



UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARÁ  
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA AQUÁTICA E PESCA

CLAÍDE LORENA REIS DE SOUZA

TRANSPORTE LARVAL DE *Neritina zebra* (MOLLUSCA:  
GASTROPODA) EM ESTUÁRIOS DE MACROMARÉS NA AMAZÔNIA

BELÉM-PARÁ

2017

CLAÍDE LORENA REIS DE SOUZA

TRANSPORTE LARVAL DE *Neritina zebra* (MOLLUSCA:  
GASTROPODA) EM ESTUÁRIOS DE MACROMARÉS NA AMAZÔNIA

Dissertação apresentada ao Colegiado  
do Curso de Pós-Graduação em  
Ecologia Aquática e Pesca da  
Universidade Federal do Pará, Instituto  
de Ciências Biológicas.

Orientador:

Dr. James Tony Lee

BELÉM-PARÁ

2017

Dados Internacionais de Catalogação- na-Publicação (CIP)  
Biblioteca do Instituto de Ciências Biológicas - UFPA

---

Souza, Claíde Lorena Reis de

Transporte larval de *Neritina zebra* (Mollusca: Gastropoda) em estuários de macromarés na Amazônia / Claíde Lorena Reis de Souza ; Orientador, James Tony Lee. - 2017.

46 f. : il.

Inclui bibliografia

Dissertação (Mestrado) - Universidade Federal do Pará, Instituto de Ciências Biológicas, Programa de Pós-graduação em Ecologia Aquática e Pesca, Belém, 2017.

1. Gastrópodes – larva - Amazônia. 2. Ecologia dos estuários. I. Lee, James Tony, orientador. II. Título.

CDD – 22 ed. 594.309811

---

CLAÍDE LORENA REIS DE SOUZA

TRANSPORTE LARVAL DE *Neritina zebra* (MOLLUSCA:  
GASTROPODA) EM ESTUÁRIOS DE MACROMARÉS NA AMAZÔNIA

Dissertação apresentada ao Colegiado  
do Curso de Pós-Graduação em  
Ecologia Aquática e Pesca da  
Universidade Federal do Pará, Instituto  
de Ciências Biológicas.

Orientador: James Tony Lee

Data: 16/02/2017

**Banca Examinadora:**

---

Dr. André Luiz Perez Magalhães

Universidade Federal Rural da Amazônia

---

Dra. Danielly Brito de Oliveira

Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade

---

Dr. José Eduardo Martinelli Filho

Universidade Federal do Pará

---

Dra. Jussara Martinelli

Universidade Federal do Pará

---

Dra. Virág Venekey

Universidade Federal do Pará

*“Todas as vitórias ocultam uma renúncia”*

## AGRADECIMENTOS

*Agradeço,*

*A Deus, por ter me dado força para buscar meus sonhos, é ele quem nos guia nos momentos mais angustiantes para que possamos progredir com determinação em busca de nossos objetivos, e no mínimo aprender com nossos erros e experiências frustrantes.*

*A minha mãe, Angela, pelo amor incondicional, pela busca incansável em me ensinar os bons conceitos da vida e por todo sacrifício feito por ela para que eu chegasse até aqui.*

*Ao meu irmão Victor, pelo amor fraterno que nos une e pelas alegrias e brigas divididas durante nossa vida.*

*A minha avó Isabel por ter me acolhido durante esses anos e feito tudo o que podia para eu me sentir em casa, e a minha tia Agda por ter sempre me incentivado aos estudos.*

*Ao professor Dr. James Tony Lee, pelos ensinamentos, orientação e por muitas vezes pelos “puxões de orelha” que me ajudaram na concretização deste trabalho. Obrigada por não desistir de mim.*

*Ao professor Marcelo Rollnic e toda a equipe dos Laboratórios de Oceanografia Física (LOF) e Geofísica Marinha (GEOFMAR), pela indispensável ajuda durante as coletas e o tratamento dos dados de velocidade da corrente. Obrigada Ian, Maurício e Renan pela valorosa contribuição a este trabalho.*

*Ao Rodrigo, pelo amor, companheirismo, amizade, paciência e pelo apoio durante este período, principalmente quando a vontade de desistir parecia persistir.*

*Aos queridos companheiros de Laboratório em especial a Carol, pela ajuda sempre que necessário no andamento do trabalho, sem sua ajuda não seria possível. Rsrs.*

*A meus poucos amigos do curso de graduação em Biologia, que estiveram do meu lado durante toda minha vida acadêmica até os dias atuais.*

*Aos amigos que o mestrado me trouxe, Fran, Manuela, Naiara, Yuri, Nilson, Victoria, Nayara, Thayara e Surama que compartilharam comigo momentos de aprendizagem e felicidade durante esses dois anos. Obrigada pelos risos e horas de descontração que tornaram certas etapas desta jornada mais agradáveis.*

*Àqueles que diretamente ou indiretamente contribuíram de alguma maneira para a concretização de mais esta etapa da minha vida e que não foram aqui citados:*

*A todos os meus sinceros agradecimentos.*

## RESUMO

Para as populações que habitam estuários de macromarés, os processos hidrodinâmicos são um dos principais limitantes do recrutamento larval. Para maximizar a retenção larval, as larvas apresentam diferentes estratégias de migração vertical de acordo com o seu desenvolvimento. O presente estudo avaliou as estratégias de transporte larval em uma espécie bentônica estuarina. O modelo utilizado foi o gastrópode *Neritina zebra*, que habita um dos maiores estuários de macromarés da Amazônia. Neste trabalho foram investigados: o padrão de distribuição vertical das larvas na coluna d'água (1) em relação às variáveis ambientais físicas (velocidade), e (2) a influência da ontogenia neste padrão. Para determinar a densidade de larvas no plâncton, as amostras foram coletadas com rede cônica de malha de 200  $\mu\text{m}$ . Foram coletadas amostras de plâncton nos meses de novembro (2014) na área Interna do estuário, junho (2015) na área Externa e outubro (2015) na área Média. Foram definidas duas fases de maré: enchente e vazante; e duas profundidades: superfície e fundo. Concomitantemente, foram medidos a velocidade da corrente na coluna d'água através de um ADCP (*acoustic doppler current profile*) e o perfil de condutividade/temperatura usando um sensor CTD (sensor de condutividade, temperatura e profundidade). Foram estimadas as densidades ( $\text{ind./m}^3$ ), o tamanho médio ( $\mu\text{m}$ ) e os estágios larvais foram divididos em três classes de tamanho para a avaliação do estágio ontogenético. Foi triado um total de 27.643 indivíduos, sendo 1.321 larvas em Barcarena, 26.036 larvas em Mosqueiro e 286 larvas em TVC. As maiores densidades foram registradas para Mosqueiro (48.72  $\text{ind./m}^3$ ). Para as 3 áreas de coleta as maiores densidades foram registradas na enchente. Quanto à ontogenia as amostras de fundo foram as que apresentaram as larvas de maior tamanho em todas as coletas. A relação entre a velocidade e a densidade ficou clara nas amostras coletadas no fundo durante a maré vazante. Acredita-se que a distribuição vertical das larvas está relacionada com a sua ontogenia e as variáveis físicas do ambiente, e esta sincronia pode auxiliar na retenção dos indivíduos no estuário durante as correntes de maré.

**Palavras-chave:** Comportamento larval, Dispersão, Maré, Migração Vertical.

## LISTA DE FIGURAS

- Figura 1.** Visão geral da larva analisada e do indivíduo adulto do gastrópode *Neritina zebra*.....5
- Figura 2.** Mapa da localização dos pontos de coleta ao longo da Baía do Marajó. P1: Barcarena; P2: Mosqueiro; P3: Colares; P4: Vigia; P5: Turé. AI: Área Interna; AM: Área Média; AE: Área Externa do estuário.....8
- Figura 3.** Desenho amostral geral utilizado nas coletas de plâncton nas áreas Interna (Int), Média (Med) e Externa (Ext) do estuário. Coletas realizadas na maré enchente e vazante nas profundidades de Superfície (Sup) e Fundo (Fun).....10
- Figura 4.** Imagens do material usado nas amostragens de plâncton: Fluxômetro (a), copo coletor da rede (b) e potes de polietileno (c) .....10
- Figura 5.** ADCP acoplado à embarcação .....11
- Figura 6.** Demonstração simplificada da decomposição do vetor velocidade de corrente em relação a um sistema local de coordenadas (Oxy) .....12
- Figura 7.** Imagem de um indivíduo de *N. zebra* no momento da medição da larva .....13
- Figura 8.** Densidades médias registradas na área Interna do estuário discriminando as profundidades durante a maré (A) e Densidades médias registradas por profundidade (B). Barra de erro padrão .....16
- Figura 9.** Densidades médias registradas na área Média do estuário discriminando as profundidades durante a maré (A) e Densidades médias registradas por profundidade (B). Barra de erro padrão .....17
- Figura 10.** Densidades médias registradas na área Externa do estuário discriminando as profundidades durante a maré (A) e Densidades médias registradas por profundidade (B). Notar que a escala difere. Barra de erro padrão.....18
- Figura 11.** Densidade média registrada na área Interna discriminando cada Classe de Tamanho, as profundidades e as marés. Barra de erro padrão .....20
- Figura 12.** Tamanho médio registrado na área Interna discriminando as profundidades. Barra de erro padrão .....20
- Figura 13.** Densidade média registrada na área Média discriminando cada Classe de Tamanho, as profundidades e as marés. Barra de erro padrão .....22

<b>Figura 14.</b> Tamanho médio registrado na área Média discriminando as profundidades. Barra de erro padrão .....	22
<b>Figura 15.</b> Densidade média registrada na área Externa discriminando as Classes de Tamanho, as profundidades e as marés. Barra de erro padrão ....	24
<b>Figura 16.</b> Tamanho médio registrado na área Externa discriminando as profundidades. Barra de erro padrão .....	24
<b>Figura 17.</b> Estrutura vertical e temporal da velocidade de corrente (m/s) na área Interna do estuário. As isolinhas apresentam valores de velocidade. Valores negativos representam a enchente, e valores positivos a vazante .....	25
<b>Figura 18.</b> Estrutura vertical e temporal da velocidade de corrente (m/s) na área Média do estuário. As isolinhas apresentam valores de velocidade. Valores negativos representam a enchente, e valores positivos a vazante .....	25
<b>Figura 19.</b> Estrutura vertical e temporal da velocidade de corrente (m/s) na área Externa do estuário. As isolinhas apresentam valores de velocidade. Valores negativos representam a enchente, e valores positivos a vazante. Fonte: Rosário, 2016 .....	26
<b>Figura 20.</b> Regressão não-linear entre a densidade (ind./m <sup>3</sup> ) e a velocidade média de corrente (m/s) para as larvas de <i>N. zebra</i> durante as marés na área Interna. Regressões: Superfície/Vazante (A); Superfície/Enchente (B); Fundo/Vazante (C); Fundo/Enchente (D) .....	27
<b>Figura 21.</b> Regressão não-linear entre a densidade (ind./m <sup>3</sup> ) e a velocidade média de corrente (m/s) para as larvas de <i>N. zebra</i> durante as marés na área Média. Regressões: Superfície/Vazante (A); Superfície/Enchente (B); Fundo/Vazante (C); Fundo/Enchente (D) .....	28
<b>Figura 22.</b> Regressão não-linear entre a densidade (ind./m <sup>3</sup> ) e a velocidade média de corrente (m/s) para as larvas de <i>N. zebra</i> durante as marés na área Externa. Regressões: Superfície/Vazante (A); Superfície/Enchente (B); Fundo/Vazante (C); Fundo/Enchente (D).....	29

## LISTA DE TABELAS

- Tabela 1.** Valores correspondentes ao teste ANOVA para densidade média na área Interna do estuário (Barcarena). (GL – graus de liberdade e QM – quadrado médio) .....15
- Tabela 2.** Valores correspondentes ao teste ANOVA para densidade média na área Média do estuário (Mosqueiro). (GL – graus de liberdade e QM – quadrado médio) .....16
- Tabela 3.** Valores correspondentes ao teste ANOVA para densidade média na área Externa do estuário (TVC). (GL – graus de liberdade e QM – quadrado médio) .....17
- Tabela 4.** Valores correspondentes ao teste ANOVA para densidade média registrada na Classe I de tamanho, na área Interna. (GL – graus de liberdade e QM – quadrado médio) .....18
- Tabela 5.** Valores correspondentes ao teste ANOVA para densidade média registrada na Classe II de tamanho, na área Interna. (GL – graus de liberdade e QM – quadrado médio) .....19
- Tabela 6.** Valores correspondentes ao teste ANOVA para densidade média registrada na Classe III de tamanho, na área Interna. (GL – graus de liberdade e QM – quadrado médio) .....19
- Tabela 7.** Valores correspondentes ao teste ANOVA para densidade média registrada na Classe I de tamanho, na área Média. (GL – graus de liberdade e QM – quadrado médio) .....21
- Tabela 8.** Valores correspondentes ao teste ANOVA para densidade média registrada na Classe II de tamanho, na área Média. (GL – graus de liberdade e QM – quadrado médio) .....21
- Tabela 9.** Valores correspondentes ao teste ANOVA para densidade média registrada na Classe III de tamanho, na área Média. (GL – graus de liberdade e QM – quadrado médio) .....21
- Tabela 10.** Valores correspondentes ao teste ANOVA para densidade média registrada na Classe II de tamanho, na área Externa. (GL – graus de liberdade e QM – quadrado médio) .....23
- Tabela 11.** Valores correspondentes ao teste ANOVA para densidade média registrada na Classe III de tamanho, na área Externa. (GL – graus de liberdade e QM – quadrado médio) .....23

## SUMÁRIO

<b>1. INTRODUÇÃO</b> .....	1
<b>2. HIPÓTESE</b> .....	7
<b>3. OBJETIVOS</b> .....	7
3.1. Objetivo Geral .....	7
3.2. Objetivos Específicos .....	7
<b>4. MATERIAL E METODO</b> .....	8
4.1. ÁREA DE ESTUDO.....	8
4.2. AMOSTRAGEM DE CAMPO .....	9
4.3. MEDIÇÕES DE VELOCIDADE DA CORRENTE .....	11
4.4. ATIVIDADES EM LABORATÓRIO.....	12
4.5. ANÁLISES ESTATÍSTICAS .....	13
<b>5. RESULTADOS</b> .....	15
5.1 DISTRIBUIÇÃO VERTICAL DAS DENSIDADES.....	15
5.2 DISTRIBUIÇÃO ONTOGENÉTICA VERTICAL.....	18
5.3 PERFIL DA CORRENTE NA COLUNA D'ÁGUA .....	25
5.4 EFEITO DA CORRENTE DA DENSIDADE.....	26
<b>6. DISCUSSÃO</b> .....	30
<b>7. CONCLUSÃO</b> .....	35
<b>7. REFERÊNCIAS</b> .....	36

## 1. INTRODUÇÃO

Estuários são corpos de água que se encontram com o mar, onde existe uma grande variação da salinidade devido a mistura de água salgada com água doce proveniente da drenagem terrestre. Esses ambientes apresentam uma dinâmica que é influenciada em grande parte pelas forças físicas do ambiente (DYER, 1997; MIRANDA *et al.*, 2002). Neste contexto, o estuário caracteriza-se por alta instabilidade ambiental influenciando na densidade, diversidade e biomassa da fauna que o utiliza, que exibe características fisiológicas especializadas para tolerar estas condições (WHITFIELD, 1999).

