



PADRÕES TEMPORAIS DE FORNECIMENTO DE  
MEGALOPAS DE *CARCINUS MAENAS* NA RIA DE AVEIRO:  
INFLUÊNCIA DOS VENTOS E DAS MARÉS

SILKE WAAP

DISSERTAÇÃO DE MESTRADO EM BIOLOGIA MARINHA  
ESPECIALIZAÇÃO EM ECOLOGIA E CONSERVAÇÃO MARINHA

FARO 2007

Universidade do Algarve  
Faculdade de Ciências do Mar e Ambiente

PADRÕES TEMPORAIS DE FORNECIMENTO DE  
MEGALOPAS DE *CARCINUS MAENAS* NA RIA DE AVEIRO:  
INFLUÊNCIA DOS VENTOS E DAS MARÉS

SILKE WAAP

DISSERTAÇÃO DE MESTRADO EM BIOLOGIA MARINHA  
ESPECIALIZAÇÃO EM ECOLOGIA E CONSERVAÇÃO MARINHA

FARO 2007

Universidade do Algarve  
Faculdade de Ciências do Mar e Ambiente

---

Dissertação realizada no Departamento de Biologia da Universidade de Aveiro entre  
Março e Junho de 2006,

Orientada por:

Doutor Henrique Queiroga,

Professor auxiliar com agregação da Universidade de Aveiro

e

Doutora Maria Alexandra Chícharo,

Professora associada da Faculdade de Ciências do Mar e do Ambiente da Universidade  
do Algarve.

Com a colaboração adicional de:

Mestra Carla Domingues, Bolseira de Doutoramento na Universidade de Aveiro.

Os dados apresentados nesta dissertação foram obtidos no âmbito de uma investigação de doutoramento em curso na Universidade de Aveiro, desenvolvida pela Mestra Carla Domingues sob orientação do Prof. Doutor Henrique Queiroga, sob o tema “*Uso de ferramentas genéticas para avaliação das escalas espaciais de dispersão de invertebrados marinhos ao longo da costa Portuguesa*”. Participei no apoio ao trabalho de campo, à triagem de amostras e à identificação das megalopas colhidas durante o programa de amostragem desenvolvido no ano de 2006, e na análise estatística dos dados com vista à identificação dos agentes físicos e comportamentais que controlam a variabilidade temporal do suprimento de megalopas de *Carcinus maenas* na Ria de Aveiro durante o referido ano.

## **Agradecimentos**

Este trabalho só foi possível graças ao apoio de muitas pessoas que me ajudaram a nível pessoal e profissional. Gostava de deixar a estas pessoas os meus mais sinceros agradecimentos e dedicar-lhes este trabalho.

Em particular, e em primeiro lugar, quero agradecer ao meu orientador Prof. Henrique Queiroga que me conduziu neste trabalho e que partilhou comigo a sua vasta experiência e conhecimento nesta área da ecologia marinha, suscitando o meu interesse pela mesma. Quero especialmente agradecer o facto de ter estado sempre presente quando precisei.

Agradeço também à minha orientadora Prof<sup>a</sup>. Alexandra Chícharo pelo apoio e aconselhamento prestado, bem como pelo tempo dedicado a este trabalho.

À Carla, que me acolheu em Aveiro, e com quem dividi o peso das redes e trabalho prático diário após as recolhas matinais. A ela também, pela amizade e apoio, e por me ter guiado pelos corredores da Universidade e cidade de Aveiro até aos mais interessantes sítios.

À minha segunda colega de laboratório Patrícia com quem partilhei hilariantes momentos de angústia luso-suiça, que para além de companheira e comentadora de jogos de futebol do Euro, contribuiu com o seu espírito crítico para o trabalho.

Às minhas grandes amigas da Universidade do Algarve que me apoiaram sempre e que estiveram presentes durante todo o meu percurso académico. Li, Shikha, Marta, Paula e Vera foram vocês as responsáveis pelos momentos mais felizes na minha condição de estudante.

Um grande beijinho para todos os colegas e amigos de BMP que estiveram comigo nesta marcante etapa de uma vida, sempre resistentes e reinando a boa disposição.

À Xana e aos restantes colegas do Lab.2.51, pelos famosos jantares e horas de convívio entre inúmeros PCR's. Xana, agradeço-te a enorme paciência que me dedicaste.

Também à minha amiga de uma vida, Vanessa, que apesar de não ser entendida nestes assuntos esteve sempre disponível para ouvir e discutir as mais diversas teorias. Obrigada pela paciência.

Por fim ao meu namorado, JP, que fez tudo o que os outros fizeram e mais um bocadinho!

Em último, quero agradecer à minha família, por me terem ajudado a atingir os meus objectivos pessoais.

## **Resumo**

Muitos invertebrados marinhos apresentam uma fase planctónica com desenvolvimento larvar no mar, capaz de grande dispersão. Para concluírem o ciclo de vida dependem de correntes favoráveis à migração de regresso das larvas aos locais de maternidade.

Este estudo pretendeu investigar os processos envolvidos no transporte de megalopas de *Carcinus maenas* para a Ria de Aveiro, ao analisar a influência dos ventos que sopram paralelamente à costa (ventos N-S) e das marés na variabilidade intra-anual de fornecimento destas larvas. Para análise, obtiveram-se dados diários entre Março e Junho (2006) de: amplitude de maré (DTR), nível subtidal do mar (SSL), ventos NCEP e abundância de megalopas no Canal de Mira, recolhidas a partir de duas redes de plâncton, à superfície e no fundo da coluna de água.

As variações de SSL e predominância dos ventos Norte foram consistentes com a presença de afloramento costeiro na costa noroeste portuguesa. A intensidade de ventos N-S apresentou uma correlação positiva com SSL para atrasos de -1 e 0 dias, indicando a presença de uma resposta rápida de divergência e convergência costeira da camada de Ekman. O fornecimento de megalopas apresentou um padrão com pulsos distintos a ocorrerem em períodos quinzenais de marés vivas. As magnitudes de fornecimento estiveram positivamente associadas ao relaxamento e reversão dos ventos Norte, indicando que as larvas foram transportadas em direcção à costa durante convergência costeira da camada de Ekman. O atraso na resposta entre o fornecimento e o forçamento do vento foi de -1 dias. Este encontra-se em conformidade com a possibilidade das larvas ficarem retidas na plataforma continental interior, pela presença de um padrão de migração nictemeral (DVM) durante a circulação de afloramento costeiro. À entrada da Ria, as megalopas parecem ter utilizado o transporte selectivo pelas correntes de maré (STST) para promover a imigração para dentro do estuário.

**Palavras chave:** *Carcinus maenas*, megalopas, padrões de fornecimento, vento, marés, Ria de Aveiro

## **Abstract**

Many marine invertebrates present a planktonic phase of development in the sea capable of large dispersion. They generally depend on favourable currents to migrate back to maternity areas to finish their life cycle.

This study intended to investigate the involved processes in dispersion and transport of the green crab *Carcinus maenas* megalopae to the Ria de Aveiro estuary (NW Portugal) by analysing alongshore wind and tidal forcing on the intra-annual variability of megalopae supply. In order to achieve this analysis daily data were collected during Spring and Summer months (March to June) for tidal amplitude (DTR), subtidal sea level (SSL), NCEP winds of the study area, and abundance of megalopae in one of the Ria de Aveiro channels (Canal de Mira). The latter were collected through the use of two planktonic nets, located at the surface and at the bottom of the water column.

Variations in SSL and predominance of northerly winds were consistent with the presence of upwelling events in the Northwestern Portuguese coast. Alongshore wind intensity was positively correlated to SSL variations for time lags of -1 and 0 days, showing that winds preceded coastal convergence and divergence of the Ekman layer. Supply of megalopae showed a fortnightly periodicity with distinct pulses of supply occurring during spring tides. The magnitudes of supply was positively associated with relaxation and reversion of northerly winds, indicating that larvae were transported shoreward by the convergence of the surface Ekman layer. Delay of supply in relation to alongshore wind was detected for -1 days. This delay is consistent with a possible retention of megalopae in the innershelf as a result of diel vertical migration (DVM) during upwelling circulation. At the entrance of Ria de Aveiro, megalopae seem to have used Selective Tidal Stream Transport (STST) in order to migrate into the estuary.

**Key-words:** *Carcinus maenas*, megalopae, supply patterns, wind, tides, Ria de Aveiro

## Índice

<b>1. Introdução</b> .....	1
1. 1. Mecanismos de transporte oceanográfico perpendicular à linha de costa .....	5
1.1.1. Influência do vento .....	5
1.1.2. Influência das marés .....	9
1.2. Mecanismos de imigração para o estuário perto da costa: influência das correntes de maré e de padrões comportamentais de migração vertical .....	11
1.3. Oceanografia da costa oeste portuguesa e possíveis mecanismos de transporte larvar perpendicular à linha de costa .....	13
1. 4. <i>Carcinus maenas</i> : Distribuição, importância ecológica e biologia .....	15
1. 5. Objectivos e hipóteses propostas .....	17
<b>2. Material e Métodos</b> .....	18
2.1. Descrição do local sob estudo .....	18
2.2. Programa de amostragem de megalopas de <i>C. maenas</i> .....	21
2.2.1 Dados físicos .....	22
2.2.2 Dados de fornecimento de megalopas de <i>C. maenas</i> .....	23
2.3 Análise estatística dos dados .....	24
2. 3.1 Análise do efeito da maré no fornecimento de megalopas <i>C.maenas</i> .....	25
2.3.2 Efeito do vento sob o oceano e sob o fornecimento de megalopas <i>C. maenas</i> .....	25
2.3.3 Diferença entre a rede de superfície e fundo .....	27
<b>3. Resultados</b> .....	28
3. 1 Dados meteorológicos e oceanográficos .....	28
3. 2 Dados de fornecimento de megalopas de <i>C. maenas</i> .....	32
3. 3 Forçamento da maré no fornecimento de megalopas .....	33
3.4 Diferença entre a rede de superfície e fundo .....	37
3. 5 Forçamento do vento no fornecimento de megalopas de <i>C. maenas</i> .....	38

<b>4. Discussão</b> .....	40
4. 1. Efeito da maré no fornecimento de megalopas de <i>C. maenas</i> na Ria de Aveiro .....	40
4. 2. Padrões climatológicos e oceanográficos vigentes na costa NW portuguesa durante o período de estudo .....	45
4. 3. Efeito do vento no fornecimento de megalopas <i>C. maenas</i> na Ria de Aveiro .....	46
<b>5. Conclusão</b> .....	55
<b>6. Referências Bibliográficas</b> .....	57
<b>Apêndice</b> .....	70

## Índice de Figuras

<b>Figura 1</b> Ilustração do sistema lagunar da Ria de Aveiro e estação de amostragem ...	20
<b>Figura 2 (a, b e c)</b> . Representação gráfica das variáveis ambientais durante o período de estudo. Componente de tensão do vento N-S e E-W <b>(a)</b> . Temperatura da superfície do mar na costa (SST) e anomalia negativa SST na costa <b>(b)</b> Amplitude de maré e nível subtidal do mar (SSL) <b>(c)</b> .....	29
<b>Figura 3:</b> Correlograma de correlação cruzada entre as séries temporais: componente de tensão do vento N-S e nível subtidal do mar durante o período de estudo..	30
<b>Figura 4.</b> Correlograma de correlação cruzada entre as séries temporais: componente de tensão do vento N-S e temperatura superficial do mar (SST) durante o período de estudo .....	31
<b>Figura 5</b> Periodograma de análise espectral sobre a série temporal da componente de tensão do vento N-S.....	32
<b>Figura 6</b> Representação gráfica da série temporal de fornecimento de megalopas da espécie <i>C. maenas</i> na Ria de Aveiro .....	33
<b>Figura 7 (a e b)</b> Autocorrelação da série temporal de fornecimento de megalopas na Ria de Aveiro nos últimos três meses de amostragem <b>(a)</b> e do período de estudo <b>(b)</b> .....	34
<b>Figura 8 (a e b)</b> Periodograma dos resultados de análise espectral da série temporal de megalopas <i>C. maenas</i> nos últimos 2 meses <b>(a)</b> e durante todo o período de estudo <b>(b)</b> .....	35
<b>Figura 9</b> Correlograma de correlação cruzada entre a série temporal de amplitude de maré e de megalopas para os últimos dois meses de estudo .....	36

**Figura 10** Correlograma de correlação cruzada entre a série temporal de amplitude de maré e de megalopas para todo o período de estudo ..... 37

## 1. Introdução

Os invertebrados marinhos bentônicos possuem geralmente um ciclo de vida bastante complexo, onde se destacam duas fases morfológica- e ecologicamente distintas: fase juvenil/adulto e fase larvar (Pechenik, 1999). As formas adultas são geralmente sésseis ou sedentárias, contrastando com as formas larvares que são planctônicas e capazes de grande dispersão (Farrell *et al.* 1991).

Em espécies estuarinas as larvas planctônicas passam por dois tipos gerais de estratégias de dispersão: (1) retenção larvar dentro do estuário; ou (2) exportação dos primeiros estádios larvares para o mar e subsequente migração de retorno ao estuário pelos estádios de pós-larva ou de juvenil (Shanks, 1995). Neste caso, o desenvolvimento larvar realiza-se nas águas sobre a plataforma continental e tem uma duração de semanas a meses, dependendo das espécies. Durante este processo a sobrevivência larvar depende de factores biológicos e físicos de: disponibilidade de alimento, abundância de predadores, temperatura e dispersão pelas correntes oceânicas (Cowen, 2002).

Apesar da existência da estratégia de retenção larvar poder fornecer à priori um importante contributo para as populações adultas (Christy & Morgan, 1998), evitando-se a perda de indivíduos advectados para o largo da costa, verifica-se que a maioria das espécies de invertebrados marinhos segue uma estratégia de exportação dos primeiros estádios larvares para o mar (Epifanio, 1988; McCounaugh, 1988). Perante esta evidência, existe grande especulação na literatura sobre quais as presumíveis vantagens aliadas à produção de larvas planctônicas que se dispersam para longe do habitat natal.

Existe a concordância geral de que as larvas planctônicas podem contribuir para aumentar a persistência das espécies, uma vez que a dispersão para longe do habitat natal aumenta também a probabilidade de transporte para outras áreas (Bilton *et al.*, 2002). As larvas planctônicas podem assim actuar como agentes que promovem o fluxo genético entre populações separadas, garantindo-se desta forma a persistência das espécies, sujeitas a um ambiente costeiro em constante evolução geomorfológica (Bilton *et al.* 2002, Todd, 1998; Weber *et al.* 2000; Strathmann *et al.*, 2002). Recentemente, atribui-se também à estratégia de exportação larvar a vantagem do desenvolvimento larvar no mar se desenrolar sob condições físico – químicas e biológicas mais estáveis (Pechenik, 1999). As condições

físicas, nomeadamente a elevada pressão osmótica e stress térmico, bem como as condições biológicas de intensa predação pelágica, exigem adaptações especiais. Assim, ao realizarem o desenvolvimento no mar, as larvas evitariam estes constrangimentos. De facto, as larvas exportadas de crustáceos decápodes não apresentam defesas químicas, crípticas ou anatómicas contra a predação, o que suporta esta teoria (Queiroga & Blanton, 2005).

Para completarem o ciclo de vida, as larvas têm que ser novamente transportadas até às zonas costeiras que são propícias ao desenvolvimento dos juvenis a adultos (Shanks, 1995). Esta migração de retorno ao sistema constitui uma etapa crítica no ciclo de vida destes organismos, uma vez que as larvas, sujeitas às correntes oceanográficas, podem ser transportadas para longe dos locais de assentamento após o desenvolvimento larvar ter terminado. Quando, nesta altura, o habitat apropriado não está disponível, ocorrem elevadas taxas de mortalidade e conseqüentemente baixo recrutamento às populações adultas (Shanks, 1995; Shanks & Brink, 2005).

Dadas as grandes flutuações experimentadas por muitas espécies costeiras e estuarinas, incluindo espécies comerciais de crustáceos, peixes e moluscos, tem havido um grande esforço de investigação em identificar quais os factores que determinam/limitam a estrutura das populações (Roughgarden *et al.*, 1985; 1988; 1991; Farrell *et al.*, 1991; Gaines & Bertness, 1992; Heck *et al.*, 2001).

Embora se assumisse inicialmente que as populações seriam reguladas por processos dependentes de densidade, onde o espaço e a disponibilidade de alimento seriam determinantes da estrutura e abundância das populações (Roughgarden *et al.*, 1988), vários autores têm apontado desde cedo a importância dos processos que actuam durante a fase planctónica na abundância e composição das comunidades bentónicas (Thorson, 1950).

Os trabalhos desenvolvidos por Roughgarden *et al.* (1985) e Gaines & Roughgarden (1985) demonstraram que as variações no recrutamento larvar são determinantes da estrutura populacional.

Em espécies de invertebrados bentónicos que apresentam desenvolvimento larvar no mar, o recrutamento inclui essencialmente dois processos distintos: (1) pré-assentamento e (2) pós-assentamento (Luckenbach, 1984). Os processos de pré-assentamento ocorrem durante a fase pelágica das espécies e incluem as seguintes etapas:

desenvolvimento larvar no mar e fornecimento de larvas até aos locais adequados para posterior assentamento. Os processos de pós-assentamento ocorrem durante a fase juvenil bentónica das espécies, e referem-se a processos como a predação, competição, canibalismo e dispersão, que são dependentes da densidade populacional (Cowen *et al.*, 2002; Eggleston *et al.*, 1998).

Para compreender quais as causas de variabilidade de recrutamento nestas espécies, é fundamental distinguir a contribuição de cada um destes processos (Levin, 1994).

Vários estudos têm vindo a demonstrar que as variações no recrutamento de espécies de invertebrados marinhos se devem essencialmente a variações espaciais e temporais de fornecimento de larvas ao habitat adulto (processos de pré-assentamento). O fornecimento larvar apresenta-se assim como factor determinante de recrutamento e conseqüentemente da estrutura populacional (Roughgarden *et al.* 1988; Gaines & Bertness, 1992; Whale & Incze, 1997). Apesar do fornecimento larvar não ser apenas determinado pela circulação oceanográfica, mas também por factores biológicos (i.e. predação e disponibilidade de alimento), os invertebrados marinhos bentónicos dependem por último do transporte direccionado ao habitat juvenil ou habitat adulto (Cowen, 2002).

Desta forma, reconhecer quais os processos envolvidos no transporte larvar tem sido objecto de grande estudo na área da ecologia marinha, sendo uma questão fundamental para compreender e prever os padrões de distribuição espacial e temporal das espécies de invertebrados marinhos bentónicos (Roughgarden *et al.* 1988; 1991; Farrell *et al.*, 1991; Queiroga *et al.*, 2006).

Dados os processos que dominam a circulação oceânica serem diferentes dos processos que dominam a circulação costeira/estuarina, as larvas ao realizarem a passagem de um sistema para o outro experimentam também diferentes mecanismos de transporte (Epifanio & Garvine, 2001; Sponaugle *et al.*, 2002).

Neste sentido, a imigração de retorno ao sistema estuarino é geralmente vista como um processo que inclui duas etapas distintas de acordo com os diferentes factores ambientais vigentes nas águas neríticas e nas águas costeiras: (1) transporte perpendicular à linha de costa e (2) passagem através de canais de entrada até que sejam encontrados os locais propícios ao desenvolvimento juvenil (Boehlert & Mundy, 1988, Shanks, 1995).

Embora tenha sido examinada uma grande variedade de mecanismos de transporte larvar direccionado à costa, existem muitas evidências que apontam o transporte de Ekman (Jones & Epifanio, 1995; Little & Epifanio, 1991; McConnaughey *et al.*, 1992), as ondas internas (Shanks, 1983; 1988), os *internal tidal bores* (Pineda 1991; 1994) e as frentes de afloramento (Roughgarden *et al.* 1991; Farrell *et al.*, 1991) no transporte de vários *taxa* de invertebrados marinhos de regresso ao ambiente costeiro. Existe uma concordância geral de que a capacidade natatória horizontal das larvas é de menor importância no que respeita ao transporte larvar (Shanks, 1995). Desta forma, o transporte larvar resulta essencialmente da interacção dos processos oceanográficos com a distribuição vertical das larvas na coluna de água (Roughgarden *et al.*, 1988; Shanks, 1995).

Após o transporte em direcção à costa, as larvas enfrentam o problema adicional de imigração para o estuário. Perto da costa, a circulação é fortemente determinada pelo ciclo de marés (Paula *et al.*, 2001), sendo que ao efectuarem a passagem através de canais de entrada e a montante do estuário as larvas enfrentem correntes favoráveis e desfavoráveis (enchentes e vazantes) a este transporte (Power, 1997). Muitos estudos têm demonstrado que este ocorre por meio do mecanismo de transporte selectivo por correntes de maré (STST), no qual as larvas mediam a posição na coluna de água por forma a promoverem o transporte a montante e a retenção no estuário (Forward & Tankersley., 2001)

No presente estudo são investigados os padrões temporais de fornecimento de larvas da espécie *Carcinus maenas* na Ria de Aveiro. Pretende-se examinar quais os mecanismos que estão envolvidos no transporte de larvas perpendicularmente à linha de costa e no processo de imigração para dentro do estuário ao estabelecer uma relação entre as variáveis ambientais e as variações temporais de fornecimento nesta espécie.

A espécie em estudo tem sido um dos invertebrados marinhos mais bem estudados a nível global, devido em parte à extensa distribuição geográfica que apresenta e à importância que desempenha na dinâmica e estruturação das populações marinhas (Carlton & Cohen, 2003; Cohen *et al.* 1995). Este caranguejo forma largas populações em estuários, sendo que no caso de Portugal a população residente na Ria de Aveiro é talvez a mais importante, onde tem sustentado uma pesca comercial, única na Europa (Queiroga, 1996), mas que tem vindo a reduzir a sua importância devido a fortes pressões de pesca (Queiroga, comunicação pessoal, 2006). Para além destes aspectos, *C. maenas* apresenta ainda um

ciclo de vida que inclui uma fase larvar planctónica relativamente longa e capaz de grande dispersão. Assim sendo, *C. maenas* constitui um excelente modelo para determinar quais os processos oceanográficos envolvidos no transporte destas larvas às populações adultas.

Neste capítulo, são considerados os processos oceanográficos que têm recolhido maiores evidências como mecanismos de transporte perpendicular à linha de costa, bem como os mecanismos envolvidos no transporte para e a montante do estuário. Descrevem-se ainda as características oceanográficas da costa oeste portuguesa que podem exercer influência sobre o transporte de larvas, avaliando-se também a importância ecológica da espécie em questão e as características biológicas implicadas na dispersão larvar. Por fim são apresentados as hipóteses propostas neste estudo.

