

Universidade do Algarve

Faculdade de Ciências do Mar e do Ambiente

Impacto da actividade de marisqueio na floração e no esforço de reprodução sexual em *Zostera noltii* Hornemann na Ria Formosa

(Dissertação para a obtenção do grau de Mestre em
Estudos Marinhos e Costeiros)

Ana Isabel Delfim dos Santos Alexandre

Faro
2004

Este estudo faz parte do Projecto Europeu "M&MS - Monitoring and Managing of European Seagrass Beds" (EVK3-CT-2000-00044).

NOME: Ana Isabel Delfim dos Santos Alexandre

DEPARTAMENTO: Faculdade de Ciências do Mar e do Ambiente

ORIENTADOR: Professor Doutor Rui Santos

DATA: 14 de Junho de 2004

TÍTULO DA DISSERTAÇÃO: Impacto da actividade de marisqueio na floração e no esforço de reprodução sexual em *Zostera noltii* Hornemann na Ria Formosa

JÚRI: Professor Doutor Rui Santos
Professora Doutora Ester Serrão
Professora Doutora Helena Freitas
Professor Doutor Tomáz Boski

AGRADECIMENTOS

Ao Prof. Doutor Rui Santos e à Prof. Doutora Ester Serrão, pela orientação científica deste estudo, pela ajuda na análise dos dados e pelo constante incentivo ao longo de todo o trabalho.

Ao Projecto Europeu “M&MS - Monitoring and Managing of European Seagrass Beds”, do qual este estudo faz parte, e o qual forneceu todo o apoio financeiro necessário.

À Ana Quaresma, pela preciosa ajuda no trabalho de campo e no laboratório, e nos assuntos burocráticos!, pela sua incondicional disponibilidade e boa disposição, que proporcionaram um importante apoio técnico e psicológico.

À Susana Cabaço, pela colaboração e disponibilidade ao longo de todo o projecto, quer no campo, quer no laboratório, pelas sugestões e informações pessoais enriquecedoras na redacção desta tese, e pelos belos momentos de descontração que se proporcionaram com a sua boa disposição e sentido de humor!

Ao Sr. Sousa, que gentilmente autorizou a realização dos trabalhos de campo na sua área de concessão, no Marim, fornecendo uma zona de trabalho não perturbada, fundamental para a realização de grande parte das amostragens necessárias para a realização deste estudo.

Ao Luís Dias, à Alexandra Cunha, ao João Silva, e à Raquel Machás, pelos diversos apoios cedidos, e a todas as outras pessoas que contribuíram de forma importante para a realização deste trabalho.

Aos meus amigos do “EMOCA”, pelo apoio, pelo convívio e pelos deliciosos momentos que vivemos todos juntos durante a parte lectiva do mestrado, e que ainda vamos continuando a viver... Foi muito bom conhecer-vos e partilhar o meu dia-a-dia convosco!

E por fim, mas não em último!, aos meus pais, que sempre me incentivaram e apoiaram na progressão dos meus estudos, e a quem devo tudo isto e muito mais...

MUITO OBRIGADA!!!

ÍNDICE

1. INTRODUÇÃO GERAL	1
2. OBJECTIVOS	6
3. DESCRIÇÃO DAS ESTRUTURAS REPRODUTORAS	7
3.1 Introdução	7
3.2 Metodologia	11
3.2.1 Local de estudo	11
3.2.2 Método	12
3.3 Resultados	14
3.3.1 Época de floração	14
3.3.2 Descrição das estruturas reprodutoras	14
3.3.3 Evolução dos estados de maturação	15
3.3.4 Escala de maturação	19
3.3.5 Razão entre o número de flores masculinas e femininas	20
3.4 Discussão	21
4. ESTUDO DESCRITIVO	25
4.1 Introdução	25
4.2 Metodologia	28
4.2.1 Local de estudo	28
4.2.2 Método	29
4.3 Resultados	31
4.4 Discussão	36

5. ESTUDO EXPERIMENTAL	
5.1 Introdução	40
5.2 Método	42
5.3 Resultados	44
5.4 Discussão	47
6. DISCUSSÃO GERAL	52
7. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	55

RESUMO

A angiospérmica marinha *Zostera noltii* cresce e reproduz-se sexualmente nas zonas intertidais da Ria Formosa. A época de floração ocorre entre Março e Novembro. O desenvolvimento das flores ao longo da época de floração, desde a formação da inflorescência até à produção da semente, foi observado e organizado numa escala de maturação. A razão entre o número de flores masculinas e femininas determinado para a *Z. noltii* foi de 1:1 (4 ± 0.14 S.E. flores masculinas para 4 ± 0.13 S.E. flores femininas). O impacto da actividade de marisqueio na reprodução sexual da espécie foi avaliado. Valores mais elevados de esforço reprodutivo ($6.38 \pm 3.91\%$), bem como da densidade de rebentos reprodutores (2200 rebentos por m^2), foram observados nos campos mariscados em relação aos campos de controlo ($1.85 \pm 1.14\%$ de esforço reprodutivo; 1062 rebentos por m^2).

Os resultados obtidos mostram que a *Z. noltii* aumenta o seu esforço na reprodução sexual como resposta ao distúrbio provocado pela actividade de marisqueio. No entanto, devido ao rápido crescimento clonal da *Z. noltii* e aos constrangimentos existentes no seu ciclo reprodutor, a recuperação dos campos mariscados na Ria Formosa é provavelmente efectuada através do desenvolvimento vegetativo da espécie.

Palavras-chave: *Zostera noltii*, floração, perturbação, marisqueio, reprodução sexual, Ria Formosa.

1. Introdução Geral

As ervas marinhas, vulgarmente conhecidas por “seagrasses”, são plantas marinhas especializadas que se adaptaram à vida nas zonas costeiras. Estas angiospérmicas aquáticas englobam cerca de 60 espécies, agrupadas em 12 géneros e 2 famílias (Phillips & Meñez 1988). Ao contrário de outras plantas aquáticas, estas plantas marinhas possuem capacidade para viver completamente submersas, apresentando uma polinização hidrofílica. Distribuem-se ao longo das áreas costeiras de todo o mundo excepto na Antártida (Den Hartog 1970), sobrevivendo dentro de uma vasta amplitude de salinidades incluindo ambientes de água doce, estuarinos, e marinhos ou hipersalinos (Short *et al.* 2001).

O reconhecimento do importante papel ecológico destas plantas marinhas tem aumentado e encontra-se bem descrito (Dawes 1981; Short 1987; Phillips & Meñez 1988; Adam 1990; Alongi 1998; Hemminga & Duarte 2000). Estes complexos ecossistemas de angiospérmicas fornecem alimento e abrigo para muitos dos animais marinhos residentes, adultos ou juvenis, bem como áreas de maternidade para algumas espécies de peixes e de bivalves comercialmente importantes. Para além da sua contribuição na estabilização de sedimentos, estas plantas possuem igualmente elevadas taxas de produção primária, constituindo um dos ecossistemas mais produtivos do mundo (a par com os sapais e mangais) (Duarte & Chiscano 1999). A sua elevada capacidade para reciclar nutrientes, devido às comunidades bacterianas associadas, leva a que os campos de

angiospérmicas marinhas sejam reconhecidos como um dos ecossistemas naturais de maior valor económico (Constanza *et al.* 1997). Assim, a importância deste ecossistema relaciona-se com os serviços prestados para o funcionamento geral dos sistemas da zona costeira, desempenhando um papel essencial no melhoramento da qualidade das águas costeiras e no aumento da biodiversidade.

A *Zostera noltii* Hornemann é uma planta marinha pequena pertencente ao género *Zostera*, um dos três géneros de angiospérmicas marinhas que engloba o maior número de espécies (i.e. *Halophila*, *Zostera* and *Posidonia*). Esta espécie ocupa as áreas costeiras da Europa Ocidental e do Norte de África, desde o sul da Noruega até à Mauritânia, existindo igualmente no Mar Mediterrâneo, no Mar Negro e no Cáspio (Den Hartog 1970). Possui uma rápida taxa de crescimento clonal (Vermaat *et al.* 1987; Peralta 2000), característica que é típica de espécies colonizadoras. Poucas espécies de angiospérmicas marinhas suportam a exposição ao ar. No entanto, a *Z. noltii* encontra-se particularmente distribuída ao longo das áreas intertidais da Ria Formosa, formando importantes populações em densos campos monoespecíficos.

Tal como outras angiospérmicas marinhas, a *Z. noltii* desenvolve-se através de crescimento vegetativo, quer em casos de colonização de novos habitats, quer na recuperação de distúrbios. Para além do desenvolvimento vegetativo, estas plantas podem reproduzir-se sexualmente através da produção de rebentos reprodutores e sementes. A floração é considerada um evento raro na maior parte das angiospérmicas marinhas (Gallegos *et al.* 1992; Marbà & Walker

1999). No entanto, a produção de sementes e outros eventos relacionados com o processo de reprodução sexual (floração, libertação de sementes e a sua germinação e dispersão) são valiosos para a manutenção da diversidade genética e podem, em certos casos, constituir o único mecanismo significativo para a colonização de zonas áridas (Duarte & Sand-Jensen 1990). A associação de ambos os processos, vegetativo e sexual, constitui provavelmente uma excelente estratégia de sobrevivência em ambientes adversos e perturbados, ou na colonização de novas áreas.

A apanha comercial de bivalves é uma actividade tradicional e economicamente significativa na Ria Formosa, representando mais de 90% da produção nacional (Morais & Carvalho 1992). Os campos intertidais de *Z. noltii* fornecem condições favoráveis à existência de uma variedade de espécies de bivalves. Mais de 40% de ameijoas são capturadas vivas em manchas de *Z. noltii* do que em áreas sem vegetação (Irlandi 1997).

Certas actividades pesqueiras têm sido referidas como sendo um dos principais factores responsáveis pela redução da percentagem de cobertura e da biomassa em ecossistemas de angiospérmicas marinhas (de Jonge & de Jong 1992; Everett *et al.* 1995; Boese 2002), particularmente em zonas aquáticas pouco profundas (estuários ou lagoas tidais). Na Ria Formosa, um elevado número de mariscadores apanha bivalves diariamente no período de baixa-mar, removendo-os quer em zonas vegetadas, quer em sedimentos sem vegetação. A apanha recreativa representa um impacto adicional sobre os campos de *Z. noltii*,

especialmente durante o Verão, quando os turistas apanham os bivalves para consumo próprio. Ambas as actividades perturbam estes campos e podem resultar em grandes reduções locais na percentagem de cobertura desta planta, nomeadamente na densidade de rebentos e na sua biomassa (observação pessoal). Os rebentos e os rizomas são danificados ou completamente arrancados do sedimento, não só manualmente (usando uma faca de mariscar) como também mecanicamente (usando um pequeno tractor). Na Ria Formosa, particularmente no sector a este, existe um elevado número de áreas de concessão privadas nas quais a *Z. noltii* é completamente removida com um pequeno tractor com a finalidade de criar viveiros para semear e apanhar ameijoas. Este procedimento, no qual tanto o rizoma como as raízes são completamente removidos do sedimento, é responsável por uma significativa perda do habitat desta angiospérmica (De Jonge & De Jong 1992).

A destruição e perda de habitats de angiospérmicas marinhas tem sido referida em várias partes do mundo, e deve-se principalmente a distúrbios de ordem antropogénica, tais como a eutrofização, actividades de dragagens, ancoragem, danos devido aos cortes provocados pelas hélices dos barcos, pisoteio e libertação de compostos tóxicos para as águas costeiras (Hemminga & Duarte 2000). Quando o distúrbio é intenso e persistente (quer seja de ordem natural ou antropogénica), o desenvolvimento vegetativo poderá não ser suficiente para garantir a manutenção dos campos. Neste caso, a recolonização por sementes desempenha um papel essencial (Duarte & Sand-Jensen 1990) pois a germinação bem sucedida das sementes dentro do campo dará origem a

novos recrutas. Alguns estudos têm demonstrado a existência de uma relação entre diferentes tipos de distúrbio (soterramento devido a tempestades ou a uma migração subaquática de dunas) e o aumento da floração nas angiospérmicas marinhas *Thalassia testudinum* e *Cymodocea nodosa* (Gallegos *et al.* 1992; Marbà & Duarte 1995).

2. Objectivos

A biologia reprodutiva das angiospérmicas marinhas encontra-se bem estudada, mas a descrição detalhada das estruturas reprodutoras e dos padrões de reprodução sexual da *Zostera noltii* está apenas referenciada em estudos efectuados no Mar Mediterrâneo (Buia *et al.* 1985; Hootsmans *et al.* 1987; Loques *et al.* 1988; Loques *et al.* 1990; Buia & Mazzella 1991; Goubin & Loques 1991; Curiel *et al.* 1996). A quantificação da floração, da frutificação, da produção de sementes e do esforço na reprodução sexual é essencial para a compreensão do sucesso da dispersão e do recrutamento da espécie e para avaliar o potencial da reprodução sexual nos processos de colonização das angiospérmicas marinhas, especialmente no re-estabelecimento de populações em declínio (Orth *et al.* 1994) ou na recuperação dos campos pós-distúrbio.

