

Contra ventos e marés

Interacções biofísicas e relógios internos durante a fase larvar dos invertebrados marinhos

Henrique Queiroga

Centro de Estudos do Ambiente e do Mar e Departamento de Biologia da Universidade de Aveiro

OS HOMENS DO MAR SABEM QUE REMAR CONTRA VENTOS E MARÉS É UM DOS CAMINHOS MAIS SEGUROS E RÁPIDOS PARA O NAUFRÁGIO. A EXPRESSÃO FOI SABIAMENTE ABSORVIDA NOS DITADOS POPULARES DE REGRAS DE BOM-SENSE. ESTA IMAGEM É AQUI UTILIZADA COMO UMA METÁFORA PARA O QUE AS LARVAS DOS ORGANISMOS MARINHOS CONSEGUEM FAZER NA COLUNA DE ÁGUA DOS OCEANOS, E QUE CULMINA NO ENCONTRO DE UM HABITAT OU SUBSTRATO APROPRIADO PARA O ASSENTAMENTO, A METAMORFOSE E O ASSUMIR DO MODO DE VIDA JUVENIL, NECESSÁRIOS À SOBREVIVÊNCIA DA ESPÉCIE. SOBRE ESTE ASSUNTO TRABALHAM BIÓLOGOS E FÍSICOS.

Os ecologistas marinhos utilizam o termo “recrutamento” para designar o conjunto de fenómenos envolvidos na substituição dos indivíduos numa população através dos processos de reprodução e crescimento¹. O recrutamento é um processo difícil de medir, dada a complexidade das interacções físicas e biológicas envolvidas. Processos físicos – temperatura, salinidade, luz, marés, correntes geostróficas, ventos, existência de refúgios – combinam-se de formas intrincadas com processos biológicos – crescimento e maturação, alimento, competição,

predação – para determinar a sobrevivência ou morte de cada indivíduo. Muitos dos processos marinhos são essencialmente estocásticos, porque dependem em última análise de processos atmosféricos difíceis de prever e de modelar. Muitas das respostas dos sistemas biológicos são essencialmente não-lineares, acrescentando um grau adicional de dificuldade ao desenvolvimento de modelos conceptuais e preditivos. Estes processos desenrolam-se a várias escalas espaciais e temporais simultaneamente, desafiando a nossa capacidade logística actual para os resolver de uma forma integrada.

Grande parte do trabalho do ecologista é a identificação das pressões selectivas que dão forma às características – anatómicas, fisiológicas, comportamentais – das espécies, e de como é que essas características estão organizadas ao longo do seu ciclo de vida. No que respeita às componentes abióticas dos ecossistemas existem alguns processos básicos que recorrem com periodicidades variadas. Estes processos constituem pressões selectivas poderosas às quais as espécies tiveram que se adaptar ao longo do processo evolutivo que lhes deu origem, e que determinam muitas das suas características actuais. No ambiente marinho alguns destes processos são os ventos e as marés, o ciclo dos dias e das noites e a sucessão das estações do ano. O foco nestes mecanismos, que são essencialmente regulados pelos ciclos astronómicos, é uma simplificação necessária para compreender como se tece a intrincada teia de interacções que regulam o recrutamento. É, mesmo assim, uma simplificação aparente, por duas ordens de razões. Primeiro porque as diferentes combinações destes factores variam geograficamente e interagem com aspectos particulares da topografia de cada região, introduzindo aquilo que se pode designar por idiosincrasias locais. Em segundo lugar porque diferentes espécies exibem também diferentes

adaptações em relação às restantes espécies da sua comunidade, o que mascara as adaptações desenvolvidas aos factores abióticos relacionados com os ciclos astronómicos.

Os mecanismos de recrutamento durante a fase larvar serão aqui exemplificados no que respeita às espécies costeiras, com o auxílio de uma espécie de caranguejo muito comum nos estuários e costas rochosas europeias, o vulgar caranguejo verde, ou caranguejo das praias, *Carcinus maenas*, o qual se tem revelado como um dos mais fecundos modelos biológicos. A maior parte das observações aqui reportadas foram obtidas com “larvas portuguesas”, mas estudos feitos noutras regiões com a mesma espécie, ou com espécies semelhantes, também são abordados.