Os estuários são ambientes costeiros sujeitos ao regime das marés, estes ecossistemas desempenham papéis fundamentais para a conservação da biodiversidade e a manutenção dos recursos pesqueiros, pois sua alta produtividade biológica está associada à ocorrência de estágios iniciais de muitos organismos (BARLETTA-BERGAN *et al.*, 2002; JOYEUX *et al.*, 2004; MAIA *et al.*, 2006). A costa Norte é uma região privilegiada por apresentar uma grande e complexa rede hidrográfica. Os estuários Amazônicos são ambientes altamente dinâmicos marcados pelo pronunciado efeito da descarga do rio Amazonas sobre as águas costeiras do oceano Atlântico (NITTROUER, 1995; WANDERLEY, 2010). A dinâmica destes estuários é particularmente complexa, devido, principalmente, as influências dos processos físicos nessa região.

Apesar da alta dinâmica, os organismos em sua maioria possuem ciclos de vida complexos, onde é possível encontrar uma fase adulta bentônica e uma fase larval planctônica. (LOPÉZ & COUTINHO, 2008). Nestes ambientes, a importância do zooplâncton consiste principalmente em seu papel de condutor do fluxo de energia, dos produtores primários para os consumidores de níveis tróficos superiores, eles são responsáveis pela produtividade secundária e também fundamentais no transporte e ciclagem dos nutrientes (RÉ, 1999).

Os organismos do meroplâncton passam uma parte de seu ciclo de vida no plâncton e são caracterizados pela existência de numerosas formas larvais. A principal vantagem da fase larval é a dispersão principalmente para organismos sésseis ou sedentários, que na fase adulta, possibilita melhor exploração do meio, além da colonização de novos habitats (LOPÉZ & COUTINHO, 2008). Esses organismos são também importantes para a

ecologia do suprimento larval, onde o fornecimento de recrutas e a abundância de novos indivíduos que entram na comunidade influenciam na estruturação e dinâmica das populações bentônicas, fatores esses, importantes para a aplicação de planos de manejo e conservação das espécies (LEWIN, 1986; UNDERWOOD & FAIRWEATHER, 1989).

Além disso, as características comportamentais associadas às condições oceanográficas podem influenciar na distância que essas larvas podem percorrer e os ambientes que elas podem atingir (LEVIN, 2006). A distribuição e comportamento dessas larvas ocorrem devido a uma gama de estímulos ambientais bióticos e abióticos que influenciam a orientação e migração na coluna d'água, resultando na exportação ou retenção larval no estuário (KINGSFORD *et al.*, 2002; NAYLOR, 2006).

Várias larvas de invertebrados (crustáceos, gastrópodes, poríferos, bivalves) apresentam sua distribuição afetada por fatores bióticos e abióticos, como luminosidade, temperatura, salinidade (CRISP, 1984; PEARCE *et al.*, 1996; RAILKIN, 1998; QUEIROGA & BLANTON, 2005), correntes, presença de coespecíficos, disponibilidade de comida (QUEIROGA & BLANTON, 2005; LLOYD *et al.*, 2012a, 2012b ; GALLARDO *et al.*, 2013), geotaxia e fototaxia (METAXAS, 2001; KINGSFORD *et al.*, 2002; DAIGLE & METAXAS, 2012; DAIGLE *et al.*, 2016). Estes fatores variam sobre escalas espaço-temporais e dirigem a migração vertical das larvas.

Essas larvas apresentam diferentes estratégias de migração na coluna d'água, migrações verticais, horizontais, diárias, que podem estar atreladas ao seu estágio de desenvolvimento embrionário e larval (KINGSFORD *et al.*, 2002). A mudança de posição na coluna d'água durante a ontogenia pode ter relação com a necessidade de usar as correntes de diferentes profundidades para ampliar a probabilidade de transporte para habitats adequados de assentamento. (QUEIROGA & BLANTON, 2005)

Outros fatores como a temperatura e a luminosidade influenciam o ciclo reprodutivo, o desenvolvimento, a eficiência do consumo do vitelo e as taxas de mortalidade do plâncton. A capacidade adaptativa dos indivíduos à temperatura

depende da espécie em estudo, do estágio de desenvolvimento e da amplitude térmica (KOUOUNDOUROS *et al.*, 2001; WANDERLEY, 2010).

A salinidade é um parâmetro ambiental importante em regiões estuarinas tropicais, pois essas áreas sofrem grande influência das amplitudes de marés, onde desempenham papel importante na taxa de sobrevivência das espécies, pois as larvas recém-eclodidas podem sofrer estresse devido à variação desse parâmetro (FISH & FISH, 1996; LACERDA *et al.*, 2004; BARLETTA *et al.*, 2005). A capacidade das larvas de tolerar variações nos níveis de salinidade pode ser utilizada como um indicador do tipo de estratégia adotada pela espécie estuarina, como a retenção das larvas dentro do estuário ou a sua exportação para as águas costeiras (ANGER, 2003; 2006).

Esses movimentos que as larvas realizam seguem padrões de ciclos nictemerais e/ou de marés, que são fatores ambientais que parecem promover a liberação larval entre as espécies de invertebrados marinhos nas zonas entremarés e sublitoral. Entre esses fatores, os hidrodinâmicos são os principais responsáveis pelos padrões de dispersão e dinâmica do conjunto de larvas que determinarão o suprimento larval dos habitats costeiros (PINEDA, 2000; LEVIN, 2006). A amplitude de maré é a energia principal que determina os padrões de circulação, sendo de fundamental importância para a compreensão dos processos hidrodinâmicos (FISHER, 1979).

A distribuição e comportamento larval frente a esse estímulo têm sido objeto de estudos em vários trabalhos (GIBSON, 2003; LEE *et al.*, 2005; ISLAM *et al.*, 2007), esses autores tem divulgado a teoria sobre o transporte de forma sincronizada com a maré, que é chamado de “*tidal stream transport*” (TST). Queiroga e Blanton (2005) propuseram um modelo simplificado de migração em função da maré, no qual as migrações são classificadas em migração de enchente, quando as larvas são exportadas a montante e migração de vazante, quando estas estão associadas a transporte a jusante. Ainda segundo Queiroga e Blanton (2005) larvas de diferentes táxons de invertebrados e peixes que habitam o estuário em algum momento do seu ciclo de vida, migram em sincronia com as marés para controlar seu deslocamento.

Os estudos de Forward e Tankersley (2001), Lee *et al.*, (2005), Epifanio e Cohen (2008), Cohen *et al.*, (2015), com decápodes, mostram claramente que suas larvas são lançadas em águas estuarinas perto do habitat dos adultos, onde são transportadas para o oceano para completar seu desenvolvimento larval e posteriormente transportadas de volta para a costa pela circulação das correntes e ventos favoráveis.

Da mesma forma, para Kunze, Morgan e Lwiza (2013) a questão crucial para a compreensão sobre o comportamento de migração de ovos e larvas em relação à habilidade de superação da mistura vertical é a partir das correntes de maré. Os autores apresentaram quatro tipos de migrações verticais, sendo elas: a) com regulação de profundidade, onde os indivíduos permanecem em uma porção da coluna d'água ao longo do ciclo de maré; b) ontogenética, quando as larvas menos desenvolvidas estão na porção superior da coluna d'água em relação às larvas mais desenvolvidas; c) diária, quando a densidade na porção superficial no período diurno é diferente do noturno; e por último d) de maré, quando as larvas são mais abundantes durante a maré enchente do que a vazante.

Vários estudos têm observado a capacidade das larvas de controlar a posição na coluna d'água, o que permite evitar predadores, aperfeiçoar o comportamento alimentar, e permanecerem expostas a variáveis forças das correntes que predominam nas diferentes profundidades (COHEN *et al.*, 2015). Este comportamento auxiliaria na dispersão (YOUNG, 1995; 2002) e no retorno às áreas costeiras para o assentamento (PINEDA, 1994; WING *et al.*, 1998; LOPES & COUTINHO, 2008).

No filo Mollusca os gastrópodes representam 80% das espécies e possuem um importante papel para a cadeia trófica, pois são em sua maioria importadores da energia primária produzida por macro-algas e pelo fitoplâncton (KANO *et al.*, 2002). Neste contexto, o recrutamento e a abundância das populações adultas apresentam importantes flutuações dependendo da quantidade de larvas na coluna d'água, devido à limitação por suprimento larval (WHALAN *et al.*, 2008)

Os gastrópodes nerítídeos muitas vezes podem estar distribuídos associados a diversos habitats e em escalas de vários quilômetros (BLANCO & SCATENA, 2007). No Brasil, a Família Neritidae está representada pelas espécies *Nerita ascensionis* Gmelin, 1791, *Nerita fulgurans* Gmelin, 1791, *Nerita tessellata* Gmelin, 1791, *Neritina virginea* (Linnaeus, 1758) e *Neritina zebra* (Bruguière, 1792) (RIOS, 1994). Os nerítídeos podem apresentar hábitos alimentares herbívoros e detritívoros, que lhes conferem papel importante no processo de dinâmica e estruturação da comunidade de algas da região onde são encontrados (AGUILERA & NAVARRETE, 2008; ABSALÃO *et al.*, 2009). Os nerítídeos apresentam fertilização interna e encapsulam seus ovos após a fertilização, permitindo a proteção da prole até, pelo menos, o estágio de larva véliger (BARROSO & CASCON, 2009).

A *Neritina zebra* (Bruguière, 1792) encontra-se distribuída em boa parte da costa leste da América do Sul, sendo encontrada desde o Suriname, até a costa brasileira, do Pará ao Rio de Janeiro. Essa espécie é caracterizada por possuir uma concha globosa (Figura 1) com cores em tons de preto e branco com padrões listrados, ela possui desenvolvimento misto (passando uma parte do seu desenvolvimento dentro da cápsula e outra parte no plâncton). A *N. zebra* pode ser uma espécie anfídroma, assim como outras do seu gênero, que habitam ambientes com forte influência de água doce. Vale ressaltar que é o gastrópode mais comum encontrado no entremarés na ilha de Mosqueiro, no estado do Pará (BORGES, 2010) e são bastante utilizadas pelos ribeirinhos dessa região na alimentação (ANDRADE, 1984) e na preparação de argamassa de taipa (BARROSO & CASCON, 2009).

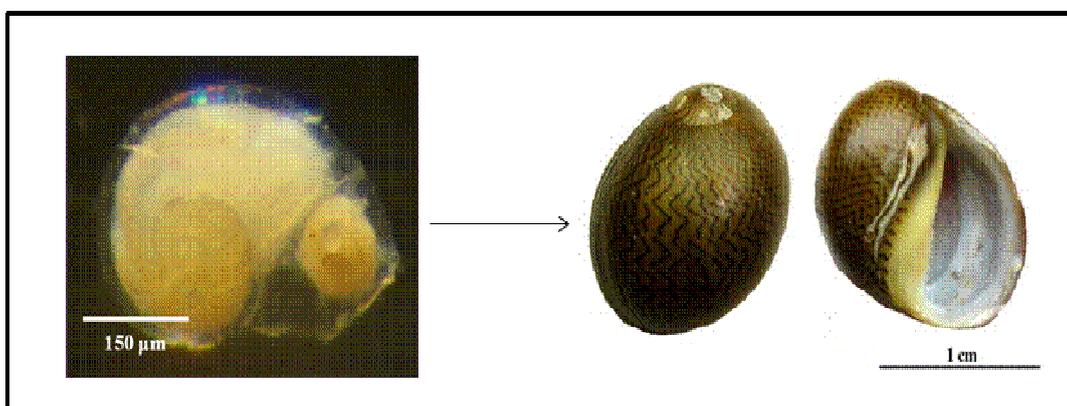


Figura 1. Visão geral da larva analisada e do indivíduo adulto do gastrópode *Neritina zebra*.

Apesar da sua abundância, os estudos sobre a espécie *N. zebra* ainda são escassos na região costeira amazônica, tendo como mais atuais os trabalhos de Cunha (2012) que avaliou a distribuição espaço temporal e plasticidade desse gastrópode em regiões de entremarés, e Monteiro (2015) que determinou a distribuição de larvas de *N. zebra* durante a maré vazante na baía do Guajará, ambos no estado do Pará. De uma forma geral, esses estudos buscam compreender a distribuição e comportamento dessa espécie em função dos estímulos ambientais, bióticos ou abióticos, os quais influenciam a orientação e migração vertical resultando na exportação ou retenção dos indivíduos no ambiente estuarino (KINGSFORD *et al.*, 2002; NAYLOR, 2006).

A importância de conhecer os processos que influenciam no transporte e recrutamento do plâncton é crucial, e isso é demonstrado pelo grande número de estudos abordando esse tema. Mesmo assim, estudos como estes, não foram realizados em um estuário amazônico que possuem características próprias.

Para espécies que recrutam dentro do estuário, conseguir áreas favoráveis de assentamento é fundamental, em um estuário onde o fluxo dominante de maré é de vazante, entender como as espécies conseguem adentrar é crucial para entender a dinâmica do ecossistema. Para explicar tal padrão foi escolhido o gastrópode *N. zebra* que será usada como modelo para auxiliar na compreensão das estratégias de outras espécies estuarinas com desenvolvimento larval planctônico. Desta maneira o presente estudo tem como objetivo determinar os padrões de distribuição vertical de *N. zebra* e suas estratégias de recrutamento em estuários amazônicos.

## 2. HIPÓTESE

A hipótese desse estudo é que as larvas de *N. zebra* utilizam a migração descendente na coluna d'água como mecanismo de transporte para minimizar a exportação a jusante. Se essa hipótese estiver correta espera-se encontrar maiores densidades de larvas nas amostras coletadas no fundo da coluna d'água.

## 3. OBJETIVOS

### 3.1. Objetivo Geral

Avaliar as estratégias de transporte larval e recrutamento de *Neritina zebra*, uma espécie bentônica estuarina.

### 3.2. Objetivos Específicos

- Determinar o padrão de distribuição vertical das larvas na coluna d'água;
- Identificar a influência da ontogenia das larvas na migração na coluna d'água ao longo das fases das marés;
- Determinar se a variação da velocidade da corrente influencia na densidade média das larvas.

## 4. MATERIAL E MÉTODOS

### 4.1. ÁREA DE ESTUDO

As coletas foram realizadas no litoral paraense entre as localidades de Barcarena e Turé (Baía do Marajó). Estas localidades estão situadas em regiões estuarinas da Amazônia Brasileira (Figura 2). Os estuários Amazônicos possuem características peculiares causadas pelo grande volume de água doce que escoam pelos rios da região (RICHEY *et al.*, 1986).

O regime de pluviosidade apresenta uma variação sazonal caracterizada por uma estação chuvosa que em geral compreende os meses de dezembro a maio e por uma estação de estiagem (seca) que na maioria das localidades corresponde ao período de junho a novembro (MORAES *et al.*, 2005).

