

## Ecossistema costeiro subtropical: nutrientes dissolvidos, fitoplâncton e clorofila-*a* e suas relações com as condições oceanográficas na região de Ubatuba, SP

Elizabeth AIDAR; Salvador Airton GAETA; Sonia Maria Flores GIANESELLA-GALVÃO; Miryam Bertha Burda KUTNER & Clóvis TEIXEIRA

Instituto Oceanográfico da Universidade de São Paulo  
(Caixa Postal 9075, 01065-970 São Paulo, SP, Brasil)

- 
- **Abstract:** Seven survey cruises on the continental shelf off Ubatuba region, southeastern Brazil, were conducted during 1985-1988 in summer and winter seasons. Dissolved inorganic nutrients (nitrate, nitrite, ammonium, phosphate and silicate), dissolved oxygen, chlorophyll-*a* and phytoplankton density and composition were studied in the three water masses which occur in the region. At the mixing layer, the Tropical Water (TW) and the Coastal Water (CW) showed low concentrations of nutrient salts, chlorophyll-*a* and phytoplankton standing stock; oxygen was found at saturation levels. Deep, cold South Atlantic Central Water (SACW), flows toward the coast during summer months and displays high concentrations of nutrient salts, low phytoplankton biomass and oxygen saturation levels below the euphotic zone; this water mass is classified as SACW-I. Above SACW-I, at the bottom of the euphotic zone, SACW occurs with similar inorganic characteristics but its chlorophyll-*a* content was significantly higher due to low light adaptation by phytoplankton. It is termed SACW-II. In the upper euphotic layers, SACW (named SACW-III) showed chemical/biological characteristics similar to the CW and the TW. Seasonal upwards movement of SACW into the euphotic zone represents a frontal zone with a consequent natural eutrophication process.
  - **Resumo:** Foram realizados sete cruzeiros oceanográficos na plataforma continental da região de Ubatuba - SP, durante as estações de inverno e de verão, de 1985 a 1988. Os sais nutrientes dissolvidos (nitrato, nitrito, amônio, fosfato e silicato), o oxigênio dissolvido, a clorofila-*a* e a densidade e composição do fitoplâncton foram estudados nas três massas de água que ocorrem na região. Na camada de mistura, a Água Tropical (AT) e a Água Costeira (AC) apresentaram baixas concentrações de sais nutrientes, clorofila-*a* e "standing-stock" do fitoplâncton; o oxigênio esteve presente a níveis saturantes. A Água Central do Atlântico Sul (ACAS) que é profunda e fria, flui em direção à costa durante os meses de verão, o que determina que altas concentrações de sais nutrientes, baixa biomassa de fitoplâncton e baixos valores de saturação de oxigênio sejam encontrados abaixo da zona eufótica; esta região foi classificada como ACAS-I. Na parte inferior da zona eufótica, as características químicas da ACAS são similares às de ACAS-I; no entanto, seu conteúdo de clorofila-*a* é significativamente maior devido à adaptação à baixa radiação luminosa. Ela foi chamada de ACAS-II. Nas camadas superiores da zona eufótica, a ACAS (denominada ACAS-III) apresenta características químicas e biológicas similares às de AT e AC. O movimento sazonal de ascensão da ACAS em direção à zona eufótica representa uma zona frontal com um conseqüente processo de eutrofização natural.
  - **Descriptors:** Dissolved inorganic matter, Dissolved oxygen, Chlorophyll, Phytoplankton, Biomass, Euphotic zone, Water masses, Ubatuba, São Paulo, Brazil.
  - **Descritores:** Nutrientes inorgânicos dissolvidos, Oxigênio dissolvido, Clorofila, Fitoplâncton, Biomassa, Zona eufótica, Massas de água, Ubatuba: SP, Brasil.

## Introdução

Os organismos fotoautotróficos representam, na grande maioria dos ecossistemas aquáticos, a base da cadeia alimentar. Estes organismos utilizam a radiação luminosa solar como fonte de energia, como também macro e micronutrientes para produção de matéria orgânica. Nas áreas marinhas neríticas e oceânicas o fitoplâncton autotrófico é o principal responsável pela produção de matéria orgânica que é transferida para os consumidores primários (herbívoros) e secundários (omnívoros, carnívoros), dentro da cadeia alimentar.

Nas regiões tropicais e subtropicais, a variação anual da radiação solar incidente sobre a superfície dos oceanos, não é tão grande quanto em áreas de médias e altas latitudes e portanto, a variação sazonal da produção fotossintética da matéria orgânica não seria uma função altamente dependente da luz. No entanto, considerando a atenuação da energia luminosa na coluna de água em direção ao fundo, esta se torna um fator limitante, em camadas de subsuperfície, dentro da zona eufótica. Em relação à profundidade total dos oceanos, a zona eufótica ou de produção fotossintética de matéria orgânica restringe-se a uma fina camada superficial: em áreas mais rasas e eutróficas (estuários, zonas costeiras) varia de < 10 m a 20 - 30 m de espessura e em áreas mais profundas e oligotróficas (oceânicas) atinge 100 - 200 m de espessura. Nessa camada eufótica, o suprimento de sais nutrientes é de primordial importância para a sua produtividade. Como tem sido apontado, especialmente após a década de 1960 (Dugdale & Goering, 1967; Ryther & Dunstan, 1971; Mann, 1982; entre outros), os sais nutrientes e em especial o nitrogênio, no meio marinho, são fatores que limitam o "standing-stock" ou a biomassa do fitoplâncton. As razões entre as concentrações molares do nitrogênio, fósforo e silício na camada eufótica das águas marinhas e os processos determinantes do seu enriquecimento por esses elementos, são capazes de induzir não somente alterações na densidade ou "standing-stock" das comunidades fitoplanctônicas, como também podem dar subsídios para explicar a composição qualitativa dessas comunidades, a competição e a exclusão de algumas espécies.

A dinâmica das massas de água, incluindo sua variabilidade espaço-temporal é reconhecidamente uma das forçantes físicas que agem sobre os processos químicos e biológicos que nelas ocorrem (Legendre & Demers, 1984; Demers *et al.*, 1986). A compreensão de fenômenos como descontinuidade na distribuição da biomassa fitoplanctônica ("phytoplankton patchiness") tem sido correlacionada com processos oceanográficos físicos como advecção, ressurgência, convergência e mistura vertical (Therriault & Platt, 1981; Mackas *et al.*, 1985). Isto

ocorre, em grande parte, por serem as células do fitoplâncton em geral muito pequenas (< 1,0  $\mu\text{m}$  a > 200  $\mu\text{m}$  de diâmetro) e pela sua pequena motilidade, incapazes de se contrapor aos movimentos das massas de água. Comportam-se, assim, como verdadeiros "corpos de deriva", apresentando porém, elevadas taxas metabólicas e capacidade de adaptação às variações ambientais, quer de caráter físico ou químico.

As águas da Enseada do Flamengo (Ubatuba) têm sido objeto de alguns estudos quali-quantitativos e fisiológicos do fitoplâncton natural (Sassi & Kutner, 1982; Teixeira, 1982, 1986; Vieira & Teixeira, 1982; Teixeira & Gaeta, 1991; Susini-Zillmann, 1990; Metzler, 1991). Os resultados obtidos levaram a caracterização da área como oligo a mesotrófica. As águas costeiras da plataforma continental, até a realização do presente trabalho, haviam sido estudadas somente em cruzeiros oceanográficos esporádicos, os quais, além de não cobrirem todas as estações do ano, apresentavam ainda uma rede de estações oceanográficas muito pouco densa (Vieira & Teixeira, 1981). Estes fatos não permitiram uma caracterização precisa dessa região, quer sob o ponto de vista físico-químico, quer a nível da comunidade fitoplanctônica ou a nível de ecossistema.

Para suprir esta lacuna no conhecimento da área, foi desenvolvido um estudo mais detalhado de algumas variáveis ambientais (concentração de macronutrientes e oxigênio dissolvido), ligadas aos aspectos quali-quantitativos do fitoplâncton e das diferentes massas de água presentes.

Através dos dados obtidos em sete cruzeiros oceanográficos realizados na região (Pires-Vanin & Matsuura, neste volume) serão discutidas: a) as características químicas das massas de água encontradas, principalmente na plataforma continental; b) a variação sazonal dessas características associando-as à dinâmica das massas de água e à biomassa fitoplanctônica; c) a importância das regiões frontais (áreas de interface entre massas de água com características diversas) nos processos de eutrofização natural e na composição do fitoplâncton; d) as possíveis interações entre o oxigênio, os sais nutrientes dissolvidos e o fitoplâncton, com os demais organismos dos meios pelágico e benthico.

## Material e métodos

### Dados climatológicos

Os dados climatológicos referentes às médias mensais de temperatura do ar, precipitação pluviométrica mensal e radiação solar foram cedidos pelo Setor de Meteorologia do IOUSP.

No caso da radiação solar, a energia total incidente (em  $\text{cal.cm}^{-2}.\text{min}^{-1}$ ) foi medida através de um actinógrafo bimetalico "FUESS" (Silva, 1984). Através dos valores de radiação solar integrados para cada dia, foram obtidas as médias mensais em  $\text{cal.cm}^{-2}.\text{d}^{-1}$ .

### Dados oceanográficos e biológicos

As amostras para as análises de clorofila-*a*, nutrientes dissolvidos e fitoplâncton total foram coletadas com garrafas tipo Van Dorn, nas profundidades padrão de hidrografia. Volumes de água de 1 a 2 litros foram filtrados através de filtros de fibra de vidro Whatman, tipo GF/F para análise de clorofila-*a*. Os filtros foram mantidos em "freezer" a  $-20^{\circ}\text{C}$ , em frasco com sílica gel, até o momento da análise espectrofotométrica (Strickland & Parsons, 1968). A água filtrada foi conservada congelada para posterior análise das concentrações de nutrientes dissolvidos: nitrato e nitrito (Strickland & Parsons, *op. cit.*), fosfato e silicato (Grasshoff *et al.*, 1983). Subamostras de 50 ml foram colocadas em frascos âmbar para análise de amônio, às quais foram adicionados os reagentes, segundo Aminot & Chaussepied (1983) e mantidas ao abrigo da luz, até a leitura espectrofotométrica.

As amostras coletadas e acondicionadas em frascos de vidro de 200 ml, para estudo do fitoplâncton, foram fixadas com formol neutralizado a uma concentração final de 0,4% (Thronsen, 1978). Em laboratório, foram quantificadas em microscópio invertido, com contraste de fase, segundo a técnica de Utermöhl (1958) e os taxa identificados na medida do possível. Os organismos fixados, previamente corados com Rosa de Bengala, foram contados em cubetas de sedimentação com volume de 10 ml, sob aumento de 500 vezes. A contagem dos mesmos, foi feita em transectos da cuba, procurando-se atingir 100 a 400 indivíduos, o que garante um erro não superior a 20% (Lund *et al.*, 1958).

O oxigênio dissolvido foi analisado a bordo, imediatamente após a coleta, por titulação, segundo a técnica de Winkler, descrita em Strickland & Parsons (*op. cit.*) e a porcentagem de saturação de  $\text{O}_2$  calculada segundo as tabelas do National Institute of Oceanography of Great Britain and Unesco (Unesco, 1973).

Os valores das médias para cada variável apresentada foram submetidos à análise de variância monofatorial (teste F), com a finalidade de se comparar a variabilidade interanual e intersazonal de uma mesma massa de água, bem como a variabilidade entre as massas de água estudadas na região. Estes resultados foram utilizados na inferência das diferenças significativas (Sokal & Rohlf, 1969).

## Resultados e discussão

### Climatologia e penetração da radiação solar na coluna de água

As condições climáticas regionais afetam substancialmente as condições hidrográficas de cada local e conseqüentemente, as características biológicas tanto dos organismos do pelagial, como do bentos.

O vento, agindo sobre a superfície do oceano, contribui para a mistura turbulenta na coluna de água e controla a direção e velocidade das correntes de superfície. Desta forma, é o fator primordial a ser considerado na variação temporal da estrutura hidrográfica da região, no que se refere à dinâmica das três massas de água existentes sobre a plataforma continental (Castro Filho *et al.* 1987; Castro Filho, 1990).

O padrão anual da radiação solar incidente durante os anos de 1985-1988 é apresentado na Figura 1a. Pode-se observar que os valores máximos de radiação solar ocorrem nos meses de verão e os mínimos nos meses de inverno, apresentando uma pequena amplitude de variação anual entre essas duas épocas, característica de região subtropical.

A precipitação pluvial é, em geral, maior nos meses de verão (Fig. 1b), apresentando variações interanuais bastante pronunciadas. Nesta época, são freqüentes os altos índices pluviométricos por curtos espaços de tempo (horas). Considerável quantidade de material terrígeno (argila, silte, restos vegetais) é carregada do continente para a massa de água costeira (Mahiques, 1992). As frentes frias que vêm do sul ocorrem durante todo o ano, sem contudo descaracterizar o padrão geral de temperatura e de precipitação pluvial da região (Teixeira, 1980).

A variação dos valores de temperatura média mensal do ar (Fig. 1c) reflete, em grande parte, a radiação solar incidente. Valores máximos são encontrados no verão e os valores mínimos no inverno, apresentando amplitudes de variação anual que vão desde um mínimo de  $6,4^{\circ}\text{C}$  (1985) até um máximo de  $10^{\circ}\text{C}$  (1988). Infelizmente, dados de medições diárias da temperatura da água inexistem.

Em função da pequena variação sazonal da energia luminosa incidente na superfície, a profundidade da zona eufótica não variou significativamente entre os cruzeiros de inverno e de verão (Figs 3-13). A profundidade da zona eufótica em cada estação oceanográfica depende, em especial, da quantidade do material particulado (orgânico e inorgânico) presente na coluna de água. A profundidade da zona eufótica (Zeu) em cada local foi calculada através dos valores das relações entre as medidas efetuadas com um Quanta-meter "Licor" e com o disco de Secchi. O valor médio obtido de 2,8 foi multiplicado pelo valor (em metros) da profundidade de desaparecimento do disco de Secchi, para se estimar a profundidade de 1% de penetração de luz, limite da zona eufótica. A profundidade

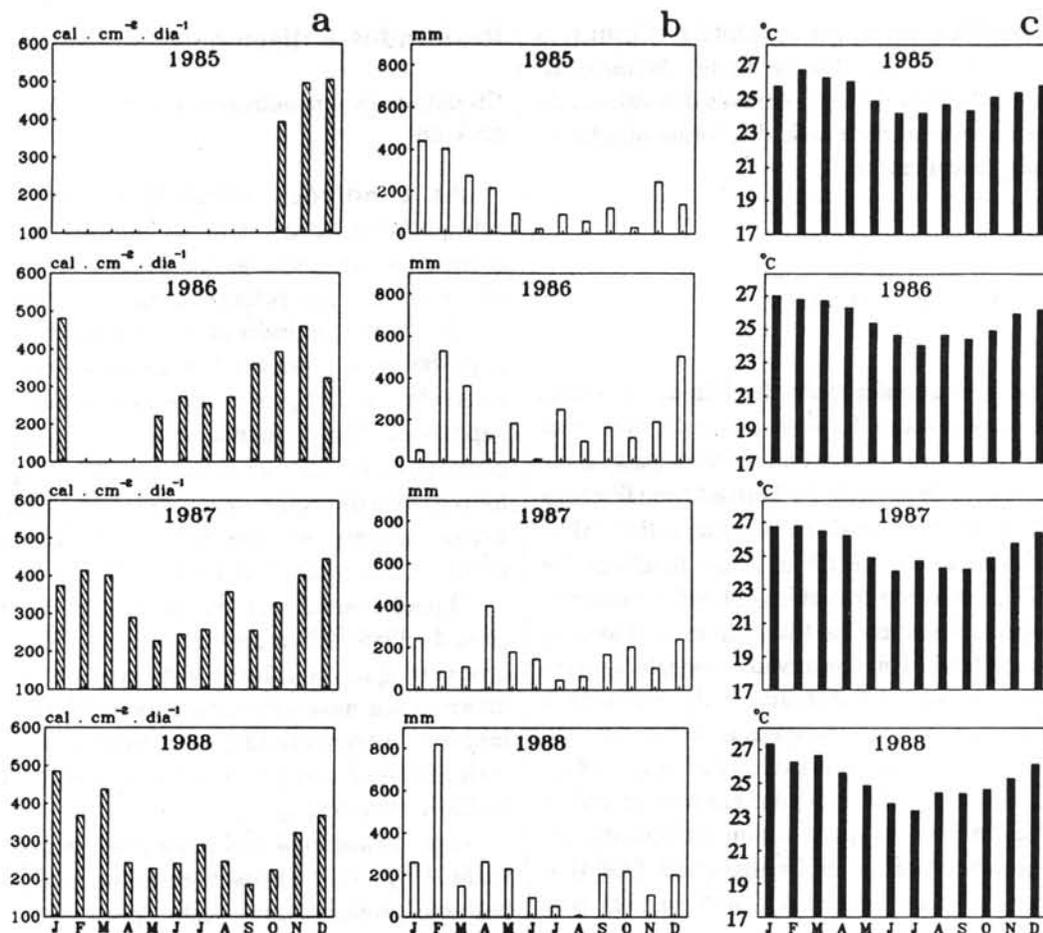


Fig. 1. Valores médios mensais da radiação solar incidente (a) e da temperatura do ar (c) e valores totais mensais de precipitação pluvial (b), durante o período estudado.

da zona eufótica variou de 25 m, na região do domínio interno, até cerca de 40 a 70 m, na região do domínio externo.