### **1. 1 Mecanismos de transporte oceanográfico perpendicular à linha de costa**

O fluxo na plataforma continental é induzido por três agentes principais: o vento; as marés e as frentes (geradas por diferenças de densidades associadas a descargas estuarinas ou a processos de interacção entre as águas costeiras e as águas neríticas) (Sponaugle *et al.*, 2002; Queiroga & Blanton, 2005). A importância relativa destes agentes varia geograficamente (Epifanio & Garvine, 2001). Desta forma, têm sido identificados diferentes mecanismos envolvidos no transporte larvar em direcção à costa conforme os agentes dominantes de forçamento nas diferentes áreas. Um grande número de evidências aponta como mecanismos principais no transporte de vários taxa de invertebrados marinhos em direcção à costa: a circulação induzida pelo vento (transporte de Ekman), as ondas internas, e as frentes de afloramento costeiro (Poulin *et al.*, 2002a).

#### **1.1.1 Influência do vento**

O vento é o principal agente de forçamento da circulação nos oceanos (Cowen, 2002). A forma como o vento induz a circulação pode ser descrita através do modelo de Ekman (Wing *et al.* 1995a). Segundo este modelo, o vento ao soprar sobre a superfície do mar arrasta as massas de águas superficiais, levando-as a se movimentarem a uma velocidade de 2 – 3 % em relação à do vento (correntes superficiais). Devido à força de Coriolis, que resulta da rotação da Terra à volta do seu eixo, estas águas superficiais são desviadas para a direita no Hemisfério Norte e para a esquerda no Hemisfério Sul a um

ângulo de 10 – 45° da direcção do vento (transporte de Ekman). Por sua vez, as camadas superficiais de água arrastam as camadas de água imediatamente inferiores, sendo estas igualmente desviadas pela força de Coriolis. Uma vez que este processo ocorre por fricção entre camadas de águas inferiores consecutivas, as correntes induzidas pelo vento não só tendem a perder velocidade com a profundidade, como também, são desviadas a um ângulo que aumenta constantemente em relação à direcção do vento (Espiral de Ekman) (Shanks, 1995).

A importância ecológica do forçamento do vento provém de muitos estudos realizados nas fronteiras Este das principais bacias hidrográficas do Hemisfério Norte. Nestas costas, o afloramento costeiro de águas mais frias e densas é uma característica oceanográfica dominante (Poulin *et al.*, 2002a).

O aparecimento deste fenómeno está associado à circulação atmosférica local que é fortemente determinada pela migração meridional dos principais anticiclones subtropicais do Hemisfério Norte. Estes sistemas de altas pressões geram caracteristicamente ventos que sopram em direcção ao Equador ao longo das margens continentais oeste (Hsueh & O'Brien, 1971).

Na presença destes ventos, o transporte de Ekman resulta em divergência das águas costeiras superficiais para o largo da costa. Em consequência, ocorre um fluxo compensatório de massas de água de fundo e o afloramento destas na costa. Por sua vez, quando estes ventos relaxam ou mesmo revertem para ventos de Sul, dá-se a convergência costeira da camada de Ekman. Este processo favorece o aparecimento do fenómeno oceanográfico de submergência costeira, gerando-se um fluxo compensatório no fundo, no qual as águas costeiras são advectadas para o largo (Wing *et al.*, 1995 a).

Vários estudos têm implicado a dinâmica de afloramento costeiro e de submergência costeira no transporte perpendicular de larvas à linha de costa, particularmente em áreas onde estes fenómenos são uma característica recorrente da circulação oceanográfica (Roughgarden *et al.*, 1988; Farrel *et al.*, 1991; Roughgarden *et al.*, 1991; Shanks *et al.*, 2000).

O fenómeno de submergência costeira pode providenciar um mecanismo evidente de transporte de larvas neustónicas para o estuário, pois a convergência costeira das águas superficiais resulta em aumento do nível do mar perto da boca do estuário e

consequentemente em grande fluxo subtidal para dentro deste sistema (Little & Epifanio, 1991; Jones & Epifanio, 1995). Contrariamente, o fenómeno de afloramento costeiro poderia em condições prolongadas levar à dispersão das larvas neustónicas para longe dos habitats de maternidade e resultar em baixo recrutamento às populações adultas (Shanks *et al.*, 2000), já que a persistência deste fenómeno resulta na advecção das massas de água superficiais para longe destas áreas. Se não ocorrer retenção larvar e as larvas permanecerem na camada superficial da coluna de água, estas podem ser advectadas para zonas desfavoráveis o que pode resultar em grandes taxas de mortalidade e baixos níveis de recrutamento larvar (Roughgarden *et al.*, 1988; Connolly & Roughgarden, 1998; Connolly *et al.*, 2001).

Perante evidências de que as taxas de assentamento de populações de cracas na costa central da Califórnia aumentavam após períodos de relaxamento de ventos de Norte que favorecem o fenómeno de afloramento costeiro, Farrell *et al.* (1991) e Roughgarden *et al.* (1991) propuseram a hipótese de que as larvas se concentrariam numa frente oceânica ao largo da costa (frente de afloramento). Segundo estes autores, durante períodos de relaxamento deste ventos ou mesmo de reversão para ventos de Sul, a frente movimentar-se-ia em direcção à costa, acabando por colidir e por dar origem a um pulso de fornecimento de larvas. Connolly & Roughgarden (1998) e Connolly *et al.* (2001) referem adicionalmente que a distância desta frente em relação à costa varia em relação inversa à intensidade de afloramento costeiro, explicando desta forma que o gradiente de latitude no recrutamento de populações de cracas entre a costa da Califórnia e Oregon (EUA) corresponde a um gradiente de latitude de afloramento costeiro.

A existência de uma frente de afloramento que concentra e que transporta diferentes taxas de invertebrados marinhos em direcção à costa, durante períodos de relaxamento de ventos de Norte, foi adicionalmente demonstrada por Shanks *et al.* (2000) na costa da Califórnia.

A frente de afloramento gera-se durante o fenómeno de afloramento costeiro e marca a fronteira (gradiente horizontal) entre as águas menos densas (águas costeiras) e as águas sub-superficiais que afloraram (águas frias e ricas em nutrientes) (Roughgarden, 1991; Shanks, 2000). Na ausência de fortes tensões de vento e de mistura vertical, espera-se que esta estrutura frontal se mantenha intacta (Shanks *et al.*, 2000). Quando ocorre o

relaxamento dos ventos que estão na sua origem, gera-se um fluxo por diferença de densidades que leva: (1) à subducção das águas que afloraram na frente de afloramento e (2) à advecção das águas superficiais em direcção à costa (Shanks *et al.*, 2000).

Este processo só poderá constituir um mecanismo eficaz de transporte larvar perpendicular à linha de costa no caso das larvas apresentarem comportamentos que lhes permitam manter uma posição superficial na zona de convergência, evitando assim o fluxo de subducção (Roughgarden *et al.*, 1988; 1991; Farrell *et al.*, 1991).

Muitos estudos referem ainda a importância de padrões comportamentais de migração vertical em larvas de decápodes que por interacção com os processos oceanográficos determinam o transporte a que vão ser sujeitas (Poulin *et al.*, 2002 a, b; Shanks & Brink, 2005; Marta-Almeida *et al.*, 2006). A presença de um padrão de migração nictemeral (DVM), onde as larvas ascendem na coluna de água durante a noite, permanecendo no fundo durante o dia, é um fenómeno comum entre espécies de zooplâncton (Queiroga & Blanton, 2005). Estudos como os de Marta-Almeida *et al.* (2006) têm vindo a demonstrar que este pode constituir um mecanismo eficiente a promover a retenção de larvas de *C. maenas* na plataforma continental interior durante persistência do fenómeno de afloramento costeiro. Tal deve-se ao facto das larvas poderem mediar a posição na coluna de água num ambiente marcado pela presença de dois fluxos opostos, na superfície e no fundo. Outros padrões de migração vertical diária, como é o caso da migração nictemeral reversa (RDVM), promove não só a retenção durante a circulação de afloramento costeiro, como também o transporte de *Conchelopas conchelopas* (gastrópodes) em direcção à costa (Poulin *et al.*, 2002 a, b). Para além dos padrões de migração vertical diária, tem-se também demonstrado que algumas larvas de bivalves respondem activamente às correntes verticais que se geram junto à costa em situações de submergência e de afloramento. Nestas espécies as larvas têm tendência a manter uma dada profundidade, deste modo evitando o transporte para as camadas superficial ou para a camada do fundo e promovendo a retenção na plataforma continental interior (Shanks & Brink, 2005).

### 1. 1. 2 Influência das marés

As marés resultam dos campos gravíticos da lua e do sol que causam alterações cíclicas no nível do mar (Barnwell, 1976).

Atendendo às forças astronómicas periódicas responsáveis pelas marés, estas podem ser descritas nos diferentes locais pelos constituintes tidais semi-diurnos: lunar  $M_2$  (12, 42 h) e solar  $S_2$  (12,00 h), e pelos constituintes tidais diurnos:  $K_1$  (23,93h) e  $O_1$  (25, 82h) (Barnwell, 1976).

A interacção entre  $M_2$  e  $S_2$  é responsável pelo ciclo de marés: marés vivas - marés mortas, que ocorre com um período aproximado de 14 dias. Quando a lua se encontra em conjunção com o sol (lua cheia e lua nova), as forças gravíticas, que geram as marés, actuam em conjunto, causando as marés vivas (marés de maior amplitude). Em períodos de quadratura da lua (quarto crescente e quarto minguante), estas forças estão opostas, originando amplitudes mínimas de maré, isto é as marés mortas. Os constituintes tidais diurnos  $K_1$  e  $O_1$  regulam o grau de desigualdades diurnas entre a altura das duas marés-altas ou das duas marés baixas diárias. Estas desigualdades variam conforme a inclinação da lua e em menor relevo da inclinação do sol. Assim, quanto maior a inclinação da lua a Norte ou a Sul, mais pronunciadas são as desigualdades, em contrapartida, quando a lua está próxima do Equador, estas desigualdade são mínimas (Barnwell, 1976; Gross, 1995)

As características das marés dependem assim da magnitude relativa dos diferentes constituintes tidais nesse mesmo local. Conforme a dominância de uns em relação aos outros ocorrem diferentes regimes de maré: semi-diurno, diurno ou misto, bem como diferenças de amplitude de maré no ciclo de marés vivas – marés mortas, observados nos diferentes locais do globo (Queiroga & Blanton, 2005).

Quando as marés interagem com a topografia da plataforma continental podem gerar ondas internas em águas termicamente estratificadas (Shanks, 1995).

Segundo alguns autores estas ondas podem constituir um importante mecanismo de transporte larvar perpendicular à linha de costa (Shanks, 1983; 1986; 1988; Shanks & Wright, 1987; Pineda 1991; 1994). Evidências que demonstram que as ondas internas são capazes de transportar as larvas até a costa têm sido recolhidas em costas com diferentes características tidais de amplitude de maré (mesotidais e microtidais): Carolina do Sul, Arquipélago de S. Juan, Ilhas da Nova Zelândia entre outros.

As ondas internas são geradas pelas correntes de maré (vazantes) que ao fluírem sobre a borda da plataforma continental produzem ondas na termoclina, que ficam topograficamente retidas nesta zona. Enquanto decorrem as vazantes as ondas permanecem retidas, sendo que no estófo da maré libertam-se e propagam-se em direcção à costa, podendo atingir grandes amplitudes dependendo da extensão e inclinação da plataforma (Shanks, 1995).

Tem-se atribuído bastante importância ecológica a este processo, uma vez que a propagação de ondas internas implica mistura vertical da coluna de água e redistribuição de nutrientes. Pode ainda fornecer pulsos de fitoplâncton para as camadas mais fundas de água, funcionando como um mecanismo importante de acoplação alimentar bento-pelágica (Witman *et al.*, 1993).

Nos estudos realizados por Shanks (1983; 1986; 1988) e por Kingsford & Choat (1986) propõe-se a hipótese de que invertebrados marinhos e peixes possam ser transportados em direcção à costa nas zonas de convergência destas ondas. As zonas de convergência formam-se através do fluxo gerado sobre as cristas das ondas internas (correntes superficiais) à medida que estas se propagam. No caso dos organismos apresentarem comportamentos que lhes permitam manter uma posição superficial na coluna de água, vão promover a retenção nas zonas de convergência e o transporte em direcção à costa.

Se a amplitude das ondas internas for suficientemente elevada, pode ainda ocorrer ruptura da frente na termoclina, dando origem a um *internal tidal bore*. Estas estruturas internas podem transportar massas de água sub-superficiais em direcção à costa que se manifestam como um tipo de afloramento costeiro (Pineda, 1994). Quando este processo ocorre, cria-se um desequilíbrio horizontal de pressão hidrostática entre as águas superficiais na costa (mais densas) e as águas superficiais situadas ao largo da costa (menos densas). Em resposta, gera-se um fluxo de águas superficiais menos densas, direccionado para à costa, e um fluxo de fundo de águas mais densas, direccionado para o largo da costa (Pineda, 1994). Desta forma, os *internal tidal bores* têm sido implicados no transporte de larvas em direcção à costa, no caso destas estarem concentradas na termoclina ou perto da interface desta com o fundo (Pineda, 1991), e em situações em que estas estão concentradas à superfície da coluna de água (larvas neustónicas) (Pineda, 1994).

## **1. 2 Mecanismos de imigração para o estuário perto da costa: influência das correntes de maré e de padrões comportamentais de migração vertical**

A circulação hidrológica perto da costa é geralmente dominada por processos determinísticos relacionados com o ciclo de maré. Tal deve-se ao facto das amplitudes de maré serem consideravelmente superiores perto da costa (Sauvaget *et al.*, 2000) e aos constrangimentos geomorfológicos, em particular baías ou estuários que reduzem os outros agentes de forçamento como o vento, acentuando as correntes de maré (Paula *et al.*, 2001).

Em estuários com influência de maré, a circulação hidrológica segue um padrão oscilatório característico (Hill, 1991). Em períodos de enchentes, a circulação é direccionada a montante do estuário, até ser atingido o nível máximo de maré. Após este período, ocorre viragem da maré e a circulação é essencialmente direccionada para o mar, até que seja atingido o valor mínimo de maré (Shanks, 1995).

O intervalo entre cada ciclo de maré segue um período de 12,4 h em estuários com um regime semi-diurno de marés, e um período de 24,8 h em estuários com um regime diurno de marés (Forward & Tankersley, 2001)

O padrão de circulação das correntes de maré origina uma circulação residual direccionada para o mar. A influência de água doce gera ainda uma circulação residual no estuário com fluxos opostos na superfície e no fundo, sendo que nas camadas superficiais ocorre fluxo de água em direcção ao mar, enquanto que nas camadas de fundo ocorre uma circulação gravitacional direccionada a montante do estuário (Shanks, 1995; Forward & Tankersley, 2001)

Desta forma, o fluxo em estuários é predominantemente direccionado para o mar nas camadas superficiais de água (Shanks, 1995; Forward & Tankersley, 2001; Queiroga & Blanton, 2005)

As velocidades máximas atingidas pelas enchentes e pelas vazantes são várias ordens de grandeza superiores às velocidades das correntes residuais. Devido a fricção com a topografia do fundo gera-se um perfil de velocidade que apresenta valores máximos perto da superfície, decrescendo para velocidades nulas no fundo (Hill, 1991; Forward & Tankersley, 2001).

As espécies estuarinas, que realizam a exportação dos primeiros estádios larvares para o mar e posterior retorno dos estádios de pós-larva ou de juvenil para o sistema

estuarino, enfrentam, de acordo com o padrão oscilatório das correntes de maré, fluxos alternados entre direcções favoráveis e direcções desfavoráveis aos processos de emigração e de imigração (Power, 1997).

Apesar das larvas planctónicas de muitas espécies de invertebrados marinhos e de peixes possuírem grandes capacidades natatórias, estas não são suficientes para promover um transporte horizontal unidireccional contra a acção das correntes tidais ou das correntes residuais (Queiroga *et al.*, 1997). No entanto, os organismos podem possuir características comportamentais nas quais seleccionam activamente as correntes tidais que são favoráveis ao transporte para o mar ou a montante do estuário (Power, 1997).

A presença de um comportamento rítmico de migração vertical em sincronia com o ciclo de maré pode ter uma grande influência no transporte horizontal das larvas. Este pode ser mediado através de um padrão de migração vertical, no qual as larvas ascendem na coluna de água durante uma determinada fase da maré, permanecendo no fundo durante a fase oposta de maré (transporte selectivo pelas correntes de maré (STST)) (Forward *et al.*, 1997).

Este comportamento de migração vertical tem sido apontado como mecanismo de transporte no processo de emigração e de imigração para o estuário, onde muitos estudos que examinaram a abundância e a distribuição de larvas em estuários reportam abundâncias máximas dos primeiros estádios larvares (zoés I) e de pós-larvas de caranguejos (megalopas) na superfície durante as vazantes e enchentes, respectivamente (Little & Epifano 1991; De Vries *et al.*, 1994; Queiroga, 1994; Lochmann *et al.*, 1995; Queiroga, 1998). O transporte a montante e a jusante do estuário deve-se a uma migração vertical tidal em sincronia com o constituinte semi-lunar  $M_2$ . No caso das megalopas, o transporte a montante de encontro aos locais de maternidade é assistido por um comportamento de migração de maré, onde estas assentam ou se movimentam relativamente perto do fundo durante as vazantes, evitando assim o deslocamento em direcção ao mar. Contrariamente, para maximizar o transporte a montante, estas pós-larvas ascendem na coluna de água durante as enchentes nocturnas (Tankersley *et al.*, 1995).

Este comportamento rítmico de migração vertical de maré pode ser desencadeado por: (1) ritmos endógenos de migração vertical ou (2) respostas comportamentais aos factores ambientais (Forward *et al.*, 1997). A presença de ritmos endógenos em sincronia

com a fase da maré é, no caso das espécies de Brachyura, observada em zoés e megalopas de *C. maenas* (Zeng & Naylor, 1996 a, b, c), zoés de *Rhithropanopeus harrissi* (Forward *et al.*; 1986; Cronin & Forward, 1983) e megalopas de *Uca* (Tankersley & Forward, 1994). No entanto, os ritmos de migração vertical que maximizam o transporte a montante do estuário são essencialmente desencadeados em megalopas de Brachyura pelos factores físicos presentes no meio.

A oscilação periódica do fluxo gerado pelas correntes de maré induz em simultâneo a variações cíclicas de pressão hidrostática, salinidade, temperatura e turbulência. Muitos estudos realizados em laboratório têm vindo a demonstrar que, para um grande número de espécies, estas variações funcionam como estímulos que desencadeiam um comportamento de migração vertical em sincronia com a fase da maré (Queiroga & Blanton, 2005). No caso dos decápodes marinhos, este comportamento tem sido extensivamente estudado em megalopas do caranguejo azul *Callinectes sapidus*, tendo sido propostos modelos que explicam a forma como o processo STST é desencadeado nesta espécie (Tankersley & Forward, 1995; Welch *et al.*, 1999; Welch & Forward, 2001).

Durante as enchentes ocorrem incrementos de salinidade que são responsáveis por uma resposta de ascensão de megalopas de *C. sapidus* na coluna de água (Tankersley & Forward, 1995). Por sua vez, a turbulência presente no meio estimula a actividade de natação destas larvas, sendo que estas mantêm a natação e a posição superficial na coluna de água enquanto decorrem as enchentes. Contrariamente, quando se dá o estófo da maré, as megalopas descendem na coluna de água em resposta à diminuição das correntes de maré e da turbulência. Durante as vazantes, as megalopas permanecem no fundo, uma vez que a actividade de natação é inibida pela diminuição de salinidade que ocorre nestas alturas e que se sobrepõe aos incrementos de turbulência (Welch *et al.*, 1999; Welch & Forward, 2001).

### **1.3 Oceanografia da costa oeste portuguesa e possíveis mecanismos de transporte larvar perpendicular à linha de costa**

A costa oeste Portuguesa estende-se desde as latitudes 37° N a 42° N, situando-se assim na margem Este do Atlântico Norte Subtropical. As características climatológicas e

oceanográficas vigentes na costa portuguesa são determinadas pela sua localização geográfica (Santos *et al.*, 2001). Na margem este do Atlântico Norte, a circulação das águas superficiais é essencialmente induzida pela tensão de vento (ventos alísios), pelo que o sistema de correntes corresponde em larga escala ao sistema climatológico de ventos (alísios) (Frouin *et al.*, 1990). Em períodos temporais mais curtos, períodos sazonais ou de meso-escala, ocorrem flutuações importantes no sistema de ventos do Atlântico Norte que alteram o padrão de circulação superficial (Frouin *et al.*, 1990). Estas flutuações ocorrem devido à migração meridional (27°N - 33°N) do Anticiclone dos Açores (Fiúza *et al.*, 1982). O centro deste sistema de altas pressões localiza-se durante os meses de Verão na zona centro do Atlântico Norte, migrando posteriormente durante os meses de Inverno para Sul, para o largo da costa Africana (Haynes *et al.*, 1993). Em consequência desta migração, a diferença de pressões entre o centro do Anticiclone dos Açores e Portugal é bastante maior nos meses de Verão, gerando fortes tensões de ventos de noroeste na costa portuguesa. Por sua vez, durante os meses de Inverno, esta componente de vento enfraquece ou mesmo reverte para ventos que sopram do quadrante de Sul (Coelho *et al.*, 2002). Esta circulação sazonal atmosférica determina dois padrões típicos de circulação atmosférica e hidrológica, encontrados na costa oeste portuguesa.

Durante os meses de Verão, o afloramento costeiro de águas sub-superficiais mais frias, densas e ricas em nutrientes, é uma característica oceanográfica que domina a circulação hidrológica na margem continental portuguesa (plataforma continental e vertente continental) (Wooster *et al.* 1976). Associado a este fenómeno oceanográfico, gera-se uma corrente de água superficial que se estende ao longo da costa e que flui em direcção ao Equador. Este padrão de circulação hidrológica é desencadeado por ventos fortes que sopram de noroeste e que são caracteristicamente dominantes nos meses de Verão (Fiúza *et al.*, 1982; Jorge da Silva, 1992)

Durante o Inverno o padrão de circulação hidrológica é marcado por uma corrente superficial de água quente e de baixa densidade (Contracorrente Costeira de Portugal), que flui ao longo da vertente continental em direcção aos pólos. Esta corrente é parcialmente induzida pela convergência costeira da camada de Ekman que ocorre em resposta a fortes ventos que sopram de Sul e que predominam durante esta época (Frouin *et al.* 1990; Haynes & Barton 1990). Devido ao processo de convergência costeira, gera-se ainda o

fenómeno de submergência costeira, isto é, as águas superficiais costeiras submergem e produzem um fluxo compensatório dirigido para o largo (Fiúza *et al.*, 1982).

