

Resumo

Os bivalves são um componente principal de muitos estuários, quer devido à sua abundância quer ao seu valor como alimento para outras espécies tais como aves limícolas, peixes, crustáceos e o Homem. Por todo o globo terrestre, os bivalves ocupam uma variedade de habitats, estando expostos a diferentes condições ambientais de temperatura, salinidade, quantidade de alimento e correntes. Estas diferenças ambientais influenciam o seu crescimento, sobrevivência e reprodução, e limitam e determinam a distribuição das diferentes espécies.

No Mar de Wadden, a maior área estuarina do norte da Europa, algumas espécies de bivalves constituem mais de 65% da biomassa total do macrobentos, quer nas zonas intertidais (fora de água durante a maré baixa) quer nas zonas subtidais (sempre dentro de água). Estas espécies incluem a espécie de bivalve *Macoma balthica*, o berbigão *Cerastoderma edule*, o mexilhão *Mytilus edulis*, o clame-da-areia *Mya arenaria*, o lingueirão *Ensis americanus* e a recentemente introduzida ostra do Pacífico *Crassostrea gigas* (ver Fig. 1.1, Capítulo 1).

Embora estas espécies apresentem ciclos de vida semelhantes, dentro do estuário elas ocupam zonas diferentes. Em *M. balthica* e *C. gigas*, os juvenis são encontrados quase sempre nas zonas superiores do intertidal, enquanto os juvenis de *C. edule*, *M. arenaria*, *E. americanus* e *M. edulis* aparecem ao longo das zonas intertidais e subtidais. Os adultos das várias espécies tem uma distribuição mais alargada (intertidal, subtidal e zona costeira) que os juvenis. Estas diferenças na distribuição e uso dos habitats entre as várias espécies, implicam diferenças nas características do seu ciclo de vida. Isto é, diferenças no alimento e condições de crescimento entre as diferentes zonas tidais, provavelmente resultam em diferente idade máxima, tamanho máximo e idade de maturação atingidos.

Objectivo

O objectivo desta tese foi tentar perceber como é que diferentes espécies de bivalves conseguem sobreviver em diferentes condições ambientais, que são muitas das vezes desfavoráveis em termos de temperatura, alimento, competição (pelo alimento e espaço) e pressão de predação. Para começar, variações nas características de vida de diferentes espécies foram analisadas, em relação às condições ambientais. Para isso, diferenças em alimentação, crescimento, reprodução e altura da desova entre as espécies foram estudadas. De seguida, as diferenças dentro de cada espécie em diferentes habitats foram analisadas. Esta tese incide principalmente no crescimento e reprodução de bivalves em diferentes habitats da parte oeste do Mar de Wadden e da zona costeira do Mar do Norte. Esta abordagem possibilitou uma análise das interacções (tais como competição pelo alimento) entre diferentes espécies de bivalves (interacções inter-específicas) e dentro da mesma espécie em diferentes habitats (interacções intra-específicas). Para comparar as diferentes espécies em termos de

competição pelo alimento, um modelo energético geral, o “Dynamic Energy Budget (DEB) model”, foi usado. Este modelo descreve o fluxo energético através de um indivíduo e as variações deste fluxo em condições ambientais de quantidade de alimento e temperatura variáveis (ver Fig. 1.4, Capítulo 1). Ao usar o modelo DEB, é possível descrever quantitativamente o fluxo energético através de um indivíduo e analisar a repartição de energia entre o crescimento e a reprodução, em diferentes condições ambientais (temperatura) e de ingestão de alimento.

Esta tese está dividida em três partes:

- [1] trabalho de campo,
- [2] determinação dos parâmetros do modelo DEB para as várias espécies,
- [3] aplicação do modelo DEB para reconstruir as condições de alimento no campo e analisar a competição intra e inter-específica.