A IMPORTÂNCIA DE SE CHAMAR LARVA

A variedade de formas larvares dos invertebrados marinhos só tem rival no exotismo das designações encontradas pelos biólogos marinhos para as nomear. Zoés e megalopas de caranguejo, filosomas de lagosta, equinopluteus de ouriço, velígeras e metavelígeras de bivalve são algumas das que até ao momento estão descritas. Estima-se que cerca de 70% dos invertebrados da macrofauna bentónica – aquelas espécies com dimensões superiores a 2 mm que vivem na dependência do fundo do oceano – tem um modo de desenvolvimento indirecto, isto é, apresentam uma larva no seu ciclo de vida. Muitos peixes apresentam também uma fase larvar. Porquê? Não se sabe muito bem... Mas o que se segue dá uma pista.

A existência de uma larva tem vantagens. Entre as mais importantes conta-se a capacidade para dispersão a longa distância de uma forma relativamente económica do ponto de vista energético, pois os organismos são facilmente transportadas pelas correntes oceânicas até distâncias aproximadamente proporcionais à duração da fase larvar. Uma larva que tenha uma duração de 4 a 6 semanas pode ser transportada no oceano costeiro até distâncias máximas de 100 a 200 km. As larvas de várias espécies – algumas lagostas, por exemplo – podem durar até 1 ano no plâncton, estando descritas viagens de milhares de quilómetros. A raios de dispersão grandes estão associadas várias consequências, como a capacidade para colonizar regiões afastadas da população natal aumenta, facilitando a troca de indivíduos entre populações e a recolonização no caso de extinções locais. As espécies com fase larvar têm uma maior longevidade à escala geológica, pois apresentam em média uma menor probabilidade de extinção; a competição intraespecífica por recursos diminui, pois as larvas vivem num habitat diferente dos juvenis e dos adultos; a probabilidade de endogamia diminui, pois a troca de indivíduos entre populações promove o fluxo genético.

Mas a existência de uma larva também tem óbvias desvantagens. A mais importante é que as formas

larvares estão sujeitas a enormes taxas de mortalidade, as quais podem atingir valores superiores a 90%, ou mesmo, com frequência, superiores a 99%. Isto faz com que pequenas variações dos factores de mortalidade durante o desenvolvimento larvar se traduzam em grandes variações na população juvenil, com fortes consequências na demografia e dinâmica futura da população. Por exemplo, se uma espécie de caranguejo produz 100.000 larvas de cada vez que se reproduz, uma redução da taxa de mortalidade de 99% para 98% resulta num aumento de 1000 para 2000 do número de juvenis que se juntam à população. Entre os principais factores de mortalidade contam-se a predação por outros animais e a exposição a factores abióticos e a falta de alimento. Não menos importante, e o objecto principal deste artigo, é a falha em encontrar, contra ventos e marés, um habitat adequado para o assentamento e a metamorfose.

De qualquer forma, o sucesso dos ciclos de vida como estratégia evolutiva nas espécies marinhas indica que possuir uma larva planctónica é uma vantagem competitiva. Caso contrário, este tipo de adaptação teria sido já apagado pela selecção natural.

Na maior parte dos casos estas larvas têm dimensões inferiores a 1 mm e portanto não têm capacidade natatória que lhes permita vencer a força das correntes horizontais dos ecossistemas marinhos. São no entanto capazes de controlar a sua posição vertical na coluna de água, podendo a velocidade, direcção e amplitude dos movimentos verticais ser controlados por relógios biológicos internos – os quais evoluíram como resposta às principais variações cíclicas do ambiente – responder directamente a estímulos exógenos ou, com maior frequência, aos dois tipos de factores. Com estas regulações internas, as larvas de caranguejo e de peixe são capazes de migrações verticais da ordem das dezenas de metros em poucas horas.

(SOBRE)VIVER NO RITMO DAS MARÉS PADRÕES DE EMISSÃO LARVAR NOS ESTUÁRIOS E DE EXPORTAÇÃO PARA O OCEANO

As fêmeas de caranguejo transportam os ovos agarrados ao abdómen durante o desenvolvimento dos embriões. No caso de *C. maenas* a emissão do zoé I ocorre de uma forma sincronizada durante as vazantes nocturnas (Figura 1). Dado que as vazantes nocturnas na costa portuguesa ocorrem nas marés mortas de quadratura, este padrão resulta em pulsos de larvas emitidos a intervalos semilunares.