#### Condições oceanográficas

As condições oceanográficas das águas da plataforma da região de Ubatuba apresentam uma variação sazonal bem marcada, considerando-se as épocas de inverno e de verão. Variações interanuais também são observadas, não havendo entretanto padrões típicos de comportamento das diversas massas de água, que se repetem com a mesma intensidade. As massas de água presentes na região, AC (Água Costeira), AT (Água Tropical ou da Corrente do Brasil) e ACAS (Água Central do Atlântico Sul) apresentam uma dinâmica dependente principalmente do vento (direção, intensidade e tempo de atuação sobre a superfície do oceano), das correntes de maré e do relevo submarino (Castro Filho *et al.*, 1987).

Nas camadas de superfície, as massas de água presentes (AC e AT) mostram características de salinidade e

temperatura em estreita relação com a sazonalidade das condições climatológicas (radiação solar, temperatura, pluviosidade) prevalentes na região. Nos cruzeiros realizados no verão (Fig. 2A a, b, c, d) os valores de temperatura na AC e na AT foram maiores do que no inverno (Fig. 2B e, f, g). Para as águas abaixo da termoclina (ACAS), a temperatura decresceu com a profundidade, tanto no inverno como no verão (Castro Filho *et al.*, *op. cit.*; Miranda, 1985).

A qualidade dessas massas de água pode ser bastante diversa, no que se refere à capacidade de sustentar o desenvolvimento da biomassa fitoplanctônica. Diferentes porcentagens de mistura entre AT, AC e ACAS podem ser encontradas nas colunas de água e a cada um desses graus de mistura correspondem condições químicas e biológicas diversas, sem deixar de considerar o fator profundidade, que implica na disponibilidade maior ou menor de radiação luminosa fotossinteticamente ativa. Em um primeiro trabalho descritivo, em virtude do grande número de dados, decidiu-se estudar cada massa de água individualmente, definida para todos os cruzeiros oceanográficos com base nos índices termohalinos da AT

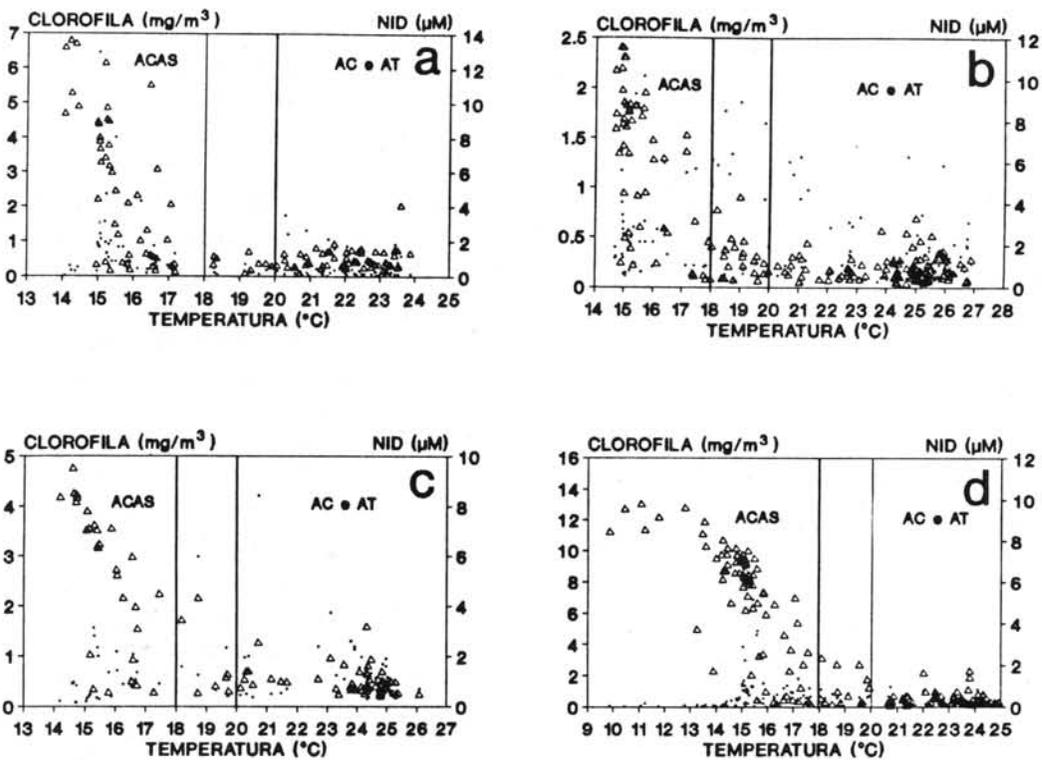


Fig. 2A. Concentrações de clorofila-*a* (•) e nitrogênio inorgânico dissolvido (NID) (Δ) em função de temperatura; o intervalo compreendido entre as temperaturas de 18 e 20°C representa a região de maior mistura entre as massas de água. a - dez/85; b - dez/86; c - dez/87; d - dez/88.

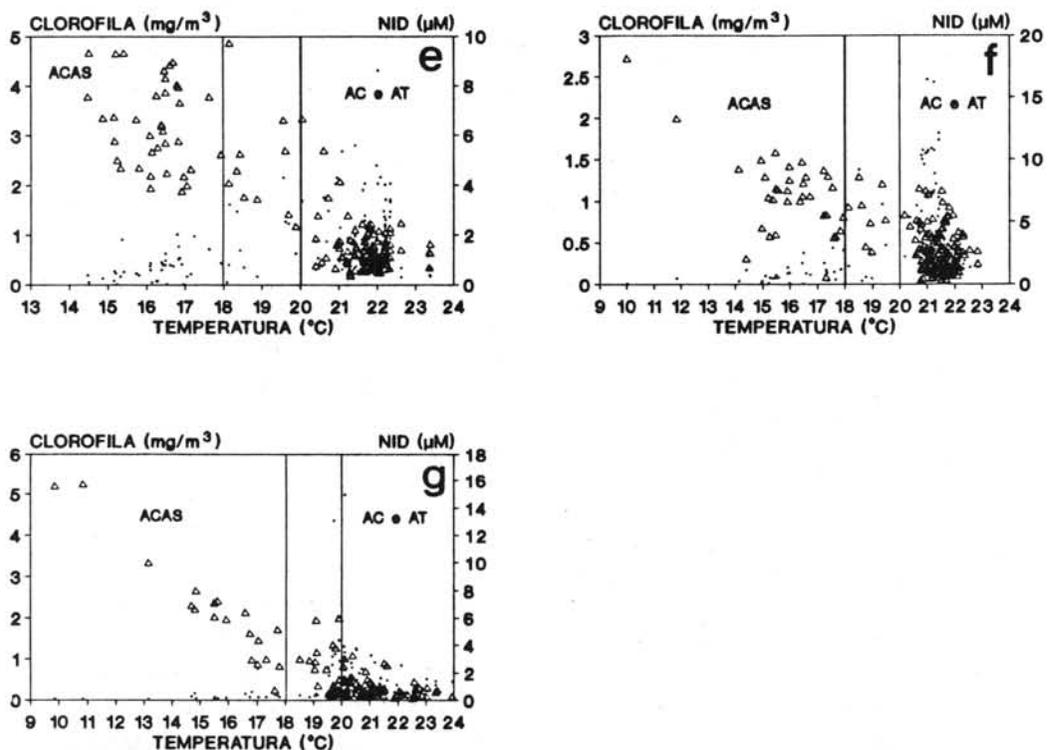


Fig. 2B. Concentrações de clorofila-*a* (•) e nitrogênio inorgânico dissolvido (NID) (Δ) em função de temperatura; o intervalo compreendido entre as temperaturas de 18 e 20°C representa a região de maior mistura entre as massas de água. e - jul/86; f - jul/87; g - jul/88.

e da ACAS indicados por Miranda (1985) e Miranda & Katsuragawa (1991). As amostras cuja temperatura da água era superior a 20°C e a salinidade também superior a 36,00 S‰, foram consideradas como tendo o predomínio da AT; aquelas que apresentaram valores de salinidade entre 34,50 e 36,00 S‰ e de temperatura entre 9,0 e 18,0°C foram consideradas como sendo principalmente da ACAS; as amostras com salinidade de 32,20 S‰ a aproximadamente 35,40 S‰, porém, com temperatura superior a 20°C foram caracterizadas como sendo da AC. As amostras cujas características físicas diferiram daquelas acima, correspondem às regiões de maior grau de mistura entre duas (AC + AT, AC + ACAS, AT + ACAS) ou entre as três massas de água e não foram consideradas neste estudo. Nas Figuras 2A,B as faixas correspondentes a AC, AT e ACAS, selecionadas conforme o critério acima, estão assinaladas. A faixa delimitada pelas temperaturas de 18°C e 20°C não apresenta predomínio de nenhuma dessas massas de água. A AC e a AT podem se sobrepor com relação à temperatura, porém são bastante distintas quanto à salinidade.

O teor de NID (nitrogênio inorgânico dissolvido) é, em geral, mais baixo na AC e na AT, aumentando significativamente em profundidade, com o predomínio da ACAS (Figs 2A,B). A clorofila-*a* presente nas faixas correspondentes a AC e AT é variável e aparentemente independe da época de amostragem; na ACAS sua concentração pode ser maior estando relacionada com a ascensão dessa massa de água na zona eufótica (observada principalmente nos cruzeiros de verão) e aproxima-se de zero nas camadas profundas representadas pelas temperaturas mais baixas (Figs 2A, B). Estes aspectos são analisados mais minuciosamente nas seções subseqüentes.

Para o estudo dos aspectos dinâmicos dos fatores químicos e do fitoplâncton nas estações oceanográficas, duas características de cada coluna de água foram consideradas: as profundidades da Zm e da Zeu. Primeiramente, foi definido um critério para estimar a profundidade da zona de mistura (Zm), um dos componentes importantes da estrutura física da coluna de água, relacionado diretamente com o comportamento do fitoplâncton. Alguns autores definem o limite inferior da Zm como sendo a profundidade a partir da qual os valores de  $\Delta t$  sofrem desvios sistemáticos, maiores do que o erro de medida (Coachman, 1985), isto é, o topo da pycnoclina. Outros autores (Denman & Miyake, 1973; Halpern, 1974; Laevastu & Hayes, 1981) usaram a distribuição vertical da temperatura, em baixas e médias latitudes para, de forma similar a anterior, determinar a profundidade da Zm que, neste caso, coincide com o limite superior da termoclina. Para a finalidade deste trabalho optou-se por adotar este último critério, por ser mais prático. As Zm para algumas

radiais dos cruzeiros oceanográficos realizados são apresentadas nas Figuras 3 a 13.

As variações de densidade da água ( $\Delta \delta t$ ) foram calculadas nas colunas de água correspondentes a Zm, tendo em vista a presença de massas de água de salinidades diferentes dentro desta camada, principalmente nas condições de inverno (Tab. 1). Durante o verão (Figs 3-9; Tab. 1) a Zm é pouco profunda em virtude do maior aquecimento das águas de superfície e de subsuperfície e ainda, em razão da intrusão mais intensa da ACAS sobre a plataforma continental. No inverno, os valores de  $\Delta \delta t$  são em geral maiores do que no verão, principalmente em 1988. Nesta época, apesar da estrutura térmica ser aproximadamente constante na camada correspondente à Zm, o valor de  $\Delta \delta t$  é elevado devido à sobreposição de massas de água de baixa (AC) e de alta salinidade (AT). Desta forma, mesmo sendo a estrutura térmica quase homogênea, as diferenças na estrutura halina dessa camada foram responsáveis por um pequeno grau de estabilidade (ainda que transiente) da superfície até a profundidade determinada como limite da Zm.

Tabela 1. Variação da profundidade máxima da Zm e da densidade da água ( $\Delta \delta t$ ) na camada correspondente a Zm, nas diferentes épocas do ano e radiais consideradas

Época do ano	Radial	Profundidade máxima da Zm (m)	$\Delta \delta t$	
			máximo	média $\pm$ SD
DEZ/85	D	5 a 10	0,20	0,07 $\pm$ 0,06
JUL/86	E	25 a 35	0,82	0,15 $\pm$ 0,24
DEZ/86	C	5 a 10	0,22	0,10 $\pm$ 0,08
	F	0 a 10	0,77	0,16 $\pm$ 0,29
JUL/87	C	25 a 75	0,83	0,49 $\pm$ 0,29
DEZ/87	C	0 a 10	0,40	0,09 $\pm$ 0,14
	E	0 a 10	0,43	0,10 $\pm$ 0,15
JUL/88	C	35 a 50	2,39	1,60 $\pm$ 0,50
	E	30 a 50	2,34	0,88 $\pm$ 0,77
DEZ/88	C	0 a 50	0,57	0,20 $\pm$ 0,23
	E	0 a 25	0,42	0,04 $\pm$ 0,07

A segunda característica da coluna de água é a profundidade da zona eufótica (Zeu), essencial para a produtividade do fitoplâncton. Considerou-se aqui a profundidade de 1% da radiação luminosa incidente na superfície (quer medida diretamente com o "quanta meter", quer estimada através do desaparecimento do disco de Secchi) como limite da Zeu (Figs 3-13). Sua espessura é variável, aparentemente não dependente da estação do ano, porém em geral, aumenta das áreas mais costeiras para as mais oceânicas.

Como conclusão, durante o verão, a Zm é sempre muito menos profunda do que a Zeu ( $Zm < Zeu$ ) (Figs 3-9) e durante o inverno, sob uma estrutura hidrográfica mais complexa podem ser observadas situações em que a Zm é menor ( $Zm < Zeu$ ) ou aproximadamente igual ( $Zm = Zeu$ ) a Zeu (Figs 10-13).

### Oxigênio dissolvido

As águas da camada de mistura, quer com predomínio da AC ou da AT apresentam sempre altos valores de oxigênio dissolvido (Figs 3-13; Tab. 2). Valores de saturação e supersaturação (até 120%) são frequentemente registrados, para essas duas massas de água, tanto no verão quanto no inverno.

No inverno, pode-se observar que o teor de oxigênio dissolvido começa a decrescer para o fundo, em geral a partir da termoclina, isto é, nas camadas subjacentes a Zm. Há, portanto, uma oxiclina que se superpõe à termoclina. Esta oxiclina é mais conspícua em áreas do domínio interno (profundidades locais menores do que 50 m), onde as águas próximas ao fundo chegam a apresentar valores mínimos de saturação de O<sub>2</sub> de até 52%, durante o verão, com a entrada da ACAS. No domínio externo (profundidades locais superiores a 50 m) teores de oxigênio dissolvido maiores do que 60% são mais frequentes, abaixo da termoclina, isto é, sob o predomínio da ACAS. Nestas áreas, máximos valores de 80 a 90% foram obtidos entre 50 e 200 m de profundidade (Figs 3-13), em estações oceanográficas situadas além da isóbata de 100 m, declinando vagarosamente em direção às camadas mais profundas. Portanto, apesar das águas da ACAS apresentarem grande variação nos seus teores de O<sub>2</sub> dissolvido, este se encontra sempre abaixo da saturação, dentro da zona afótica.