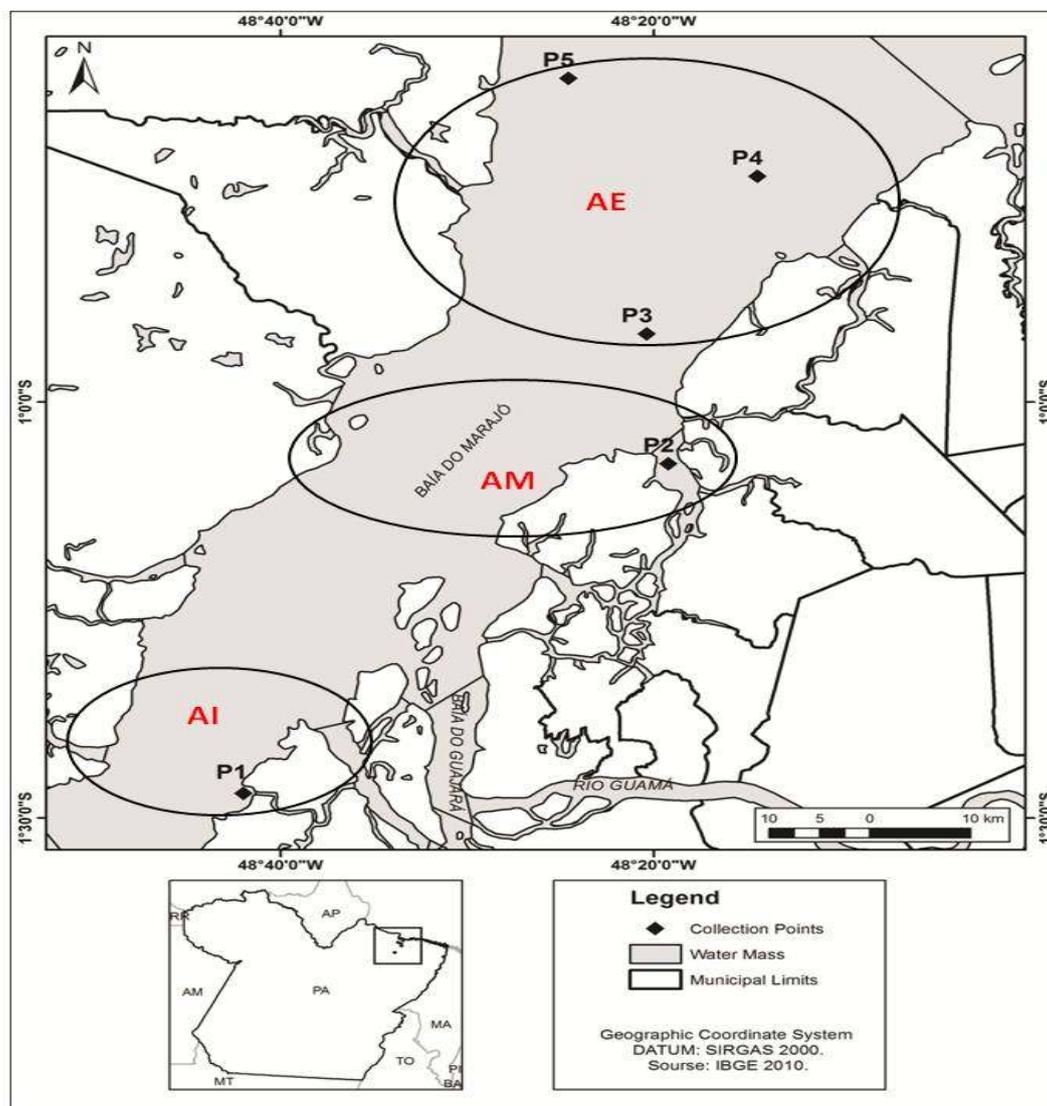


Figura 2. Mapa da localização dos pontos de coleta ao longo da Baía do Marajó. P1: Barcarena; P2: Mosqueiro; P3: Colares; P4: Vigia; P5: Turé. AI: Área Interna; AM: Área Média; AE: Área Externa do estuário.

As águas a montante do estuário amazônico apresentam baixa salinidade (PINHEIRO, 1987), sendo que no período de estiagem essa região recebe influência das águas oceânicas, através da penetração de água salgada, principalmente durante as sizígias. Todavia, no período de maior quantidade de chuvas a maré salina não alcança este ambiente, devido às fortes descargas dos rios que impedem a penetração das águas (PENTEADO, 1968; SILVEIRA, 1992).

O clima da região é caracterizado como equatorial (quente/úmido), as chuvas são regulares com média anual de precipitação em torno de 2.500 mm. No verão as temperaturas máximas ficam próximas de 35°C, e no inverno a temperatura varia em torno de 20° a 31° C e a umidade relativa do ar acima de 80% (BASTOS & PACHECO, 2001).

A maré é semidiurna com amplitudes médias que chegam a 4 m durante a sizígia. Apesar da evidente força das macromarés, a dominância dos processos fluviais prevalece, devido à assimetria da maré, prevalecendo a vazante em relação ao fluxo de enchente, a qual é intensificada nas marés de sizígia (GREGÓRIO, 2008).

#### 4.2. AMOSTRAGEM DE CAMPO

As coletas foram realizadas nas localidades de: Barcarena, Colares, Mosqueiro, Turé e Vigia (Figura 2). Em Barcarena as coletas foram realizadas em novembro de 2014, enquanto nas demais localidades as coletas foram feitas nos meses de junho e outubro de 2015. Foi coletado um total de 97 amostras, sendo 22 em Barcarena, 32 em Mosqueiro, 16 em Turé e Vigia, e 11 em Colares. Todas as amostras foram coletadas durante as marés enchente e vazante, e na superfície e no fundo (Figura 3). Devido à diferença entre o número de amostras coletadas, as áreas de Turé, Vigia e Colares foram unidas em uma única área representando a foz do estuário, e todos os pontos de coleta tiveram seus dados balanceados. Assim as áreas de estudo foram chamadas de Área Interna (Barcarena), Média (Mosqueiro) e Externa (TVC) do estuário.

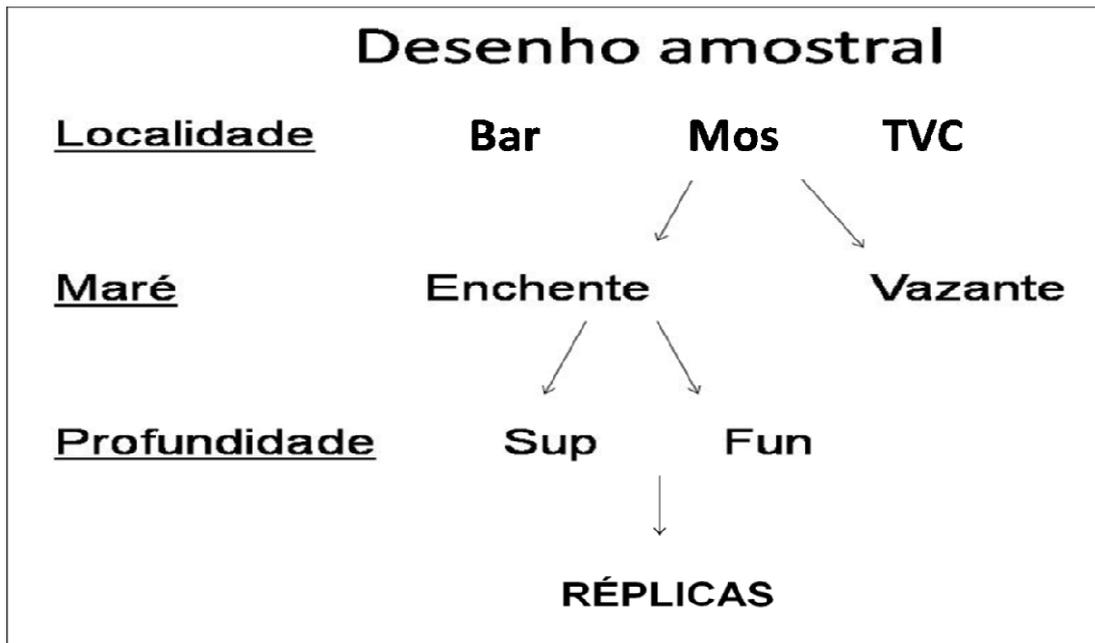


Figura 3. Desenho amostral geral utilizado nas coletas de plâncton nas áreas Interna (Int), Média (Med) e Externa (Ext) do estuário. Coletas realizadas na maré enchente e vazante nas profundidades de Superfície (Sup) e Fundo (Fun).

Todas as coletas foram realizadas durante o dia e em maré de sizígia. Foram definidas duas fases de maré, enchente e vazante; e duas profundidades: próximo à superfície e ao fundo. Para determinar a densidade de larvas no plâncton, as amostras foram coletadas com rede cônica de abertura 50 cm de diâmetro e malha de 200  $\mu\text{m}$ . Os arrastos foram pontuais, com réplicas (mínimo de 4), e tiveram duração aproximada de 2 minutos cada. Para os arrastos de fundo um peso de chumbo foi fixado na parte inferior da rede e uma corda estranguladora foi usada para bloquear a entrada de material durante a subida. No aro da boca da rede esteve acoplado um fluxômetro (Figura 4a), com o intuito de auxiliar na obtenção do volume de água filtrada no decorrer dos arrastos. Ao término de cada arrasto todo o conteúdo filtrado pela rede e retido no copo coletor (Figura 4b) foi acondicionado em frascos de polietileno de 500 ml (Figura 4c). Em seguida os potes foram etiquetados e as amostras preservadas em uma solução de formol a 4% e neutralizadas com tetraborato de sódio.



Figura 4. Imagens do material usado nas amostragens de plâncton: Fluxômetro (a), copo coletor da rede (b) e potes de polietileno (c).

#### 4.3. MEDIÇÕES DE VELOCIDADE DA CORRENTE

Para a aquisição dos dados hidrodinâmicos, foi utilizado um perfilador de corrente acústico (*Acoustic Doppler Current Profiler, ADCP*) *Workhorse* Rio Grande de 1200 kHz da *RD Instrument*. O instrumento foi fixado na embarcação com visada para baixo, com frequência de medição de 2 Hz (Figura 5). Já os perfis verticais de salinidade foram feitos com um CTD (*Conductivity, Temperature, and Depth*) da *Sea Bird* modelo SBE-37SM, que realizava medições a uma frequência de 0,2 Hz (PRESTES, 2016).

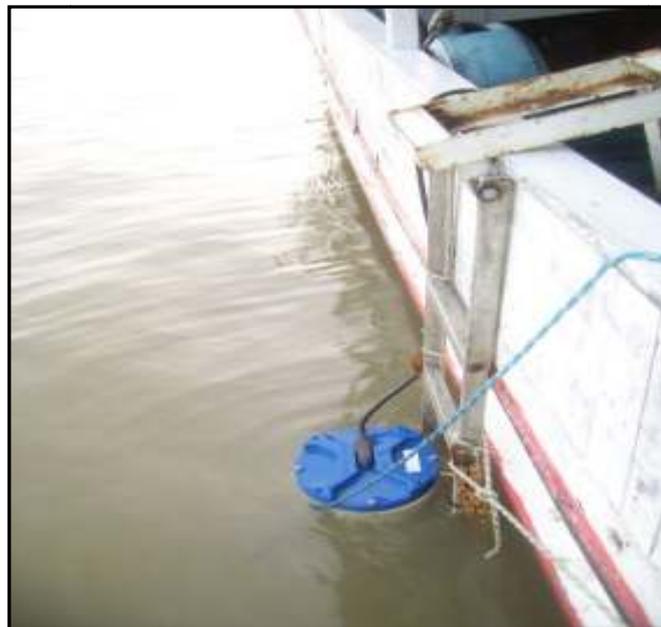


Figura 5. ADCP acoplado à embarcação.

Por se tratar de uma grandeza vetorial, a corrente passou por um pré-processamento que envolveu o ajuste da Declinação Magnética (DM),

decomposição vetorial e rotação do eixo. Para a área de estudo foi utilizado o referencial  $Oxy$ , onde  $Oy$  é orientado para o norte e  $Ox$  para o leste. Como o ADCP se orienta em relação ao Norte Magnético (NM) através de uma bússola interna, a direção e o sentido da corrente são, portanto referido ao NM (ROSÁRIO, 2016). A análise da velocidade é fundamentada inicialmente no ajuste da DM para referência ao norte geográfico e a decomposição do vetor em componentes longitudinais ( $u$ ) e transversais ( $v$ ), neste caso, aos canais estuarinos em estudo (Figura 6). Ou seja, valores positivos de “ $u$ ” representam correntes de vazante e valores negativos representam corrente de enchente. As coletas e os tratamentos dos dados iniciais de corrente foram realizados pela equipe do LOF (Laboratório de Oceanografia Física) e GEOFMAR (Laboratório de Geofísica Marinha).

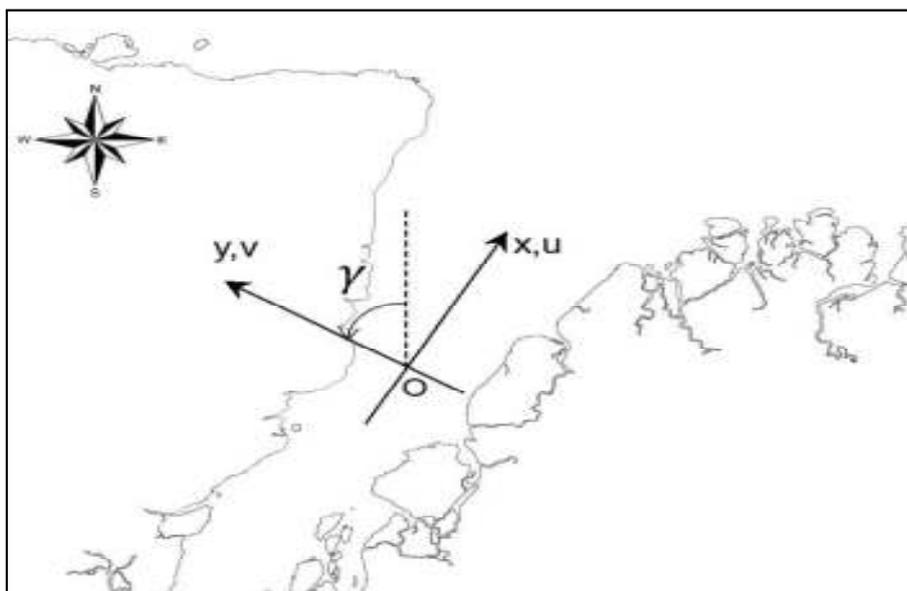


Figura 6. Demonstração simplificada da decomposição do vetor velocidade de corrente em relação a um sistema local de coordenadas ( $Oxy$ ).

#### 4.4. ATIVIDADES EM LABORATÓRIO

Em laboratório, as amostras de plâncton foram subamostradas, sendo retiradas alíquotas para as análises. Inicialmente foi feita a triagem de 15% das amostras, porém, em alguns casos foi necessário realizar a triagem total das amostras. Foi utilizado o quarteador Folsom para fracionar as amostras. Com o

auxílio de microscópio estereoscópio foi realizado o processo de triagem e em seguida as larvas foram separadas, com o auxílio de placas de petri, discriminando a fase da maré e a altura da coluna de água onde foram encontradas, e conservadas em uma solução de álcool a 70%.

Para estimar o estágio de desenvolvimento das larvas presentes nas amostras, as mesmas foram subamostradas, medidas e classificadas, distribuídas por área, fase de maré e profundidade. Foi medido o comprimento da concha da larva véliger de forma padrão (Figura 7), com o auxílio de microscópio estereoscópio. A classificação da ontogenia foi feita baseada no desenvolvimento larval descrito no trabalho de Barroso (2009) juntamente com as observações feitas em laboratório. Para se classificar a ontogenia, as larvas foram divididas em três classes de tamanho: Classe I (larvas com tamanho entre 150µm a 300µm), Classe II (larvas com tamanho entre 301µm a 599µm) e Classe III (larvas com tamanho entre 600µm e 900µm)

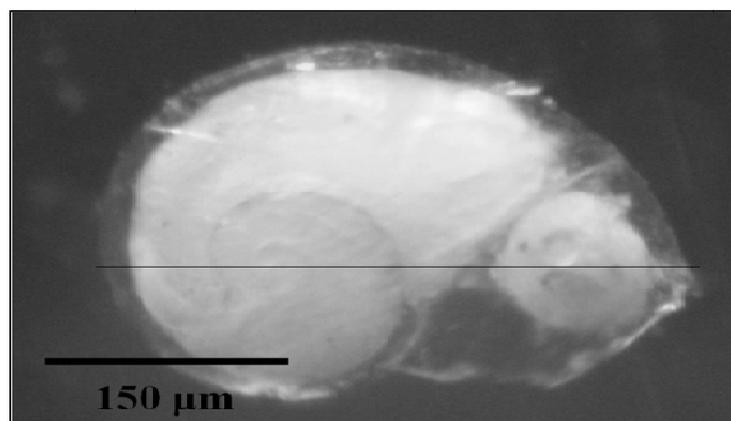


Figura 7. Imagem de um indivíduo de *N. zebra* no momento da medição da larva.