Este estudo investiga o processo de floração da angiospérmica marinha *Zostera noltii* na Ria Formosa e determina o esforço da espécie na reprodução sexual face ao distúrbio pela actividade de marisqueio. No primeiro capítulo, os objectivos específicos são a identificação das estruturas reprodutoras e a descrição detalhada dos estados de desenvolvimento das flores, organizando-os numa escala de maturação. O segundo capítulo tem como objectivo descrever o esforço da *Z. noltii* na reprodução sexual quando sujeita ao distúrbio provocado pela actividade de marisqueio em dois sectores da Ria Formosa. O terceiro capítulo tem como objectivo avaliar experimentalmente o esforço da *Z. noltii* na reprodução sexual após um tratamento induzido de actividade de marisqueio.

3. Descrição das estruturas reprodutoras

3.1 Introdução

Sendo plantas aquáticas, as angiospérmicas marinhas possuem a capacidade de se reproduzirem quando imersas. Desta forma, as suas estruturas reprodutoras e os seus processos de polinização estão completamente adaptados a uma reprodução debaixo de água, estando a polinização submersa descrita como uma das formas mais comuns dentro do género *Zostera* (Phillips & Meñez 1988). Apesar dos diferentes ambientes, o ciclo da reprodução sexual das angiospérmicas marinhas é muito semelhante ao das angiospérmicas terrestres, excepto nos processos de dispersão das sementes (Figura 1).

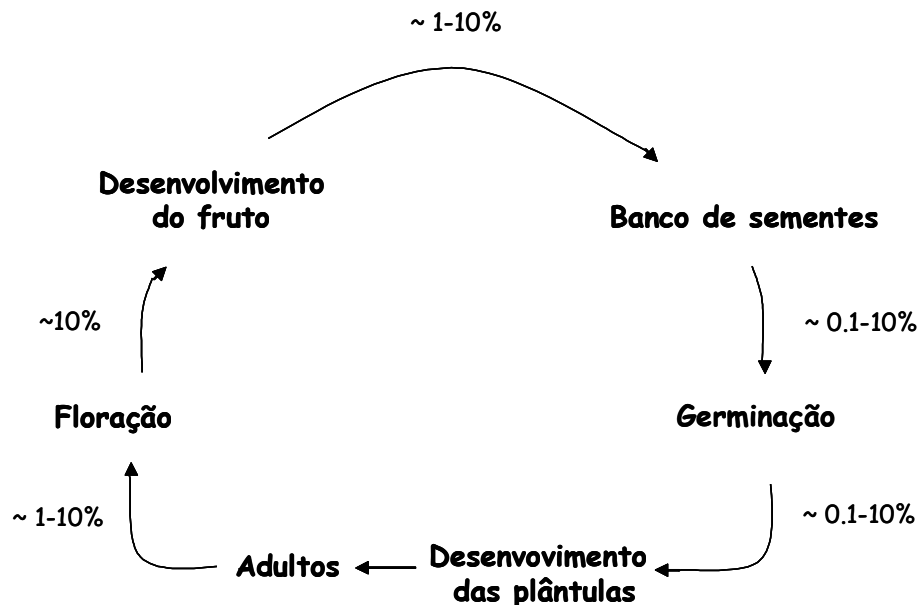


Figura 1 – Taxas de transição entre os vários estados do ciclo de reprodução sexual das angiospérmicas marinhas (adaptado de Hemminga & Duarte 2000).

O processo inicia-se com a floração, i.e. com a produção de rebentos reprodutores que formam sementes no seu interior. Após a sua maturação, os frutos originam sementes que caem para o sedimento podendo aí formar um banco de sementes. O processo culmina com a germinação das sementes no sedimento e o desenvolvimento das plântulas até originarem plantas adultas (Hemminga & Duarte 2000). Os valores em percentagem apresentados na Figura 1 são retirados da literatura e indicam a probabilidade de sucesso esperada em cada fase do processo da reprodução sexual das angiospérmicas marinhas em geral. A baixa probabilidade de ocorrência de floração e a baixa taxa de sobrevivência das sementes sugere que seja numa ou em ambas as transições que ocorram as grandes quebras do ciclo reprodutivo, que se traduzem no insucesso da reprodução sexual na generalidade das angiospérmicas marinhas.

Apesar das referências existentes sobre a ineficiência da reprodução sexual nas angiospérmicas marinhas em geral, existem várias evidências do sucesso do processo de germinação e da sobrevivência de sementes *in situ* em *Z. noltii* (Goubin & Loques 1991), em *Z. marina* (Orth & Moore 1983) e em *Cymodocea nodosa* (Pirc *et al.* 1986). A reprodução sexual é considerada crucial não só na manutenção da diversidade genética mas também como um mecanismo de dispersão da espécie para a colonização de novas áreas (Buia & Mazzella 1991).

A *Zostera noltii* é a espécie mais abundante de angiospérmicas marinhas na Ria Formosa e encontra-se amplamente distribuída ao longo das zonas intertidais. Apesar de possuir capacidade para se desenvolver através de

crescimento clonal, esta espécie pode também reproduzir-se sexualmente através da produção de rebentos reprodutores com flores. As flores são pouco exuberantes e muito simples, uma vez que não dependem de animais para a polinização. A *Z. noltii* é uma espécie monóica, o que significa que as flores femininas e masculinas se encontram juntas dentro da mesma inflorescência. As flores surgem e morrem durante uma época de floração (Loques *et al.* 1988). Esta espécie pode formar bancos de sementes (Hootsmans *et al.* 1987; Loques *et al.* 1990) mas a existência de dormência das sementes é apenas referida em Buia & Mazzella (1991).

Os primeiros estudos da biologia da reprodução sexual da *Z. noltii* envolvendo a fenologia das suas flores e dos seus frutos foram efectuados no Século XIX. Apesar das recentes contribuições no sentido de melhorar o conhecimento dos aspectos da reprodução e da germinação das sementes desta espécie (Buia *et al.* 1985; Hootsmans *et al.* 1987; Loques *et al.* 1988; Loques *et al.* 1990; Buia & Mazzella 1991; Goubin & Loques 1991; Curiel *et al.* 1996), não existe uma informação detalhada sobre a descrição e evolução dos estados de desenvolvimento das flores de *Z. noltii* ao longo da época de floração. Para além disso, os estudos até agora publicados sobre aspectos da reprodução sexual em *Z. noltii* referem-se apenas às costas do Mar Mediterrâneo. Este capítulo tem como objectivo investigar este assunto na costa Atlântica, especificamente na Ria Formosa.

Os objectivos específicos do presente capítulo são definir a época de floração da *Zostera noltii* na Ria Formosa, identificar as suas estruturas

reprodutoras, bem como descrever os estados de desenvolvimento das flores e a sua evolução ao longo da época de floração, de modo a construir uma escala de maturação. A razão existente entre o número de flores masculinas e flores femininas é também determinada.

3.2 Metodologia

3.2.1 Local de estudo

A Ria Formosa é uma lagoa costeira fortemente influenciada pelas marés, que se estende em cerca de 55 km ao longo da costa Sul de Portugal. Durante a baixa-mar, áreas extensas da lagoa são expostas, ficando visíveis os campos intertidais de *Z. noltii*. A temperatura da água na Ria varia entre 12°C durante o Inverno e 27°C no Verão. Os valores de salinidade variam desde 35.5 PSU até 36 PSU ao longo do ano excepto durante grandes chuvadas, altura em que este valor pode atingir 15 PSU (Falcão & Vale 1990), ou até valores mais baixos, na ordem dos 2 to 10 PSU (observação pessoal) dentro das pequenas poças formadas temporariamente durante a baixa-mar. O local de estudo específico localiza-se no Marim e foi escolhido com base nas suas características: é um campo monoespecífico de *Z. noltii*, extenso e bem desenvolvido, relativamente plano, pelo que a área de amostragem se encontram dentro de limites estreitos de variação de amplitude tidal (Figura 2).

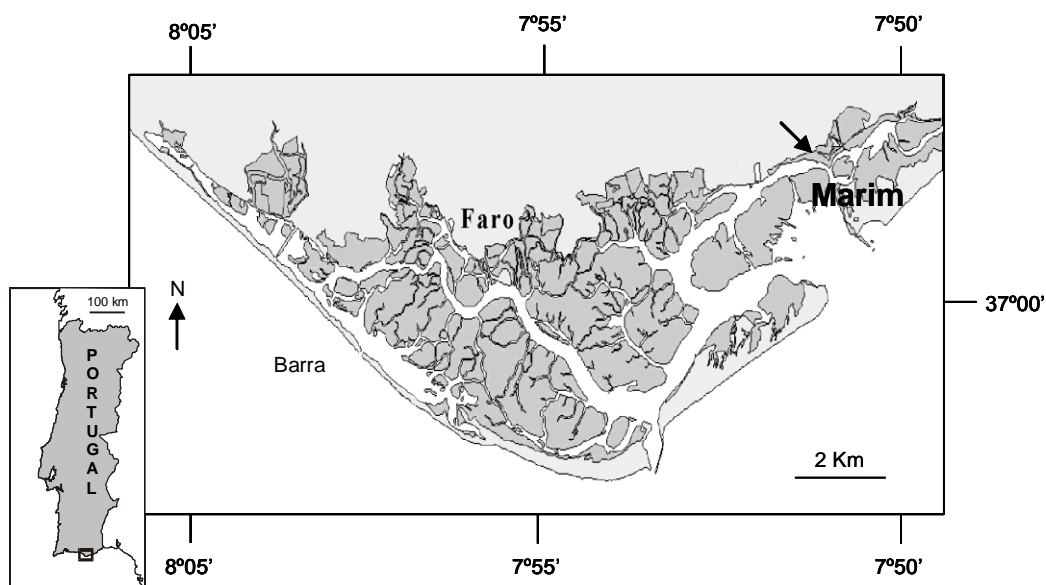


Figura 2 –Mapa da Ria Formosa, mostrando a localização da área de estudo e da Barra.

3.2.2 Método

Com o objectivo de identificar o início da época de floração, foi efectuada uma observação semanal aos campos de *Z. noltii* para detectar o aparecimento dos primeiros rebentos reprodutores. A partir do início de Junho, amostras de *Z. noltii* foram recolhidas com um corer de 12 cm de diâmetro. As amostras foram lavadas no campo para remover os sedimentos, e transportadas para o laboratório em água do mar. No laboratório, os rebentos reprodutores foram cuidadosamente observados à lupa e o desenvolvimento morfológico das flores entre os diferentes estados de maturação foi registado. Estes estados morfológicos foram posteriormente classificados em estados de maturação de

modo a construir uma escala de maturação. O estado de maturação dos frutos dentro das inflorescências foi estimado com base no seu tamanho e forma dentro do ovário.

3.3 Resultados

3.3.1 Época de floração

Na Ria Formosa, a época de floração teve início no final de Março e prolongou-se até ao princípio de Novembro. Apesar das amostragens terem sido apenas iniciadas em Junho, os primeiros rebentos reprodutores foram observados em Março.

3.3.2 Descrição das estruturas reprodutoras

Os rebentos reprodutores emergem do rizoma, e o seu aspecto é muito semelhante ao dos rebentos vegetativos, excepto no facto de estes últimos não possuírem as estruturas reprodutoras. O rebento reprodutor completamente desenvolvido consiste em várias inflorescências, cada uma contendo as flores no seu interior (Figura 3). Dentro da inflorescência, as flores femininas e masculinas encontram-se alinhadas alternadamente, formando duas filas ao longo de um eixo longitudinal. As flores femininas são constituídas por um ovário com um óvulo, um estilete e dois longos estigmas. As flores masculinas são constituídas por duas tecas ovóides posicionadas lado a lado, contendo dentro o pólen filiforme. As flores estão envolvidas e protegidas por uma bainha que permanece fechada antes da polinização das flores femininas e após a libertação do pólen por parte das flores masculinas.