Em estudos recentes realizados em águas do domínio interno entre a Enseada do Flamengo e a Ilha Vitória (Susini-Zillmann, 1990) e na Enseada das Palmas, nas proximidades da Ilha Anchieta (Braga, 1989; Ambrósio, 1989), foram obtidos resultados semelhantes para as diferentes massas de água: as águas de superfície, AC ou AC+AT com altos valores de saturação de oxigênio e as águas da ACAS, quando presentes, subsaturadas.

Vários fatores de caráter físico e biológico devem ser considerados ao se analisar o conteúdo de oxigênio dissolvido nas massas de água. Nas águas que constituem a camada de mistura (AC, AT e a mistura entre ambas) o contato direto com o oxigênio da atmosfera é um importante fator que determina a sua dissolução na água (Redfield *et al.*, 1963) e os desvios observados na porcentagem de saturação são causados por processos físicos que incluem as variações na pressão atmosférica, aquecimento e resfriamento da água de superfície (Hayward & Mantyla, 1990). Deve-se considerar ainda o balanço entre os processos biológicos de produção de

oxigênio (fotossíntese) e de consumo pelas diferentes comunidades do pelagial (bactérias, fitoplâncton, invertebrados e vertebrados) que vai determinar a porcentagem efetiva de saturação desse gás, numa dada profundidade. Na água profunda, abaixo da termoclina e da zona eufótica, o conteúdo de oxigênio dissolvido é governado principalmente pela taxa de oxidação e remineralização da matéria orgânica detritica em processo de sedimentação. Em concordância com as observações de Redfield *et al.* (1963) e Spencer (1975), o teor de oxigênio dissolvido na ACAS deve decrescer proporcionalmente às taxas de regeneração de nutrientes inorgânicos e de respiração da biota presente.

A característica de déficit de oxigênio na maior parte das amostras da ACAS é evidente (Tab. 3). Porém, alguns valores iguais ou superiores a 100% de saturação de O<sub>2</sub> foram observados durante o verão (Tab. 3 - ACAS III), quando essa massa de água apresentou marcada intrusão sobre a plataforma continental, chegando a atingir as camadas superiores da zona eufótica ( $Zm < Zeu$ ). Resultados similares foram obtidos por Stefánsson *et al.* (1987) em uma região de alta latitude (64°N), no início da primavera e por Hayward & Mantyla (1990) nas costas da Califórnia (EUA), quando a Zm era bastante rasa e águas de fundo atingiam as camadas de subsuperfície, mais iluminadas. Nas águas neríticas de Ubatuba, da mesma forma que nos casos estudados pelos autores acima, alterações da biomassa do fitoplâncton e da concentração de nutrientes dissolvidos acompanham as mudanças dos teores de oxigênio dissolvido. Os valores saturantes de O<sub>2</sub> na ACAS indicam um balanço positivo entre os processos de fotossíntese e de respiração das comunidades das camadas de subsuperfície, uma vez que a velocidade de difusão desse gás pode ser considerada desprezível. Nestas circunstâncias a ACAS apresenta não só baixíssimos valores de NID, porém, contraditoriamente, os valores de clorofila-*a* e de densidade de organismos fitoplanctônicos são também bastante baixos. Estes últimos sugerem a alta atividade de herbivoria ("grazing") pelos copépodos filtradores do zooplâncton (Vega-Pérez, neste volume) e em especial, pela *Thalia democratica*, presente em grandes densidades, durante o verão (Katsuragawa *et al.*, neste volume).

Os baixos teores de oxigênio dissolvido próximos ao fundo no domínio interno devem ser resultantes de ressuspensão do sedimento (ver p. 29) e poderiam ser utilizados como um importante indicador do metabolismo das comunidades do bentos-bactérias, invertebrados e peixes (Landry *et al.*, 1989). No entanto, na presente pesquisa, como as medidas de O<sub>2</sub> dissolvido são provenientes de amostras coletadas a alguns metros acima do sedimento, a extrapolação desses resultados poderia induzir a subestimativas das taxas metabólicas da biomassa existente na interface sedimento-água.

Tabela 2. Valores médios dos parâmetros medidos em cada massa de água durante os sete cruzeiros oceanográficos. Os valores entre parênteses indicam o desvio padrão da medida ( $\pm 1SD$ )

Massa de Água	Época do ano	Clorofila ( $\text{mg}\cdot\text{m}^{-3}$ )	Nitrato ( $\mu\text{M}$ )	Nitrito ( $\mu\text{M}$ )	Amônio ( $\mu\text{M}$ )	Amônio (%)	Oxigênio (%)	Silicato ( $\mu\text{M}$ )	Fosfato ( $\mu\text{M}$ )	N:P
	DEZ/85	0,31 (0,38)	0,35 (0,35)	0,05 (0,07)	0,58 (0,49)	59,9 (23,4)	105,0 (5,7)	2,28* (3,40)	0,09 (0,07)	7,1 (3,4)
	DEZ/86	0,31 (0,30)	0,38 (0,42)	0,06 (0,13)	0,43 (0,33)	51,9 (21,4)	100,4 (8,2)	1,60 (1,63)	0,10 (0,06)	9,7 (7,8)
	DEZ/87	0,82* (0,72)	0,23 (0,42)	0,03 (0,04)	0,77 (0,32)	81,1* (15,5)	102,9 (11,0)	2,64* (1,24)	-	-
AC	DEZ/88	0,46 (0,33)	0,15** (0,35)	0,09* (0,10)	0,21** (0,26)	51,2 (27,2)	105,3 (2,8)	1,43 (1,07)	0,23* (0,08)	2,1** (2,0)
	JUL/86	1,07* (0,69)	0,77 (0,90)	0,13 (0,14)	0,47 (0,20)	42,8 (21,2)	95,7 (7,1)	5,97 (2,51)	0,23** (0,11)	6,1 (3,2)
	JUL/87	0,53 (0,50)	0,54 (0,73)	0,15 (0,20)	-	-	94,5 (9,7)	3,57** (1,61)	0,42 (0,23)	7,5 (8,3)
	JUL/88	0,58 (0,77)	0,29** (0,57)	0,13 (0,17)	0,29 (0,24)	53,5 (27,1)	99,4 (11,0)	5,58 (1,78)	0,39 (0,17)	2,1 (2,4)
	DEZ/85	0,06** (0,03)	0,25 (0,24)	0,06 (0,09)	0,56 (0,24)	67,2 (15,6)	99,9 (3,6)	3,90* (4,60)	0,09 (0,09)	7,2 (3,6)
	DEZ/86	0,14 (0,10)	0,34 (0,30)	0,02** (0,02)	0,52 (0,52)	58,9 (25,2)	97,8 (6,8)	1,55 (1,55)	0,10 (0,06)	8,7 (5,0)
	DEZ/87	0,25* (0,10)	0,13** (0,18)	0,04 (0,08)	0,73 (0,23)	83,0* (11,8)	100,0 (14,9)	1,49 (1,02)	-	-
AT	DEZ/88	0,16 (0,09)	0,06** (0,08)	0,04 (0,05)	0,12** (0,08)	58,5 (23,2)	100,0 (4,0)	1,29 (0,41)	1,15 (0,08)	2,6** (3,7)
	JUL/86	0,37 (0,12)	0,69 (0,51)	0,07** (0,06)	0,42* (0,12)	43,1 (19,3)	97,7 (3,7)	2,99 (2,45)	0,14 (0,08)	9,0 (6,4)
	JUL/87	0,37 (0,24)	1,11* (0,98)	0,13 (0,10)	-	-	86,2** (12,9)	2,17 (1,66)	0,38* (0,21)	9,9 (6,2)
	JUL/88	0,31 (0,12)	0,44 (0,55)	0,12 (0,10)	0,22** (0,17)	42,2 (27,7)	96,0 (6,3)	2,68 (1,26)	0,17 (0,08)	5,4** (4,4)

(\*,\*\*) = Valor médio significativamente maior (\*) ou menor (\*\*) do que os demais valores obtidos em cada época do ano (nível de significância  $p < 0,05$ )

Tabela 3. Valores médios dos parâmetros medidos nas três camadas da ACAS, durante os sete cruzeiros oceanográficos. Os valores entre parênteses indicam o desvio padrão da medida ( $\pm 1$ SD)

Massa de Água	Época do ano	Clorofila ( $\text{mg}\cdot\text{m}^{-3}$ )	Nitrato ( $\mu\text{M}$ )	Nitrito ( $\mu\text{M}$ )	Amônio ( $\mu\text{M}$ )	Amônio (%)	Oxigênio (%)	Silicato ( $\mu\text{M}$ )	Fosfato ( $\mu\text{M}$ )	N:P
ACAS I	DEZ/85	0,20 (0,12)	7,05* (2,44)	0,16 (0,13)	0,44 (0,29)	6,6 (3,1)	81,0 (4,5)	2,96 (0,71)	0,43 (0,19)	18,4 (6,4)
	DEZ/86	0,36 (0,19)	6,44 (2,17)	0,42* (0,36)	0,63 (0,55)	8,6 (7,7)	73,4 (10,0)	3,13 (1,08)	0,50 (0,17)	16,3 (4,6)
	DEZ/87	0,17 (0,10)	6,04 (1,65)	0,13 (0,16)	0,78 (0,28)	11,8 (4,1)	72,1 (8,6)	2,51** (1,35)	-	-
	DEZ/88	0,30 (0,32)	5,89 (1,95)	0,21 (0,22)	0,12** (0,10)	2,2** (1,7)	80,8 (3,8)	3,44 (1,53)	0,65 (0,29)	11,0* (3,6)
	JUL/86	0,25* (0,23)	5,91 (1,64)	0,10 (0,08)	0,38 (0,12)	6,2 (2,2)	74,5 (7,3)	4,13 (1,99)	0,48** (0,16)	14,2 (5,1)
	JUL/87	0,11 (0,10)	5,62 (3,07)	0,05** (0,06)	-	-	73,7 (12,1)	3,87 (1,87)	0,64 (0,31)	12,9 (6,3)
	JUL/88	0,11 (0,17)	6,24 (3,80)	0,13 (0,16)	0,31 (0,23)	5,0 (4,9)	83,2 (2,9)	4,18 (1,94)	0,60 (0,27)	10,8 (4,2)
	DEZ/85	1,09 (1,32)	6,57 (2,53)	0,39 (0,26)	0,49** (0,15)	6,6 (3,1)	73,0 (14,3)	5,84* (3,61)	0,46 (0,19)	21,6 (14,9)
	DEZ/86	1,12 (0,59)	6,71 (2,18)	0,82* (0,40)	0,79 (0,45)	8,8* (5,8)	65,8** (8,5)	3,38 (1,40)	0,58 (0,19)	14,8 (7,7)
	DEZ/87	0,67** (0,51)	5,02** (1,22)	0,37 (0,23)	0,71 (0,24)	12,2* (4,3)	74,7 (9,5)	4,07* (2,20)	-	-
	DEZ/88	2,77* (3,49)	5,34** (0,71)	0,46 (0,28)	0,37** (0,48)	6,5 (8,0)	72,7 (8,3)	5,56 (1,12)	0,57 (0,19)	10,2** (4,1)
	JUL/86	0,49 (0,36)	5,99 (1,93)	0,09 (0,07)	0,41 (0,14)	6,5 (1,7)	72,4 (8,6)	4,83 (1,93)	0,45 (0,17)	17,4 (8,0)
ACAS III	DEZ/85	0,75 (0,96)	0,50 (0,50)	0,13 (0,19)	0,55 (0,42)	52,9 (21,1)	82,4 (11,1)	2,73 (1,90)	0,23 (0,14)	6,6 (5,9)
	DEZ/86	0,69 (0,42)	0,80 (0,66)	0,30* (0,32)	0,55 (0,30)	41,2 (22,2)	80,2 (14,3)	2,56 (1,33)	0,37 (0,21)	4,1 (2,9)
	DEZ/87	0,92 (0,45)	0,54 (0,60)	0,15 (0,22)	0,72 (0,31)	62,7 (27,3)	105,1* (12,4)	1,86 (0,54)	-	-
	DEZ/88	1,37* (1,22)	0,27* (0,52)	0,12 (0,12)	0,13** (0,07)	47,5 (32,1)	91,9* (11,5)	2,44 (1,27)	0,31 (0,13)	1,6** (1,5)

(\*,\*\*) = Valor médio significativamente maior (\*) ou menor (\*\*) do que os demais valores obtidos, em cada época do ano (nível de significância  $p < 0,05$ )

No domínio interno, nas amostras mais próximas do fundo, ocorre sempre um decréscimo no teor de oxigênio dissolvido, quer no verão, em presença da ACAS, quer no inverno, sob o predomínio da AC. Esta constatação não se relaciona com a profundidade da Zm ou da Zeu. Além da isóbata de 50 m, o mesmo padrão é observado, porém o declínio da saturação de O<sub>2</sub> em relação à profundidade é menor do que aquele verificado no domínio interno. Valores de subsaturação estão sempre presentes na base da zona eufótica, mesmo no meio pelágico, sem uma aparente influência direta do fundo, com ressuspensão de sedimento. Em ambos os casos, este decréscimo deve ser resultante da oxidação de material biogênico sedimentado ou em processo de sedimentação.

### Nutrientes inorgânicos dissolvidos

O fitoplâncton, da mesma forma que todos os demais vegetais fotossintetizantes, apresenta necessidades nutricionais bem definidas que, identificadas, podem auxiliar o entendimento da sua dinâmica de crescimento no oceano (Eppley & Holm-Hansen, 1986). Alguns elementos nutrientes minerais imprescindíveis ao metabolismo vegetal, como cálcio, potássio, enxofre, sódio, boro, entre outros, são encontrados na água do mar em concentrações relativamente altas. Não há informações de que esses elementos possam ser limitantes para o fitoplâncton marinho (Eppley & Holm-Hansen, *op. cit.*), uma vez que são macroconstituintes da água do mar, comportando-se de forma conservativa.

No entanto, o nitrogênio, o fósforo e a sílica, considerados como microconstituintes das águas marinhas (entre muitos outros elementos), são macronutrientes, isto é, necessários em maiores concentrações para as funções metabólicas do fitoplâncton. Comportam-se, portanto, de forma não conservativa, na dependência direta dos processos de demanda biológica pela biomassa fitoplantônica na zona eufótica e dos aportes devidos a processos físicos (advecção, intrusão de águas mais ricas), biológicos (regeneração), climáticos (chuvas) e drenagem continental.

Tendo em vista os resultados de trabalhos experimentais realizados nas águas costeiras de Ubatuba (SP) (Teixeira & Vieira, 1976; Teixeira & Tundisi, 1981; Teixeira *et al.*, 1986), somente as formas inorgânicas do nitrogênio (nitrato, nitrito e amônio), fosfato e silicato foram analisadas nos cruzeiros oceanográficos.

**Nitrato:** O padrão de distribuição do nitrato ao longo das radiais (Figs 3-13) foi bastante similar em todos os cruzeiros oceanográficos e suas concentrações médias para as diferentes massas de água são apresentadas nas Tabelas 2 e 3. Nas águas mais costeiras dominadas pela AC, os valores encontrados foram variáveis: desde

indetectáveis, até relativamente altos (máximo de 1,58  $\mu\text{M}$ ). Na AT os valores máximos foram de aproximadamente 0,5  $\mu\text{M}$ , porém valores iguais a zero foram muito freqüentes. Durante o verão, as concentrações médias desse íon foram maiores na AC (0,15-0,38  $\mu\text{M}$ ) do que na AT (0,06-0,34  $\mu\text{M}$ ); no inverno os valores médios obtidos na AC (0,29-0,77  $\mu\text{M}$ ) foram menores do que aqueles encontrados na AT (0,44-1,24  $\mu\text{M}$ ) (Tab. 2). Em alguns casos, no entanto, principalmente durante o inverno (Figs 10-13) observa-se uma nitraclina acima do limite inferior da Zm. Este fenômeno de enriquecimento da camada de mistura em nitrato, a partir das camadas mais profundas, se verifica tanto no domínio interno quanto no externo. No domínio interno, os processos de turbulência e as correntes de maré (Castro Filho *et al.*, 1987) são responsáveis pela ressuspensão de sedimento e conseqüente enriquecimento da camada de mistura em nitrato ou nas outras formas de N-inorgânico (nitrito e amônio). Em áreas mais oligotróficas como as do domínio externo, vários autores (Holligan *et al.*, 1985; Lewis *et al.*, 1986; Jenkins, 1988; Platt *et al.*, 1989; Hoepffner *et al.*, 1989) discutem os mecanismos ativos de transporte do íon nitrato em direção à superfície, através da termoclina. Por ser o nitrogênio o fator limitante primário para o crescimento do fitoplâncton, os processos de difusão desse íon para as águas exauridas da AT (especialmente) ou de sua mistura com a AC, propiciam condições favoráveis a um maior desenvolvimento da biomassa algal.