#### 4.5. ANÁLISES ESTATÍSTICAS

Primeiramente foram realizados testes de normalidade e homocedasticidade. Os dados de densidade larval foram transformados para raiz quadrada uma vez que o teste de homocedasticidade de Cochran foi significativo ( $p < 0,05$ ).

As densidades de *N. zebra* foram expressas em ind./m<sup>3</sup> e analisadas através de uma Análise de variância (ANOVA) de dois fatores. No total quatro ANOVAs foram realizadas separadamente para cada localidade de estudo,

sendo uma para os dados de densidade e três para os dados de ontogenia (classes I, II e III). Foram estabelecidos dois fatores fixos: fase de maré e profundidade, e duas variáveis dependentes, densidade e tamanho das larvas (valor usado para a classificação ontogenética).

Para o cálculo da relação entre a densidade das larvas e a velocidade da corrente, discriminando as profundidades e as marés, foram realizadas regressões não lineares, testando os modelos logarítmico e potencial, onde a melhor relação foi avaliada pelo ajuste do coeficiente de determinação ( $R^2$ ). O nível de significância adotado para todas as análises foi de 0,05, sendo utilizados para as análises os pacotes estatísticos EXCEL 2007, Statistica 7.0 e GMAV5.

## 5. RESULTADOS

### 5.1 DISTRIBUIÇÃO VERTICAL DAS DENSIDADES

Foi triado um total de 27.643 indivíduos sendo 1.321 larvas na área Interna, 26.036 larvas na área Média e 286 larvas na área Externa. A área Interna apresentou uma densidade média de 0.23 ind./m<sup>3</sup>, a Média de 48.72 ind./m<sup>3</sup> e a Externa de 0.08 ind./m<sup>3</sup>).

Na área Interna, a análise de variância mostrou que o efeito das profundidades sobre a densidade larval foi significativo. Porém, no que diz respeito a variável maré e a interação entre maré e profundidade concluiu-se que as diferenças não foram estatisticamente significativas (Tabela 1). Nesta área de estudo, a densidade média de larvas foi significativamente maior no fundo, independentemente dos períodos de maré (Figura 8B). Já levando em consideração as marés, houve diferença significativa entre as profundidades apenas na maré vazante, sendo encontrada maior densidade média na porção fundo.

Tabela 2. Valores correspondentes ao teste ANOVA para densidade média na área Interna do estuário (Barcarena). (GL – graus de liberdade e QM – quadrado médio).

<i>Fatores</i>	<i>GI</i>	<i>QM</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
Fases de maré	1	0.026	0.859	0.372
Profundidade	1	0.326	10.592	<b>0.006</b>
Maré vs profundidade	1	0.053	1.724	0.213
Resíduos	12	0.030		

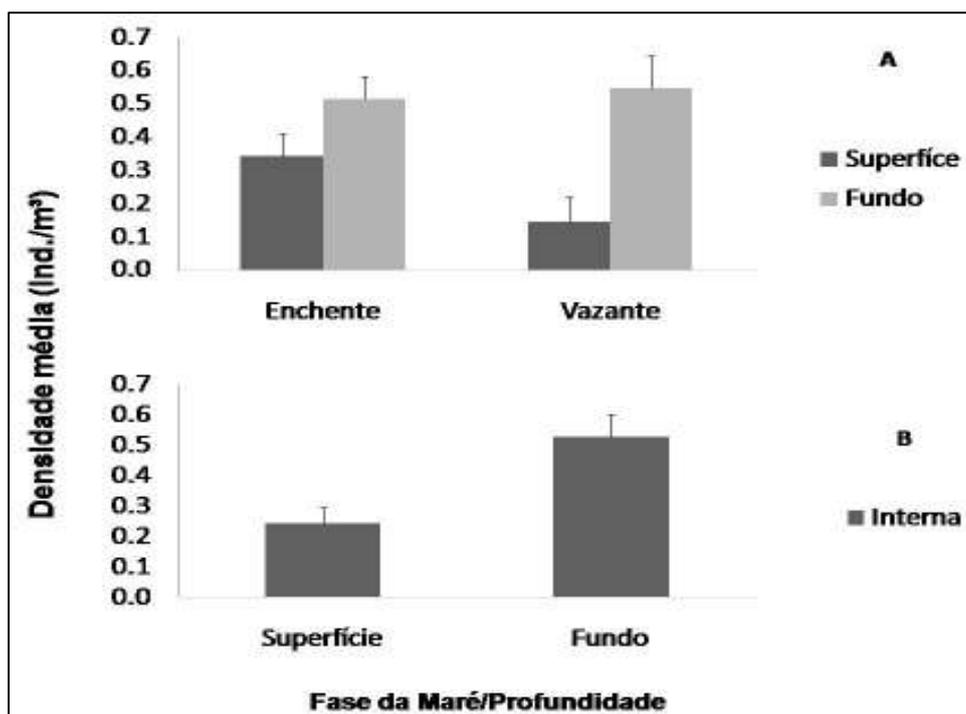


Figura 8. Densidades médias registradas na área Interna do estuário discriminando as profundidades durante a maré (A) e Densidades médias registradas por profundidade (B). Barra de erro padrão.

Na área Média, o efeito das profundidades e dos períodos de maré sobre as densidades larvais não foram significativos (Tabela 2), embora a densidade média de larvas nas amostras de fundo (72.23 ind./m<sup>3</sup>) tenha sido duas vezes maior que nas amostras da superfície (Figura 9).

Tabela 2. Valores correspondentes ao teste ANOVA para densidade média na área Média do estuário (Mosqueiro). (GL – graus de liberdade e QM – quadrado médio).

<i>Fatores</i>	<i>GI</i>	<i>QM</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
Fases de maré	1	11.015	0.689	0.418
Profundidade	1	40.279	2.522	0.131
Maré vs profundidade	1	1.179	0.073	0.789
Resíduos	16	15.966		

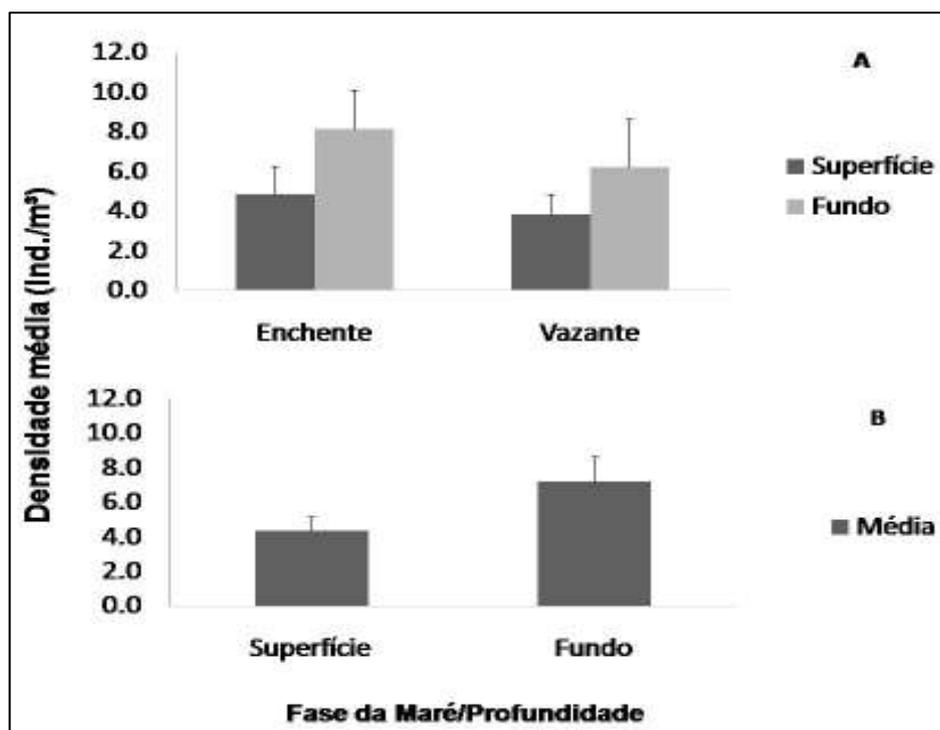


Figura 9. Densidades médias registradas na área Média do estuário discriminando as profundidades durante a maré (A) e Densidades médias registradas por profundidade (B). Barra de erro padrão.

Na área Externa, a análise de variância indicou que apenas o efeito dos períodos de maré foi significativo, sendo maior no período da enchente. Já no que diz respeito à profundidade e à interação entre maré e profundidade, não houve diferenças (Tabela 3). Considerando a profundidade, a densidade média foi maior nas amostras do fundo da coluna d'água, no entanto essa diferença não foi significativa (Figura 10).

Tabela 3. Valores correspondentes ao teste ANOVA para densidade média na área Externa do estuário (TVC). (GL – graus de liberdade e QM – quadrado médio).

<i>Fatores</i>	<i>GI</i>	<i>QM</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
Fases de maré	1	0.137	14.587	<b>0.001</b>
Profundidade	1	0.029	3.174	0.093
Maré vs profundidade	1	0.033	3.550	0.077
Resíduos	16	0.009		

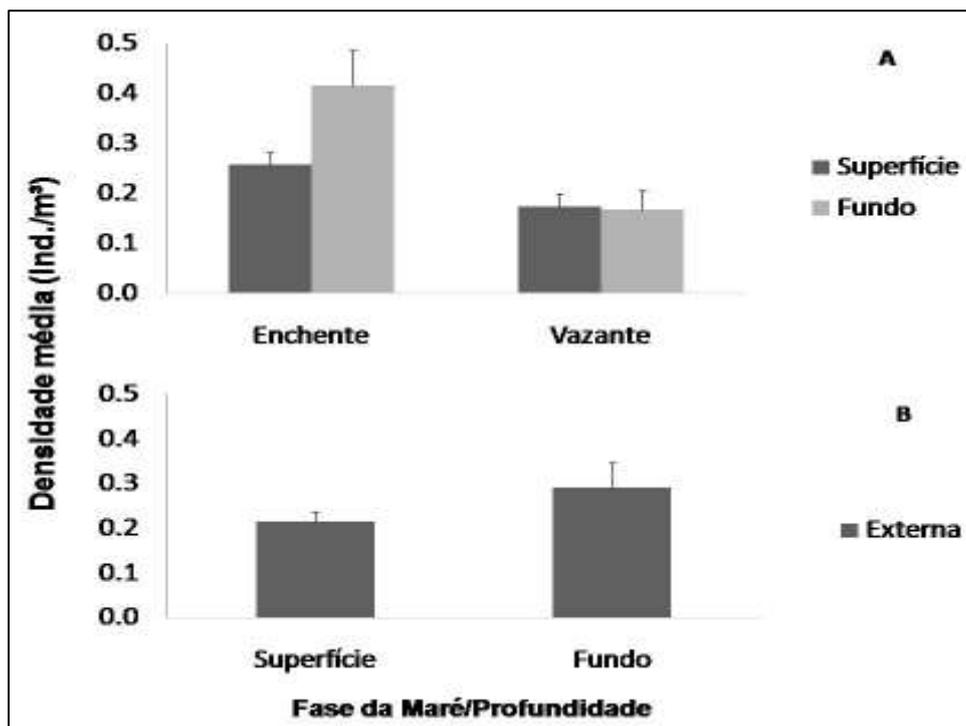


Figura 10. Densidades médias registradas na área Externa do estuário discriminando as profundidades durante a maré (A) e Densidades médias registradas por profundidade (B). Barra de erro padrão.

## 5.2 DISTRIBUIÇÃO ONTOGENÉTICA VERTICAL

O tamanho das larvas coletadas variou entre 150-900µm. Em relação às classes de tamanho as análises de variância dos dados da área Interna indicaram que a diferença foi significativa em relação à profundidade (Tabelas 4, 5 e 6).

Tabela 4. Valores correspondentes ao teste ANOVA para densidade média registrada na Classe I de tamanho, na área Interna. (GL – graus de liberdade e QM – quadrado médio).

<i>Fatores</i>	<i>GI</i>	<i>QM</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
Fases de maré	1	0.00017	4.07611	0.06640
Profundidade	1	0.00023	5.46434	<b>0.03754</b>
Maré vs profundidade	1	2.71E-06	0.06218	0.80729
Resíduos	12	4.36E-05		

Tabela 5. Valores correspondentes ao teste ANOVA para densidade média registrada na Classe II de tamanho, na área Interna. (GL – graus de liberdade e QM – quadrado médio).

<i>Fatores</i>	<i>GI</i>	<i>QM</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
Fases de maré	1	0.00050	0.50686	0.49011
Profundidade	1	0.00687	6.90110	<b>0.02209</b>
Maré vs profundidade	1	8.44E-06	0.00846	0.92820
Resíduos	12	0.00099		

Tabela 6. Valores correspondentes ao teste ANOVA para densidade média registrada na Classe III de tamanho, na área Interna. (GL – graus de liberdade e QM – quadrado médio).

<i>Fatores</i>	<i>GI</i>	<i>QM</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
Fases de maré	1	0.00011	2.07226	0.17557
Profundidade	1	0.00069	12.18589	<b>0.00445</b>
Maré vs profundidade	1	1.05E-05	0.18240	0.67688
Resíduos	12	5.74E-05		

As larvas da Classe III foram registradas predominantemente durante a maré vazante, e em relação à profundidade, a porção fundo apresentou as maiores densidades e as larvas de maior tamanho. (Figura 11 e 12).

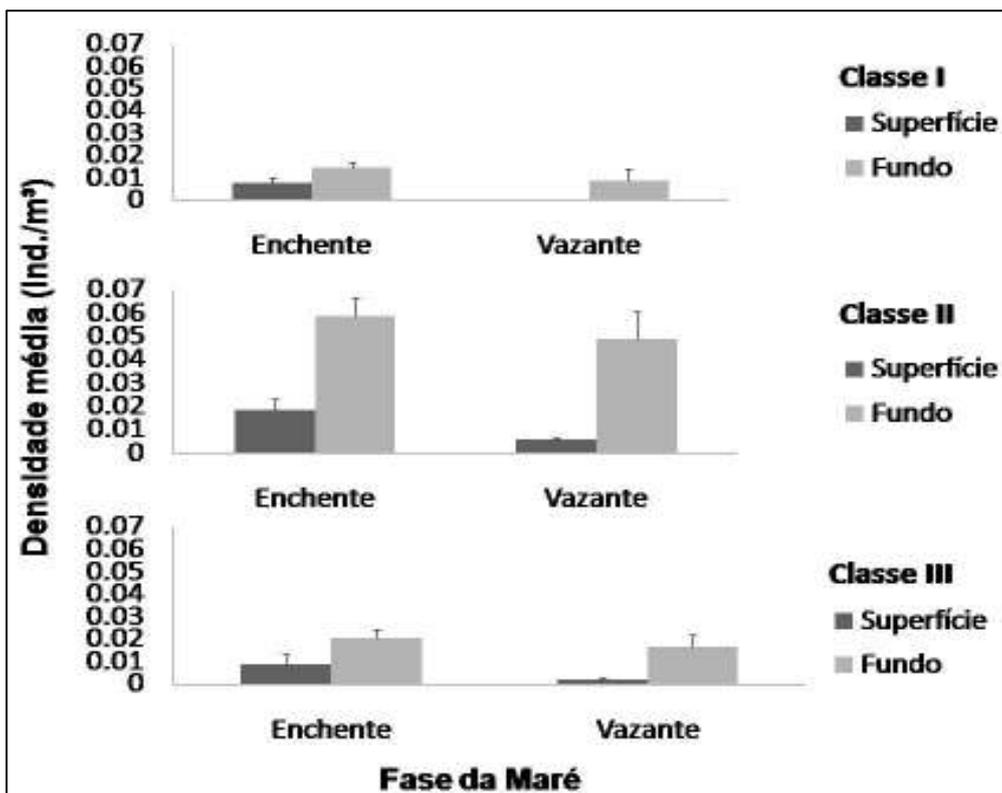


Figura 11. Densidade média registrada na área Interna discriminando cada Classe de Tamanho, as profundidades e as marés. Barra de erro padrão.