Para além destas correntes ocorre outro aspecto importante de circulação na costa NW portuguesa que é constituído pelas massas de água WIBP (Pluma Ibérica). Esta é originada pelas descargas de água doce dos vários rios que desaguam na costa NW Ibérica, formando uma camada fina de baixa salinidade à superfície do mar. Apesar da variação sazonal destas descargas, que diminuem substancialmente no Verão, a WIBP é um factor presente na circulação durante todo o ano (Peliz *et al.*, 2002). Embora a WIBP seja ainda pouco estudada, sabe-se que esta interage de forma complexa com a dinâmica de afloramento costeiro e submergência costeira. Durante condições de afloramento costeiro, estende a sua influência muito para além dos limites da plataforma continental, entrando assim em contacto com a área da Contracorrente Costeira de Portugal (Péliz *et al.*, 2007; Santos *et al.*, 2007).

#### **1. 4 *Carcinus maenas*: Distribuição, importância ecológica e biologia**

O caranguejo verde, *Carcinus maenas* (L.) (Decapoda, Brachyura, Portunidae) é um dos caranguejos mais comuns das praias rochosas e dos estuários europeus. Esta espécie ocupa uma grande variedade de habitats nas zonas intertidais e subtidais de baixa profundidade (Hunter & Naylor, 1993; Queiroga *et al.*, 1994).

As populações deste caranguejo são nativas da costa Europeia Atlântica e da costa Norte Africana (Roman & Palumbi, 2004), onde se encontram distribuídas desde a Noruega até ao Estreito de Gibraltar, estendendo a distribuição até à costa Mauritânia. São também encontradas populações nativas em latitude mais altas, na Islândia e nas Ilhas Faroe (Carlton & Cohen, 2003). Para além desta extensa distribuição geográfica nativa, esta espécie tem-se dispersado e estabelecido através de actividades humanas em cinco regiões adicionais, sendo uma espécie invasora das costas: Norte Americana Atlântica, Australiana, Japonesa e recentemente Norte Americana do Pacífico (Audet *et al.*, 1993; Carlton & Cohen, 2003) Estes acontecimentos, aliados à distribuição original da espécie, tornaram *C. maenas* num caranguejo cosmopolita das zonas temperadas (Sprung, 2001).

Dentro das características que permitiram que esta espécie se tornasse um invasor global, destaca-se a grande tolerância às condições ambientais, a grande capacidade

reprodutora, onde as fêmeas apresentam elevadas fecundidades, e a presença de um ciclo de vida complexo com uma fase planctónica de longa duração e capaz de grande dispersão (Jamieson *et al.*, 1998). Nas áreas onde se estabelece, esta espécie apresenta ter ainda um grande potencial para alterar extensivamente os ecossistemas existentes (Cohen *et al.*, 1995). Isto porque exerce um forte controlo sobre a abundância das espécies e sobre a estrutura das comunidades locais através de forte predação (Mascaró & Seed, 2001). Trata-se de um predador voraz que se alimenta de uma grande variedade de presas, em particular de bivalves (Enderlein *et al.*, 2003). Para além de ter uma elevada importância na dinâmica das populações locais, têm sido reportadas reduções na abundância de espécies comerciais de bivalves devido a predação por esta espécie (Cohen *et al.*, 1995)

Assim sendo, *C. maenas* tem-se tornado num dos mais bem estudados invertebrados marinhos a nível global. Existe actualmente um grande esforço em determinar os impactos ecológicos e económicos associados à possibilidade da espécie alargar a sua distribuição (Cohen *et al.* 1995), bem como em identificar os factores físicos e a forma como estes actuam sobre as características biológicas no estabelecimento dos limites geográficos da espécie (deRivera *et al.*, 2006)

O ciclo de vida de *C. maenas* é complexo, sendo que esta espécie apresenta duas fases morfológica- e ecologicamente distintas: a fase larvar e a fase juvenil/ adulta. A fase larvar é constituída por 4 estádios planctónicos distintos de zoés (zoé I, II, III, IV) e por um estádio de megalopa que assenta e metamorforiza, dando origem aos juvenis e à fase bentónica (Rice & Ingle, 1975; Baeta *et al.*, 2005). A duração dos estádios larvares depende fortemente da temperatura (Dawirs, 1985). O tempo de desenvolvimento do primeiro estádio de zoé até ao estádio de megalopa varia entre 13 a 55 dias e de megalopa entre 6 a 28 dias a temperaturas que vão desde dos 12°C-25°C (Dawirs, 1985).

Tal como a grande maioria dos invertebrados marinhos estuarinos, *C. maenas* apresenta como estratégia de dispersão larvar a exportação dos primeiros estádios larvares (zoé I) para o mar e subsequente migração de retorno de megalopas para as áreas de maternidade. A estratégia de exportação larvar é assistida por padrões temporais e espaciais de emissão larvar, onde as fêmeas ovadas migram até às zonas perto da boca do estuário para realizar a emissão dos primeiros estádios larvares. A emissão das larvas, realiza-se em sincronia com as vazantes nocturnas em alturas correspondentes às marés mortas (Queiroga

*et al.*, 1994). Esta estratégia é ainda acompanhada por ritmos endógenos de migração vertical dos zoés I que ascendem na coluna de água durante as vazantes para maximizarem o transporte para o mar (Queiroga *et al.*, 1994; 1997; Zeng & Naylor, 1996, a, b, c).

Após desenvolvimento no mar as megalopas efectuam o regresso ao habitat adulto. Aparentemente o processo de imigração para dentro do estuário é acompanhado por um comportamento de migração vertical de *transporte selectivo pelas correntes de maré* (STST) onde as megalopas ascendem na coluna de água durante as enchentes, permanecendo no fundo durante as vazantes por forma a maximizarem o transporte a montante do estuário de encontro às zonas de maternidade (Queiroga, 1998).

### **1. 5 Objectivos e hipóteses propostas neste estudo**

Uma vez que o fenómeno de afloramento costeiro, causado pelos ventos que sopram de Norte, é uma característica oceanográfica recorrente da circulação costeira na costa NW portuguesa, refere-se a importância deste no fornecimento de megalopas na Ria de Aveiro. Pretende-se investigar o efeito da circulação induzida pelo vento no transporte destas larvas no sentido costa – largo, ao analisar a relação entre o número de megalopas na Ria de Aveiro e a intensidade de ventos de N-S. Como a oscilação destes ventos origina condições alternadas de divergência e convergência costeira da camada superficial de Ekman, pretende-se averiguar se o padrão de fornecimento pode ser em parte explicado por estas correntes. Para além destes processos oceanográficos, pretende-se adicionalmente verificar se as megalopas utilizam o mecanismo STST para promover a entrada no estuário, já que perto da costa dominam processos determinísticos relacionados como ciclo de maré que podem desencadear respostas comportamentais nestes organismos.

Desta forma, pretendem-se testar as seguintes hipóteses: (1) o fornecimento de megalopas aumenta em resposta ao relaxamento e à reversão dos ventos de Norte, já que durante estas alturas ocorre a convergência costeira da camada de Ekman, favorecendo-se o transporte em direcção à costa, e (2) as larvas apresentam um padrão de ocorrência em sincronia com o ciclo semi-lunar de amplitude de maré, utilizando o transporte selectivo pelas correntes de maré não apenas para maximizar o transporte a montante do estuário, mas também como mecanismo de entrada para o sistema.

## 2. Material e Métodos

### 2.1 Descrição do local sob estudo

A Ria de Aveiro é uma lagoa costeira de baixa profundidade (profundidade média de 1m) situada na costa noroeste de Portugal (40° 38'N, 8° 44'W). Com um comprimento e largura de 45 km e 10 km respectivamente, esta lagoa costeira cobre em períodos de marés vivas uma área de 83 km<sup>2</sup> nas marés-altas e 66 km<sup>2</sup> nas marés baixas (Dias *et al.*; 2000)

A lagoa encontra-se separada do oceano Atlântico por uma restinga arenosa, pelo que constitui a nível geomorfológico um estuário limitado por ilhas barreira segundo a classificação de estuários desenvolvida por Pritchard (1967).

A geometria da Ria de Aveiro é particularmente complexa e irregular, marcada por vários canais estreitos e ramificados e pela presença de zonas intertidais, tais como as planícies fluviais e os sapais (Cunha *et al.*; 1999) Estas zonas são, por sua vez, zonas de alta produtividade biológica, formando maternidades e habitats propícios ao desenvolvimento de um vasto leque de espécies, onde se incluem várias espécies comerciais de moluscos, peixes e crustáceos, (Lopes *et al.*; 2007) nomeadamente a espécie comercial *C. maenas* que está sob estudo (Queiroga *et al.*, 2006).

Dentro dos canais que marcam a geometria da Ria de Aveiro, destacam-se quatro canais principais bastante ramificados que irradiam da boca do estuário, os canais: Mira, S. Jacinto, Ílhavo e Espinheiro. As trocas com o oceano dão-se através de um canal artificial (Canal da Barra) bastante estreito com um comprimento de 1,3 km, uma largura de 350m e uma profundidade de 20m. Este canal constitui a única entrada de água do mar para este sistema (Fig 1) (Silva *et al.*, 2004).

A influência de maré é o principal factor que determina a circulação hidrológica na Ria de Aveiro. O prisma de maré na boca do estuário atinge em média 70 x 10<sup>6</sup> m<sup>3</sup> de água salgada. Por sua vez, a contribuição de água doce para este sistema é bastante mais baixa e deve-se principalmente à influência de dois rios: Vouga e Antuã. Estes dois rios desaguam na zona este da lagoa e contribuem com um total de 1,8 x 10<sup>6</sup> m<sup>3</sup> de água doce durante um ciclo tidal (Morgado *et al.*, 1993; Morgado *et al.*, 2006).

O regime de maré na boca do estuário é semi-diurno, com um alcance médio de maré de cerca de 2 m. Este é fortemente afectado pelo ciclo de marés vivas – marés mortas,

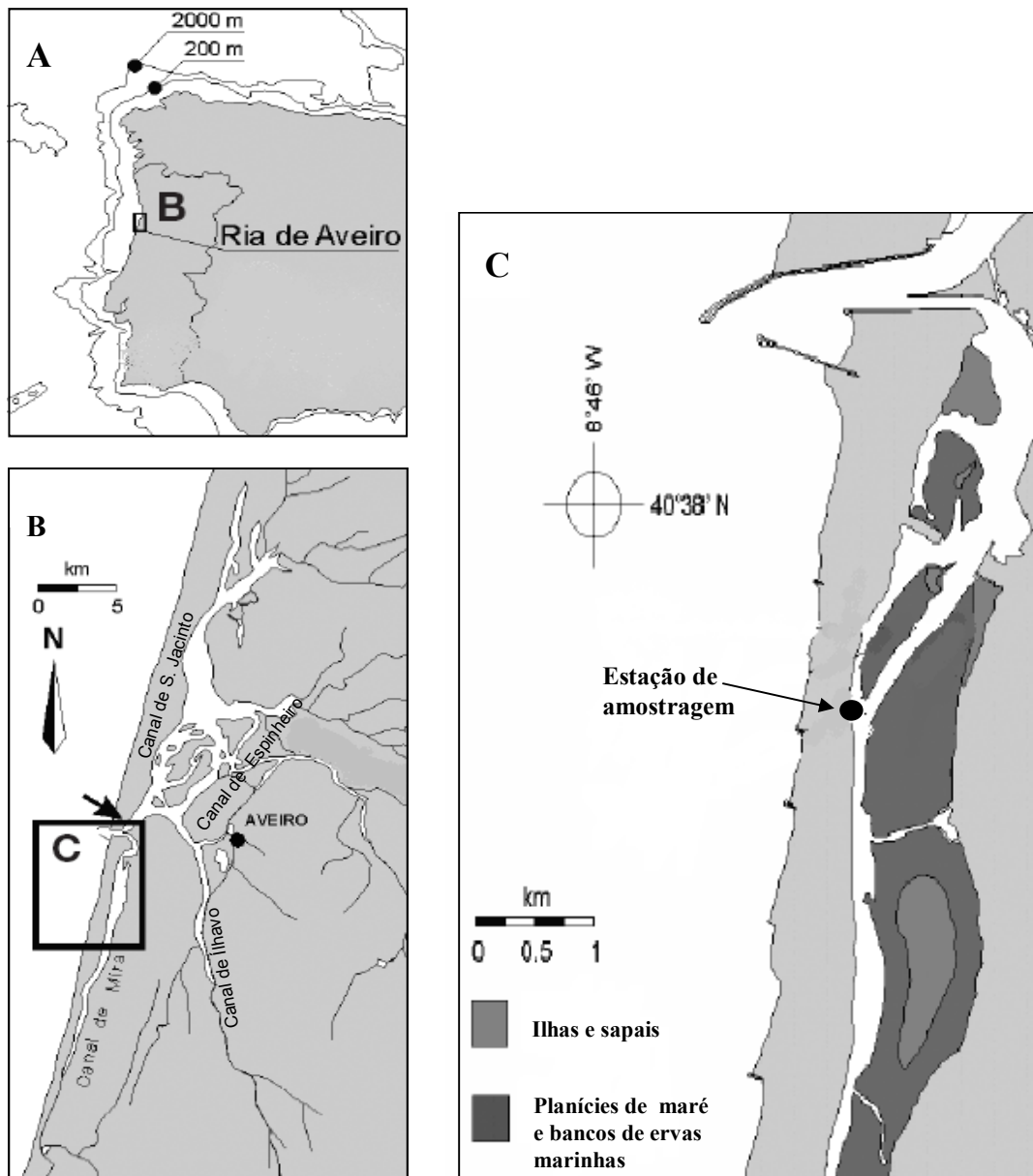
onde se registam valores máximos de 3,2 m e valores mínimos de 0,6 m, respectivamente (Dias *et al.*, 2000). As marés propagam-se a partir da boca do estuário e estão presentes em todo o sistema lagunar. O regime hidrológico na Ria de Aveiro é, assim, fortemente marcado por dois períodos temporais, nomeadamente o período de maré (regime semi-diurno) e o período semi-lunar (marés vivas - marés mortas) (Silva & Duck, 2001).

A amostragem foi realizada no Canal de Mira, aproximadamente a 4 km do canal de entrada da Ria de Aveiro. Este constitui o segundo maior canal da Ria, com largura e comprimento de 20 e 1 km, e estende-se a partir do canal de entrada da Ria de Aveiro paralelamente à linha de costa em direcção a sudoeste (Fig 1) (Abrantes *et al.*; 1999).

Durante as enchentes 20% do prisma de maré são desviados para o canal de Mira, sendo que no seu extremo Sul ocorre fornecimento contínuo de água doce através de um pequeno sistema de lagoas e ribeiras (Abrantes *et al.*; 1999; Morgado *et al.*; 2006).

As marés são assimétricas na zona de amostragem, sendo que a duração das enchentes excede a duração das vazantes (em cerca 25min). O atraso de maré nesta zona é de 20 a 40 min em relação ao canal de entrada, dependendo da amplitude e da fase de maré (Almeida & Queiroga, 2003).

Este canal constitui o habitat de adultos e de fêmeas ovadas de *C. maenas*, sendo que o fornecimento de larvas de *C. maenas* também se realiza neste local.



**Fig 1.** Ilustração do sistema lagunar da Ria de Aveiro. A figura representa os principais canais, destacando o canal de Mira, bem como a estação de amostragem (C).

## **2.2 Programa de amostragem de megalopas de *C. maenas***

O programa de amostragem para estudo do fornecimento de larvas foi desenvolvido por forma a obter em simultâneo: dados físicos, indicativos dos processos oceanográficos vigentes na região sob estudo, e dados de fornecimento de megalopas da espécie *C. maenas* na Ria de Aveiro, durante os meses de Março a Junho de 2006.

Em relação aos dados físicos, obtiveram-se dados de: tensão do vento, temperatura superficial do mar (SST) e nível subtidal do mar (SSL). Estes dados permitiram analisar a ocorrência dos fenómenos de afloramento e submergência costeira. Para testar a hipótese de que o fornecimento de megalopas seria controlado por diferenças semi-lunares de amplitude de maré, obtiveram-se dados físicos de amplitude de maré (DTR) e dados biológicos de fornecimento de megalopas. Os últimos foram adquiridos através de recolha diária de amostras de plâncton em campo, na estação de amostragem (Fig.1) O desenho experimental foi elaborado de forma a permitir testar também a hipótese das larvas poderem exibir um comportamento de migração vertical associado ao transporte selectivo pelas correntes de maré (STST).

O programa de amostragem teve uma duração total de quatro meses, o que corresponde a um período de 8 ciclos lunares. O período de amostragem iniciou-se em Março e acabou no final de Junho, coincidindo com a época de reprodução da espécie.

O objectivo principal aliado ao plano de amostragem foi o de averiguar se possíveis variações no fornecimento destas larvas poderiam estar relacionadas com os processos oceanográficos sob estudo. À parte da relação com as variáveis ambientais, pretendeu-se também verificar se as larvas exibem um padrão de comportamento para maximizarem o transporte a montante do estuário.

Para simplificação, o programa de amostragem encontra-se estruturado em duas partes, uma consistiu na aquisição dos dados físicos (processos oceanográficos) e outra na aquisição dos dados de fornecimento de megalopas.

### 2.2.1 Dados físicos

Os dados diários de amplitude de maré (DTR) e nível subtidal do mar (SSL) foram calculados a partir de valores horários do nível do mar. Estes valores foram obtidos por leitura de um total de marégramas, correspondentes aos meses de Março a Junho. As medições do nível do mar realizaram-se mediante um marégrafo, instalado no canal de entrada da Ria, na zona da Barra (Fig.1).

Sendo a amplitude de maré uma medida de distância entre a maré baixa e a maré-alta, e dado o regime semi-diurno de maré na costa portuguesa, obtiveram-se valores diários de alcance de maré (DTR) por diferença entre a média dos 2 valores máximos e dos 2 valores mínimos do nível do mar. Pretendeu-se ainda obter dados sem o sinal de maré através do cálculo do nível subtidal do mar (SSL). Procedeu-se, desta forma, à divisão de cada valor horário do nível do mar pelo verificado 13 horas depois, realizando-se posteriormente a média para cada dia.

Os dados de temperatura superficial do mar (SST) foram obtidos a partir de uma estação meteorológica do Instituto de Meteorologia, situada em Leixões aproximadamente a 60 km norte da Ria de Aveiro. Obtiveram-se adicionalmente dados de SST nos Açores para cálculo da anomalia de temperatura na costa (diferença entre os dados de SST na costa e nos Açores). Esta constitui um indício importante de afloramento costeiro, onde valores negativos representam a ocorrência deste fenómeno na costa.

Os dados de direcção e intensidade do vento foram obtidos a partir de ventos do NCEP (National Centers for Environmental Predictions) reanalysis database, os quais foram interpolados para a região da Ria de Aveiro.

A tensão do vento foi calculada para as duas componentes de vento: componente de vento este-oeste, onde o vento sopra perpendicularmente à costa, e componente de vento norte-sul, onde o vento sopra paralelamente à costa. Os respectivos cálculos procederam-se de acordo com a seguinte equação desenvolvida por Jorge da Silva (1992):

$$(Tu, Tv) = -\rho_a C |\vec{v}| (u, v)$$

onde  $\rho_a$  é a densidade do ar ( $1.12 \text{ kg m}^{-3}$ );  $C$  é a constante de resistência (0.012);  $\vec{v}$  é o vector de velocidade do vento;  $u$  é a componente este-oeste de vento (componente positiva: os ventos sopram de este, componente negativa: os ventos sopram de oeste);  $v$  a

componente norte-sul (componente positiva: os ventos sopram de Norte, componente negativa: os ventos sopram de sul) e  $T_u$ ,  $T_v$  são respectivamente a intensidade das componentes de vento este-oeste e norte-sul.

### **2.2.2 Dados de fornecimento de megalopas de *C. maenas***

A obtenção dos dados de fornecimento de megalopas realizou-se através de amostragem biológica em campo, tendo as amostras sido processadas posteriormente em laboratório.

A amostragem realizada em campo consistiu na recolha diária de amostras de plâncton em períodos cíclicos de aproximadamente 24 h. O decorrer deste período, antes de se efectuar a recolha do material biológico, foi necessário para deixar actuar as duas enchentes em cada ciclo diário de maré.

Para recolha dos organismos em estudo utilizaram-se duas redes passivas de plâncton. De acordo com a dimensão dos organismos em estudo cada rede possuía uma malha de 500  $\mu\text{m}$ . A rede media ainda 2 m de comprimento e a boca da rede consistia numa abertura rectangular de largura e altura de 0,40m e 0,25m, respectivamente. No interior da abertura da rede encontrava-se preso um funil. Salienta-se o facto da rede estar presa nas extremidades anterior e posterior a uma estrutura de metal, que tinha como finalidade fixar a rede ao local de amostragem e mantê-la direita para esta poder filtrar livremente a água. A fim de amostrar as duas enchentes em cada ciclo diário de maré, posicionaram-se as duas redes com a boca virada para a entrada do estuário. Por sua vez, as redes estavam desenhadas para impedir a perda do conteúdo biológico durante as vazantes, sendo que, sempre que estas actuavam, a perda do conteúdo era impedida tanto por colapso das paredes das redes como pelo fecho do funil interior. O facto de não haver perda do conteúdo durante as vazantes foi também demonstrado num estudo realizado por Queiroga *et al.* (2006), onde não existiam diferenças significativas entre a abundância de organismos recolhidos com uma rede exposta apenas a períodos de enchente e uma rede exposta a um ciclo semi-diurno de marés (25 horas).

O desenho experimental consistiu na colocação das redes a duas profundidades diferentes, onde para o mesmo local de amostragem se obteve uma “rede de superfície” a flutuar a poucos centímetros da superfície e outra “rede de fundo” colocada à profundidade

máxima do local de amostragem. Optou-se por este desenho experimental não só com o objectivo de quantificar o fornecimento de megalopas à Ria de Aveiro, mas também o de investigar possíveis comportamentos de migração vertical dos organismos sob estudo.