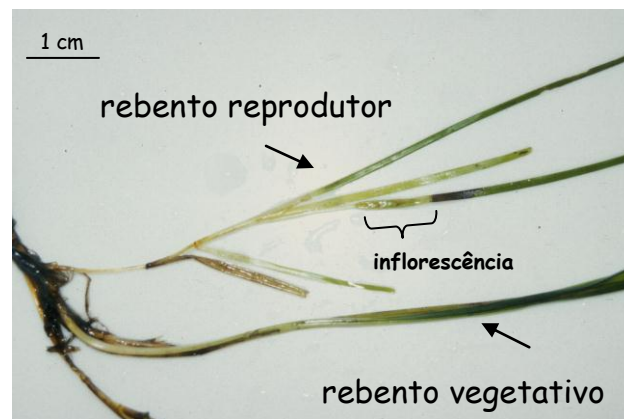


Figura 3 – Rebento vegetativo e rebento reprodutor de *Zostera noltii*, mostrando a localização da inflorescência.

3.3.3 Evolução dos estados de maturação

Num estado inicial, as flores femininas e masculinas encontram-se alinhadas ao longo do eixo longitudinal da inflorescência (Figura 4). A inflorescência apresenta uma coloração amarela esbranquiçada e as flores estão completamente envolvidas e protegidas pela bainha (Estado I).

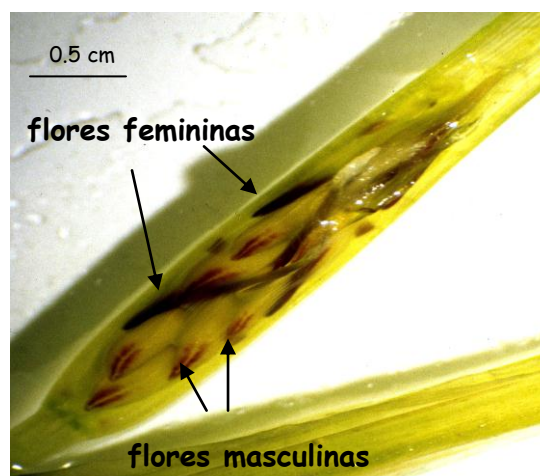


Figura 4 – Inflorescência no estado inicial de desenvolvimento (Estado I).

Quando a inflorescência está completamente formada e as flores femininas estão maduras, os estiletos e os estigmas começam a inclinar-se para fora da bainha para serem polinizados (Estado II) (Figura 5). A inclinação dos estiletos e dos estigmas das flores femininas parece ser um movimento sequencial, i.e. a inclinação dá-se da base da inflorescência para o topo desta. Após a polinização das flores femininas, os estigmas caem e os estiletos retraem-se para o interior da bainha de protecção da inflorescência. Este estado em que se volta a encontrar a inflorescência pode ser confundido com o estado I inicial, uma vez que as ambas as flores estão novamente alinhadas dentro da inflorescência. Contudo, uma observação cuidada permite verificar a ausência dos estigmas nas flores femininas (que caíram após a polinização). É possível também verificar que a bainha de protecção não se encontra completamente fechada, tal como acontece antes dos estigmas emergirem, e que a inflorescência no geral apresenta uma coloração amarela escura.

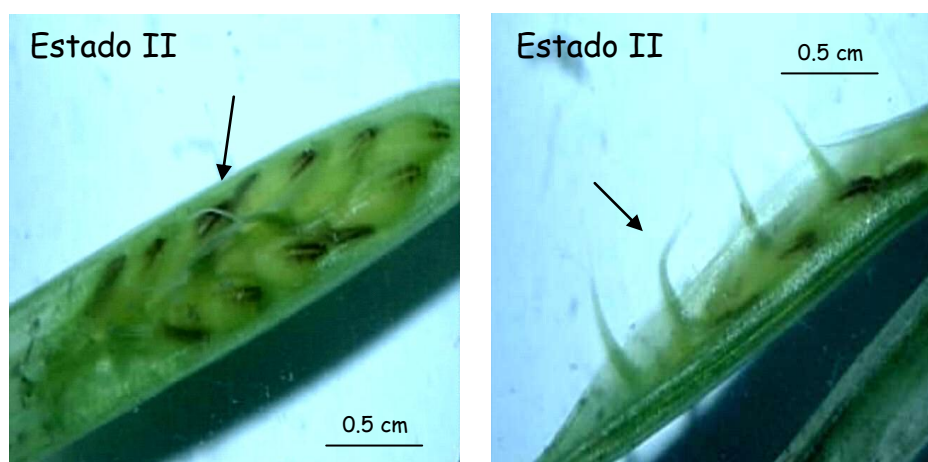


Figura 5 – Inflorescência de *Zostera noltii* no estado II. As flores femininas estão erectas fora da bainha para serem polinizadas (indicado pelas setas).

Após a polinização das flores femininas, as flores masculinas inclinam-se para fora da bainha e libertam o pólen contido no seu interior (Estado III) (Figura 6). Em seguida, parte das flores masculinas cai para o sedimento ou para a água, enquanto outras se retraem para o interior da inflorescência. Frequentemente, foram observadas tecas vazias no interior das inflorescências.

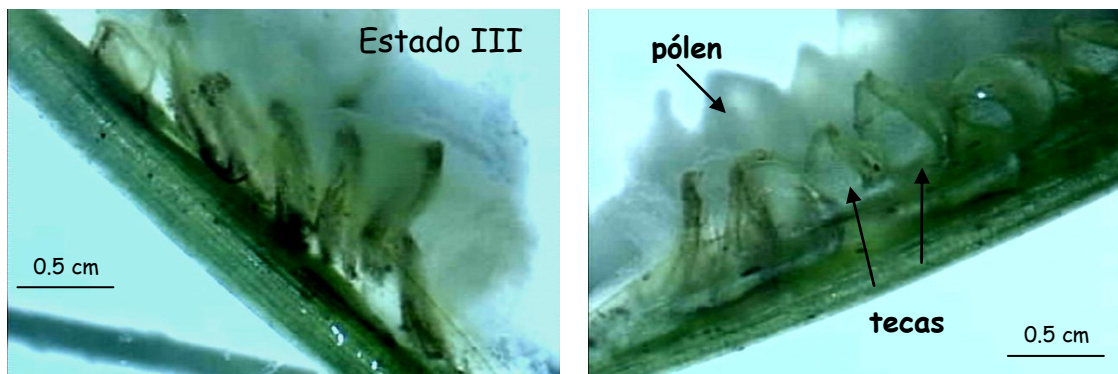


Figura 6 – Inflorescências no estado III. As flores masculinas libertam o pólen para a água.

Quando a inflorescência apresenta no seu interior flores femininas sem estigmas significa que ocorreu a polinização (Estado IV) (Figura 7).

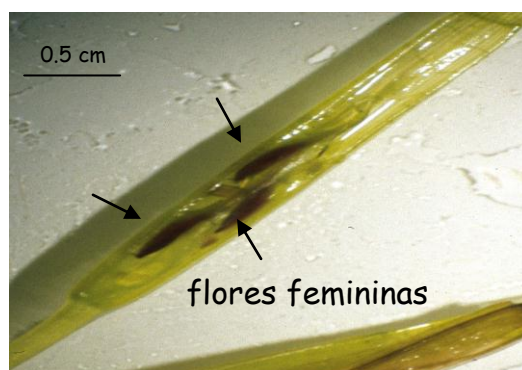


Figura 7 – Inflorescência no estado IV apresentando três flores femininas polinizadas.

O passo seguinte refere-se ao desenvolvimento dos frutos dentro do ovário das flores femininas polinizadas (Estado V) (Figura 8). O óvulo fertilizado começa a crescer dentro do ovário até preencher todo o seu interior (Estado Va). Num primeiro estado de desenvolvimento, o pequeno embrião já é visível dentro do ovário (Estado Va). Mais tarde, o ovário encontra-se completamente preenchido pelo fruto (Estado Vb). A partir desta fase, o fruto começa a formar uma capa fina que o protege, de cor branca (Estado Vc). Esta capa torna-se mais grossa, adquirindo uma cor castanha escura, e o fruto torna-se azul esverdeado, dando origem a uma semente (Estado Vd). Dentro de cada inflorescência são normalmente observados, simultaneamente, frutos nos estados iniciais de desenvolvimento e sementes completamente desenvolvidas. Sempre que este foi o caso, o estado mais avançado de desenvolvimento foi considerado para construção da escala de maturação.

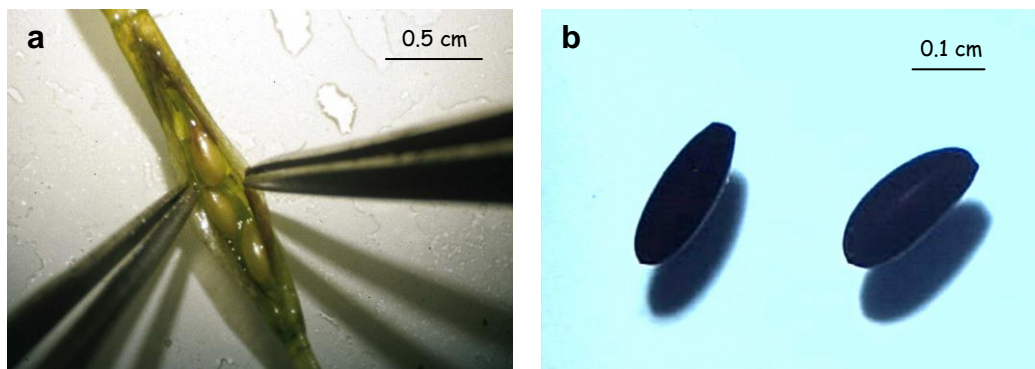


Figura 8 – Inflorescência no estado V. a) três frutos formados no interior do ovário (Estado Vc); b) duas sementes completamente formadas, apresentando uma capa dura castanha escura (Estado Vd).

3.3.4 Escala de maturação

Após ter sido observado o desenvolvimento do processo de floração, foi possível construir uma escala de maturação, referenciando as principais características observadas nas estruturas reprodutoras (Tabela I).

Tabela I – Escala de maturação apresentando as principais características das estruturas reprodutoras em cada estado de maturação.

Estado de maturação	Principais características
I	Flores alinhadas num eixo longitudinal; inflorescência amarela esbranquiçada; bainha encerrada
II	Flores femininas maduras com os estiletos e estigmas erectos fora da bainha para serem polinizados
III	Flores masculinas libertam o pólen filiforme (deiscência das tecas)
IV	Inflorescência com flores femininas polinizadas, estiletos retraídos; estigmas ausentes; tecas vazias (se ainda presentes)
V	Presença de frutos
Va	Pequeno fruto branco dentro do ovário
Vb	Ovário totalmente preenchido pelo fruto
Vc	Os frutos apresentam uma capa esbranquiçada
Vd	Frutos azuis esverdeados apresentam uma capa dura castanha escura - semente

3.3.5 Razão entre o número de flores masculinas e femininas

O número de flores masculinas e femininas foi determinado apenas em inflorescências no estado I e II, uma vez que o estado III subsequente se refere à libertação do pólen, podendo as inflorescências não apresentar a totalidade das flores masculinas; as inflorescências no estado IV apresentam apenas flores femininas polinizadas e as inflorescências nos vários estados V referem-se ao desenvolvimento do fruto, pelo que já não apresentam flores masculinas no seu interior. Não foi encontrado nenhum padrão sazonal na razão entre o número de flores masculinas e femininas ao longo da época de floração. A razão entre o número de flores masculinas e femininas encontrada para a *Zostera noltii* foi 1:1 (n=30). Cada inflorescência apresentou uma média de 4 (± 0.14 erro padrão) flores masculinas para 4 (± 0.13 erro padrão) flores femininas.

3.4 Discussão

O evento da floração da *Zostera noltii* está pouco documentado, estando apenas referenciado no estudo de Loques *et al.* (1988) e mais recentemente em Curiel *et al.* (1996). Na *Z. noltii*, a duração da época de floração varia de região para região. Na Ria Formosa, os primeiros rebentos reprodutores apareceram no início de Março, prolongando-se a época de floração até ao início de Novembro, enquanto que na Holanda a época de floração teve início no final de Junho, estendendo-se até Outubro (Hootsmans *et al.* 1987); em França, no Mar Mediterrâneo, a época de floração foi mais curta, tendo ocorrido de Maio até ao fim de Agosto (Loques *et al.* 1988), duração semelhante à observada para a *Z. noltii* do Mar Adriático (Curiel *et al.* 1996). A temperatura da água, o fotoperíodo e as flutuações de salinidade têm sido referidos como principais factores no controlo da floração das angiospérmicas marinhas em geral (McMillan 1982; Loques *et al.* 1988; Phillips & Meñez 1988; Buia & Mazzella 1991; Ramage & Schiel 1998). A amplitude das marés é igualmente referida como responsável por um maior transporte de nutrientes, que parece relacionar-se com os eventos de floração que ocorrem durante as marés vivas (Pettit, 1984). Na Ria Formosa, a floração é provavelmente despoletada pelo aumento da temperatura da água e do fotoperíodo verificados no início da Primavera. O final da época de floração, que acontece subitamente, está provavelmente relacionado com as primeiras chuvas do Outono, que reduzem a salinidade da água, e também com decréscimo da sua temperatura. Nesta altura, os rebentos reprodutores adquirem uma aparência de decomposição e rapidamente se separam dos rizomas.

