., 2007. Factors affecting the spawning period of sardine in two highly oligotrophic seas. *Mar. Biol.*, 151: 1559–1569.

Gardmark, A., Dieckmann, U., 2006. Disparate maturation adaptations to size-dependent mortality. *Proc. R. Soc. B.*, 273: 2185–2192.

Garrido S., Marçalo A., Zwolinski J., van der Lingen C.D., 2007. Laboratory investigations on the effect of prey size and concentration on the feeding behaviour of *Sardina pilchardus*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 330: 189–199.

Garrido, S., Ben-Hamadou, R., Oliveira, P.B., Cunha, M.E., Chicharo, M.A., van der Lingen, C.D., 2008a. Diet and feeding intensity of sardine *Sardina pilchardus*: correlation with satellite-derived chlorophyll data. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 354: 245-256.

Garrido, S., Rosa, R., Ben-Hamadou, R., Cunha, M.E., Chicharo, M.A., van der Lingen, C.D., 2008b. Spatio-temporal variability in fatty acid trophic biomarkers in stomach contents and muscle of Iberian sardine (*Sardina pilchardus*) and its relationship with spawning. *Marine Biology*, 154: 1053–1065.

Giannoulaki, M., Machias, A., Tsimenides, 1999. Ambient luminance and vertical migration of the sardine *Sardina pilchardus*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 178: 29-38.

Guisande, C., Ulla, A., Thejll, P., 2004. Solar activity governs abundance of Atlantic Iberian sardine *Sardina pilchardus*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 269: 297-301.

Hastie, T.J., Tibshirani, R.J., 1990. Generalized Additive Models. London: Chapman & Hall.

Heino, M., Kaitala, V., 1999. Evolution of resource allocation between growth and reproduction in animals with indeterminate growth. *J. Evol. Biol.*, 12: 423–429.

Hinrichsen, H.-H., Buehler, V., Clemmesen, C., 2007. An individual-based model for the direct conversion of otolith into somatic growth rates. *Fish. Oceanogr.*, 16(3): 207–215.

ICES. 2008. Report of the Working Group on the Assessment of Mackerel, Horse Mackerel, Sardine and Anchovy (WGMHSA), 4-13 September 2007, ICES Headquarters. ICES CM 2007/ACFM: 31, 712 pp.

Jensen, A.L., 1993. Dynamics of fish populations with different compensatory processes when subjected to random survival of eggs and larvae. *Ecol. Modelling*, 68: 249-256.

Jones, C.M., 2002. Age and growth. In: Fuiman, L.A., Werner, R.G. (eds), *Fishery Science: The Unique Contributions of Early Life Stages*, Blackwell Science, Oxford.

Karkach, A. S., 2006. Trajectories and models of individual growth. *Demographic Research*, 15(12): 347-400.

Kim, J.Y., Kim, S., Min Choi, Y., Bong Lee, J., 2006. Evidence of density-dependent effects on population variation of Japanese sardine (*Sardinops melanosticta*) off Korea. *Fish. Oceanogr.*, 15(4): 345-349.

Kozłowski, J., Czarnołęski, M., Dańko, M., 2004. Can optimal resource allocation models explain why ectotherms grow larger in cold? *Integr. Comp. Biol.*, 44: 480-493.

Le Cren, E.D., 1951. The length-weight relationship and seasonal cycle in gonad weight and condition in the perch (*Perca fluviatilis*). *J. Anim. Ecol.*, 20: 201-219.

Litvak, M.K., Leggett, W.C. 1992. Age and size-selective predation on larval fishes: the bigger-is-better hypothesis revisited. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 81: 13–24.

Lorenzen, K., Enberg, K., 2002. Density-dependent growth as a key mechanism in the regulation of fish populations: evidence from among-population comparisons. *Proc. R. Soc. Lond. B.*, 269: 49-54.

