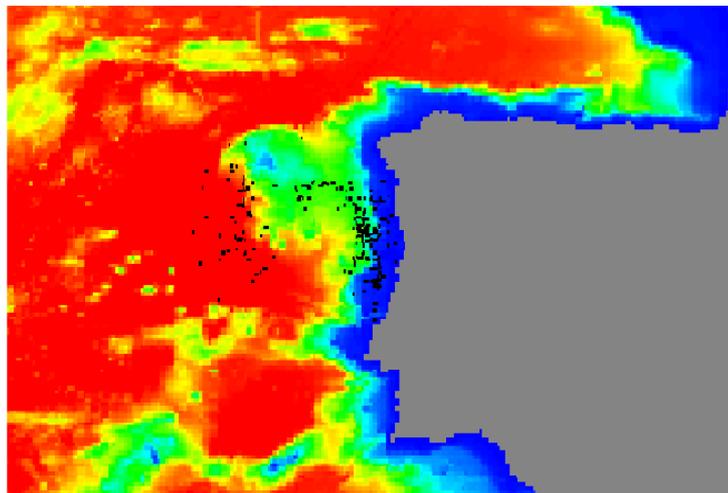


**UNIVERSIDADE TÉCNICA DE LISBOA
INSTITUTO SUPERIOR TÉCNICO**



Estudo numérico do recrutamento de pequenos
peixes pelágicos na Costa Ibérica.

João Robert Paula Nogueira
(Licenciado em Física pela F.C.U.L)

Dissertação para obtenção do grau de Mestre em Ecologia,
Gestão e Modelação dos Recursos Marinhos

Orientador: Doutor Aires José Pinto dos Santos
Presidente: Doutor Ramiro Joaquim de Jesus Neves
Vogais: Doutor Pedro Miguel Alfaia Barcia Ré
 Doutor Aires José Pinto dos Santos

Junho 2005

Índice

Resumo	ii
Abstract	iii
Notação	iv
Agradecimentos	v
1 - Introdução	1
2 - Ciclo Larvar	6
3 - Descrição do modelo (MOHID 2000)	9
3.1 - A componente hidrodinâmica	10
3.2 - A componente biológica	12
4 – Simulações	16
4.1 - Parametrizações escolhidas na Hidrodinâmica e na Biologia	19
4.2 – Resultados	21
4.3 – Análise dos resultados	36
4.4 - Conclusões	41
5 - Trabalhos futuros	44
Apêndices	45
<i>Apêndice 1 – Comparação entre as equações de Michaelis-Menten e de Ivlev</i>	45
<i>Apêndice 2 – Normalização dos coeficientes k_1, k_2, k_3</i>	47
<i>Apêndice 3 - Estudo analítico da equação de balanço da Biomassa</i>	51
A3.1 - Solução analítica de referência para a Biomassa	51
A3.2 - Dependência da temperatura, da disponibilidade de alimento e do valor da constante de Michaelis	54
<i>Apêndice 4 – Simulações com estratificação</i>	60
Bibliografia	62

Resumo

Os dados de satélite para a temperatura à superfície calculados mensalmente, sugerem que os fortes eventos de upwelling de Inverno estão relacionados com a diminuição do recrutamento de sardinha. Esta relação pode estar ligada ao transporte offshore das larvas para zonas oligotróficas durante o período mais intenso de desova (Dezembro-Janeiro). Para entender este processo, fez-se o acoplamento de uma equação de balanço de biomassa larvar ao modelo numérico hidrodinâmico tridimensional MOHID2000. Na equação de balanço estão incluídas taxas de crescimento e de mortalidade que incluem simultaneamente a influência do peso individual, bem como o efeito da temperatura e da disponibilidade de alimento. É proposta uma normalização dos coeficientes que regulam estes efeitos. Com este modelo, fazem-se simulações relativas a uma situação de vento real e a uma situação de vento constante de sul. É também obtida uma solução analítica padrão para a evolução temporal da biomassa das larvas, correspondente a campos de temperatura e alimento constantes, comparável com as soluções numéricas obtidas com o modelo. Usando a solução analítica, diferentes cenários correspondentes a campos constantes de temperatura e disponibilidade de alimento, são testados, observando assim a sensibilidade da equação de balanço a estes parâmetros.

Palavras-chave: Modelo Físico/Biológico, *upwelling*, *downwelling*, crescimento, mortalidade, larvas.

Abstract

Satellite data used to compute monthly sea surface temperature suggest, in the Atlantic Portuguese coast, a link between winter upwelling events and a decrease on sardine recruitment, possibly related to offshore transport of sardine larvae to unfavorable feeding areas during the main spawning period (December-January). To study this relationship, we used a 3-D circulation model, MOHID2000, coupled with biomass balance equation. The balance equation includes growth and mortality rates, involving simultaneously the individual weight influence and the temperature and food availability effect. A normalization of the coefficients regulating these effects is proposed. With this model, simulations of a real-wind condition can be undertaken, corresponding to an upwelling period, and a constant wind condition, corresponding to a downwelling period. A standard analytical solution to the temporal evolution of the larvae biomass is also obtained, corresponding to constant temperature and food fields, which is comparable to the numeric solutions obtained from the model. In this study the food chain dynamics was not considered, nor the significant biological activity associated to upwelling events. Using the analytical solution, different scenarios corresponding to constant temperature and food availability fields are tested, enabling to observe the balance equation sensitivity to these parameters.

Key-words: biological-physical model, upwelling, downwelling, growth, mortality, larvae.

Notação

Símbolo	Designação	Unidade
u_i	componentes da velocidade nas direcções cartesianas	$m.s^{-1}$
Ω_i	componentes da velocidade angular da Terra	$rad.s^{-1}$
A_h	viscosidade cinemática horizontal	$m^2.s^{-1}$
A_v	viscosidade cinemática vertical	$m^2.s^{-1}$
p	pressão	Pa
ρ	densidade da água	$kg.m^{-3}$
η	Elevação da superfície livre da água	m
T	temperatura	$^{\circ}C$
S	salinidade	$kg.m^{-3}$
B	biomassa larvar	ton
G	taxa de crescimento	dia^{-1}
Z	taxa de mortalidade	dia^{-1}
k_1	coeficiente de correcção ao crescimento com a disponibilidade de alimento	não tem
k_2	coeficiente de correcção ao crescimento com a temperatura	não tem
k_2	coeficiente de correcção à mortalidade com a temperatura	não tem
W	peso individual das larvas	μg
L	comprimento da larva	mm
F	disponibilidade de alimento	$mg.m^{-3}$
a_{FG}	constante de semi-saturação da equação de Michaelis-Menten	$mg.m^{-3}$
G_F	taxa de crescimento em função da disponibilidade de alimento	dia^{-1}
G_T	taxa de crescimento em função da temperatura	dia^{-1}
Z_T	taxa de mortalidade em função da temperatura	dia^{-1}
G_W	taxa de crescimento em função do peso individual	dia^{-1}
Z_W	taxa de mortalidade em função do peso individual	dia^{-1}

Agradecimentos

Agradeço em primeiro lugar ao meu orientador, Prof. Aires dos Santos, pela sua enorme disponibilidade que sempre teve comigo e pelo apoio que me continua a dar na minha incursão pela modelação em Oceanografia Física e Biológica. Agradeço igualmente ao Prof. Emanuel Ferreira Coelho ter-me aberto as portas para esta fascinante área do conhecimento.

Quero também agradecer aos meus colegas pelos comentários e discussões que me ajudaram ao longo deste trabalho, em especial ao Luís Câncio e ao Henrique Coelho.

Por fim agradeço à minha família o apoio e encorajamento que me têm dado sempre no meu trabalho científico.

1 - Introdução

A modelação acoplada Física/Biológica tornou-se uma ferramenta necessária, não só pela sua importância no que diz respeito à previsão e correcção de impactes ambientais, mas também pelo seu uso como instrumento de avaliação na Economia Ambiental. No entanto este tipo de modelação apresenta problemas relacionados com as diferentes escalas dos processos físicos e biológicos envolvidos, capacidade de memória do computador para armazenar matrizes de grandes dimensões, tempos de cálculo elevados, entre outros. Esta dificuldade é bem patente na inexistência de modelos de previsão maleáveis às várias situações físicas e biológicas, apesar do muito trabalho desenvolvido nesta área (e.g. Chapra 1997).

Para Portugal, a gestão da costa, em particular no que se refere às pescas é, sem dúvida, uma preocupação que carece de instrumentos susceptíveis de integrar a diversidade de condições climáticas. Neste sentido, o projecto SURVIVAL no qual este trabalho se envolve, teve como objectivo estudar o impacto da hidrodinâmica na sobrevivência de pequenos peixes pelágicos na costa ocidental portuguesa, durante as primeiras fases de vida.

Os peixes atravessam diversas fases de desenvolvimento, apresentando diferentes comportamentos: partículas em suspensão (ovo e saco vitelino); Zooplâncton (larva e primeiros juvenis); Nécton (juvenil tardio e adulto). O conhecimento do ciclo de vida dos peixes e das variações inter anuais de stocks são ferramentas fundamentais para a gestão pesqueira. Naturalmente que os stocks de pescas estão relacionados com o recrutamento, no entanto esta relação não é linear e os factores que os regulam não estão directamente correlacionados (Lett and Koher, 1976; Mohn, 1991; Myers, 1991). Os processos Físicos têm um papel fundamental na sobrevivência das larvas (Bakun, 1996). O transporte das larvas para zonas desfavoráveis pode restringir as suas necessidades alimentares induzindo variações acentuadas no crescimento. Um grande volume de pescas pode também induzir alterações significativas na abundância, composição e distribuição das comunidades pelágicas, por vezes de forma drástica (Beverton, 1990). No entanto, podem observar-se flutuações de larga escala mesmo na ausência de pesca (Baumgartner *et al.*, 1992). Desde os trabalhos clássicos de Hjort (1914, 1926) que se reconhece que as condições ambientais são determinantes no sucesso do recrutamento. Na hipótese de Hjort o sucesso no recrutamento é determinado pela disponibilidade de comida imediatamente após esgotadas as reservas do saco vitelino. Alguns autores (Lasker, 1975, 1981a, 1985; Paterman and Bradford,

1987) evidenciam que a turbulência na camada eufótica aumenta a mortalidade das larvas durante os períodos críticos (May, 1974). A hipótese de estabilidade de Lasker estabelece a necessidade de um meio pouco agitado para garantir a formação e manutenção de aglomerados de comida (Lasker, 1981b). A hipótese de Cushing (1975) dá ênfase à importância da disponibilidade de alimento no desenvolvimento inicial das larvas.

O problema que se coloca neste trabalho é o da correlação que se pode estabelecer entre o recrutamento de sardinha e dois factores biofísicos: por um lado, as fases de desova da sardinha, apesar de se estenderem por todo o ano, têm uma maior intensidade nos meses de Inverno, de Novembro a Abril (Ré, 1986a); por outro verifica-se a ocorrência de *upwelling* intenso nesses meses, durante o ano em estudo.

De facto, desde princípios dos anos 40 que se tem vindo a observar um decréscimo nas taxas de crescimento dos pequenos peixes pelágicos no Atlântico Norte, bem como no Oceano Pacífico. Apesar de se tratar de um problema relacionado com o volume de pesca a que estes Oceanos têm vindo a ser sujeitos, não podemos deixar de lado a influência das mudanças climáticas que têm sofrido.

Os padrões de *upwelling* na Costa Ocidental Portuguesa têm apresentado mudanças significativas nas últimas décadas (Dickson *et al.*, 1988; Santos *et al.*, 2001; Borges *et al.*, 2003). Borges *et al.* (1997) e Santos *et al.* (2001) concluíram que a diminuição no recrutamento de pequenos pelágicos, desde 1983, parece estar relacionada com o aumento de períodos de *upwelling* de Inverno (de Janeiro a Março), especialmente entre 1992 e 1995. Nos anos 90, Bakun (1996), sugeriu que a intensidade de *upwelling* está relacionada com efeitos climáticos de larga escala. Recentemente, Borges *et al.* (2003), verificou que existe uma forte correlação entre o índice de NAO (North Atlantic Oscillation) e as condições de vento em Portugal durante o Inverno. No início da década de 90, o NAO aumentou significativamente, atingindo os maiores valores de sempre, o que se reflectiu em condições de *upwelling* de Inverno muito intenso. Estas condições conduziram, entre 1991 e 1996, aos valores de recrutamento mais baixos medidos desde 1978 (Santos *et al.*, 2001).

Para entender o problema colocado atrás, é importante referir que o regime de *upwelling* tem dois efeitos com consequências distintas no recrutamento. Associado ao *upwelling*, o vento é predominantemente de Norte (no hemisfério Norte) dando origem a um transporte *offshore* de Ekman. Por um lado, este movimento é responsável pelo afastamento das larvas da plataforma, podendo deixá-las sem alimento para a sua subsistência. Por outro lado, a conservação de massa implica que haja transporte de água do fundo. Este transporte representa um enriquecimento das águas superficiais na zona da plataforma (transporte de nutrientes para a superfície) e um arrefecimento da

água, o que pode dar origem a um aumento de produção primária e diminuição da mortalidade, correspondendo a uma situação favorável ao crescimento das larvas. O equilíbrio entre estes dois factores associados ao *upwelling* pode criar condições óptimas de crescimento, como foi observado em vários trabalhos (Roy *et al.*, 1989; Cury and Roy, 1989; Roy *et al.*, 1992; Mann, 1993).

As teorias atrás referidas, propostas por Hjort, por Lasker e por Cushing, dizem respeito a micro escalas temporais e espaciais. Numa escala mais abrangente, Cury and Roy (1989) apresentaram a hipótese da “janela óptima” (OEW – *Optimal Environmental Window*) que considera simultaneamente a turbulência e a disponibilidade de alimento como factores limitantes ao sucesso no recrutamento. A hipótese OEW sugere que no *upwelling* do tipo Ekman se pode definir uma curva parabólica invertida entre o recrutamento e o índice de *upwelling*. Esta curva apresenta uma zona de máximo para valores da velocidade do vento entre 5 e 6 m.s⁻¹, definindo assim a referida janela.

A natureza funciona de forma articulada, já que em geral os períodos de forte *upwelling* ocorrem nos meses de Verão, nos quais grande parte das sardinhas e de outros pequenos pelágicos já garantiram a sua independência (Ré, 1986b). A sobrevivência das larvas está dependente do transporte das desovas para áreas privilegiadas (Bartsch *et al.*, 1989).

Vários estudos de modelação têm mostrado a importância da circulação marítima para o sucesso no recrutamento. Estas simulações numéricas são a melhor forma de prever a dispersão larvar já que têm em consideração a geometria da costa e batimetria, bem como as variações no espaço e no tempo da advecção e da turbulência. Com base num modelo de circulação hidrodinâmico 3-D (Backhaus, 1985), baseado no HAMSOM (*Hamburg Shelf Ocean Model*), acoplado com um modelo de transporte aleatório para os processos de difusão e com um modelo para a migração vertical de larvas, Bartsch *et al.* (1989) e Bartsch and Coombs (1997) estudaram a dispersão de larvas de arenque (*Clupea harengus*) e verdinho (*Micromesistius poutasso*), respectivamente. O modelo foi forçado com maré, com densidades climatológicas e com campos de vento reais. Em nenhum dos dois trabalhos foi incluída a mortalidade. Heath and Gallego (1998) usaram um modelo de desenvolvimento individual (IBM – *individual-based model*) para estudar o recrutamento da arinca (*Melanogrammus aeglefinus*) no mar do norte. O modelo de transporte foi induzido pelo modelo de circulação 3-D HAMSOM sendo as trajectórias dos traçadores determinadas pela advecção. A dispersão difusiva não foi incluída já que Heath and Gallego (1997) mostraram que a difusão tem apenas efeitos de segunda ordem nas taxas de crescimento larvar. O modelo biológico que utilizaram foi obtido por uma combinação de um modelo de produção de ovos com um modelo de crescimento e

mortalidade larvar. As taxas de crescimento e mortalidade usadas dependem da temperatura e do peso individual.

O objectivo deste trabalho é obter um modelo que permita estudar a relação entre a ocorrência de valores elevados de *upwelling* no Inverno e a redução no recrutamento de sardinhas na Costa Ibérica (*Sardina pilchardus*). Neste sentido, pretendemos construir um modelo descritivo da dinâmica da população de sardinhas, quer do ponto de vista biológico, quer do físico. O modelo utilizado tem como base um modelo hidrodinâmico de circulação 3-D (MOHID2000) ao qual se acoplaram as equações para o balanço de biomassa de larva, fazendo-a depender do peso individual, da temperatura e da disponibilidade de alimento. São feitas simulações em situação de *upwelling* e em situação de *downwelling* de forma a verificar a sensibilidade do modelo a esta função forçadora, no crescimento das larvas. Faz-se igualmente o teste de sensibilidade às funções: temperatura e disponibilidade de alimento. O domínio utilizado é suficientemente extenso para permitir a visualização do movimento dos traçadores ao longo dos 45 dias de simulação. O movimento dos traçadores é concordante com as previsões (Santos *et al.*, 2001), já que na situação de *downwelling* acompanham a corrente baroclínica de sul para norte, enquanto que na situação de *upwelling* o transporte *offshore* de Ekman é bem visível, arrastando as larvas para fora da plataforma continental. A escassez de alimento fora da plataforma pode ser responsável pela mortalidade das larvas em situação de vento norte muito intenso (Santos *et al.*, 2001).

A disponibilidade de alimento assenta num campo euleriano, enquanto que os traçadores são lagrangeanos. A interacção entre estes dois campos é feita através de uma equação de Michaelis-Menten (e.g. Valiela, 1995) parametrizada de acordo com os dados disponíveis de crescimento e de disponibilidade de alimento (Andres *et al.*, 1992, Monvoisin *et al.*, 1999, Moita, 2001). A curva da biomassa em função do tempo (Cowan *et al.*, 1999) sofre uma alteração não permitindo uma fase de crescimento tão acentuada.

Ainda relativamente à disponibilidade de alimento são testadas fundamentalmente duas distribuições reais distintas, relativas a duas camadas de mistura. Testamos também uma hipotética situação de estratificação na qual se considera uma termoclina a 30 metros.

No capítulo 2 fazemos uma revisão sobre o ciclo larvar, pondo em realce as suas principais características, nomeadamente as que dizem respeito à sardinha. No capítulo 3 fazemos a descrição do modelo separando as componentes hidrodinâmica e biológica. Neste capítulo, as equações são sucintamente desenvolvidas de forma a permitir entender a importância de cada variável nas simulações. No capítulo 4 descrevemos as simulações no que diz respeito às parametrizações usadas (na Física e na Biologia), aos resultados e à sua discussão. Assim, neste capítulo, começamos por apresentar uma

tabela ilustrativa das 14 simulações feitas neste trabalho, à qual se seguem três sub capítulos, correspondentes aos tópicos acima mencionados. Na parte correspondente aos resultados, apresentamos inicialmente os gráficos e as figuras da Hidrodinâmica, nomeadamente: gráficos de vento para a situação de upwelling; batimetria do domínio; movimento dos traçadores; evolução dos campos de temperatura à superfície e velocidade. Seguidamente apresentamos as curvas de evolução temporal da biomassa larvar nas diferentes simulações, pondo em realce as diferenças entre elas. O capítulo 5 é reservado à discussão dos trabalhos futuros.

No final deste trabalho, apresentamos ainda quatro apêndices correspondentes a estudos complementares que permitiram dar maior consistência ao estudo efectuado. No primeiro são analisadas as curvas de crescimento de Michaelis-Menten e de Ivlev, no sentido de mostrar a sua equivalência. No segundo, faz-se a normalização dos coeficientes que regulam as taxas de crescimento e de mortalidade. Esta normalização é feita relativamente a uma situação padrão, que corresponde aos valores de temperatura e disponibilidade de alimento que validam as equações usadas (nas taxas de crescimento e mortalidade individuais encontradas na literatura). No terceiro apêndice determinamos, usando os resultados do apêndice 2, uma solução analítica padrão comparável com as soluções numéricas do trabalho. Também neste apêndice, estudamos a influência individual da temperatura e da disponibilidade de alimento, em situação de campos constantes. Por último, no apêndice 4 apresentamos os resultados de simulações feitas com uma distribuição particular de alimento, correspondente a uma situação de estratificação. Nestas simulações mantemos todas as parametrizações com excepção da distribuição de alimento que é feita apenas perto da superfície.

2 - Ciclo Larvar

As duas primeiras fases de vida dos pequenos peixes pelágicos são a de ovo e de saco vitelino. Para a sardinha estas duas fases têm uma duração aproximada de 2.5 dias e 3.1 dias, respectivamente (Lo *et al.*, 1995). Após este período segue-se a fase larvar. Na sardinha, esta fase pode ser dividida em dois períodos: *Early Larvae* e *Late Larvae*. A duração respectiva destes períodos é de aproximadamente 11 e 35 dias (Lo *et al.*, 1995). É na fase larvar que se desenvolve a bexiga gasosa, dando às larvas alguma mobilidade vertical, o que lhes permite, por um lado, alimentarem-se, e por outro, protegerem-se de eventuais predadores. As causas das migrações verticais nictemerais poderão estar relacionadas com fenómenos de fototropismo (Ré, 1986b). Esta mobilidade resulta do enchimento e esvaziamento da bexiga gasosa. As larvas apresentam as bexigas repletas com gás no período nocturno e vazias durante o período diurno. Este processo dá-se geralmente durante os períodos crepusculares por deglutição do ar atmosférico (Ré, 1999). As migrações verticais são periódicas de tal forma que de noite estão predominantemente à superfície e de dia a cerca de 20 metros de profundidade (Ré, 1986b).

Após esgotarem as reservas vitelinas, as larvas começam a alimentar-se activamente (por vezes começam ainda antes de esgotar a reserva). O seu regime alimentar é variado e inclui fitoplâncton e zooplâncton (Ré, 1986b). A análise dos conteúdos do tubo digestivo não permite ter uma ideia exacta da ecologia alimentar das larvas, no entanto, verifica-se que é essencialmente constituída por nauplii de Copépodes, Copepoditos e Copépodes adultos e também de diversos organismos fitoplanctónicos (Ré, 1986b).

O peso individual das larvas está relacionado com o seu comprimento, podendo estabelecer-se uma equação entre estas grandezas (e.g. Ribeiro, 1991).

O crescimento e a mortalidade das larvas são os dois factores que definem a evolução da biomassa. De forma muito geral, podemos dizer que a taxa de crescimento da biomassa é proporcional à diferença entre eles. Normalmente estes dois factores evoluem de forma diferente ao longo do tempo, de tal forma que a biomassa começa por decrescer abruptamente, aumentando em seguida de forma menos acentuada (Cowan *et al.*, 1999). Os trabalhos de revisão efectuados por Houde (1989) e Pepin (1991) indicam uma forte correlação entre as taxas de crescimento e de mortalidade com a temperatura e o peso individual. Houde (1996) conclui que o quociente entre a taxa de mortalidade e a de crescimento relaciona a evolução da biomassa com os processos bioenergéticos nas primeiras fases de vida, sendo sensível às taxas de consumo (abundância de comida) e às taxas de assimilação (qualidade da comida).

A relação do crescimento (G) e da mortalidade (M) com o peso individual é analisada nas fases larvares de vários peixes (Houde, 1997), mostrando que ambos os factores são proporcionais a uma potência do peso, e que o quociente M/G é decrescente com o peso (e conseqüentemente com a idade). Qualquer uma das funções é da forma $a.W^{-b}$, onde a e b são constantes positivas e W é o peso.

A dependência com a temperatura foi analisada para diversos meios e para diversos tipos de larva (Houde and Zastrow, 1993), mostrando que G e M podem ser aproximadas por funções que variam linearmente com a temperatura, isto é, da forma $(a+bT)$, onde a e b são constantes e T é a temperatura.