A posição vertical do zoé I varia de uma forma sincronizada com o ciclo da maré (Figura 2), de tal modo que as larvas estão mais próximas da superfície durante a vazante e mais próximas do fundo durante a enchente. Dado que a velocidade das correntes de maré é sempre superior à superfície do que junto ao fundo, em virtude do atrito, este comportamento resulta no que se chama transporte selectivo por corrente de maré, resultando num rápido transporte para o oceano.

A única forma que os zoés têm de regular a sua posição vertical de uma forma sincronizada é através de um relógio interno, ele próprio sincronizado pela maré². De facto, quando colocados em condições constantes no laboratório, os zoés executam migrações verticais com um período semelhante ao da maré. Dado que as larvas não estavam sujeitas a qualquer

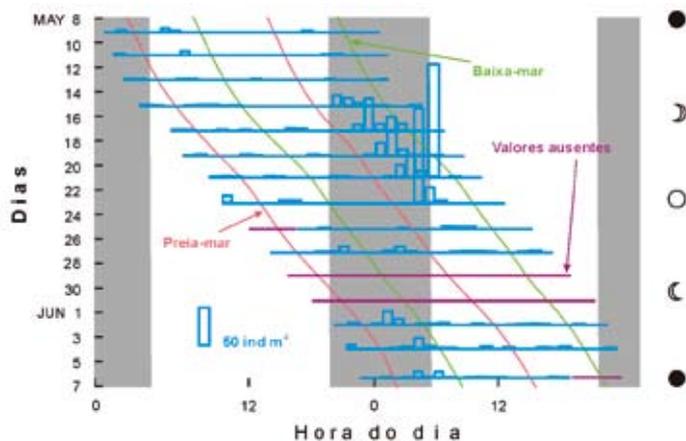


Figura 1: Cronograma da actividade de emissão do zoe I de *C. maenas* na Ria de Aveiro. Estes dados foram obtidos amostrando a coluna de água num ponto fixo com o auxílio de uma motobomba, durante períodos de amostragem de 25 horas iniciados a intervalos de 25 horas. Durante cada período de amostragem as amostras foram colhidas de hora a hora, a várias profundidades. Área sombreada= noite.

estímulo relacionado com a maré, tal comportamento é interpretado como resultante de um relógio interno. Para que os relógios internos mantenham o seu sincronismo com o ciclo ambiental, é necessário que exista um *zeitgeber* (do alemão *zeit*= tempo e *geber*= dador) adequado. Pensa-se que neste caso o *zeitgeber* é o próprio momento de eclosão das larvas, o qual se faz, como dissemos, de uma forma sincronizada durante a vazante. A pergunta óbvia é como é que os embriões sabem que está na hora da eclosão, mas vamos ter que ficar por aqui...

PADRÕES DE REINVASÃO DOS ESTUÁRIOS

O grosso do desenvolvimento das larvas de *C. maenas*, passa-se, portanto, no oceano, sendo a megalopa o estágio que reinva os estuários. No entanto, estas larvas são claramente mais abundantes durante as enchentes nocturnas (Figura 3). Para além disso, são mais abundantes a meia-água durante a enchente, enquanto que na vazante estão uniformemente distribuídas na coluna de água com baixas abundâncias durante o dia, ou mais concentradas junto ao fundo durante a noite. Assim, as megalopas apresentam também um comportamento que resulta num transporte selectivo por corrente de maré, mas neste caso permitindo o transporte para montante, contra a circulação residual no estuário.

O mecanismo que está na base deste padrão é um conjunto de reacções a variáveis hidrológicas do meio ambiente, e não um relógio interno. Esta evidência vem de um conjunto de experiências feitas com *C. maenas* no País de Gales, mas também de observações feitas em espécies americanas, *Callinectes sapidus* e *Uca* spp. que também habitam os estuários e exportam as larvas para o oceano. Quando as megalopas de *C. maenas* do País de Gales são mantidas em condições constantes no laboratório, apresentam um ritmo endógeno de migração vertical, com a mesma relação de fase com o ciclo da maré apresentada pelo zoe I, ou seja, estão mais próximo da superfície durante a vazante e mais próximo do fundo durante a enchente. Ora, este padrão comportamental não pode ser responsável pelo padrão de ocorrência encontrado na natureza, porque resultaria num transporte das megalopas para juzante, e não para montante. Seja qual for a causa directa,