Marques, V., Morais, A., Pestana, G., 2003. Distribuição, Abundância e Evolução do Manancial de Sardinha Presente na Plataforma Continental Portuguesa entre 1995 e 2002. *Relat. Cient. Téc. IPIMAR, Série digital* (<http://ipimar-iniap.ipimar.pt>) nº 10, 29pp.

Mendes, H. V., Borges, M. F., 2006. A sardinha no século XX: capturas e esforço de pesca. *Relat. Cient. Téc. IPIMAR, Série digital* (<http://ipimar-iniap.ipimar.pt>) nº 32, 20pp.

Murphy, B.R., Willis, D.W., Springer, T.A., 1991. The relative weight index in fisheries management: status and needs. *Fisheries (Bethesda)*, 16(2): 30–38.

Ottersen, G., Loeng, H. 2000. Covariability in early growth and year-class strength of Barents Sea cod, haddock, and herring: the environmental link. *ICES Journal of Marine Science*, 57: 339–348.

Palomera, I., Olivar, M. P., Salat, J., Sabatés, A., Coll, M., García, A., Morales-Nin, B., 2007. Small pelagic fish in the NW Mediterranean Sea: An ecological review. *Progress in Oceanography*, 74: 377–396.

Parrish, R.H., Serra, R., Grant, W.S., 1989. The monotypic sardines, *Sardina* and *Sardinops*: their taxonomy, distribution, stock structure, and zoogeography. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 46: 2019–2036.

Patterson, K.R., 1992. An improved method for studying the condition of fish, with an example using Pacific sardine *Sardinops sagax* (Jenyns). *J. Fish Biol.*, 40: 821–831.

Pauly, D., 1991. Growth performance in fishes: rigorous description of patterns as a basis for understanding causal mechanisms. *ICLARM*, 4(3): 3-6.

Pinto, J. S., 1957. Essai d'une échelle de maturation sexuelle, pour les males de la sardine (*Sardina pilchardus*, Walb.) basée sur l'histologie des testicules. Notas e Estudos do Instituto de Biologia Marítima, 15: 13 pp.

Pinto, J. S., and Andreu, B. 1957. Echelle pour la caractérisation des phases évolutives de l'ovaire de sardine (*Sardina pilchardus*, Walb.) en rapport avec l'histophysiologie de la gonade. Proceedings and Technical Papers of the General Fisheries Council of the Mediterranean, 46: 393-411.

Quintanilla, L., Pérez, N., 2000. Spawning frequency of sardine *Sardina pilchardus* (Walb.) off the Spanish North Atlantic coast in 1997. *Fisheries Research*, 45: 73-79.

R Development Core Team, 2008. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL: <http://www.R-project.org>.

Rätz, H.-J., Lloret, J., 2003. Variation in fish condition between Atlantic cod (*Gadus morhua*) stocks, the effect on their productivity and management implications. *Fisheries Research*, 60: 369–380.

Ré, P., 1984. Ictioplâncton da região central da costa portuguesa e do estuário do Tejo. Ecologia da postura e da fase planctónica de *Sardina pilchardus* (Walbaum, 1792) e de *Engraulis encrasicolus* (Linné, 1758). Tese de doutoramento, Universidade de Lisboa: 425 p.

Relvas, P., Barton, E.D., 2002. Mesoscale patterns in the Cape São Vicente (Iberian Peninsula) upwelling region. *J. Geophys. Res.*, 107(C10), 3164.

Relvas, P., Barton, E.D., 2005. A separated jet and coastal counterflow during upwelling relaxation off Cape São Vicente (Iberian Peninsula). *Continental Shelf Research*, 25: 29–49.

Relvas, P., Barton, E.D., Dubert, J., Oliveira, P.B., Peliz, A., da Silva, J.C.B., Santos, A.M.P., 2007. Physical oceanography of the western Iberia ecosystem: Latest views and challenges. *Progress in Oceanography*, 74(2–3): 149–173.