As águas da camada de mistura podem ainda receber importante contribuição de nitrato pela drenagem continental e pela água da chuva (Braga, 1989). Esta contribuição deve ser mais significativa durante a época do verão, quando a pluviosidade é maior.

Abaixo da termoclina e portanto, sob o predomínio da ACAS (Figs 3-9), a variação nas concentrações de nitrato dissolvido ocorre numa escala maior do que na AC e na AT, principalmente nas épocas de intensa penetração daquela massa de água sobre a plataforma continental. Quando a ACAS se aproxima da superfície, atingindo as camadas superiores da zona eufótica (verão), as concentrações de nitrato se tornam freqüentemente indetectáveis. Seus valores médios variaram de 0,27 a 0,80  $\mu\text{M}$  (Tab. 3), sendo da mesma ordem de grandeza daqueles obtidos na AT e AC. Este resultado indica que o nitrato proveniente das camadas mais profundas, está sendo ativamente absorvido pelo fitoplâncton, o que leva a sua exaustão da água (Holligan *et al.*, 1984). Em direção ao fundo, sob radiação luminosa decrescente e limitante para o fitoplâncton, a concentração do nitrato aumentou sensivelmente, até um máximo de 15,0  $\mu\text{M}$ , na zona afótica, a 400 m de profundidade (Fig. 13).

**Nitrito:** De um modo geral, os valores médios desse íon não diferem entre a AC (0,03-0,09  $\mu\text{M}$ ) e a AT (0,02-0,06

$\mu\text{M}$ ) durante o verão, porém suas concentrações são significativamente maiores no inverno, na AC ( $0,13\text{-}0,15 \mu\text{M}$ ) do que na AT ( $0,07\text{-}0,13 \mu\text{M}$ ) (Tab. 2). O seu padrão de distribuição na coluna de água (Figs 3-13) se assemelha aquele observado para o nitrato, especialmente no domínio interno. Porém, podem ser observados núcleos de mais baixas ( $< 0,1 \mu\text{M}$ ) (Fig. 13) ou de mais altas ( $0,5 \mu\text{M}$ ) concentrações à meia água, da superfície para o fundo (Fig. 13). Durante o verão, considerando-se os valores médios do íon nitrito na ACAS, as concentrações obtidas próximas à Zm ( $0,12\text{-}0,30 \mu\text{M}$ ) são estatisticamente iguais àquelas encontradas em águas profundas ( $0,13\text{-}0,42 \mu\text{M}$ ),

abaixo da zona eufótica (Tab. 3). Nas camadas intermediárias, as concentrações médias de nitrito observadas ( $0,37\text{-}0,82 \mu\text{M}$ ) são significativamente superiores àquelas citadas acima. Nessas camadas foram também obtidos os mais altos valores de clorofila-*a* (ver p. 29). Resultados experimentais de campo e de laboratório (Vaccaro & Ryther, 1960; Raimbault, 1986; Aidar *et al.*, 1991) indicam que quando o fitoplâncton se encontra sob condições de nitrato não limitante este íon é absorvido rapidamente e, ao ser reduzido a nitrito no interior das células, uma parte deste último composto é excretado para o meio externo.

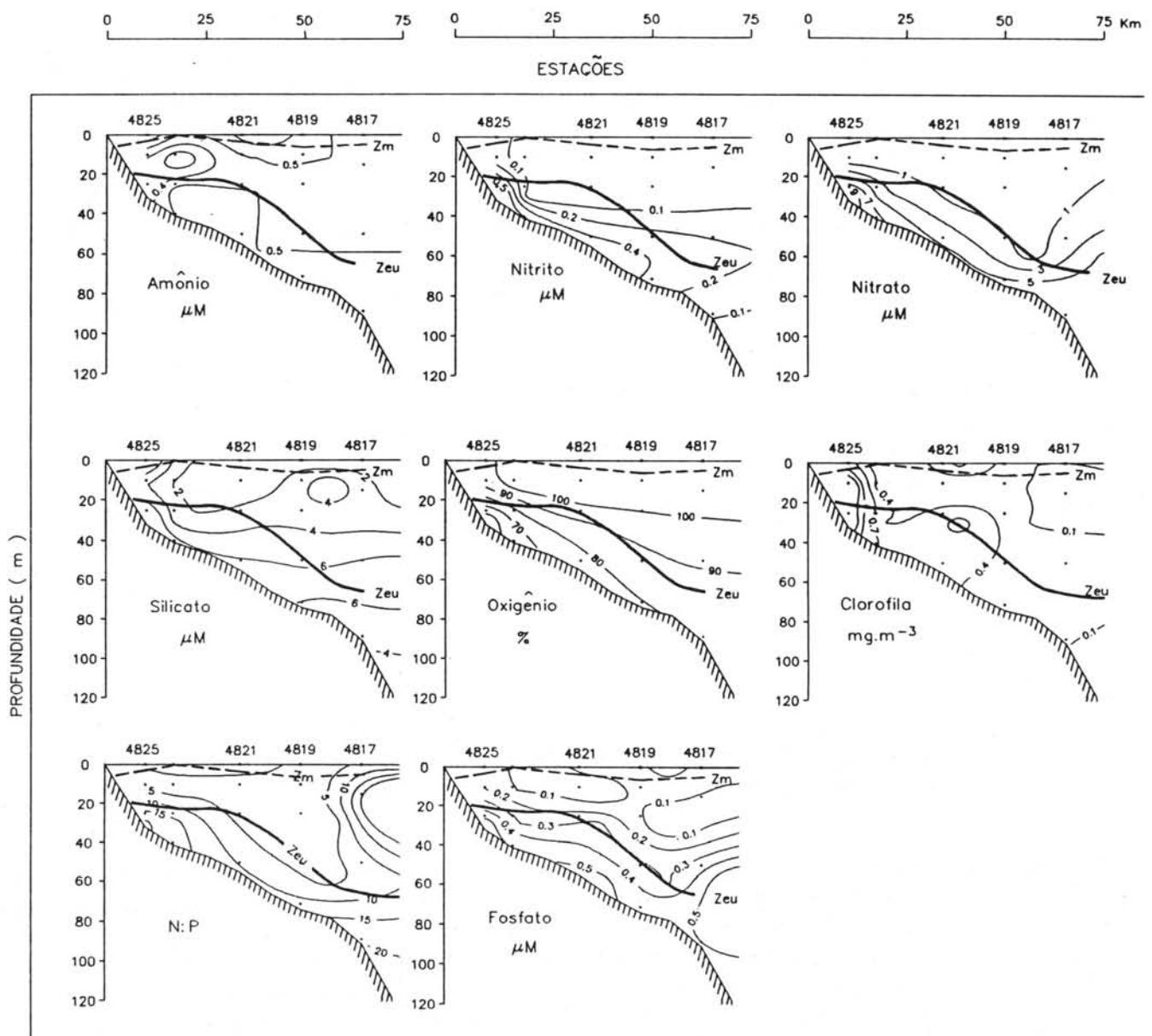


Fig. 3. Dez/85 - Radial D. Isolinhas de distribuição vertical dos parâmetros analisados. Zm: profundidade da camada de mistura; Zeu: profundidade da zona eufótica.

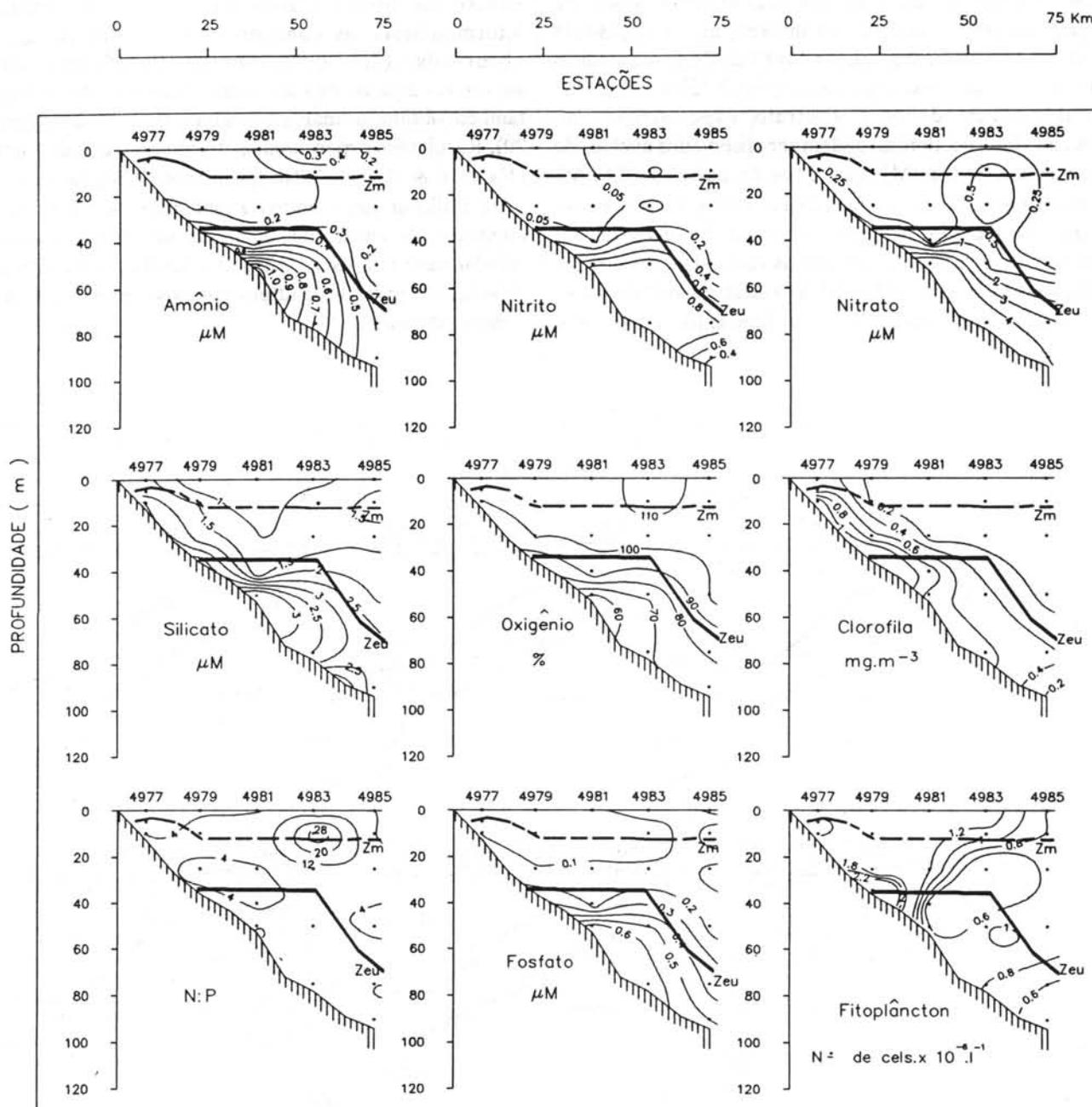


Fig. 4. Dez/86 - Radial C. Isolinhas de distribuição vertical dos parâmetros analisados. Zm: profundidade da camada de mistura; Zeu: profundidade da zona eufótica.

**Amônio:** Os valores obtidos para o íon amônio foram bastante variáveis e independentes da época do ano. Seus valores absolutos não diferiram significativamente nas três massas de água. Na AT, os valores médios variaram de 0,12 a 0,73  $\mu\text{M}$ , no verão e de 0,22 a 0,42  $\mu\text{M}$  no inverno; na AC, as concentrações médias variaram entre 0,21 e 0,77  $\mu\text{M}$ , no verão e entre 0,29 a 0,47  $\mu\text{M}$ , no inverno (Tab. 2); na ACAS, a variação foi de 0,12 a 0,79  $\mu\text{M}$  (Tab. 3). Nas proximidades do fundo parece haver, em alguns casos, (Figs 4, 5, 6, 12), liberação de  $\text{NH}_4$  para a massa de água sobrejacente.

Nas águas costeiras de Ubatuba, o material orgânico detrital quer de origem continental, quer do próprio meio pelágico (Mahiques, 1992), deposita-se sobre o sedimento aeróbico. A decomposição dessa matéria orgânica gera a formação e o acúmulo de íons amônio (como também de nitrito e de nitrato) próximo à superfície do sedimento. Por outro lado a megafauna (Pires, 1992) e a microfauna (Pires-Vanin, neste volume) de invertebrados bentônicos, bem como a fauna de peixes demersais (Rocha, 1990) são constituídas por organismos predominantemente

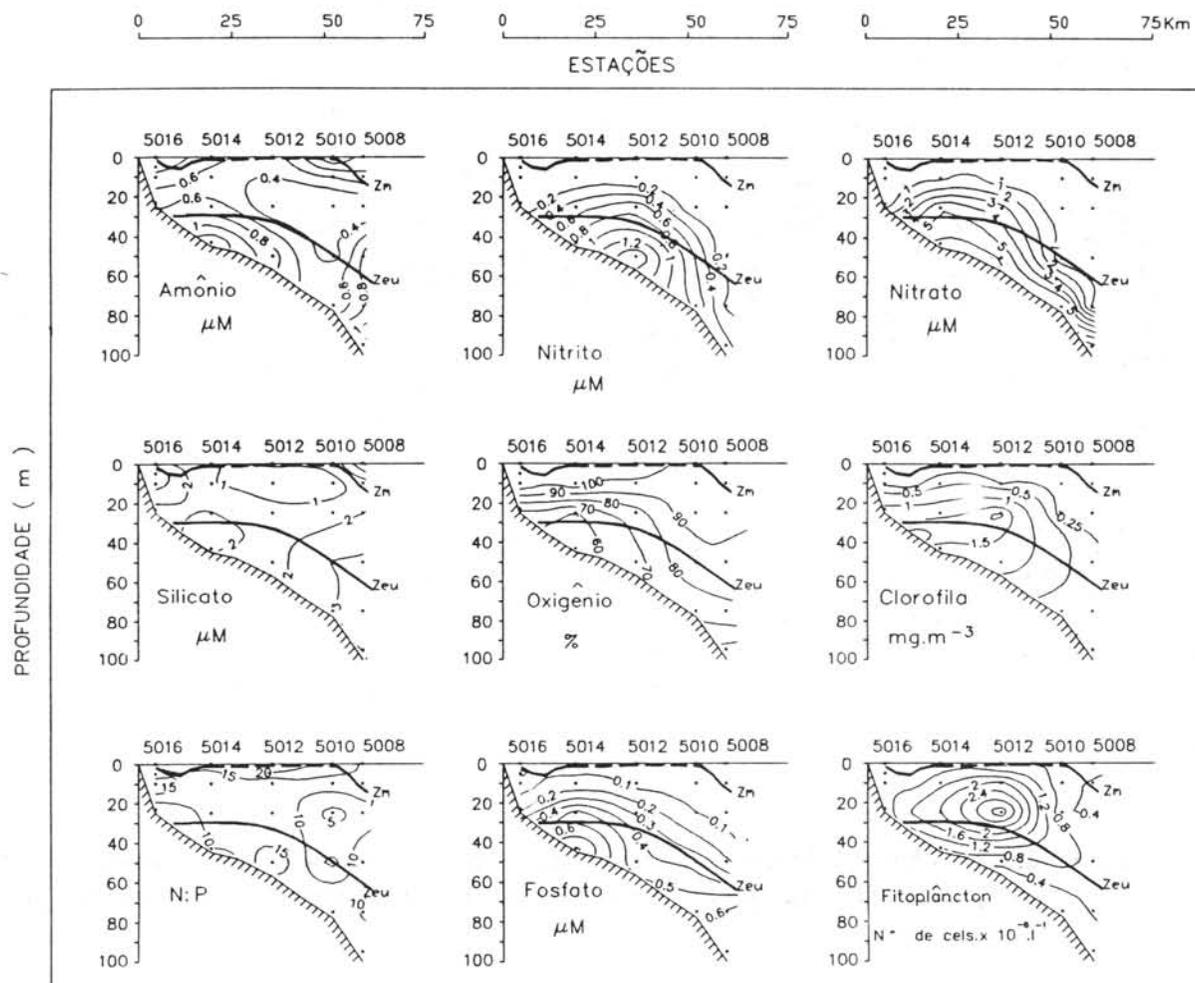


Fig. 5. Dez/86 - Radial F. Isolinhas de distribuição vertical dos parâmetros analisados. Zm: profundidade da camada de mistura; Zeu: profundidade da zona eufótica.

amotéticos, que excretam quantidades variáveis de amônio conforme suas dimensões e peso (Phan *et al.*, neste volume). Os processos regenerativos de nitrogênio inorgânico na forma de amônio (e também de nitrato por nitrificação do amônio) podem suprir 52 a 100% da demanda de compostos nitrogenados pelo fitoplâncton, em águas com profundidades médias de 35 a 15 m, respectivamente (Billen, 1978). Na região de Ubatuba esta estimativa não foi realizada, mas os dados obtidos sugerem que a limitação do fitoplâncton de águas mais costeiras (AC) por nitrogênio varia no tempo e no espaço e não é muito severa (Teixeira *et al.*, 1986; Aidar *et al.*, dados não publicados).