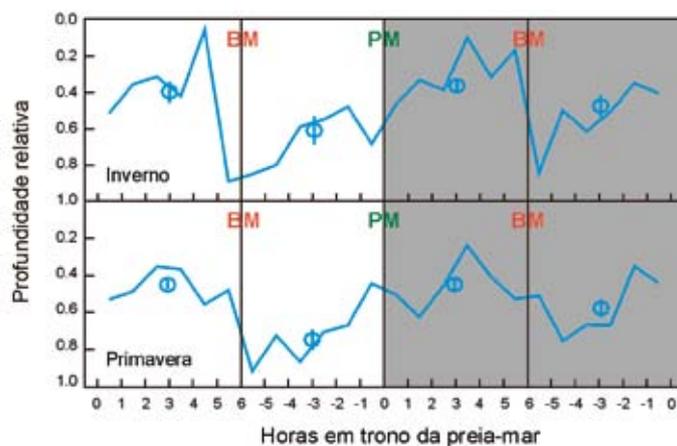


Figura 2: Posição vertical relativa do zoe I de *C. maenas* ao longo de ciclos de maré padronizados (isto é, centrados na hora da preia-mar) na Ria de Aveiro. Esta Figura foi obtida a partir de experiências de amostragem idênticas à da Figura 1, sendo a posição vertical das larvas (1= superfície; 0= fundo) calculada para cada hora dos diferentes ciclos de maré amostrados, separando as observações obtidas nas duas fases do dia. Círculos com barras representam a posição média durante a fase da maré ± 1 erro padrão. PM= preia-mar; BM= baixa-mar; área sombreada= noite.

uma resposta natatória para a coluna de água durante a enchente forçosamente resulta num transporte para dentro, e depois ao longo, do estuário.

NAVEGANDO AO SABOR DO VENTO O QUE SE PASSA NO OCEANO COSTEIRO

Os padrões de migração vertical descritos acima são universais em larvas de camarões e caranguejos que utilizam os estuários nalgum ponto do seu ciclo de vida. Este tipo de adaptação é natural: as larvas não são nadadoras suficientemente poderosas para vencer a força das correntes instantâneas, e usar as marés a seu favor é a única solução possível. Migrações verticais sincronizadas com as marés têm portanto um alto valor adaptativo nestas espécies, com um resultado ecológico óbvio: proporcionam a migração – horizontal, neste caso – entre diferentes tipos de habitat.

As migrações sincronizadas com o ciclo do dia são virtualmente universais nos organismos zooplânctónicos. O tipo mais comum é a chamada migração nocturna, durante a qual os zooplânctontes se deslocam para próximo da superfície durante a noite, e descem na coluna de água durante o dia. O entendimento actual é que este tipo de comportamento evoluiu como uma resposta necessária para fugir aos predadores e, ao mesmo tempo, encontrar alimento suficiente. Como a grande parte dos predadores que se alimentam de zooplâncton detectam as presas visualmente, é vantajoso para estas passar o dia em profundidade, onde é mais escuro. Mas quanto mais fundo os zooplânctontes estiverem, menos alimento têm disponível, pois em última análise a fonte de alimento é o fitoplâncton, o qual é mais abundante próximo da superfície em virtude das necessidades fotossintéticas destes organismos e da sua menor capacidade de locomoção. Assim, os zooplânctontes têm vantagem