Trabalho de campo

Espécies estudadas

Este estudo incluiu cinco das espécies de bivalves mais comuns em águas Holandesas: *M. balthica*, *C. edule*, *M. edulis*, *M. arenaria* e *C. gigas*. No Mar de Wadden e zonas costeiras, estas espécies ocupam habitats diferentes. *M. balthica* é encontrada desde as zonas altas do intertidal às zonas subtidais do estuário e também nas zonas costeiras do Mar do Norte. *C. edule* e *M. edulis* vivem nas zonas intertidais e subtidais do estuário. *M. arenaria* ocorre, no Mar de Wadden, nas zonas altas do intertidal e zonas subtidais pouco profundas mas no Mar do Norte pode ser encontrada a maiores profundidades. *C. gigas*, originária do Japão, é agora bastante abundante nas zonas intertidais do estuário embora também possa ser encontrada no subtidal. Estas espécies apresentam grandes diferenças em termos de tamanho máximo da concha: *M. balthica* pode atingir um tamanho máximo de 2.5 cm, *M. arenaria* pode atingir 10-15 cm, *C. edule* pode atingir 5 cm, *M. edulis* pode crescer até 15 cm e *C. gigas* pode atingir 20 cm. Todas as espécies vivem parcial ou completamente enterradas no sedimento, que varia entre lodoso e arenoso. No entanto, o mexilhão e a ostra necessitam de substrato mais duro como rochas ou conchas de bivalves mortos.

Estas cinco espécies foram amostradas em zonas intertidais e subtidais do Mar de Wadden e na zona costeira do Mar do Norte (ver Fig. 1.2, Capítulo 1). Durante as amostragens, diferentes tipos de equipamento foram usados. Nas zonas intertidais, *M. edulis*, *C. edule*, *M. arenaria* e *C. gigas* foram amostrados à mão, com a ajuda de uma pá, enquanto *M. balthica* foi amostrada com um cilindro de amostragem de mão. Nas zonas subtidais, a amostragem foi feita de barco. *M. balthica* e *M. arenaria* foram amostradas com uma caixa de amostragem “Reineck” e *C. edule* foi amostrado com uma rede de arrasto. Na zona costeira, *M. balthica* foi amostrada de barco com uma draga “Van Veen” (ver Fig. 1.3, Capítulo 1).

Crescimento e reprodução

Informação sobre o crescimento e reprodução das diferentes espécies em relação às condições ambientais foi recolhida no campo (Capítulos 2-5). Todas as espécies apresentaram um ciclo de crescimento anual, com um aumento da massa corporal durante a Primavera e Verão e uma diminuição no Inverno. No entanto, diferenças no período de crescimento foram observadas entre espécies. O crescimento em termos de massa corporal começou em Janeiro em *C. gigas*, em meados de Fevereiro em *M. edulis* e em Abril nas outras espécies. Diferenças de crescimento foram também encontradas dentro da mesma espécie em diferentes habitats. Por exemplo, em *M. balthica*, o crescimento da massa somática (massa do corpo excluindo a gónada) foi menor na zona subtidal do que nas zonas intertidal e costeira (Capítulo 4).

O ciclo reprodutivo também foi diferente entre espécies. Em *M. balthica*, a gónada começou a crescer no final do Verão, e atingiu valores máximos em Fevereiro, mesmo antes da desova (Capítulo 4). Nos vários habitats, *M. balthica* também apresentou diferenças. O tamanho da gónada foi maior na zona costeira, onde as densidades eram menores. No entanto, analisando a quantidade de gonada por m² verificou-se que esta foi maior na zona subtidal devido à grande densidade de animais nesta zona. Assim sendo, é a zona subtidal que contribui mais em termos reprodutivos para a população de *M. balthica* no Mar de Wadden.

Em *M. edulis*, a massa da gónada começou a aumentar a partir de Janeiro (Capítulo 2). O pico de desova terá sido em Abril, pois as larvas são encontradas em maior número na água durante o mês de Maio. No entanto, o recrutamento (número de juvenis que entram na população) de *M. edulis* no Mar de Wadden é baixo. O aumento da temperatura durante o Inverno, que se tem feito sentir durante as últimas décadas, poderá causar uma diminuição geral da massa corporal e, logo, da massa da gónada. No entanto, isto não é o caso, uma vez que não foi encontrada nenhuma relação entre a temperatura e a condição do corpo. Provavelmente, o baixo recrutamento observado, será devido a factores que actuam depois da desova (como predação das larvas) ou na população adulta (como diminuição do número de reprodutores).