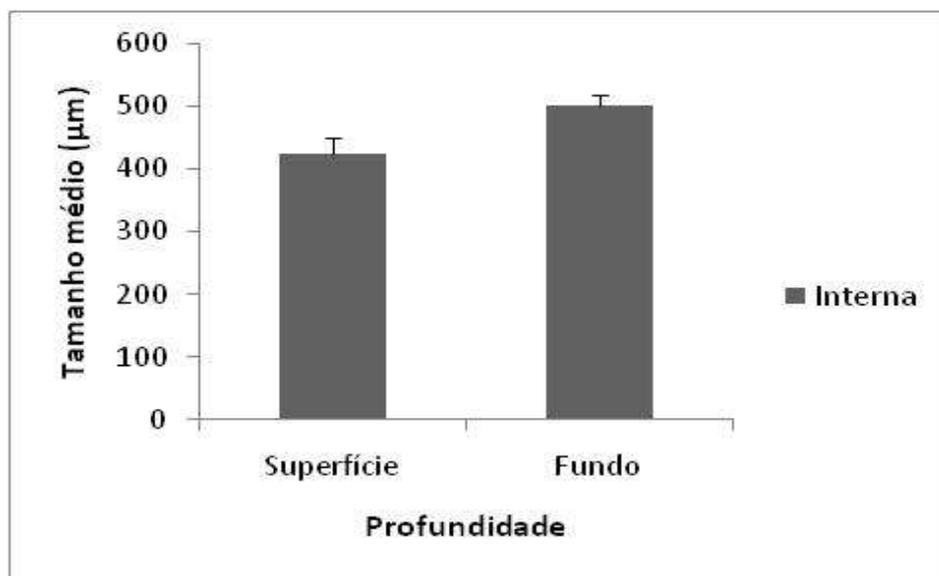


Figura 12. Tamanho médio registrado na área Interna discriminando as profundidades. Barra de erro padrão.

Na área Média do estuário, em relação às densidades das classes de tamanho a análise de variância indicou diferença significativa somente na classe III e entre as profundidades (Tabelas 7, 8, e 9).

Tabela 7. Valores correspondentes ao teste ANOVA para densidade média registrada na Classe I de tamanho, na área Média. (GL – graus de liberdade e QM – quadrado médio).

<i>Fatores</i>	<i>GI</i>	<i>QM</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
Fases de maré	1	0.73383	2.46276	0.13613
Profundidade	1	0.00713	0.02394	0.87896
Maré vs profundidade	1	0.04211	0.14134	0.71188
Resíduos	16	0.29797		

Tabela 8. Valores correspondentes ao teste ANOVA para densidade média registrada na Classe II de tamanho, na área Média. (GL – graus de liberdade e QM – quadrado médio).

<i>Fatores</i>	<i>GI</i>	<i>QM</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
Fases de maré	1	0.05034	0.15161	0.70213
Profundidade	1	0.95298	2.86995	0.10962
Maré vs profundidade	1	0.01415	0.04261	0.83904
Resíduos	16	0.33205		

Tabela 9. Valores correspondentes ao teste ANOVA para densidade média registrada na Classe III de tamanho, na área Média. (GL – graus de liberdade e QM – quadrado médio).

<i>Fatores</i>	<i>GI</i>	<i>QM</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
Fases de maré	1	0.01270	0.07479	0.78797
Profundidade	1	1.08160	6.36785	<b>0.02258</b>
Maré vs profundidade	1	0.04265	0.25113	0.62310
Resíduos	16	0.16985		

Na área Média do estuário, as larvas da Classe III foram registradas predominantemente no fundo. A porção superfície apresentou elevadas densidades de larvas da Classe I, enquanto as larvas de maior tamanho médio foram mais representativas no fundo (Figuras 13 e 14).

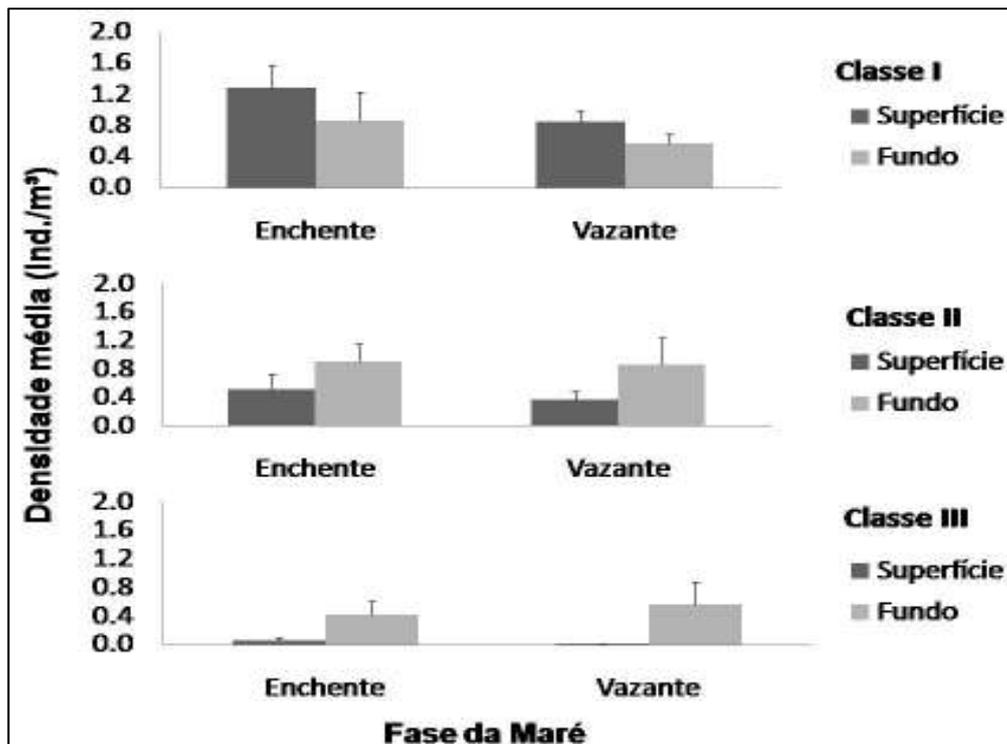


Figura 13. Densidade média registrada na área Média discriminando cada Classe de Tamanho, as profundidades e as marés. Barra de erro padrão.

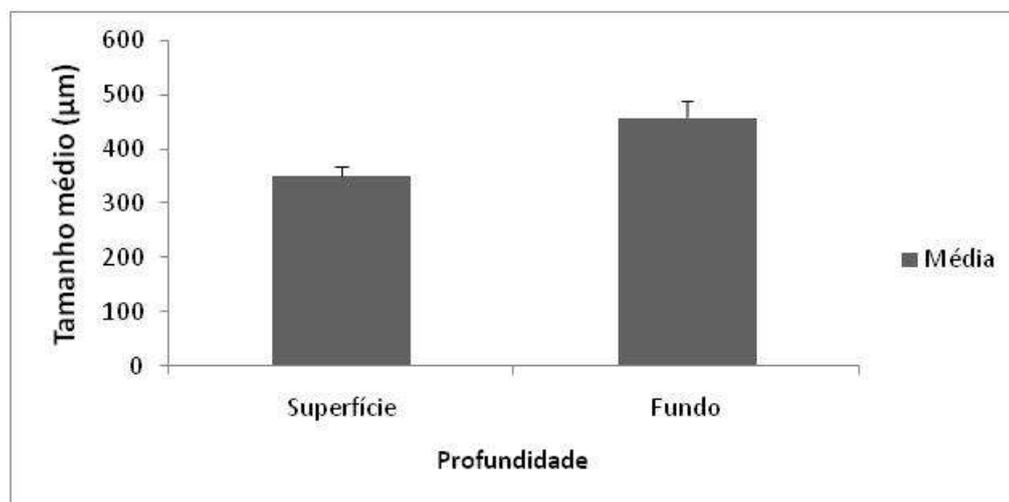


Figura 14. Tamanho médio registrado na área Média discriminando as profundidades. Barra de erro padrão.

Na área Externa obteve-se um padrão diferente, não foram registradas larvas da Classe I. Em relação às densidades das classes de tamanho II e III a análise de variância indicou diferença significativa durante as fases da maré (Tabela 10), e a interação entre maré e profundidade foi observada

influenciando diretamente na densidade dos indivíduos da Classe III (Tabela 11).

Tabela 10. Valores correspondentes ao teste ANOVA para densidade média registrada na Classe II de tamanho, na área Externa. (GL – graus de liberdade e QM – quadrado médio).

<i>Fatores</i>	<i>GL</i>	<i>QM</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
Fases de maré	1	0.02247	6.53908	<b>0.02109</b>
Profundidade	1	0.00012	0.03738	0.84912
Maré vs profundidade	1	0.00488	1.41993	0.25079
Resíduos	16	0.00343		

Tabela 11. Valores correspondentes ao teste ANOVA para densidade média registrada na Classe III de tamanho, na área Externa. (GL – graus de liberdade e QM – quadrado médio).

<i>Fatores</i>	<i>GL</i>	<i>QM</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
Fases de maré	1	0.02920	15.03713	<b>0.00133</b>
Profundidade	1	0.00574	2.95793	0.10473
Maré vs profundidade	1	0.01504	7.74666	<b>0.01329</b>
Resíduos	16	0.00194		

As larvas da Classe II e III foram registradas predominantemente durante a maré enchente, diferentemente das outras duas áreas de estudo (Figura 15). Em relação à profundidade, a porção fundo registrou elevadas densidades de ambas as Classes de tamanho e também as 9 larvas de maior tamanho médio com 900µm (Figura 16)

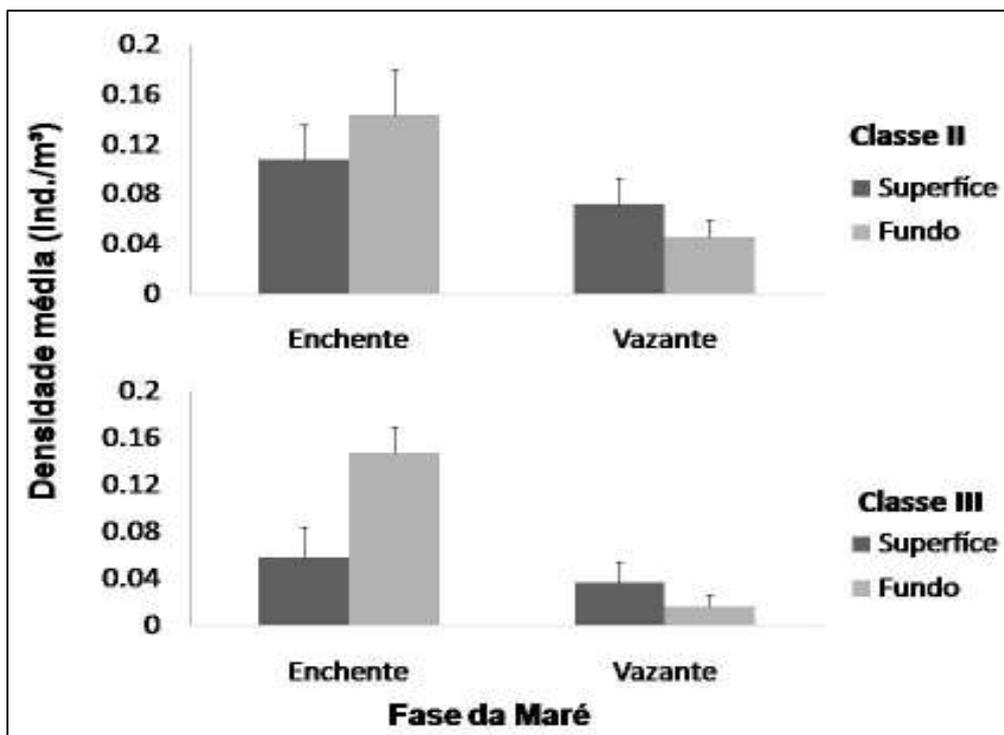


Figura 15. Densidade média registrada na área Externa discriminando as Classes de Tamanho, as profundidades e as marés. Barra de erro padrão.

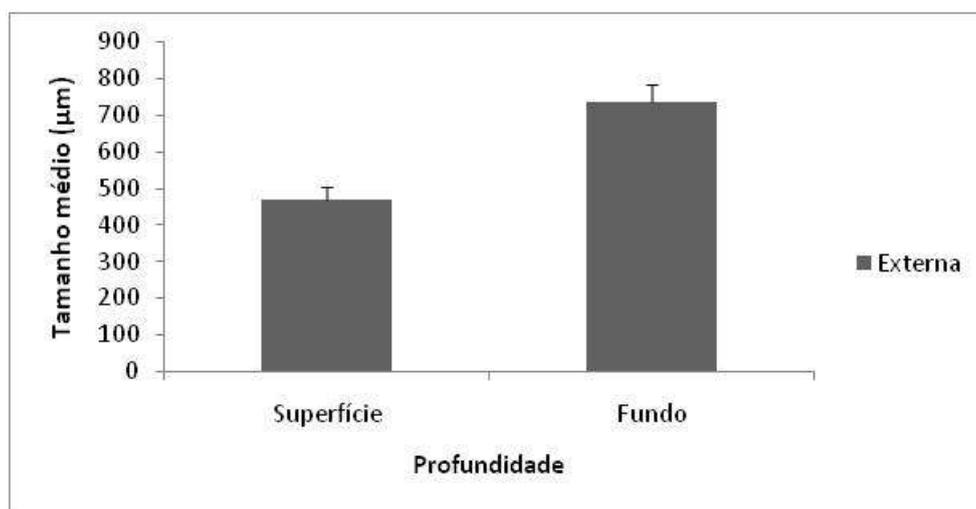


Figura 16. Tamanho médio registrado na área Externa discriminando as profundidades. Barra de erro padrão.

### 5.3 PERFIL DA CORRENTE NA COLUNA D'ÁGUA

No ponto Interno, se observou as menores velocidades médias no fundo durante a maré vazante (Figura 17), enquanto durante a enchente a maior velocidade média foi registrada na superfície da coluna d'água (1.3m/s).