Alguns rebentos reprodutores foram observados em Dezembro em campos localizados perto da abertura da Barra (com. pess.). Nesta zona, os campos de *Z. noltii* são arenosos, diferindo dos campos de sedimento vasoso comuns na Ria Formosa. Em campos arenosos recentemente formados ou em colonização, foi observada uma época de floração mais longa (Auby & Labourg 1996; Curiel *et al.* 1996), o que sugere que outros factores, que não apenas a temperatura e o fotoperíodo, poderão estar envolvidos na duração da época de floração, nomeadamente o tipo de sedimento.

As estruturas reprodutoras descritas neste estudo para a *Z. noltii* são idênticas às referidas em Loques *et al.* (1988) para a mesma espécie no Mediterrâneo, e para a *Z. marina* (De Cock 1980) em laboratório. A principal diferença entre as espécies relaciona-se com o tamanho, que é cerca do dobro na *Z. marina*.

O desenvolvimento dos estados de maturação descritos neste estudo para a *Z. noltii* foi semelhante às observações feitas por Loques *et al.* (1988) e De Cock (1980) para a *Z. marina*. De Cock (1980) construiu igualmente uma escala de maturação para a *Z. marina* baseada em observações laboratoriais detalhadas dos intervalos de tempo entre estados de maturação sucessivos. No presente estudo, não existem dados acerca do tempo de transição entre estados de maturação, de modo que nenhuma comparação pode ser feita nesta matéria.

Em cada inflorescência, as flores femininas são polinizadas antes das flores masculinas libertarem o pólen (Loques *et al.* 1988), o que é considerado um

mecanismo para evitar a auto-polinização. A floração simultânea de flores masculinas e femininas é considerada invulgar e ocorre apenas se a polinização for impedida através de uma exposição das plantas a temperaturas de água superiores a 25° C por períodos prolongados (De Cock 1980). Apesar disto, e devido ao facto de inflorescências de um mesmo rebento reprodutor se encontrarem simultaneamente em estados de maturação diferentes, as flores femininas podem ser polinizadas por pólen libertado pelas flores masculinas de qualquer outra inflorescência desse rebento reprodutor.

A razão entre o número de flores masculinas e femininas fornece um índice do potencial de polinização, i.e. quanto maior for o número de flores masculinas maior é a probabilidade das flores femininas serem polinizadas. Em locais com uma razão mais elevada entre o número de flores foi verificada uma taxa mais elevada de polinização (Conacher *et al.* 1994). A razão entre o número de flores encontrada neste estudo (1:1) foi semelhante à determinada por Loques *et al.* (1988) para a *Z. noltii*, mas foi mais baixa do que a referida por Conacher *et al.* (1994) para a *Z. capricorni*, na qual a razão média de flores masculinas para flores femininas foi de 2.2:1.

As sementes das angiospérmicas marinhas em geral apresentam uma flutuabilidade negativa (Pettit 1984). Em laboratório, foi observado que as sementes de *Z. noltii* caem sempre para o fundo do aquário após serem libertadas do ovário, o que foi igualmente constatado por De Cock (1980) para a *Z. marina* e por Loques *et al.* (1988) para a *Z. noltii*. No campo, nunca foram encontradas sementes de *Z. noltii*. Este facto sugere que a dispersão das sementes deve

ocorrer imediatamente após a sua libertação. A dispersão das sementes é feita provavelmente pelas correntes aquáticas, que transportam os rebentos reprodutores que se soltaram do rizoma e que contêm as sementes no seu interior (Phillips & Meñez, 1988; Loques *et al.*, 1988; Curiel *et al.*, 1996). De facto, após o evento de floração foram observados sinais de necrose nos rebentos reprodutores. A sua coloração verde mudou para castanha escura e alguns rebentos soltaram-se do rizoma.

4. Estudo descritivo

4.1 Introdução

Na Ria Formosa, a apanha comercial de bivalves é uma actividade tradicional e significativa do ponto de vista económico, representando mais de 90% da produção total nacional (Morais & Carvalho 1992). Estima-se que a produção total de bivalves não declarada seja da ordem das 10000 toneladas/ano (dados de 2001, com. pess., Direcção Regional das Pescas e Aquicultura do Sul). Em 2001, cerca de 800 licenças encontravam-se atribuídas a mariscadores, sendo 1500 o número de viveiros licenciados.

Durante a baixa-mar, um elevado número de mariscadores apanha bivalves, não só em zonas áridas, mas em particular nos campos intertidais de *Zostera noltii*. Estes campos fornecem condições favoráveis à existência de uma variedade de espécies, uma vez que um número mais elevado de bivalves foi capturado nestas zonas em comparação com as zonas de sedimento sem vegetação (Irlandi 1997). Embora os mariscadores afirmem ser mais difícil e laborosa a apanha dos bivalves nestas zonas vegetadas, eles sabem por experiência que estas áreas fornecem maiores quantidades de sementes de ameijoas e, por isso, marisqueiam frequentemente sobre os campos de *Z. noltii*.

Esta prática de pesca origina reduções na densidade da *Z. noltii* ao nível local, uma vez que os rebentos são cortados e removidos do sedimento com a

faca de mariscar. Adicionalmente, e principalmente durante o Verão, os turistas marisqueiam intensivamente alguns campos de *Z. noltii* à procura de bivalves para consumo próprio, contribuindo para o aumento do impacto desta actividade nestes campos. O tempo necessário para recuperar desta perturbação depende da sua intensidade e frequência (Boese 2002). Áreas com um fácil acesso público são visitadas mais regularmente por mariscadores e turistas do que áreas em que o acesso é restrito ou mais difícil, como por exemplo as zonas de concessões, onde apenas o dono da concessão está autorizado a mariscar.

A *Z. noltii* possui capacidade para se desenvolver através do crescimento vegetativo dos rizomas e dos rebentos apicais. Este tipo de crescimento poderá não ser suficiente para a manutenção dos campos nos casos em que a perturbação é demasiado intensa ou frequente, seja esta de ordem antropogénica ou natural. Neste caso, a capacidade da *Z. noltii* para se reproduzir sexualmente desempenha um papel crucial na manutenção dos campos, na continuação da existência da espécie ou nos processos de recolonização por sementes noutras áreas (Duarte & San-Jensen 1990). O aumento da floração em algumas regiões tem sido relacionado com diferentes tipos de perturbações, nomeadamente soterramento de campos derivado de tempestades ou migração subaquática de dunas (Gallegos *et al.* 1992; Marbà & Duarte 1995). Estas observações sugerem a existência de uma associação entre o desenvolvimento vegetativo e a reprodução sexual como mecanismo de resposta face à perturbação provocada pela actividade de marisqueio, controlando a existência e a manutenção dos campos de *Z. noltii*.

O objectivo do presente capítulo é determinar o esforço na reprodução sexual da *Z. noltii* face à perturbação pela actividade de marisqueio em dois sectores da Ria Formosa. A evolução dos estados de maturação ao longo da época de floração foi igualmente observada nos dois sectores.

4.2 Metodologia

4.2.1 Local de estudo

A Ria Formosa situa-se na costa Sul do Algarve, e estende-se desde a Praia do Ancão (junto a Vilamoura) até Cacela, num total de 55 km. Dois sectores podem ser considerados na Ria: um sector a oeste incluindo as áreas de Vilamoura e da Praia de Faro, e um sector a este, englobando a região de Olhão e Cacela (Figura 9).

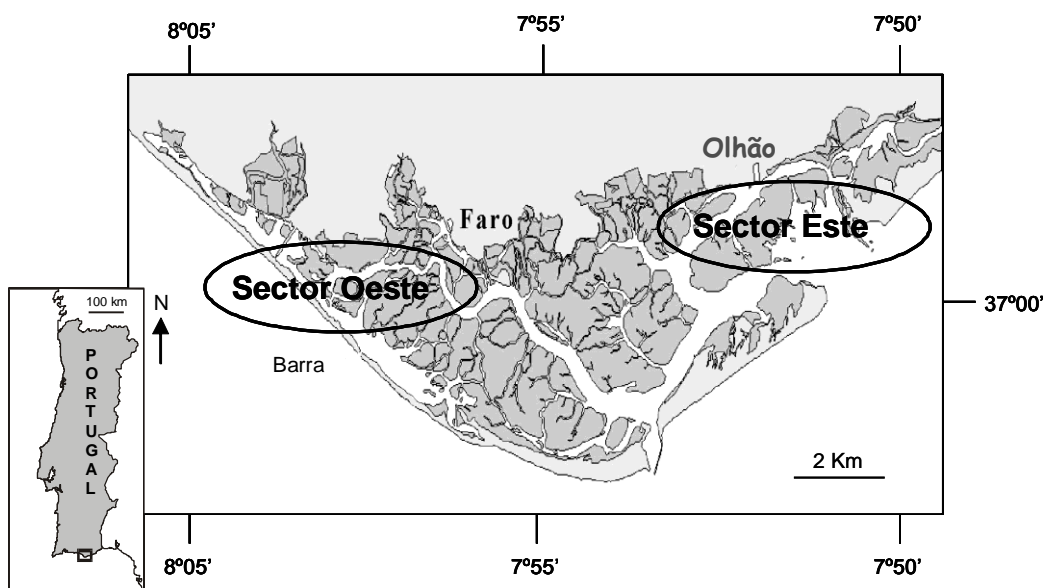


Figura 9 – Mapa da Ria Formosa, indicando os dois sectores de estudo considerados e a localização da Barra.

No sector a oeste, a maioria dos campos intertidais são de fácil acesso público, onde um elevado número de mariscadores, e turistas no Verão, apanha

bivalves diariamente. Desta forma, estes campos são intensamente perturbados, sendo visível uma baixa densidade de plantas. Pelo contrário, no sector a este, a existência de um elevado número de concessões e de viveiros deixa poucos campos de livre acesso para mariscar e a maior parte destes é acessível apenas por barco. Assim, a intensidade de perturbação nos campos mariscados é supostamente menor neste sector do que nos campos localizados no sector a oeste.

4.2.2 Método

Em cada sector, os campos de amostragem foram seleccionados de acordo com diferentes níveis de perturbação: um campo perturbado, onde ocorre uma apanha diária de bivalves, e um campo não perturbado por actividade de marisqueio (controlo). Os quatro campos foram amostrados quinzenalmente, desde Junho até Novembro, altura em que deixaram de ser encontrados rebentos reprodutivos nas amostras. Em cada campo, amostras replicadas de *Z. noltii* foram recolhidas ao acaso com um corer de 12 cm de diâmetro (n=5). No laboratório, cada amostra foi analisada de modo a obter a densidade de rebentos vegetativos e reprodutores. Estes rebentos foram levados a secar em estufa a 60°C durante 48h, e os seus pesos secos foram determinados separadamente. O esforço na reprodução sexual da *Z. noltii* foi determinado através da razão entre a biomassa dos rebentos reprodutores e a biomassa epígia total i.e. através da determinação da proporção de biomassa total (rebentos vegetativos + rebentos

reprodutores) que está investida na reprodução sexual (rebentos reprodutores) (Auby & Labourg 1996; Kaldy & Dunton 2000).

Uma análise de variância (ANOVA) de dois factores foi usada para testar diferenças significativas entre os níveis de perturbação, os sectores e a interacção entre os dois factores. De modo a evitar a grande variabilidade dentro das amostras, originada por um elevado número de valores zero de densidade de rebentos reprodutores, o número total de rebentos reprodutores por m² foi usado nos cálculos do teste de Qui-quadrado, utilizado para testar diferenças significativas entre os níveis de perturbação.

4.3 Resultados

Em ambos os sectores, a densidade de rebentos vegetativos de *Z. noltii* nos campos perturbados foi significativamente mais baixa do que nos campos de controlo ($p < 0.001$) (Figura 10). O sector a este apresentou uma densidade significativamente mais elevada de rebentos vegetativos do que o sector a oeste, quer nos campos perturbados, quer nos de controlo ($p < 0.001$). Não foram observadas interações significativas entre sectores e níveis de perturbação ($p = 0.779$). No sector a oeste, a densidade de rebentos vegetativos no campo perturbado variou entre 796 e 7343 rebentos por m^2 enquanto que no campo de controlo variou entre 3539 e 13366 rebentos por m^2 . No sector a este, a densidade de rebentos vegetativos no campo perturbado variou entre 978 e 10106 rebentos por m^2 enquanto que no campo de controlo variou entre 4600 e 13773 rebentos por m^2 .