A dependência do crescimento com a comida deve ser analisada com base no balanço energético do indivíduo (Parsons *et al.*, 1984). Dado que as larvas se incluem na classe do zooplâncton, a sua alimentação deve ser regida de acordo com os processos gerais a ela associados. A variação do crescimento com a comida nesta classe é, em geral, descrita por uma curva exponencial de *Ivlev* (e.g. Parsons *et al.*, 1984). A utilização deste tipo de equação mostra que existe um valor de saturação, a partir do qual a taxa de crescimento atinge o seu valor máximo. Este tipo de curva é muito semelhante à descrita pela equação de *Michaelis-Menten*, usada para descrever o crescimento do fitoplâncton com a disponibilidade de nutrientes (e.g. Dugdale, 1967; Parsons *et al.*, 1984; Valiela 1995). Mostra-se que estatisticamente é indiferente utilizar qualquer uma das equações para descrever os resultados experimentais (Mullin, 1975; Parsons *et al.*, 1984).

O comportamento das equações de *Ivlev* e de *Michaelis-Menten* está feito no apêndice 1 deste trabalho, e aí se pode verificar que o andamento das duas é semelhante. O crescimento mais ou menos acentuado de cada uma delas está relacionado com a constante que nelas intervém.

A parametrização da equação deve ser feita por comparação com os valores que são conhecidos para outras situações. As situações referentes a zooplâncton que conhecemos não dizem respeito especificamente ao nosso caso. A equação mais testada é sem dúvida a de *Michaelis-Menten*, no entanto é-o em situação de assimilação de nutrientes pelo fitoplâncton. Para esta última equação a constante tem valores muito variados entre 10% e 20% do valor de saturação do nutriente (e.g., Parsons *et al.*, 1984; Franks and Walstad, 1997; Chapra, 1997).

Para compararmos a assimilação de nutrientes pelo fitoplâncton com a predação de fitoplâncton (e de pequeno zooplâncton) pelo zooplâncton, temos que ter em conta que energeticamente o zooplâncton tem, relativamente ao fitoplâncton, gastos maiores para assegurar o seu metabolismo. Isto quer dizer que o zooplâncton não atinge tão rapidamente o seu máximo de crescimento como o faria se o seu processo de assimilação de alimento fosse idêntico ao do fitoplâncton. No que diz respeito à equação

que descreve o seu crescimento devemos esperar que apresente um andamento menos acentuado que a que descreve o fitoplâncton. Neste sentido, ao usarmos a equação de *Michaelis-Menten*, a constante deve tomar o valor mais elevado.

Como foi dito no início desta secção, o regime alimentar das larvas é muito variado, o que dificulta muito a parametrização do crescimento em função da comida. Nos vários trabalhos de modelação acoplada física/biológica citados (Bartsch et al., 1989; Bartsch and Coombs 1997; Heath and Gallego 1998), o crescimento não aparece relacionado com o alimento.

Em situações em que a hidrodinâmica pode provocar falta de comida durante a fase larvar, as hipóteses de Hjort e Cushing impõem a construção de modelos que contenham a dependência do crescimento com o alimento. A utilização de uma equação de Michaelis-Menten neste contexto, deve então ser feita de forma simples, garantindo uma resposta eficaz à disponibilidade de alimento no início da fase larvar.

3 - Descrição do modelo (*MOHID 2000*)

Este modelo pode ser decomposto em duas componentes, uma física e outra biológica, que se executam simultaneamente sobre o mesmo domínio e com os mesmos passos, temporal e espacial.

O modelo físico é, como dissemos, o MOHID2000 que foi inicialmente desenvolvido por Santos (1995) no Instituto Superior Técnico (IST) de Lisboa. As primeiras versões usavam a coordenada vertical sigma. Recentemente este modelo foi desenvolvido com uma coordenada vertical genérica (Martins *et al.*, 1998; Martins 1999; Martins *et al.*, 2000) e tem sido usado em várias aplicações estuarinas e oceânicas (Cancino and Neves, 1998; Taboada *et al.*, 1998; Martins *et al.*, 1999; Miranda *et al.*, 1999; Coelho *et al.*, 2002; Santos *et al.*, 2002; Castro *et al.*, 2003). O modelo resolve as equações primitivas em três dimensões, considerando um fluido incompressível, e usando uma equação de estado para a densidade em função da salinidade e da temperatura. Assume-se equilíbrio hidrostático bem como a aproximação de Boussinesq. É usado um algoritmo ADI semi-implícito. Para a difusão de calor, sal e momento, o modelo permite escolher operadores lagrangeanos ou biharmónicos com coeficientes constantes. Neste estudo, o operador biharmónico mostrou ser mais apropriado dadas as escalas espaciais utilizadas. A tensão de corte no fundo é parametrizada usando uma lei quadrática. A viscosidade/difusibilidade vertical de eddy é determinada usando um modelo de turbulência obtido do *General Ocean Turbulence Model* (Burchard *et al.* 1999) incorporado no MOHID2000. Neste estudo é usada uma versão simplificada do modelo proposto por Gaspar *et al.* (1990), já que os resultados são muito aceitáveis sem um aumento significativo de CPU.

Este modelo é bastante maleável dado estar construído por módulos, permitindo a inserção de um módulo biológico. Esta componente do modelo representa uma primeira abordagem de acoplamento de equações para o balanço de biomassa larvar, com dependência do peso individual, da temperatura e da disponibilidade de alimento. As equações, surgem da análise de uma série de trabalhos desenvolvidos nos anos 90 nas áreas da Biologia, da Ecologia e da modelação biológica (Houde and Zastrow, 1993; Houde, 1994; Leach and Houde, 1995; Lo *et al.*, 1995; Franks and Walstad, 1997; Houde, 1997; Chapra, 1997; Rose *et al.*, 1999; Cowan *et al.*, 1999).

Faz-se a seguir uma breve descrição das equações utilizadas no modelo, separando-se a parte hidrodinâmica da parte biológica.

3.1 - A componente hidrodinâmica

As equações que regem a hidrodinâmica do sistema em estudo, na perspectiva do volume de controlo, saem fundamentalmente da equação de transporte de Reynolds (e.g., Ferziger *et al.*, 1999):

$$\frac{dN}{dt} = \frac{\partial}{\partial t} \int_{V_c} \eta \rho \, dV + \int_{S_c} \eta \rho \, \vec{v} \cdot \vec{n} \, dS \quad (1)$$

Onde N representa o valor de uma propriedade no volume de controlo, V_c , e

$$\eta = \frac{dN}{dm} \quad (1')$$

representa o acréscimo de N por unidade de massa, S_c é a superfície que o envolve (superfície de controlo) e ρ é a densidade do fluido.

A aplicação desta equação nos casos em que N é a massa e a quantidade de movimento, conduz-nos às equações procuradas de balanço, de massa e de quantidade de movimento, respectivamente. Assim, quando N é substituído pela massa m, e considerando que esta se conserva, obtém-se a equação de balanço de massa:

$$\frac{\partial}{\partial t} \int_{V_c} \rho \, dV + \int_{S_c} \rho \, \vec{v} \cdot \vec{n} \, dS = 0 \quad (2)$$

Substituindo N pela quantidade de movimento e usando a segunda Lei de Newton, obtém-se a equação integral para o balanço da quantidade de movimento:

$$\frac{\partial}{\partial t} \int_{V_c} \rho \, \vec{v} \, dV + \int_{S_c} \rho \, \vec{v} (\vec{v} \cdot \vec{n}) \, dS = \sum \vec{F} \quad (3)$$

Usando uma formulação diferencial do problema no referencial Terra, usando a decomposição de Reynolds e a aproximação de Boussinesq, as equações de balanço de massa e de quantidade de movimento, respectivamente, escrevem-se na forma (usando a notação de soma dos índices repetidos)

$$\frac{\partial u_i}{\partial x_i} = 0 \quad (4)$$

$$\frac{\partial u_i}{\partial t} + \frac{\partial (u_i u_j)}{\partial x_j} = g \delta_{i3} - \frac{1}{\rho} \frac{\partial p}{\partial x_i} - 2 \varepsilon_{ijk} \Omega_j u_k + \frac{\partial}{\partial x_j} \left(A_h \frac{\partial u_i}{\partial x_j} \right) (1 - \delta_{j3}) + \frac{\partial}{\partial x_j} \left(A_v \frac{\partial u_i}{\partial x_j} \right) \delta_{j3} \quad (5)$$

onde, u_i são as componentes da velocidade nas direcções cartesianas x_i , Ω_i é a velocidade angular da Terra, A_h é a viscosidade cinemática horizontal e A_v é a viscosidade cinemática vertical.

A análise de ordens de grandeza na equação da quantidade de movimento vertical, permite usar a hipótese hidrostática

$$\frac{\partial p}{\partial x_3} = -\rho g \quad (6)$$

Decompondo a densidade num valor de referência e numa flutuação (decomposição de Boussinesq)

$$\rho = \rho_0 + \rho'(\eta)$$

onde η é a elevação da superfície livre da água, a equação (6) pode ser integrada e assim obter o gradiente horizontal de pressão da equação (5)

$$\frac{\partial p}{\partial x_i} = \frac{\partial p_{\text{atm}}}{\partial x_i} + g(\rho_0 + \rho'(\eta)) \frac{\partial \eta}{\partial x_i} + g \int_{x_3}^{\eta} \frac{\partial \rho'}{\partial x_i} dx_3 \quad (6')$$

As equações da quantidade de movimento horizontal ficam então:

$$\frac{\partial u_i}{\partial t} + \frac{\partial (u_i u_j)}{\partial x_j} = -\frac{1}{\rho_0} \frac{\partial p_{\text{atm}}}{\partial x_i} - g \frac{\rho(\eta)}{\rho_0} \frac{\partial \eta}{\partial x_i} - \frac{g}{\rho_0} \int_{x_3}^{\eta} \frac{\partial \rho'}{\partial x_i} dx_3 + \frac{\partial}{\partial x_j} \left(\nu \frac{\partial u_i}{\partial x_j} \right) - 2\varepsilon_{ijk} \Omega_j u_k \quad (7)$$

Para conhecer η , integra-se a equação de balanço de massa ao longo da direcção vertical, obtendo-se:

$$\frac{\partial \eta}{\partial t} = -\frac{\partial}{\partial x_1} \int_{-h}^{\eta} u_1 dx_3 - \frac{\partial}{\partial x_2} \int_{-h}^{\eta} u_2 dx_3 \quad (8)$$

em que h é a profundidade. A integração da mesma equação entre o fundo e uma dada cota x_3 , permite obter uma equação para o cálculo da velocidade vertical:

$$u_3(x_3) = -\frac{\partial}{\partial x_1} \int_{-h}^{x_3} u_1 dx_3 - \frac{\partial}{\partial x_2} \int_{-h}^{x_3} u_2 dx_3 \quad (9)$$

A equação de estado para a densidade em função da salinidade, S , e da temperatura, T , é dada por (Leendertsee and Liu 1978)

$$\rho = (5890 + 38T - 0.375T^2 + 3S) / ((1779.5 + 11.25T - 0.0745T^2) - (3.8 + 0.01T)S + 0.698(5890 + 38T - 0.375T^2 + 3S)) \quad (10)$$

3.2 - A componente biológica

Esta parte do modelo, é construída com o ajuste de alguns resultados relativos aos vários factores que quisemos testar na equação de balanço da biomassa. A equação diz-nos que a variação da biomassa é dada pela diferença entre as fontes e os poços. As fontes são dadas pelo crescimento e os poços são dados pela mortalidade. Numericamente, resolveu-se a equação

$$\frac{\partial B}{\partial t} + \frac{\partial(u_1 B)}{\partial x_1} + \frac{\partial(u_2 B)}{\partial x_2} + \frac{\partial((u_3 + u_3') B)}{\partial x_3} = k_1 k_2 (G_{ref} B) - k_3 (Z_{ref} B) \quad (11)$$

Nesta equação, tirando os termos habituais de uma equação de transporte, B representa a biomassa larvar, u_3' a velocidade de migração vertical, G_{ref} é a taxa de crescimento, Z_{ref} é a taxa de mortalidade, ambas em função do peso individual da larva, e k_1 , k_2 , k_3 , são coeficientes que ponderam o efeito da concentração de comida e da temperatura (ver Apêndice 2).

Segundo Houde (1997) a taxa de crescimento G (dia^{-1}) das larvas de anchova está relacionada com a sua massa individual através da equação:

$$G_w = 0.1344 W^{-0.061} \quad (12)$$

Para a massa individual da larva de anchova (W), a tese de doutoramento de Ribeiro (1991) fornece a seguinte equação em função do seu comprimento (L):

$$W = \exp(-2.95 + 3.78 * \log L) \quad (13)$$

Por sua vez o comprimento da larva pode ser obtido em função do tempo utilizando os dados da tabela 1. A taxa de crescimento assim calculada é uma taxa de crescimento ótima, considerando uma temperatura ideal de 15°C (valor médio das observações em Lo *et al.*, 1995) e não impondo restrições alimentares. A correcção à temperatura para o crescimento e a mortalidade é feita respectivamente com os coeficientes k_2 e k_3 . Em relação à concentração de alimento, o coeficiente k_1 é calculado com base numa equação de *Michaelis-Menten* (e.g. Valiela 1995) para o crescimento:

$$G_F = \frac{F}{a_{FG} + F} \quad (14)$$

onde F é a disponibilidade de alimento e a_{FG} é o parâmetro que define a rapidez de convergência da curva para a assíntota de saturação. O coeficiente k_1 resulta da divisão deste crescimento pelo seu valor calculado com a disponibilidade de referência.

Em relação à dependência da temperatura na taxa de crescimento, o coeficiente k_2 é obtido da seguinte equação proposta por Houde and Zastrow (1993):

$$G_T = 0.0511 + 0.0052T \quad (15)$$

Derivando G_T e considerando o valor de referência G_{15} para a temperatura de 15° , correspondente aos valores apresentados por Lo *et al.* (1995) na tabela 1, tem-se:

$$\begin{aligned} \frac{dG_T}{dT} = 0.0052 & \quad \Rightarrow \quad G_T = G_{15} + 0.0052\Delta T = k_2 G_{15} \\ \Rightarrow \quad k_2 = 1 + \frac{0.0052}{G_{15}} \Delta T & \quad (15') \end{aligned}$$

em que $G_{15} = 0.1291 \text{ dia}^{-1}$.

Segundo Houde (1997) a taxa de mortalidade Z (dia^{-1}) das larvas de anchova está relacionada com a sua massa individual através da equação:

$$Z_W = 1.073W^{-0.353} \quad (16)$$

Esta taxa de mortalidade é afectada por um coeficiente k_3 que introduz a dependência da temperatura, o qual pode ser obtido da seguinte equação proposta por Houde and Zastrow (1993):

$$Z_T = 0.0149 + 0.0129T \quad (17)$$

Desenvolvendo esta equação da mesma forma que (15), obtém-se para o coeficiente respectivo:

$$k_3 = 1 + \frac{0.0129}{Z_{15}} \Delta T \quad (17')$$

em que $Z_{15} = 0.2084 \text{ dia}^{-1}$.

Para estabelecermos a dependência temporal das taxas de crescimento e mortalidade, utilizamos a equação (13) que relaciona a massa larvar com o comprimento e recorremos à tabela 1 para obter uma lei de crescimento larvar.

Tabela 1 – estágios de vida da sardinha *Sardinop sagax* (Lo et al.)

Estágio	Designação	Duração (dias)	Comprimento (mm)
1	Ovo	2.5	
2	Saco vitelino	3.1	até 4 mm
3	Larva primitiva	11.0	5 a 10
4	Larva tardia	35.0	11 a 35
5	Juvenil primitivo	25.0	36 a 60
6	Juvenil I	50.0	61 a 85
7	Juvenil II	110.0	86 a 110
8	Juvenil III	146.0	111 a 135
9	Juvenil IV	170.0	136 a 160
10	Pré recrutamento	175.0	161 a 185
11	Adulto primitivo	381.0	186 a 210
12	Adulto	663.0	211 a 235
13	Adulto tardio	2773.0	236 a 250

A partir dos dados para as duas fases larvares, considera-se que em cada uma delas o comprimento varia linearmente com a idade, donde resultam as equações:

$$L(t) = 5 + 0,546 \cdot (t - 5,6) \quad (18)$$

$$L(t) = 11 + 0,714 \cdot (t - 16,6) \quad (19)$$

onde L é o comprimento, dado em cm, e t o tempo dado em dias. A primeira equação é válida para idades compreendidas entre 5,6 e 16,6 dias enquanto que a segunda é válida para idades compreendidas entre 16,6 e 50,6 dias.

É importante notar que o quociente entre o comprimento e a idade para as larvas de *Sardinop sagax*, dado pela tabela 1,

$$\frac{35 - 5}{11 + 35} = 0,65 \text{mm.dia}^{-1} \quad (20)$$

é muito semelhante ao da *Sardina pilchardus*, estimado na Galiza, em Março de 1992 por Alemany and Álvarez (1994), e cujo valor é de 0.59 mm.dia⁻¹.

4 – Simulações

Pretendemos simular os 45 dias da evolução da fase larvar entre os meses de Fevereiro e Abril de 1994 (27 de Fevereiro a 13 de Abril). O modelo foi usado no sentido heurístico, numa tentativa de entender a importância dos vários parâmetros que nele são calculados. Testámos fundamentalmente os seguintes quatro parâmetros: (1) o campo de vento; (2) a profundidade da camada onde a comida se encontra concentrada; (3) a temperatura da água e (4) a concentração de comida. Em conjunto com os testes ao campo de vento, foi também testada a constante de Michaelis-Menten.

No que diz respeito ao campo de vento, pretendemos comparar um ano anómalo, em que se observaram fortes períodos de *upwelling* no Inverno, com um ano normal, para o qual o regime de *downwelling* prevalece no Inverno. De forma a realçar a diferença entre estes dois regimes de vento, comparámos uma simulação usando o vento real com uma simulação na qual o vento toma um valor constante apontando para norte. Nesta segunda situação a tensão meridional do vento é de 0.1 Pa, correspondendo aproximadamente a uma velocidade de 7 m.s^{-1} . Este é concordante com o valor médio da velocidade do vento de Inverno observado durante o período 1931-1960 no Cabo Carvoeiro (Ferreira, 1970) perto de Aveiro, local onde os traçadores (larvas) neste modelo são largados. Designaremos as simulações com vento real por simulações de *upwelling* enquanto que as outras por simulações de *downwelling*.

Quanto ao segundo parâmetro, a profundidade da camada de comida, julgamos que se fosse conhecido exactamente o regime alimentar das larvas, ele poderia ser calculado em vez de imposto (como é feito neste trabalho). Note-se, no entanto, que mesmo com o conhecimento desse regime, ele só poderia ser tido em conta se fosse contemplada a cadeia alimentar pela implementação de um modelo de Lotka-Volterra (e.g. Chapra, 1997), o que sai do âmbito deste trabalho. Este parâmetro também se encontra naturalmente relacionado com a profundidade da camada de mistura, cujos valores se situam entre os 100 m e os 200 m. Neste sentido as simulações efectuadas usam estes dois valores limites para a espessura da camada de alimento. Em ambos os casos considera-se que as larvas estão inicialmente distribuídas nos primeiros 100 m de profundidade, correspondendo à zona da desova (Ré, 1986b). Estas duas situações serão designadas por simulação com camada de mistura de 100 m e 200 m, respectivamente.

Em cada uma destas situações testaram-se separadamente as correcções pela temperatura e pela disponibilidade de alimento, fazendo ou não variar os coeficientes respectivos, descritos no capítulo anterior. Neste sentido, numa simulação em que não se considere a influência da temperatura, consideram-se os coeficientes k_1 e k_2 sempre

iguais a 1. Da mesma forma, simulações em que não seja considerada a influência da disponibilidade de alimento, considera-se o coeficiente k_1 sempre igual a 1.

Fizemos assim 14 simulações resultantes das combinações possíveis destes parâmetros e também com os testes à constante de Michaelis-Menten, feitos nas simulações correspondentes à situação em que as correcções à temperatura e à disponibilidade de alimento são consideradas. Apresentamos na tabela 2 o conjunto destas simulações.

Tabela 2 – Descrição das simulações feitas neste trabalho.

Simulação	Vento	Camada de mistura	Constante de Michaelis	k_1	k_2 e k_3
1	<i>Upwelling</i>	100 m	0.05 mg.m ⁻³	Variável	Variável
2	<i>Upwelling</i>	100 m	0.05 mg.m ⁻³	Variável	Variável
3	<i>Upwelling</i>	200 m	0.1 mg.m ⁻³	Variável	Variável
4	<i>Upwelling</i>	200 m	0.1 mg.m ⁻³	Variável	Variável
5	<i>Downwelling</i>	100 m	0.05 mg.m ⁻³	Variável	Variável
6	<i>Downwelling</i>	100 m	0.1 mg.m ⁻³	Variável	Variável
7	<i>Downwelling</i>	100 m	0.05 mg.m ⁻³	Variável	Variável
8	<i>Downwelling</i>	100 m	0.1 mg.m ⁻³	Variável	Variável
9	<i>Upwelling</i>	100 m	0.1 mg.m ⁻³	1	Variável
10	<i>Downwelling</i>	100 m	0.1 mg.m ⁻³	1	Variável
11	<i>Upwelling</i>	100 m	0.1 mg.m ⁻³	Variável	1
12	<i>Upwelling</i>	200 m	0.1 mg.m ⁻³	Variável	1
13	<i>Downwelling</i>	100 m	0.1 mg.m ⁻³	Variável	1
14	<i>Downwelling</i>	200 m	0.1 mg.m ⁻³	Variável	1

A distribuição de alimento é feita tendo em conta as distribuições de Fitoplâncton no Inverno de 1986 (Moita 2001), que indicam valores médios na plataforma de 0.5 µg.l⁻¹. Deste modo distinguimos duas zonas com distribuições diferentes:

1- Zona eutrófica: profundidades inferiores a 1000 m

- Na camada de mistura F = 0.5 µg/l
- Abaixo da camada de mistura F = 0.005 µg/l

2- Zona oligotrófica: profundidades superiores a 1000 m (fora da plataforma continental)

- Em toda a profundidade $F = 0.005 \mu\text{g/l}$

Foram também feitas simulações em que o campo de fitoplâncton usado estava mais próximo da superfície de forma a estudar uma possível situação de estratificação, com formação de termoclina a trinta metros. Esta situação encontra-se desenvolvida no Apêndice 4.

O período de *upwelling* utilizado é, como dissemos, do ano 1994, e situa-se entre 27 de Fevereiro e 13 de Abril. A componente meridional da tensão do vento pode ser observada no gráfico da figura 1. Esta figura ilustra bem a existência de grandes períodos de *upwelling* durante o Inverno (Coelho, 2002).

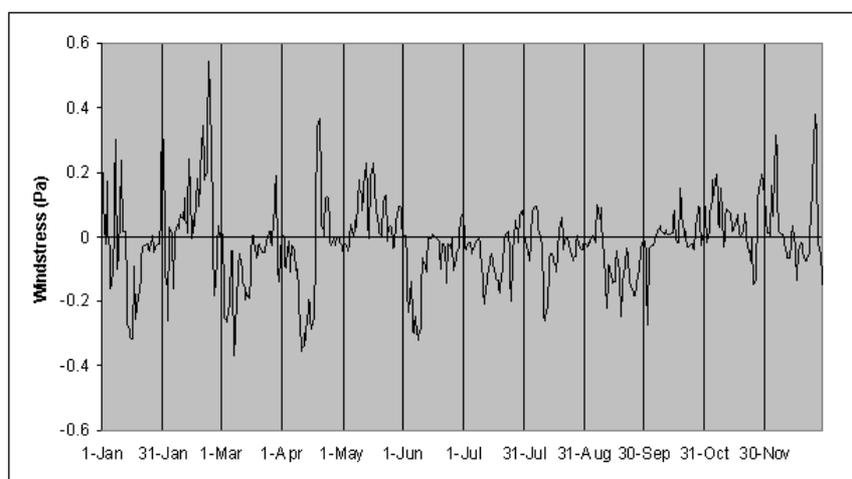


Figura 1 – Componente meridional da tensão do vento a 42.5°N obtida a partir do modelo de previsão atmosférica do ECMWF. (Figura obtida de Coelho, 2002)

4.1 - Parametrizações escolhidas na Hidrodinâmica e na Biologia

No que diz respeito à hidrodinâmica, tivemos que definir por um lado o domínio espaço-tempo, e por outro, as condições nas fronteiras abertas e fechadas.