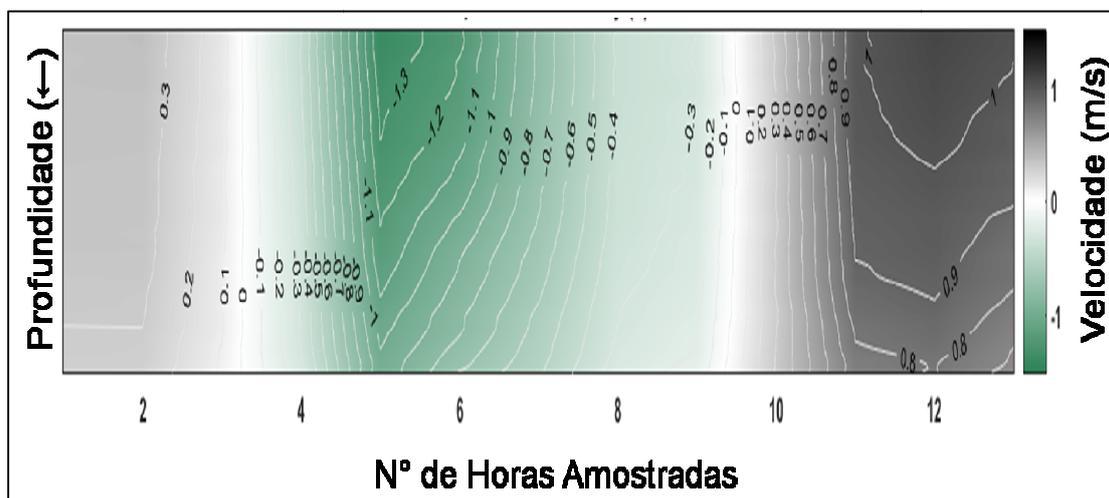


Figura 17. Estrutura vertical e temporal da velocidade de corrente (m/s) na área Interna do estuário. As isolinhas apresentam valores de velocidade. Valores negativos representam a enchente, e valores positivos a vazante.

A área Média apresentou o mesmo padrão da Interna, com menores velocidades médias no fundo durante a maré vazante (Figura 18), e com a maior velocidade registrada na superfície da coluna d'água (1.4m/s).

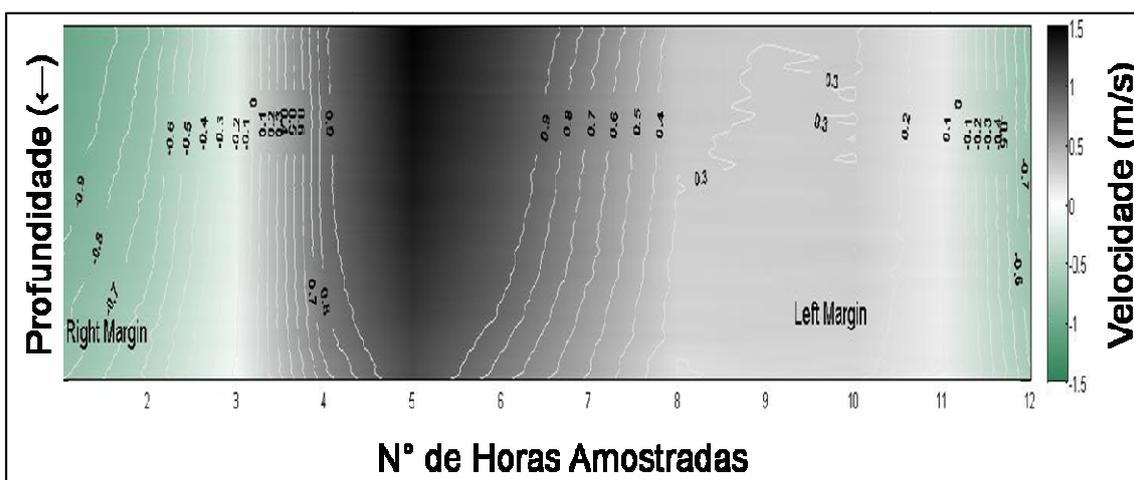


Figura 18. Estrutura vertical e temporal da velocidade de corrente (m/s) na área Média do estuário. As isolinhas apresentam valores de velocidade. Valores negativos representam a enchente, e valores positivos a vazante.

Na área Externa, observou-se um padrão contrário, onde as menores velocidades médias foram registradas durante a maré enchente (Figura 19), enquanto na vazante a maior velocidade média foi registrada na superfície da coluna d'água (1.7m/s).

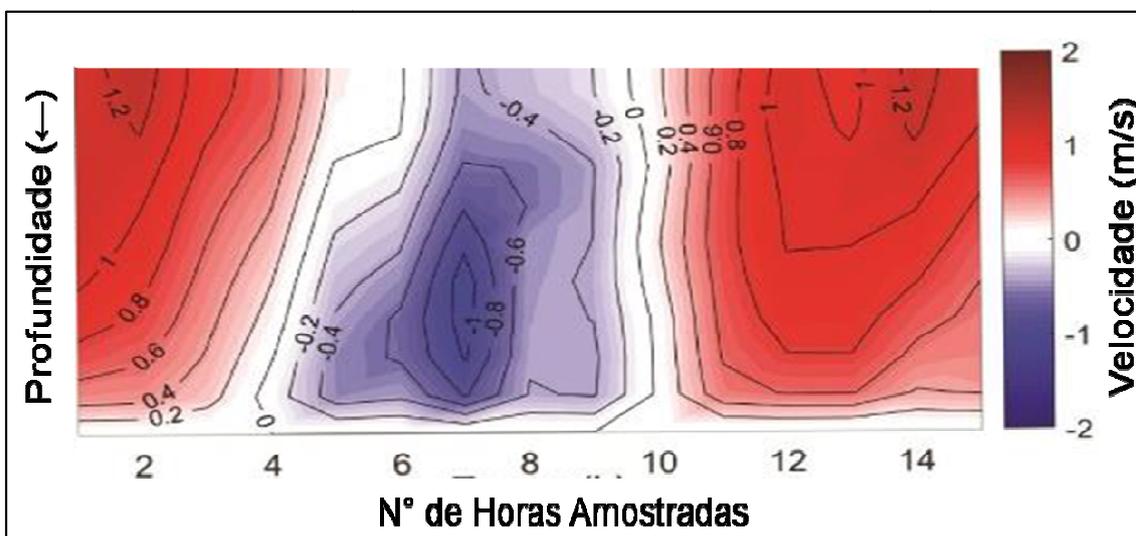


Figura 19. Estrutura vertical e temporal da velocidade de corrente (m/s) na área Externa do estuário. As isolinhas apresentam valores de velocidade. Valores negativos representam a enchente, e valores positivos a vazante. Fonte: Rosário, 2016.

#### 5.4 EFEITO DA CORRENTE NA DENSIDADE LARVAL

A curva de regressão não-linear indicou que não há relação entre densidade e velocidade média nos dados da área Interna. No entanto, é possível observar um padrão nas marés, onde durante a vazante ocorre uma relação positiva, conforme a velocidade aumenta a densidade também aumenta independente da profundidade. Um padrão inverso acontece na enchente onde ocorre o aumento da velocidade e a diminuição da densidade, independente da profundidade (Figura 20).

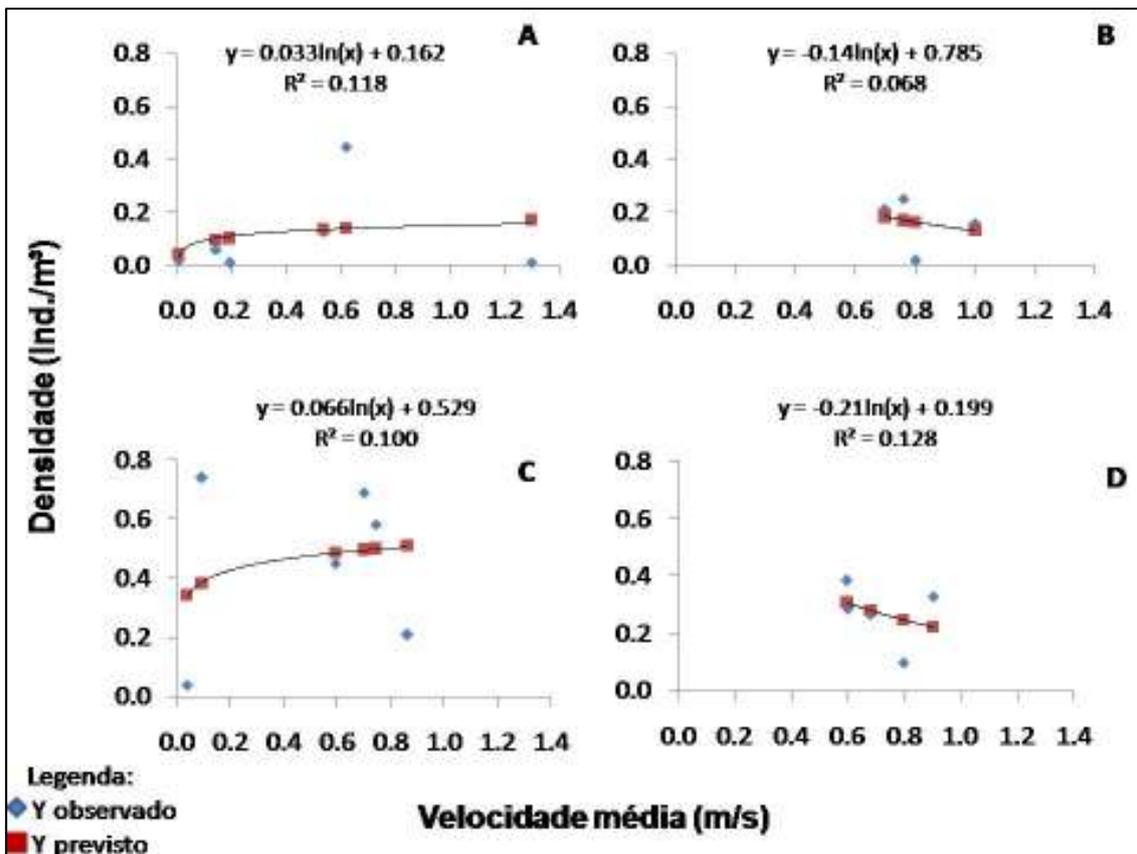


Figura 20. Regressão não-linear entre a densidade (ind./m<sup>3</sup>) e a velocidade média de corrente (m/s) para as larvas de *N. zebra* durante as marés na área Interna. Regressões: Superfície/Vazante (A); Superfície/Enchente (B); Fundo/Vazante (C); Fundo/Enchente (D).

A curva de regressão não-linear mostrou um melhor ajuste entre densidade e velocidade média nos dados da área Média, essa relação ocorreu nas amostras coletadas no fundo durante a vazante (Figura 21C). Essa relação foi notória quando se observou uma densidade média elevada nas amostras do fundo da coluna d'água. É possível observar uma relação negativa na regressão das amostras de fundo da vazante, conforme a velocidade aumenta a densidade diminui (Figura 21C), nas demais regressões nenhum padrão foi observado.

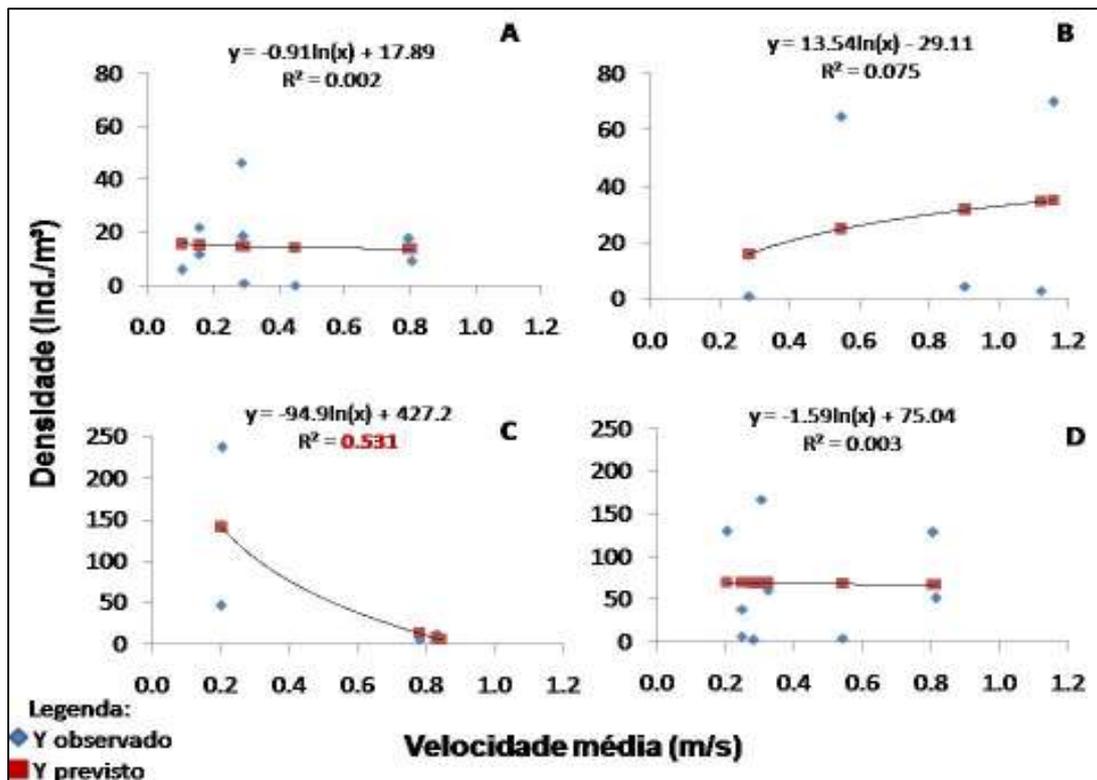


Figura 21. Regressão não-linear entre a densidade (ind./m<sup>3</sup>) e a velocidade média de corrente (m/s) para as larvas de *N. zebra* durante as marés na área Média. Regressões: Superfície/Vazante (A); Superfície/Enchente (B); Fundo/Vazante (C); Fundo/Enchente (D).

Um padrão semelhante ao da área Média foi observado na área Externa do estuário, onde a curva de regressão não-linear indicou que existe um forte ajuste entre densidade e velocidade média. Essa relação ocorreu nas amostras coletadas no fundo durante a vazante (Figura 22C). Esse ajuste foi notório quando se observou uma densidade média elevada nas amostras do fundo da coluna d'água. É possível observar uma relação negativa nas amostras de fundo da vazante, ou seja, conforme a velocidade aumenta a densidade diminui (Figura 22 A e C), e o padrão contrário pode ser observado na enchente (Figura 22 B e D).

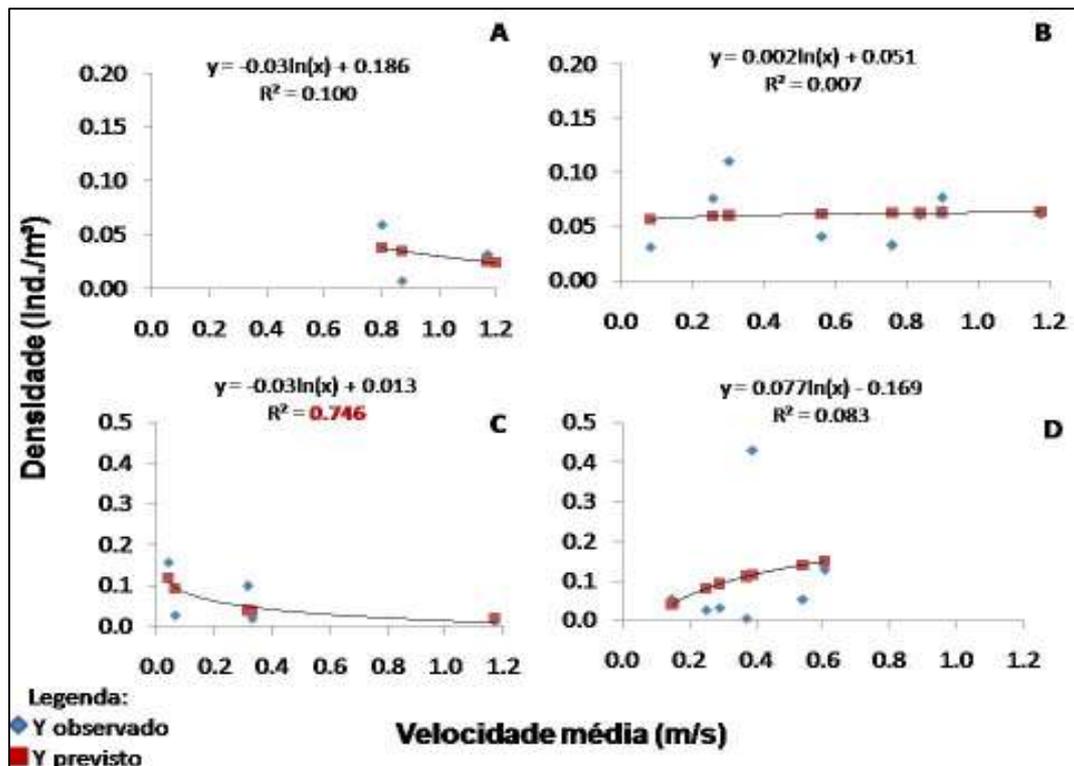


Figura 22. Regressão não-linear entre a densidade (ind./m<sup>3</sup>) e a velocidade média de corrente (m/s) para as larvas de *N. zebra* durante as marés na área Externa. Regressões: Superfície/Vazante (A); Superfície/Enchente (B); Fundo/Vazante (C); Fundo/Enchente (D).