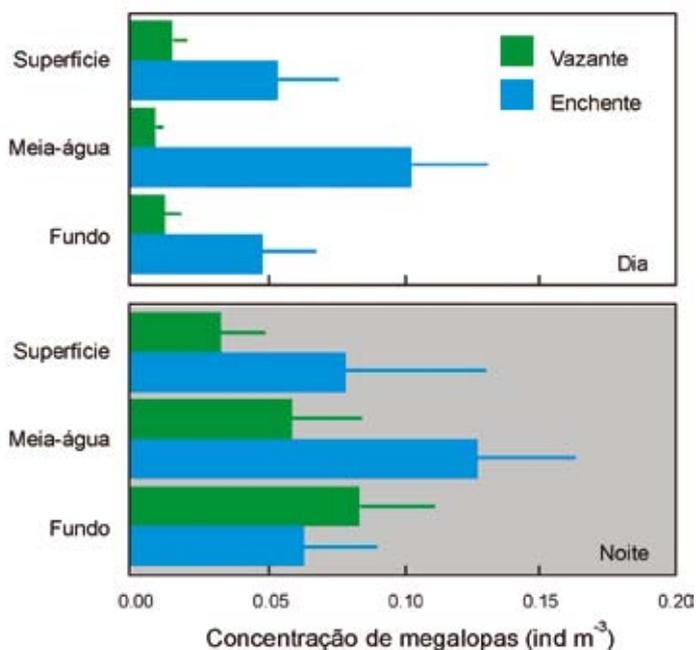


Figura 3: Concentração média do megalopa de *C. maenas* na Ria de Aveiro ± 1 erro padrão. Estas observações foram obtidas com redes de plâncton próprias para amostrar à superfície da água, a meia-água e acima do fundo. As amostragens foram feitas em ponto fixo, durante ciclos de amostragem de 25 horas conduzidos a intervalos aproximadamente semanais, sendo as colheitas feitas de 2 em 2 horas.

em vir até zonas menos profundas durante a noite para se alimentarem. Como efeito secundários destas migrações verticais, os organismos do zooplâncton, larvas de caranguejo incluídas, expõem-se a correntes oceânicas que, num oceano baroclínico³, variam com a profundidade.

Observações feitas na plataforma continental portuguesa (Figura 4) mostram que os zoés de *C. maenas* executam migrações verticais sincronizadas com o ciclo do dia, as quais abrangem várias dezenas de metros. Durante a noite as larvas são muito abundantes na camada neustónica e nos primeiros 10 m de profundidade, estando ausentes destas profundidades durante o dia. Existem mesmo fortes motivos para suspeitar que, durante o dia, a maior parte das larvas estão abaixo da profundidade máxima a que, por razões de segurança, é possível lançar as redes de colheita. Estas migrações têm um papel fundamental na retenção das larvas na plataforma continental na costa portuguesa, a qual é afectada pelo afloramento costeiro (Figura 5) durante grande parte da estação reprodutora da espécie.

DOS MODELOS DE PASSIVIDADE AOS MODELOS DE SIMULAÇÃO DE COMPORTAMENTO

A visão clássica da “cortina drapejante”, desenvolvida nos anos 80 e 90, para explicar a dinâmica da dispersão larvar e o recrutamento de invertebrados costeiros na costa oeste dos EUA, tratava as larvas como partículas basicamente passivas. Esta visão entendia a frente de afloramento como uma cortina que impedia que as larvas de cracas – crustáceos das praias rochosas com papel chave na dinâmica

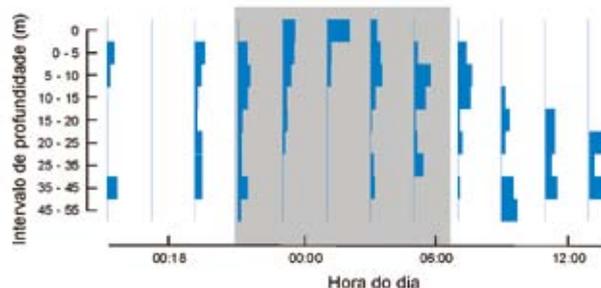


Figura 4: Distribuição vertical dos zoés de *Carcinus maenas* na plataforma continental ao largo de Aveiro, numa estação com 65 m de profundidade. As amostragens foram realizadas com uma rede de neuston (amostra a interface ar-água) e com uma rede Pro-LHPR (capaz de resolver a coluna de água em intervalos variáveis de profundidade), lançadas de 2 em 2 horas ao longo de 3 dias de amostragem. Cada barra horizontal representa a % média a cada profundidade, calculada para cada hora de amostragem durante os 3 dias. Área sombreada= noite.

das comunidades, com larvas que se consideravam pouco capazes de migrações verticais – se dispersassem para o largo. A intensificação do vento norte, ao intensificar o afloramento, provocaria o afastamento da frente para o largo. O relaxamento ou inversão do vento norte provocaria a convergência e eventualmente o choque da frente de afloramento com a costa, resultando em pulsos de suprimento de larvas nas praias rochosas.