**Amônio(%):** As concentrações desse íon, dadas em porcentagem em relação ao nitrogênio inorgânico dissolvido total, NID (Tab. 2), não apresentam diferenças significativas na AC e na AT: durante o verão, os conteúdos relativos de amônio foram de 51,2 a 81,1 % e de 53,5 a 83,0 % na AC e na AT, respectivamente; durante o inverno foram de 42,8 a 53,5 % na AC e de 42,2 a 43,1 % na AT. Com relação a ACAS, no entanto, os teores relativos

médios desse íon apresentaram uma enorme variação (2,2 a 62,7 %) (Tab. 3).

Nas águas da camada de mistura, AC e AT, e no limite superior da ACAS quando esta atinge as camadas mais iluminadas da zona eufótica, no verão, as concentrações relativas do íon amônio são elevadas. Com os teores de nitrato muito baixos a indetectáveis, o íon amônio excretado pelos copepodes (Vega-Pérez, neste volume), salpas (Katsuragawa *et al.*, neste volume) ou ainda remineralizado através dos organismos componentes da alça microbiana (Mesquita, neste volume) é a principal fonte nitrogenada inorgânica para o fitoplâncton dessas massas de água. Em águas do domínio interno próximas ao fundo, ou no domínio externo sob a influência de águas profundas em movimento ascendente, o meio pelágico tem suas concentrações do íon nitrato consideravelmente elevadas e como conseqüência, os teores relativos do íon amônio na água decrescem sensivelmente. Em águas mais profundas, isto é, na zona afótica, foram observadas as maiores concentrações do íon nitrato e paralelamente, os menores valores de amônio, em termos relativos.

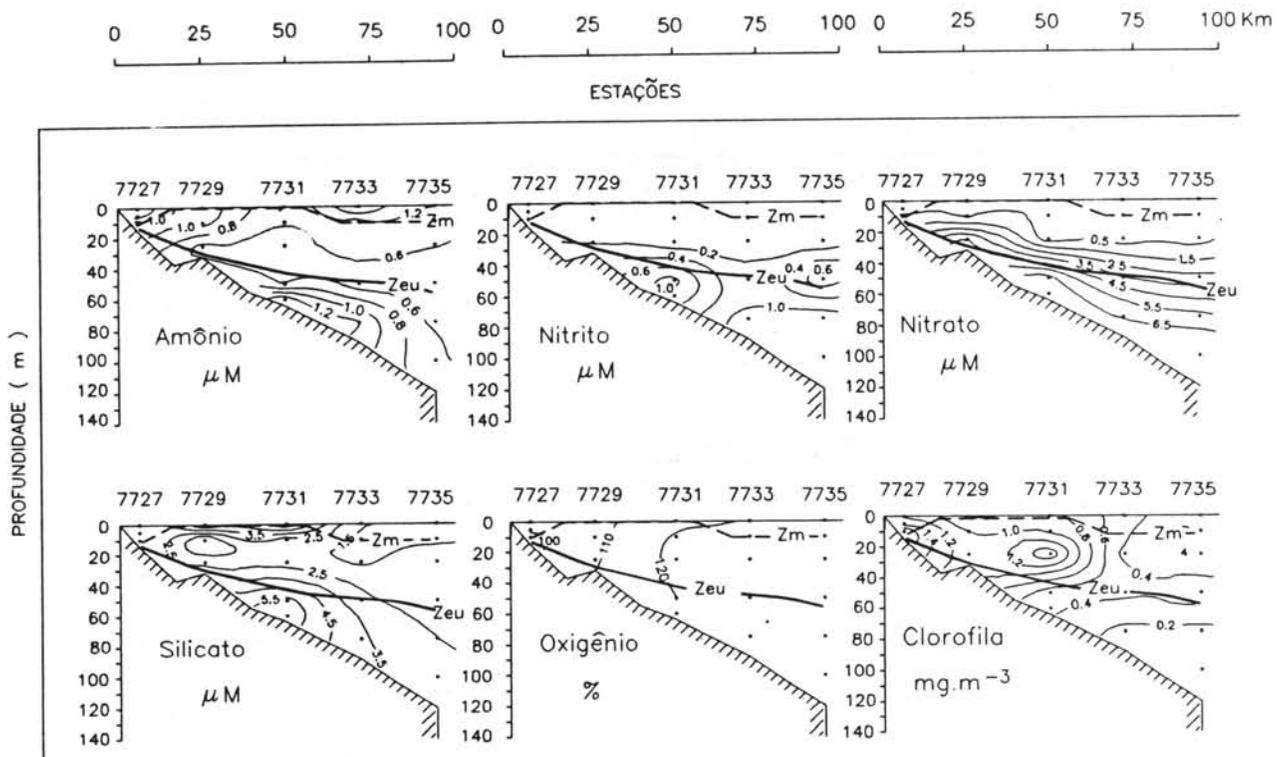


Fig. 6. Dez/87 - Radial C. Isolinhas de distribuição vertical dos parâmetros analisados. Zm: profundidade da camada de mistura; Zeu: profundidade da zona eufótica.

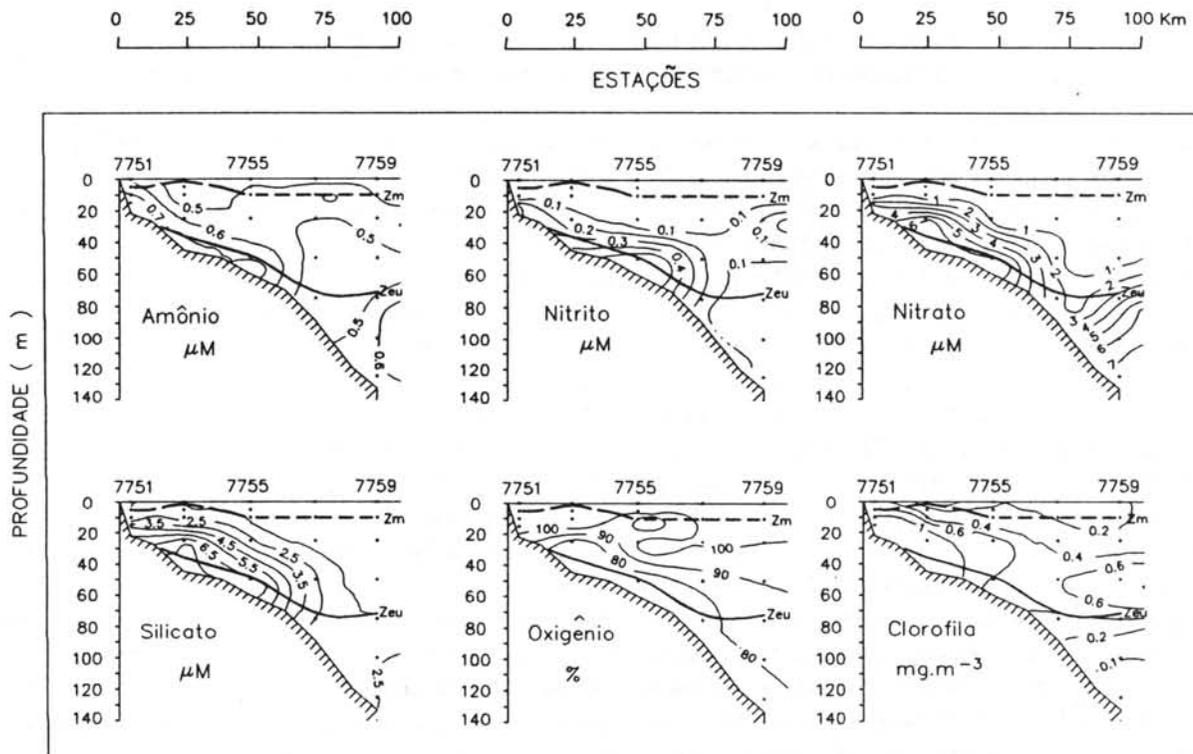


Fig. 7. Dez/87 - Radial E. Isolinhas de distribuição vertical dos parâmetros analisados. Zm: profundidade da camada de mistura; Zeu: profundidade da zona eufótica.

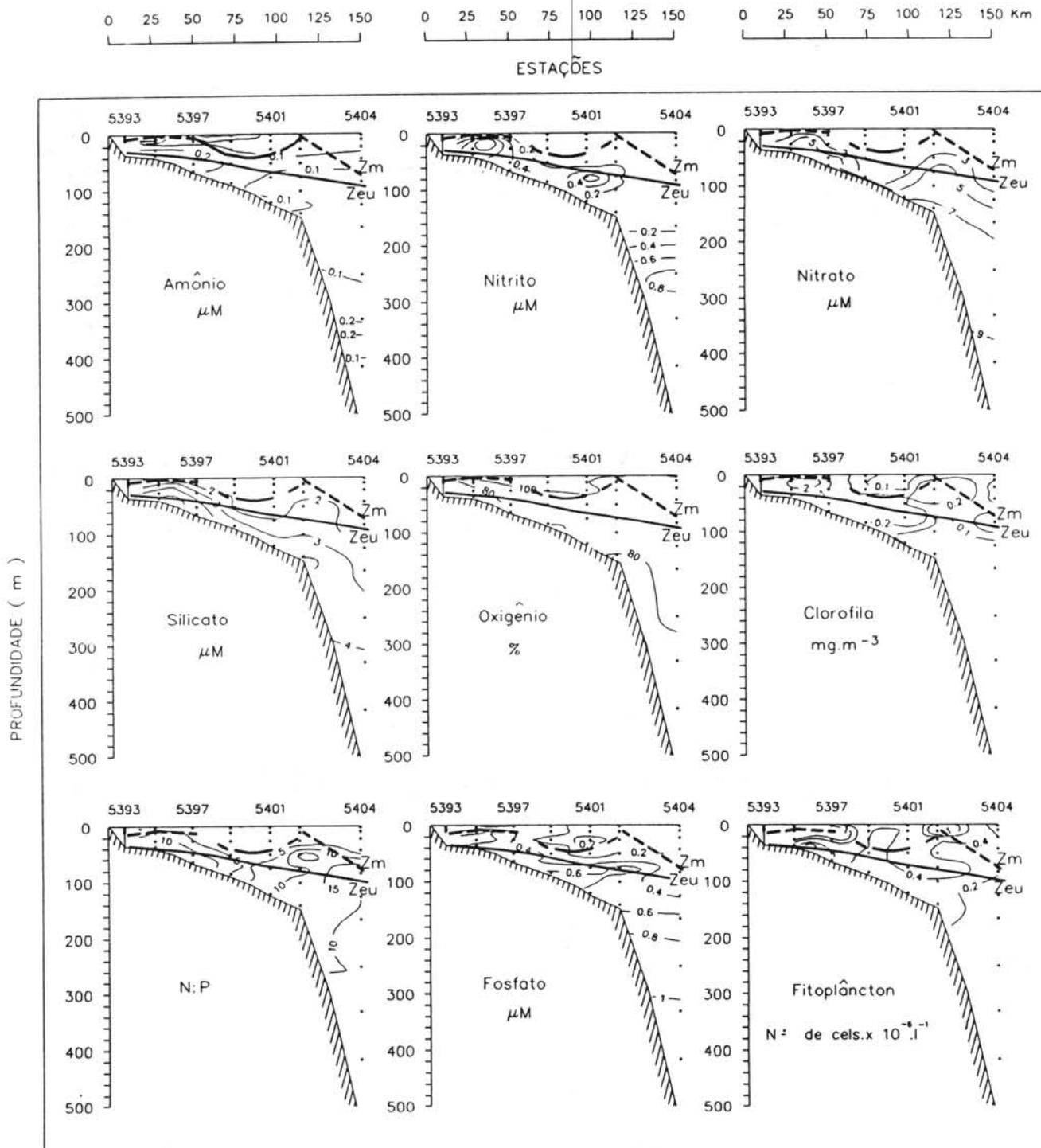


Fig. 8. Dez/88 - Radial C. Isolinhas de distribuição vertical dos parâmetros analisados. Zm: profundidade da camada de mistura; Zeu: profundidade da zona eufótica.

**Nitrogênio Inorgânico Dissolvido (NID):** O NID corresponde a somatória das concentrações de nitrato, nitrito e amônio. Como as concentrações dessas duas últimas formas nitrogenadas são relativamente baixas, os valores totais de NID são diretamente dependentes da variação das concentrações de nitrato dissolvido. Nas Figuras 2A e 2B estão representadas as concentrações de

NID em relação à temperatura e ao conteúdo de clorofila-*a*. Atentando-se para a variação da escala em que os dados de NID e de clorofila-*a* são apresentados, observa-se que os valores de NID na AT, e na AC são bem inferiores aqueles da ACAS.