Entre espécies que habitam o mesmo habitat, diferenças no recrutamento são também observadas, como é o caso de *C. edule* e *M. arenaria* (Capítulo 3). Ambas as espécies vivem em zonas intertidais e subtidais do Mar de Wadden mas o recrutamento de *C. edule* é geralmente maior que o de *M. arenaria*. Embora o período de desova tenha sido semelhante entre estas espécies, o investimento reprodutivo individual (em termos de tamanho da gónada) foi maior em *M. arenaria* do que em *C. edule*. Além disso, como a massa corporal de *M. arenaria* é muito maior que a de *C. edule*, o investimento reprodutivo da população de *M. arenaria* no oeste do Mar de Wadden tem que ser muito maior que o de *C. edule*. Logo, as diferenças em recrutamento entre as duas espécies não podem ser devidas a diferenças de sucesso reprodutivo entre populações. Diferenças na fase pós-larvar (como diferenças de predação nos estados juvenis) estarão provavelmente envolvidas nas diferenças de recrutamento.

O investimento de energia na reprodução pode ser avaliado não só em termos de massa da gónada mas também em termos de tamanho dos ovócitos. Diferenças no tamanho dos ovócitos são encontradas entre espécies. Por exemplo, os ovócitos de *C. edule* têm em média um diâmetro de 65 μm , enquanto *M. arenaria* tem ovócitos de 57 μm e *C. gigas* de 50 μm . No entanto, dentro da mesma espécie, o tamanho dos ovócitos pode variar com as condições ambientais. Diferentes populações selvagens de *C. gigas* (da França à Holanda), apresentaram diferenças no tamanho dos ovócitos (Capítulo 5). O diâmetro médio dos ovócitos diminuiu da França para a Holanda. No entanto, o tamanho máximo da concha, a massa somática e a massa da gónada aumentaram da França para a Holanda. O aumento da massa da gónada em combinação com a diminuição do volume dos ovócitos sugere um aumento do sucesso reprodutivo em termos de número de ovos (ovócitos) produzidos da França à Holanda. Uma vez que, dentro da mesma espécie, ovócitos pequenos têm um desenvolvimento larvar mais longo que os ovócitos grandes, as condições ambientais ao longo da costa Holandesa poderão resultar num aumento da dispersão larvar e possível expansão da população. Uma vez que a expansão da ostra parece estar relacionada com o aumento da temperatura da água durante as últimas décadas, o limite norte da sua distribuição está dependente da diminuição latitudinal da temperatura em direcção aos pólos.

O modelo DEB

Para além dos dados de campo terem permitido estudar o crescimento e reprodução das várias espécies, permitiram também comparar as simulações do modelo DEB com as observações no campo.

Pressupostos do modelo DEB e determinação de parâmetros

O uso do modelo DEB na simulação do crescimento nas diferentes espécies e na reconstrução das condições de alimento no campo foi feito em diferentes fases. Em primeiro lugar, os pressupostos do modelo foram testados, nomeadamente a relação entre variáveis fisiológicas (tamanho de ovos, taxa de crescimento, tamanho de maturação) e o tamanho do corpo. Os pressupostos foram validados usando dados de campo e laboratório publicados na literatura (Capítulo 5). Relações significativas foram encontradas entre o tamanho do corpo e, respectivamente, o tamanho de maturação, e a taxa de crescimento; o mesmo se verificou entre o tamanho dos ovos e larvas e o tempo de desenvolvimento destes. A maior discrepância foi encontrada na relação entre o tamanho dos ovos e das larvas e o tamanho do adulto. Isto sugere que para as larvas poderem assentar no sedimento, o tamanho (ou volume) das larvas tem que ser semelhante ou maior que o tamanho dos grãos do sedimento.

Posteriormente, os parâmetros do modelo foram determinados para as diferentes espécies estudadas, com base em dados de laboratório publicados na literatura (Capítulo 6). Para nenhuma das espécies foi possível determinar todos os parâmetros. O principal problema na determinação dos parâmetros foi a falta de dados fidedignos. Por isso, um plano foi usado

para ajudar a lidar com falhas na determinação de parâmetros (devido à falta de dados) e conseguir consistência entre os parâmetros determinados. Semelhanças entre espécies foram encontradas nos custos com manutenção dos tecidos, nos custos de crescimento e na quantidade máxima de energia acumulada. Diferenças entre espécies são expressas em diferenças em certos parâmetros, nomeadamente na taxa máxima de assimilação e na quantidade de energia usada na reprodução. Estas diferenças reflectem-se no tamanho máximo teórico (em termos de comprimento da concha) das diferentes espécies.