Aparentemente, não é isto que se passa com as larvas de caranguejo na nossa costa. Do ponto de vista conceptual, é atractiva a ideia de uma migração vertical do tipo da descrita acima pode interagir com a circulação associada ao afloramento. Se é verdade que as larvas de *C. maenas* estão na camada de Ekman⁴ superficial durante a noite, sendo consequentemente transportadas para o largo, também é verdade que um transporte para a costa ocorrerá durante o dia quando as larvas estão próximas do fundo, associado à contra corrente compensatória que aqui se desenvolve. Como as migrações verticais do zooplâncton, larvas de caranguejo incluídas, são controladas pelas variações de intensidade luminosa associadas ao nascimento e ocaso do sol, e como durante a primavera e o verão os dias são mais longos que as noites, o afloramento pode de facto actuar como um mecanismo de concentração das larvas junto à costa. Experiências de modelação utilizando modelos baseados no indivíduo, capazes de simular, entre outras características, as reacções comportamentais das larvas, acoplados a modelos de circulação oceânica (Individual-based Coupled Physical Biological Models, ou ICPBMs), indicam que, para uma larva com um comportamento de migração vertical do tipo do descrito acima, o afloramento costeiro é *necessário* para manter as larvas junto à costa (Figura 6).

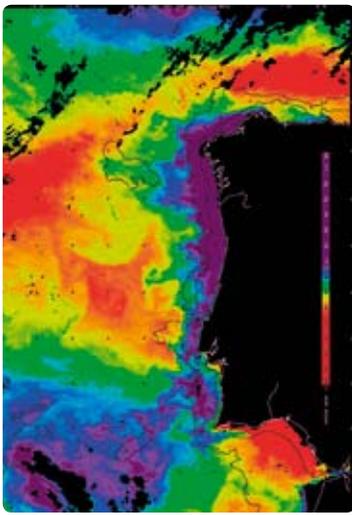


Figura 5: Temperatura à superfície ao largo da costa de Portugal em Julho de 1993. Na figura é visível uma banda de água fria na zona da plataforma continental, separada de água mais quente ao largo por uma frente de afloramento claramente definida. As zonas de afloramento ocorrem sobretudo das fronteiras leste das grandes bacias oceânicas, e resultam da circulação atmosférica associada às células anticiclónicas subtropicais. No caso de Portugal, a migração para norte do anticiclone dos Açores durante a primavera e verão resulta na intensificação do vento norte, paralelo à costa. Em consequência do efeito de Coriolis, a camada de Ekman superficial desloca-se para largo, causando um gradiente de pressão que provoca o afloramento junto à costa de água fria de profundidade.

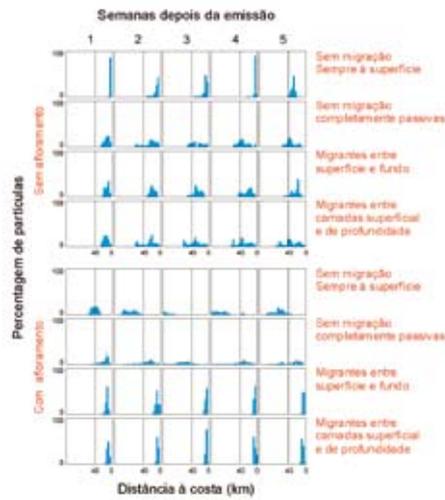


Figura 6: Distribuição perpendicular à costa prevista por um ICPBM de acordo com diferentes cenários de migração vertical. A costa está localizada a 0 km no eixo dos Xs e a linha vertical a cerca de 40 km mostra a localização do bordo da plataforma continental. As colunas representam a posição das larvas ao fim de 1 a 5 semanas depois da emissão. De notar que, em situações de afloramento, as larvas que executam migrações nocturnas ficam retidas junto à costa.