Durante o verão (Fig. 2A), quando a ACAS atinge as camadas superiores da zona eufótica (de 5 a 25 m de

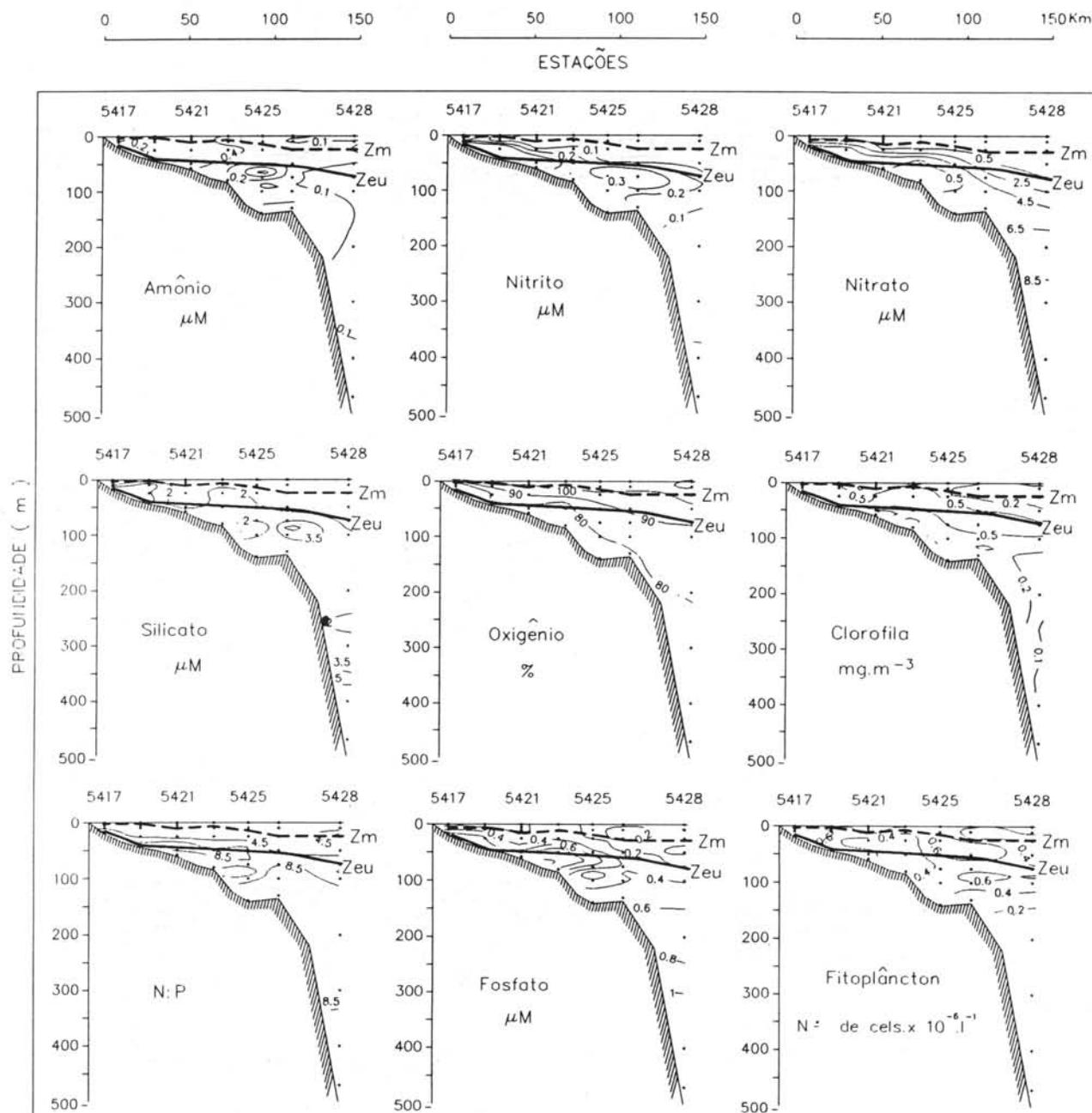


Fig. 9. Dez/88 - Radial E. Isolinhas de distribuição vertical dos parâmetros analisados. Zm: profundidade da camada de mistura; Zeu: profundidade da zona eufótica.

profundidade), valores de NID tanto próximos de zero quanto acima de  $12 \mu\text{M}$  podem ser encontrados. Os valores mais altos ocorrem em função do aumento da concentração de nitrato, devido especialmente à contribuição do sedimento ou subida de água de fundo durante a formação de vórtices ciclônicos. Em ausência de suprimento de nitrato, as concentrações de NID na zona

eufótica são muito pequenas em consequência da exaustão desse íon.

**Fosfato:** A distribuição do íon fosfato assemelha-se, algumas vezes, (Figs 4, 5, 9) àquela obtida para o íon nitrato. Nas águas da camada de mistura (predominância da AC ou da AT) as concentrações foram baixas e em muitas amostras, não foram detectadas pela técnica analítica utilizada. Nessas duas massas de água, as

concentrações médias de fosfato não diferiram entre si no verão ( $0,09-0,23 \mu\text{M}$  na AC e  $0,09-0,15 \mu\text{M}$  na AT) e no inverno ( $0,23-0,42 \mu\text{M}$  na AC e  $0,14-0,38 \mu\text{M}$  na AT); porém, os valores encontrados nesta última estação do ano foram significativamente maiores do que aqueles obtidos no verão (Tab. 2). Na ACAS, valores médios mais elevados ( $0,23 - 0,65 \mu\text{M}$ ) foram observados. Nesta massa de água uma nutriclina típica é, algumas vezes evidente, tanto no domínio externo (Fig. 4), quanto no interno (Fig. 5) e as concentrações desse íon são freqüentemente indetectáveis nas camadas subsuperficiais, de forma semelhante ao que ocorre na AC e na AT.

A absorção do íon fosfato pelos produtores primários e pelas bactérias é a principal causa das baixas concentrações desse elemento nas áreas superiores da zona eufótica. Segundo Valiella (1984), os processos de regeneração do íon fosfato através da remineralização do fosfato orgânico dissolvido e da excreção do zooplâncton,

bem como os processos de sua absorção pelo fitoplâncton, são muito rápidos. Assim, o seu tempo de residência em águas oligotróficas é de apenas alguns minutos e, portanto, o fósforo presente na água se encontra principalmente sob a forma particulada. No sedimento, o processo de regeneração do íon fosfato é tão intenso quanto no meio pelágico e os movimentos advectivos aumentam a disponibilidade desse elemento na coluna de água (Valiella, *op. cit.*). Resultados experimentais com águas da AC, em Ubatuba, tanto com o fitoplâncton natural (Teixeira *et al.*, 1986) como com culturas unialgais (Teixeira & Vieira, 1976), mostraram que o fosfato é o fator limitante mais importante depois do nitrogênio ou ainda ambos, fósforo e nitrogênio dissolvidos na água são igualmente limitantes para o crescimento das células em cultura (Aidar *et al.*, dados não publicados).

**Silicato:** Um padrão nítido de distribuição para esse íon foi raramente verificado (Fig. 8). Freqüentemente sua concentração aumentou da superfície para o fundo,

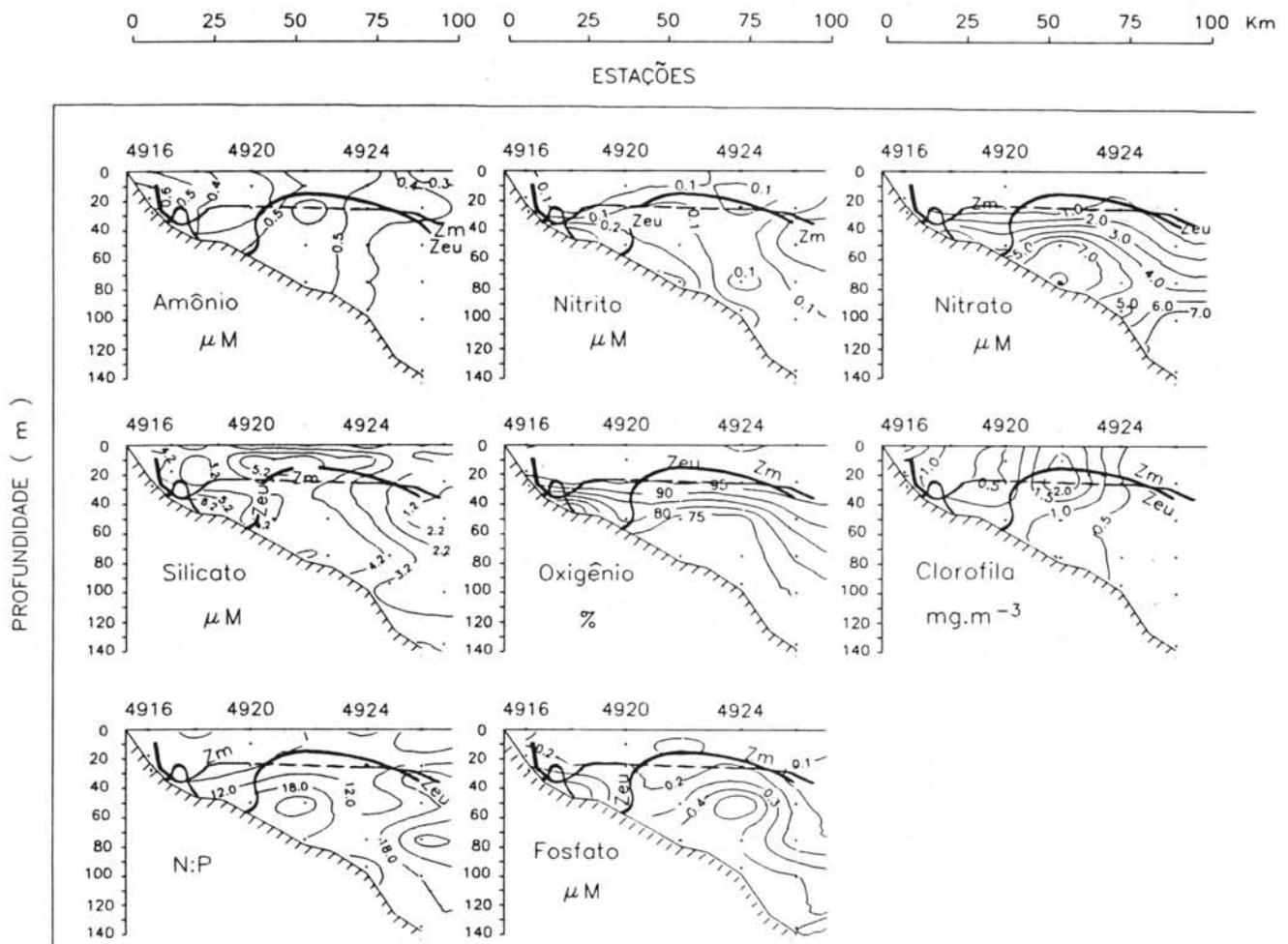


Fig. 10. Jul/86 - Radial E. Isolinhas de distribuição vertical dos parâmetros analisados. Zm: profundidade da camada de mistura; Zeu: profundidade da zona eufótica.

apresentando porém, núcleos de maiores concentrações tanto na AC, quanto na AT ou na ACAS.

No verão, os valores médios de concentração de silicato (Tab. 2) na AT ( $1,29-3,90 \mu\text{M}$ ) não diferem daqueles da AC ( $1,43-2,64 \mu\text{M}$ ); no inverno, os valores médios encontrados na AT ( $2,17-2,99 \mu\text{M}$ ) são significativamente menores do que aqueles obtidos na AC ( $3,57-5,97 \mu\text{M}$ ). Na ACAS as concentrações médias

variaram de  $1,86$  a  $5,84 \mu\text{M}$ , sendo significativamente menores nas camadas superiores da zona eufótica, no verão.

**Razão N:P :** Os valores da razão N:P ( $\text{NO}_3 + \text{NO}_2 + \text{NH}_4/\text{PO}_4$ ) são variáveis para cada massa de água mesmo considerando uma mesma profundidade. Como apontado acima, os valores de concentração de fosfato dissolvido são freqüentemente menores do que

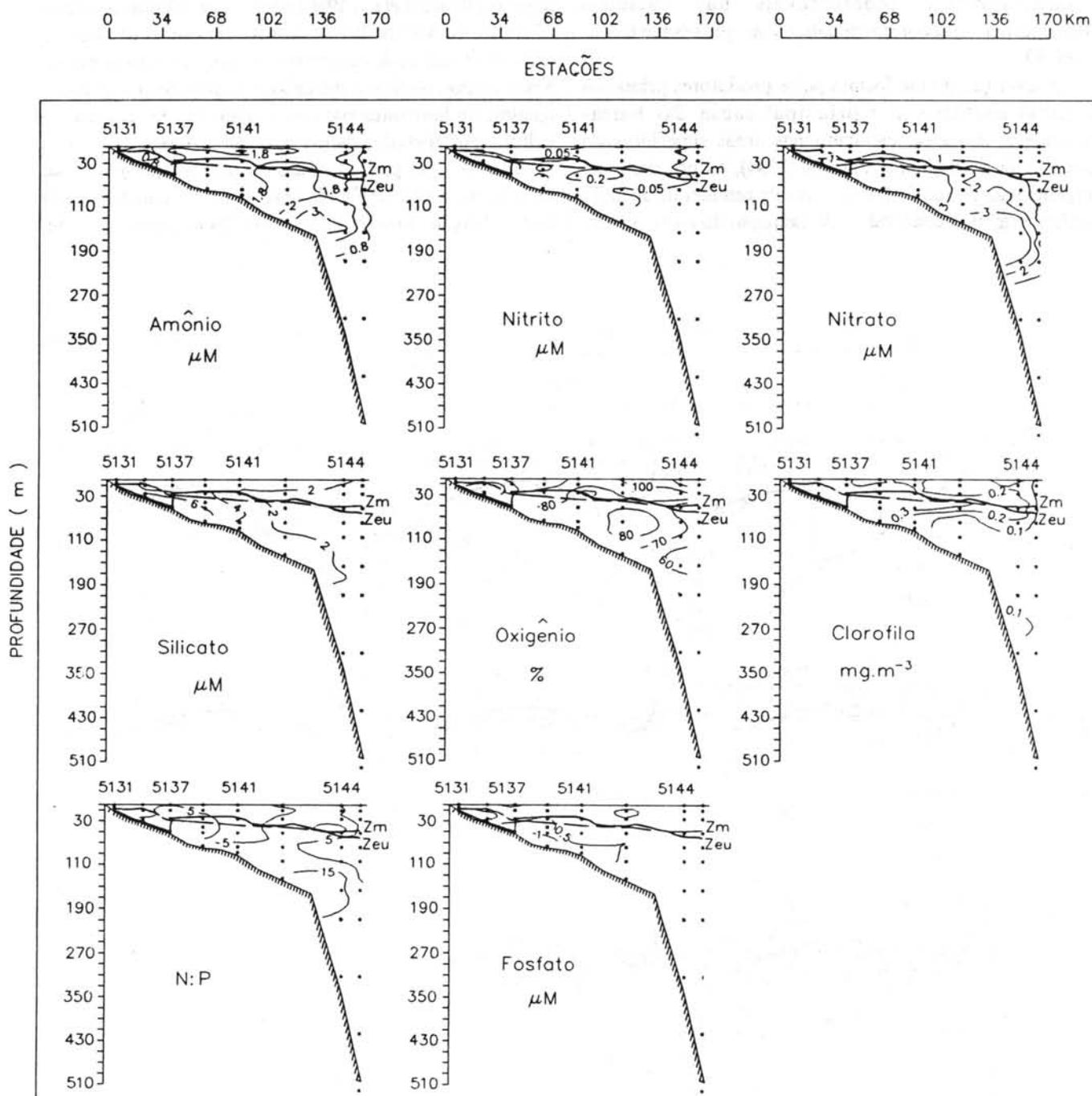


Fig. 11. Jul/87 - Radial C. Isolinhas de distribuição vertical dos parâmetros analisados. Zm: profundidade da camada de mistura; Zeu: profundidade da zona eufótica.

0,1  $\mu\text{M}$  P- $\text{PO}_4$  principalmente na AC e na AT. Este fato redonda num aumento significativo da razão N:P e não raro, quando o teor de fosfato é indetectável,  $\text{N:P} = \infty$ .

Pela Tabela 2 observa-se que não há diferenças significativas entre os valores médios de N:P nessas duas massas de água e nas duas épocas do ano (2,1:1 a 9,7:1 na AC e 2,6:1 a 9,9:1 na AT), porém para uma mesma estação do ano, as diferenças interanuais são grandes. A interpretação dos resultados quanto ao grau de limitação das populações presentes, quer por nitrogênio, quer por fósforo, torna-se difícil devido aos problemas na análise desses nutrientes, quando em concentrações muito baixas. Na ACAS, onde os teores do fosfato e das formas nitrogenadas estão, em geral, acima dos limites críticos de detecção pelas técnicas analíticas utilizadas, os resultados da razão N:P são mais coerentes e confiáveis (Tab. 3). No

verão, quando  $Z_m \ll Z_{eu}$ , as camadas superiores da ACAS apresentam valores (1,6:1 a 6,6:1) que não diferem daqueles da AC e da AT. Em profundidades mais elevadas, sob condições de radiação luminosa limitante ou mesmo abaixo da zona eufótica, os valores médios (10,2:1 a 21,6:1) são significativamente maiores do que aqueles citados acima.