A simulação é feita num domínio horizontal que se estende em latitude de 35.90° a 45.98° , e em longitude de 1.05° a 17.57° (negativos). Neste domínio a profundidade atinge valores de 5000 m. Esta extensão horizontal, garante que as larvas, em 45 dias, ficam bastante longe da fronteira (na situação de *upwelling* concentram-se junto ao banco da Galiza), minimizando deste modo a influência desta no seu trajecto. O domínio horizontal é dividido em células de aproximadamente 0.0826° de lado (122 em latitude e 200 em longitude).

A topografia do fundo é obtida do ETOPO5 através de uma interpolação para a malha do modelo, seguida de um alisamento com um filtro lagrangeano de cinco pontos. A profundidade é corrigida usando *shaved cells* (Adcroft *et al.* 1997). O modelo usa 15 camadas verticais, cujas espessuras, do topo até ao fundo, são: 2 m; 2 m; 2 m; 2 m; 2 m; 4 m; 6 m; 10 m; 20 m; 50 m; 100 m; 200 m; 600 m; 2000 m; 2000 m.

O coeficiente de difusão biarmónico do momento é de $2 \times 10^9 \text{ m}^4 \text{ s}^{-1}$, valor igual ao usado por Batteen *et al.* (2000) para uma resolução horizontal semelhante. A difusibilidade horizontal para a salinidade e a temperatura é igual a $350 \text{ m}^2 \text{ s}^{-1}$.

Para as fronteiras fechadas impôs-se que a velocidade normal e tangencial é zero. Nas fronteiras abertas são necessárias condições que definam os valores das variáveis prognóstico: altura da superfície livre do mar, velocidade barotrópica, velocidade baroclínica, temperatura e salinidade. O conjunto de condições de fronteira utilizado é muito semelhante ao esquema concebido por Palma and Matano (2000). Esse esquema é basicamente o usado por Oey and Chen (1992) e consiste na imposição de um transporte barotrópico nas fronteiras consistente com o campo de densidade, que simultaneamente permite que as ondas que se geram no interior do domínio sejam radiadas para o exterior. As velocidades barotrópicas nas fronteiras abertas são obtidas do transporte estacionário sazonal. Adicionalmente, para a componente normal da velocidade barotrópica usa-se uma condição de radiação proposta por Flather (1976). Para as componentes normais da velocidade baroclínica é aplicada uma condição de radiação unidimensional de Sommerfeld. As condições de fronteira para os escalares são exactamente as mesmas que são propostas por Oey and Chen (1992). Em simultâneo com este conjunto de condições de fronteira, alguns dos valores prognóstico para as variáveis são forçados a aproximar-se dos valores da climatologia, aplicando um termo de relaxação nas equações que os regem perto das fronteiras abertas. De forma a implementar este conjunto de condições de fronteira, torna-se necessário calcular os

valores externos para as variáveis prognóstico. No caso dos escalares (salinidade e temperatura), os dados externos usados são os mesmos que os utilizados na inicialização do modelo nos pontos da fronteira. Os dados são interpolados no tempo com o passo temporal do modelo, permitindo que as condições de fronteira sejam variáveis no tempo. Para determinar as velocidades barotrópicas assume-se um nível de imobilidade a 2500 m, de acordo com Arhan *et al.* (1994) e Paillet and Mercier (1997). Conhecidas as correntes médias e o campo de salinidade são calculados os valores externos da componente normal da velocidade baroclínica na fronteira. Finalmente, com o conhecimento do transporte barotrópico, a elevação da superfície livre do mar é calculada geostroficamente por integração vertical.

O modelo é inicializado do repouso com os valores médios dos campos de temperatura e salinidade climatológicos. Estes campos são retirados de Levitus *et al.* (1994) e interpolados para a malha do modelo, depois de suavizados com um *spline* cúbico simples. O modelo é forçado com os dados do *European Center for Medium-Range Weather Forecasts* ECMWF (Trenberth *et al.* 1990) usando valores diários dos fluxos de calor e de momento do ECMWF para 1994.

Dado que o algoritmo utilizado é semi-implícito, não temos a limitação do valor 1 para o número de *Courant*. Utilizamos então o passo temporal maior possível (que permite uma boa precisão dos resultados) que foi de 120 segundos, o que, com o passo espacial utilizado, corresponde a um número de *Courant* de aproximadamente 4. Foi feito um teste a este número, e os resultados ao fim dos 45 dias de simulação, com valores de aproximadamente 1 e 4, deram uma diferença de biomassa da ordem de grandeza de 10^{-2} , relativamente à diferença total.

No que diz respeito à componente biológica do modelo tivemos que definir, por um lado, as distribuições de biomassa larvar, de comida e de temperatura, e por outro, os coeficientes k_1 , k_2 e k_3 .

Para a distribuição inicial de biomassa larvar, considerámos um valor de 7200×10^3 kg, distribuída desde a superfície até 100m de profundidade, na latitude de Aveiro (figuras 5 e 6).

Quanto à comida, a utilização exclusiva de fitoplâncton como alimento das larvas justifica-se, por um lado, pelo acompanhamento das curvas de evolução do fitoplâncton e do zooplâncton (Chapra, 1997), e por outro, pela normalização que é feita na correcção ao crescimento, dada pelo coeficiente k_1 (ver Apêndice 2).

No que diz respeito às temperaturas, considerámos que a temperatura de referência é 15°C , que corresponde ao valor observado por Nancy Lo, durante o trabalho que desenvolveu no estudo da relação entre o comprimento e a idade (Lo *et al.*, 1995).

4.2 – Resultados

Na situação de vento real, foram feitos os gráficos relativos a cada uma das componentes da tensão de corte do vento, como se pode observar nas figuras 2 e 3. Estes dados são recolhidos junto do cabo Finisterra, por um período de 45 dias a partir de dia 27 de Fevereiro de 1994. Estes gráficos referem-se apenas ao período de simulação.

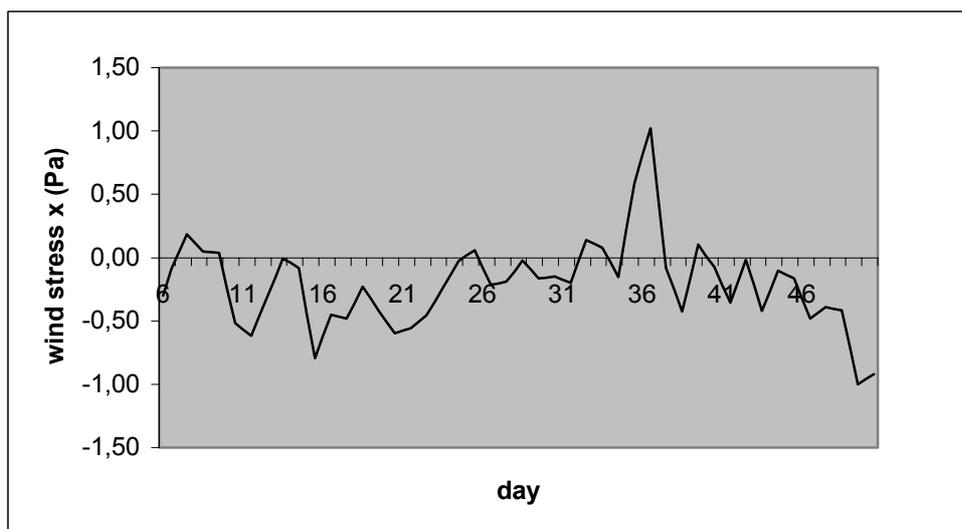


Figura 2 – Componente meridional tensão do vento em 42.5°N, 9.4°W

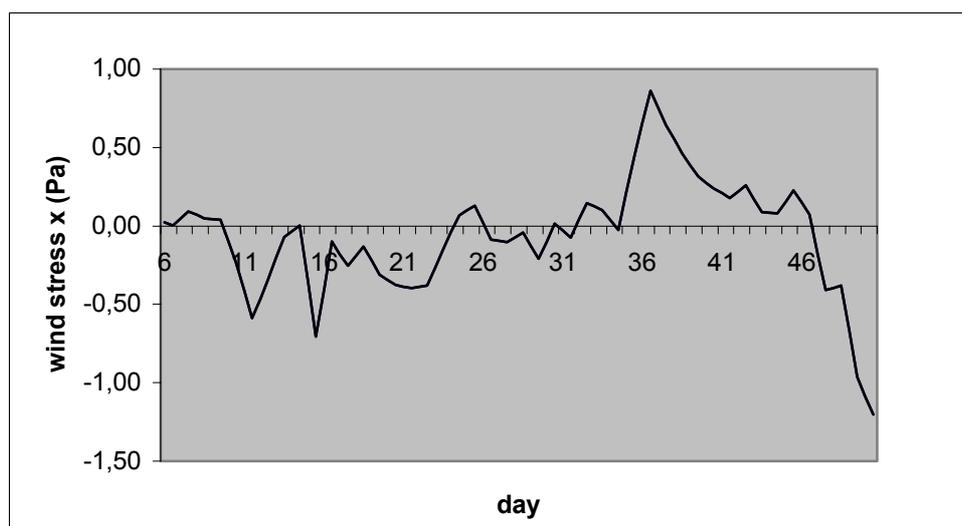


Figura 3 – Componente zonal tensão do vento em 42.5°N, 9.4°W

A interface gráfica do MOHID2000 fornece um vasto leque de possibilidades visuais; em particular, permite-nos obter imagens da batimetria, da temperatura, da velocidade, da posição dos traçadores (das larvas) ao longo das simulações. Com essas imagens será então mais fácil a discussão dos resultados. Na figura 4 pode observar-se a batimetria no domínio utilizado, onde é fácil ver o recorte da plataforma continental.

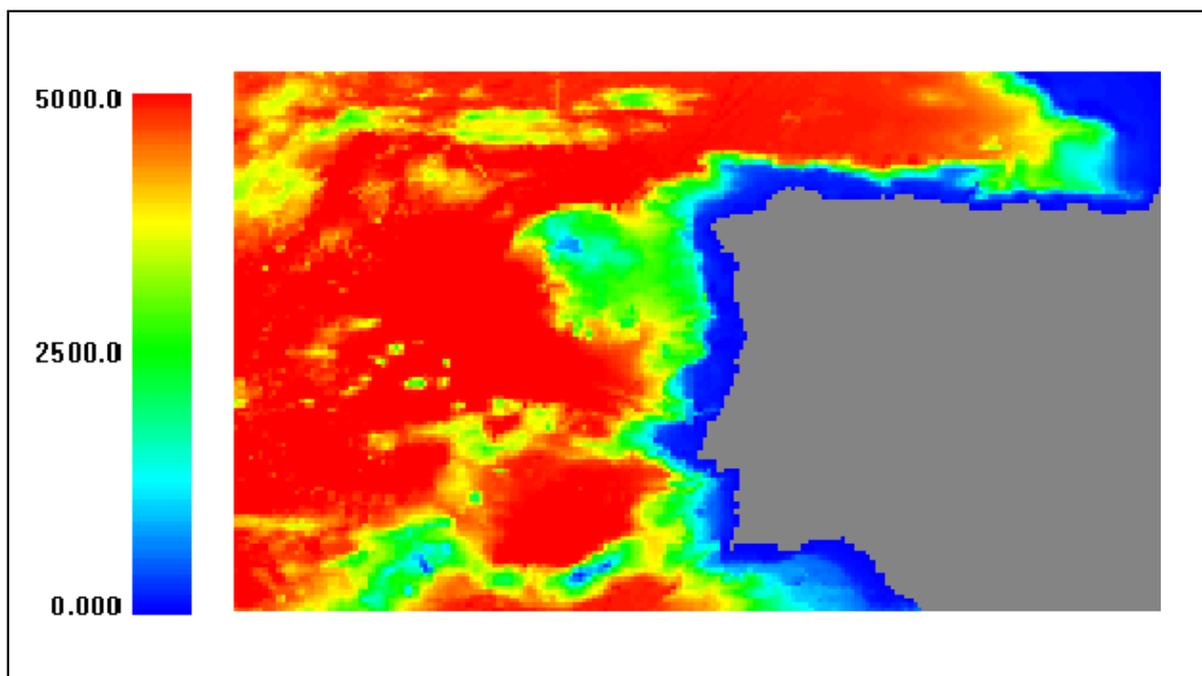


Figura 4 – Batimetria do domínio utilizado nas simulações.

Mostra-se na figura 5 a localização das larvas, com vento real, em 6 instantes espaçados em cerca de 9 dias cada. As larvas são representadas pelos pontos pretos, que inicialmente se encontram todos junto à costa.

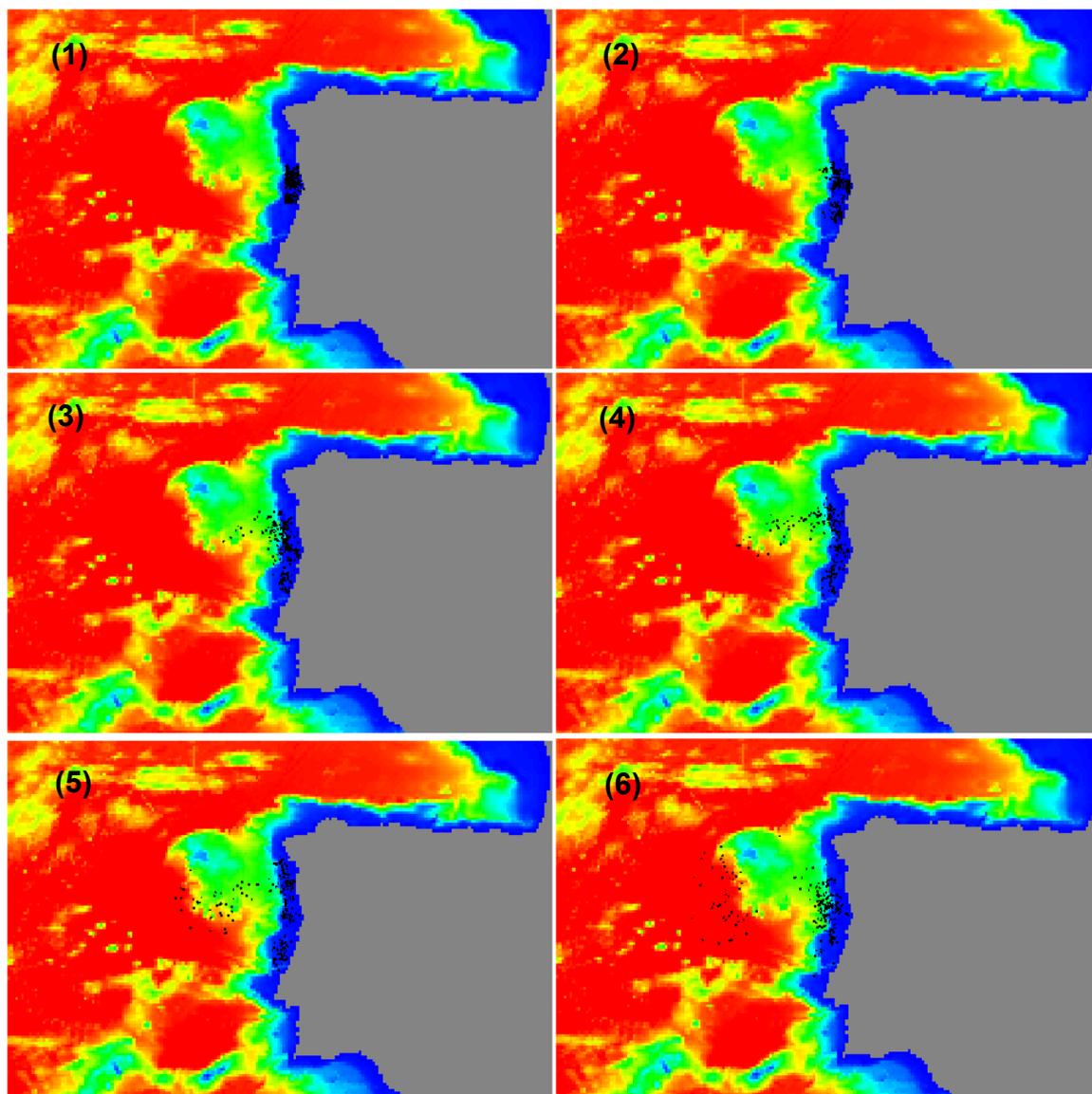
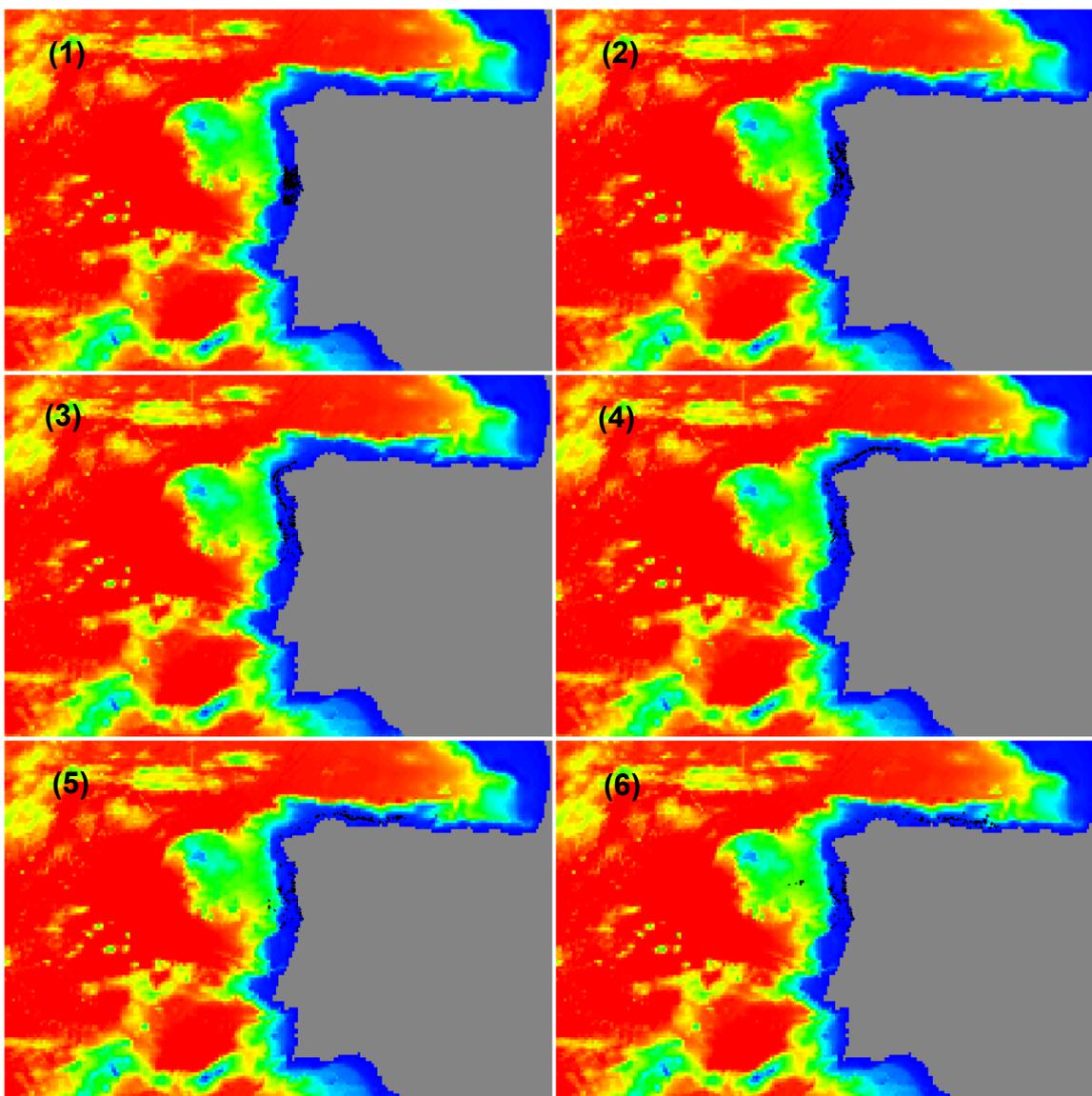


Figura 5 – Localização das larvas em regime de vento real: (1) posição inicial; (2) após 8 dias; (3) após 17 dias; (4) após 26 dias; (5) após 35 dias; (6) após 45 dias.

O fundo representa a batimetria.

Na figura 6 pode ver-se o movimento das larvas em regime de vento constante. Os instantes aí apresentados são os mesmos que os do regime de vento real.



**Figura 6 – Localização das larvas em regime de vento constante: (1) posição inicial; (2) após 8 dias; (3) após 17 dias; (4) após 26 dias; (5) após 35 dias; (6) após 45 dias.
O fundo representa a batimetria.**

As figuras 5 e 6 mostram que as larvas são largadas na latitude de Aveiro; um corte vertical permitiria ver que estão inicialmente distribuídas desde a superfície até uma profundidade de 100m. Nestas duas figuras fica bem clara a diferença de movimento das larvas, que na primeira corresponde a um transporte offshore de Ekman, enquanto na segunda se verifica um transporte junto à costa.

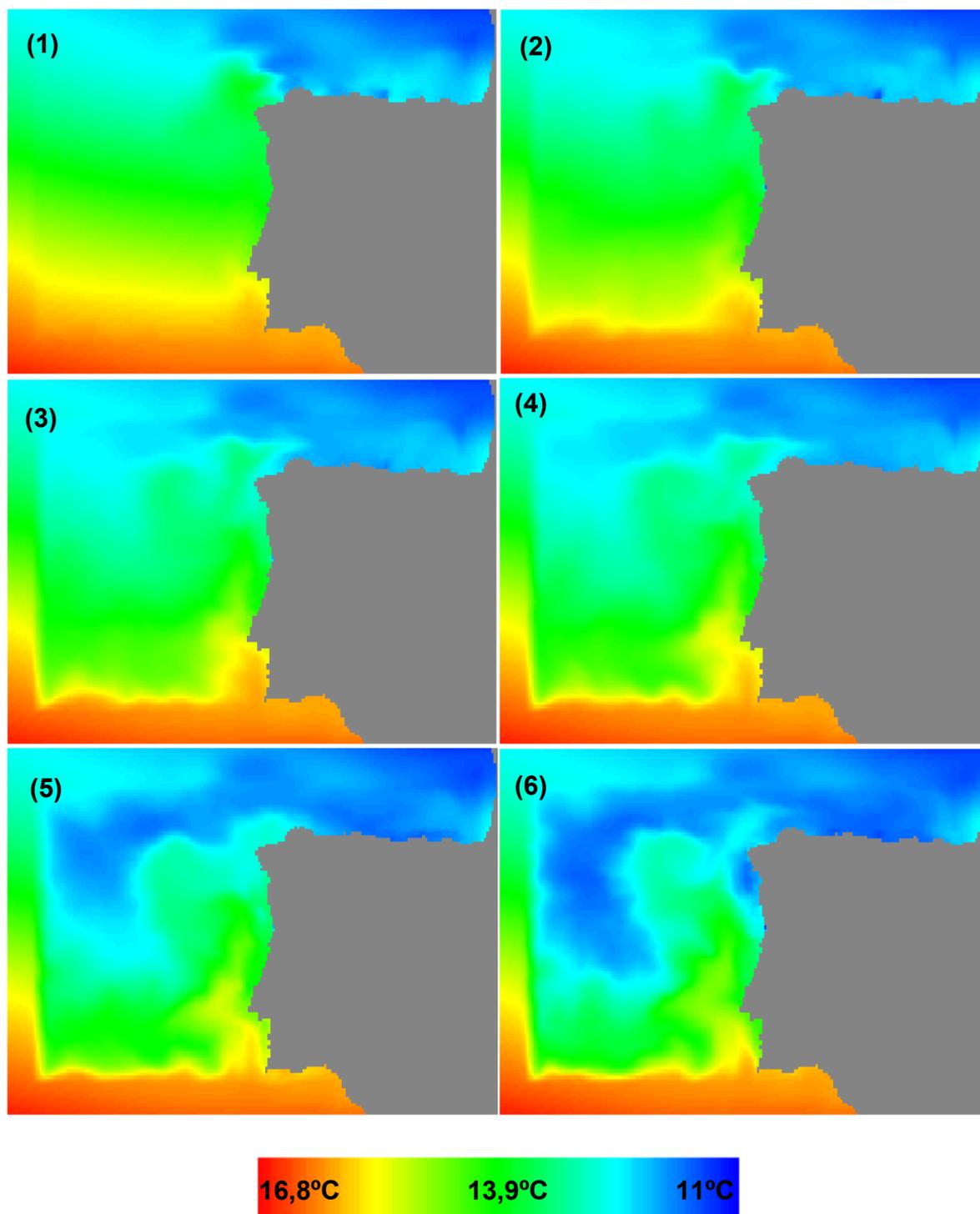


Figura 7 – Evolução da temperatura à superfície em regime de vento real: (1) distribuição inicial; (2) após 8 dias; (3) após 17 dias; (4) após 26 dias; (5) após 35 dias; (6) após 45 dias.