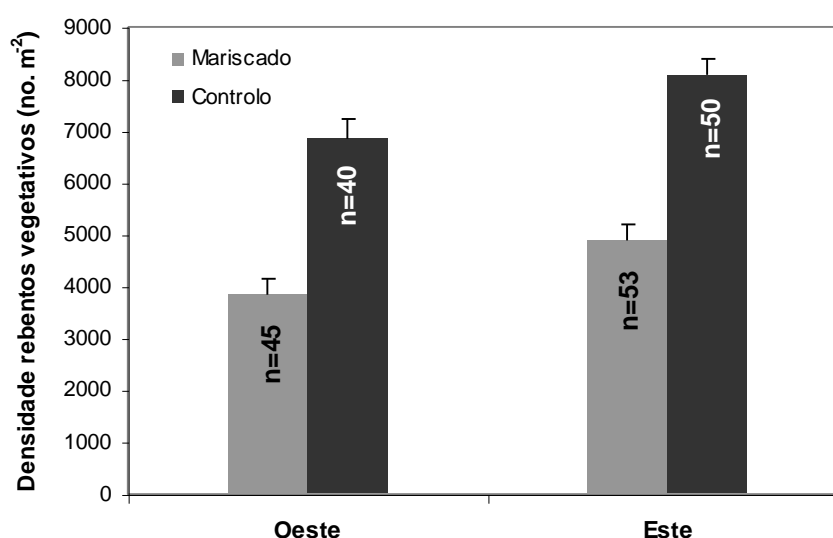


Figura 10 – Densidade de rebentos vegetativos de *Zostera noltii* nos campos de controlo e nos campos perturbados pela actividade de marisqueio nos sectores a oeste e a este da Ria Formosa (média \pm erro padrão); n= número de corers analisado.

No sector a este, o número total de rebentos reprodutores por m² foi significativamente mais elevado nos campos perturbados do que nos de controlo ($p < 0.01$) (Figura 11). Em contraste, no sector a oeste, o número total de rebentos reprodutores por m² foi significativamente mais baixo nos campos perturbados ($p < 0.01$).

No sector a oeste, a densidade de rebentos reprodutores no campo perturbado variou entre 0 e 978 rebentos por m² enquanto que no campo de controlo este número variou entre 0 e 1504 rebentos por m². No sector a este, a densidade de rebentos reprodutores no campo perturbado variou entre 0 e 2200 rebentos por m² enquanto que no campo de controlo este número variou entre 0 e 1062 rebentos por m².

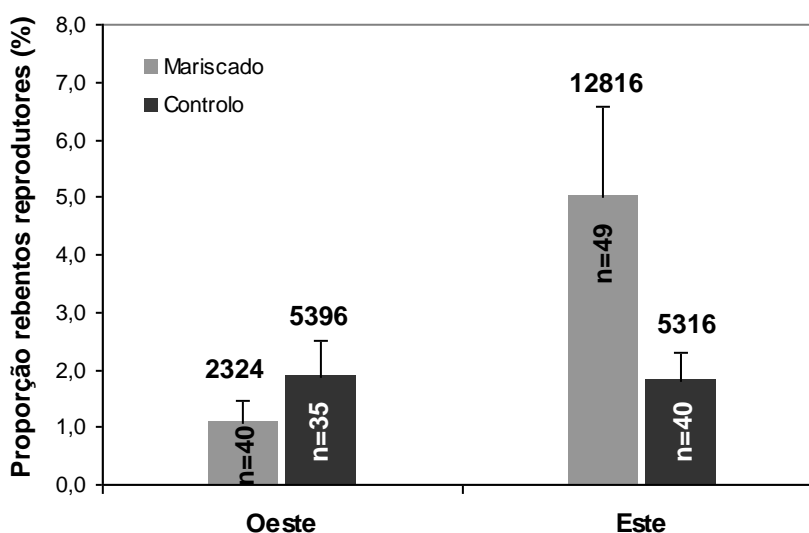


Figura 11 – Proporção de rebentos reprodutores de *Zostera noltii* nos campos de controlo e nos campos perturbados pela actividade de marisqueio nos sectores a oeste e a este da Ria Formosa (média \pm erro padrão); n= número de corers analisado; os valores acima das barras referem-se ao número total de rebentos reprodutores por m².

A *Zostera noltii* apresentou um esforço máximo na reprodução sexual de $6.38 \pm 3.91\%$ no campo perturbado no sector a este, em Agosto (Tabela II). Um valor mínimo de esforço reprodutivo foi observado no campo de controlo no sector a oeste, em Junho ($1.31 \pm 0.50\%$).

Tabela II – Esforço reprodutivo (RE) máximo da *Zostera noltii* nos campos de controlo e nos campos perturbados pela actividade de marisqueio nos sectores a este e a oeste da Ria Formosa (Biomassa total rebentos = biomassa vegetativos + biomassa reprodutores; n=5; média \pm erro padrão).

Sector a oeste	Mariscado	Controlo
Biomassa rebentos reprodutores (g PS m ⁻²)	2.27 \pm 2.27	3.60 \pm 0.98
Biomassa total rebentos (g PS m ⁻²)	75.35 \pm 6.02	202.75 \pm 38.77
RE (%)	2.70 \pm 2.70 (Jul)	1.31 \pm 0.50 (Jun)
Sector a este		
Biomassa rebentos reprodutores (g PS m ⁻²)	2.39 \pm 1.77	3.04 \pm 1.75
Biomassa total rebentos (g PS m ⁻²)	26.91 \pm 8.87	194.49 \pm 44.45
RE (%)	6.38 \pm 3.91 (Ago)	1.85 \pm 1.14 (Ago)

As observações da evolução dos estados de maturação das flores mostraram que os estados iniciais de desenvolvimento mudam para estados mais tardios à medida que a época de floração avança (Figuras 12 e 13). No início da amostragem, em Junho, os estados iniciais de maturação estavam presentes num maior número de inflorescências; com o avanço da época de floração, os estados de maturação tardios começaram a aparecer e rapidamente se tornaram os mais representados; no final da época de floração, apenas estes estados mais avançados se encontravam presentes. No sector a oeste, os estados de

maturação iniciais estão menos representados no campo perturbado do que no de controlo, na globalidade do período de amostragem (Figura 12).

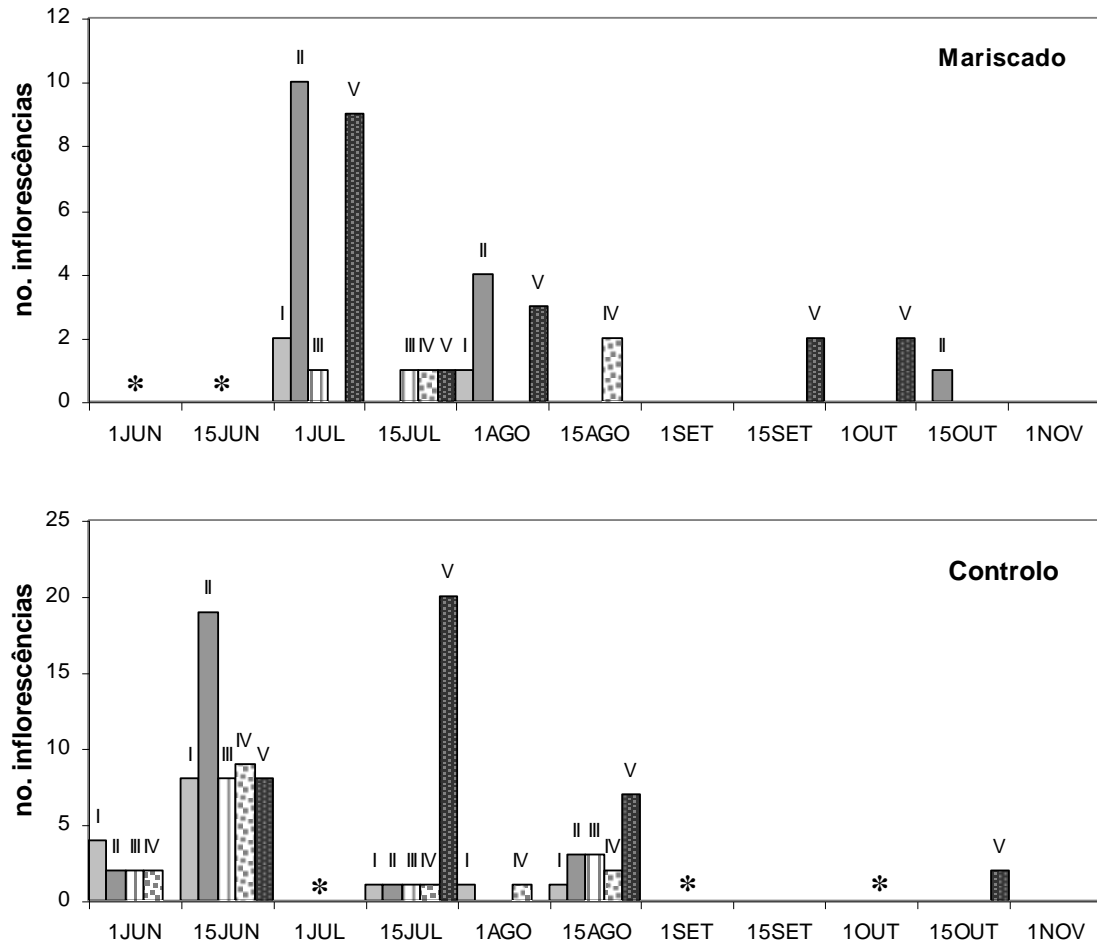


Figura 12 – Evolução dos estados de maturação ao longo do período de floração, nos campos de controlo e nos campos perturbados pela actividade de marisqueio no sector a oeste da Ria Formosa; (*) não amostrado.

No que diz respeito ao sector a este, os estados de maturação iniciais desapareceram a partir de Setembro no campo de controlo, enquanto que no campo perturbado todos os estados de maturação permaneceram representados

até ao fim da época de floração. Para além disso, foi observado um maior número de inflorescências no estado V de maturação no campo perturbado (Figura 13).

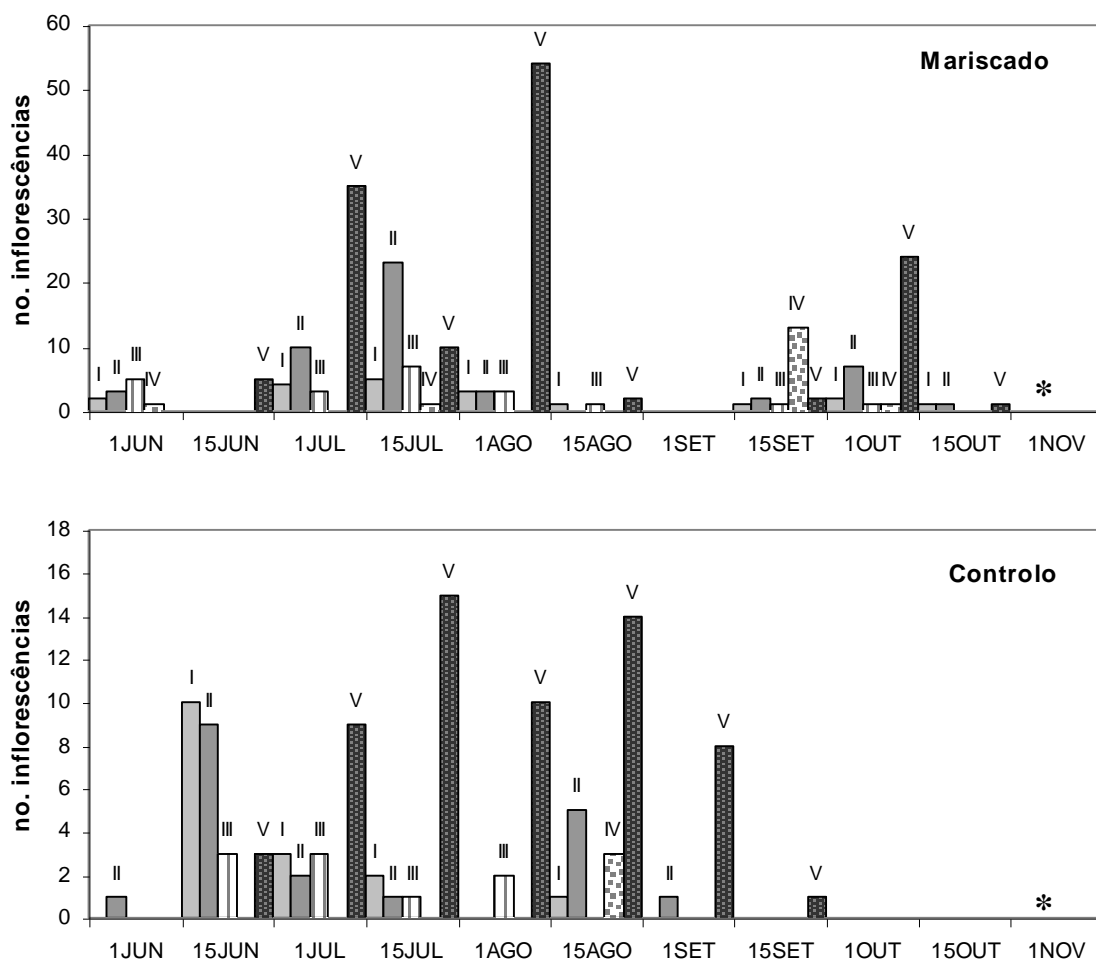


Figura 13 – Evolução dos estados de maturação ao longo do período de floração, nos campos de controlo e nos campos perturbados pela actividade de marisqueio no sector a este da Ria Formosa; (*) não amostrado.