Ricker, W.E., 1973. Linear regressions in fisheries research. *J. Fish. Res. Board Can.*, 30: 409-434.

Ricker, W.E. 1975. Computation and interpretation of biological statistics of fish populations. *Bull. Fish. Res. Board Can. Ottawa*, 191: 1-382.

Riveiro, I., Guisande, C., Maneiro, I., Vergara, A.R., 2004. Parental effects in the European sardine (*Sardina pilchardus*). *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 274: 225-234.

Rochet, M.-J. 2000. A comparative approach to life-history strategies and tactics among four orders of teleost fish. *ICES Journal of Marine Science*, 57: 228–239.

Sánchez, R., Mason, E., Relvas, P., da Silva, A. J., Peliz, A. J., 2006. On the inshore circulation in the northern Gulf of Cádiz, southern Portuguese shelf. *Deep-Sea Research II*, 53: 1198–1218.

Santos, A.M.P., Borges, M.F., Groom, S., 2001. Sardine and horse mackerel recruitment and upwelling off Portugal. *ICES Journal of Marine Science*, 58: 589–596.

Santos, A.M.P., Chícharo, A., dos Santos, A., Moita, T., Oliveira, P. B., Peliz, A., Ré, P., 2007. Physical–biological interactions in the life history of small pelagic fish in the Western Iberia Upwelling Ecosystem. *Progress in Oceanography*, 74: 192–209.

Santos, M.A., Kazmin A.S., Peliz A., 2005a. Decadal changes in the Canary upwelling system as revealed by satellite observations: Their impact on productivity. *Journal of Marine Research*, 63: 359–379.

Santos, A. J. P., Nogueira, J., Martins, H. 2005b. Survival of sardine larvae off the Atlantic Portuguese coast: a preliminary numerical study. *ICES Journal of Marine Science*, 62: 634-644.

Shin, Y.J., Rochet, M.J., 1998. A model for the phenotypic plasticity of North Sea herring growth in relation to trophic conditions. *Aquat. Living Resour.*, 11(5): 315-324.

Silva, A., 2003. Morphometric variation among sardine (*Sardina pilchardus*) populations from the northeastern Atlantic and the western Mediterranean. *ICES Journal of Marine Science*, 60: 1352–1360.

Silva, A., Santos, M.B., Caneco, B., Pestana, G., Porteiro, C., Carrera, P., Stratoudakis, Y., 2006. Temporal and geographic variability of sardine maturity at length in the northeastern Atlantic and the western Mediterranean. *ICES Journal of Marine Science*, 63: 663–676.

Silva, A., Carrera, P., Massé, J., Uriarte, A.D., Santos, M.B., Oliveira, P.B., Soares, E., Porteiro, C., Stratoudakis, Y., 2008. Geographic variability of sardine growth across the northeastern Atlantic and the Mediterranean Sea. *Fish. Res.*, 90: 56-69.

Soares, E., Morais, A., Silva, A., Carrera, P., Jorge, A., Rico, I., Peleteiro, Q., Evano, H., 2002. Report of the Workshop on Sardine Otolith Age Reading (Lisbon, 28 January–1 February 2002). *Rel. Cient. Téc. Inst. Invest. Pescas Mar Série digital*, 14 (<http://ipimar-iniap.ipimar.pt>).

Soares, E., Silva, A., Morais, A., 2007. Workshop on sardine otolith age reading and biology. *Relat. Cient. Téc. Inst. Invest. Pescas Mar Série digital* (<http://ipimar-iniap.ipimar.pt>). n° 42, 57p. + Anexos.

Stratoudakis, Y., Coombs, S., Halliday, N., Conway, D., Smyth, T., Costas, G., Franco, C., Lago de Lanzós, A., Bernal, M., Silva A., Santos, M.B., Alvarez, P., Santos, M., 2004. Sardine (*Sardina pilchardus*) spawning season in the North East Atlantic and relationships with sea surface temperature. *ICES Document CM 2004/Q:19*, 19 pp.