A interface permite também observar a evolução diária da temperatura em todas as camadas. Nas figuras 7 e 8 apresentam-se as temperaturas à superfície para o regime de vento real e para o de vento constante, respectivamente. Os dias considerados são os mesmos que os usados na representação das larvas.

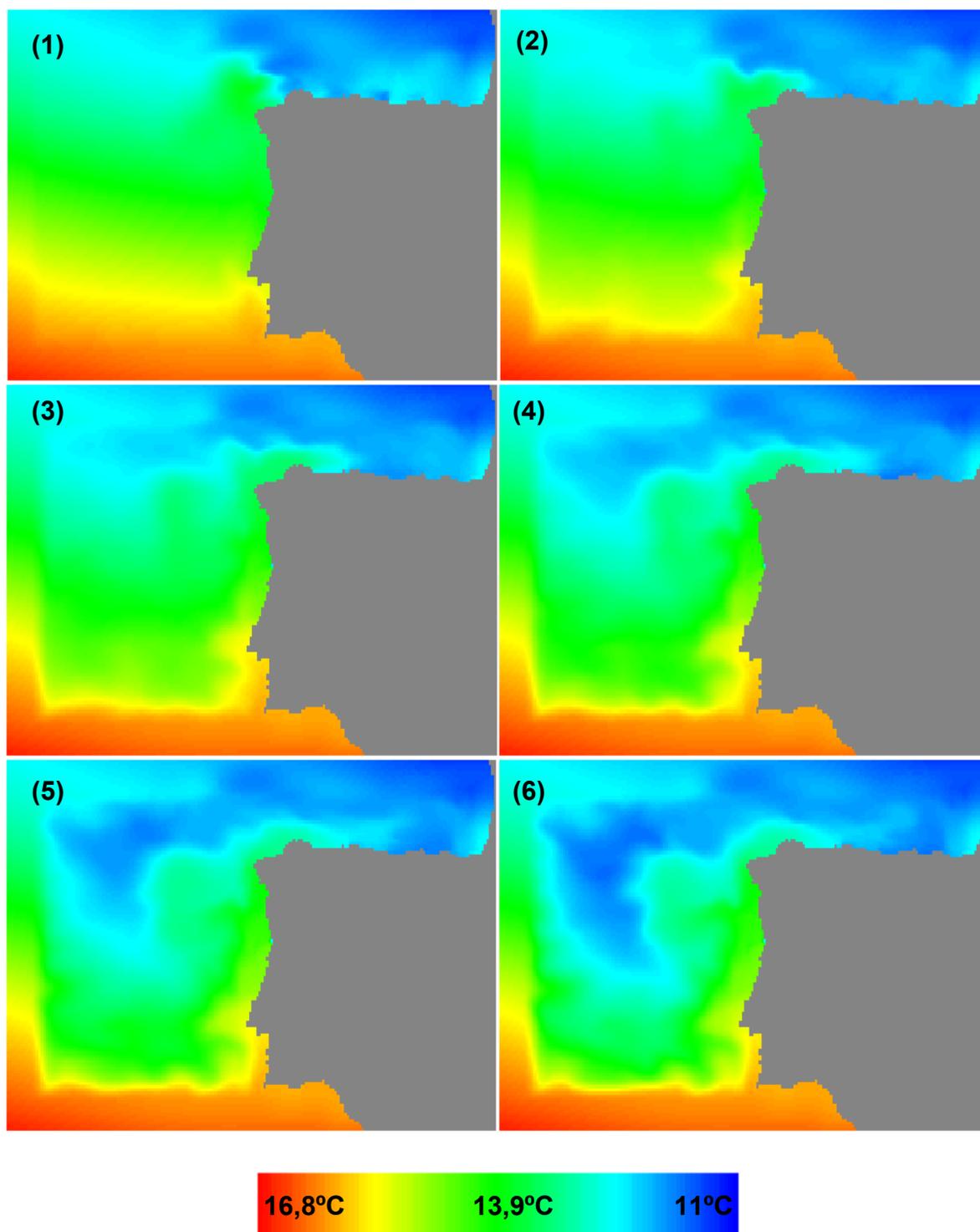


Figura 8 – Evolução da temperatura à superfície em regime de vento constante: (1) distribuição inicial; (2) após 8 dias; (3) após 17 dias; (4) após 26 dias; (5) após 35 dias; (6) após 45 dias.

As figuras 7 e 8 ilustram bem as diferenças na evolução do campo de temperaturas nos dois regimes considerados. De facto, na situação de vento real, que corresponde a um regime de *upwelling*, é claro o transporte de águas frias do fundo para a superfície,

enquanto que para vento constante, que corresponde a uma situação artificial de *downwelling*, as temperaturas mantêm-se mais altas junto à costa.

Para terminar a apresentação de resultados dados pela interface, as figuras 9 e 10 mostram a evolução temporal do campo de velocidades horizontais à superfície, para vento real e vento constante, respectivamente. Também neste caso, os dias correspondem aos usados nas representações anteriores.

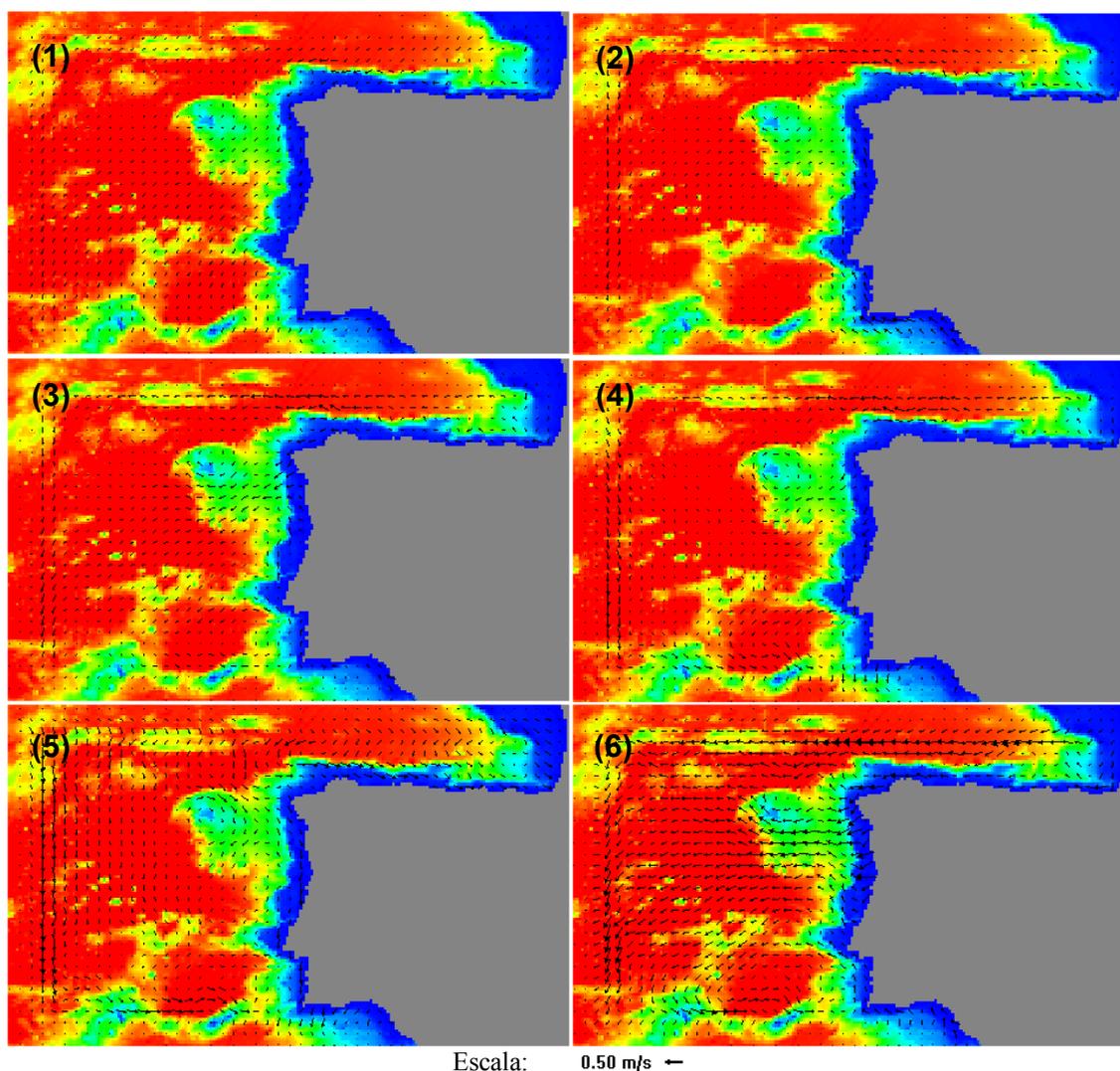


Figura 9 – Evolução do campo de velocidade à superfície em regime de vento real: (1) distribuição inicial; (2) após 8 dias; (3) após 17 dias; (4) após 26 dias; (5) após 35 dias; (6) após 45 dias. O fundo representa a batimetria.

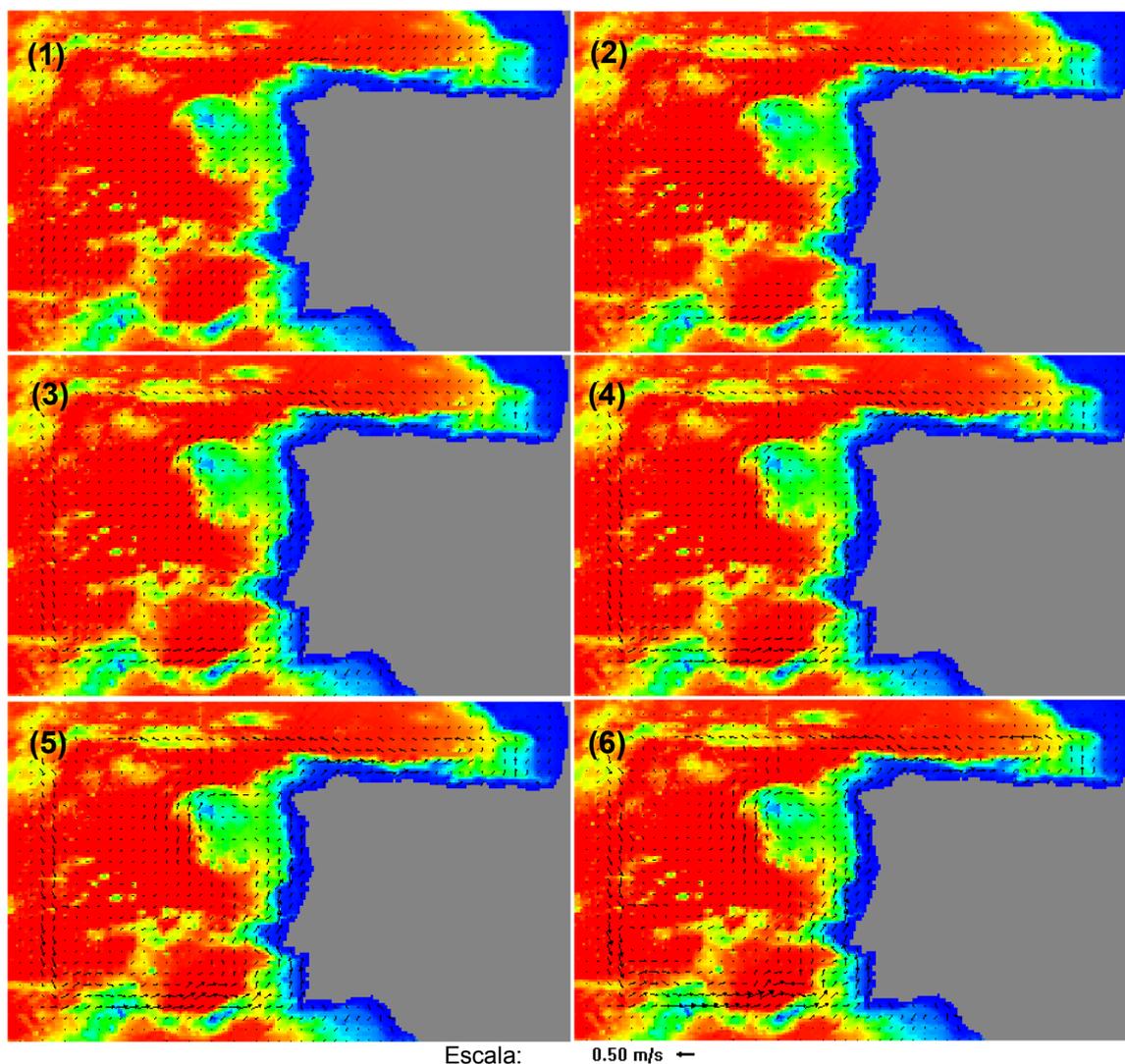


Figura 10 – Evolução do campo de velocidade à superfície em regime de vento constante: (1) distribuição inicial; (2) após 8 dias; (3) após 17 dias; (4) após 26 dias; (5) após 35 dias; (6) após 45 dias. O fundo representa a batimetria.

Importa chamar a atenção para o efeito das condições de fronteira que se observa nas representações acima apresentadas. Como foi dito anteriormente, junto à fronteira é feita uma aproximação a uma solução geostrófica, que vai assim condicionar o comportamento das variáveis nessa zona. Esta aproximação estende-se sensivelmente pelas primeiras 10 células, o que permite entender o comportamento anômalo que se observa nos campos de temperatura e velocidade nessa zona. Note-se que, como dissemos atrás, na situação de *downwelling* as larvas conservam-se predominantemente junto à costa enquanto que na situação de *upwelling* uma parte delas são transportadas

para fora tendo como ponto de convergência o banco de Vigo, cujo anticiclone é bem visível nas representações da velocidade. Em qualquer dos casos, as larvas mantêm-se afastadas da fronteira.

No que diz respeito às simulações de biomassa, os primeiros testes pretenderam observar a influência do valor utilizado para a constante de Michaelis-Menten. Para isso, usámos dois valores desta constante (correspondentes a 10% e a 20% do valor de saturação) nas simulações com vento real e com vento constante, para as camadas de mistura de 100 m e 200 m. Nestas simulações, introduzimos as correcções da temperatura e da disponibilidade de alimento na equação de balanço da biomassa. Os resultados obtidos podem observar-se nos gráficos da figura 11.

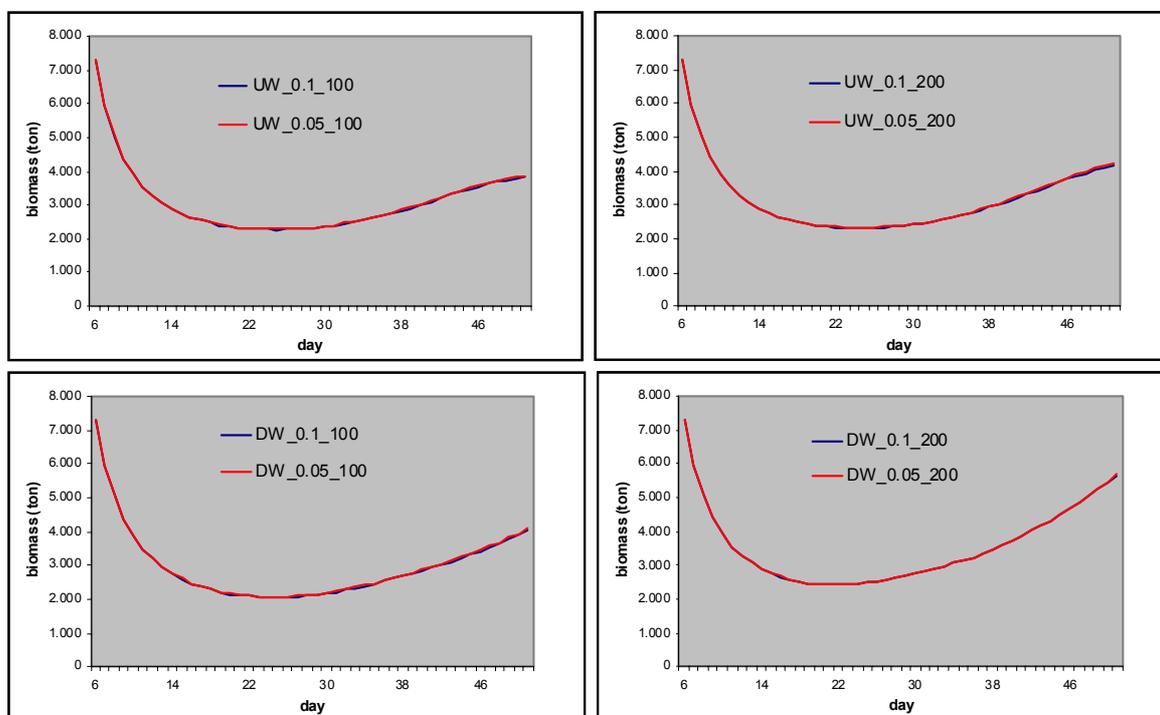


Figura 11 – Resultados numéricos para a evolução temporal da biomassa nos vários cenários de vento e profundidade da camada de mistura considerados, para dois valores da constante de Michaelis-Menten (0.1 mg.m^{-3} e 0.05 mg.m^{-3}).

O facto das distribuições de comida deixarem uma grande região com valores de fishfood, F , iguais ao de saturação, faz com que não seja significativa a diferença de biomassa para os dois valores da constante usados. Para avaliar a diferença entre a utilização dos dois valores, determinou-se a percentagem de diferença nas várias

situações ao longo do tempo (figura 12). A expressão usada para determinar esta diferença é dada por:

$$\%dif_{Mich} = \frac{|B_{0.1} - B_{0.5}|}{\frac{B_{0.1} + B_{0.5}}{2}} \cdot 100\% \quad (21)$$

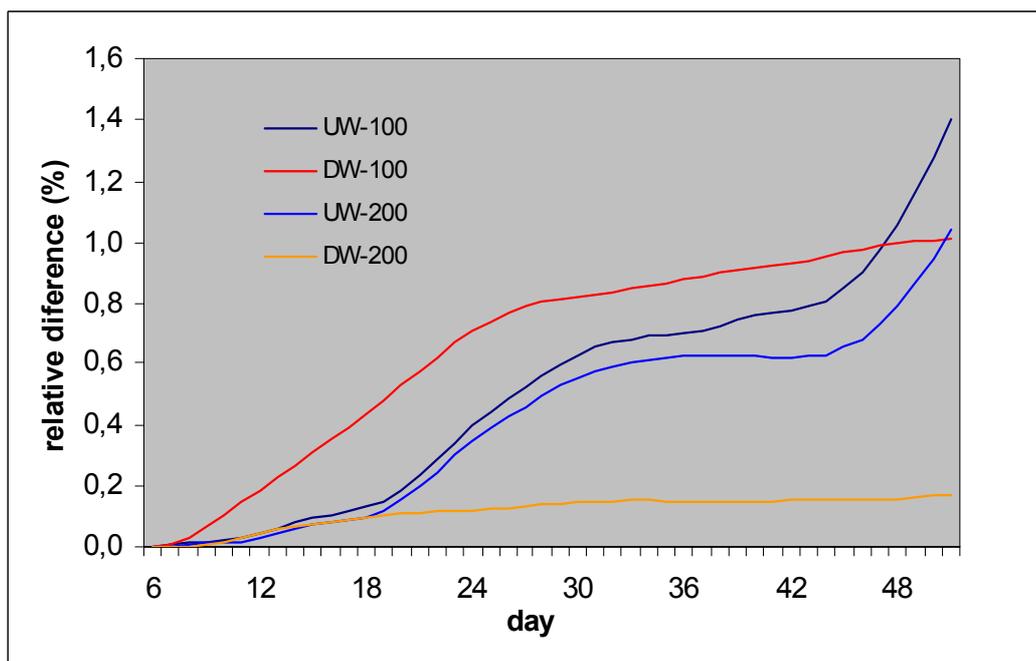


Figura 12 – Percentagem de diferença na biomassa resultante da utilização de diferentes valores da constante de Michaelis ($0.1\text{mg}\cdot\text{m}^{-3}$ e $0.05\text{mg}\cdot\text{m}^{-3}$).

Apresentamos na tabela 3 as diferenças de biomassa em cada caso, bem como as percentagens de diferença relativas ao seu valor médio final. Este facto, permitiu considerar para as restantes simulações um valor de $0,1\text{mg}\cdot\text{m}^{-3}$. Deixaremos portanto de fazer referência ao valor desta constante.

No apêndice 3 são analisadas as diferenças entre a utilização destes dois valores da constante de *Michaelis* na solução analítica, ou seja, em situação de campo constante. Para campos menos ricos em alimento as diferenças percentuais podem atingir valores muito elevados. Tratam-se no entanto de situações em que os campos de alimento estão sempre abaixo do valor de referência considerado.

Tabela 3 – Diferença de biomassa para os dois valores da constante de Michaelis, ao fim de 45 dias.

Camada de mistura	regime	Diferença entre os valores finais	valor final médio	percentagem de diferença
100 m	real (<i>upwelling</i>)	53,992 ton	3848,873 ton	1,403 %
100 m	constante (<i>downwelling</i>)	41,064 ton	4065,261 ton	1,010 %
200 m	real (<i>upwelling</i>)	43,651 ton	4184,717 ton	1,043 %
200 m	constante (<i>downwelling</i>)	9,681 ton	5669,064 ton	0,171 %

A fase seguinte do trabalho incidiu sobre as diferenças que se podem observar para diferentes regimes de vento, tendo em consideração que a situação real corresponde a um regime de *upwelling* (como fica claro da figura 2), enquanto que o vento constante corresponde a um regime artificial de *downwelling*.

Para cada uma das distribuições de alimento (correspondentes aos dois valores da camada de mistura 100 m e 200 m) representámos graficamente as curvas de evolução da biomassa em *upwelling* e *downwelling*. Os resultados encontram-se na figura 13. Também nestes casos, as simulações foram feitas utilizando as correcções da temperatura e da disponibilidade de alimento na equação de balanço da biomassa.

De maneira a poder visualizar melhor a diferença entre estes dois regimes de vento, construímos gráficos com as diferenças relativas de biomassa nas duas situações. Os resultados encontram-se expressos na figura 14.

A expressão utilizada para determinar esta diferença é semelhante à equação (21) e tem-se

$$\%dif_{Reg} = \frac{B_{UW} - B_{DW}}{B_{UW} + B_{DW}} \cdot 100\% \quad (22)$$

Repare-se que, ao contrário de (21), nesta equação não se calcula o valor absoluto da diferença pelo que aparecem naturalmente valores de percentagens negativos. Na tabela 4 apresentam-se os valores finais desta diferença relativa.