Na região de Ubatuba, há poucos dados publicados sobre os valores da razão N:P. Na área da Enseada das Palmas, Braga (1989) encontrou na quase totalidade das amostras (principalmente AC), valores menores do que 10,0:1, considerando somente as formas inorgânicas de nitrogênio. Ambrósio (1989) observou na mesma área, valores menores do que 1,0:1 em 50% das amostras analisadas; somente um valor mais elevado (15,7:1) foi verificado, quando a menor concentração de fosfato foi

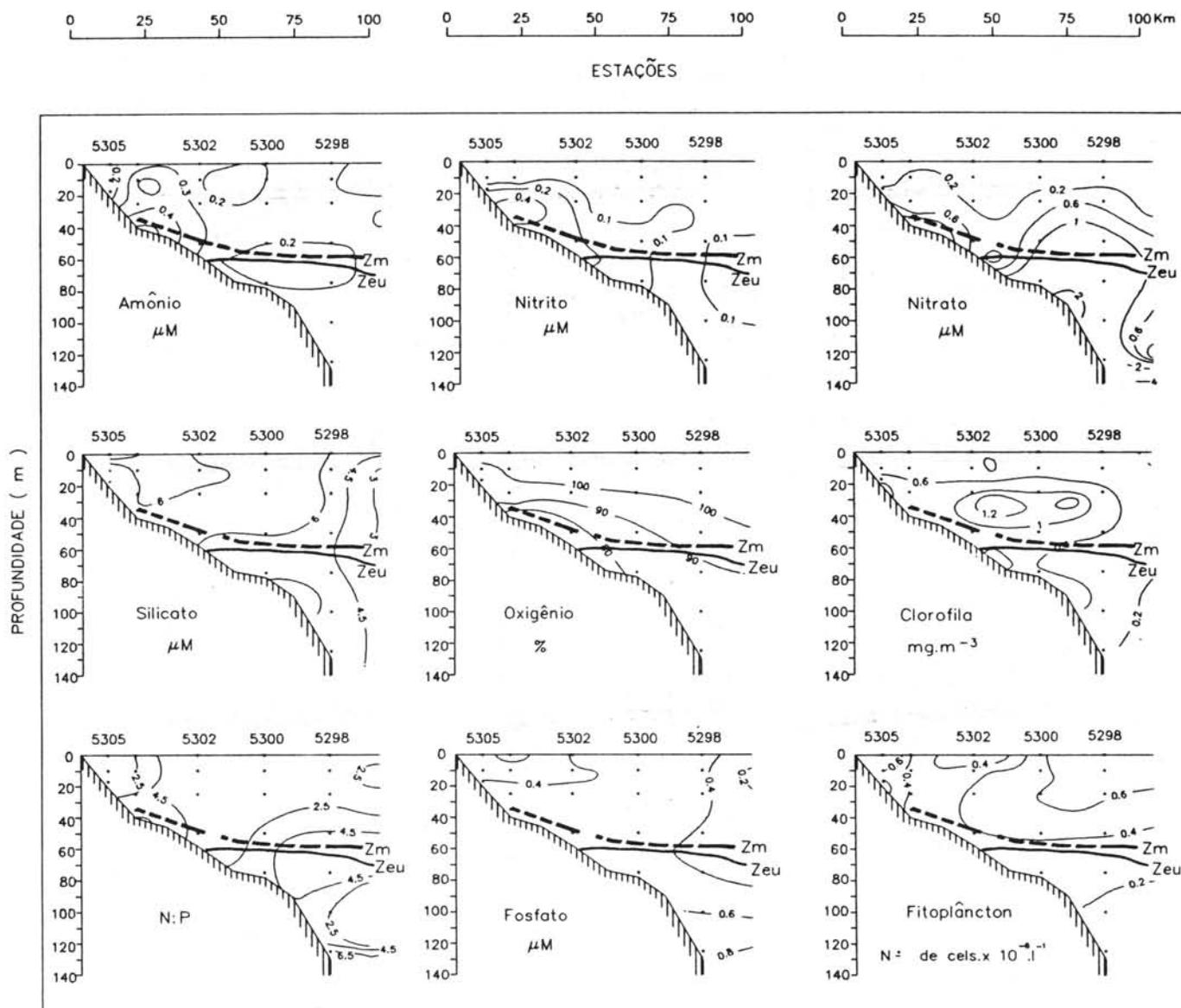


Fig. 12. Jul/88 - Radial C. Isolinhas de distribuição vertical dos parâmetros analisados.  $Z_m$ : profundidade da camada de mistura;  $Z_{eu}$ : profundidade da zona eufótica.

encontrada. Susini-Zillmann (1990) assinalou, na área do domínio interno, valores médios para a coluna de água de 10,8:1, sob a influência da AC, de 6,7:1 a 10,7:1 em presença da ACAS e de 3,3:1 a 4,7:1 sob o predomínio da AT.

O fitoplâncton necessita dos elementos nitrogênio e fósforo na razão atômica aproximada de 15:1 (Redfield, 1958). Os valores menores dessa razão indicam limitação por nitrogênio e inversamente, valores mais elevados, limitação por fósforo. Entretanto, tem-se reconhecido que apesar da razão de 15:1 ser freqüente em muitas massas de água analisadas (Spencer, 1975) grandes desvios nos valores dessa razão ocorrem em diferentes áreas, desde estuarinas (eutróficas) até oceânicas (oligotróficas). Segundo Howart (1988), os processos biogeoquímicos que atuam na coluna de água e nos sedimentos alteram a

razão N:P. Na coluna de água, os organismos do zooplâncton eliminam pelotas fecais, ricas em nitrogênio, que apresentam altas taxas de afundamento. Os nutrientes solúveis excretados pelo zooplâncton levam ainda a uma maior disponibilidade de fósforo em relação ao nitrogênio (Lehman, 1984). No sedimento, o fluxo de nutrientes dissolvidos remineralizados para a massa de água subjacente é menor para o nitrogênio do que para o fósforo (Boynton *et al.*, 1980). Parte do nitrogênio é perdido através dos processos de nitrificação e denitrificação, enquanto que o fósforo remineralizado é liberado quantitativamente do sedimento para a coluna de água.

A exaustão do íon nitrato nas camadas superiores da zona eufótica, resultando nos baixos valores da razão N:P corroboram as observações dos autores acima e a limitação

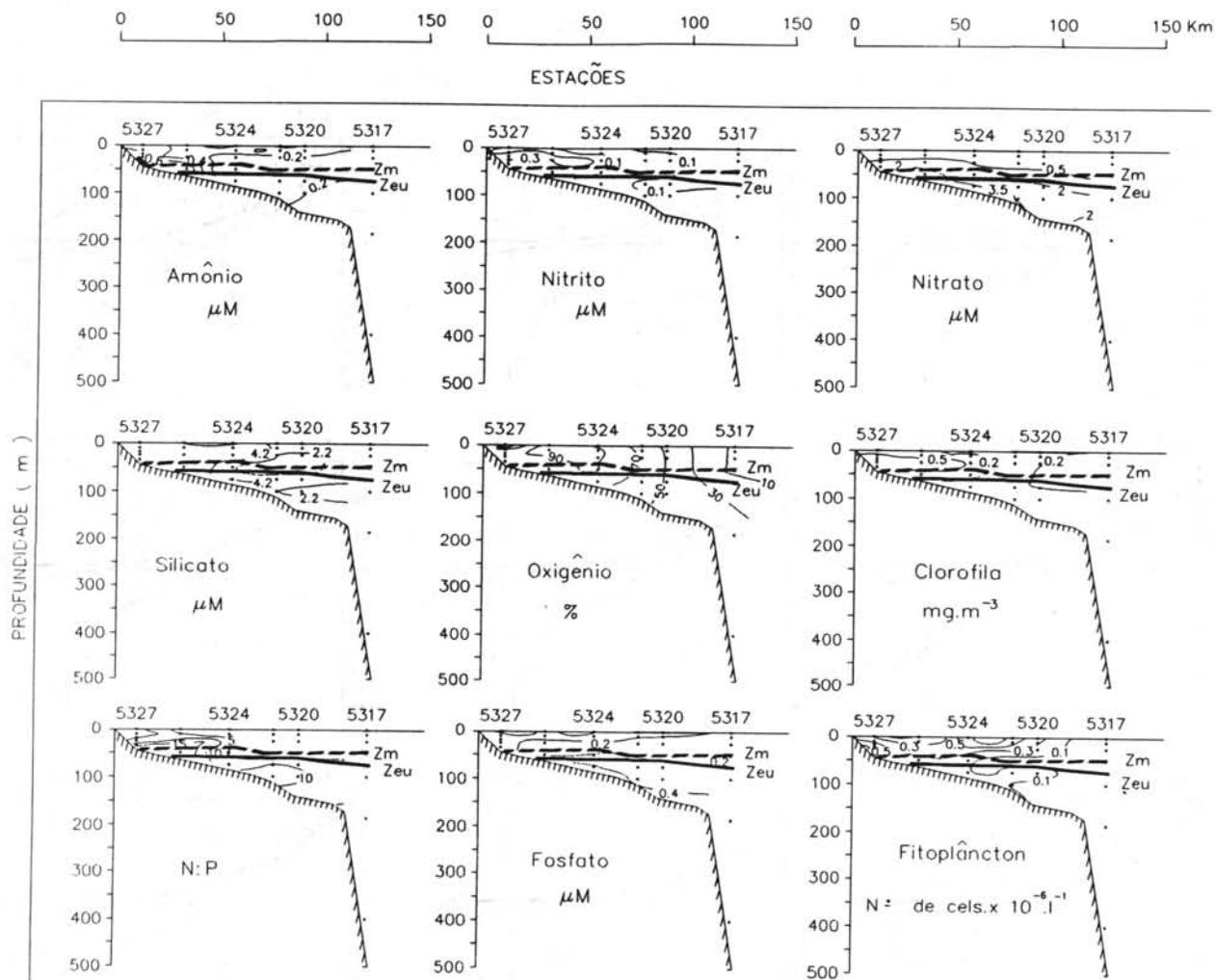


Fig. 13. Jul/88 - Radial E. Isolinas de distribuição vertical dos parâmetros analisados. Zm: profundidade da camada de mistura; Zeu: profundidade da zona eufótica.

da biomassa fitoplanctônica por nitrogênio nessas águas tem sido amplamente confirmada por trabalhos experimentais (Teixeira & Vieira, 1976; Teixeira *et al.*, 1986; Aidar *et al.*, dados não publicados).

### Clorofila-a

A biomassa do fitoplâncton, em termos de concentração de clorofila-a é pequena na camada de mistura. Na AC, os valores médios variaram de 0,31 a 0,82 mg.m<sup>-3</sup> no verão e de 0,53 a 1,07 mg.m<sup>-3</sup> no inverno (Tab. 2). Não foi verificado nenhum padrão sazonal de distribuição, podendo as concentrações médias encontradas no verão ser estatisticamente menores (em 1986), maiores (em 1987) ou iguais (em 1988) àquelas obtidas no inverno.

Na AT, as médias observadas no verão foram de 0,06 a 0,25 mg.m<sup>-3</sup> e no inverno, de 0,31 a 0,37 mg.m<sup>-3</sup> (Tab. 2). Ao contrário da AC, como regra geral, houve um padrão de distribuição de clorofila-a na AT ao longo do ano, isto é, seus valores foram sempre maiores no inverno do que no verão.

Considerando-se as duas massas de água (AC e AT) e as duas épocas do ano (verão e inverno), as concentrações de clorofila-a na AC foram significativamente maiores do que na AT, tanto no inverno quanto no verão. Isto significa que há um decréscimo da biomassa fitoplanctônica da costa em direção ao mar aberto.

Durante o inverno, o limite inferior da camada de mistura (Zm) é mais profundo, coincidindo aproximadamente, com o limite inferior da zona eufótica (Figs 10-13). As concentrações dos nutrientes dissolvidos na camada de mistura são baixas, como discutido acima, especialmente em relação ao íon nitrato. A rápida regeneração "in situ" do íon amônio, via microheterótrofos, cuja densidade é elevada (Mesquita, neste volume) ou através da excreção do zooplâncton, gera uma fonte contínua desse nutriente para o fitoplâncton, que mantém uma baixa biomassa às expensas da chamada produção regenerada. Por outro lado, processos de mistura turbulenta na coluna de água ou correntes de maré podem promover a ressuspensão dos nutrientes acumulados por regeneração, ao nível do sedimento. Este fenômeno pode ser observado principalmente na área do domínio interno, pela formação de nutriclinas bem evidentes para alguns nutrientes, em especial, para o íon nitrato. Quaisquer formas de nitrogênio inorgânico regenerado (mesmo nitrato) liberadas pelo sedimento para a zona eufótica levam, por definição, a uma produção regenerada (Paasche, 1988), responsável pelo posterior aumento da biomassa fitoplanctônica (Hayward & Mantyla, 1990).

O processo de enriquecimento da coluna de água em nutrientes, a partir do sedimento, parece ser freqüente e é o fator mais importante para o aumento da biomassa do fitoplâncton nerítico, na região de Ubatuba. Durante os invernos, com a coluna de água mais homogênea, sob o ponto de vista físico (principalmente em 1986/87), os valores máximos de clorofila-a em subsuperfície ("subsurface chlorophyll-a maximum") ocorreram geralmente entre 5 e 20 metros de profundidade. Esses valores foram em média 1,6 a 2,5 vezes maiores do que aqueles observados na superfície. Em jul/88, com uma estrutura física da coluna de água mais complexa (ver p. 14), levando a um maior grau de estabilidade vertical, o valor médio de clorofila-a em subsuperfície foi mais elevado, i.e., 4,6 vezes maior do que na superfície. No entanto, em muitas radiais (principalmente em jul/86) as concentrações máximas de clorofila-a foram observadas em superfície, nas estações mais próximas à costa. Na ausência de um aporte contínuo de nutrientes a partir do sedimento, quando as concentrações de nitrato na massa de água já estão muito baixas, pode-se observar núcleos de biomassa mais elevados do fitoplâncton (Fig. 12, estação 5302), ainda não aproveitados pelos herbívoros.

No domínio externo, dois processos parecem ser responsáveis pela eutrofização da zona eufótica, dentro da camada de mistura, no inverno. O primeiro deles, já discutido na p. 18, é a difusão iônica dos nutrientes através da termoclina, processo este bastante conspícuo para o íon nitrato (Fig. 12). As águas costeiras (AC) predominantes à profundidade de 25 m (estação 5300), apresentaram 1,30 mg.m<sup>-3</sup> de clorofila-a, sob a ação ainda atuante da difusão de nitrato, para as camadas superiores. O segundo processo relaciona-se à presença de vórtices ciclônicos descritos por Castro Filho *et al.* (1987). Nessas condições, como a água de fundo mais fria tende a aflorar na superfície, o limite inferior da Zm é deslocado para camadas mais rasas (Figs 10, 14b). A nutriclina que se sobrepõe à termoclina, também se eleva na coluna de água, propiciando o aumento da biomassa do fitoplâncton. A ocorrência do fenômeno episódico dos vórtices foi observada também no verão (Figs 3, 8, 14a) e parece ocorrer independentemente da época do ano, sendo de difícil previsão. Suas conseqüências biológicas, a nível da cadeia alimentar, desde sua formação à sua dissipação, merecem ser estudadas no futuro.

Na área do domínio externo, no inverno, os valores máximos de clorofila-a em superfície foram observados nas profundidades de 25 a 50 m; esses valores foram, em média, 1,4 a 2,8 vezes maiores do que em superfície. Mais ao largo, em colunas de água na camada de mistura sob o predomínio da AT, a biomassa do fitoplâncton é freqüentemente homogênea.