4.4 Discussão

Os resultados apresentados neste estudo descritivo mostram o efeito adverso da actividade de marisqueio na abundância da *Zostera noltii*, tal como evidenciado pela menor densidade de rebentos vegetativos observada nos campos mariscados, em ambos os sectores. O impacto visual da perturbação é evidente nos campos mariscados; os campos encontram-se altamente fragmentados, não só devido ao corte e remoção das plantas pela actividade de marisqueio como também devido ao pisoteio dos mariscadores e público em geral. O efeito negativo do pisoteio na densidade das angiospérmicas marinhas foi confirmado por Eckrich & Holmquist (2000) em *Thalassia testudinum*. Nos campos mariscados, as perturbações por marisqueio e pisoteio são frequentes e persistentes, o que não permite que estes recuperem e mantenham as densidades de rebentos vegetativos características de campos não perturbados.

No sector a oeste, a perturbação pela actividade de marisqueio e pisoteio é mais intensa do que no sector a este. A oeste, o campo de *Z. noltii* estudado é de fácil acesso, e por isso, o número de mariscadores e de turistas que diariamente apanha bivalves é provavelmente maior. No sector a este, o campo estudado é uma área concessionada, na qual apenas o dono da concessão pode mariscar. Desta forma, a intensidade da perturbação é provavelmente menor, tendo sido a densidade de rebentos mais elevada neste campo do que no campo mariscado do sector a oeste. Ainda assim, a intensidade da perturbação em ambos os

campos mariscados é demasiado elevada, pois estes não conseguem recuperar nem manter as densidades de rebentos dos campos de controlo.

Os resultados obtidos neste estudo mostraram que o esforço na reprodução sexual foi mais elevado nos campos mariscados do que nos de controlo. A quantificação do esforço na reprodução sexual é indicada pela proporção da biomassa que a planta investe na reprodução sexual, e esta é, por isso, uma medida útil da energia investida neste processo por parte da espécie (Kaldy & Dunton 2000). O maior esforço reprodutivo da *Z. noltii* observado nos campos mariscados reflecte o maior investimento da espécie na reprodução sexual como uma resposta à perturbação por marisqueio. A actividade de marisqueio provoca a fragmentação dos campos. Auby & Labourg (1996) observaram igualmente em *Z. noltii* valores máximos de esforço reprodutivo mais elevados nos campos em colonização (27%), que estão fragmentados, em comparação com áreas estabilizadas (5%). Contrariamente, na Ria Formosa junto à Barra, os campos não fragmentados apresentaram valores de esforço reprodutivo mais elevados (7%) do que os campos fragmentados (3%) (Cunha *et al.* dados não publicados). Estes valores mais elevados encontrados nos campos não fragmentados poderão estar relacionados com a abertura da Barra. Estes campos podem estar aparentemente estabilizados e provavelmente ainda a recuperar do distúrbio produzido pela dinâmica sedimentar após a abertura da Barra.

A densidade de rebentos reprodutores varia de acordo com os diferentes tipos de perturbação. Na Ria Formosa, a densidade máxima de rebentos

reprodutores observada nos campos mariscados de *Z. noltii* (2200 rebentos reprodutores por m²) foi semelhante à obtida em campos de *Z. capricorni* na Austrália, em recuperação do distúrbio provocado por dugongs (*Dugong dugon*) (2169 rebentos reprodutores por m²) (Peterken & Conacher 1997). Campos de *Z. noltii* recentemente formados por material dragado na lagoa de Veneza apresentaram valores médios de rebentos reprodutores por m² muito mais baixos (111 ± 31.4 rebentos reprodutores por m²) (Curiel *et al.* 1996). Esta variabilidade na densidade de rebentos reprodutores sugere que a recuperação depende não só da espécie como também da intensidade e da frequência do distúrbio. A elevada densidade de rebentos reprodutores encontrada nos campos mariscados evidencia o potencial da *Z. noltii* da Ria Formosa na utilização da reprodução sexual como resposta à perturbação.

Nos campos perturbados da Ria Formosa, não só os estados de maturação iniciais permaneceram presentes até ao fim da época de floração, como também foi observado simultaneamente um maior número de inflorescências com frutos, em relação aos campos de controlo. Estas observações evidenciam um maior investimento das plantas destes campos na reprodução sexual face à perturbação, num esforço continuado de produção de novos rebentos e, conseqüentemente, um maior número de frutos e sementes. Desconhece-se a existência de estudos anteriores acerca da análise do impacto de distúrbios nos estados de maturação ao longo da época de floração com os quais este estudo possa ser comparado.

A grande variabilidade obtida nos valores de rebentos reprodutivos em cada corer revela um padrão de distribuição agregado. Numa mesma data de amostragem, foram observados corers com um elevado número de rebentos reprodutores e corers sem nenhum rebento. Em nenhum dos estudos consultados relativos à reprodução sexual de angiospérmicas marinhas foi feita referência em relação ao tipo de distribuição dos rebentos reprodutores.

Tal como referido por Hemminga & Duarte (2000), os factores mais críticos no sucesso da reprodução sexual em populações de angiospérmicas marinhas em geral parecem ser a floração e a sobrevivência das sementes. Neste estudo, foi observada uma elevada densidade de rebentos reprodutores e um elevado esforço na reprodução sexual em campos de *Z. noltii* sob perturbação por marisqueio. Contudo, a contribuição real da reprodução sexual na manutenção dos campos perturbados só poderá ser determinada considerando a totalidade do ciclo de reprodução sexual e as suas taxas de sucesso. As determinações da produção de sementes, da taxa de germinação e sobrevivência dos recrutas são imperativas na quantificação da contribuição efectiva e do sucesso da reprodução sexual da *Z. noltii* na manutenção da espécie e das densidades dos campos. Alguns destes estudos estão, neste momento, a ser desenvolvidos para a *Z. nolti* na Ria Formosa.

5. Estudo experimental

5.1 Introdução

Tal como foi mencionado no capítulo anterior, a Ria Formosa é tradicionalmente mariscada diariamente por um elevado número de mariscadores. Em 2001, cerca de 800 licenças estavam atribuídas a mariscadores e cerca de 1500 a viveiristas (com. pess., Direcção Regional das Pescas e Aquicultura do Sul). Os bivalves aqui recolhidos representam cerca de 90% do total nacional e correspondem a uma estimativa de cerca de 10000 toneladas de bivalves/ano. Os resultados obtidos no estudo descritivo mostraram que as práticas de marisqueio utilizadas pelos mariscadores locais originam reduções significativas na densidade dos campos de *Zostera noltii*, constituindo uma fonte de fragmentação de habitat. Contudo, a elevada capacidade para recuperar de diferentes tipos de distúrbios tem sido demonstrada por diversas espécies em regiões distintas (Rasheed 1999; Boese 2002; Plus *et al.* 2003). Na maior parte dos casos, os processos de recolonização e de re-estabelecimento são atribuídos quer ao sucesso da reprodução sexual, devido a uma elevada taxa de sobrevivência das sementes, quer a um rápido recrutamento vegetativo (Plus *et al.* 2003). Uma associação entre estes dois processos de desenvolvimento parece ser essencial no re-estabelecimento de determinados campos perturbados de angiospérmicas.

O aumento da produção de rebentos reprodutores e do esforço na reprodução sexual tem sido relacionado com uma resposta da espécie a uma

perturbação, não só pelos dados obtidos no estudo descritivo apresentado como também por outros autores (Gallegos *et al.* 1992; Marbà & Duarte 1995).

No capítulo anterior foi observado que os campos perturbados por marisqueio apresentaram um esforço reprodutivo mais elevado e uma maior densidade de rebentos reprodutivos. Uma vez que o estudo descritivo revelou que a actividade de marisqueio promoveu a densidade de rebentos reprodutores na *Z. noltii*, foi planeada e realizada uma experiência controlada para validar esta observação.

O objectivo específico do presente capítulo é quantificar experimentalmente o esforço na reprodução sexual da *Zostera noltii* após um tratamento induzido de actividade de marisqueio. A capacidade da espécie na recuperação da perturbação experimental é também investigada.

5.2 Método

O desenho experimental consistiu em doze quadrados de 1m² (6 tratamentos e 6 controlos) aleatoriamente colocados num campo não perturbado de *Z. noltii*. O tratamento, aplicado a 6 quadrados, consistiu em perturbar o campo dentro dos quadrados usando a mesma técnica que os mariscadores locais para apanhar os bivalves. Esta técnica consiste em sulcar e revolver o sedimento até cerca de 10 cm de profundidade com uma faca de mariscar. Cada quadrado de 1m² foi sub-dividido em 25 sub-quadrados. Em cada amostragem, cinco destes sub-quadrados (réplicas) foram amostrados, usando um corer de 12 cm de diâmetro. Os sub-quadrados foram sorteados aleatoriamente através de um processo de amostragem sem reposição por forma a que amostras replicadas não fossem retiradas duas vezes de um mesmo sub-quadrado.

O tratamento foi aplicado um mês antes de começar a amostragem. Todos os quadrados foram recolhidos quinzenalmente desde Agosto até Outubro. A amostragem terminou quando não foram observadas flores nos corers. No laboratório, cada amostra foi analisada de modo a obter a densidade de rebentos vegetativos e reprodutores. Estes rebentos foram levados a secar em estufa a 60°C durante 48h, e os seus pesos secos foram determinados separadamente. O esforço na reprodução sexual da *Z. noltii* foi determinado através da razão entre a biomassa dos rebentos reprodutores e a biomassa epígia total i.e. através da determinação da proporção de biomassa total (rebentos vegetativos + rebentos reprodutores) que está investida na reprodução sexual (rebentos reprodutores) (Auby & Labourg 1996; Kaldy & Dunton 2000).

Foi utilizado o teste t-Student para detectar diferenças significativas na densidade de rebentos vegetativos entre o controlo e o tratamento. De modo a evitar a grande variabilidade dentro das amostras, originada por um elevado número de valores zero de densidade de rebentos reprodutores, o número total de rebentos reprodutores por m² foi usado nos cálculos do teste de Qui-quadrado, utilizado para testar diferenças significativas entre o controlo e o tratamento. Possíveis diferenças significativas no esforço reprodutivo entre o controlo e o tratamento foram testadas usando um teste Z para proporções (Sokal & Rohlf 1981). Os valores de proporção foram obtidos dividindo a biomassa total de rebentos reprodutores pela biomassa total de rebentos vegetativos e reprodutores presente na totalidade dos corers para cada data de amostragem.

5.3 Resultados

O tratamento com marisqueio provocou um impacto negativo na densidade de rebentos vegetativos de *Zostera noltii*. Apesar de não terem sido encontradas diferenças significativas entre o controlo e o tratamento ($p>0.05$) um mês após o início da experiência (Agosto 02), nos dois meses subsequentes (Setembro e Outubro 02) a densidade de rebentos vegetativos nos quadrados mariscados foi significativamente mais baixa ($p<0.05$) (Figura 14). Um ano após o início da experiência (Agosto 03), não foram encontradas diferenças significativas na densidade de rebentos entre o controlo e o tratamento ($p>0.05$).