Simulações com o modelo DEB

Finalmente, os parâmetros determinados no capítulo 7 foram usados para correr o modelo, com a temperatura e alimento como variáveis (Capítulo 6). Os dados de crescimento recolhidos no campo (Capítulos 2-5) foram combinados com as simulações do modelo e a reconstrução das condições de alimento para as diferentes espécies foi feita. Dois tipos de simulações foram feitas: [1] o crescimento anual das espécies foi simulado em condições de temperatura dentro do intervalo de valores normalmente verificado e com diferentes níveis de alimento (entre 0 – sem alimento, e 1 – alimento *ad libitum*); [2] a variação sazonal no nível de alimento foi reconstruída para cada espécie em cada habitat, através da simulação do crescimento ao longo do ano em condições de temperatura dentro do intervalo de valores normalmente verificado, e da comparação destas simulações com o crescimento observado no campo. Isto permitiu um estudo das interacções (em termos de competição pelo alimento) entre as diferentes espécies e dentro da mesma espécie em diferentes habitats.

A reconstrução sazonal do nível de alimento apresentou valores elevados na Primavera e Verão, o que correspondeu com a altura de crescimento no campo. Depois do verão, a quantidade de alimento na água e na superfície do sedimento geralmente diminuiu. Como resultado, o nível de alimento simulado diminuiu durante o Verão e Outono, sugerindo que competição pelo alimento entre espécies deve ter ocorrido nesta altura. Diferenças no nível de alimento foram encontradas entre espécies. Por exemplo, em *M. balthica* e *C. edule* o nível de alimento simulado variou entre 0.7 e 1, enquanto que em *M. edulis*, o nível de alimento simulado variou entre 0.3 e 0.5. Isto significa que as condições alimentares no Mar de Wadden são melhores para o crescimento de *M. balthica* e *C. edule* do que de *M. edulis*.

Em geral, as condições de alimento para as várias espécies foram insuficientes para atingir o crescimento máximo previsto, sugerindo que as espécies de bivalves do Mar de Wadden sofrem de limitação de alimento. No entanto, ainda não se sabe se as condições de alimento aparentemente sub-óptimas (isto é, insuficientes para o crescimento máximo), durante grande parte do ano, são devidas à falta de alimento e/ou a condições ambientais que limitam a eficiência de alimentação (como por exemplo a quantidade de silte dissolvida na água).

Conclusões e sugestões para o futuro

Os resultados apresentados nesta tese demonstram que o modelo DEB pode ser usado para a simulação do crescimento e reconstrução das condições de alimento em bivalves. No entanto, vários aspectos importantes ainda requerem um estudo mais detalhado. As discrepâncias entre as simulações e os dados de campo podem ser causadas por erros na determinação da idade dos indivíduos das diferentes espécies. Sendo assim, é importante, no futuro, fazer uma validação da determinação da idade. Isto pode ser feito, por exemplo, através de experiências de marcação ou da análise de isótopos na concha. A falta de séries temporais de dados de crescimento também pode causar diferenças entre simulações e observações, uma vez que a variabilidade no crescimento devido a diferenças nas condições ambientais de ano para ano não foram consideradas.

Relativamente à temperatura, é importante ter dados correctos de medições de temperatura nas diferentes áreas, uma vez que estes dados são necessários para as simulações. Ter acesso a este tipo de dados é essencial pois as condições variam de ano para ano. Esta variabilidade não foi considerada neste estudo.

A determinação dos parâmetros do modelo DEB para as diferentes espécies foi feita com base em dados publicados, principalmente dados resultantes de experiências no laboratório. No entanto, a falta de dados causou dificuldades na determinação dos parâmetros. Para uma correcta estimação dos parâmetros, é importante fazer experiências bem controladas, que permitam a determinação simultânea do crescimento, reprodução, respiração, assimilação e condição corporal sob vários níveis de alimento. Além destes aspectos, parece haver também alguma variabilidade em parâmetros dentro da mesma espécie, o que não foi abordado neste estudo. A utilização do modelo para simular o crescimento e reconstruir condições alimentares na mesma espécie ao longo de um gradiente latitudinal e em diferentes habitats poderá ser o primeiro passo para avaliar com mais cuidado a especificidade dos parâmetros.

Agradecimentos: Gostaria de agradecer ao Prof. Paulo Santos e à Vânia Freitas pelos comentários dados ao resumo.