Stratoudakis, Y., Coombs, S., Lago de Lanzós, A., Halliday, N., Costas, G., Caneco, B., Franco, C., Conway, D., Santos, M.B., Silva, A., Bernal, M., 2007. Sardine (*Sardina pilchardus*) spawning seasonality in European waters of the northeast Atlantic. *Mar. Biol.*, 152: 201–212.

Szeinfeld, E.V., 1991. Cannibalism and intraguild predation in clupeoids. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 79(1-2): 17-26.

Takasuka, A., Aoki, I., Oozeki, Y., 2007. Predator-specific growth-selective predation on larval Japanese anchovy *Engraulis japonicus*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 350: 99-107.

Takasuka, A., Oozeki, Y., Kimura, R., Kubota, H., Aoki, I., 2004. Growth-selective predation hypothesis revisited for larval anchovy in offshore waters: cannibalism by juveniles versus predation by skipjack tunas. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 278: 297-302.

Takasuka, A., Aoki, I., Mitani, I., 2003. Evidence of growth-selective predation on larval Japanese anchovy *Engraulis japonicus* in Sagami Bay. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 252: 223-238.

Thomas, D., Franz, B., 2005. Overview of SeaWiFS Data Processing and Distribution. [http://oceancolor.gsfc.nasa.gov/DOCS/SW\\_proc.html](http://oceancolor.gsfc.nasa.gov/DOCS/SW_proc.html)

Tilstone, G.H., Figueiras, F.G., Lorenzo, L.M., Arbones, B., 2003. Phytoplankton composition, photosynthesis and primary production during different hydrographic

conditions at the Northwest Iberian upwelling system. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 252: 89–104.

Verheye, H. M., Richardson, A. J., 1998. Long-term increase in crustacean zooplankton abundance in the southern Benguela upwelling region (1951–1996): bottom-up or top-down control? *ICES Journal of Marine Science*, 55: 803–807.

Villamor, B., Abaunza, P., Farina, A. C., 2004. Growth variability of mackerel (*Scomber scombrus*) off north and northwest Spain and a comparative review of the growth patterns in the northeast Atlantic. *Fisheries Research*, 69: 107-121.

Voulgaridou, P., Stergiou, K. I., 2003. Trends in various biological parameters of the European sardine, *Sardina pilchardus* (Walbaum, 1792), in the Eastern Mediterranean Sea. *Sci. Mar.*, 67(Suppl. 1): 269-280.

Weatherley, A.H., Gill, H.S., 1987. *The Biology of Fish Growth*. Academic Press, London.

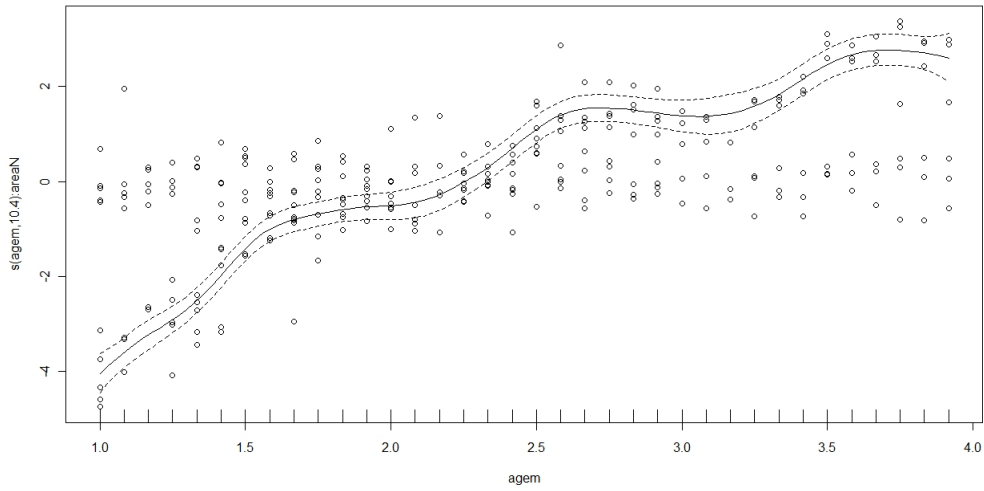
Wood, S.N., 2006. *Generalized Additive Models: An Introduction with R*. Chapman and Hall/CRC.