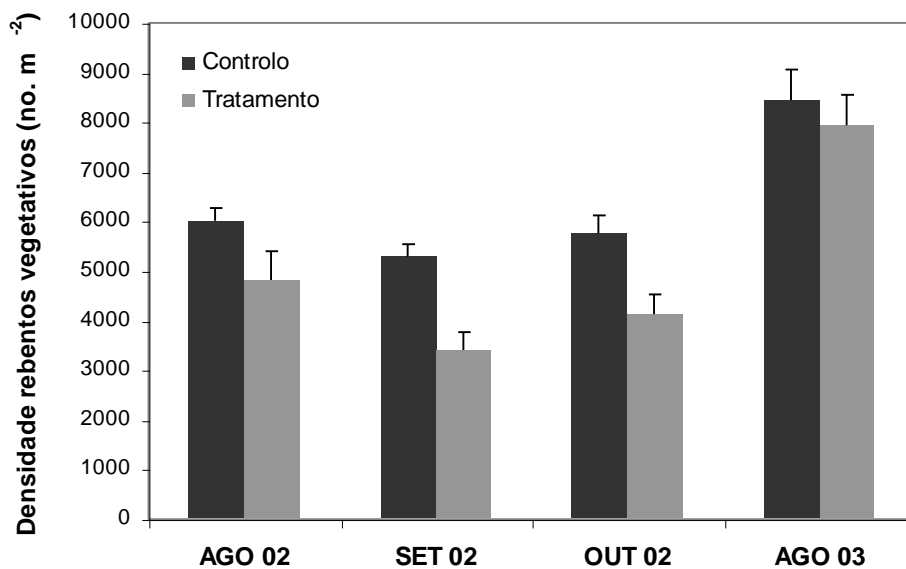


Figura 14 – Densidade de rebentos vegetativos de *Zostera noltii* no controlo e no tratamento com marisqueio (média \pm erro padrão); Controlo n=30, Tratamento n=30.

Em Agosto 02, um mês após o tratamento, os quadrados de controlo apresentaram um número total de rebentos reprodutores por m² significativamente mais elevado do que os do tratamento ($p < 0.01$) (Figura 15). No entanto, um mês mais tarde, em Setembro 02, o número total de rebentos reprodutores por m² foi significativamente mais elevado no tratamento que no controlo ($p < 0.01$). Em Outubro 02, não foram encontrados rebentos reprodutores nas amostras, o que poderá estar relacionado com o final da época de floração. Um ano após o início da experiência, o número total de rebentos reprodutores por m² no controlo foi cerca de três vezes mais elevado (de 1238 para 4246 rebentos) enquanto que no tratamento foi cerca de nove vezes mais elevado (de 973 para 8493 rebentos).

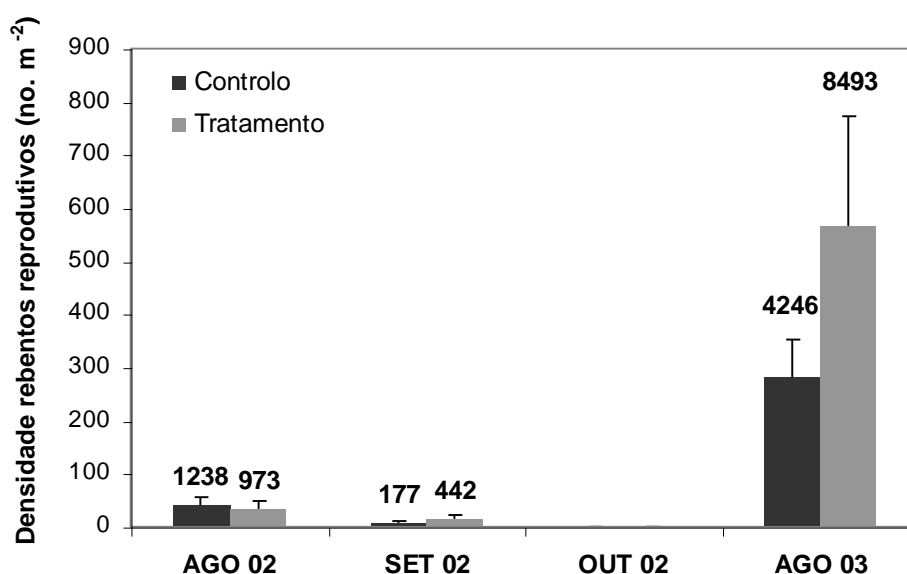


Figura 15 – Densidade de rebentos reprodutores de *Zostera noltii* no controlo e no tratamento com marisqueio (média \pm erro padrão); Controlo n=30, Tratamento n=30; Os valores acima das barras referem-se ao número total de rebentos reprodutores por m².

Não foram encontradas diferenças significativas no esforço na reprodução sexual entre o controlo e o tratamento em Agosto 02, um mês após o tratamento. Em todas datas de amostragem subsequentes, o esforço na reprodução sexual foi significativamente mais elevado ($p > 0.05$) (Figura 16).

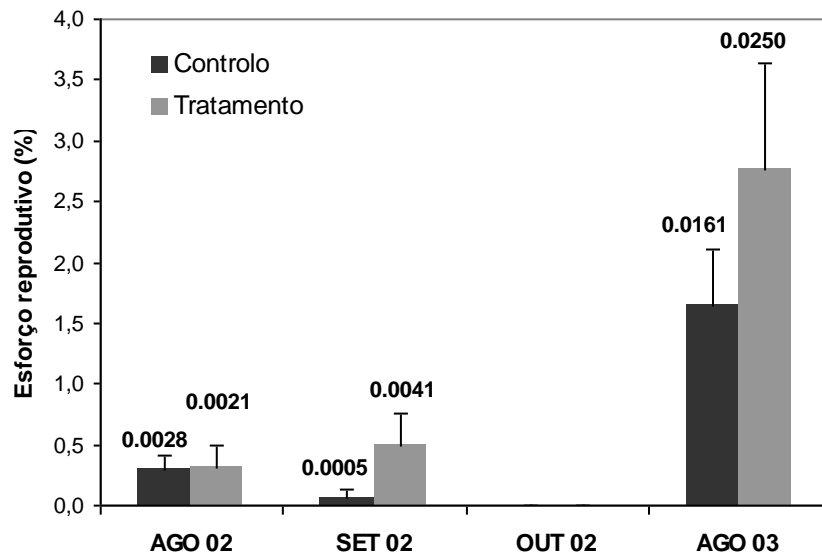


Figura 16 – Esforço reprodutivo (%) da *Zostera noltii* no controlo e no tratamento com marisqueio (média \pm erro padrão); Controlo $n=30$, Tratamento $n=30$; Os valores acima das barras referem-se à proporção de biomassa dos rebentos reprodutores.

5.4 Discussão

Os resultados obtidos neste estudo experimental confirmaram o impacto negativo da actividade de marisqueio sobre a densidade de rebentos vegetativos de *Z. noltii* anteriormente observada no estudo descritivo. Apesar do imediato e negativo efeito visual produzido pela perturbação do marisqueio, o efeito significativo na diminuição da densidade de rebentos foi apenas observado dois meses após o tratamento. A técnica de mariscar aplicada provoca o corte dos rebentos e dos rizomas, revolvendo-os com o sedimento. Após este procedimento, os rebentos danificados podem permanecer parcialmente enterrados e presos no sedimento durante muitos ciclos de maré, até que são finalmente libertados pelas correntes de maré. Consequentemente, existe a probabilidade de alguns destes rebentos terem sido incluídos nas amostras recolhidas um mês após o tratamento de marisqueio, sobrestimando assim a densidade total de rebentos vivos dentro de cada amostra.

Após um ano, a densidade de rebentos vegetativos regressou aos valores existentes antes do tratamento com marisqueio, o que revela a grande capacidade da *Z. noltii* na recuperação deste tipo de perturbação através do desenvolvimento vegetativo. A *Z. noltii* tem sido descrita como uma espécie de rápido recrutamento vegetativo e, consequentemente, com uma taxa de recuperação elevada (Vermaat *et al.* 1987; Peralta 2000). Apesar disso, a recuperação dos campos perturbados depende não só da espécie como também da intensidade e da frequência da perturbação (Curiel *et al.* 1996; Peterken &

Conacher 1997). Quando o distúrbio envolve a remoção completa dos rizomas e das raízes do sedimento, a recuperação de campos pode ficar seriamente comprometida, tal como foi verificado por (De Jonge & De Jong, 1992) em *Z. marina*. A frequência da perturbação por marisqueio neste estudo experimental foi menor do que aquela que é verificada nos campos diariamente mariscados da Ria, uma vez que o tratamento foi aplicado apenas uma vez no início da experiência. Para além disso, os rebentos não foram completamente removidos do sedimento pelo tratamento com marisqueio. Desta forma, uma recuperação completa dos valores de densidade de rebentos como a verificada neste estudo experimental não é de esperar em campos diariamente mariscados ou em campos nos quais as plantas são completamente removidas do sedimento, como acontece frequentemente na Ria Formosa na construção de viveiros.

O aumento dos rebentos reprodutores induzido pelo tratamento com marisqueio foi evidente. O decréscimo notável do número total de rebentos reprodutores por m², de Agosto para Setembro 02, deveu-se provavelmente à aproximação do final da época de reprodução. Ainda assim, o decréscimo do número de rebentos reprodutores no tratamento foi menor do que no controlo, o que sugere que, no tratamento, houve um maior investimento na produção de novos rebentos reprodutores induzido pela perturbação. A produção de rebentos reprodutores deve ser um processo rápido e contínuo durante a época de floração, nos campos perturbados. A análise do desenvolvimento dos estados de maturação nos campos perturbados realizada no estudo descritivo apoia esta hipótese, uma vez que foi observado um número mais elevado de rebentos nos primeiros estados de maturação no final da época de floração. Estes resultados

indicam que a *Z. noltii* possui capacidade para aumentar a produção de rebentos reprodutores e o esforço na reprodução sexual como resposta face à perturbação por marisqueio.

A recuperação dos campos de angiospérmicas marinhas após uma perturbação é frequentemente atribuída ao rápido crescimento clonal da espécie (Rasheed 1999). A recolonização faz-se provavelmente a partir das margens da área perturbada através do crescimento vegetativo (Preen 1995). Para além da reprodução vegetativa, o re-estabelecimento dos campos pode ser efectuado igualmente através do recrutamento por sementes (Peterken & Conacher 1997). No entanto, em alguns casos, mesmo após a floração e a frutificação, a reprodução sexual não desempenha um papel significativo na recuperação dos campos, provavelmente devido ao incussesso da germinação das sementes ou da sobrevivência das plântulas (Rasheed 1999). Não obstante o elevado investimento da *Z. noltii* na reprodução sexual observado no tratamento por marisqueio, sugerindo a existência de um potencial de reprodução sexual face à perturbação, esta poderá ser considerada uma via menos importante na recuperação dos campos. As sementes que vão sendo libertadas dos rebentos podem permanecer armazenadas no sedimento durante o Inverno, formando um banco de sementes, e possivelmente germinar na Primavera seguinte, produzindo novos rebentos. No entanto, no decurso deste estudo, nunca foram encontradas sementes ou plântulas no sedimento, tal como referenciado por Loques *et al.* (1988) para a *Z. noltii*. Este facto poderá estar relacionado com a baixa viabilidade das sementes ou das taxas de germinação nesta espécie (Loques *et al.* 1988). Mesmo que as sementes sejam viáveis e ocorra a sua germinação, a sua

sobrevivência está dependente de uma forte interacção entre a temperatura e a salinidade. As taxas mais elevadas de germinação de sementes de *Z. noltii* foram observadas em condições de salinidade de 1‰ e temperaturas da água de 10°C, e a sobrevivência das novas plantas foi mais elevada a 10‰ e 30°C (Hootsmans *et al.* 1987). Este autor descreve igualmente que menos de 5% das plantas de *Z. noltii* têm origem em sementes. Na Ria Formosa, salinidades tão baixas ocorrem raramente, apenas durante grandes chuvadas de Inverno (observação pessoal). A associação de valores de salinidade de 10‰ e temperatura da água de 30°C é altamente improvável na Ria, excepto durante grandes chuvadas de Verão. Desta forma, a baixa probabilidade de sucesso esperada no processo de germinação das sementes *in situ* sugere que, apesar da existência de um potencial de reprodução sexual na *Z. noltii*, a recuperação da perturbação por marisqueio através da via sexual deverá ser secundária.

Para além de todos estes factores cruciais à germinação das sementes, o desenvolvimento dos recrutas, poderá ser inibido pelo forte efeito de sombra criado pelos rebentos mais velhos no interior de campos densos (Harrison 1993; Olesen & Sand-Jensen 1994). Assim, tendo em conta o rápido crescimento vegetativo da *Z. noltii* e a baixa probabilidade da associação das salinidades e temperaturas da água óptimas para a germinação das sementes e para o seu desenvolvimento, poder-se-á considerar que a recuperação dos campos mariscados deve ser principalmente efectuada através do crescimento vegetativo.