## 6. DISCUSSÃO

Em estuários tropicais, como o da área de estudo, a desova pode ocorrer em mais de um ciclo anual, ao contrário do padrão verificado em estuários temperados (DITTEL & EPIFANIO, 1990; EPIFANIO & COHEN, 2016), onde ocorrem maiores variações entre as estações climáticas (ANGER, 2001). Entre os representantes do meroplâncton estuarino estão os moluscos, que podem ser eventualmente dominantes durante o período reprodutivo das espécies. Sabe-se que para a *N. zebra* a reprodução é contínua, com picos reprodutivos no período chuvoso (BORGES, 2010). Após a desova, as larvas dos invertebrados podem ser encontradas tanto na superfície como no fundo da coluna d'água, elas podem apresentar padrões de distribuição definidos de acordo com a maré, a profundidade e até mesmo o seu estágio de desenvolvimento (QUEIROGA, 1995; FEHLAUER & FREIRE, 2002; WAAP, 2007, PRALON, 2007).

Pode-se dizer que estas larvas são capazes de regular, de algum modo, sua atividade natatória, assim se mantendo na melhor posição na coluna d'água. Essa posição tem conseqüências determinantes no transporte pelas correntes, fator este que, por sua vez, determina a dispersão das larvas (PRALON, 2007; STEPHENSON *et al.*, 2015). No presente estudo, as maiores densidades larvais, bem como, a predominância de larvas nos estágios iniciais ocorreram durante a enchente. As amostragens demonstraram uma redução significativa na densidade durante a vazante, principalmente no que diz respeito aos indivíduos coletados na superfície da coluna d'água.

Entre os padrões de transporte larval conhecidos para o meroplâncton, as larvas de *N. zebra* apresentaram um padrão de migração vertical descendente. Este padrão ficou evidenciado pelo aumento da densidade média nas amostras coletadas no fundo da coluna d'água nas três áreas de coleta. As larvas que se concentram próximo a porção inferior durante a maior parte do ciclo das marés têm mais contato com o fundo, e maior probabilidade de encontrar substratos adequados para assentamento. (FUCHS *et al.*, 2007). Apesar da fase larval de muitas espécies de invertebrados marinhos possuírem capacidades natatórias, estas não são suficientes para promover um transporte

contra a ação das correntes de maré (QUEIROGA, 1998), no entanto, estes organismos possuem características comportamentais que selecionam as correntes que são favoráveis ao seu transporte. Acredita-se que as elevadas densidades registradas nas amostras de fundo em ambas as marés, possa estar relacionada com o desenvolvimento ontogenético das larvas, pois as mesmas em sua maioria estavam no estágio véliger (Classe III) e possivelmente aptas ao assentamento, o que nos sugere a retenção das larvas no interior do estuário Marajoara.

As máximas densidades larvais, na presente pesquisa, ocorreram na área Média, no período seco, no entanto em regiões tropicais, as condições para o desenvolvimento larval planctônico são favoráveis durante todo o ano (COSTA & SOARES-GOMES, 2009). Alguns fatores não analisados neste estudo, como a disponibilidade de nutrientes e concentração do fitoplâncton podem ter influência na atividade reprodutiva dessas espécies na região, visto que as maiores densidades registradas no local coincidiram com um período similar ao pico de abundância fitoplanctônica encontrada na baía do Guajará por Paiva (2006). Cunha (2012) registrou maiores densidades de indivíduos adultos de *N. zebra* em Mosqueiro, corroborando com a informação supracitada.

A presença de coespecíficos é um dos vários fatores biológicos que são conhecidos por influenciar a seleção de habitat na maioria das espécies de invertebrados marinhos (DOBRETsov & MIRON, 2001) e isso pode explicar as maiores densidades larvais nesse local. Outra explicação seria que o canal de maré onde as larvas foram coletadas promoveu a agregação dos indivíduos. Canais são conhecidos por exercerem forte influência nos fluxos locais o que poderia explicar a maior concentração de larvas observadas (MOLINET *et al.*, 2005; 2008).

Na área Externa foram registradas as menores densidades, acredita-se que a pequena quantidade de larvas coletadas, deva-se a extensa largura do canal, que junto com as altas velocidades da corrente fazem com que as larvas fiquem mais dispersas, dificultando a captura. É importante ressaltar que as limitadas habilidades de natação observadas em muitas larvas imaturas de

invertebrados, ocasionam uma desafiadora dispersão, particularmente em correntes opostas que associadas a velocidades elevadas dificultam a captura das mesmas (WHALAN *et al.*, 2008), tal fato explicaria a ausência de larvas da Classe I nas amostragens.

No que se refere a estudos com larvas de gastrópodes, foi observada a migração descendente na coluna d'água de larvas em estágios finais para as espécies *Ilyanassa obsoleta* e *Nassarius obsoletus* em testes de laboratório e de campo (FUCHS *et al.*, 2004; 2007). Nestes estudos as larvas foram localizadas na porção mais profunda da coluna d'água e estariam em avançado estágio de desenvolvimento ontogenético, o que segundo os autores pode ocasionar a retenção larval no corpo d'água onde se encontram. É importante ressaltar que esse tipo de comportamento pode reduzir o efeito de transporte e dispersão dos indivíduos (FUCHS *et al.*, 2010; 2015; HARDING *et al.*, 2015). Tal ação faria com que as larvas de *N. zebra* permanecessem próximas as populações adultas localizadas no interior do estuário Marajoara e documentadas em Mosqueiro (BORGES, 2010), Icoaraci e Colares (CUNHA, 2012).

Em relação à distribuição das larvas de menor tamanho médio de *N. zebra*, sugere-se que estas tendem a ficar mais próximas da superfície em função do seu comportamento alimentar ou fototaxia positiva (YOUNG, 1995; KINGSFORD *et al.* 2002). Por exemplo, às larvas ainda não competentes do mexilhão *Mytilus edulis* foram consideravelmente mais abundantes na superfície, provavelmente relacionada com as altas concentrações de fitoplâncton e material orgânico dissolvido (DOBRETSOV & MIRON, 2001). Assim como, para as larvas menores de *N. zebra* não seria estratégico migrar tão profundamente na coluna d'água devido a uma restrita zona fótica ocasionada pela elevada turbidez das águas da região (PINHEIRO, 1987). Essa mudança na profundidade durante a ontogenia pode ainda estar relacionada com a necessidade de usar as correntes de diferentes profundidades para ampliar a probabilidade de transporte para habitats adequados de assentamento. (QUEIROGA & BLANTON, 2005; SUNDELOF & JONSSON, 2011)

A curva de regressão não-linear observada na área Média e Externa durante a vazante corrobora a hipótese aqui proposta, de que as larvas migram para o fundo da coluna d'água. Apesar da baixa correlação com a velocidade, os dados de densidade da área Interna apresentaram um padrão semelhante ao observado nas demais áreas. Nota-se que a intensidade da corrente é menor perto do fundo o que proporciona uma turbulência também menor e por isso há menos mistura da água (QUEIROGA & BLANTON, 2005). Sendo assim, as larvas migram para o fundo para minimizar a exportação para fora do estuário, pois neste ambiente as larvas ficariam mais vulneráveis a processos físicos que resultariam no transporte e dispersão a longas distâncias causando a mortalidade ou o não retorno às áreas de assentamento (SUNDELOF & JONSSON, 2011; KUNZE *et al.*, 2013; MORGAN *et al.*, 2014).

Podemos notar que no interior do estuário Marajoara, a variação da velocidade média observada durante a maré vazante parece influenciar a distribuição e o comportamento das larvas de *N. zebra* na coluna d'água. Entretanto, esse comportamento migratório foi distinto entre as diferentes fases ontogenéticas (classe de tamanho), com as larvas de menor tamanho em maior quantidade, se não, exclusivamente na superfície, enquanto as larvas da classe III, de maior tamanho médio, foram mais abundantes na porção mais funda da coluna d'água, provavelmente devido à busca por áreas de assentamento, tal fato já foi observado em outros estudos (LEWIN, 1986; FUCHS *et al.*, 2004; BLANCO & SCATENA, 2007; LÓPEZ & COUTINHO, 2008; MORGAN *et al.*, 2014).

A percepção sobre o transporte e o comportamento larval diante de estímulos ambientais ainda não está claro, o que dificulta o estabelecimento de padrões de distribuição (KINGSFORD *et al.*, 2002; QUEIROGA & BLANTON, 2005). Alguns autores especulam a hipótese de que os gastrópodes possuem a capacidade de retrair o vélu, através de seus estatocistos, quando são expostos a variações na turbulência (DICKINSON, 2002; FUCHS *et al.* 2004; 2007). Barroso (2009) mostrou que para as larvas de *N. zebra*, a presença dos estatocistos ocorre entre a 2<sup>o</sup> e a 3<sup>o</sup> semana do desenvolvimento larval, e essa pode ser a resposta de como as larvas detectam as variações da velocidade durante as diferentes marés.

Compreender como as larvas são transportadas e distribuídas, e o seu comportamento em relação ao ambiente estuarino são fundamentais para a definição de um padrão de migração. Independentemente do mecanismo de transporte aqui evidenciado, a importância deste estudo destaca-se por definir e/ou especular padrões de relação de densidades larvais em função de variáveis ambientais, como as correntes de maré. Estes padrões devem ampliar a probabilidade de transporte para habitats adequados de assentamento, haja vista a conectividade entre as larvas meroplanctônicas e a população bentônica. A descrição de uma relação deste tipo tem especial relevância como forma de prever o sucesso de recrutamento dentro do estuário, nomeadamente no que se refere a futuras alterações ambientais, apresentando-se como fundamental no entendimento da dinâmica e do manejo desses organismos.

## 7. CONCLUSÃO

- I. As larvas de *N. zebra* tendem a realizar migração descendente na coluna d'água com o intuito de minimizar a exportação a jusante;
- II. Ocorreram diferenças na distribuição de acordo com o nível de desenvolvimento larval, onde as larvas de maior tamanho estão localizadas no fundo da coluna d'água possivelmente relacionado à turbulência e a competência ao assentamento.
- III. As larvas de *N. zebra* foram distribuídas de forma desigual na coluna d'água durante as marés, provavelmente relacionado às diferenças de velocidade média de corrente e/ou a ontogenia.

## 7. REFERÊNCIAS

ABSALÃO, R. S.; CARDOSO, R. S.; ALENCAR, A. S. 2009. Population dynamics and secondary production of the snail *Neritina virginea* (Linnaeus, 1758) (Mollusca: Gastropoda: Neritidae) in an estuary in southern Brazil. ***Animal biology***, 1: 1-12.

AGUILERA, M. A. & NAVARRETE, S. A. 2008. Effects of *Chiton granosus* (Frembly, 1827) and other molluscan grazers on algal succession in wave exposed mid-intertidal rocky shores of central Chile. ***Journal of Experimental Marine Biology and Ecology***, 349: 84–98.

ANDRADE, J. 1984. **Folclore na Região do Salgado, Pará: teredos na alimentação, profissões ribeirinhas**. ed. São Paulo: Escola de Folclore. 83p.

ANGER, K. 2001. **The biology of decapod crustacean larvae**. Crustacean issues, Zoological Museum, University of Amsterdam. 404p.

ANGER, K. 2003. Salinity as a key parameter in the larval biology of decapod crustaceans. ***Invertebrate Reproduction & Development***, 43(1): 29-45.

ANGER, K. 2006. Contributions of larval biology to crustacean research: a review. ***Invertebrate Reproduction and Development***, 49(3): 175-205.

BARLETTA-BERGAN, A.; BARLETTA, M. & SAINT-PAUL, U. 2002. Structure and seasonal dynamics of larval fish in the Caete River Estuary in North Brazil. ***Estuarine Coastal and Shelf Science***, 54: 193-206.

BARLETTA, M.; BARLETTA-BERGAN, A.; SAINT-PAUL, U. & HUBOLD, G. 2005. The role of salinity in structuring the fish assemblages in tropical estuary. ***Journal of Fish Biology***, 66: 45-72,

BARROSO, C. X.; CASCON, H. M. 2009. Spawning and intra-capsular development of *Neritina zebra* (Bruguière, 1792) (Mollusca: Gastropoda: Neritidae) under laboratory conditions. ***Invertebrate Reproduction and Development***, 53:3: 137–143.

BASTOS, T. X.; PACHECO, N. A. 2001. **Informativo agrometeorológico 1998**. Belém: Embrapa Amazônia Oriental, 57p.

BLANCO, J. F. & SCATENA, F. N. 2007. The spatial arrangement of *Neritina virginea* (Gastropoda: Neritidae) during upstream migration in a split-channel reach. ***River Research and Applications***, 23: 235-245.

BORGES, A. N de S. **Crescimento e Dinâmica Populacional de *Neritina zebra* (Bruguière, 1792) (Mollusca: Gastropoda) na Região do Entremarés da Ilha de Mosqueiro, Belém – PA**. Tese de Conclusão de Curso. Instituto de Ciências Biológicas. Universidade Federal do Pará, Belém – PA, 2010.

COHEN, J. H.; HANSON, C. K.; A.; DITTEL, A. I.; MILLER, D. C.; A.; TILBURG, C. E. 2015. The ontogeny of larval swimming behavior in the crab *Hemigrapsus sanguineus*: Implications for larval transport. ***Journal of Experimental Marine Biology and Ecology***, 462: 20–28.

COSTA, T.; SOARES-GOMES, A. 2009. Population structure and reproductive biology of *Uca rapax* (Decapoda: Ocypodidae) in a tropical coastal lagoon, southeast Brazil. ***Zoologia***, 26 (4): 647–657.

CRISP, D. J. 1984. Overview of research on marine invertebrate larvae, 1940–1980. In: Costlow JD, Tipper RC (eds) *Marine biodeterioration: an interdisciplinary study*. **Naval Institute Press**, Annapolis, Maryland, 103–126.

CUNHA, C. V. 2012. **Distribuição e Ecomorfologia de *Neritina zebra* (Bruguiere, 1792) (Mollusca: Gastropoda: Neritidae), em um Estuário Amazônico, Pará, Brasil**. Dissertação (Mestrado em Ecologia Aquática e Pesca). Universidade Federal do Pará, Belém – PA.

DAIGLE, R. M.; METAXAS, A. 2012. Modeling of the larval response of green sea urchins to thermal stratification using a random walk approach. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, 438: 14-23.