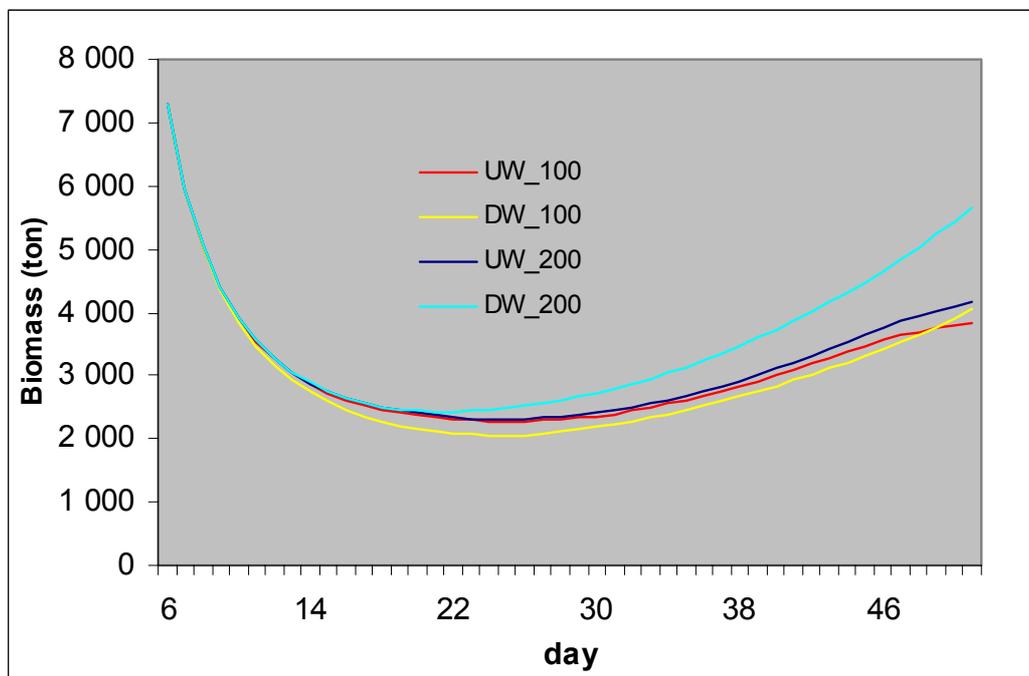


Figura 13 – Resultados numéricos para a evolução temporal da biomassa com camadas de mistura de 100m e 200m, para *upwelling* e *downwelling*.

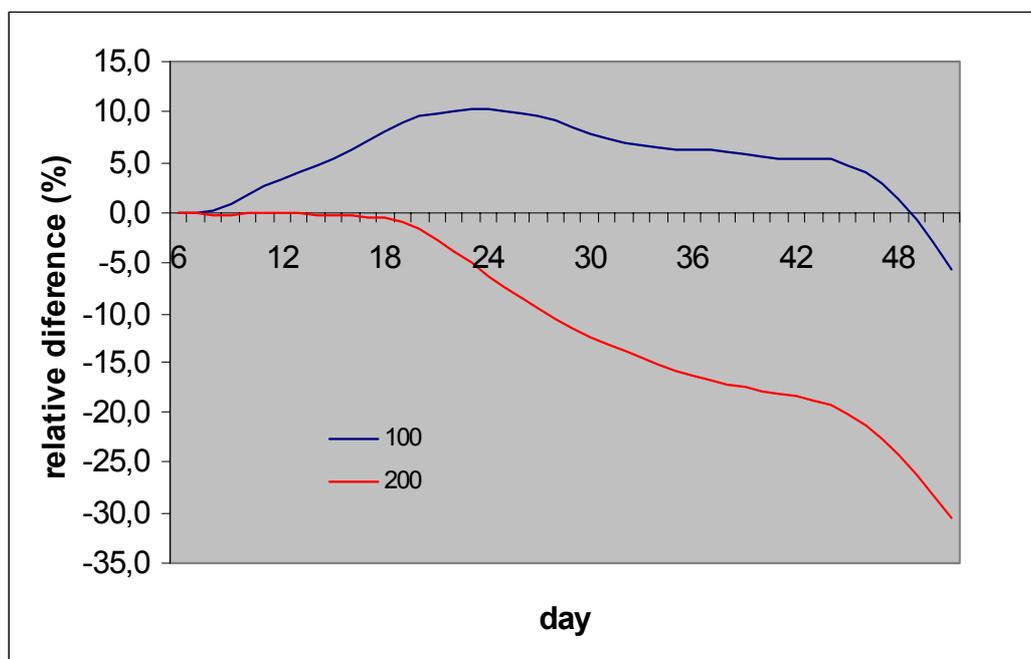


Figura 14 – Percentagem de diferença de biomassa entre os regimes de *upwelling* e *downwelling*, considerando camadas de mistura de 100m 200m.

Tabela 4 – Diferença relativa de biomassa entre os dois regimes para as duas camadas de mistura, ao fim de 45 dias.

camada de mistura	$B_{UW}-B_{DW}$ (final)	valor final médio	% de diferença
100 m	-222,913 ton	3933,303 ton	-5,667 %
200 m	-1501,332 ton	4913,557 ton	-30,555 %

Seguidamente analisamos, para cada um dos tipos de regime e para cada uma das camadas de mistura, a influência da temperatura e da disponibilidade de alimento. Começando por considerar um regime de *upwelling* foram, para cada camada de mistura, feitas simulações: uma sem a correcção da temperatura (S/Temp) e outra sem a correcção da comida (S/Nut). Os resultados podem ser observados na figura 15, na qual representamos as curvas de biomassa de ambas as simulações e as simulações com as duas correcções (Tudo), uma para cada camada de mistura.

Note-se que uma simulação em que simultaneamente as duas correcções não fossem usadas não foi feita já que coincidiria com a solução analítica obtida no apêndice dois deste trabalho, e corresponde à situação em que a biomassa das larvas é exclusivamente controlada pelo seu peso individual.

Repetindo o procedimento para um regime de *downwelling*, obtiveram-se os resultados apresentados na figura 16.

Também para esta situação analisaram-se as percentagens de diferença entre as simulações sem correcções e a simulação com ambas as correcções, nos dois regimes e para as duas camadas de mistura. De forma a avaliar a importância de cada uma das correcções, fizemos este cálculo para as camadas de 100m e 200m e os resultados são apresentados nas figuras 17 e 18, respectivamente.

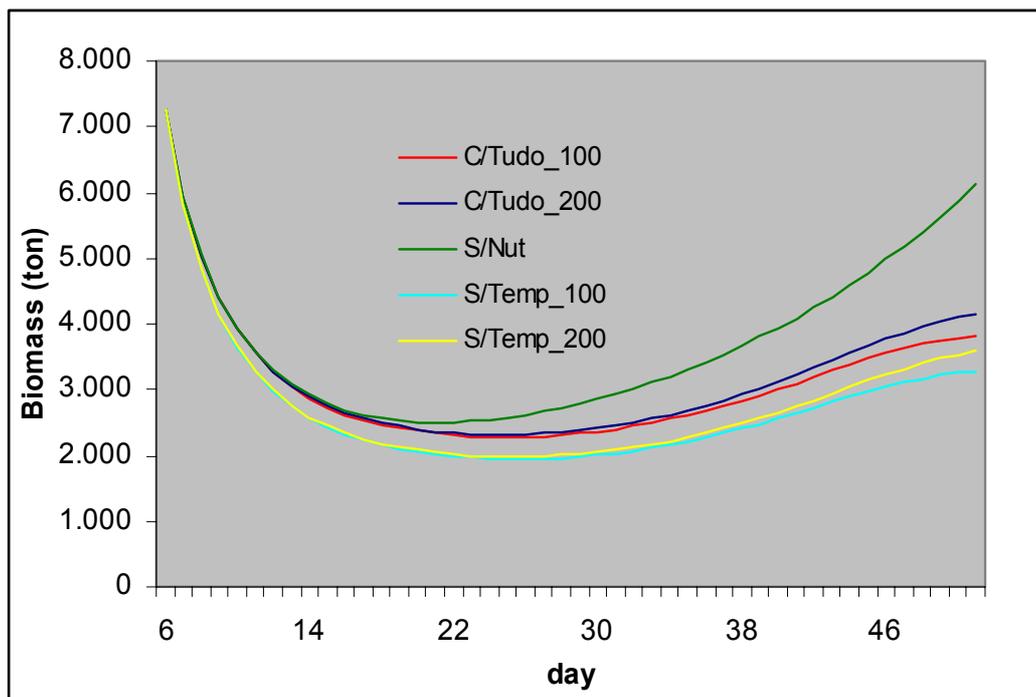


Figura 15 – Resultados numéricos para a evolução temporal da biomassa com camada de mistura de 100m e 200m, para *upwelling*: com ambas as correcções, sem a correcção da temperatura e sem a correcção da comida.

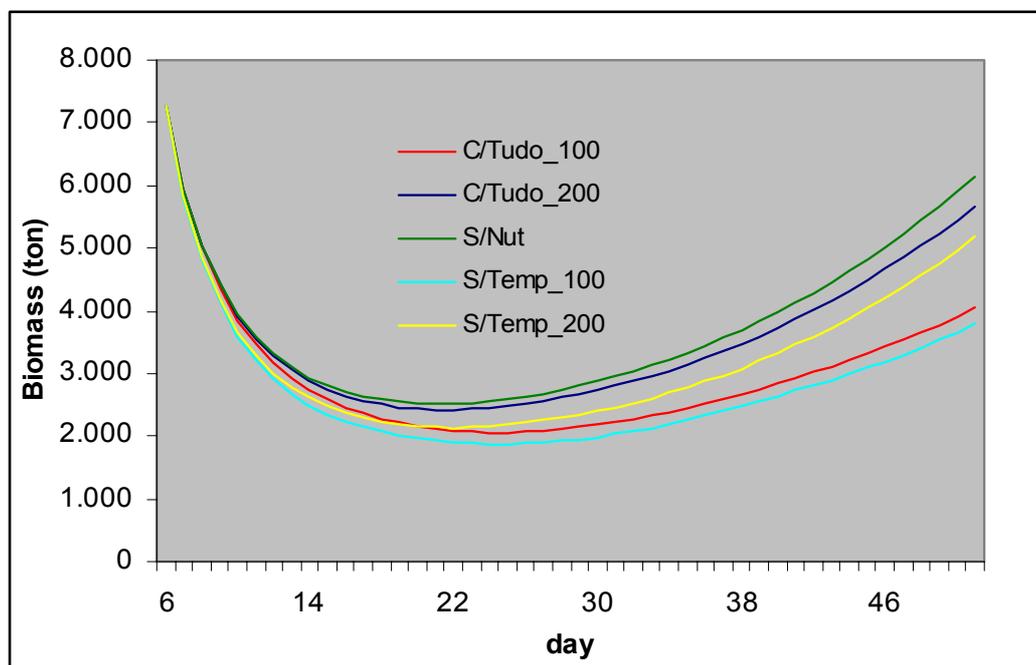


Figura 16 – Resultados numéricos para a evolução temporal da biomassa com camada de mistura de 100m e 200m, para *downwelling*: com ambas as correcções, sem a correcção da temperatura e sem a correcção da comida.

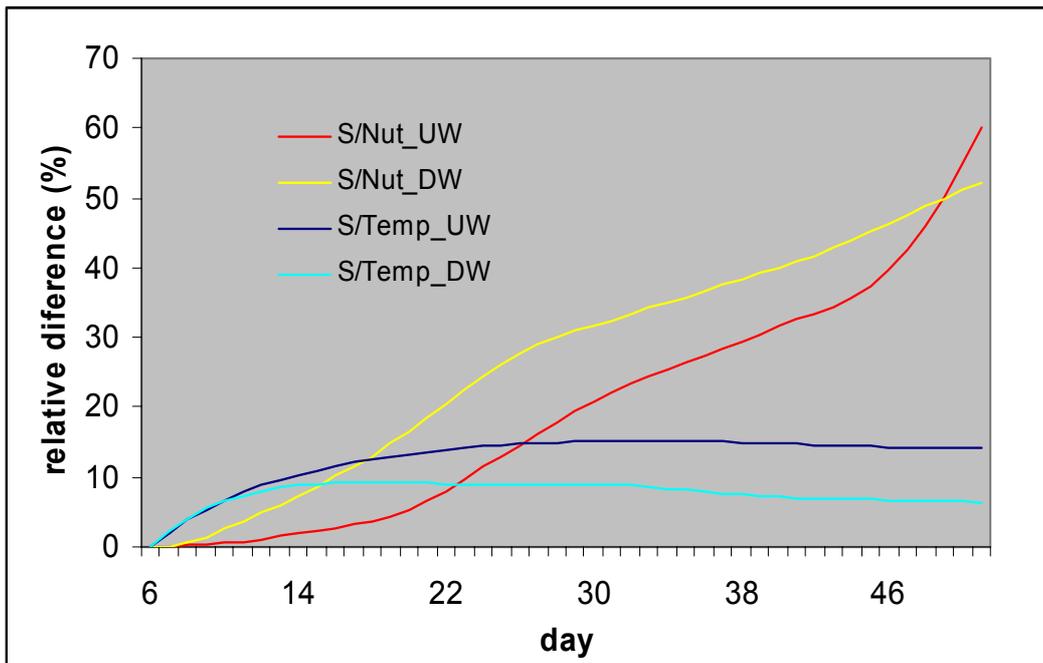


Figura 17 – Percentagens de diferença entre as simulações sem a correcção da temperatura e sem a correcção da comida relativamente à simulação com ambas as correcções (camada de mistura de 100m).

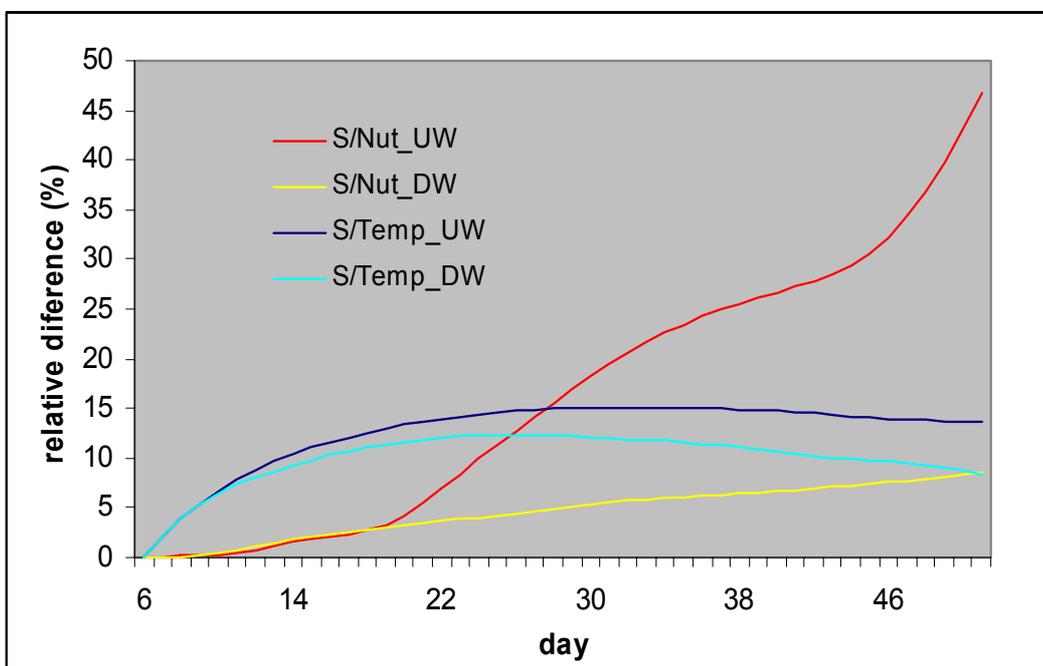


Figura 18 – Percentagens de diferença entre as simulações sem a correcção da temperatura e sem a correcção da comida relativamente à simulação com ambas as correcções (camada de mistura de 200m).

Note-se que as percentagens de diferença das simulações sem a correcção da disponibilidade de alimento são calculadas com o sinal trocado relativamente às das simulações sem a correcção da temperatura. Este facto deve-se à escolha da temperatura de referência de 15°C, já que esta se encontra acima dos valores reais que se observam no modelo.

As expressões para calcular as percentagens de diferença, acima referidas, são dadas por:

$$\%dif_{Nut} = \frac{B_{S/Nut} - B_{Tudo}}{B_{Tudo}} \cdot 100\% \quad (23)$$

$$\%dif_{Temp} = \frac{B_{Tudo} - B_{S/Temp}}{B_{Tudo}} \cdot 100\% \quad (24)$$

Note-se também que nesta situação estamos na realidade a calcular percentagens de discrepância, o que se justifica pela tentativa de entender a importância de cada uma das correcções relativamente situação real.

4.3 – Análise dos resultados

Começamos por fazer uma análise dos resultados no sentido de verificar a sensibilidade do modelo aos parâmetros utilizados.

Os primeiros resultados apresentados dizem respeito à tensão de corte do vento real (fig. 2) e mostram claramente que o período considerado corresponde a um regime de *upwelling*. De facto, só a partir do 30º dia é que se observa vento (com um valor significativo) na direcção norte, num intervalo de apenas três dias. Observando paralelamente o movimento dos traçadores nesta situação (fig. 5), podemos concluir que a hidrodinâmica do modelo dá uma boa resposta ao forçamento do vento.

A observação dos padrões de temperatura e velocidades para os dois regimes de vento nas figuras 7 a 10, permite-nos também concluir que o modelo está bem afinado e reproduz as condições de circulação impostas pela tensão de corte do vento.

No que diz respeito à biomassa, os resultados obtidos com diferentes valores da constante de Michaelis (figuras 11, 12 e tabela 3) mostram como foi dito que não é significativa a diferença (atinge uma percentagem de diferença de cerca de 1,4%). Observando as curvas da figura 12, relativas ao regime de *upwelling*, fica de imediato claro que existem duas mudanças acentuadas na evolução da biomassa larvar, a primeira perto do seu 30º dia de vida e a segunda cerca do 40º dia, o que cria um patamar de declive menor nesse período. Esta situação pode ser relacionada com o gráfico da figura 2 que, no mesmo período, mostra uma tensão de corte do vento

positiva. De facto, o transporte *offshore* só se verifica para tensões negativas correspondentes a vento de norte, pelo que o período referido corresponde a uma situação em que as larvas reduzem o seu transporte para zonas oligotróficas. Este transporte pode ser observado na figura 5, e também aí se pode observar um abrandamento no transporte *offshore* das larvas.

Olhando também para os resultados obtidos no estudo feito no Apêndice 3 com a solução analítica (figuras A3.4, A3.5, A3.6 e tabela A3.3), verifica-se que a percentagem diferença pode atingir valores bastante elevados: no caso de um campo constante de $0,3 \text{ mg.m}^{-3}$, é da ordem de 20%. Estes campos constantes de alimento não são compatíveis com a normalização efectuada no Apêndice 2 já que se utiliza o valor $0,5 \text{ mg.m}^{-3}$ para referência, e do estudo feito no Apêndice 2 pode ver-se que a solução analítica é muito sensível ao valor inicial da diferença entre a taxa de crescimento e a de mortalidade (eq. A3.12), diferença essa que, partindo de um valor baixo de comida, toma imediatamente um valor muito baixo.

As curvas de biomassa obtidas para as diferentes camadas de mistura (figuras 13,14 e tabela 4) mostram, por um lado, que os resultados para 200 m dão valores de biomassa melhores que os obtidos para 100 m (em média mais 1000 toneladas), o que demonstra bem a forte influência que a disponibilidade de alimento tem no crescimento e, por outro, mostram que a utilização da camada de mistura de 100 m tem resultados mais penalizantes para a biomassa em regime de *downwelling*. De facto, verifica-se na tabela 4 que o valor absoluto da percentagem de diferença nos dois regimes é muito maior para 200 m (31%) do que para 100 m (6%). Este último efeito poderá estar ligado ao afundamento a que as larvas são sujeitas quando expostas a este tipo de regime. Comparando os dois regimes de vento pode verificar-se que, enquanto para a camada de 200 m a biomassa em *downwelling* é sempre superior à correspondente em *upwelling*, para 100 m isso só se verifica perto do fim. Isto significa que, em situações de menor abundância de comida, a evolução das larvas é controlada por outros factores, como por exemplo a temperatura. Isto pode ser observado nas figuras 17 e 18, onde é claro que, comparativamente à camada de 200 m, nos resultados obtidos para a camada de mistura de 100 m, a correcção da temperatura em regime de *upwelling* é mais significativa que a de *downwelling*. De facto, as percentagens de diferença finais para 100 m são 14% e 6%, para *upwelling* e *downwelling*, respectivamente, enquanto que para 200 m, tomam os respectivos valores de 14% e 8% (estes valores são calculados a partir das equações 23 e 24).

Observando as curvas da figura 15, reconhece-se que em regime de *upwelling* a disponibilidade de alimento é o factor principal que controla a evolução das larvas. De facto, neste regime, as curvas relativas às simulações sem a correcção da comida

(S/Nut) destacam-se claramente. Estas conclusões podem ser mais facilmente verificadas com as diferenças de biomassa das simulações sem correcções (S/Nut e S/Temp), relativamente à biomassa das simulações com ambas (C/Tudo), expostas na forma de percentagem de diferença na figura 17. De facto, a $\%dif_{Nut}$ toma os valores finais 60% e 47% para camadas de mistura de 100 m e 200 m, respectivamente, enquanto que, para ambas as camadas, a $\%dif_{Temp}$ toma o valor final 14%. Estes valores permitem também concluir que, em regime de *upwelling*, faz-se sentir a falta de comida originada pela mudança na camada de mistura.

Analisando agora a figura 16, correspondente ao regime de *downwelling*, verifica-se que, enquanto que com uma camada de mistura de 100 m, o principal factor que controla o crescimento é a disponibilidade de alimento, com uma camada de 200 m o efeito da temperatura passa a ser significativo face ao do alimento. Também neste regime, olhando para a figura 18 que nos dá as percentagens de diferença, estas conclusões são bastante claras. Calculando os valores finais das percentagens de diferença com as equações (23) e (24), obtém-se para a $\%dif_{Nut}$ 52% e 9% para camadas de mistura de 100m e 200m, respectivamente, enquanto que, os respectivos valores para a $\%dif_{Temp}$ são 6% e 8%.

A influência individual que cada um dos parâmetros tem sobre a evolução temporal da biomassa pode ser analisada comparando os resultados numéricos obtidos com a solução analítica encontrada no Apêndice 3. Na figura 19 encontram-se representados os gráficos relativos aos quatro cenários estudados, que correspondem aos regimes de *upwelling* e *downwelling*, em camadas de mistura de 100 m e 200 m. Em cada um dos gráficos podem observar-se as curvas de biomassa correspondentes: 1 sem correcções; 2 sem a correcção do alimento; 3 sem a correcção da temperatura; 4 com ambas as correcções. As curvas 2, 3 e 4 são obtidas numericamente, enquanto que a curva 1 é a solução analítica obtida no Apêndice 3.

Analisando a figura 19 vê-se claramente que em qualquer uma das situações a correcção da temperatura é benéfica para a evolução das larvas. De facto, verifica-se que a curva 1 (sem correcções) está sempre abaixo da curva 2 (sem correcção do alimento), que corresponde a ter apenas a correcção da temperatura. No caso do *upwelling*, este efeito pode ser entendido com o arrefecimento da água por transporte do fundo. Na situação de *downwelling*, apesar da temperatura superficial aumentar, há que ter em conta o afundamento das larvas para camadas mais baixas, o que também se torna benéfico. Calculando as percentagens de diferença, em *upwelling* e *downwelling*, entre a biomassa obtida com a correcção da temperatura (simulação S/Nut), relativamente à biomassa sem correcções (solução analítica) tem-se 13,87% em

upwelling e 14,58% em *downwelling* (ver tabela 5) o que mostra serem equivalentes os efeitos desta correcção nos dois regimes.