Todas estas limitações ao desenvolvimento das sementes sugerem que a reprodução sexual na *Z. noltii* da Ria Formosa desempenha um papel secundário

na recuperação dos campos mariscados, nomeadamente na manutenção das densidade de rebentos, não obstante o elevado investimento na produção de rebentos reprodutores e sementes. Apesar da reprodução sexual não ser considerada a via principal pela qual a *Z. noltii* recupera da perturbação pelo marisqueio, a produção e dispersão de sementes é uma capacidade vantagosa e essencial na colonização de novas áreas (Buia & Mazzella 1991; Curiel *et al.* 1996), aumentando a diversidade genética da espécie, ou na recolonização de áreas onde uma perturbação intensa tenha originado uma perda total de vegetação em determinadas áreas de um campo (Duarte & San-Jensen 1990).

6. Discussão Geral

Na Ria Formosa, a época de floração da *Zostera noltii* decorreu de Março até Novembro, mas pequenas variações podem ocorrer de ano para ano, ou até mesmo de região para região (Hootsmans *et al.* 1987; Loques *et al.* 1988; Curiel *et al.* 1996). Diversos factores são responsáveis pelo despoletar da floração, nomeadamente a temperatura da água, o fotoperíodo, as flutuações de salinidade e a amplitude das marés (McMillan 1982; Pettit 1984; Loques *et al.* 1988; Phillips & Meñez 1988; Buia & Mazzella 1991; Ramage & Schiel 1998). Na Ria Formosa, o início da época de floração está provavelmente relacionado com o aumento da temperatura da água e do fotoperíodo na Primavera, estando o seu final provavelmente relacionado com o decréscimo da temperatura da água e com as primeiras chuvadas do Outono, que reduzem a salinidade da água.

A razão entre o número de flores masculinas e femininas observada neste estudo (1:1) foi semelhante à encontrada por Loques *et al.* (1988) para a *Z. noltii*, mas foi inferior à referida por Conacher *et al.* (1994) para a *Z. capricorni* (2.2:1). Esta razão entre o número de flores fornece um índice do potencial de polinização, uma vez que quanto mais elevada for esta razão maior é a probabilidade das flores femininas serem polinizadas (Conacher *et al.* 1994).

Em ambos os estudos descritivo e experimental, os resultados obtidos mostraram que a actividade de marisqueio é responsável pela diminuição da densidade de rebentos vegetativos. Este efeito negativo da actividade de

marisqueio, juntamente com o pisoteio, é visível nos campos e origina a fragmentação dos mesmos. A actividade de marisqueio induz a produção de rebentos reprodutores, aumentando o esforço da *Z. noltii* na reprodução sexual. Observações idênticas foram referenciadas por (Auby & Labourg 1996) em campos fragmentados de *Z. noltii*.

A *Z. noltii* está descrita como sendo uma espécie de rápido crescimento vegetativo (Vermaat *et al.* 1987; Laugier 1999; Peralta 2000). Apesar desta característica, importante na recuperação dos campos face a perturbações (Rasheed 1999), a *Z. noltii* evidencia potencial para utilizar também a reprodução sexual no re-estabelecimento dos campos, tal como sugere o aumento da densidade de rebentos reprodutores e do esforço na reprodução sexual após a perturbação do marisqueio. No entanto, a recolonização através da reprodução sexual requer o sucesso de uma sequência de passos do ciclo reprodutivo da *Z. noltii*. Apesar da elevada viabilidade das sementes de *Z. noltii* obtida em laboratório (70%) (Alexandre *et al.*, dados não publicados), as condições de salinidade e temperatura da água necessárias à germinação das sementes e ao desenvolvimento dos rebentos *in situ* são provavelmente a maior limitação ao sucesso da reprodução sexual na recuperação desta espécie face à perturbação.

Não obstante o elevado investimento na produção de rebentos reprodutores e de sementes, a reprodução sexual na *Z. noltii* parece desempenhar um papel secundário na recuperação dos campos perturbados por marisqueio. Contudo, a dispersão de sementes viáveis pode ser considerado um mecanismo essencial no estabelecimento da espécie em novas áreas (Buia &

Mazzella 1991; Curiel *et al.* 1996) aumentando a diversidade genética, ou na recolonização de áreas onde a intensidade da perturbação originou uma perda total de vegetação em determinadas zonas do campo (Duarte & San-Jensen 1990). A análise da taxa de sucesso do estabelecimento e sobrevivência das novas plantas e o seu desenvolvimento em zonas áridas poderá fornecer informações valiosas acerca da contribuição real da reprodução sexual na manutenção da existência da espécie ou na sua propagação a larga escala.

7. Referências Bibliográficas

Adam, P. (1990) Saltmarsh ecology. Cambridge University Press, New York.

Alongi, D. (1998) Coastal ecosystem processes. CRC Press, Boca Raton.

Auby, I., Labourg, P. (1996) Seasonal dynamics of *Zostera noltii* Hornem. in the bay of Arcachon (France). Journal of Sea Research, 35 (4): 269-277.

Boese, B. (2002) Effects of recreational clam harvesting on eelgrass (*Zostera marina*) and associated infaunal invertebrates: in situ manipulative experiments. Aquatic Botany, 73: 63-74.

Buia, M., Mazzella, L., Pire, H., Russo, G. (1985) Fioritura di *Zostera noltii* Hornem a Ischia (Golfo di Napoli) Oebalia, XI, 3: N.S.

Buia, M., Mazzella, L. (1991) Reproductive phenology of the Mediterranean seagrasses *Posidonia oceanica* (L.) Delile, *Cymodocea nodosa* (Ucria) Aschers., and *Zostera noltii* Hornem. Aquatic Botany, 40: 343-362.

Constanza, R., Arge, R., Groot, R., Farber, S., Grasso, M., Hannon, B., Limburg, K., Naeem, S., O'Neill, R., Paruelo, J., Raskin, R., Sutton, P., Belt, M. (1997) The value of the world's ecosystem services and natural capital. *Nature*, 387: 253-260.

Conacher, C., Poiner, I., O'Donohue, M. (1994) Morphology, flowering and seed production of *Zostera capricorni* Aschers. in subtropical Australia. *Aquatic Botany*, 49: 33-46.

Curiel, D., Bellato, A., Rismondo, A., Marzocchi, M. (1996) Sexual reproduction of *Zostera noltii* Hornemann in the lagoon of Venice (Italy, north Adriatic). *Aquatic Botany*, 52: 313-318.

Dawes, C. (1981) *Marine botany*. John Wiley and Sons, New York.

De Cock, A. (1980) Flowering, pollination and fruiting in *Zostera marina* L. *Aquatic Botany*, 9: 201-220.

De Jonge, V., De Jong, D. (1992) Role of tide, light and fisheries in the decline of *Zostera marina* L. in the Dutch Wadden Sea. Netherlands Institute for Sea Research Publication Series, 20: 161-76.

Den Hartog, C. (1970) *The seagrasses of the world*. North-Holland, Amsterdam.

Duarte, C., Chiscano, C. (1999) Seagrass biomass and production: a reassessment. *Aquatic Botany*, 65: 159-174.

Duarte, C., Sand-Jensen, K. (1990) Seagrass colonization: patch formation and patch growth in *Cymodocea nodosa*. *Marine Ecology Progress Series*, 65: 193-200.

Eckrich, C., Holmquist, J. (2000) Trampling in a seagrass assemblage: direct effects, response of associated fauna, and the role of substrate characteristics. *Marine Ecology Progress Series*, 201: 199-209.

Everett, R., Ruiz, G., Carlton, J. (1995) Effect of oyster mariculture on submerged aquatic vegetation: an experimental test in a Pacific NorthWestern estuary. *Marine Ecology Progress Series*: 125: 205-217.

Falcão, M. & Vale, C. (1990) The Ria Formosa ecosystem study: benthic nutrient remineralization and tidal variability of nutrients in the water. *Hydrobiology*, 207: 137-146.

Gallegos, M., Merino, M., Marbà, N., Duarte, C. (1992) Flowering of *Thalassia testudinum* Banks ex König in the Mexican Caribbean: age-dependence and interannual variability. *Aquatic Botany*, 43: 249-255.

Goubin, C., Loques, F. (1991) Germinating *Zostera noltii* Hornemann found in the Etang de Diana, Corsica. *Aquatic Botany*, 42: 75-79.

Harrison, P. (1993) Variations in demography of *Zostera marina* and *Z. noltii* on an intertidal gradient. *Aquatic Botany*, 45: 63-77.

Hemminga, M., Duarte, C. (2000) *Seagrass Ecology*. Cambridge University Press.

Hootsmans, M., Vermaat, J., Vierssen, W. (1987) Seed-bank development, germination and early seedling survival of two seagrass species from The Netherlands: *Zostera marina* L. and *Zostera noltii* Hornem. *Aquatic Botany*, 28: 275-285.

Irlandi, E. (1997) Seagrass patch size and survivorship of an infaunal bivalve. *Oikos*, 78: 511-518.

Kaldy, J., Dunton, K. (2000) Above- and below-ground production, biomass and reproductive ecology of *Thalassia testudinum* (turtle grass) in a subtropical coastal lagoon. *Marine Ecology Progress Series*, 193: 271-283.

Loques, F., Caye, G., Meinesz, A. (1988) Flowering and fruiting of *Zostera noltii* in Golf Juan (French Mediterranean). *Aquatic Botany*, 32: 341-352.

Loques, F., Caye, G., Meinesz, A. (1990) Germination in the marine phanerogam *Zostera noltii* Hornemann at Golf Juan, French Mediterranean. *Aquatic Botany*, 38: 249-260.

Marbà, N., Duarte, C.M. (1995) Coupling of seagrass (*Cymodocea nodosa*) patch dynamics to subaqueous dune migration. *Journal of Ecology*, 83 (3): 381-389.

Marbà, N. Walker, D. (1999) Growth, flowering and population dynamics of temperate Westernern Australian seagrasses. *Marine Ecology Progress Series*, 184: 105-118.

McMillan, C. (1982) Reproductive physiology of tropical seagrasses. *Aquatic Botany*, 14: 245-258.

Morais, A. & Carvalho, C. (1992) A pesca no Algarve: principais números. 7º Congresso do Algarve. Edições Racal Clube, Silves. 1: 419-430.

Olesen, B., Sand-Jensen, K. (1994) Demography of shallow eelgrass (*Zostera marina*) populations: shoots dynamics and biomass development. *Journal of Ecology*, 82: 379-390.

Orth, R., Moore, K. (1983) Seed germination and seedling growth of *Zostera marina* L. (eelgrass) in the Chesapeake Bay. *Aquatic Botany*, 15: 117-131.

Orth, R., Luckenbach, M., Moore, K. (1994) Seed dispersal in a marine macrophyte: implications for colonization and restoration. *Ecology*, 75: 1927-1939.

Peralta, G. (2000) Estudios sobre el crecimiento en *Zostera noltii* Hornem.: Dinámica estacional y aspectos ecofisiológicos. Tese de Doutorado. Universidade de Cádiz.

Peterken, C., Conacher, C. (1997) Seed germination and recolonization of *Zostera capricorni* after grazing by dugongs. *Aquatic Botany*, 59: 333-340.

Pettit, J. (1984) Aspects of flowering and pollination in marine angiosperms. *Oceanography and Marine Biology Annual Reviews*, 22: 315-342.

Phillips, R., Meñez, E. (1988) *Seagrasses*. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.

Pirc, H., Buia, M., Mazzella, L. (1986) Germination and seedling development of *Cymodocea nodosa* (Ucria) Ascherson under laboratory conditions and "in situ". *Aquatic Botany*, 26: 181-188.

Plus, M., Deslous-Paoli, J., Dagault, F. (2003) Seagrass (*Zostera marina* L.) bed recolonisation after anoxia-induced full mortality. *Aquatic Botany*, 77(2): 121-134.

Preen A. (1995) Impacts of dugong foraging on seagrass habitats: Observational and experimental evidence for cultivation grazing. *Marine Ecology Progress Series*, 124: 201-213.

Ramage D., Schiel D. (1998) Reproduction of the seagrass *Zostera novazelandica* on intertidal platforms in southern New Zealand. *Marine Biology*, 130: 479- 489.

Rasheed, M. (1999) Recovery of experimentally created gaps within a tropical *Zostera capricorni* (Aschers.) seagrass meadow, Queensland Australia. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 235: 183-200.

Short, F. (1987) Effects of sediment nutrients on seagrasses: literature review and mesocosm experiment. *Aquatic Botany*, 27: 41-57.

Short, F., Coles, R., Pergent-Martini, C. (2001) Global seagrass distribution. pp. 5-30. *In*: F. Short, R. Coles (Eds). *Global Seagrass Research Methods*. Elsevier, The Netherlands.

Sokal, R.R., Rohlf, F.J. (1981) *Biometry*. 2nd edition. Freeman, NY.

Vermaat J.E., Hootsmans M.J.M., Nienhuis P.H. (1987) Seasonal dynamics and leaf growth of *Zostera noltii* Hornem., a perennial intertidal seagrass. *Aquatic Botany* 28: 287-299.