Após recolha do material biológico levaram-se as duas amostras da rede de superfície e rede de fundo para laboratório. Todos os organismos da espécie *C. maenas* que apresentavam um estágio de desenvolvimento larvar correspondente ao estágio de megalopa foram recolhidos a olho nu e contabilizados separadamente nas duas amostras. Sempre que necessário diluíram-se as amostras com água do mar para facilitar a identificação. Numa fase inicial optou-se ainda por confirmar se os indivíduos recolhidos pertenciam de facto à espécie *C. maenas* através de observação efectuadas à lupa e identificação realizada segundo as chaves taxonómicas de Ingle (1992).

### **2.3 Análise estatística dos dados**

A análise estatística dos dados envolveu o uso de duas técnicas padrão aplicadas a séries temporais: autocorrelações e análises espectrais. De acordo com as hipóteses que este estudo pretende testar, determinou-se a relação entre diferentes séries temporais através de correlações cruzadas (Chatfield, 1996). Toda a análise e gráfica, referentes a estas técnicas, foram realizadas através do software Statsoft, Inc. (2001) STATISTICA (data analysis software system). Para além dos métodos estatísticos acima referidos, também foi desenvolvido um modelo de regressão periódica com o objectivo de testar separadamente o efeito das variáveis ambientais no fornecimento de megalopas. Realizou-se também o teste estatístico de Mann-Whitney para analisar possíveis diferenças significativas entre os organismos recolhidos no fundo e na superfície.

Importa ainda referir, que antes de terem sido aplicados os métodos estatísticos, se procedeu à análise descritiva dos dados, por inspeção gráfica destes ao longo do tempo. Os gráficos permitiram verificar relevantes características nos dados, que tiveram que ser consideradas no tratamento estatístico.

### **2.3.1 Análise do efeito da maré no fornecimento de megalopas *C. maenas***

Detectou-se uma variação cíclica no fornecimento de megalopas durante o período de estudo por inspeção visual dos dados. Dado esta variação poder estar relacionada com possíveis fenómenos oceanográficos, pretendeu-se numa primeira fase, determinar qual a componente periódica presente nestes dados. De acordo com a metodologia estatística para análise de séries temporais, aplicou-se a função de autocorrelação e densidade espectral aos dados de fornecimento de megalopas. A função de autocorrelação permitiu verificar para que período de tempo ocorria uma correlação significativa entre sucessivas observações de fornecimento, sendo assim possível analisar a dependência dos dados para diferentes períodos de tempo. A análise espectral foi utilizada como metodologia complementar e destinou-se a determinar a periodicidade nos dados de fornecimento.

Atendendo à hipótese de que a amplitude de maré é um factor que controla o fornecimento de megalopas de *C. maenas* na Ria de Aveiro, realizaram-se correlações cruzadas entre o aparecimento de megalopas e a variável ambiental amplitude de maré. A correlação cruzada foi realizada para as séries diferenciadas de fornecimento de megalopas e alcance médio de maré. Esta transformação foi necessária, porque ambas as séries apresentavam dependência dos dados para um atraso temporal de 1 dia, sendo que a análise de correlação só pode ser feita para séries temporais estacionárias.

### **2.3.2 Efeito do vento sobre o oceano e sobre o fornecimento de megalopas**

A teoria implícita no aparecimento do fenómeno de afloramento costeiro prevê que os ventos que estão na sua origem são acompanhados por uma descida do nível do mar e uma diminuição da temperatura junto à costa. Na presença de ventos, favoráveis ao aparecimento do fenómeno de submergência costeira, ocorre uma resposta contrária, isto é, dá-se a subida do nível do mar e a subida da temperatura. Assim, para verificar se estes dois fenómenos oceanográficos actuaram durante o período de estudo, analisou-se a resposta do oceano ao forçamento do vento, através de correlações cruzadas entre os dados: tensão do vento norte-sul e subida diária do nível do mar (SSL). Estas séries temporais foram previamente diferenciadas para um atraso de 1 dia, uma vez que os dados apresentavam dependência para este período de tempo. Também se procedeu à análise

espectral da série temporal de tensão do vento Norte-Sul para verificar se existia alguma periodicidade nesta componente de vento.

Dada a frequência dos episódios de vento (nortadas) que favorecem o fenómeno de afloramento costeiro na costa noroeste portuguesa, propôs-se a hipótese deste exercer uma influência sobre o transporte de larvas para a Ria de Aveiro.

Pretendeu-se investigar o forçamento do vento sobre o fornecimento de megalopas por análise da relação entre os dados de fornecimento e da componente de tensão de vento norte-sul. A fim de realizar esta análise foi ainda necessário considerar o efeito da maré sobre os dados de fornecimento, uma vez que a análise de autocorrelação e densidade espectral apontaram para a existência de uma componente periódica significativa, correspondente ao ciclo semi-lunar de marés. Determinou-se a relação entre as referidas variáveis ambientais e o fornecimento larvar por aplicação de um modelo de regressão periódica. Este foi aplicado aos dados de fornecimento (variável dependente) e utilizou como variáveis independentes os dados de tensão do vento Norte-Sul e um conjunto de funções de seno e co-seno que simulam o ciclo semi-lunar de amplitude de maré e outras componentes periódicas presentes na série. O modelo foi aplicado aos dados de acordo com a seguinte equação desenvolvida por Queiroga *et al.* (2006):

$$Megd = a_0 + \sum a_i \cos(2\pi id/15) + \sum b_i \sin(2\pi id/15) + c_1 \tau_d + e_d$$

onde,  $Megd$  corresponde à abundância média diária de megalopas nas duas redes,  $d$  ao dia do ano,  $\tau_d$  a tensão média diária da componente de vento norte-sul,  $a_0$  até  $a_7$ ,  $b_1$  até  $b_6$  e  $c_1$ , são os coeficientes de regressão,  $e_d$  o termo de erro aleatório.

Em relação às funções de seno e co-seno, optou-se por utilizar o próprio período de 15 dias do ciclo semi-lunar de marés, uma vez que a série temporal de fornecimento apresentou valores significativos de autocorrelação e análise espectral (últimos três meses de amostragem) para este período temporal.

A análise do efeito do vento no fornecimento considerou ainda o facto da resposta do oceano à tensão do vento poder ocorrer com um atraso de um a alguns dias. Assim, para

verificar se existia um efeito atrasado do vento em relação aos dados de fornecimento, considerou-se o vento que soprou de 0 a -5 dias antes do período de amostragem de megalopas. Desta forma, aplicaram-se modelos separados de regressão periódica sobre os dados de fornecimento, conforme os dados de tensão do vento norte-sul que actuaram 0 a -5 dias antes ter sido realizada a amostragem das larvas.

Para cada modelo de 0 a -5 dias, construíram-se também vectores cumulativos de tensão do vento, com o objectivo de analisar se o fornecimento poderia resultar não só do efeito do vento num determinado dia, mas sim de um efeito cumulativo de vários dias. Estes vectores foram obtidos através da soma de cada valor de tensão do vento com os respectivos valores anteriores, sobre janelas de tempo de 1 a 4 dias consecutivos.

### **2.3.3. Diferença entre a rede de superfície e fundo**

Para testar a hipótese das larvas maximizarem o transporte a montante do estuário através de migração vertical selectiva conforme o ciclo semi-diurno de marés, analisou-se se ocorreram diferenças significativas entre o número de megalopas recolhidos na rede de fundo e na rede de superfície. Para realizar esta análise recorreu-se ao teste não paramétrico de Mann-Whitney que foi aplicado aos respectivos dados de fornecimento, considerando um nível de significância de  $\alpha=0,05$ .

### **3. Resultados**

#### **3.1 Dados meteorológicos e oceanográficos**

O regime de ventos que actuou durante o período de estudo na região da Ria de Aveiro encontra-se representado pela Fig 2 que demonstra os valores diários de tensão do vento das componentes: Norte-Sul e Este-Oeste desde o início de Março até fim de Junho.

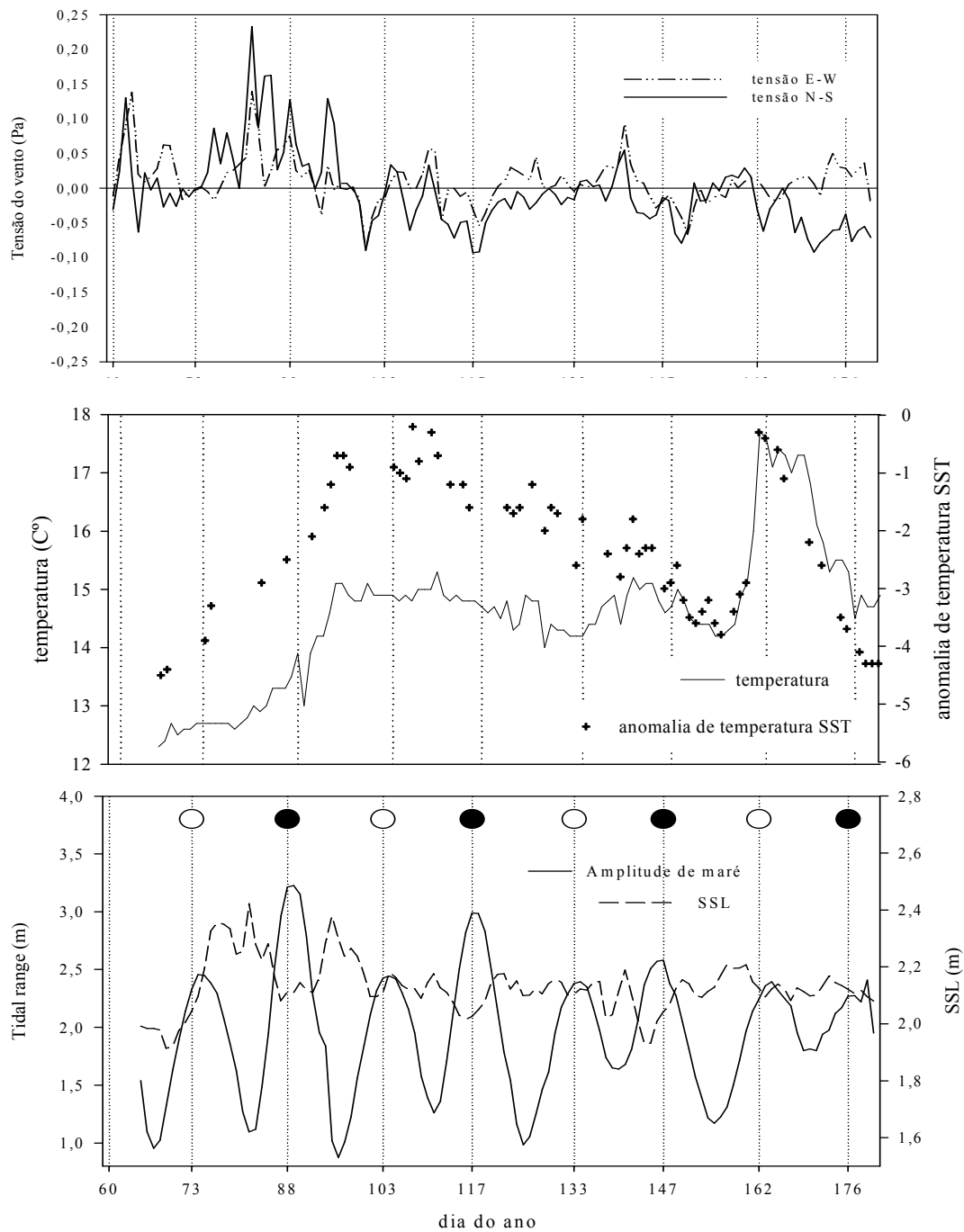
De uma forma geral, verifica-se que o presente regime de ventos segue um padrão característico de Primavera – Verão da costa NW portuguesa, onde nestas alturas ocorre predominância dos ventos de noroeste (NNW).

De Abril a Junho (dia 91 a 180 do ano), registaram-se ao todo 4 episódios principais de vento de Norte, que apresentaram valores de tensão entre: -0,08 a -0,09 Pa. A cada episódio seguiram-se, tendencialmente, períodos de relaxamento e/ou de reversão, marcados respectivamente por ventos de Norte menos intensos e/ou por ventos de sudoeste (SSW) de baixa intensidade e duração.

O mês de Março (dia 60 a 90 do ano) contraria este padrão geral de ocorrência de ventos, sendo fortemente marcado por episódios de vento de sudoeste (SSW) de elevada magnitude. Estes ventos, que por sua vez são favoráveis ao fenómeno de submergência costeira, começaram a actuar no início do período de estudo e prolongaram-se até ao final de Março. Neste mês foram registados 4 episódios principais destes ventos com tensões máximas entre: 0,08 e 0,23 Pa. Este último pico de tensão ocorreu no dia 83 do ano (dia 23 de Março) e corresponde aos ventos de maior magnitude registada durante todo o período de estudo.

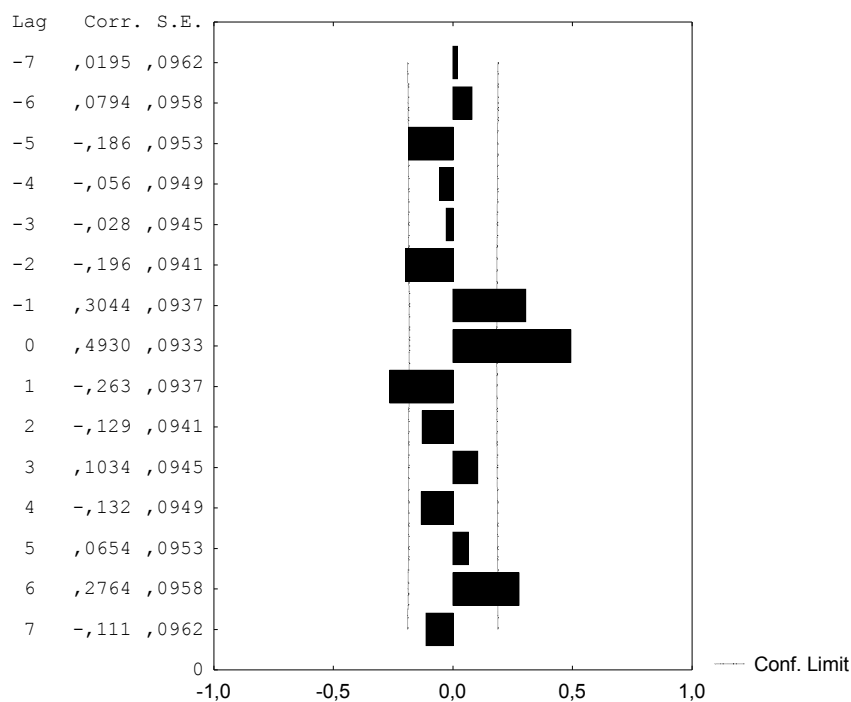
Por comparação visual entre as séries temporais de tensão do vento Norte-Sul e nível subtidal do mar (SSL) (Fig 2 a e c), é possível constatar que estas apresentam um padrão de variação semelhante, o que sugere que durante o período de estudo o forçamento do vento resultou no transporte de Ekman.

Devido ao facto de terem ocorrido problemas no registo diário de temperatura SST nos Açores, não foi possível obter uma série temporal que represente de forma completa a anomalia de temperatura SST na costa. No entanto, é possível verificar a partir da Fig 2b que, à excepção do último mês de estudo, esta segue uma tendência, na qual se registam valores máximos e mínimos negativos após fortes intensidades de vento de Norte e Sul, respectivamente.



**Fig 2 (a, b e c).** Representação gráfica das variáveis ambientais durante o período de estudo. Componente de tensão do vento N-S e E-W, onde os valores negativos e positivos correspondem respectivamente à tensão de vento Norte e Sul (N-S) e à tensão de vento Este e Oeste (E-W) (a). Temperatura da superfície do mar na costa (SST) e anomalia negativa SST na costa (b) Amplitude de maré e nível subtidal do mar (SSL) (c). Os valores representados na figura correspondem aos valores médios diários.

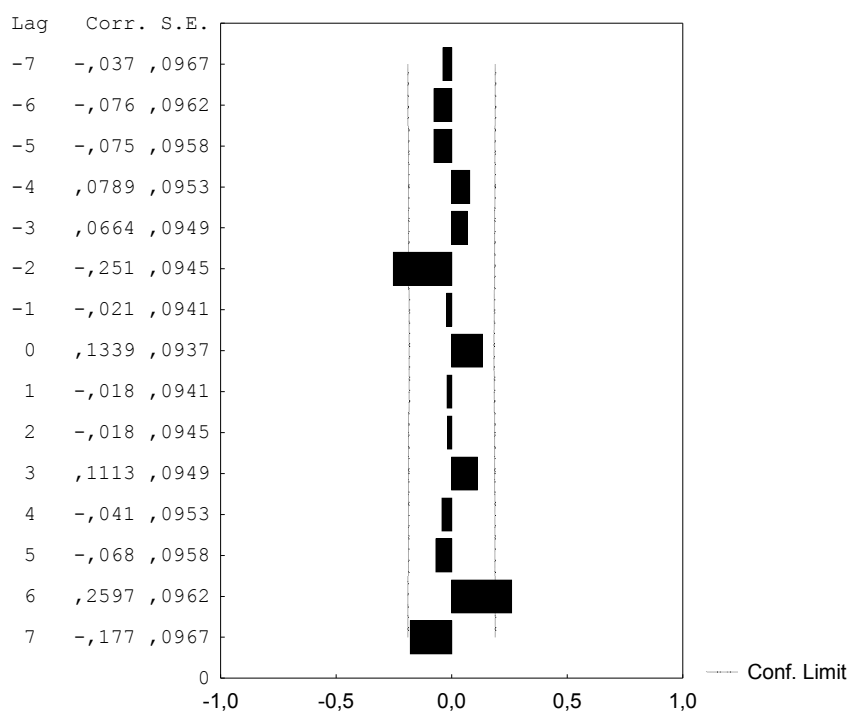
A ocorrência do transporte de Ekman é ainda confirmada pelos resultados de análise de correlação cruzada entre a componente de tensão de vento Norte-Sul e o nível subtidal do mar (SSL) (Fig 3). A partir destes, é possível verificar que ocorreu uma resposta significativa do oceano perante o forçamento do vento com um atraso na resposta de 0 e -1 dias.



**Fig 3.** Correlograma de correlação cruzada entre as séries temporais: componente de tensão do vento N-S e nível subtidal do mar. As linhas a tracejado correspondem aos limites do intervalo de confiança de 95%.

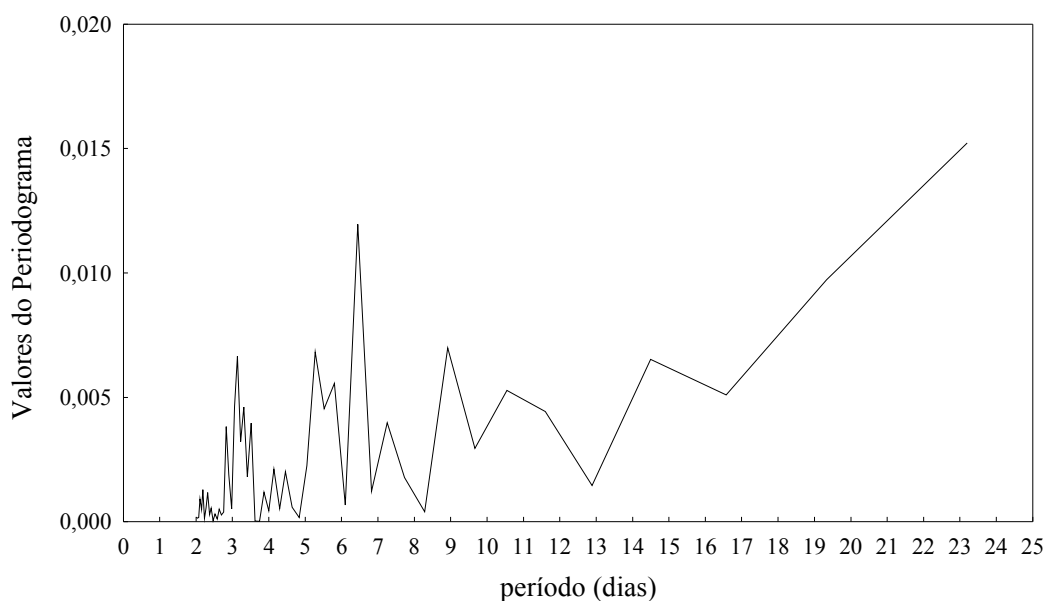
O facto de existir uma correlação positiva entre ambas as variáveis indica que na presença de ventos de Norte o transporte de Ekman resultou em divergência costeira das massas de água superficiais para o largo, o que levou à diminuição do nível subtidal do mar na costa. Na presença de ventos de Sul o transporte de Ekman resultou na convergência das massas de água superficiais para a costa, causando um aumento do nível do mar. O forçamento do vento sobre o oceano gerou neste sentido um padrão de circulação superficial que vai de encontro à teoria implícita no fenómeno de afloramento costeiro. Refere-se, no entanto que

o mesmo não é suportado pelos resultados de correlação cruzada entre a temperatura superficial do mar na costa (SST) e a componente de tensão de vento N-S (Fig 4), já que os dados de SST não estão positivamente associados às intensidades destes ventos.



**Fig 4.** Correlograma de correlação cruzada entre as séries temporais: componente de tensão do vento N-S e temperatura superficial do mar (SST). As linhas a tracejado correspondem aos limites do intervalo de confiança de 95%.