Wood, S.N., 2008. Fast stable direct fitting and smoothness selection for generalized additive models. *Journal of the Royal Statistical Society*, (B) 70(2): - .

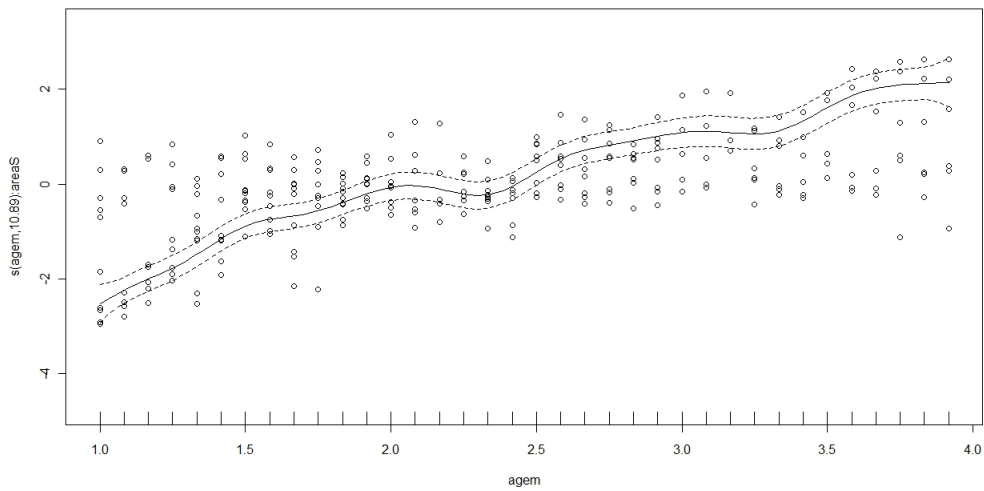
Wood, S.N., Augustin, N.H., 2002. GAMs with integrated model selection using penalized regression splines and applications to environmental modelling. *Ecological Modelling*, 157(2): 157-177.

Zar, J.H., 1996. *Biostatistical Analysis*. Prentice Hall, New Jersey.