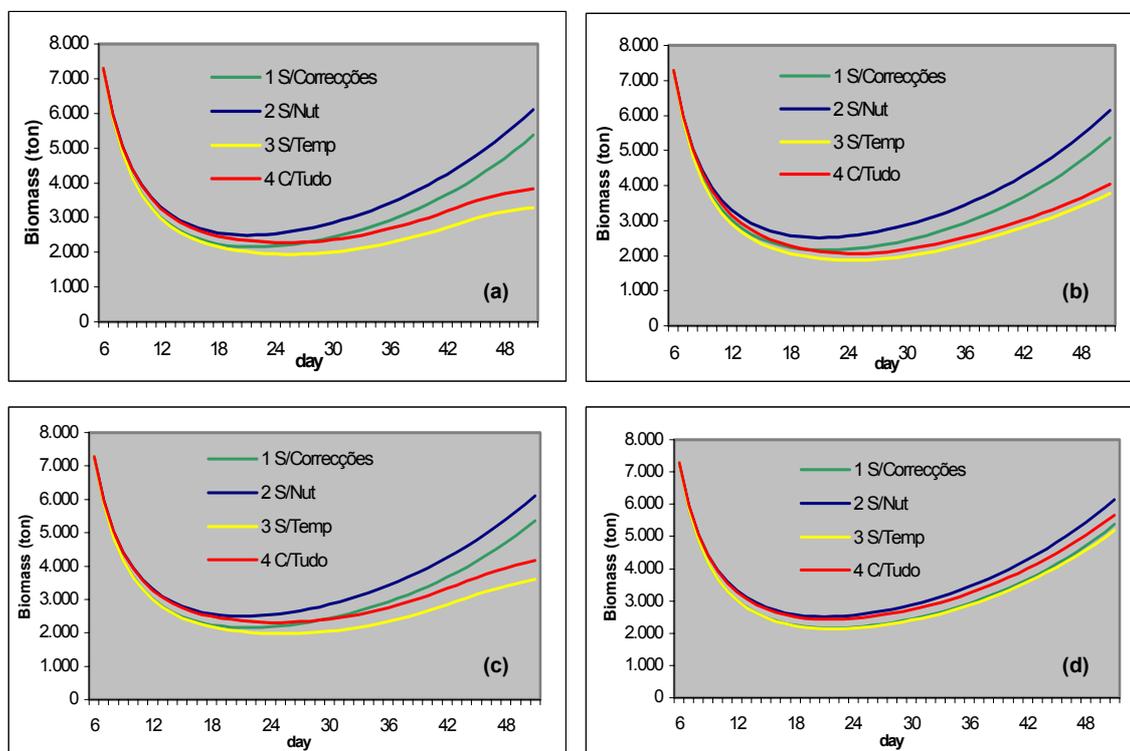


Figura 19 – Curvas de evolução temporal da biomassa larvar: sem correcções, sem a correcção do alimento, sem a correcção da temperatura e com ambas as correcções. Estão representados 4 cenários: (a) *Upwelling* com camada de mistura de 100m; (b) *Downwelling* com camada de mistura de 100m; (c) *Upwelling* com camada de mistura de 200m; (d) *Downwelling* com camada de mistura de 200m.

Para analisar a influência da correcção à disponibilidade de alimento há que comparar as curvas 3 e 1 da figura 19. No regime de *upwelling* esta correcção é sempre fortemente penalizante para a evolução da biomassa, independentemente da camada de mistura considerada. Este efeito pode ver-se com os valores de percentagem de diferença apresentados na tabela 5 (-39,93% para 100 m e -33,01% para 200 m), mostrando também uma penalização maior no caso de ter uma camada de mistura de 100 m. Quanto ao regime de *downwelling*, esta correcção é também negativa, verificando-se no entanto não ser tanto como em regime de *upwelling* (ver tabela 5). A diferença entre os dois regimes torna-se muito acentuada quando a camada de mistura é de 200 m. De facto nessa situação os valores de percentagem de diferença são de -33,01%, em *upwelling*, e de -3,39%, em *downwelling*, enquanto que para 100 m tem-se -39,93%, em *upwelling*, e de -29,51%, em *downwelling*. Este último valor é muito elevado e reflecte,

como foi dito atrás, o afundamento das larvas neste regime (as larvas têm uma distribuição inicial entre a superfície e os 100 m de profundidade). Estes resultados reflectem bem a importância da espessura da camada de mistura na evolução da biomassa larvar.

Como considerações finais desta análise de sensibilidade do modelo, podemos dizer que os resultados numéricos obtidos para a evolução da biomassa com ventos predominantes de *upwelling*, são mais sensíveis à temperatura da água, já que o Oceano profundo é oligotrófico. Para as simulações com vento de *downwelling* constante, a evolução da biomassa depende essencialmente dos processos físicos e biológicos que controlam a camada na qual o alimento se encontra. A partir de uma determinada espessura crítica, a água fria associada com um regime de *upwelling* é irrelevante e o transporte *offshore* das larvas conduz sempre a valores de biomassa baixos.

Tabela 5 – Percentagens de diferença entre as simulações e a solução analítica.

Correcção	Simulação	Regime	Camada de mistura	% diferença
Temperatura	S/Nut	<i>Upwelling</i>	100 metros	13,87%
Temperatura	S/Nut	<i>Downwelling</i>	100 metros	14,58%
Comida	S/Temp	<i>Upwelling</i>	100 metros	- 38,93%
Comida	S/Temp	<i>Downwelling</i>	100 metros	- 29,51%
Comida	S/Temp	<i>Upwelling</i>	200 metros	- 33,01%
Comida	S/Temp	<i>Downwelling</i>	200 metros	- 3,39%
Temperatura e Comida	Tudo	<i>Upwelling</i>	100 metros	- 33,67%
Temperatura e Comida	Tudo	<i>Downwelling</i>	100 metros	- 28,14%
Temperatura e Comida	Tudo	<i>Upwelling</i>	200 metros	- 25,31%
Temperatura e Comida	Tudo	<i>Downwelling</i>	200 metros	5,35%

4.4 - Conclusões

Analisando globalmente os resultados no sentido de validar a hipótese de trabalho, podemos dizer que há duas conclusões principais destas simulações:

- O *upwelling* de Inverno pode afectar a sobrevivência das larvas de sardinha;
- A disponibilidade de alimento é o factor principal que contribui para o decréscimo da biomassa larvar durante o transporte *offshore*.

A primeira conclusão tira-se directamente das figuras 13 e 14 dado que, para qualquer das camadas de mistura consideradas, o valor final de biomassa larvar em regime de *upwelling* é inferior ao obtido para *downwelling*. A segunda fica bem visível na figura 15 dado o destaque da curva correspondente à simulação sem correcção de alimento relativamente a todas as outras. Os valores de biomassa correspondentes apresentam em média um desvio relativo à simulação real de 19,6% para a camada de 100 m e de 16,4% para a de 200 m. Os respectivos desvios finais são de 60% e 46,9%.

É importante discutir a influência de dois factores importantes que não foram tidos em consideração neste modelo: a pluma dos rios e a produção primária. Qualquer destes factores pode aumentar a biomassa larvar final.

No que diz respeito às plumas dos rios, o seu efeito é o de reter as larvas o que pode contribuir para a sua sobrevivência. De facto, a distribuição das larvas e o seu transporte *offshore* na costa Ibérica não são determinados exclusivamente pela acção do vento. Outros factores locais restringem a resposta ao *upwelling* costeiro, nomeadamente a pluma continental (WIBP – Western Iberia Buoyant Plume), a corrente polar Ibérica (IPC – Iberian Poleward Current) e a sua estrutura de meso escala associada, assim como a interacção entre essa corrente e a pluma (Santos *et al.*, 2004). O WIBP corresponde a um lençol superficial de água com baixa salinidade resultante da intensificação das descargas de vários rios (Minho, Mondego, Douro, Lima, Vouga) verificada durante o Inverno na costa ocidental Portuguesa e Espanhola. Em situação de *upwelling*, a pluma é transportada *offshore* provocando um mecanismo de retenção no talude da plataforma. De acordo com Govoni and Chester (1990), Grimes and Finucane (1991) e Sabatés *et al.* (2001), as plumas de água doce continental constituem habitats que oferecem condições favoráveis ao crescimento e sobrevivência das larvas. Para além do mecanismo de retenção vertical, existe igualmente um mecanismo de retenção horizontal provocado pela corrente polar que actua como uma barreira ao transporte *offshore* de Ekman, segurando a pluma junto ao talude. Em anos em que a corrente polar é grande e a pluma elevada, o impacto negativo do *upwelling* costeiro é reduzido.

O segundo factor acima referido diz respeito à produção primária. A hipótese OEW de Cury and Roy (1989) sugere em áreas onde o velocidade do vento durante o período de

upwelling é da ordem de grandeza de 6 m.s^{-1} , a turbulência de pequena escala favorece a predação de comida pelas larvas e as desovas são feitas durante os períodos de *upwelling* de forma a beneficiar da maior produção primária e da maior disponibilidade de alimento. Em zonas onde a velocidade do vento em período de *upwelling* é maior que o referido valor, a desova ocorre em geral fora desse período ou quando a intensidade de *upwelling* já atingiu o seu valor mínimo, o que se deve ao facto de elevados valores da velocidade do vento provocarem, por um lado uma intensa turbulência que conduz à desagregação dos aglomerados de comida e larvas (Saville, 1965; Paterman e Bradford, 1987), por outro promover o transporte offshore e criando uma espessa camada de mistura limitadora à penetração de luz, que conduz à redução da produção primária e da biomassa de Zooplâncton (Hunstman and Barber, 1977). Do ponto de vista evolutivo, este comportamento é a resposta a longo alcance da adaptação reprodutiva às condições ambientais que maximizam o sucesso do recrutamento. O período de desova não está relacionado com os períodos de *upwelling* mas sim com aqueles em que a velocidade do vento é da ordem de $5\text{-}6 \text{ m.s}^{-1}$ (Roy et al. 1992). Considerando que a tensão de corte do vento se relaciona com a sua velocidade por $\tau = \rho_a \cdot C_D \cdot W^2$ (Pond e Pickard, 1983) onde $\rho_a = 1.3 \text{ kg.m}^{-3}$ é a densidade do ar, $C_D = 1.4 \times 10^{-3}$ é o coeficiente de arrastamento e W é a velocidade do vento em m.s^{-1} , uma velocidade igual a 6 m.s^{-1} corresponde a um valor crítico da tensão de corte do vento de $\tau = 0.066 \text{ Pa}$. A figura 2 mostra que os valores de tensão de corte do vento são superiores a este valor crítico. Assim, de acordo com a hipótese OEW podemos dizer que o transporte *offshore* e a camada de mistura são os factores limitantes que controlam a variabilidade do recrutamento. Note-se no entanto que os mecanismos de retenção atrás referidos, relacionados com a interacção entre as plumas dos rios e a corrente polar, actuam como uma barreira ao transporte *offshore* de Ekman. Esta retenção em simultâneo com um aumento de produção primária (provocado pelo *upwelling*) pode favorecer a sobrevivência das larvas.

Alem das frentes, outras estruturas de meso-escala, tais como *eddies* (vórtices) e filamentos, afectam o transporte larvar (Rodriguez et al., 1999). A simulação deste tipo de fenómeno impõe alguns problemas numéricos relacionados com a resolução horizontal das funções forçadoras bem como do próprio modelo de circulação. Os campos de tensão de corte do vento e de densidade climatológica usados nas simulações tem uma resolução de 1° , sendo interpolados para a malha do modelo. Isto significa que as frentes de pequena escala, tais como os vórtices e filamentos não são resolvidos pelo modelo. A resolução dos dados de entrada e do modelo de circulação, podem não ser ideais para estudar fenómenos de meso-escala (Bartsch and Coombs,

1997). A resolução do modelo de circulação é também inapropriada para simular pequenos detalhes do modelo biológico, por exemplo, a maior ou menor facilidade nos processos de captura de comida pelas larvas, e a sua relação com o crescimento (Heath and Gallego, 1998).

5 - Trabalhos futuros

Em trabalhos futuros, em vez de impor uma camada de comida das larvas, o modelo deve ser capaz de calculá-la. Para que isso possa acontecer, é necessário saber previamente o que se entende por comida das larvas (o que não é fácil definir), e também parametrizar os processos físicos e biológicos envolvidos na cadeia alimentar, tais como o transporte vertical de nutrientes relacionado com um evento de *upwelling*, cujo efeito pode ser o de favorecer a actividade biológica e consequentemente aumentar a biomassa larvar. Características comportamentais tais como a migração vertical das larvas devem ser analisadas já que a sua inclusão altera a dispersão horizontal (Bartsch *et.al.*, 1989) e, consequentemente a evolução da biomassa.

Para além dos aspectos acima citados, o modelo deve igualmente considerar as descargas dos rios na costa ocidental Portuguesa, uma vez que, como dissemos, elas podem contribuir para a sobrevivência larvar.

Apêndices

Apêndice 1 – Comparação entre as equações de *Michaelis-Menten* e de *Ivlev*

A equação de *Michaelis-Menten* para o crescimento, μ , pode ser escrita na forma geral:

$$\mu = \mu_{\text{máx}} \cdot \frac{F}{a_{\text{FG}} + F} \quad (\text{A1.1})$$

onde F é a concentração de comida e a_{FG} é uma constante.

Tendo em conta que

$$\lim_{F \rightarrow 0} \mu = 0 \quad ; \quad \lim_{F \rightarrow \infty} \mu = \mu_{\text{máx}}$$

e que

$$F = a_{\text{FG}} \quad \Rightarrow \quad \mu = \frac{1}{2} \mu_{\text{máx}}$$

a constante a tem um significado bem preciso: valor de comida necessário para que o crescimento atinja metade do seu valor máximo.

Construindo um gráfico com $a_{\text{FG}} = 10\%$ do valor de saturação ($F_{\text{sat}} = 0.5$), e considerando $\mu_{\text{máx}} = 1$, tem-se:

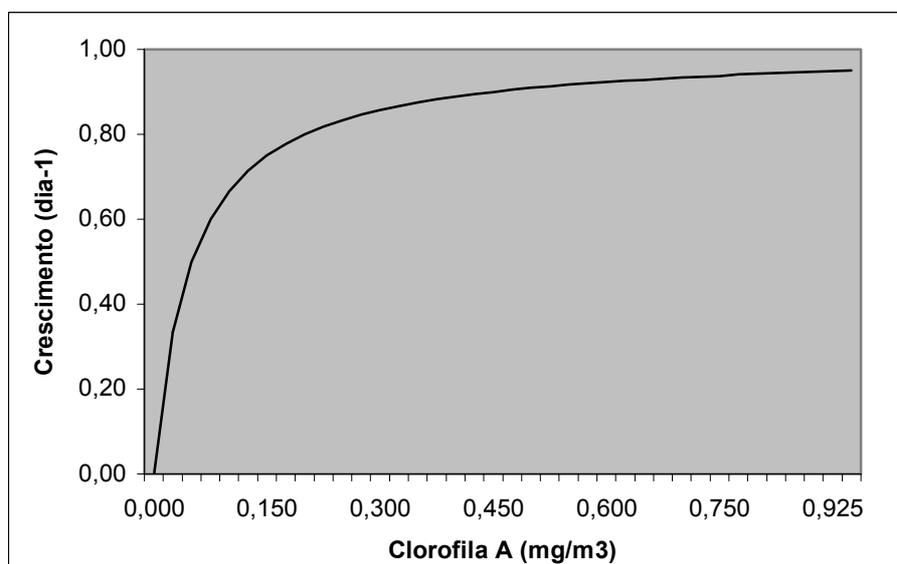


Figura A1.1 – Variação do crescimento em função da disponibilidade de alimento usando uma equação de *Michaelis-Menten*, com constante 0.05.

Se agora quisermos fazer o estudo da equação de *lvlev*, sabemos que o crescimento tem a forma geral:

$$\mu = \mu_{\text{máx}} (1 - e^{-kF}) \quad (\text{A1.2})$$

onde *k* é uma constante.

Também aqui podemos ver que

$$\lim_{F \rightarrow 0} \mu = 0 \quad ; \quad \lim_{F \rightarrow \infty} \mu = \mu_{\text{máx}}$$

e que

$$F = \frac{\ln 2}{k} \quad \Rightarrow \quad \mu = \frac{1}{2} \mu_{\text{máx}}$$

e apesar de não ser tão directo como no caso da anterior, *k* tem também um significado semelhante a *a_{FG}* na equação de Michaelis-Menten.

Construindo agora um gráfico com valores equivalentes aos usados com a equação de Michaelis-Menten tem-se (*k* = 6.9):

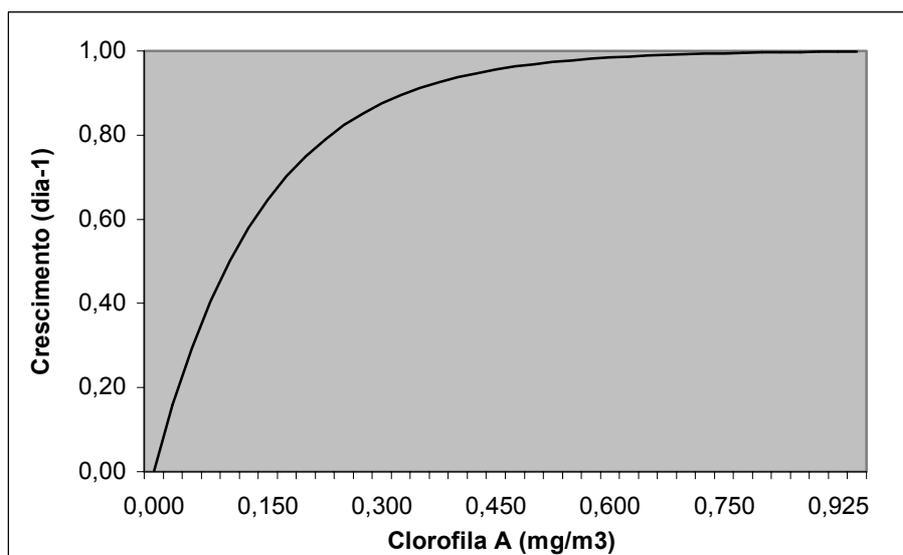


Figura A1.2 – Variação do crescimento em função da disponibilidade de alimento usando uma equação de *lvlev*, com constante 6.9.

A análise dos dois gráficos mostra bem a semelhança entre as duas equações. Ficando salvaguardadas as diferenças mediante o valor das respectivas constantes.

Apêndice 2 – Normalização dos coeficientes k_1 , k_2 , k_3

A equação de balanço para a biomassa pode ser escrita, da forma mais geral, como:

$$\frac{dB}{dt} = (G - Z)B \quad (A2.1)$$

onde G e Z são funções do peso (W), da temperatura (T) e da disponibilidade de alimento (F):

$$G = G(F, T, W) \quad (A2.2)$$

$$Z = Z(T, W) \quad (A2.3)$$

Conhecemos estas funções em situações particulares. Por um lado, sabemos que em situação de referência ($T = T_{ref}$ e $F = F_{ref}$), o crescimento e a mortalidade, respectivamente, são dadas por (Houde 1997):

$$G_{ref}(W) = a_{WG} \cdot W^{-b_{WG}} \quad (A2.4)$$

$$Z_{ref}(W) = a_{WZ} \cdot W^{-b_{WZ}} \quad (A2.5)$$

onde a_{WG} , b_{WG} , a_{WZ} e b_{WZ} são constantes que dependem do tipo de larva a modelar. Por outro lado, conhecemos a forma geral de variação destas funções com a temperatura e com a disponibilidade de alimento (Houde and Zastrow., 1993; Chapra, 1997):

$$G_F(F) = \frac{F}{a_{FG} + F} \quad (A2.6)$$

$$G_T(T) = a_{TG} + b_{TG} \cdot T \quad (A2.7)$$

$$Z_T(T) = a_{TZ} + b_{TZ} \cdot T \quad (A2.8)$$

onde, também agora, a_{FG} , a_{TG} , b_{TG} , a_{TZ} e b_{TZ} são constantes que dependem do tipo de larva a modelar. Note-se que a função $G_F(T)$, dado por (A2.6), diz respeito a T_{ref} , enquanto que as funções $G_T(T)$ e $Z_T(T)$, dadas por (A2.7) e (A2.8), descrevem uma situação em que há abundância de comida, ou seja, $F = F_{ref}$. Escrevendo as funções G e Z em variáveis separadas, tem-se:

$$G(F, T, W) = G_F(F) \cdot G_T(T) \cdot G_W(W) \quad (A2.9)$$

$$Z(T, W) = Z_T(T) \cdot Z_W(W) \quad (A2.10)$$

o que permite escrever

$$G_{ref}(W) = G_F(F_{ref}) \cdot G_T(T_{ref}) \cdot G_W(W) \quad (A2.11)$$

$$Z_{ref}(W) = Z_T(T_{ref}) \cdot Z_W(W) \quad (A2.12)$$

em que $G_F(F_{ref})$, $G_T(T_{ref})$ e $Z_T(T_{ref})$ são obtidos substituindo em (A2.6), (A2.7) e (A2.8), respectivamente, as variáveis T e W pelos seus valores de referência.

As equações (A2.11) e (A2.12), permitem-nos obter a forma geral das funções $G_W(W)$ e $Z_W(W)$:

$$G_W(W) = \frac{G_{ref}(W)}{G_F(F_{ref}) \cdot G_T(T_{ref})} \quad (A2.13)$$

$$Z_W(W) = \frac{Z_{ref}(W)}{Z_T(T_{ref})} \quad (A2.14)$$

Podemos então reescrever as funções $G(F, T, W)$ e $Z(T, W)$ na forma:

$$G(F, T, W) = k_1(F) \cdot k_2(T) \cdot G_{ref}(W) \quad (A2.15)$$

$$Z(T, W) = k_3(T) \cdot Z_{ref}(W) \quad (A2.16)$$

onde os coeficientes k_1 , k_2 e k_3 são dados por:

$$k_1(F) = \frac{G_F(F)}{G_F(F_{ref})} \quad (A2.17)$$

$$k_2(T) = \frac{G_T(T)}{G_T(T_{ref})} \quad (A2.18)$$

$$k_3(T) = \frac{Z_T(T)}{Z_T(T_{ref})} \quad (A2.19)$$

Pegando nas expressões de $G_T(T)$ e $Z_T(T)$, dadas por (A2.7) e (A2.8), os dois últimos coeficientes podem ser escritos na forma:

$$k_2(T) = 1 + \frac{b_{TG}}{G_T(T_{ref})} (T - T_{ref}) \quad (A2.20)$$

$$k_3(T) = 1 + \frac{b_{TZ}}{Z_T(T_{ref})} (T - T_{ref}) \quad (A2.21)$$

O primeiro coeficiente varia entre zero e um, já que consideramos que a disponibilidade de alimento de referência é a que corresponde ao valor máximo. Usando uma constante de Michaelis 0.05, obtém-se a curva representada na figura A2.1.

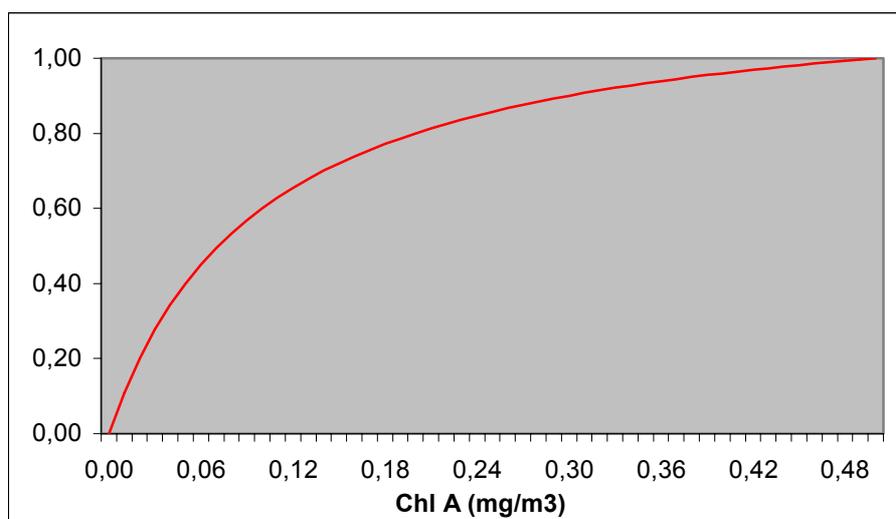


Figura A2.1 – Representação gráfica do coeficiente k_1 em função da abundância de Clorofila A, usando uma constante de Michaelis 0.05.