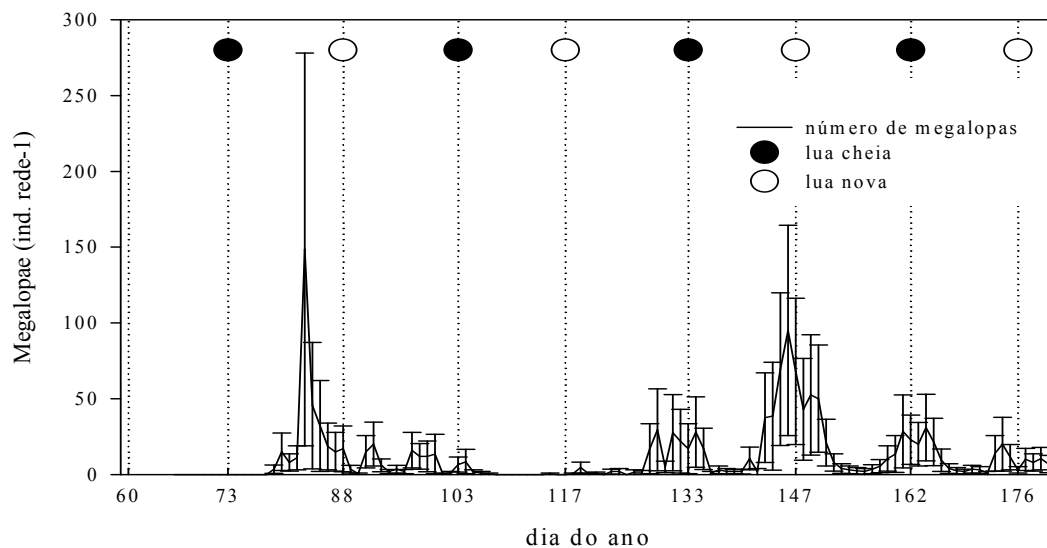
Os resultados de análise espectral da componente de tensão de vento N-S demonstram que estes ventos, que sopraram paralelamente à costa apresentaram oscilações periódicas de 2 a 9 dias. Estas oscilações são representadas na Fig 5. pelos respectivos picos no periodograma (teste de Kolmogorov-Smirnov,  $d = 0,462$ ,  $p < 0,05$ ).



**Fig 5.** Periodograma da análise espectral sobre a série temporal da componente de tensão do vento Norte-Sul. Os picos do gráfico correspondem a componentes periódicas identificadas na série temporal (período em dias) significativas para um  $\alpha=0,05$ .

### 3. 2 Dados de fornecimento de megalopas de *C. maenas*

De acordo com a Fig. 6, onde se encontra apresentada a evolução diária do fornecimento de megalopas de *C. maenas* na Ria de Aveiro desde Março a Junho, verifica-se que estas larvas ocorreram em episódios distintos e periódicos de fornecimento. Estes correspondem a pulsos de fornecimento, caracterizados pelo aparecimento de um número baixo de megalopas, que aumenta e atinge valores máximos após alguns dias. Durante o período de estudo destacam-se ao todo 8 episódios de fornecimento: 1 episódio principal no mês de Março, seguido por 3 episódios de baixo fornecimento, e 4 episódios bastante distintos e intervalados (ca.15 dias) nos últimos dois meses de estudo, Maio e Junho.



**Fig 6.** Representação gráfica da série temporal de fornecimento de megalopas da espécie *C. maenas* na Ria de Aveiro. As barras representam o erro padrão (S. E.) associado à média (rede de fundo e rede de superfície). O gráfico apresenta também o ciclo semi-lunar.

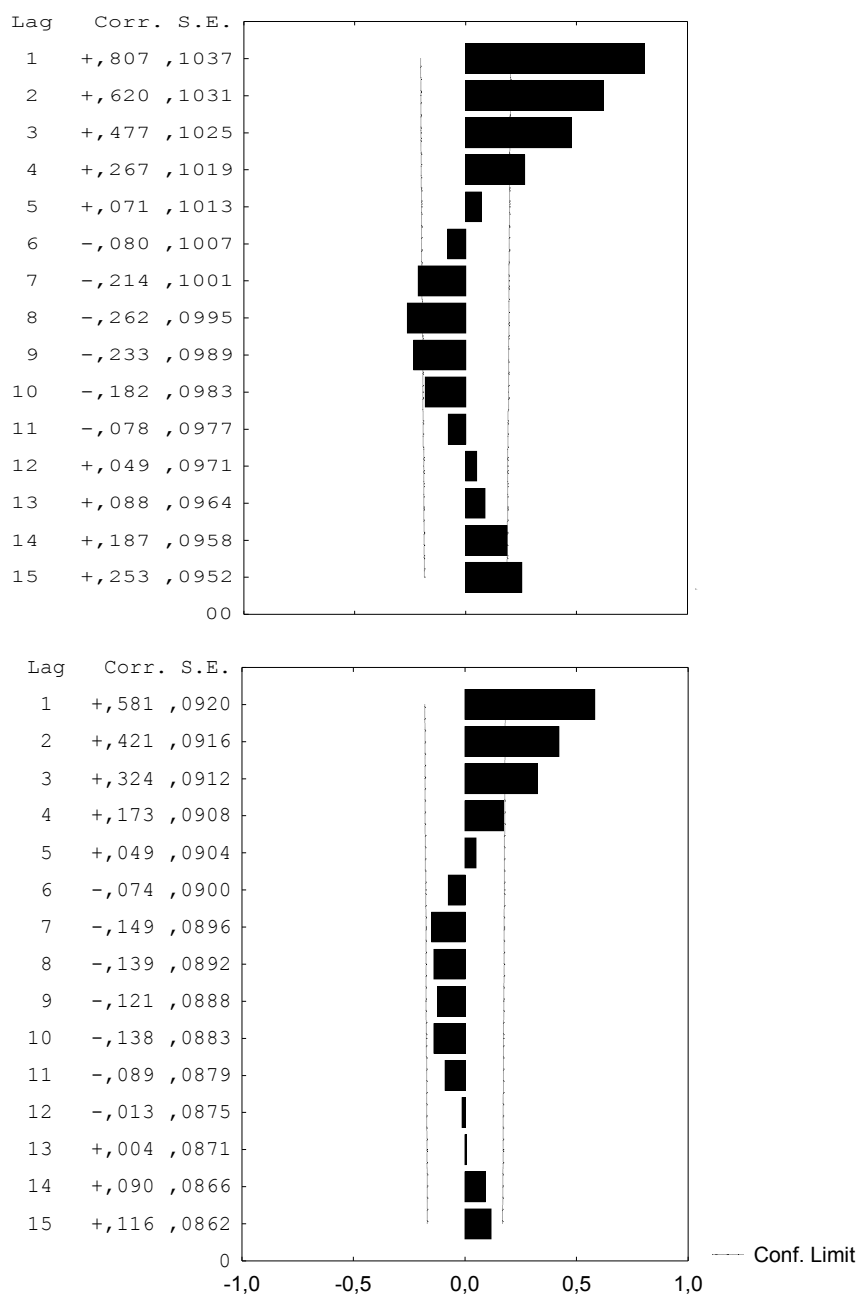
O primeiro episódio de fornecimento foi o principal, onde se recolheram num só dia uma média de 148 larvas, cerca de 11% do total de megalopas encontradas durante todo o período de estudo. A ocorrência dos episódios de fornecimento dos últimos dois meses de amostragem (Maio e Junho) reflecte claramente o ciclo semi-lunar de amplitude de marés, sendo que os picos de abundância das larvas em cada episódio coincidiram com a entrada da lua cheia e da lua nova, em alturas que corresponderam às amplitudes máximas de maré registadas (Fig.2c).

### 3. 3 Forçamento da maré no fornecimento de megalopas

Os resultados da análise espectral e de autocorrelação realizadas sobre a série temporal de megalopas comprovam a existência de um padrão cíclico de fornecimento relacionado com o ciclo semi-lunar de marés (Fig 7).

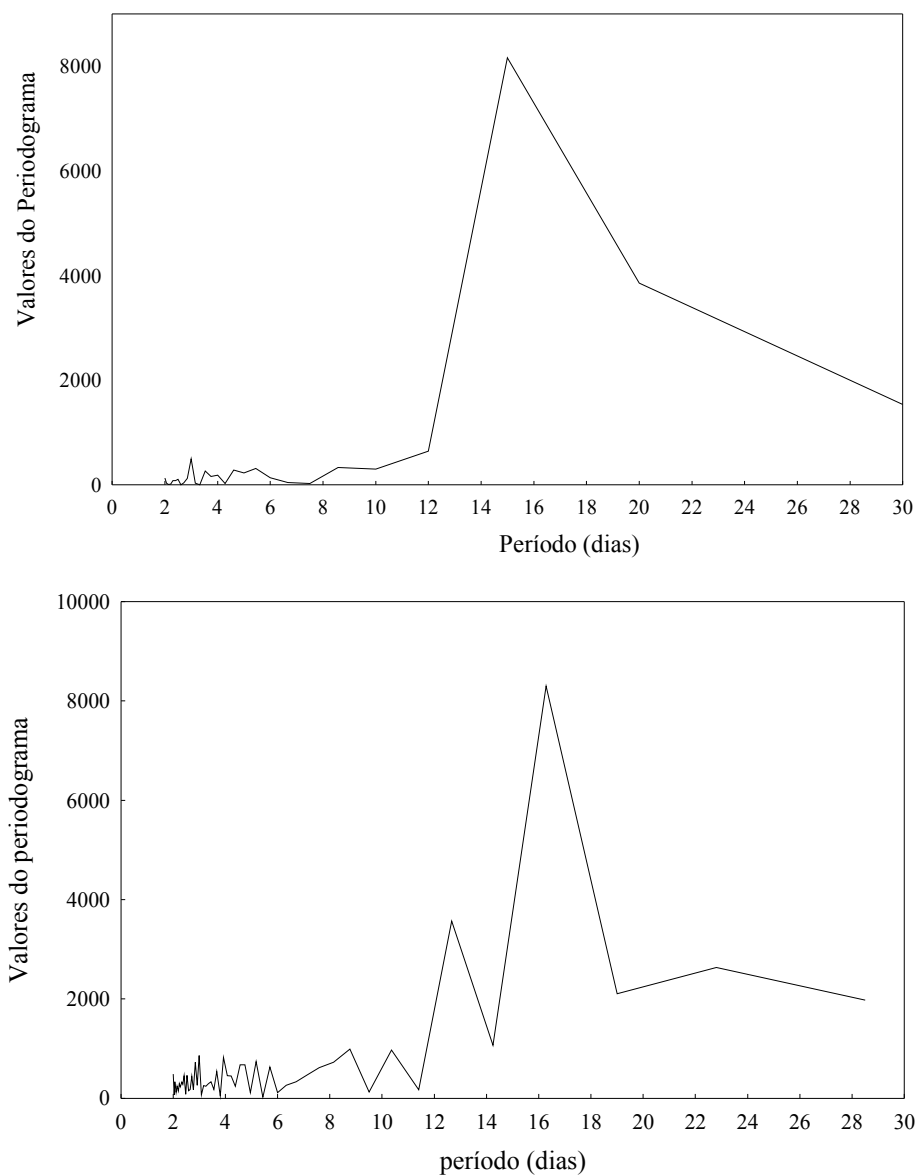
Em relação aos resultados de autocorrelação, verifica-se que os dados de fornecimento dos últimos dois meses de estudo apresentaram uma dependência significativa (com  $\alpha=0,05$ ) para um período de tempo de 15 e 16 dias (Fig. 7a). Refere-se ainda que os dados de fornecimento correspondentes a todo o período de estudo também

apresentaram forte dependência (Fig. 7b) No entanto, esta não foi significativa devido ao forte episódio de fornecimento registado logo no primeiro mês de estudo que, por sua vez se desviou do padrão geral de ocorrência de megalopas presente na Fig. 6.



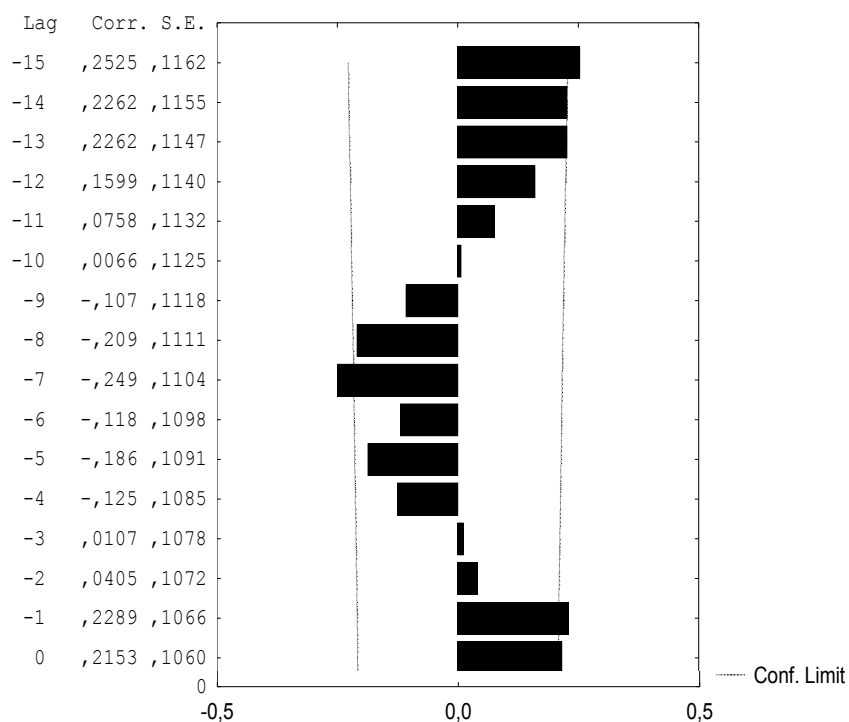
**Fig. 7 (a e b).** Função de autocorrelação sobre a série temporal de fornecimento de megalopas na Ria de Aveiro nos últimos três meses de amostragem (a) e para todo o período de estudo (b). As linhas tracejadas representam os limites do intervalo de confiança de 95%.

A análise espectral realizada sobre as séries temporais de megalopas recolhidas durante todo o período (Fig 8 b) (K-S,  $d= 0,483$ ,  $p < 0,05$ ) e nos últimos 2 meses de estudo (Fig 8 a) (K-S,  $d= 0,483$ ,  $p < 0,05$ ) encontra-se em conformidade com os prévios na medida em que ambas apresentam uma periodicidade máxima de 16 e 15 dias, respectivamente.

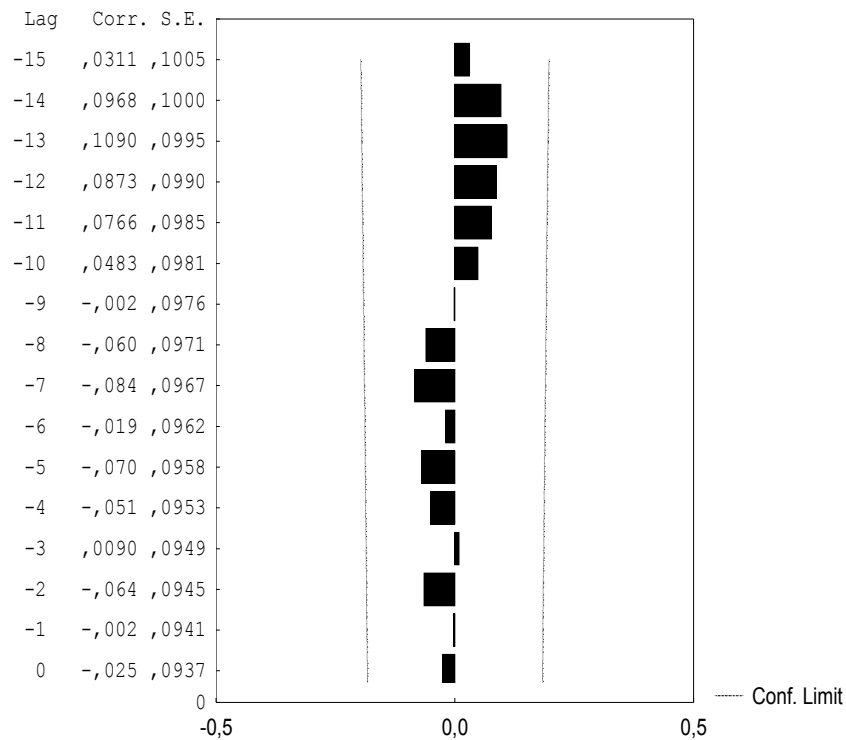


**Fig 8 (a e b)** Periodograma da análise espectral sobre série temporal de megalopas para os últimos dois meses de estudo (a) e durante todo o período de estudo (b). São encontrados picos no periodograma para períodos aproximados de 15 e 16 dias, respectivamente.

O aparecimento de megalopas na Ria de Aveiro esteve positivamente associado ao ciclo semi-lunar de amplitude de marés nos últimos dois meses de amostragem. Tal é representado por uma correlação positiva entre ambas as variáveis para períodos quinzenais de - 15 dias (Fig. 9). Por outro lado, é possível verificar que a resposta de fornecimento ao forçamento da maré foi imediata, com um atraso na resposta de -1 e 0 dias (Fig. 9). A Fig.10. apresenta a mesma análise, mas para todo o período de estudo. Neste caso, não foi detectada uma correlação significativa entre as larvas e a amplitude de maré, provavelmente devido aos fortes episódios de vento de Sul registados em Março e que estão associados à convergência costeira de massas de água superficiais.



**Fig 9.** Correlograma de correlação cruzada entre a série temporal de amplitude de maré e média de megalopas para os últimos meses de estudo. As linhas a tracejado representam o limite de confiança de 95%.



**Fig. 10.** Correlograma de correlação cruzada entre as séries temporais: amplitude de maré e fornecimento de megalopas para todo o período de estudo. As linhas a tracejado representam o limite de confiança de 95%.

### 3.4 Diferença entre a rede de superfície e fundo

Os resultados do teste não paramétrico de Mann-Whitney U demonstram que ocorreram diferenças significativas de abundância de megalopas de *C. maenas* na coluna de água. O número de megalopas recolhidas durante o período de estudo foi significativamente superior na rede de fundo (com um total de 1925 indivíduos na rede de fundo e 875 indivíduos recolhidos na rede de superfície), sendo o valor de  $p=0,009$  para um nível de significância de 5%. Esta evidência contraria o comportamento de migração vertical de transporte selectivo pelas correntes de maré (STST), no qual as megalopas ascendem na coluna de água durante as enchentes para promover o transporte a montante da boca do estuário.

### **3. 5 Forçamento do vento no fornecimento de megalopas de *C. maenas***

Os resultados da aplicação do modelo de regressão periódica aos dados de fornecimento de megalopas de *C. maenas* (Tabela 1) demonstram que, tanto o vento que sopra paralelamente à costa (componente de tensão do vento norte-sul), como a amplitude de maré (ciclo de marés), foram importantes agentes de forçamento no transporte destas larvas para a Ria de Aveiro.

Em relação ao efeito da maré, os resultados presentes na Tabela 1 confirmam os resultados previamente obtidos pelos métodos estatísticos de autocorrelação (Fig 7a) e de correlação cruzada (Fig 9). Refere-se no entanto que a correlação encontrada entre o conjunto de funções de seno e co-seno, que simulam o ciclo semi-lunar de amplitude de maré para períodos de 15 dias, foi significativa para os dados de fornecimento de todo o período de estudo.

Em relação ao forçamento do vento (componente de vento norte-sul), obtiveram-se correlações positivas e significativas entre esta variável ambiental e o número médio de megalopas (rede de superfície e rede de fundo) para um período de tempo de -1 dias (tabela 1).

Este resultado fornece indicação de que os períodos de relaxamento e de reversão de ventos de Norte para ventos de Sul registados durante o período de estudo (Fig. 2a) foram responsáveis pelo aparecimento de um maior número de megalopas na Ria de Aveiro. Contrariamente, fortes episódios de vento de Norte estiveram significativamente associados a um menor número de megalopas na Ria de Aveiro. De acordo com os resultados, o transporte destas larvas para a Ria de Aveiro ocorreu ainda com um atraso de -1 dia em relação ao forçamento do vento.

Tabela 1. Resultados do modelo de regressão periódica do fornecimento de megalopas *C. maenas* à Ria de Aveiro atendendo à tensão do vento ao longo da costa e ao ciclo semi-lunar de amplitude de maré, descrito pelas funções de seno e co-seno. São apenas apresentados os valores para os quais a tensão do vento se apresentou significativa ( $p < 0,05$ ). atraso: corresponde ao atraso em dias (d) no efeito do vento; janela: janela de tempo em dias (d) sobre a qual se calculou os valores cumulativos da tensão do vento. p: valores de significância dos coeficientes de regressão, utilizando como valor de significância  $\alpha = 0,05$ .

atraso (d)	Janela (d)	Coeficientes de regressão				p				$r^2$
		Intercepção	Vento	cos(15.00)	cos (3.00)	intercepção	Vento	Cos(15.00)	cos(3.00)	
-1	1	12,330	104,017	-8,853	3,017	0,0005	0,0064	0,0221	0,0345	0,50
-1	2	12,336	51,526	-8,629	3,493	0,0004	0,0394	0,0266	0,0159	0,48

A Tabela. 1 demonstra também o efeito cumulativo do vento sobre o fornecimento de megalopas, sendo possível constatar que o fornecimento desta larvas não resultou apenas do efeito do vento num determinado dia mas também do efeito cumulativo sobre uma janela consecutiva de 2 dias, isto é o forçamento também dependeu do efeito do vento que actuou nos dois dias anteriores.

## 4. Discussão

### 4.1 Influência da amplitude de maré no fornecimento de megalopas de *C. maenas* na Ria de Aveiro

Os resultados obtidos neste estudo demonstraram que a variabilidade temporal de fornecimento de megalopas de *C. maenas* na Ria de Aveiro é controlada pelo ciclo semi-lunar de amplitude de marés. Esta evidência resultou de duas observações principais, nomeadamente do facto da ocorrência de megalopas na Ria de Aveiro ter apresentado uma periodicidade significativa de 15 dias e desta estar positivamente relacionada com o ciclo semi-lunar de amplitude de marés.

A resposta do fornecimento de larvas ao forçamento da maré resultou num padrão distinto com os máximos e mínimos de abundância de larvas a ocorrerem geralmente nas marés vivas e marés mortas, respectivamente.

Um padrão de fornecimento deste tipo tem sido reportado em outras espécies de Brachyura, nomeadamente no caranguejo azul *Callinectes sapidus* (van Montfrans *et al.* 1995; Shanks, 1998) e no caranguejo *Cancer magister* (Miller & Shanks, 2004) e *Cancer ssp* e *Pachygrapsus crassipes* (Shanks, 2006).

Como apontado por van Montfrans *et al.* (1995), a presença de pulsos discretos de megalopas em estuários pode ser *à priori* facilmente atribuída ao forçamento das marés, no sentido em que, se todas as outras condições se mantiverem constantes, o aumento do prisma de maré durante as marés vivas vai invariavelmente resultar num maior número de megalopas transportadas para dentro do estuário. Embora esta explicação justifique a presença de um padrão de fornecimento em sincronia com o ciclo semi-lunar de amplitude de marés, é importante referir que a diferença encontrada entre o número de megalopas nas marés vivas e marés mortas foi demasiado alto para que o presente padrão se deva apenas a este processo.