## Anexo I

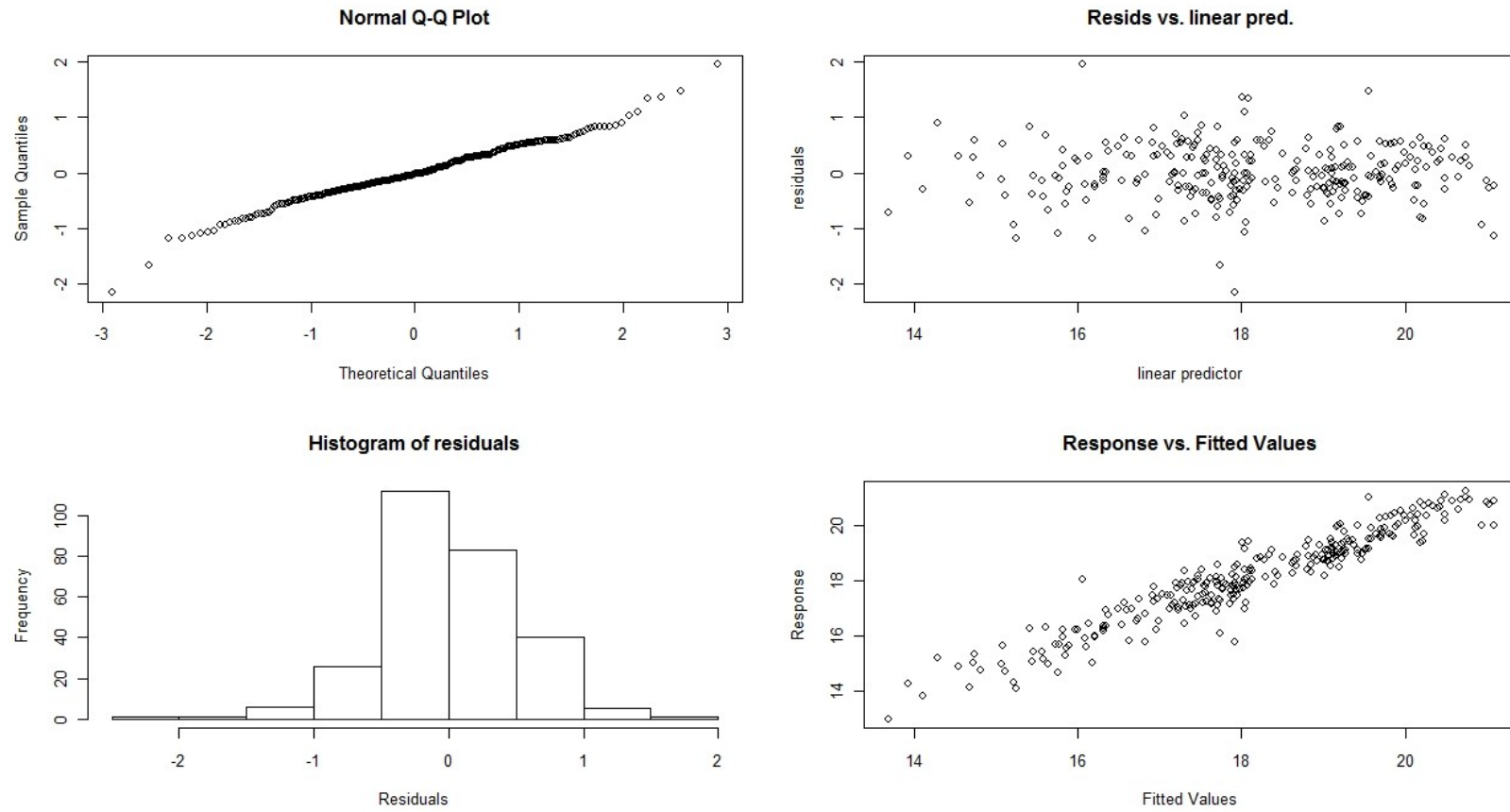


**Figura 11.1.** Curva ajustada aos comprimentos médios à idade e respectivos resíduos do modelo base para a zona Norte. As linhas a tracejado correspondem ao limite de confiança de 95%.