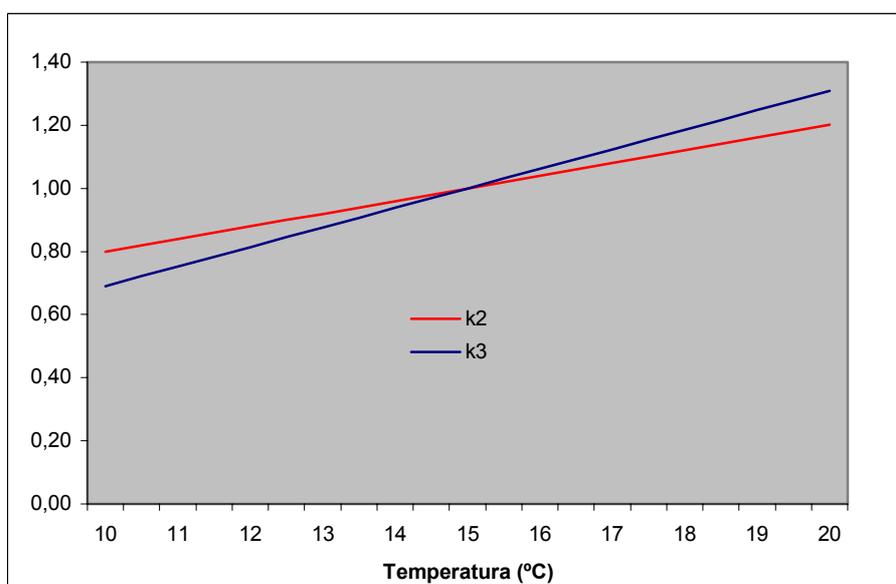


Figura A2.2 – Representação gráfica dos coeficientes k_2 e k_3 em função da temperatura.

O mesmo pode ser feito com o coeficiente k_2 e k_3 , obtendo-se a variação indicada na figura A2.2. As constantes a_{wG} , b_{wG} , a_{wZ} e b_{wZ} , que aparecem nas equações (A2.7) e (A2.8) tomam o valor (Houde and Zastrow, 1993): 0.0511 dia^{-1} , $0.052 \text{ dia}^{-1} \cdot ^\circ\text{C}^{-1}$, 1.0149 dia^{-1} e $0.0129 \text{ dia}^{-1} \cdot ^\circ\text{C}^{-1}$, respectivamente.

Tabela A2.1 – Valor das constantes usadas no modelo biológico.

T_{ref}	15° C	Nancy Lo
F_{ref}	0,5 mg/m ³	Moita 2001
a_{wG}	0,1344 day ⁻¹	Houde 97
b_{wG}	0,061	Houde 97
a_{wZ}	1,073 day ⁻¹	Houde 97
b_{wZ}	0,353	Houde 97
a_{TG}	0,0511day ⁻¹	Houde and Zastrow 93
b_{TG}	0,052 (day.°C) ⁻¹	Houde and Zastrow 93
a_{TZ}	0,0149 day ⁻¹	Houde and Zastrow 93
b_{TZ}	0,0129 (day.°C) ⁻¹	Houde and Zastrow 93
a_1	5 mm	Lo <i>et al.</i> 95
b_1	0,545455 mm/day	Lo <i>et al.</i> 95
a_2	11mm	Lo <i>et al.</i> 95
b_2	0,714286 mm/day	Lo <i>et al.</i> 95

Apêndice 3 - Estudo analítico da equação de balanço da Biomassa

A3.1 - Solução analítica de referência para a Biomassa

O objectivo desta parte do trabalho é encontrar uma solução analítica para a biomassa, em função do tempo, de forma a criar uma solução padrão relativa aos valores de referência, comparável com as curvas que vamos obter numericamente.

Para determinar a referida solução, usámos as expressões do crescimento G e da mortalidade Z em função do peso W , dadas por:

$$G_{\text{ref}}(W) = a_{\text{PG}} \cdot W^{-b_{\text{PG}}} \quad (\text{A3.1})$$

$$Z_{\text{ref}}(W) = a_{\text{PZ}} \cdot W^{-b_{\text{PZ}}} \quad (\text{A3.2})$$

onde as constantes a_{WG} , b_{WG} , a_{WZ} e b_{WZ} , estão tabeladas (Tabela A2.1)

Por outro lado, sabemos que a variação do peso com o comprimento é dada por (Ribeiro 1991):

$$W(L) = e^{-2,95} \cdot L^{3,78} \quad (\text{A3.3})$$

Com base no artigo de Lo *et al.* (1995), considerámos que o comprimento da larva de sardinha em função do tempo pode ser aproximado por duas rectas, correspondentes a cada um dos estágios larvares. Para uma idade compreendida entre 5,6 e 16,6 dias, tem-se (t em dias):

$$L(t) = a_1 + b_1 \cdot (t - 5,6) \quad (\text{A3.4})$$

onde a_1 vale 5 mm e b_1 vale 0.545455 mm/dia. Para uma idade compreendida entre 16,6 e 50,6 dias tem-se

$$L(t) = a_2 + b_2 \cdot (t - 16,6) \quad (\text{A3.5})$$

onde a_2 vale 11 mm e b_2 vale 0,714286 mm/dia.

As equações (A3.1) e (A3.2), em conjunto com a equação (A3.3), permitem-nos escrever as taxas de crescimento e de mortalidade em função do comprimento (para T_{ref} e F_{ref}):

$$G_{\text{ref}}(L) = c_G \cdot L^{d_G} \quad (\text{A3.6})$$

$$Z_{\text{ref}}(L) = c_z \cdot L^{d_z} \quad (\text{A3.7})$$

em que os coeficientes são obtidos através das constantes escolhidas para as equações (A3.1) e (A3.2) (ver tabela A2.1) e das constantes da equação (A3.3). Os correspondentes valores estão também dados na tabela 3.

Usando agora as equações (A3.4) e (A3.5), podemos obter, para cada estágio larvar, as taxas de crescimento e de mortalidade em função do tempo. Para o período *Early Larvae* obtém-se:

$$G_{\text{ref}}(t) = c_G \cdot [a_1 + b_1 \cdot (t - 5,6)]^{d_G} \quad (\text{A3.8})$$

$$Z_{\text{ref}}(t) = c_z \cdot [a_1 + b_1 \cdot (t - 5,6)]^{d_z} \quad (\text{A3.9})$$

enquanto que para o período *Late Larvae* obtém-se:

$$G_{\text{ref}}(t) = c_G \cdot [a_2 + b_2 \cdot (t - 16,6)]^{d_G} \quad (\text{A3.10})$$

$$Z_{\text{ref}}(t) = c_z \cdot [a_2 + b_2 \cdot (t - 16,6)]^{d_z} \quad (\text{A3.11})$$

Considerando que a equação de balanço da biomassa (A2.1) pode ser escrita na forma

$$\frac{d(\ln B)}{dt} = G(t) - Z(t) \quad (\text{A3.12})$$

obtém-se

$$\int_{B_0}^B \frac{1}{B} dB = \int_{t_0}^t [G(t) - Z(t)] dt \quad (\text{A3.13})$$

e portanto

$$\ln \frac{B(t)}{B_0} = P(t) - P_0 \quad (\text{A3.14})$$

onde P é a primitiva da função F(t)-Z(t) e P₀, B₀ são, respectivamente, os valores de P e B em t=5,6 dias. Esta primitiva é determinada a partir das equações (A3.8), (A3.9), (A3.10) e (A3.11) obtendo-se:

$$P_{ref}(t) = \begin{cases} \frac{c_G}{b_1 \cdot (d_1 + 1)} [a_1 + b_1 \cdot (t - 5,6)]^{d_1 + 1} - \frac{c_Z}{b_1 \cdot (d_2 + 1)} [a_1 + b_1 \cdot (t - 5,6)]^{d_2 + 1} & \Leftarrow 5,6 \leq t \leq 166 \\ \frac{c_G}{b_2 \cdot (d_1 + 1)} [a_2 + b_2 \cdot (t - 166)]^{d_1 + 1} - \frac{c_Z}{b_2 \cdot (d_2 + 1)} [a_2 + b_2 \cdot (t - 166)]^{d_2 + 1} + A_{ref} & \Leftarrow 166 < t \leq 506 \end{cases}$$

(A3.15)

em que A_{ref} é uma constante de integração (2,340707) que garante a continuidade da biomassa.

De (A3.14) e (A3.15) obtém-se

$$B_{ref}(t) = B_0 \cdot e^{P_{ref1}(t) - P_{ref1}(5,6)} \tag{A3.16}$$

onde B_0 é o valor da biomassa em $t = 5,6$ dia.

Tabela A3.1 – Valores das constantes usadas na solução analítica.

c_G	0,160898	calculado
d_G	-0,23058	calculado
c_Z	3,039851	calculado
d_Z	-1,33434	calculado
A_{ref}	2,340707	calculado

Considerando que a biomassa no instante inicial é 7500 ton (este valor está relacionado com as simulações numéricas feitas na tese a que este trabalho serviu de suporte), obtém-se uma curva de biomassa (fig. 5) com uma forma semelhante à que é usualmente indicada (e.g. Cowan *et al.* 1999).

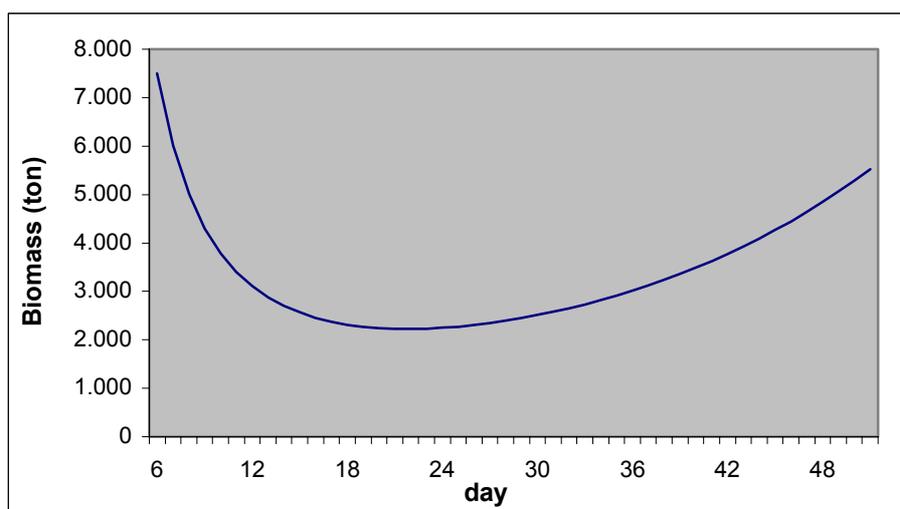


Figura A3.1 – Curva de biomassa obtida por integração da equação de balanço, para $T = 15^{\circ}\text{C}$ e $F = 0.5 \text{ mg/m}^3$.

A3.2 - Dependência da temperatura, da disponibilidade de alimento e do valor da constante de Michaelis

Para testar o efeito da temperatura e da disponibilidade de alimento, precisamos de usar as equações (A2.15) e (A2.16) e refazer a integração. Dado que não são conhecidas as variações temporais de k_1 , k_2 e k_3 , limitamos este estudo a situações em que os campos de temperatura e de disponibilidade de alimento se mantêm constantes, em valores próximos dos de referência.

Com os coeficientes constantes a integração é substancialmente igual e tem-se:

$$P(t) = \begin{cases} \frac{k_1 \cdot k_2 \cdot c_G}{b_1 \cdot (d_1 + 1)} [a_1 + b_1 \cdot (t - 5,6)]^{d_1 + 1} - \frac{k_3 \cdot c_Z}{b_1 \cdot (d_2 + 1)} [a_1 + b_1 \cdot (t - 5,6)]^{d_2 + 1} & \Leftarrow 5,6 \leq t \leq 16,6 \\ \frac{k_1 \cdot k_2 \cdot c_G}{b_2 \cdot (d_1 + 1)} [a_2 + b_2 \cdot (t - 16,6)]^{d_1 + 1} - \frac{k_3 \cdot c_Z}{b_2 \cdot (d_2 + 1)} [a_2 + b_2 \cdot (t - 16,6)]^{d_2 + 1} + A & \Leftarrow 16,6 < t \leq 50,6 \end{cases} \quad (\text{A3.17})$$

onde a constante de integração A toma em cada situação o valor que garante a continuidade da biomassa. A expressão para a biomassa continua a ser dada por (A3.16), substituindo $P_{\text{ref}}(t)$ por $P(t)$.

Tabela A3.2 – Valores usados nas simulações.

Temperature T (°C)	Fishfood F (mg/m ³)	Michaelis constant a _{FG}	Nourishing coefficient k ₁	Temperature coefficient k ₂	Temperature coefficient k ₃	Integration constant A
13,5	0,5	0,5	1	0,93958172	0,90714971	2,141969
15	0,5	0,5	1	1	1	2,340707
16,5	0,5	0,5	1	1,06041828	1,09285029	2,539445
15	0,3	0,5	0,9	1	1	2,283365
15	0,1	0,5	0,6	1	1	2,111337
15	0,005	0,5	0,1	1	1	1,794587
15	0,3	0,1	0,942857143	1	1	2,30794
15	0,1	0,1	0,733333333	1	1	2,187793
15	0,005	0,1	0,047619048	1	1	1,824623

Para ver o efeito da temperatura, usámos a equação (A3.17) para temperaturas de 13,5°C e 14,5°C, mantendo o campo de disponibilidade de alimento no valor de referência. Os valores dos coeficientes k_2 e k_3 , bem como o da constante de integração A, foram calculados e são dados na tabela A3.2.

Usando a equação (A3.17) e (A3.16) determinámos as respectivas soluções analíticas para a biomassa, e com as quais construímos os gráficos da figura A3.2.

Para testar a influência da disponibilidade de alimento, considerámos duas situações de águas eutróficas e um de águas oligotróficas. Para as duas primeiras usámos valores da disponibilidade de alimento de 0,3 mg/m³ e 0,1 mg/m³, enquanto que para a última situação usámos o valor 0,005mg/m³. Os valores dos coeficientes k_1 e da constante de integração A, foram calculados e são dados na tabela A3.2.

Usando as equações (A3.17) e (A3.16) determinámos as correspondentes soluções B(t), cujos gráficos representamos na figura A3.3.

Também relacionado com a disponibilidade de alimento testámos dois valores distintos da constante de Michaelis, a_{FG} , para águas eutróficas e para águas oligotróficas. Os valores usados para a constante foram de 0,1 mg/m³ e 0,5 mg/m³. Quanto aos campos

de alimento usámos os valores 0.3 mg/m^3 , 0.1 mg/m^3 e 0.005 mg/m^3 . Os valores dos coeficientes k_1 e da constante de integração A, foram calculados e são dados na tabela A3.2.

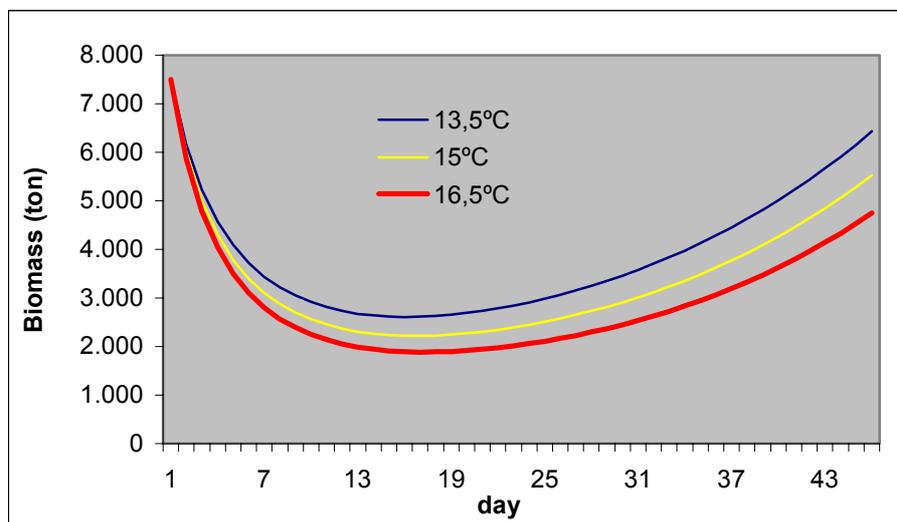


Figura A3.2 – Curva de biomassa obtida por integração da equação de balanço, para várias temperaturas e $F = 0.5 \text{ mg/m}^3$.

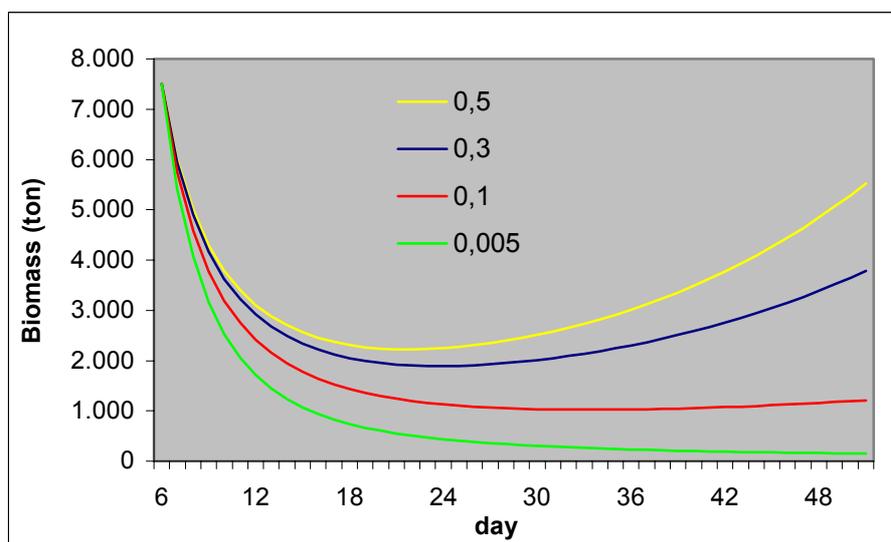


Figura A3.3 – Curva de biomassa obtida por integração da equação de balanço, para várias situações de disponibilidade de alimento e com $T = 15^\circ\text{C}$.

Determinadas as expressões para a biomassa, construímos um gráfico para cada uma das situações, águas eutróficas e oligotróficas, no qual se representam em conjunto as curvas referentes a cada um dos valores utilizados para a constante de Michaelis (figuras A3.4 e A3.5).

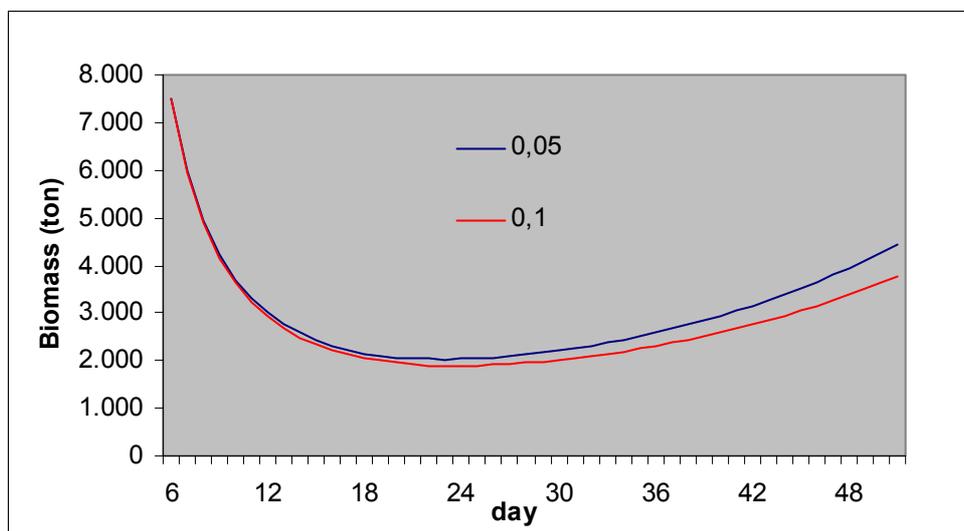


Figura A3.4 – Curva de biomassa obtida por integração da equação de balanço, para duas constantes de Michaelis, com $F = 0,3 \text{ mg/m}^3$ e com $T = 15^\circ\text{C}$.

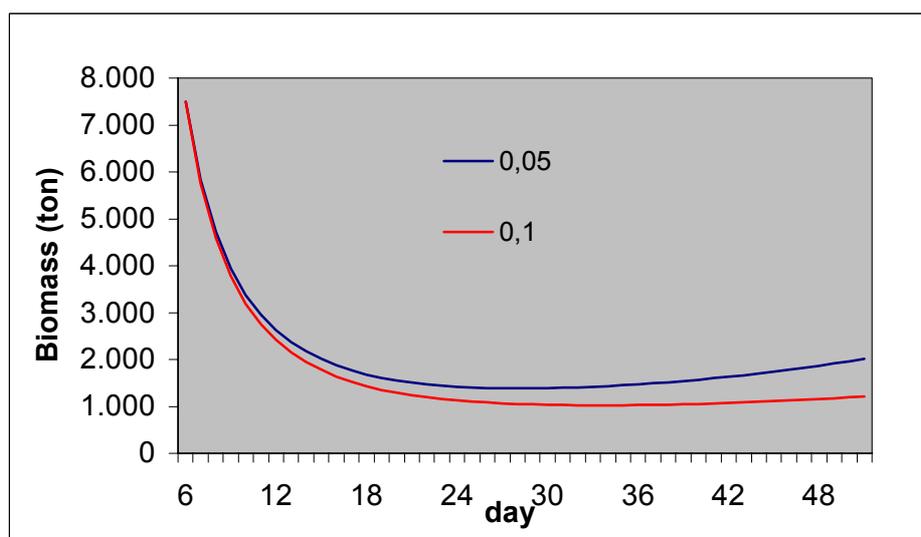


Figura A3.5 – Curva de biomassa obtida por integração da equação de balanço, para duas constantes de Michaelis, com $F = 0,1 \text{ mg/m}^3$ e com $T = 15^\circ\text{C}$.

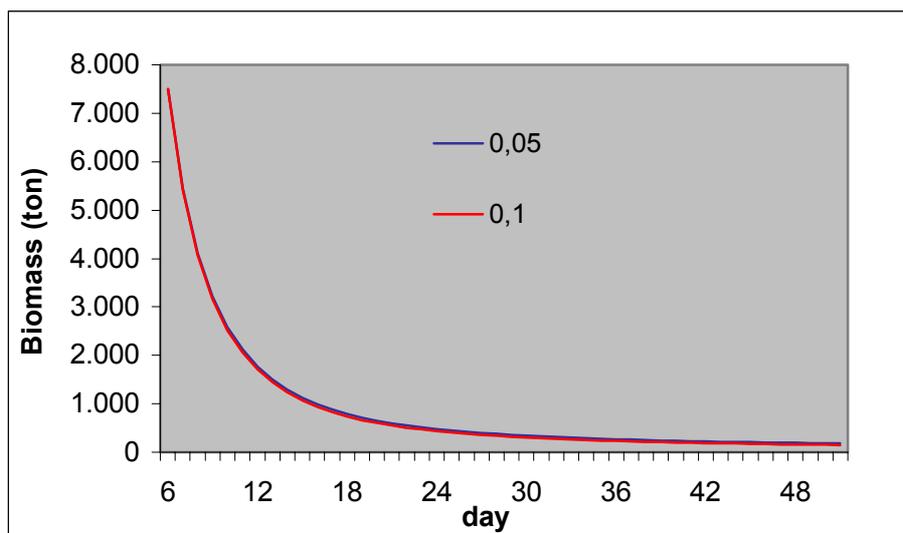


Figura A3.6 – Curva de biomassa obtida por integração da equação de balanço, para duas constantes de Michaelis, com $F = 0,005 \text{ mg/m}^3$ e com $T = 15^\circ\text{C}$.

De forma a observar melhor as diferenças entre a utilização das duas constantes de Michaelis, construímos uma tabela (Tabela A3.3), na qual incluímos as diferenças entre a biomassa final utilizando as duas constantes, bem como as percentagens de diferença relativas à variação global.