No presente estudo foi possível constatar que os pulsos de megalopas estiveram positivamente associados à amplitude de maré considerando um atraso na resposta de 0, 1, e 15 dias. Esta evidência é consistente com a hipótese da imigração para o estuário ser assistida pelo transporte selectivo pelas correntes de maré (STST), no qual as larvas

ascendem na coluna de água durante as enchentes enquanto permanecem no fundo durante as vazantes (Forward & Tankersley, 2001).

Um atraso na resposta de 0 e 1 dias em relação à amplitude de maré pressupõe que as megalopas de *C. maenas* tenham estado concentradas relativamente perto da Ria de Aveiro. Em áreas próximas à costa, verifica-se que os processos determinísticos relacionados com o ciclo de amplitude de marés dominam a circulação costeira (Paula *et al.*, 2001). Nestes ambientes, geram-se variações cíclicas e previsíveis nos factores ambientais de temperatura, turbulência e pressão hidrostática que podem servir como estímulos que desencadeiam o mecanismo de STST (Almeida & Queiroga, 2003; Forward & Tankersley, 2001).

Por sua vez, o facto deste atraso na resposta estar associado às marés vivas está em conformidade com alguns aspectos comportamentais presentes em megalopas de *Brachyura* durante STST.

Vários estudos laboratoriais têm demonstrado que as megalopas de *C. sapidus* respondem rapidamente a incrementos de pressão hidrostática, salinidade, temperatura e turbulência, promovendo a ascensão na coluna de água (Tankersley *et al.*, 1995). Estes estudos têm demonstrado adicionalmente que esta resposta só ocorrerá caso os incrementos de um determinado factor físico apresentem uma taxa mínima necessária para desencadear esta resposta (Forward & Tankersley, 2001)

Durante as marés vivas estão reunidas as condições capazes de promover uma rápida resposta de ascensão de megalopas de *C. maenas* como a obtida neste estudo. Nomeadamente, a presença de maiores amplitudes de maré implica a existência de taxas superiores nos incrementos de pressão hidrostática e de salinidade, desencadeando possivelmente não só uma resposta mais rápida mas também de um maior número de megalopas de *C. maenas*.

É importante referir que as larvas que apresentam STST como mecanismo a promover o transporte a montante do estuário são consistentemente encontradas à superfície da coluna de água durante as enchentes nocturnas (Little & Epifano 1991; De Vries *et al.*, 1994; Queiroga *et al.* 1994; Lochmann *et al.*, 1995; Queiroga, 1998).

No estudo realizado por Christy & Morgan (1998) verificou-se que a duração das enchentes nocturnas estava positivamente relacionada com a abundância de megalopas

num estuário semi-diurno na Carolina do Sul. Estes autores explicam que os níveis de luz durante as enchentes têm um maior efeito sobre a actividade das larvas do que a amplitude de maré. Possivelmente na origem deste padrão estará uma menor intensidade de predação por peixes presentes na coluna de água. Tem sido adicionalmente demonstrado que megalopas de *Uca* e de *C. sapidus* descendem na coluna de água em resposta a condições de luz intensa, presentes de dia (Forward & Rittschof, 1994).

Em regimes semi-diurnos, o ciclo do dia encontra-se em fase com o ciclo de amplitude de maré em períodos de 15 dias (Paula *et al.*, 2001). Como a ocorrência das enchentes nocturnas se dá preferencialmente durante uma determinada fase lunar, dependendo da região e da estação do ano, é possível que a duração das enchentes nocturnas seja responsável por um desfasamento do fornecimento em relação ao ciclo semi-lunar de amplitude de marés (Paula *et al.*, 2001; Queiroga *et al.* 2006). Tal não se verifica no presente estudo, uma vez que a ocorrência das enchentes nocturnas é optimizada durante as marés vivas na costa portuguesa na altura em que foi realizada a amostragem. Assim sendo e sobre a hipótese das larvas apresentarem STST quando migram para dentro do estuário, a duração das enchentes nocturnas só pode ter contribuído para aumentar o fornecimento de megalopas de *C. maenas* em dias de marés vivas em que o tempo das enchentes nocturnas foi máximo.

Em alternativa à hipótese de STST, o presente padrão de fornecimento pode também reflectir dois mecanismos de transporte larvar perpendicular à linha de costa: ondas internas ou *internal tidal bores*. Como a formação e propagação de ondas internas está relacionada com a amplitude de maré, é possível que estes processos estejam na origem de um padrão de fornecimento em sincronia com o ciclo semi-lunar de amplitude de marés (Shanks, 1998). Em espécies de Brachyura *Cancer ssp* e *Pachygrapsus crassipes* para os quais o fornecimento segue um padrão do tipo descrito, Shanks (2006) destaca os respectivos mecanismos de transporte sobre a hipótese de STST.

No entanto e apesar da presença de ondas internas ou de *internal tidal bores* pressupor uma variação cíclica de 15 dias, esta não tem necessariamente que coincidir com a entrada das marés vivas, como demonstrado por Shanks (1986) e Pineda (1991). Antes, a presença de maiores amplitudes de marés poderá levar à ruptura da termoclina e em consequência à disrupção das ondas internas a uma grande distância da costa (Pineda,

1995). Assim sendo, estes processos não poderiam estar na origem do padrão de fornecimento de megalopas de *C. maenas* obtido nestes estudo. Para além deste aspecto, para que as larvas sejam transportadas nas zonas de convergência das ondas internas, é necessário que estas mantenham uma posição neustónica na coluna de água. Até então, não têm sido recolhidas evidências que demonstrem que as larvas de *C. maenas* mantêm consistentemente uma posição superficial na coluna de água, sendo que a maioria dos estudos que analisaram a distribuição vertical de *C. maenas* concluíram exactamente o contrário, isto é que as megalopas de *C. maenas* não são neustónicas (dos Santos *et al.* in press; Queiroga *et al.*, 1994).

Embora não se rejeite a hipótese das ondas internas e dos *internal bores* estarem na origem do presente padrão de fornecimento, refere-se no entanto e com base no que foi apresentado aqui, que a hipótese das megalopas utilizarem STST por forma a promoverem a passagem do sistema costeiro para o sistema estuarino é a mais parcimoniosa. Refere-se que para além dos estudos prévios de Paula *et al.* (2001), González-Gordillo *et al.* (2003) e Queiroga *et al.* (2006) poucos estudos têm demonstrado que este mecanismo de transporte pode estar realmente envolvido neste processo, sendo o STST geralmente apontado como mecanismo de transporte de larvas a montante do estuário.

Enquanto o presente estudo aponta para um mecanismo de transporte STST durante imigração para dentro do estuário, é importante referir que a distribuição vertical de megalopas de *C. maenas* na Ria de Aveiro apresenta um padrão contrário ao esperado sobre a hipótese deste mecanismo ser também utilizado para promover o transporte a montante do estuário. De facto, as megalopas foram significativamente mais abundantes na rede de fundo do que na rede de superfície. González-Gordillo *et al.* (2003) detectou o mesmo padrão de distribuição vertical em algumas megalopas de Brachyura. De acordo com estes autores é possível que a turbulência presente no estuário possa ter tido alguma influência sobre este padrão. Este factor tem sido também uma explicação para a ausência de um padrão definido na distribuição vertical de megalopas de *C. maenas* na Ria de Aveiro em Queiroga *et al.* (2006). No entanto, é improvável que a turbulência por si só esteja na origem do padrão aqui apresentado, já que esta originaria provavelmente um padrão homogéneo de distribuição de larvas na coluna de água. Referem-se antes outras alterações importantes na circulação dos canais dos estuários que podem ter contribuído

para o referido padrão. Nomeadamente, a interacção entre as correntes de maré e os gradientes longitudinais de densidade nas margens laterais dos canais gera padrões definidos de circulação transversal. Durante as enchentes as águas mais salgadas centram-se na parte mais profunda do canal (centro), criando assim um gradiente de pressão lateral. Por sua vez, este é responsável por originar uma circulação secundária, na qual as águas superficiais convergem em direcção ao centro do canal (Queiroga & Blanton, 2005). Embora especulativo, é possível que a ausência de um padrão em conformidade com o mecanismo de STST no canal de Mira, possa ter resultado da advecção de megalopas nestas correntes superficiais.

Para além da circulação, outros factores biológicos podem igualmente explicar o presente padrão de distribuição vertical das larvas. Dentro destes destaca-se a possibilidade do padrão ter ocorrido em resposta às intensidades de predação pelágica presentes no canal de Mira. As larvas para evitarem potenciais predadores podem ter descido preferencialmente na coluna de água (González-Gordillo *et al.*, 2003). É também importante mencionar o facto deste padrão poder estar relacionado com o estado de competência das larvas. As megalopas podem ter apresentado já um estado de competência que favorece o assentamento.

Apesar dos resultados deste estudo estarem em conformidade com a hipótese do fornecimento de megalopas de *C. maenas* na Ria de Aveiro ser controlado por interacção comportamental com o ciclo de marés vivas – marés mortas, verifica-se que a magnitude de fornecimento apresentou grande flutuação durante o período de estudo. Estas flutuações só podem ser explicadas se for considerado o facto da disponibilidade de larvas também ter variado durante o período de estudo. Neste sentido refere-se a importância dos ventos N-S no transporte de megalopas de *C. maenas* para perto da Ria de Aveiro. De acordo com os resultados obtidos neste estudo é possível inferir que estes ventos causaram diferentes cenários de disponibilidade de larvas. Por sua vez, estes podem explicar o porquê da magnitude de fornecimento não ser proporcional à intensidade das correntes de maré, como assumido por alguns autores no mecanismo de STST (Shanks, 2006).

#### **4.2 Padrões climatológicos e oceanográficos vigentes na costa NW portuguesa durante o período de estudo**

O regime atmosférico vigente na costa oeste portuguesa apresentou durante o período de estudo uma climatologia típica das margens Este das grandes bacias hidrográficas do Hemisfério Norte.

Como descrito por Jorge da Silva (1992) e Wooster (1976) a situação geográfica de Portugal determina caracteristicamente a presença de fortes episódios de ventos de Norte durante a Primavera e o Verão. De facto, os episódios de vento de Norte foram dominantes durante o período de estudo. A cada um destes episódio seguiram-se de uma forma geral períodos de relaxamento e/ou de reversão para ventos de Sul de menor intensidade. Estes ventos que sopram paralelamente à linha de costa apresentaram ainda uma periodicidade e duração de 2, 8 e 9 em semelhança às descritas em outros estudos (Queiroga *et al.*, 2006), sendo que vários autores destacam sobre estas condições a presença do fenómeno de afloramento costeiro na costa noroeste portuguesa (Queiroga *et al.*, 2005; Péliz *et al.*, 2002).

No presente estudo não foi obtida uma relação significativa entre a temperatura na costa e os ventos N-S que suportasse de acordo com a teoria de afloramento costeiro a persistência deste fenómeno na costa NW portuguesa durante o período de estudo. No entanto é importante referir que de uma forma ideal, esta análise deveria ter sido realizada a partir de valores de anomalia de temperatura na costa, isto é de valores que correspondem à diferença de temperatura registada na costa em relação a uma estação localizada ao largo da costa. Segundo vários autores esta metodologia constitui um método eficiente para detectar a presença de afloramento costeiro na costa, onde a presença de valores de anomalia negativos tem sido utilizada como indício deste fenómeno em vários estudos (Fiúza *et al.*, 1982; Roughgarden *et al.*, 1991; Farrell *et al.*, 1991). Tal não foi possível no presente estudo devido a problemas no registo da temperatura SST nos Açores, podendo este facto ter exercido alguma influência sobre a sensibilidade dos resultados apresentados na análise de correlação entre STST e ventos N-S. Para além deste aspecto, existem várias evidências apresentadas neste estudo que são consistentes com a ocorrência deste fenómeno na costa NW portuguesa durante o período de estudo. À parte do padrão climatológico já descrito, a resposta do oceano ao forçamento do vento apresentou

condições que favoreceram caracteristicamente a ocorrência deste fenómeno na costa durante o período de estudo.

Foi possível constatar que as oscilações na intensidade de ventos N-S precederam a variações do nível subtidal do mar (SSL) na costa. Estas variações apresentaram um atraso na resposta de 0 a 1 dias, indicando uma resposta rápida do oceano face às alterações de intensidade de ventos N-S. Os mesmos atrasos na resposta têm ainda sido documentados nos estudos de Queiroga *et al.* (2006) e Almeida & Queiroga (2003).

Tal como observado por Fiúza (1982) e Jorge da Silva (1992) a intensificação dos ventos de Norte induziu a uma resposta de divergência costeira da camada de Ekman, tendo-se registado nestas alturas uma descida significativa do nível subtial do mar na costa. Por sua vez, o decréscimo na intensidade destes ventos foi responsável pela convergência costeira da camada de Ekman. Este processo é representado neste estudo por um aumento significativo do nível subtidal do mar na costa durante ou logo após condições de relaxamento dos ventos de Norte. Como resposta a esta deslocação de massas de água superficiais espera-se que se gere uma corrente compensatória de massas de água de fundo, mais frias e densas, que afloram ao longo da costa (Shanks, 1995). Assim sendo, o fenómeno de afloramento costeiro deve ter desempenhado um papel importante no fornecimento destas larvas.

Apesar das características apresentadas serem típicas da zona sob estudo, é importante a realização periódica de estudos similares onde sejam observados estes aspectos uma vez que variações em quaisquer das condições apresentadas, em particular no que se refere às condições climáticas e correntes, poderão ter um impacto significativo no transporte de larvas.

#### **4.3 Influência dos ventos no fornecimento de megalopas de *C. maenas* na Ria de Aveiro**

Embora este estudo tenha demonstrado que a ocorrência de megalopas de *C. maenas* na Ria de Aveiro é controlada pelo ciclo semi-lunar de amplitude de marés, verifica-se que o regime de ventos vigente na costa noroeste portuguesa exerceu também influência sobre o fornecimento destas pós-larvas. É possível constatar que os ventos que sopraram paralelamente à costa NW portuguesa (componente de tensão de vento N-S)

foram responsáveis pelas diferenças de magnitude de fornecimento registadas durante o período de estudo. Esta evidência encontra-se representada por uma associação positiva entre a componente de tensão de vento N-S e o fornecimento, indicando que um maior número de megalopas de *C. maenas* surgiu na Ria de Aveiro em resposta ao relaxamento e à reversão dos ventos de Norte em alturas marcadas pela convergência costeira da camada de Ekman. De forma contrária, os baixos números ou mesmo períodos de ausência destas pós-larvas na Ria de Aveiro surgiram em resposta a fortes intensidades dos ventos de Norte durante períodos de divergência costeira da camada de Ekman.

O presente padrão de fornecimento é semelhante ao encontrado em vários *taxa* de invertebrados marinhos em regiões que têm destacado a circulação induzida pelo vento no transporte de larvas perpendicularmente à linha de costa. Estes estudos têm demonstrado que a variabilidade temporal de fornecimento está ligada à dinâmica de afloramento costeiro e de submergência costeira na costa.

Little & Epifanio (1991) detectaram, em conformidade com o presente estudo, que o recrutamento de megalopas de *C. sapidus* na costa Este dos EUA estava associado à convergência costeira da camada de Ekman durante condições de vento que favorecem a ocorrência do fenómeno de submergência costeira nesta costa. Os autores explicam estes resultados através do facto das larvas poderem ser arrastadas pelas correntes superficiais até à costa, e até mesmo para dentro do estuário, uma vez que o fluxo subtidal para este sistema é significativamente superior nestas alturas (nível do mar aumenta significativamente) (Goodrich *et al.*, 1989; Little & Epifanio, 1991; Jones & Epifanio, 1995). Já na presença de condições de vento que levam ao fenómeno de afloramento costeiro, espera-se uma resposta contrária de fornecimento em semelhança à obtida neste estudo. Isto porque a divergência costeira de massas de água superficiais gera condições que favorecem a dispersão de larvas para longe dos locais de maternidade, resultando num padrão de diminuição ou mesmo de ausência de larvas na costa durante estas alturas (Alexander & Roughgarden, 1996; Connolly & Roughgarden, 1999; Connolly *et al.* 2001)

Alguns aspectos da biologia de *C. maenas* conferem de facto a esta espécie um grande potencial de dispersão. Dentro destes aspectos, enumera-se: a presença de ritmos semi-lunares na emissão de larvas (fêmeas ovadas) (Queiroga *et al.* 1994) e de ritmos endógenos de migração vertical (zoés I) (Zeng & Naylor, 1996, a; c). Ambos contribuem

para dispersão eficiente das larvas planctónicas para fora dos locais de maternidade. Outro aspecto que favorece a dispersão para longe dos ambientes de maternidade é o tempo de desenvolvimento larvar no mar, sendo este estimado em cerca de seis semanas para as temperaturas encontradas durante o período de estudo nas águas portuguesas (Dawirs, 1985). Refere-se que o tempo de residência no mar tem sido uma das variáveis biológicas mais citadas a influenciar o recrutamento para as populações adultas (Sponaugle *et al.*, 2002), sendo que estudos como os de Shanks *et al.* (2003) têm demonstrado uma relação positiva entre a distância de dispersão e o tempo de duração da vida pelágica.

Apesar da biologia da espécie e da existência de fortes condições de divergência costeira poderem ter favorecido a dispersão de larvas *C. maenas* para longe da costa, os presentes resultados bem como os obtidos em estudos que visaram identificar a distribuição de larvas de *C. maenas* na costa noroeste portuguesa, não são congruentes com esta hipótese.

Neste sentido refere-se o facto dos aumentos de fornecimento de megalopas de *C. maenas* terem sido registados com um atraso na resposta de -1 dia em relação ao relaxamento ou à reversão dos ventos de Norte. Este atraso na resposta corresponde ao tempo esperado de inércia do oceano ao forçamento do vento (Roughgarden *et al.* 1991; Wing *et al.* 1995a). Considerando ainda a possibilidade de um efeito cumulativo dos ventos no fornecimento, este foi detectado apenas para os ventos que sopraram no dia anterior em relação ao primeiro.

Em Queiroga *et al.* (2006) menciona-se o facto do atraso na resposta entre os ventos e o fornecimento poder constituir um indício importante da distância a que as megalopas se encontram da costa. A taxa de advecção de massas de água superficiais em direcção à costa é estimada em cerca de 5 a 10 km por dia durante ou logo após condições de relaxamento ou de reversão dos ventos de Norte (Fiúza, 1984). Atendendo a estes aspectos não é provável que a grande maioria de megalopas de *C. maenas* tenha estado distribuída a uma distância superior à da plataforma continental média durante o período de estudo. Esta evidência encontra-se ainda em conformidade com o estudo de Queiroga *et al.* (1996) no sentido em que estes autores observaram que a distribuição da maioria dos zoés (I, II, III, IV) e das megalopas de *C. maenas* se restringia a uma distância de 15-20 km da costa de

Aveiro. Não foram inclusivamente encontrados quaisquer espécimes para além do bordo da plataforma continental.

Na costa da Califórnia, onde o fenómeno de afloramento costeiro causado pelos ventos que sopram de Norte é também uma característica oceanográfica recorrente e dominante durante os meses de Verão, tem-se detectado a ocorrência de pulsos distintos de recrutamento de larvas, nomeadamente de cracas *Ballanus ballanus* (Roughgarden *et al.*, 1988; Roughgarden *et al.*, 1991; Farrell *et al.* 1991) após 2 dias de relaxamento ou reversão dos ventos de Norte.

A presença de um padrão de fornecimento larvar deste tipo tem sido explicada nesta região através da possibilidade das larvas se concentrarem numa frente de afloramento (Roughgarden *et al.* 1991 e Farrell *et al.* 1991). Esta frente persiste durante condições que favorecem o fenómeno de afloramento costeiro, formando-se devido ao contacto entre as massas de água de fundo que afloram na costa (águas mais densas, frias e ricas em nutrientes) e as massas de água superficiais (menos densas e quentes) que divergiram da costa através do transporte de Ekman (Roughgarden *et al.*, 1991). A frente de afloramento converge em direcção à costa quando cessam as condições de afloramento costeiro (Shanks *et al.*, 2000), isto é no caso das margens Este das grandes bacias hidrográficas quando se dá o relaxamento ou a reversão dos ventos de Norte (Roughgarden *et al.* 1988; Roughgarden *et al.* 1991; Farrell *et al.* 1991;).

Embora especulativo, as evidências recolhidas neste estudo, em conjunto com alguns aspectos hidrográficos da plataforma continental da região da Ria de Aveiro, são consistentes com a hipótese dos aumentos de fornecimento de megalopas de *C. maenas* deverem-se também à convergência costeira de uma frente de afloramento.

No estudo de Queiroga *et al.* 2005 detectou-se a presença de uma frente de afloramento costeiro durante a persistência de ventos de Norte de cerca de 6 dias, nos meses de Julho a Agosto. Esta frente situou-se aproximadamente a uma distância de 22-26km da costa de Aveiro. É provável que esta zona fronteira tenha também ocorrido no presente estudo, uma vez que os ventos de Norte apresentaram uma periodicidade de 2, 7 e 9 dias, estando assim presentes as condições que favorecem este processo. Como o período de estudo envolveu os meses de Março a Junho, onde as intensidades de afloramento costeiro são geralmente mais baixas às encontradas nos meses de Julho e Agosto, é

possível, no caso desta estrutura se ter formado que esta tenha ocorrido a uma distância inferior à acima descrita. Connolly & Roughgarden (1998) e Connolly *et al.* (2001) referem neste aspecto que a distância a que as frentes de afloramento se formam está inversamente relacionada com as intensidades de afloramento costeiro.

Durante persistência dos ventos de Norte as megalopas podem ter sido de facto arrastadas pelas correntes superficiais para fora da costa, ficando posteriormente concentradas àquela distância na frente de afloramento. Por sua vez, a presença de um atraso na resposta de fornecimento de 1 dia aliado ao efeito cumulativo dos ventos N-S de 2 dias, não se distancia muito da distância esperada pela hipótese de convergência costeira de uma frente de afloramento do tipo acima descrito.

Embora este mecanismo possa estar envolvido no transporte de megalopas de *C. maenas* de regresso à Ria de Aveiro, existem alguns aspectos comportamentais da espécie em questão que podem ter levado a que as megalopas não se acumulassem na frente de afloramento. Neste modelo assume-se que as larvas mantêm uma posição neustónica sob as águas da plataforma continental, quer através de comportamentos de migração activa ou de flutuabilidade positiva (Roughgarden *et al.*, 1991; Ekman *et al.*, 1996; Shanks *et al.*, 2000).