DAIGLE, R. M.; CHASSE, J.; METAXAS, A. 2016. The relative effect of behaviour in larval dispersal in a low energy embayment. **Progress in Oceanography**, 144: 93-117.

DICKINSON, A. J. G. 2002. **Neural and muscular development in a gastropod larva**. Tese de Doutorado. Faculty of Graduate Studies. Dalhousie University. Canadá.

DITTEL, A.I.; EPIFANIO, C.E. 1990. Seasonal and tidal abundance of crab larvae in a tropical mangrove system, Gulf of Nicoya, Costa Rica. **Marine Ecology Progress Series**, 65: 25-34.

DOBRETISOV, S.V.; MIRON, G. 2001. Larval and Post-larval Vertical Distribution of the Mussel *Mytilus edulis* in the White Sea. **Marine Ecology Progress Series**, 218:179-187.

DYER, K. R. 1997. **Estuaries: a physical introduction**. 2<sup>a</sup> ed. John Wiley & Sons, New York, 195p.

EPIFANIO, C. E.; TILBURG, C. E. 2008. Transport of blue crab larvae in the Middle Atlantic Bight: a wet and windy journey. **Journal of Marine Research**, 66: 723–749.

EPIFANIO, C. E.; COHEN, J. H. 2016. Behavioral adaptations in larvae of brachyuran crabs: A review. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, 482: 85–105.

FEHLAUER, K. H.; FREIRE, A. S. 2002. Occurrence of decapods larvae, specially *Xiphopenaeus kroyeri* (Penaeidea) in the shallow shelf of Paraná. **Nauplius**, 10 (1): 37- 45.

FISCHER, H. B. 1979. **Mixing in inland and coastal waters**. Academic Press, New York.

FISH, J. D. & FISH, S. 1996. **A Student's Guide to the Seashore**. 2<sup>a</sup> ed. Cambridge University Press. 564p.

FORWARD, J. R. R. B. & R. A. TANKERSLEY, 2001. Selective tidal-stream transport of marine animals. ***Oceanography and marine biology***, 39: 305–353.

FUCHS, H. L.; MULLINEAUX, L. S. & SOLOW, A. R. 2004. Sinking behavior of gastropod larvae (*Ilyanassa obsoleta*) in turbulence. ***Limnology and Oceanography***, 49: 1937–1948.

FUCHS, H. L.; NEUBERT, M. G. & MULLINEAUX, L. S. 2007. Effects of turbulence-mediated larval behavior on larval supply and settlement in tidal currents. ***Limnology and Oceanography***, 52: 1156–1165.

FUCHS, H. L.; SOLOW, A. R. & MULLINEAUX, L. S. 2010. Larval Responses to Turbulence and Temperature in a Tidal Inlet: Habitat Selection by Dispersing Gastropods? ***Journal of Marine Research***, 68: 153-188.

FUCHS, H. L.; CHRISTMAN, A. J.; GERBI, G. P.; HUNTER, E. J.; DIEZ, F. J. 2015. Directional flow sensing by passively stable larvae. ***Journal of Experimental Biology***, 218 (17): 2782-2792.

GALLARDO, J. A.; BRANTE, A.; CANCINO, J. M. 2013. The effect of light intensity and tidal cycle on the hatching and larval behaviour of the muricid gastropod *Chorus giganteus*. ***Journal of Experimental Marine Biology and Ecology***, 440: 69–73.

GIBSON, R. N., 2003. Go with the flow: tidal migration in marine. ***Hydrobiologia***, 503: 153–161.

GREGÓRIO, A. M. S. 2008. **Contribuição á gestão ambiental da baía de Guajará (Belém - Pará - Amazônia) através de estudo batimétrico e sedimentológico.** Dissertação (Mestrado em Geociências). Instituto de Geociências. Universidade Federal do Rio Grande do Sul.

HARDING, J.M.; JULIANA M.; ALLEN, D. M.; DINGLEY, S.; TREMONT, R. M.; KRUG, S. M.; ARMSTRONG, C. T. 2015. Ontogenetic changes in predator-prey interactions between two species of larval fishes and oyster veligers. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, 471: 164-174.

ISLAM, S.; HIBINO, M.; TANAKA, M. 2007. Tidal and diurnal variations in larval fish abundance in an estuarine inlet in Ariake Bay, Japan: implication for selective tidal stream transport. **Ecology Research**, 22: 165–171.

JOYEUX, J.-C.; PEREIRA, B. B. & ALMEIDA, H. G. de. 2004. The flood-tide ichthyoplanktonic community at the entrance into a Brazilian tropical estuary. **Journal of Plankton Research**, 26(11): 1277-1287.

KANO, Y.; CHIBA, S. & KASE, T. 2002. Major adaptive radiation in neritopsine gastropods estimated from 28S rRNA sequences and fossil records. **Proceedings of the Royal Society**, 269: 2457–2465.

KINGSFORD, M. J.; LEIS, J.; SHANKS. A.; LINDEMAN, K.; MORGAN, S. E PINEDA, J. 2002. Sensory Environments, Larval Abilities and Local Self-Recruitment. **Bulletin Marine Science**, 70: 309-340.

KOUMOUNDOUROS, G.; DIVANACH, P.; ANEZAKI, L.; KENTOURI, M. 2001. Temperature induced ontogenic plasticity in sea bass (*Dicentrarchus labrax*). **Marine Biology**, 139: 817-830.

KUNZE, H. B.; MORGAN, S. G. & LWIZA, K. M. 2013. Field test of the behavioral regulation of larval transport. **Marine Ecology Progress Series**, 487: 71-78.

LACERDA, S. R.; KOENING, M. L.; NEUMANN-LEITÃO, S. & FLORES-MONTES, M. J. 2004. Phytoplankton nyctemeral variation at a tropical river estuary (Itamaracá - Pernambuco - Brazil). **Brazilian Journal of Biology**, 64(1): 81-94.

LEE, J. T.; COLEMAN, R. A.; JONES, M. B. 2005. Vertical Migration During Tidal Transport of Megalopae of *Necora Puber* in Coastal Shallow Waters During Daytime. **Estuarine Coastal and Shelf Science**, 65: 396-404.

LEVIN, L. A. 2006. Recent progress in understanding larval dispersal: new directions and digressions. **Integrative and Comparative Biology**, 46(3): 282-297.

LEWIN, R. 1986. Supply-side ecology. **Science**, 234: 25-27.

LÓPEZ, M. S. & COUTINHO, R. 2008. Acoplamento Plâncton-Bentos: O Papel do Suprimento Larval na Estrutura das Comunidades Bentônicas de Costões Rochosos. **Oecologia Brasiliensis**, 12: 575-601.

LLOYD, M. J.; METAXAS, A.; YOUNG, B. 2012a. Physical and biological factors affect the vertical distribution of larvae of benthic gastropods in a shallow embayment. **Marine Ecology Progress Series**, 464: 135–151.

LLOYD, M. J.; METAXAS, A.; YOUNG, B. 2012b. Patterns in vertical distribution and their potential effects on transport of larval benthic invertebrates in a shallow embayment. **Marine Ecology Progress Series**, 469: 37–52.

MAIA, L. P.; LACERDA, L. D.; MONTEIRO, L. H. U.; SOUZA, G. M. E. 2006. **Atlas dos manguezais do nordeste do Brasil**. Fortaleza: SEMACE, v. 1. 125p.

METAXAS, A. 2001. Behaviour in flow: perspectives on the distribution and dispersion of meroplanktonic larvae in the water column. **Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences**, 58: 86-98.

MIRANDA, L. B.; CASTRO, B. M. & KJERFVE, B. 2002. **Princípios de oceanografia física de estuários**. São Paulo: EDUSP. 413p.

MOLINET, C.; AREVALO, A.; GONZALEZ M. T.; MORENO C. A.; ARATA, J.; NIKLITSCHKEK, E. 2005. Patterns of larval distribution and settlement of *Concholepas concholepas* (Bruguiere, 1789) (Gastropoda, Muricidae) in fjords and channels of southern Chile. **Revista Chilena de Historia Natural**, 78:409–423.

MOLINET, C.; AREVALO, A.; MORENO C.; NIKLITSCHKEK, E. 2008. A Vertical distribution of early and competent larvae of *Concholepas concholepas* in two systems of Chilean inland seas. **Marine Biology**, 153: 779–787.

MONTEIRO, R. C. P. 2015. **Distribuição vertical das larvas de *Neritina zebra* (bruguière, 1792) (mollusca: gastrópoda) durante a maré vazante na Baía do Guajará (PA)**. Trabalho de Conclusão de Curso. Universidade Federal do Pará, Belém-PA. 29p.

MORAES, B. C.; COSTA, J. M. N.; COSTA, A. C. L.; COSTA, M. H. 2005. Variação espacial e temporal da precipitação no Estado do Pará. **Acta Amazônica**, 35(2): 207-214.

MORGAN, S. G.; FISHER, J.L.; MCAFEE, S. T.; LARGIER, J. L.; MILLER, S. H.; SHERIDAN, M. M.; NEIGEL, J. E. 2014 .Transport of Crustacean Larvae Between a Low-Inflow Estuary and Coastal Waters. **Estuaries and Coasts**, 37(5): 1269-1283.

NAYLOR, E. 2006. Orientation and navigation in coastal and estuarine zooplankton. **Marine and Freshwater Behaviour and Physiology**, 39: 13-24.

NITTROUER, C. A. 1995. An Introduction to the Geological Significance of the Sediment Transport and accumulation on the Amazon Continental Shelf. **Marine Geology**, 125: 177-92.

PAIVA, R. S.; LECA, E. E.; PASSAVENTE, J. Z. de O.; CUNHA, M. da G. G da S.; MELO, N. F. A. C. 2006. Considerações ecológicas sobre o fitoplâncton da baía do Guajará e foz do rio Guamá. (Pará, Brasil). **Boletim Museu Paraense Emílio Goeldi**, v. 2, p. 133-146.

PEARCE, C.M.; GALLAGER, S. M.; MANUEL, J. M.; MANNING, D. A.; O'DOR, R. K. 1996. Settlement of larvae of the giant scallop, *Placopecten magellanicus*, in 9-m deep mesocosms as a function of temperature stratification, depth, food and substratum. **Marine Biology**, 124: 693–706.

PENTEADO, A. R. 1968. **Belém do Pará, estudo da geografia urbana**. Belém: Imprensa Universitária. 83p.

PINEDA, J. 1994. Internal tidal bores in the nearshore: warmwater fronts, seaward gravity currents and the onshore transport of neustonic larvae. **Journal of Marine Research**, 52: 427-458.

PINEDA, J. 2000. Linking Larval Settlement to Larval Transport: Assumptions, Potentials and Pitfalls. **Oceanography of the Eastern Pacific**, 1: 84-105.

PINHEIRO, R. V. I. 1987. **Estudo hidrodinâmico e sedimentológico do estuário do Guajará/Belém (PA)**. Dissertação (Mestrado) - Instituto de Geociências. Universidade Federal do Pará, Belém-PA. 126p.

PRALON, B. G. N. 2007. **Distribuição Espacial dos Decapoditos e Caranguejos Juvenis num Estuário Tropical**. Dissertação (Mestrado) - Instituto de Biociências. Universidade Estadual Paulista, Botucatu-SP. 136p.

PRESTES, Y. O. 2016. **Interações físicas entre o estuário do rio Pará e a plataforma continental no norte do Brasil**. Dissertação (Mestrado) - Centro

de Tecnologia e Geociências. Universidade Federal de Pernambuco, Recife-Pe. 116p.

QUEIROGA, H. 1995. **Processos de dispersão e recrutamento das larvas do caranguejo *Carcinus maenas* (L.) na Ria de Aveiro**. PhD Tese, Universidade de Aveiro. Portugal.

QUEIROGA, H. 1998. Vertical migration and selective tidal stream transport in the megalopa of the crab *Carcinus maenas*. *Hydrobiologia*, 375/376: 137-149.

QUEIROGA, H. & BLANTON, J. 2005. Interactions between behaviour and physical forcing in the control of horizontal transport of decapods crustacean larvae. *Advances Marine Biology*, 47: 107-214.

RAILKIN, A. I. 1998. **Colonisation processes and defence against biofouling**. St. Petersburg University Press, St. Petersburg (in Russian with English summary).

RÉ, P. 1999. **Ictioplâncton estuarino da Península Ibérica guia de identificação dos ovos e estados larvares planctônicos**. Lisboa: Editora da Faculdade de Ciências da Universidade de Lisboa, 141p.

RICHEY, J.E.; MEADE, R.H.; SALATI, E.; DEVOL, C A.H.; NORDIN, F.; SANTOS, U. 1986. Water discharge and suspended sediment concentrations in the Amazon River, 1982-1984. *Water Resources Research*, 22: 756-764.

RIOS, E. C. **Seashells of Brazil**. 1994. Rio Grande: Editora da Fundação Universidade do Rio Grande, 492p.

ROSÁRIO, R. P. 2016. **Análise de processos oceanográficos no estuário do rio Pará**. Tese de Doutorado - Instituto de Geociências. Universidade Federal do Pará, Belém-PA. 139p.

SILVEIRA, O. F. M. 1992. **Estudo batimétrico/sonográfico do estuário Guajará, Belém/PA**. Dissertação (Mestrado) – Instituto de Geociências. Universidade Federal do Pará, Belém-PA. 98p.

STEPHENSON, R. L.; POWER, M. J.; LAFFAN, S. W.; SUTHERS, I. M. 2015. Tests of larval retention in a tidally energetic environment reveal the complexity of the spatial structure in herring populations. **Fisheries Oceanography**, 24(6): 553-570.

SUNDELOF, A.; JONSSON, P. R. 2011. Larval dispersal and vertical migration behaviour – a simulation study for short dispersal times. **Marine Ecology**, 33 (2012) 183–193.

UNDERWOOD, A. J. & FAIRWEATHER, P.G. 1989. Supply-side ecology and benthic marine assemblages. **Trends in Ecology and Evolution**, 4(1): 16-20

WAAP, SILKE. 2007. Padrões **temporais de fornecimento de megalopas de *Carcinus maenas* na ria de Aveiro: influência dos ventos e das marés**. Dissertação de Mestrado. Universidade do Algarve, Faro-Portugal. 86p.

WANDERLEY, C. M. S. 2010. **Distribuição espaço-temporal das larvas de peixe e sua relação à hidrodinâmica e à qualidade da água no entorno da Ilha de Combú e Murucutu, Belém-PA**. Dissertação de Mestrado. Instituto de Ciências Biológicas. Universidade Federal do Pará, Belém-PA. 86p.

YOUNG, C. M. 1995. Behavior and locomotion during the dispersal phase of larval life, **Ecology of Marine Invertebrate Larvae**, CRC Press.

YOUNG, C. M. 2002. A Brief history and some fundamentals. Pp 1-8. *In*: C. M. Young (ed.), M. A. Sewell & M.E. Rice (assoc. eds.). **Atlas of Marine Invertebrate Larvae**. Academic Press USA. 646 p.

WING, S. R.; BOTSFORD, L. W.; RALSTON, S. V. & LARGIER, J. L. 1998. Meroplanktonic distribution and circulation in a retention zone of the northern

California upwelling system. *Limnology and Oceanography*, 43(7): 1710-1721.

WHALAN, S.; ETTINGER-EPSTEIN, P.; BATTERSHILL, C.; NYS, R. 2008. Larval vertical migration and hierarchical selectivity of settlement in a brooding marine sponge. **Marine Ecology Progress Series**, 368: 145–154.

WHITFIELD, A. K. 1999. Ichthyofaunal assemblages in estuaries: a South African case study. **Reviews in Fish Biology and Fisheries**, 9(2): 151-186.