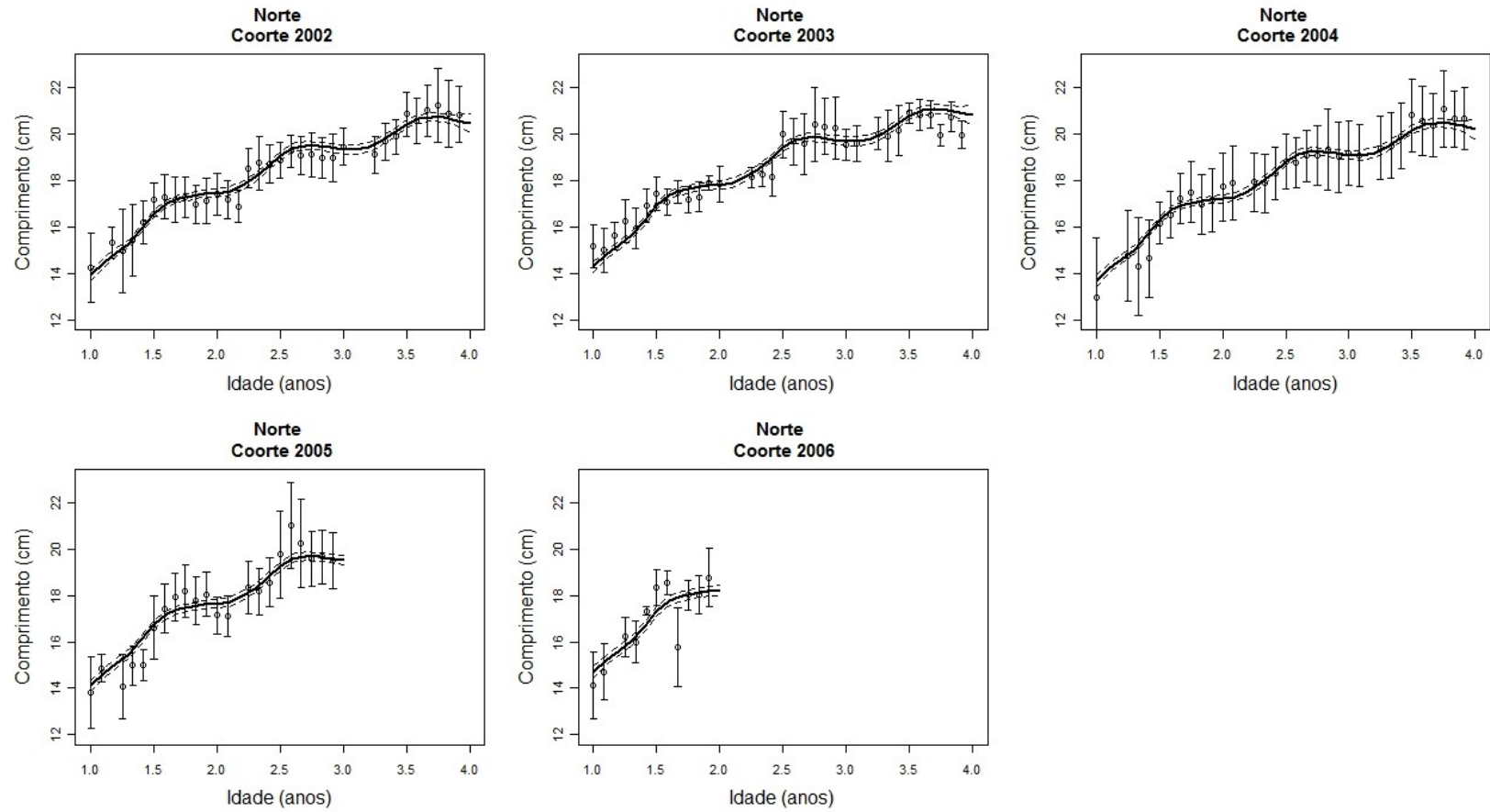
**Figura 11.2.** Curva ajustada aos comprimentos médios à idade e respectivos resíduos do modelo base para a zona Sul. As linhas a tracejado correspondem ao limite de confiança de 95%.