No entanto, algumas observações de distribuição vertical de larvas de *C. maenas* na costa NW portuguesa constataram que as megalopas não ocupavam uma posição neustónica sob as águas da plataforma continental (Queiroga *et al.*, 1996; Santos *et al.*, in press). Desta forma, as megalopas só poderiam promover a retenção na frente de afloramento se ascendessem activamente na coluna de água em resposta a estímulos específicos presentes nesta estrutura. Esta conjectura é possível no sentido em que a capacidade natatória de megalopas de *Brachyura* é superior ( $3-4 \text{ cm.s}^{-1}$ ) às das correntes de submergência presentes nesta estrutura (Shanks & Brink, 2005). Uma resposta comportamental deste tipo parece todavia improvável, já que esta teria que se sobrepor à presença de um padrão de migração vertical sincronizado com o ciclo do dia (DVM), tendo este sido demonstrado em larvas de *C. maenas* no estudo de dos Santos *et al.* (in press). Contudo, e devido ao padrão de migração DVM, onde as larvas ascendem e descendem na coluna de água durante a noite e o dia, respectivamente, não se pode excluir a hipótese das larvas terem sido transportadas por uma frente de afloramento durante a noite.

Em alternativa à convergência costeira de uma frente de afloramento que concentra e retém larvas a uma dada distância da costa, propõe-se que o atraso na resposta entre o fornecimento de megalopas de *C. maenas* na Ria de Aveiro e a componente de tensão de vento N-S possa ser antes devido a uma possível retenção destas na costa. Esta seria promovida por interacção entre o padrão de DVM e a circulação de afloramento costeiro.

Como a circulação de afloramento costeiro é marcada por dois fluxos opostos na superfície e no fundo, refere-se que qualquer padrão de migração vertical, no qual as larvas alterem a sua posição na coluna de água por forma a residirem em ambos os fluxos, pode potencialmente levar à retenção destas.

Este processo tem sido evidenciado em larvas de gastrópodes *Conchelopas conchelopas*, onde a presença de um comportamento de migração vertical reverso (RDVM) promove não só a retenção de larvas perto da costa da Califórnia (<5 km da costa), como também o transporte destas em direcção à costa (Poulin *et al.* 2002 a, b). Outras larvas de bivalves (*Tellina spp* e *Mulinia lateralis*) respondem ainda às correntes de afloramento costeiro e de submergência costeira por forma a promoverem também a retenção perto da costa (Shanks & Brink, 2005).

A possibilidade de larvas de *C. maenas* que efectuam DVM ficarem retidas em áreas próximas à costa durante prevalência de condições de afloramento foi previamente demonstrada em Marta-Almeida *et al.* (2006) através de aplicação de um modelo matemático que considera especificamente a biologia da espécie e a oceanografia da área sob condições climáticas reais. Desta forma, é provável que a ocorrência de megalopas de *C. maenas* logo após 1 dia de relaxamento ou reversão de ventos de Norte, seja o resultado de um transporte de Ekman durante períodos de convergência costeira e após retenção destas numa área perto da costa. A reforçar este mecanismo de transporte está segundo alguns autores o facto de existir um desencontro temporal entre a produção de larvas e o subsequente recrutamento (Marta-Almeida *et al.* 2006; Queiroga *et al.*, 2007).

A emissão de larvas desta espécie tem sido reportada logo a partir dos meses de Outono ao longo da costa portuguesa (Ria de Aveiro, Queiroga (1995); Estuário Mira, Paula *et al.* (1993); Ria Formosa, Sprung, 2001). Contudo, os eventos principais de recrutamento só ocorrem nestes estuários a partir do mês de Abril, não podendo este atraso ser explicado pelo tempo de desenvolvimento larvar no mar que tem uma duração inferior

(6 semanas), tendo em conta as temperaturas das águas portuguesas durante os meses de Inverno e Primavera.

Sprung (2001) explica como determinantes do sucesso de recrutamento factores de natureza ecológica, tais como a presença de predadores, disponibilidade de alimento e a presença de correntes apropriadas para transporte de regresso para o estuário. Já os factores que condicionam a altura de emissão larvar são aparentemente de natureza fisiológica, nomeadamente a temperatura. Situações em que o conjunto de factores ecológicos ou fisiológicos não coexistam poderão resultar num fraco recrutamento. Dado o recrutamento só se iniciar na Ria de Aveiro nos meses em que o fenómeno de afloramento costeiro já é uma característica oceanográfica persistente na costa NW portuguesa (Fiúza *et al.*, 1992) é possível que a presença deste fenómeno seja incitador para o sucesso de recrutamento de megalopas de *C. maenas* exactamente por poder promover uma possível retenção destas na costa. Esta evidência é contrária a muitos estudos que apontam a circulação de afloramento costeiro como principal agente de dispersão de larvas para locais afastados das zonas de maternidade e por isso como agente principal a determinar o insucesso de recrutamento (Roughgarden *et al.*, 1991; Gaines & Roughgarden, 1995; Connolly *et al.* 1998; Roughgarden & Connolly, 2001).

Importa referir que o padrão de fornecimento de megalopas de *C. maenas* na Ria de Aveiro apresentado neste estudo se encontra em conformidade com o observado nos estudos prévios de Almeida & Queiroga (2003) e Queiroga *et al.* (2006). Este estudo tem assim especial relevância na tentativa de observar se existiram alterações a este padrão e caso contrário se este pode ser tido como recorrente na Ria de Aveiro. Vários estudos referem a importância em identificar padrões concretos de fornecimento larvar e a relação destes com a oceanografia local a fim de conseguir uma melhor gestão dos recursos pesqueiros e o estabelecimento de áreas marinhas protegidas, que são fundamentais para a conservação das espécies (Shanks *et al.*, 2003; Rowley, 2006). O presente estudo valida neste sentido que o fornecimento de megalopas de *C. maenas* depende fortemente da circulação de afloramento costeiro, e que o mecanismo envolvido no transporte destas larvas para perto da Ria de Aveiro é muito provavelmente a convergência costeira da camada de Ekman que ocorre em reposta ao relaxamento e à reversão de ventos de Norte na costa NW portuguesa. A possível retenção de megalopas de *C. maenas* na plataforma

continental interior é ainda um aspecto fundamental a ser considerado para a dinâmica de populações, nomeadamente no que se refere à conectividade entre populações, onde se assume geralmente que as espécies que apresentam uma fase larvar capaz de grande dispersão são populações abertas e subsidiadas por indivíduos de outras sub-populações, sendo que o recrutamento é geralmente visto como um processo desacoplado da produção local (Caley *et al.*, 1996; Strathmann *et al.*, 2002).

No entanto, e apesar de terem sido recolhidas evidências que fundamentam os resultados obtidos neste estudo, é importante referir que para além dos mecanismos de transporte perpendiculares à linha de costa, presentes durante a circulação de afloramento, existem outros aspectos da circulação oceanográfica da costa NW portuguesa que podem ter influenciado o presente padrão de fornecimento de megalopas de *C. maenas* na Ria de Aveiro.

A circulação superficial ao longo da costa é predominantemente dirigida para Sul durante o período de afloramento costeiro (Primavera - Verão). Quando os ventos de Norte cessam ou mesmo revertem esta circulação altera-se, passando a fluir em direcção aos pólos. No caso de algumas espécies de invertebrados marinhos (ouriços do mar e caranguejos) da costa da Califórnia demonstrou-se efectivamente que o recrutamento dependia deste tipo de circulação (Wing *et al.* 1995 a; b; Wing *et al.*, 2003). Estes estudos detectaram igualmente aumentos de fornecimento após relaxamento e reversão dos ventos de Norte, em áreas localizadas a Norte do cabo de Point Reyes (Califórnia do Norte, EUA). Segundo estes autores, os aumentos de recrutamento resultaram de um transporte paralelo à costa mediado pela presença de uma corrente superficial de água quente e salina que se gera tipicamente durante estas alturas e que flui em direcção aos pólos. Para que este transporte possa estar igualmente na origem dos aumentos de megalopas de *C. maenas* registados durante períodos de relaxamento, teria que existir algum mecanismo de retenção de larvas ou mesmo importantes populações de *C. maenas* a Sul da Ria de Aveiro a uma distância que justificasse o atraso de resposta de fornecimento obtido (apenas 1 dia) neste estudo. As populações presentes no estuário do Mondego são a que se localizam a Sul mais perto da Ria de Aveiro, sendo que para além destas só ocorrem importantes populações no estuário do Tejo e do Sado, cujo transporte ao longo da costa não poderá explicar o atraso na resposta obtido. Para além deste aspecto refere-se o facto da costa NW portuguesa

apresentar uma geometria e topografia bastante regular que não favorece a existência de áreas de retenção originadas por padrões de circulação superficial.

Para além destas correntes superficiais que se geram em resposta aos ventos N-S, a circulação ao longo da costa é adicionalmente influenciada por três factores na margem oeste da Península Ibérica: corrente de Portugal que flui para Sul, Corrente Ibérica que flui em direcção aos pólos (IPC, Frouin *et al.*, 1990; Haynes & Barton, 1990), e Pluma que flutua sobre a margem oeste da Península Ibérica (forma-se entre Tejo e Rias Baixas (Espanha)) (WIBP, Peliz *et al.*, 2002). Alguns estudos como os de Santos *et al.* (2004) e Péliz *et al.* (2007) referem que durante períodos de afloramento costeiro a extensão da WIBP pode ir para além dos limites da vertente continental e interagir com a corrente IPC que circula ao longo desta zona. Este processo favorece a existência de áreas de convergência que têm sido implicadas como zonas de retenção de ovos e de larvas de sardinhas (Santos *et al.* 2004). A retenção e sobrevivência são adicionalmente reforçadas por retenção vertical na WIBP, que apresenta elevadas concentrações de nutrientes (Chícharo *et al.*, 2003; Ribeiro *et al.*, 2005) favorecendo desta forma o subsequente sucesso de recrutamento (Santos *et al.*, 2007).

Considerando a importância destas correntes como mecanismos de transporte e de retenção de larvas não se exclui a possibilidade destas poderem ter desempenhado de forma complementar à circulação de afloramento costeiro alguma influência sobre o presente padrão de fornecimento de megalopas de *C. maenas* na Ria de Aveiro.

## 5. Conclusão

O presente estudo suporta as hipóteses propostas de que a variabilidade temporal no fornecimento de megalopas de *C. maenas* na Ria de Aveiro está relacionada com (1) o ciclo semi-lunar de amplitude de marés e com (2) episódios de relaxamento ou reversão de ventos, que sopram de Norte, e que favorecem o fenómeno de afloramento costeiro. Este conjunto de condições resultaram num padrão de fornecimento bastante definido, com pulsos distintos de fornecimento a ocorrerem em períodos de marés vivas e com magnitudes de fornecimento dependentes da intensidade destes ventos. Um padrão de fornecimento deste tipo foi também detectado previamente no estudo de Queiroga *et al.* 2006, indicando que o mesmo é recorrente na Ria de Aveiro.

Atendendo à biologia da espécie *C. maenas*, na qual se inclui um forte potencial de dispersão das larvas planctónicas, é possível constatar que as larvas não se dispersaram a longas distâncias perpendiculares à Ria de Aveiro, apesar do período de estudo ser marcado por condições predominantes de divergência costeira da camada de Ekman. Esta evidência é representada neste estudo pelo facto das magnitudes de fornecimento na Ria de Aveiro terem apresentado máximos logo após um dia de relaxamento ou reversão dos ventos de Norte, indicando assim que um número importante de megalopas de *C. maenas* não ocorreu a uma distância superior à da plataforma continental média ou interior. Dentro dos mecanismos de transporte apresentados neste estudo e associados à circulação de afloramento costeiro, destaca-se a possível retenção das larvas perto da costa (plataforma continental interior) mediada pela presença de um comportamento de migração vertical de DVM. Os aumentos de fornecimento registados na Ria de Aveiro são congruentes com a possibilidade das larvas ficarem retidas na plataforma continental interior, sendo posteriormente transportadas para perto do estuário durante períodos de convergência costeira da camada de Ekman. Após este transporte, as megalopas de *C. maenas* aparentam ter utilizado o mecanismo de STST à entrada da Ria de Aveiro, a fim de efectuarem a imigração para dentro deste estuário. Esta hipótese é suportada neste estudo pelo facto das megalopas terem apresentado uma resposta rápida (0 dias) em relação à amplitude de maré, indicando que as megalopas se concentraram perto da Ria de Aveiro, e do fornecimento de megalopas ter ocorrido periodicamente em alturas correspondentes à entrada das marés vivas. As condições capazes de desencadear um mecanismo de STST são maximizadas

durante as marés vivas, já que nestas alturas as maiores amplitudes de maré implicam taxas superiores nos incrementos de salinidade e de pressão hidrostática, que podem não só levar a uma resposta rápida de ascensão na coluna de água durante as enchentes, como também de um maior número de megalopas.

No caso da espécie em questão, este estudo tem especial importância na medida em que o caranguejo verde *C. maenas* é um invasor em crescente expansão, pelo que a análise dos processos envolvidos na dispersão das suas larvas fornece um importante contributo para a determinação complementar do seu potencial como invasor. Associada aos processos de dispersão de larvas encontra-se também a dinâmica de populações que assenta geralmente num modelo que considera uma população aberta, subsidiada por indivíduos de outras sub-populações e por isso desacoplada da produção local. No entanto, a possibilidade das larvas ficarem retidas na plataforma continental interior e de serem posteriormente transportadas pela convergência costeira da camada de Ekman, pode influir na alteração desta percepção. Permanecem contudo por esclarecer outros processos de dispersão de larvas, nomeadamente os que podem estar envolvidos no transporte e retenção destas ao longo da costa, já que tem sido demonstrado que a WIBP, e a IPC têm influência sobre o recrutamento de espécies como a sardinha (*Sardina pilchardus*) de forma complementar à circulação de afloramento costeiro.

Independentemente dos mecanismos de transporte evidenciados, a importância deste estudo destaca-se por definir padrões concretos de variabilidade de fornecimento em função das variáveis ambientais. A descrição de uma relação deste tipo tem especial relevância como forma de prever o sucesso de recrutamento, nomeadamente no que se refere a futuras alterações climáticas e oceanográficas provocadas pelo aquecimento global, apresentando-se como fundamental na área da ecologia marinha.

## 6. Referências Bibliográficas

- Abrantes, A.; Pinto, F. & Moreira, M. H. (1999). Ecology of the polychaete *Nereis diversicolor* in the Canal de Mira (Ria de Aveiro, Portugal): population dynamics, production and oogenic cycle. *Acta Oecologica*, **20** (4): 267-283;
- Alexander, S. E.; & Roughgarden, J. (1996). Larval transport and population dynamics of intertidal barnacles: a coupled benthic/oceanic model. *Ecological Monographs*, **66**: 259-275;
- Almeida, M. J. & Queiroga, H. (2003). Physical forcing of onshore transport of crab megalopae in the northern Portuguese upwelling system. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, **57**: 1091-1102;
- Audet, D.; Davis, D. S. ; Miron, G. ; Moriyasu, M.; Benhalima, K. & Campbell, R. (1993). Geographical expansion of a nonindigenous crab, *Carcinus maenas* (L.), along the Nova Scotian shore into the southeastern gulf of St. Lawrence, Canada. *Journal of Shellfish Research*, **22** (1): 255-262;
- Baeta, A.; Cabral, H. N.; Neto, J. M.; Marques, J. C. & Pardal, M. A. (2005). Biology, population dynamics and secondary production of the green crab *Carcinus maenas* (L.) in a temperate estuary. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **65**: 43-52;
- Barnwell, F. H. (1976). Variation in the form of the tide and some problems it poses for biological timing systems, pp 161-187 In: De Coursey P. J. (ed). *Biological rhythms in the marine environment*, University of South Carolina Press, Columbia;
- Bilton, D. T; Paula, J. & Bishop, J. D. D. (2002). Dispersal, Genetic Differentiation and Speciation in Estuarine Organisms. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, **55**: 937–952;
- Boehlert, G. W. & Mundy, B. C. (1988). Roles of behavioral and physical factors in larval and juvenile fish recruitment to estuarine nursery areas. *American Fisheries Society Symposium*, **3**: 51-67;
- Caley, M. J.; Carr, M. H.; Hixon, M. A.; Hughes, T. P.; Jones, G. P. & Menge, B. A. (1996). Recruitment and the local dynamics of open marine populations. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **27**: 477-400;

- Carlton, J. T. & Cohen, A. N. (2003). Episodic global dispersal in shallow water marine organisms: the case history of the European shore crabs *Carcinus maenas* and *C. aestuarii*. *Journal of Biogeography*, **30**: 1809-1820;
- Chatfield, C. (1996). *The analysis of time series data: an introduction*, 5th ed. Chapman & Hall, London;
- Chícharo, M.A., Esteves, E., Santos, A.M.P., dos Santos, A., Peliz, A., Ré, P., (2003). Are sardine larvae caught off northern Portugal in winter starving? An approach examining nutritional conditions. *Marine Ecology Progress Series*, **257**: 303-309;
- Christy, J. H. & Morgan, S.G. (1998). Estuarine immigration by crab postlarvae: mechanisms, reliability and adaptive significance. *Marine Ecology Progress Series*, **174**: 51-65;
- Coelho, H. S.; Neves, R. J. J.; White, M.; Leitão, P. C. & Santos, A. J. (2002). A model for ocean circulation on the Iberian coast. *Journal of Marine Systems*, **32**: 153-179;
- Cohen, A. N.; Carlton, J. T. & Fountain, M. C. (1995). Introduction, dispersal and potential impacts of the green crab *Carcinus maenas* in San Francisco Bay, California. *Marine Biology*, **122**: 225-237;
- Connolly, S. R. & Roughgarden, J. (1998). A latitudinal gradient in northeast pacific intertidal community structure: evidence for an oceanographically based synthesis of marine community theory. *The American Naturalist*, **151 (4)**: 311-326;
- Connolly, S. R.; Menge, B. A. & Roughgarden, J. (2001). A latitudinal gradient in recruitment of intertidal invertebrates in the northeast pacific ocean. *Ecology*, **82 (7)**: 1799-1813;
- Cowen, R. K. (2002). Oceanographic influences on larval dispersal and retention and their consequences for population connectivity, pp 149-170 *In*: P. F. Sale (ed) *Coral Reef Fishes: New insights into their ecology*. Academic Press, London;
- Cronin, T. W. & Forward, R. B. Jr. (1983). Vertical migration rhythms of newly hatched larvae of the estuarine crab, *Rhithropanopeus harrisi*. *The Biological Bulletin*, **165 (1)**: 139-153;
- Cunha, M. R.; Sorbe, J. C. & Moreira, M. H. (1999). Spatial and seasonal changes of brackish peracaridan assemblages and their relation to some environmental

- variables in two tidal channels of the Ria de Aveiro (NW Portugal). *Marine Ecology Progress Series*, **190**: 69-83;
- Dawirs, R. R. (1985). Temperature and larval development of *Carcinus maenas* (Decapoda) in the laboratory; predictions of larval dynamics in the sea. *Marine Ecology Progress Series*, **24**: 297-302;
- deRivera, C. E.; Hitchcock, N. G.; Teck, S. J.; Steves, B. P.; Hines, A. H. & Ruiz, G. M. (2007). Larval development rate predicts range expansion of an introduced crab. *Marine Biology*, **150** (6): 1275-1288;
- DeVries, M. C.; Tankersley, R. A.; Forward, R. B. Jr.; Kirby-Smith, W. W. & Luettich, R. A. Jr. (1994). Abundance of estuarine crab larvae is associated with tidal hydrological variables. *Marine Biology*, **118**: 403-413;
- Dias, J. M.; Lopes, J. F. & Dekeyser, I. (2000). Tidal propagation in Ria de Aveiro lagoon, Portugal. *Physics and Chemistry of the Earth*, **25** (4): 369-374;
- dos Santos, A.; Santos, A. M. P.; Conway, D. V. P.; Bartilotti, C.; Lourenço, P. & Queiroga, H. (in press). Diel vertical migration of decapod larvae in the Portuguese coastal upwelling ecosystem: implications for offshore transport. *Marine Ecology Progress Series*;
- Eckman, J. (1996). Closing the larval loop: linking larval ecology to the population dynamics of marine benthic species. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **200**: 207-2037;
- Eggleston, D. B.; Lipcius, R. N.; Marshall, L. S. Jr & Ratchford, S. G. (1998). Spatiotemporal variation in postlarval recruitment of the Caribbean spiny lobster in the central Bahamas: lunar and seasonal periodicity, spatial coherence, and wind forcing. *Marine Ecology Progress Series*, **174**: 33-49;
- Enderlein, P.; Moorthi, S.; Röhrscheidt, H. & Wahl, H. (2003). Optimal foraging versus shared doom effects: interactive influence of mussel size and epibiosis on predator preference. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **292**: 231-242;
- Epifanio, C. E. (1988). Transport of invertebrate larvae between estuaries and the continental shelf. *American Fisheries Society, Symposium* **3**: 104-114;
- Epifanio, C. E. & Garvine, R. W. (2001). Larval transport on the atlantic continental shelf of North America: a review. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, **52**: 51-77;

- Farrell, T. M.; Bracher, D. & Roughgarden, J. (1991). Cross-shelf transport causes recruitment to intertidal populations in central California. *Limnology and Oceanography*, **36 (2)**: 279-288;
- Fiúza, A. F. G. (1984) Hidrologia e dinâmica das águas costeiras de Portugal. PhD dissertation, University of Lisbon (NC);
- Fiúza, A. F.G.; Macedo, M. E. & Guerreiro, M. R. (1982). Climatological space and time variation of the Portuguese coastal upwelling. *Oceanologica Acta*, **5 (1)**: 31-40;
- Forward, R. B. Jr. & Rittschof, D. (1994). Photoresponses of crab megalopae in offshore and estuarine waters: Implications for transport. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **182 (2)**: 183-192;
- Forward, R. B. & Tankersley, R. A. (2001). Selective tidal stream transport of marine animals. *Oceanography and Marine Biology: an Annual Review*, **39**: 305-353;
- Forward, R. B. Jr.; Douglass, J. K. & Kenney, B. E. (1986). Entrainment of the larval release rhythm of the crab *Rhithropanopeus harrisi* (Brachyura: Xanthidae) by cycles in salinity change. *Marine Biology*, **90**: 537-544;
- Forward Jr., R. B.; Swanson, J.; Tankersley, R. A. & Welch, J. M. (1997). Endogenous swimming rhythms of blue crab, *Callinectes sapidus* megalopae: effects of offshore and estuarine cues. *Marine Biology*, **127**: 621-628;
- Frouin, R.; Fiúza, A. F. G.; Ambar, I.; Boyd, T. J. (1990). Observations of a poleward surface current off the coasts of Portugal and Spain during winter. *Journal of Geophysical Research*, **95 (C1)**: 679-691;
- Gaines, S. D. & Bertness, M. D. (1992). Dispersal of juveniles and variable recruitment in sessile marine invertebrates. *Nature*, **360**: 579-580;
- Gaines, S. & Roughgarden, J. (1985). Larval settlement rate: A leading determinant of structure in an ecological community of the marine intertidal zone. *Proceedings of the National Academy of Science of the United States of America*, **82 (11)**: 3707-3711;
- González-Gordillo, J.; Arias, A. M.; Rodríguez, A. & Drake, P. (2003). Recruitment patterns of decapod crustaceans megalopae in a shallow inlet (SW Spain) related to life history strategies. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, **56**: 593-607;