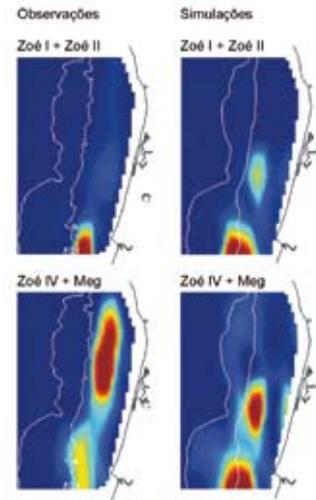


Figura 7: Mapas das concentrações normalizadas, observadas e previstas de acordo com um ICPBM, de larvas de *C. maenas* na primavera de 1991. O modelo é forçado pelo vento real, os fluxos radiativos previstos por um modelo climático geral e as descargas climáticas dos rios. As zonas vermelhas indicam maiores concentrações de larvas. O modelo prevê manchas alongadas de larvas centradas na plataforma média, de acordo com as observações.

QUÃO LONGE NAVEGA UMA LARVA

Entre os processos físicos relevantes que afectam a dispersão das larvas nas zonas costeiras contam-se correntes forçadas pelo vento e por diferenças de densidade, frentes e jactos associados, marés, camadas limite superficiais e de fundo, ondas, e trocas radiativas que controlam o grau de estratificação da coluna de água. Estes processos são, por sua vez, afectados por vórtices e meandros de larga escala originados em correntes mais ao largo. À escala das bacias oceânicas, as correntes giratórias originam correntes de fronteira este e oeste, as quais proporcionam um mecanismo de conexão entre populações separadas por centenas ou milhares de quilómetros. Todos estes processos são afectados pelas características fisiográficas particulares de cada costa – por exemplo ilhas – que podem causar zonas de recirculação e retenção das larvas. Uma das ferramentas mais utilizadas para estimar a distância a que se dispersam as larvas dos organismos marinhos são os ICPBMs⁵. A Figura 7 mostra a distribuição observada das larvas de *C. maenas* na primavera de 1991, bem como o resultado de uma simulação da dispersão das larvas emitidas em estuários do Norte de Portugal no mesmo período, utilizando um ICPBM forçado por uma climatologia realista. O modelo, embora incorpore apenas a influência do vento, os fluxos radiativos, as descargas dos rios e o comportamento de migração vertical nocturna, parece descrever com uma aproximação muito razoá-

vel a distribuição observada. Se o modelo estiver a trabalhar bem, então é possível estimar que o raio de dispersão das larvas de *C. maenas* na costa portuguesa, em condições climatológicas “normais”, não excederá 200 km.

Quão longe navega uma larva é ainda um dos maiores mistérios da ecologia marinha. Embora os ICPBMs, os marcadores genéticos e as assinaturas geoquímicas já permitam balizar possíveis distâncias de dispersão, ainda não é possível integrar todos os processos relevantes, especialmente nas zonas costeiras. Aqui, o consenso entre os cientistas inclina-se para o reconhecimento de que a faixa imediatamente adjacente à linha de costa, dominada pelas ondas e mal resolvida pelos programas oceanográficos de observação, corresponde a uma zona de muito forte retenção das larvas que é necessário compreender para elucidar a questão da escala espacial de conectividade. As observações aqui descritas mostram contudo que uma simplificação do problema, focando em processos altamente energéticos e nos ciclos diário e das marés, pode produzir modelos conceptuais poderosos que guiem os investigadores na compreensão destes problemas.

1 Nas espécies marinhas, muitas das quais apresentam uma fase larvar planctónica no seu ciclo de vida, o recrutamento envolve vários passos: desenvolvimento das larvas, dispersão na coluna de água durante o desenvolvimento, suprimento das larvas aos habitats apropriados para o assentamento, assentamento e desenvolvimento juvenil, maturação e reprodução.
2 Os zoés são formas totalmente planctónicas, sendo essencialmente transportados dentro de uma parcela de água que está

em movimento. Desta forma, a capacidade para os zoés distinguirem variações de salinidade, temperatura, ou qualquer outra variável externa associada a uma particular fase da maré, de modo a controlar as suas reacções comportamentais, é limitada.

3 Condição em que a densidade varia com a profundidade.

4 Camada limite superficial ao longo da qual a energia cinética transmitida pelo

vento se dissipa. Em virtude do efeito de Coriolis, o qual é provocado pela rotação da Terra, esta camada tem, no hemisfério Norte, um movimento integrado direccionado 90° para a direita do vento.

5 Outras são os marcadores genéticos, baseados em frequências dos genes características de cada população, e as assinaturas geoquímicas características de cada local, as quais ficam gravadas nas conchas ou ossículos dos embriões e larvas.