## Anexo II



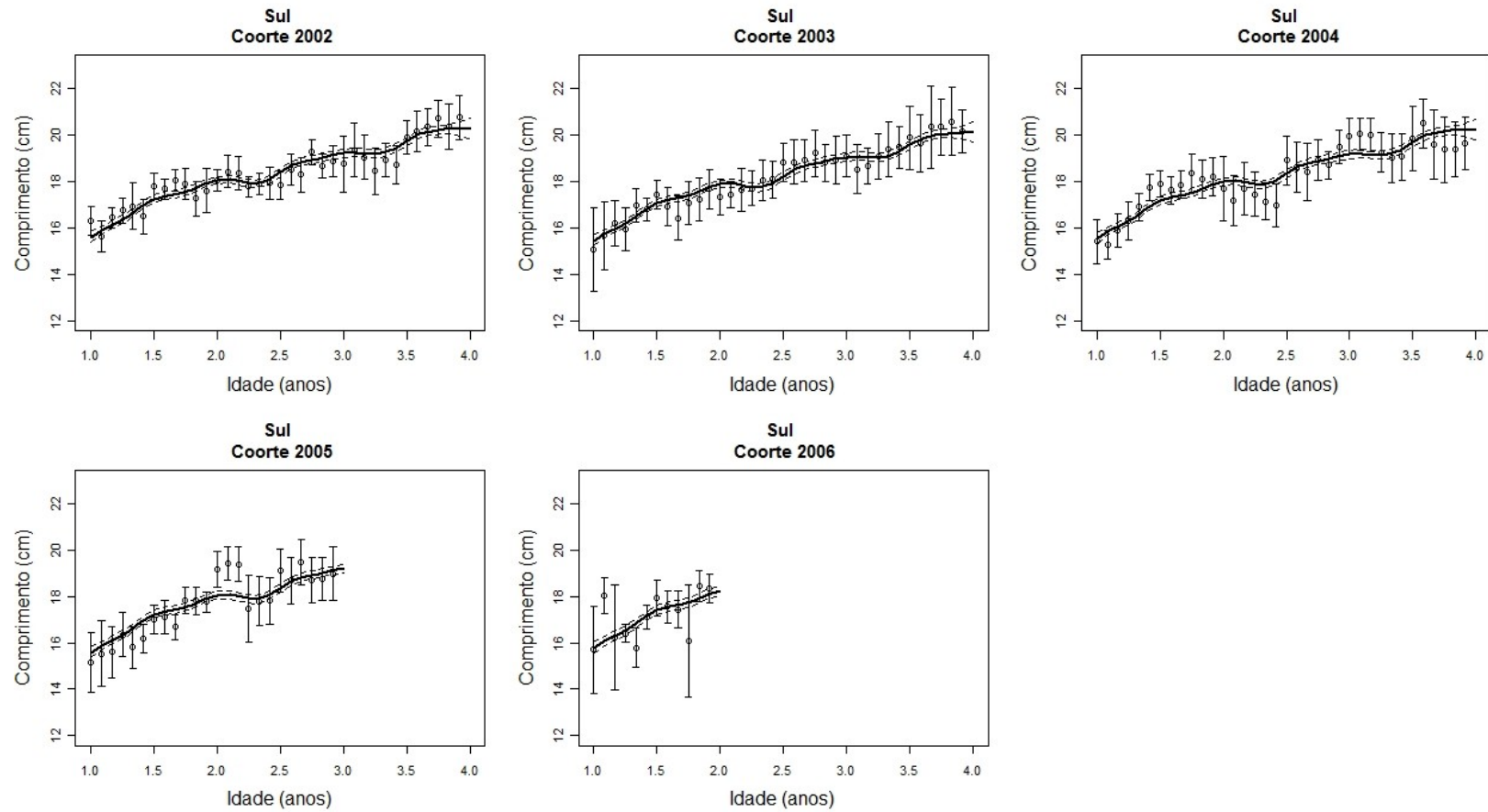
**Figura 12.** Gráficos de diagnóstico do modelo base ajustado aos comprimentos médios à idade das amostras dos desembarques.

### Anexo III



**Figura 13.1.** Comprimentos médios à idade, preditos pelo modelo base (linha sólida) e respectivos erros padrão (linhas a tracejado). Os pontos correspondem aos valores observados e as barras verticais ao desvio padrão.

### Anexo III



**Figura 13.2.** Comprimentos médios à idade, preditos pelo modelo base (linha sólida) e respectivos erros padrão (linhas a tracejado). Os pontos correspondem aos valores observados e as barras verticais correspondem ao desvio padrão.