Tabela A3.3 – Diferença de biomassa para os dois valores da constante de Michaelis.

valor de F para o campo	diferença entre os valores finais	Valor final médio	diferença média final	percentagem de diferença 1	percentagem de diferença 2
$0,3 \text{ mg/m}^3$	667,86 ton	1893,00	3382,53 ton	35,28%	19,7 %
$0,1 \text{ mg/m}^3$	798,13 ton	1611,64	5888,37 ton	49,52%	13,6%
$0,005 \text{ mg/m}^3$	32,79 ton	170,60	7334.41 ton	19,2%	0,45%

As percentagens de diferença são calculadas da seguinte forma:

$$\%dif_1 = \frac{|B_{0,1} - B_{0,5}|}{\frac{B_{0,1} + B_{0,5}}{2}} \cdot 100\% \quad (\text{A3.18})$$

$$\%dif_2 = \frac{|B_{0.1} - B_{0.5}|}{B_0 - \frac{(B_{0.1} + B_{0.5})}{2}} \cdot 100\% \quad (A3.19)$$

Note-se que a situação em que o campo de comida é constante desde o início, não é compatível com a definição de um valor de referência para a comida, daí os valores elevados para as percentagens de diferença.

Apêndice 4 – Simulações com estratificação

Neste apêndice, pretende-se simular uma situação hipotética de estratificação de Inverno. Nesse sentido, considera-se que a comida fica essencialmente distribuída acima de uma termoclina de 50m. Trata-se de uma situação hipotética já que não há uma informação correcta sobre os níveis de fitoplâncton. Isso só seria possível no caso de ter sido feita a integração no modelo de um módulo que calculasse a cadeia alimentar.

Com o programa de distribuição de comida (referido na página 13), a distribuição de fitoplâncton é feita em termos da profundidade. Criaram-se, tal como nos regimes atrás referidos, duas distribuições distintas correspondentes a diferentes zonas. Na primeira tem-se:

Zona eutrófica: profundidades inferiores a 1000m (corresponde à zona da plataforma)

- Até 14 metros $F = 0.5 \mu\text{g/l}$
- De 14m a 50m $F = 0.3 \mu\text{g/l}$
- De 50m a 100m $F = 0.1 \mu\text{g/l}$
- De 100m a 400m $F = 0.005 \mu\text{g/l}$
- De 100 a 50000 metros $F = 0$

Zona oligotrófica: profundidades superiores a 1000m (fora da plataforma)

- Até 200 metros $F = 0,005 \mu\text{g/l}$
- De 200 a 50000 metros $F = 0$

Com esta distribuição de comida e com as parametrizações do modelo indicadas no capítulo 4.1, foram feitas simulações nos regimes de *upwelling* e *downwelling*, utilizando-se uma constante de Michaelis de $0,1\text{mg}\cdot\text{m}^{-3}$. Os resultados obtidos estão expressos graficamente na figura A4.1.

No regime de *upwelling* foram feitas simulações em que não se consideraram as correcções da temperatura e da disponibilidade de alimento. Os resultados podem ser observados nos gráficos da figura A4.2.

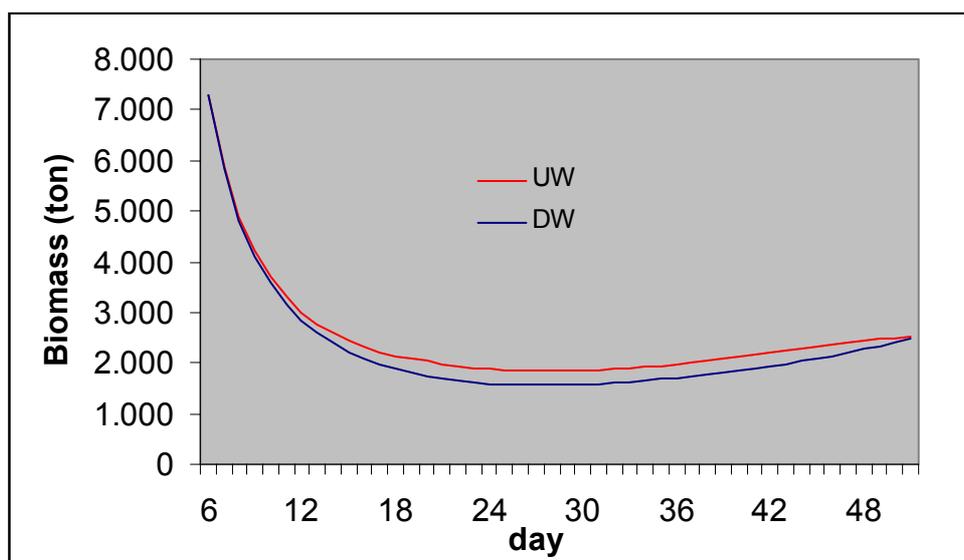


Figura A4.1 – Resultados numéricos para a evolução temporal da biomassa com estratificação, para *upwelling* e *downwelling*.

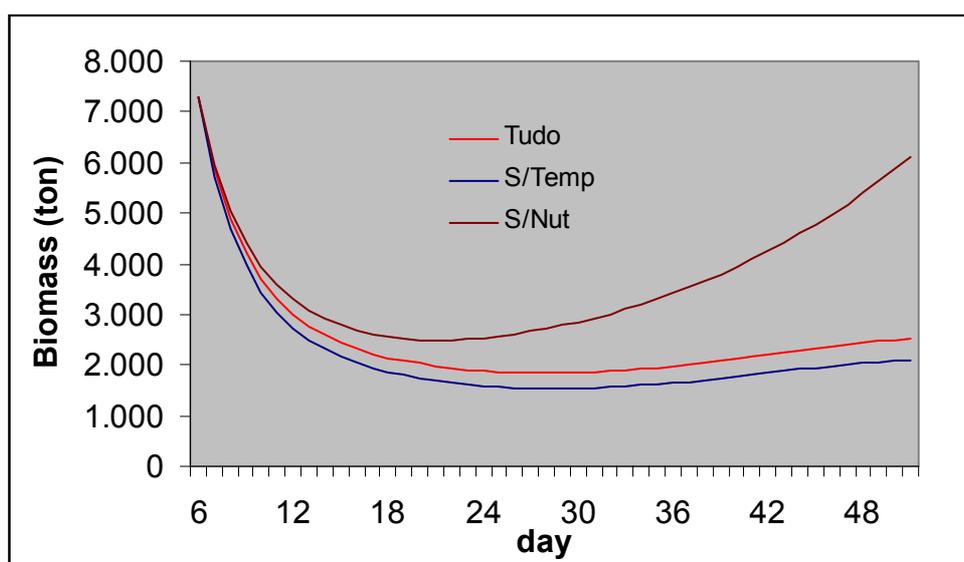


Figura A4.2 – Resultados numéricos para a evolução temporal da biomassa com estratificação, para *upwelling* : com ambas as correcções, sem a correcção da temperatura e sem a correcção da comida.

A observação das curvas de biomassa, das figuras A4.1 e A4.2, mostra um decréscimo excessivo de biomassa. Este facto está naturalmente relacionado com a distribuição anómala de comida que se utilizou. Da figura A4.2 pode concluir-se que o aumento de biomassa larvar é controlado pelo alimento.

Bibliografia

- Adcroft, A., C. Hill and J. Marshall, 1997. Representation of topography by shaved cells in a height coordinate ocean model. *Monthly Weather Review*, 125: 2293-2315.
- Aleman, F. and F. Álvarez, 1994. Formation of initial daily increments in sagittal otoliths of reared and wild *Sardina pilchardus* yolk-sac larvae. *Fishery Bulletin*, 95: 187-194
- Arhan, M., A. Colin de Verdière and L. Mémer, 1994. The Eastern Boundary of the Subtropical Atlantic. *Journal of Physical Oceanography*, 24, 1295-1316.
- Andres, H. G., H.-Ch. John and P. Ré, 1992. Fish Larvae and Gammaridea Plankton off Northern Portugal during Autumn 1987. *Senckenbergiana maritima*, 22:179-201.
- Backhaus, J.O. 1985. A three-dimensional model for the simulation of shelf sea dynamics. *Deutsche Hydrographische Zeitschrift*, 38:165-187.
- Bakun, A. 1996. Patterns in the ocean. Ocean processes and marine population dynamics. University of California Sea Grant, San Diego, California, USA, in cooperation with Centro de Investigaciones Biológicas de Noroeste, La Paz, Baja California Sur, Mexico. 323 pp.
- Bartsch, J., K. Brander, M. Heath, P. Munk, K. Richardson and E. Svendsen, 1989. Modeling the advection of herring larvae in the North Sea. *Nature*, 340: 632-636.
- Bartsch, J. and S. Coombs, 1997. A numerical model of the dispersal of blue whiting larvae, *Micromesistius poutassou* (Risso), in the eastern North Atlantic. *Fisheries Oceanography*, 6: 141-154.
- Batteen, M. L., J. R Martinez, D.W. Bryan and E.J. Buch, 2000. A modeling study of the coastal eastern boundary current system off Iberia and Morocco. *Journal of Geophysical Research*, 105: 14173-14195.
- Baumgartner, T.R., A. Soutar, and V. Ferreira-Bartrina, 1992. Reconstruction of the history of pacific sardine and northern anchovy populations over the past two millennia from sediments of Santa Barbara basin, California. *Californian Oceanic Fishery Investment Report*, 33: 24-40.
- Beverton, R.J.H. 1990. Small marine pelagic fish and the threat of fishing; are they endangered? *Journal of Fish Biology*, 37 (Supplement A): 5-16.
- Borges, M.F., S. Groom, G. Pestana, and A.M.P. Santos, 1997. Is the decreasing recruitment of pelagic fish (sardine and horse mackerel) on the Portuguese continental shelf (ICES Division IXa) induced by a change of the environmental conditions? *ICES CM 1997/T*: 25, 11pp.
- Borges, M.F., A.M.P. Santos, N. Crato, H. Mendes, and B. Mota, 2003. Sardine regime shifts off Portugal: a time series analysis of catches and wind conditions. *Scientia Marina*, 67: 235-244.

- Burchard, H., K. Bolding and M. R. Villarreal, 1999. GOTM, A General Ocean Turbulence Model. Theory, implementation and test cases. Rep. of EC, EUR 18745 EN.
- Cancino, L. and R. J. Neves, 1998. Hydrodynamic and sediment suspension modelling in estuarine systems. part II: Application in the Scheldt and Gironde Estuaries. *Journal of Marine Systems*, 22: 117-131.
- Castro, M., M. Gómez-Gesteira, R. Prego, R. Neves, 2003. Wind influence on water exchange between the ria of Ferrol (NW Spain) and the shelf. *Estuarine Coastal and Shelf Science*, 56 (2003), 1055-1064.
- Chapra, S., C., 1997. *Surface water-quality modeling*. McGraw-Hill.
- Coelho, H., 2002. *Modelação de Processos Físicos Relacionados com a Circulação Oceânica na Margem Continental Ibérica*. Tese de Doutoramento. Instituto superior de Técnico, Universidade técnica de Lisboa.
- Coelho, H., R. Neves, M. White, P. Leitão and A. Santos, 2002. A model for Ocean circulation on the Iberian coast. *Journal of Marine Systems*, vol. 32: 153-179
- Cowan, Jr., J., K. Rose, E. Houde, S. Wang and J. Young, 1999. Modeling effects of increased larval mortality on bay anchovy population dynamics in the mesohaline Chesapeake Bay: evidence for compensatory reserve. *Marine Ecology Progress Series*, 185: 133-146.
- Cury, P. and C. Roy, 1989. Optimal environmental Window and pelagic fish recruitment success in upwelling areas. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, vol 46, nº4: 670-680.
- Cushing, D.H. 1975. *Marine ecology and fisheries*. Cambridge University Press. Cambridge. 278pp.
- Dickson, R.R., P.M. Kelly, K.M. Colebrook, W.S. Wooster, and D.H. Cushing, 1998. North winds and production in the eastern North Atlantic. *Journal of Plankton Research*, 10: 151-169.
- Dugdale, R. 1967. Nutrient limitation in the Sea: Dynamics, Identification, and Significance. *Limnology and Oceanography*, 49, 685-695.
- Ferreira, A., 1970. *O Clima de Portugal*. Normais Climatológicas do Continente, Açores e Madeira correspondentes a 1931-1960, Lisboa 2ª edição, 1970, Serviço Meteorológico Nacional.
- Ferziger, J. and M. Perić, 1999. *Computational Methods for Fluid Dynamics*. (2º Edition) Springer-Verlag.
- Flather, R.A., 1976. A tidal model of the northwest European continental shelf. *Memoires de la Society Royal des Sciences de Liege*, 6: 141-164.
- Franks, P. and L. Walstad, 1997. Phytoplankton patches at fronts: A model of formation and response to wind events. *Journal of Marine Research*, 55: 1-29.

- Gaspar, P.G., Y. Grégoris and J.M. Lefevre, 1990. A simple eddy kinetic energy model for simulations of the oceanic vertical mixing: tests at station Papa and Long-Term Upper Ocean Study site. *Journal of Geophysical Research*, 95: 16179-16193.
- Govoni, J.J. and A.J. Chester, 1990. Diet composition of larval *Leiostomus xanthurus* in and about the Mississippi river. *Journal of Plankton Research*, 12: 819-830.
- Grimes, C.B. and J.H. Finucane, 1991. Spatial distribution and abundance of larval and juvenile fish, chlorophyll and macrozooplankton around the Mississippi river discharge plume and the role of the plume in fish recruitment. *Marine Ecology Progress Series*, 75: 109-119.
- Heath, M.R. and A. Gallego, 1997. From the biology of the individual to the dynamics of the population: bridging the gap in the fish early life studies. *Journal of Fish Biology*, 51 (Supplement A): 1-29.
- Heath, M.R. and A. Gallego, 1998. Bio-Physical modelling of the early life stages of haddock, *Melanogrammus aeglefinus*, in the North Sea. *Fisheries Oceanography*, 7: 110-125.
- Hjort, J. 1914. Fluctuations in the great fisheries of northern Europe viewed in the light of biological research. *Rapports et Procs-Verbaux des Reunions, Conseil international; pour l'Exploration de la Mer*, 20: 1-228.
- Hjort, J. 1926. Fluctuations in the year classes of important food fishes. *Journal du Conseil International pour l'Exploration de la Mer*. 1: 5-38.
- Houde, E.D., 1989. Comparative growth, mortality, and energetics of marine fish larvae: temperature and implied latitudinal effects. *Fishery Bulletin US*, 87: 471-495.
- Houde, E., 1994. Differences between marine and freshwater fish larvae: implications for recruitment. *ICES Journal of Marine Science*, 51: 91-97.
- Houde, E.D. 1996. Evaluating stage-specific survival during the early life of fish. In: *Survival strategies in Early Life Stages of Marine Resources*, pp 51-66. Ed. by Y. Watanabe, Y. Yamashita and Y. Oozeki. Balkema, Rotterdam. 367 pp
- Houde, E., 1997. Patterns and trends in larvae-stage growth and mortality of teleost fish. *Journal of Fish Biology*, 51 (Supplement A): 52-83.
- Houde, E. and C. Zastrow, 1993. Ecosystem - and taxon -specific dynamic and energetics properties of larval fish assemblages. *Bulletin of Marine Science*, 53: 290-335.
- Lasker, R. 1975. Field criteria for survival of anchovy larvae: the relationship between inshore chlorophyll maximum layers and successful first feeding. *Fishery Bulletin US*. 73: 453-462.
- Lasker, R. 1981a. Factors contributing to variable recruitments of the Northern anchovy (*Engraulis mordax*) in the California current: contrasting years 1975 through 1978.

- Rapports et Procs-Verbaux des Reunions, Conseil international; pour l'Exploration de la Mer, 178: 375-388.
- Lasker, R. 1981b. Marine fish larvae. Morphology, ecology, and relation to fisheries. University of Washington Press, Seattle WA. 131pp.
- Lasker, R. 1985. What limits clupeoid production? Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. 42: 31-38.
- Leach, S. and E. Houde, 1999. Effects of environmental factors on survival, growth and production of American shad larvae. Journal of Fish Biology, 54: 767-786.
- Leendertsee, J. and S. Liu, 1978. A three-dimensional turbulent energy model for non-homogeneous estuaries and coastal sea systems. In: Nihoul, J. (Ed), Hydrodynamics of Estuaries and Fjords. Elsevier, Amsterdam, pp. 387-405.
- Lett, P.F. and A.C. Kohler, 1976. Recruitment: a problem of multispecies interaction and environmental perturbations, with special references to Gulf of St. Laurence Atlantic Herring (*Clupea harengus harengus*). Journal of the Fisheries Research Board of Canada, 33: 1353-1371.
- Levitus, S., R. Burgett and T. P. Boyer, 1994. World Ocean Atlas 1994. Volumes 1 and 2: NOAA Atlas NESDIS 3, 99pp.
- Lo, N., P. Smith and J. Butler, 1995. Population growth of northern anchovy and Pacific Sardine using stage-specific matrix models. Marine Ecology Progress Series, 127: 15-26.
- Mann, K. H., 1993. Physical oceanography, food chains, and fish stocks: a review. ICES Journal of Marine Science, 50: 105-119.
- Martins, H, A. Santos, E. F. Coelho, R. Neves and T. L. Rosa, 1999. Numerical Simulation of Internal Tides. Journal of Mechanical Engineering Science, 214C: 867-872
- Martins, F., 1999. Modelação matemática tridimensional de escoamentos costeiros e estuarinos usando uma abordagem de coordenada vertical genérica. Tese de Doutoramento. IST, Lisboa: 263pp.
- Martins, F.A., R.J. Neves and P.C. Leitão, 1998. A three-dimensional hydrodynamic model with generic vertical coordinate. In: Babovic, V., Larsen, L. C. (Eds.) Proceedings of Hidroinformatics98, Copenhagen, Denmark, August 1998, vol.2. Balkema/Rotterdam, pp.1403-1410.
- Martins, F.A., P.C. Leitão, A. Silva and R.J. Neves, 2000. 3D modelling in the Sado estuary using a new generic vertical discretization approach. Oceanologica Acta , 24: 51-62.
- May, R.C. 1974. Larval mortality in marine fishes and the critical period concept, In: The early life history of fish pp 3-9. Ed. by J.H.S. Blaxter. Springer-Verlag, New York, Heidelberg-Berlin. 765pp

- Miranda, R., R. Neves, H. Coelho, H. Martins, P. C. Leitão and A. Santos, 1999. Transport and Mixing Simulation Along the Continental Shelf Edge Using a Lagrangian Approach. *Boletín del Instituto Español de Oceanografía*, 15: 39-60.
- Mohn, R. 1991. Stability and sustainability of harvesting strategies in a modelled fishery. In: *Management Under Uncertainties Related to Biology and assessments, with case studies on some North Atlantic Fisheries*. Northwest Atlantic Fisheries Organ 16: 133-135. Dartmouth (NS), Canada.
- Moita, M. 2001. Estrutura, Variabilidade e Dinâmica do Fitoplâncton na Costa de Portugal Continental. Tese de doutoramento. FCUL.
- Monvoisin, G., C. Bolito and J.G. Ferreira, 1999. Fish dynamics in a costal food chain: Simulation and analysis. *Bol. Inst. Esp. Oceanogr.*, 15: 431-440.
- Mullin, M., E. Stewart and F. Fulgister, 1975. Ingestion by planktonic grazers as a function of concentration of food. *Limnology and Oceanography*, 20, 259-262.
- Myers, R.A. 1991. Recruitment variability and range of three fish species. In: *Management Under Uncertainties Related to Biology and assessments, with case studies on some North Atlantic Fisheries*. Northwest Atlantic Fisheries Organ 16: 21-24. Dartmouth (NS), Canada.
- Oey, L. and P. Chen, 1992. A Model Simulation of Circulation in the Northeast Atlantic Shelves and Seas. *Journal of Geophysical Research*, 97: 20,087-20,115.
- Paillet, J. and H. Mercier, 1997. An inverse model of the eastern North Atlantic general circulation and thermocline ventilation. *Deep Sea Research*, 44: 1293-1328.
- Palma, E. D. and R. P. Matano, 2000. On the implementation of passive open boundary conditions for a general circulation model: The three-dimensional case. *Journal of Geophysical Research*, 105: 8605-8627.
- Parsons, T., M. Takahashi and B. Hargrave, 1984. *Biological Oceanographic Processes*. (3^o Edition) Pergamon Press.
- Paterman, M.R. and M.J. Bradford, 1987. Wind speed and mortality rate of a marine fish, the northern anchovy (*Engraulis Mordax*). *Science*, 235: 354-356.
- Pepin, P., 1991. Effect of Temperature and size on Development, Mortality, and Survival Rates of the Pelagic Early Life History Stages of Marine Fish. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 48: 503-518.
- Ré, P., 1986a. Otolith microstructure and the detection of the life history events in sardine and anchovy larvae. *Ciênc. Biol. Ecol. Syst. (Portugal)*, 6: 9-17.
- Ré, P., 1986b. Ecologia da postura e da fase planctónica da *sardina pilchardus* (Walbaum 1792) na região central da costa Portuguesa. *Boletim da Sociedade Portuguesa de Ciências Naturais*.

- Ré, P., 1999. Ictioplâncton estuarino da Península Ibérica. Câmara Municipal de Cascais, 163pp.
- Ribeiro, R., 1991. Ecologia do Ictioplâncton e reprodução da Anchova. Tese de Doutoramento. Departamento de Zoologia, Faculdade de Ciências e Tecnologia da Universidade de Coimbra: 356pp.
- Rose, K., J. Cowan Jr., M. Clark, E. Houde and S. Wang, 1999. An individual-based model of bay anchovy population dynamics in the mesohaline region of Chesapeake Bay. *Marine Ecology Progress Series*, 185: 113-132.
- Roy, C., P. Cury, A. Fontana and H. Belvèze, 1989. Stratégies spatio-temporelle de la reproduction clupéidés des zones d'upwelling d'Áfrique de l'Ouest. *Aquat. Living Resour.*, 2: 21-29.
- Roy, C., P. Cury and S. Kífani, 1992. Pelagic Fish recruitment success and reproductive strategy in upwelling areas: environmental compromises. *South African Journal of Marine Science*, 12: 135-146
- Sabatés, A., J. Salat, and M.P. Olivar, 2001. Advection of continental water as an export mechanism for anchovy, *Engraulis encrasicolus*, larvae. *Scientia Marina*, 65: 77-87.
- Santos, A., 1995. Modelo hidrodinâmico de circulação oceânica e estuarina. Tese de Doutoramento, IST Lisboa: 273pp.
- Santos, A., H. Martins, H. Coelho, P. Leitão and R. Neves, 2002. A circulation model for the European ocean margin. *Applied Mathematical Modelling*, 26 (5): 563-582.
- Santos, A. M., M. F. Borges and S. Groom, 2001. Sardine and horse mackerel recruitment and upwelling off Portugal. *Journal of Marine Science*, 58: 589-596.
- Santos, A.M.P., A. Peliz, J. Dubert, P.B. Oliveira, M.M. Angélico, and P. Ré, 2004. Impact of a winter upwelling event on the distribution and transport of sardine (*Sardina pilchardus*) eggs and larvae off western Iberia: a retention mechanism. *Continental Shelf Research*, 24: 149-165.
- Saville, A. 1965. Factors controlling dispersal of the pelagic stages of fish and their influence on survival. *Int. Comm. For N.W. Atl. Fish. Spec. Publ.* 6: 335-348.
- Taboada, J. J., R. Prego, M. Ruiz-Villarreal, M. Gómez-Gesteira, P. Montero, A. P. Santos and V. Pérez-Villar, 1998. Evaluation of the Seasonal Variations in the Residual Circulation in the Ria of Vigo (NW Spain) by means of a 3D baroclinic model. *Estuarine Coastal and Shelf Science*, 47: 661-670.
- Trenberth, K. E., W. G. Large and J. G. Olsen, 1990. The mean annual cycle in global wind stress. *Journal of Physical Oceanography*, 20: 1742-1760.
- Valiela, I., 1995. *Marine Ecological Processes*. (2^o edition) Springer-Verlag.