- Goodrich, D. M.; van Montfrans, J. & Orth, R. J. (1989). Blue Crab Megalopal Influx to Chesapeake Bay: Evidence for a Wind-Driven Mechanism. *Estuarine Coastal and Shelf Science*, 29 (3): 247-260;
- Gross, M.G., 1995, Principles of Oceanography, 7<sup>th</sup> edition, Upper Saddle River, New Jersey, Prentice-Hall, 230 p;
- Haynes, R. & Barton, E. D. (1990). A poleward flow along the Atlantic coast of the Iberian Peninsula. *Journal of Geophysical Research*, **95 (C7)**: 425-441;
- Haynes, R., Barton, E.D. and Pilling, I., (1993). Development, persistence, and variability of upwelling filaments off the Atlantic coast of the Iberian peninsula. *Journal of Geophysical Research*, **98**: 22681–22692.
- Heck, K. L.; Coen, L. D. & Morgan, S. G. (2001). Pre- and post-settlement factors as determinants of juvenile blue crab *Callinectes sapidus* abundance: results from the north-central Gulf of Mexico. *Marine Ecology Progress Series*, **222**: 163-176;
- Hill, A. E. (1991). Vertical migration in tidal currents. *Marine Ecology Progress Series*, **75**: 39-54;
- Hsueh, Y. & O'Brien, J. J. (1971). Steady costal upwelling induced by alongshore currents. *Journal of Physical Oceanography*, **1(3)**: 180-186;
- Hunter, E. & Naylor, E. (1993). Intertidal migration by the shore crab *Carcinus maenas*. *Marine Ecology Progress Series*, **101**: 131-138;
- Ingle, R. (1992). *Larval stages of Northeastern Atlantic Crabs. An Illustrated Key*. Chapman & Hall, London, 363;
- Jamieson, G. S.; Grosholz, E. D.; Armstrong, D. A. & Elner, R. W. (1998). Potential ecological implications from the introduction of the European green crab, *Carcinus maenas* (Linnaeus), to British Columbia, Canada, and Washington, USA. *Journal of Natural History*, **32**: 1587-1598;
- Jones, M. B. & Epifanio, C. E. (1995). Settlement of brachyuran megalopae in Delaware Bay: an analysis of time series data. *Marine Ecology Progress Series*, **125**: 67-76;
- Jorge da Silva, A. (1992). Dependence of upwelling related circulation on wind forcing and stratification over the portuguese northern shelf. *ICES C.M.* 1992/ C17;
- Kingsford, M. J. & Choat, J. H. (1986) Influence of surface slicks on the distribution and onshore movements of small fish. *Marine Biology*, **91(2)**: 161-171;

- Lentz, S. J. (2001). The Influence of Stratification on the wind driven transport cross-shelf transport over the North Carolina shelf. *American Meteorological Society*, **32**: 2749-2760;
- Levin, P. S. (1994). Fine scale temporal variation in recruitment of a temperate demersal fish: the importance of settlement versus post-settlement processes. *Oecologia*, **97**: 124-133;
- Little, K. T & Epifanio, C. E. (1991). Mechanism for the re-invasion of an estuary by two species of brachyuran megalopae. *Marine Ecology Progress Series*, **68**: 235-242;
- Lochmann, S. E.; Darnell, R. M. & McEachran, J. D. (1995). Temporal and vertical distribution of crab larvae in a tidal pass. *Estuaries*, **18 (1B)**: 255-263;
- Lopes, C. B.; Pereira, M. E.; Vale, C.; Lillebo, I.; Pardal, M. Â. & Duarte, A. C. (2007). Assessment of spatial environmental quality status in Ria de Aveiro, Portugal. *Scientia Marina*, **71 (2)**: 293-304;
- Luckenbach, M. W. (1984). Settlement and early post-settlement survival in the recruitment of *Mulinia lateralis* (Bivalvia). *Marine Ecology Progress Series*, **17**: 245-250;
- Marta-Almeida, M.; Dubert, J.; Peliz, A. & Queiroga, H. (2006). Influence of vertical migration pattern on retention of crab larvae in a seasonal upwelling system. *Marine Ecology Progress Series*, **307**: 1-19;
- Mascaró, M. & Seed, R. (2001). Choice of prey size and species in *Carcinus maenas* (L.) feeding on four bivalves of contrasting shell morphology. *Hydrobiology* **449**: 159-170;
- McConaughy, J. R. (1988). Export and reinvasion of larvae as regulators of estuarine dependent decapod populations. *American Fisheries Society*, Symposium **3**: 90-103;
- McConaughy, R. A.; Armstrong, D. A.; Hickey, B. M. & Gunderson, D. R. (1992). Juvenile Dungeness Crab (*Cancer magister*) recruitment variability and oceanic transport during the pelagic phase. *Canadian Journal of Fisheries Aquatic Science*, **49**: 2028- 2044;
- Miller, J. & Shanks, A. L. (2004). Ocean-estuary coupling in the Oregon upwelling region: abundance and transport of juvenile fish and of crab megalopae. *Marine Ecology Progress Series*, **271**: 267-279;

- Morgado, F. M., Antunes, C. & Pastorinho, M.R. (2003). Distribution and patterns of emergence of suprbenthic and pelagic crustaceans in a shallow temperate estuary (Ria de Aveiro, Portugal). *Acta Oecologica*, **24**: 205-217;\
- Morgado, F. M; Ré, P.; Silva, N. & Azeiteiro, U. M. (2006). Comparison of the zooplankton from two different temperate tidal systems in Western Portugal: the Mondego estuary and Ria de Aveiro lagoon. *International Journal of Lakes and Rivers*, **1 (1)**: 65-74;
- Olmi, E. J. III (1994). Vertical migration of blue crab *Callinectes sapidus* megalopae: implications for transport in estuaries. *Marine Ecology Progress Series*, **113**: 39-54;
- Paula, J. (1993). Ecologia da fase larvar e recrutamento de crustáceos decápodes no estuário do Rio Mira. PhD thesis, Universidade de Lisboa (NC);
- Paula, J.; Dray, T. & Queiroga, H. (2001). Interaction of offshore and inshore processes controlling settlement of brachyuran megalopae in Saco mangrove creek, Inhaca Island (South Mozambique). *Marine Ecology Progress Series*, **215**: 251-260;
- Pechenik, J. A. (1999). On the advantages and disadvantages of larval stages in benthic marine invertebrate cycles. *Marine Ecology Progress Series*, **177**: 269-297;
- Peliz, A.; Rosa, T. L.; Santos, A. M. P.& Pissarra, J. L. (2002). Fronts, jets, and counterflows in the Western Iberian upwelling system. *Journal of Marine Systems* **35**: 61-77;
- Peliz, A.; Marchesiello, P.; Dubert, J.; Marta-Almeida, M.; Roy, C. & Queiroga, H. (2007) A study of crab larvae dispersal on the Western Iberian Shelf: Physical processes. *Journal of Marine Systems*, **68**: 215–236;
- Pineda, J. (1991). Predictable upwelling and the shoreward transport of planctonic larvae by internal tidal bores. *Science*, **253**: 548-551;
- Pineda, J. (1994). Internal tidal bores in the nearshore: Warm-water fronts; seaward gravity currents and the onshore transport of neustonic larvae. *Journal of Marine Research*, **52**: 427-458;
- Pineda, J. (1995). An internal tidal bore regime at nearshore stations along western USA: predictable upwelling within the lunar cycle. *Continental Shelf Research*, **125**: 1023-1041;

- Possingham, H. P. & Roughgarden, J. (1990). Spatial population dynamics of a marine organism with a complex life cycle. *Ecology*, **71 (3)**: 973-985;
- Poulin, E.; Palma, A. T.; Leiva, G. ; Hernández, E.; Martínez, P.; Navarrete, S. A. & Castilla, J. C. (2002a). Temporal and spatial variation in the distribution of epineustonic competent larvae *Concholepas concholepas* along the central coast of Chile. *Marine Ecology Progress Series*, **229**: 95-104;
- Poulin, E.; Palma, A. T.; Leiva, G.; Narvaez, D.; Pacheco, R.; Navarrete, S. A & Castilla, J. C. (2002b). Avoiding offshore transport of competent larvae during upwelling events: The case of the gastropod *Concholepas concholepas* in Central Chile. *Limnology and Oceanography*, **47 (4)**: 1248-1255;
- Power, J. H. (1997). Time and Tide Wait For No Animal: Seasonal and Regional Opportunities For Tidal Stream Transport or Retention. *Estuaries*, **20 (2)**: 312-318;
- Pritchard D.W. (1967). What is an estuary: physical viewpoint. pp 3–5 *In*: Lauff GE (ed). Estuaries. American Association for the Advancement of Science, Washington;
- Queiroga, H. (1995) Processos de dispersão e recrutamento das larvas do caranguejeiro *Carcinus maenas* (L.) na Ria de Aveiro. PhD thesis, Universidade de Aveiro;
- Queiroga, H. (1996). Distribution and drift of the crab *Carcinus maenas* (L.)(Decapoda; Portunidae) over the continental shelf off northern Portugal in April 1991. *Journal of Plankton Research*, **18**: 1981-2000;
- 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 decapod crustacean larvae. *Advances in Marine Biology*, **47**: 108-214;
- Queiroga, H.; Costlow, J. D.; Moreira, M. H. (1994). Larval abundance patterns of *Carcinus maenas* (Decapoda, Brachyura) in Canal de Mira (Ria de Aveiro, Portugal) (1994). *Marine Ecology Progress Series*, **111**: 63-72;
- Queiroga, H.; Costlow, J. D. & Moreira, M. H. (1997). Vertical migration of the crab *Carcinus maenas* first zoeae in an estuary: implications for tidal stream transport. *Marine Ecology Progress Series*, **149**: 121-132;

- Queiroga, H.; Silva, C.; Sorbe, J-C. & Morgado, F. (2005). Composition and distribution of zooplankton across an upwelling front on the northern Portuguese coast during summer. *Hydrobiologia*, **545**: 195-207;
- Queiroga, H.; Almeida, M. J.; Alpuim, T.; A. V. Flores, A.; Francisco, S.; González-Gordillo, I.; Miranda, A. I.; Silva, I. & Paula, J. (2006). Tide and wind control of megalopal supply to estuarine crab populations on the portuguese west coast. *Marine Ecology Progress Series*, **307**: 21-36;
- Queiroga, H.; Cruz, T.; dos Santos, A.; Dubert, J.; González-Gordillo, R. I. R.; Paula, J.; Peliz, A. & Santos, A. M. P. (2007). Oceanographic and behavioural processes affecting invertebrate larval dispersal and supply in the western Iberia upwelling ecosystem. *Progress in Oceanography*, **74**: 174–191;
- Ribeiro, A.C., Peliz, A., Santos, A.M.P., (2005). A study of the response of chlorophyll-a biomass to a winter upwelling event off Western Iberia using Sea WiFS and in situ data. *Journal of Marine Systems* **53**: 87-107
- Rice, A.L. & Ingle, R.N. (1975). The larval development of *Carcinus maenas* (L.) and *Carcinus mediterraneus* Czerniavsky (Crustacea, Brachyura, Portunidae) reared on the laboratory. *Bulletin of the British Museum of Natural History (Zoology)* **28**: 103-119 (NC);
- Roman, J. & Palumbi, S. R. (2004). A global invader at home: population structure of the green crab, *Carcinus maenas*, in Europe. *Molecular Ecology*, **13**: 2891-2898;
- Roughgarden, J.; Iwasa, Y. & Baxter, C. (1985). Demographic theory for an open marine population with space limited recruitment. *Ecology*, **66(1)**: 54-67;
- Roughgarden, J.; Gaines, S. & Possingham, H. (1988). Recruitment dynamics in complex life cycles. *Science*, **241**: 1460-1466;
- Roughgarden, J.; Pennington, J. T.; Stoner, D.; Alexander, S. & Miller, K. (1991). Collisions of upwelling fronts with the intertidal zone: the cause of recruitment pulses in barnacle populations of central California. *Acta Oecologica*, **12 (1)**: 35-51;
- Rowley, R. J. (2006). Marine reserves in fisheries management. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, **4 (3)**: 233-254;

- Santos, A. M. P.; Borges, M. F. & Groom, S. (2001). Sardine and horse mackerel recruitment and upwelling off Portugal. *ICES Journal of Marine Science*, **58**: 589-596;
- Santos, A. M. P.; Chícharo, A.; dos Santos, A.; Moita, T.; Oliveira, P. B.; Péliz, A. & Ré, P. (2007). Physical–biological interactions in the life history of small pelagic fish in the Western Iberia Upwelling Ecosystem. *Progress in Oceanography*, **74**: 192-209;
- Sauvaget, P.; David, E & Guedes Soares, C. (2000). Modelling tidal currents on the coast of Portugal. *Coastal Engineering*, **40**: 393 - 409;
- Shanks, A. L. (1983). Surface slicks associated with tidally forced internal waves may transport pelagic larvae of benthic invertebrates and fish shoreward. *Marine Ecology Progress Series*, **13**: 311-315;
- Shanks, A. L. (1986). Tidal periodicity in the daily settlement of intertidal barnacle larvae and an hypothesized mechanism for the cross-shelf transport of cyprids. *The Biological Bulletin*, **170**: 429-440;
- Shanks, A. L. (1988). Further support for the hypothesis that internal waves can cause shoreward transport of larval invertebrate and fish. *Fisheries Bulletin*, **86**: 703-714;
- Shanks, A. L. (1995). Mechanisms of cross-shelf dispersal of larval invertebrates and fish. pp. 324-367 *In*: Mc Edward LR (ed) *Ecology of marine invertebrate larvae*. CRC Press, Boca Raton;
- Shanks, A. L. (1998). Abundance of post-larval *Callinectes sapidus*, *Penaeus* spp., *Uca* spp., and *Libinia* spp. collected at an outer costal site and their cross-shelf transport. *Marine Ecology Progress Series*, **168**: 57-69;
- Shanks, A. L. (2006). Mechanisms of cross-shelf transport of crab megalopae inferred from a time series of daily abundance. *Marine Biology*, **148**: 1383-1398;
- Shanks, A. L. & Brink, L. (2005). Upwelling, downwelling, and cross-shelf transport of bivalve larvae: test of a hypothesis. *Marine Ecology Progress Series*, **302**: 1-12;
- Shanks, A. L. & Wright, W. G. (1987). Internal-wave mediated shoreward transport of cyprids, megalopae, an gammarids and correlated longshore differences in the settling rate of intertidal barnacles. *Journal of Experimental Biology and Ecology*, **114**: 1-13;

- Shanks, A. L.; Largier, J.; Brink, L.; Brubaker, J. & Hooff, R. (2000). Demonstration of the onshore transport of larval invertebrates by the shoreward movement of an upwelling front. *Limnology and Oceanography*, **45 (1)**: 230-236;
- Shanks, A. L.; Grantham, B. A.; Carr, M. H. (2003). Propagule dispersal distance and the size and spacing of marine reserves. *Ecological Applications*, **13 (1), Suppl.**: S159-S169;
- Silva, J. F. & Duck, R. W. (2001). Historical changes of bottom topography and tidal amplitude in the Ria de Aveiro, Portugal—trends for future evolution. *Climate Research*, **18**: 17-24;
- Silva, P. A.; Ramos, M.; Almeida, M. & Dubert, J. (2004). Water exchange mechanisms between Ria de Aveiro and the Atlantic Ocean. *Journal of Coastal Research* , **SI 39**: 1622- 1626;
- Sponaugle, S.; Cowen, R. K., Shanks, A.; Morgan, S. G.; Leis, J. M.; Pineda, J.; Boehlert, G. W.; Kingsford, M. J.; Lindeman, K. C.; Grimes, C. & Munro, J. L. (2002). Predicting Self-recruitment in marine populations: biophysical correlates and mechanisms. *Bulletin of Marine Science*, **70 (1)**: 341-375;
- Sprung, M. (2001). Larval abundance and recruitment of *Carcinus maenas* L. close to its southern geographic limit: a case of match and mismatch. *Hydrobiologia*, 449: 153–158;
- Strathmann, R. S.; Hughes, T. P.; Kuris, A. M.; Lindeman, K. C.; Morgan, S. G.; Pandolfi, J. M. & Warner, R. R. (2002). Evolution of local recruitment and its consequences for marine populations. *Bulletin of Marine Science* ,**70(1)**: 377-396;
- Tankersley, R. A. & Forward, R. B. Jr. (1994). Endogenous swimming rhythms in estuarine crab megalopae: implications for flood tide transport. *Marine Biology*, 118: 415-423;
- Tankersley , R. A.; McKelvey , M. & Forward, R. B. Jr. (1995). Responses of estuarine crab megalopae to pressure, salinity and light: implications for flood-tide transport. *Marine Biology* , **122**: 391-400;
- Thorson, G. (1950). Reproductive and larval ecology of marine bottom invertebrates. *Biological Reviews*, **25**: 1-45 (NC);

- Todd, C. D. (1998). Larval supply and recruitment of benthic invertebrates: do larvae always disperse as much as we believe?. *Hydrobiologia*, **375/376**: 1-21;
- van Montfrans, J.; Epifanio, C. E.; Knott, D. M.; Lipcius, R. N.; Mense, D. J.; Metcalf, K.S.; Olmi, III. E. J.; Orth, R. J.; Posey, M. H. & Wenner, E. L, West, T. L. (1995). Settlement of blue crab megalopae in western Atlantic estuaries. *Bulletin of Marine Sciences*, **57**: 834-854;
- Wahle, R. A. & Incze, L. S. (1997). Pre- and post-settlement processes in American lobster recruitment. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **217** : 179-207
- Weber, L. I.; Hartnoll, R. G. & Thorpe, J. P. (2000). Genetic divergence and larval dispersal in two spider crabs (Crustacea: Decapoda). *Hydrobiologia*, **420 (1)**: 211-219;
- Welch, J. M. & Forward, R. B. Jr. (2001). Flood tide transport of blu crab, *Callinectes sapidus*, postlarvae: Behavioural responses to salinity and turbulence. *Marine Biology*, 139: 911-918;
- Welch, J. M., Forward, R. B., Jr. & Howd, P. A. (1999). Behavioural responses of blue crab *Callinectes sapidus* larvae to turbulence: implications for selective tidal stream transport. *Marine Ecology Progress Series*, 179: 135-143;
- Wing, S. R.; Botsford, L. W.; Largier, J. L. & Morgan, L. E. (1995a). Spatial structure of relaxation events and crab settlement in the northern california upwelling system. *Marine Ecology Progress Series*, **128**: 199-211;
- Wing, S. R.; Largier, J. L., Botsford, L. W. & Quinn, J. F. (1995b). Settlement and transport of benthic invertebrates in an intermittent upwelling region. *Limnology and Oceanography*, **40 (2)**: 316-329;
- Wing, S. R.; Botsford, L. W.; Morgan, L. E.; Diehl, J. M.; Lundquist, C. J. (2003). Inter-annual variability in larval supply to population of three invertebrate taxa in the northern California Current. *Estuarine Coastal and Shelf Science*, **57**: 859-872;
- Witman, J. D.; Leichter, J. J.; Genovese, S. J. & Brooks, D. A. (1993). Pulses of Phytoplankton supply to the rocky subtidal zone: Influence of internal waves. *Proceedings of the National Academy of Science of the United States of America*, **90**: 1686-1690;

- Wooster, W. S.; Bakun, A. & McLain, D. R. (1976). The seasonal upwelling cycle along the eastern boundary of the North Atlantic. *Journal of Marine Research*, **34** (2): 131-141;
- Zeng, C. & Naylor, E. (1996a). Endogenous tidal rhythms of vertical migrations in field collected zoea-I larvae of the shore crab *Carcinus maenas*: implications for ebb tide offshore dispersal. *Marine Ecology Progress Series*, **132**: 71-82;
- Zeng, C. & Naylor, E. (1996b). Occurrence in coastal waters and endogenous tidal swimming rhythms of late megalopae of the shore crab *Carcinus maenas*: implications for onshore recruitment. *Marine Ecology Progress Series*, **136**: 69-79;
- Zeng, C. & Naylor, E. (1996c). Synchronization of endogenous tidal vertical migration rhythms in laboratory – hatched larvae of the crab *Carcinus maenas*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **198**: 269-289;

## TIDE AND WIND CONTROL OF CRAB LARVAE SUPPLY TO AN ESTUARINE SYSTEM: THE CASE OF RIA DE AVEIRO, PORTUGAL

Domingues, C., Waap, S., Queiroga, H.

Departamento de Biologia, Universidade de Aveiro, 3810-193 Aveiro, Portugal

In the present study we investigated the temporal pattern of invertebrate larval supply to an estuary on the Portuguese north-west coast. The common shore crab, *Carcinus maenas* was used as a biological model to address the relations between the physical processes, tide and wind driven circulation, that force the transport of larvae back to the adult habitats. Data on megalopae larvae supply and on physical variables were obtained daily from March to June 2006. This data were subjected to time series analysis and multiple regression techniques in order to identify periodicity in the variables as well as time lags between larval supply and physical variables. Supply of megalopae to Ria de Aveiro followed a fortnightly cycle with maximum larval supply at the time of maximum tidal amplitude. Northwesterly winds, that favour upwelling, dominated the study period. Maximum positive and significant correlation values of SSL with wind stress were observed at time lags of 0 and -1 day indicating a quick response of the coastal ocean to changes in the intensity of the alongshore wind. Supply was enhanced by southerly winds or by relaxation of upwelling-favourable winds, with a delay of -1 day following the response of the coastal ocean to the transport mechanisms.