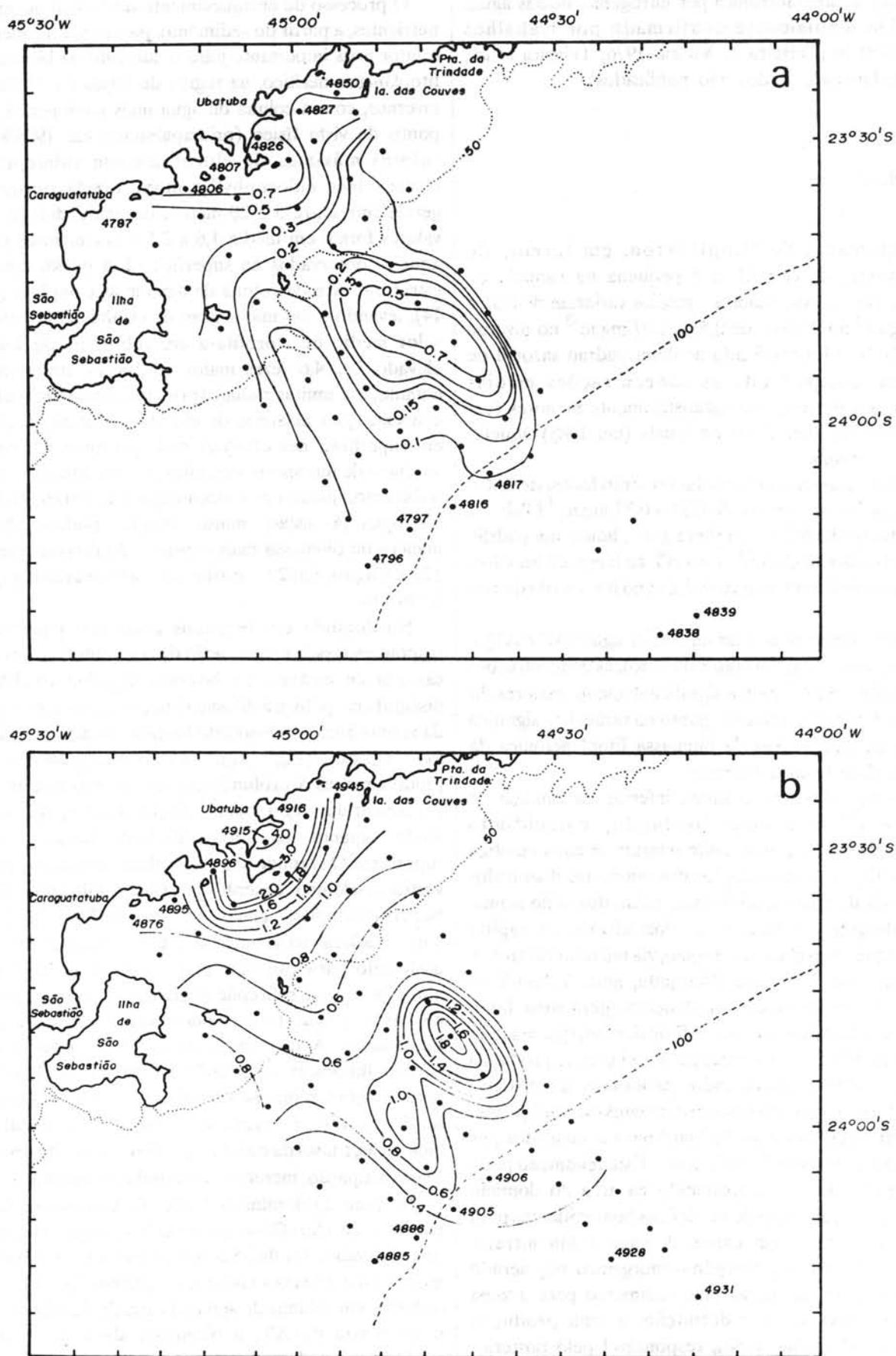


Fig. 14. Distribuição de clorofila-*a* (mg.m<sup>-3</sup>) na superfície em dez/85 (a) e em jul/86 (b).

Desta forma, como descrito acima, a camada de mistura, relativamente profunda durante o inverno e caracteristicamente oligotrófica, pode sofrer uma eutrofização natural decorrente de agentes climáticos (vento, principalmente) que atuam sobre os processos físicos da coluna de água, em cada local.

Durante o verão, a Zm é pouco profunda ou mesmo inexistente (Figs 3-9). Na maioria dos casos, a termoclina inicia-se na superfície, indicando intensa intrusão da ACAS sobre a plataforma continental. A profundidade da Zeu não mostra diferenças significativas em relação ao inverno. As águas da ACAS, ricas em nutrientes, fluem para as camadas mais iluminadas da zona eufótica. Porém, tanto nas áreas do domínio interno quanto externo, a influência do sedimento, como fonte suplementar de nutrientes, pode ser facilmente observada (Figs 4, 5, 7, 9). Neste caso, a distinção entre a produção regenerada e a produção nova (devida a entrada de íon nitrato novo no sistema) torna-se difícil (Paasche, 1988).

O conteúdo de clorofila-*a* na ACAS, desde as camadas profundas até as de subsuperfície, é altamente variável (Tab. 3). Nas camadas abaixo da zona eufótica, os valores médios de verão ( $0,17 - 0,36 \text{ mg.m}^{-3}$ ) e os de inverno ( $0,11 - 0,25 \text{ mg.m}^{-3}$ ), apresentaram diferenças significantes apenas em 1988. Ao atingir a zona eufótica, sob condições de luz limitante, as concentrações médias de verão foram de  $0,67$  a  $2,77 \text{ mg.m}^{-3}$ , significativamente superiores aquelas verificadas abaixo da zona eufótica. Nestas colunas de água fortemente estratificadas, os valores máximos de clorofila-*a* em subsuperfície foram, em média de 5,1 a 6,5 vezes maiores do que aqueles obtidos na superfície, no domínio interno e de 3,3 a 5,7 vezes maiores do que os de superfície, no domínio externo. Uma concentração máxima de  $14,7 \text{ mg.m}^{-3}$  foi encontrada na estação 5417, a 18 m de profundidade (Fig. 9), valor este treze vezes maior do que o obtido na AC, na superfície; na estação 4809 (lat.  $23^{\circ}39'S$ ; long.  $45^{\circ}03'W$ , dez/1985), um valor de  $6,42 \text{ mg.m}^{-3}$  de clorofila-*a* foi encontrado a 30 m de profundidade, cerca de 18 vezes maior do que aquele verificado em superfície.

Estas altas concentrações de clorofila-*a* em subsuperfície, podem ser devidas à adaptação fisiológica do fitoplâncton sob radiação luminosa limitante, às alterações na composição específica do fitoplâncton ou ainda à clorofila-*a* detrital proveniente do sedimento, no caso de amostragens nas proximidades do fundo.

Nas camadas superiores da zona eufótica, em subsuperfície, ainda sob o predomínio da ACAS, os valores médios de clorofila-*a* variaram de  $0,69$  a  $1,37 \text{ mg.m}^{-3}$ ; porém, freqüentemente, as concentrações foram muito baixas, próximas de zero. Nestas camadas superiores

foi também detectada a completa exaustão do nitrogênio, na forma de nitrato.

A alta concentração do íon nitrato é uma das características químicas mais marcantes da ACAS na sua origem. No seu movimento ascendente para a superfície e em ausência de suprimento de nitrato a partir do sedimento, a ACAS sofre um decréscimo progressivo na concentração desse íon. Segundo Marra *et al.* (1990), a remoção de cerca de  $1,0 \mu\text{M}$  de nitrato da água gera a produção de aproximadamente  $1,0 \text{ mg.m}^{-3}$  de clorofila-*a*. Pelos resultados aqui verificados parece intrigante o fato de que na ACAS, em camadas de subsuperfície, a exaustão do íon nitrato da água não se traduza em um correspondente aumento da biomassa fitoplanctônica.

Katsuragawa *et al.* (neste volume) observaram que as maiores densidades de organismos zooplanctontes, ocorridas durante o verão, foram devidas a presença de salpas (*Thalia democratica*). A eutrofização sazonal da coluna de água decorrente da intrusão da ACAS sobre a plataforma continental propicia as condições necessárias ao rápido desenvolvimento de grandes cardumes de salpas, organismos reconhecidamente oportunistas (Alldredge, 1982). O aparelho filtrador da *Thalia democratica* remove da água "partículas" com 2 a  $32 \mu\text{m}$  de tamanho, rápida e eficientemente, em águas costeiras eutrofizadas (Deibel, 1985), podendo apresentar um tempo de geração de 48 horas (Heron, 1972). Indubitavelmente, as altas taxas de remoção do fitoplâncton da água por estes filtradores gelatinosos pode reduzir drasticamente o "standing-stock" do fitoplâncton, antes que populações de outros herbívoros possam explorá-la (Alldredge, 1982). A ocorrência simultânea da eutrofização das águas costeiras de Ubatuba pela intrusão de águas profundas da ACAS e do desenvolvimento de densos cardumes de salpas pode explicar a dissipação dos florescimentos do fitoplâncton, nas águas de subsuperfície.

### Distribuição do fitoplâncton

Para o estudo quali-quantitativo do fitoplâncton foram enumerados os fitoflagelados ( $< 20 \mu\text{m}$ ) pertencentes às classes Chlorophyceae, Prasinophyceae, Haptophyceae (exceto os cocolitoforídeos), Chrysophyceae (exceto os silicoflagelados) e Chryptophyceae. Considerou-se também as mônadas, ou seja flagelados que já perderam seus flagelos. Os fitoflagelados constituem um grupo de difícil classificação, visto que a maioria deles não ultrapassa  $10 \mu\text{m}$ . Foram, ainda, contados e identificados, na medida do possível, as diatomáceas (Bacillariophyceae), os dinoflagelados (Dinophyceae), os cocolitoforídeos (Haptophyceae), os silicoflagelados (Chrysophyceae), as cianobactérias filamentosas (Cyanophyceae) e as euglenofíceas (Euglenophyceae).

Em termos de número total de células, o maior "standing - stock" com  $4.172 \times 10^3$  céls.  $l^{-1}$  (Fig. 9) foi detectado em dez/88 na estação 5417, a 10 m de profundidade, abaixo da Zm, correspondendo a um alto valor de clorofila-*a* ( $4,8 \text{ mg.m}^{-3}$ ).

Neste período, houve uma forte intrusão de ACAS chegando nas estações mais costeiras até 5 e 10 m de profundidade. A 18 m de profundidade, na mesma estação, encontrou-se um alto valor de clorofila-*a* ( $14,7 \text{ mg.m}^{-3}$ ), sem no entanto haver um correspondente alto "standing - stock" ( $1.478 \times 10^3$  céls. $ml^{-1}$ ). Provavelmente esta grande biomassa seja devida à alta quantidade de clorofila-*a* existente por célula, decorrente de sua adaptação a baixas intensidades luminosas.

Outro "standing-stock" máximo foi observado na estação 4979 em dez/86 com  $3.597 \times 10^3$  céls. $l^{-1}$  a 34 m de profundidade (Fig. 4). Nesta profundidade, a luz seria um fator limitante. Deve-se levar em conta que, com raras exceções, estes máximos são dados por fitoflagelados; muitos destes organismos são heterótrofos cuja detecção

só é possível em microscopia de epifluorescência. Apesar desta heterotrofia, no entanto, muitas vezes o "standing-stock" acompanhou os valores de biomassa medidos por clorofila-*a* com máximos em subsuperfície (vide p. 29).

Os fitoflagelados (Figs 15, 16, 17 e 18) constituíram-se no grupo dominante e, em realidade, seus máximos acompanharam aqueles do fitoplâncton total. Considerando-se todos os períodos estudados, em média perfizeram de 82 a 87% do fitoplâncton total. O maior valor foi obtido em dezembro de 1988 na estação 5417, a 10 m de profundidade com  $3.504 \cdot 10^3$  céls. $l^{-1}$ . Devido à sua alta relação área/volume, decorrente de seu diminuto tamanho, os fitoflagelados necessitam de menos nutrientes do que organismos maiores para sua sobrevivência (Collier & Murphy, 1952), sendo característicos de águas oligotróficas, principalmente em regiões tropicais e subtropicais. Sassi & Kutner (1982), Susini-Zillmann (1990) e Metzler (1991) também encontraram estes organismos sempre como o grupo

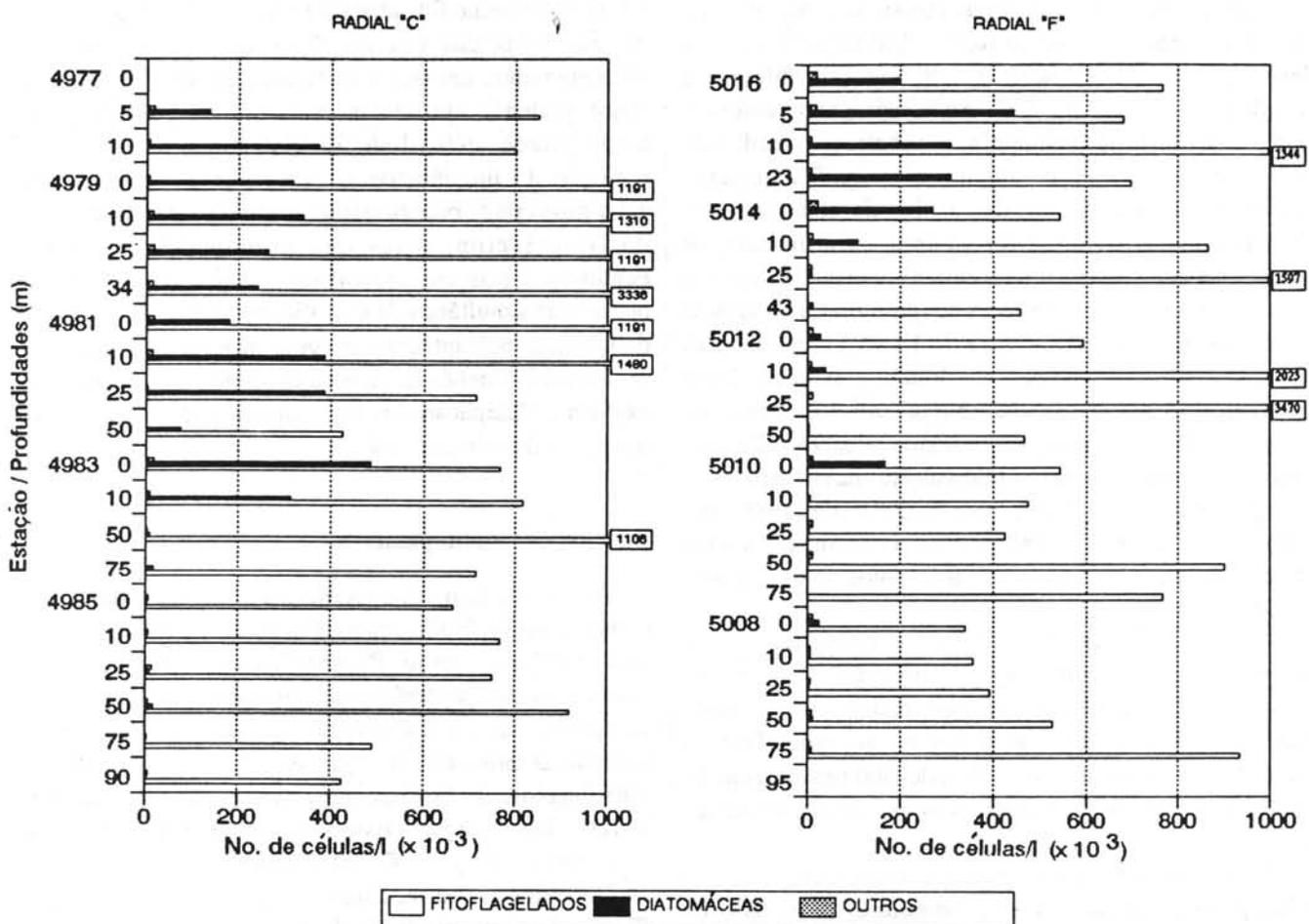


Fig. 15. Distribuição dos grupos de fitoplâncton no período de dez/86.

dominante na região de Ubatuba. Brandini (1985) encontrou os fitoflagelados dominando na Baía de Paranaguá porém apenas no inverno, estação seca caracterizada por deficiência em nitrogênio inorgânico.

Em geral, os fitoflagelados foram mais abundantes próximos à costa e subsuperfície, declinando em número com o aumento da profundidade, ou seja, além da zona eufótica, e geralmente com o afastamento da costa.

Diatomáceas (Figs 15,16,17 e 18) seguiram-se em abundância aos fitoflagelados, também com valores mais altos nas estações mais próximas à costa, porém, com rápido declínio nas mais afastadas.

Segundo Furnas & Mitchell (1986) é comum o crescimento de diatomáceas em regiões enriquecidas. Nesta pesquisa, na verdade, as intrusões da ACAS se deram geralmente a profundidades maiores do que 25 m, quando a luz era limitante para o crescimento das mesmas, apesar dos altos valores de nitrogênio. Houve exceção, no

entanto, na estação 5417 dez/88, a 5 m de profundidade; com a intrusão da ACAS, o número de diatomáceas chegou a  $1000 \times 10^3 \text{ céls.l}^{-1}$ . Pelas Figuras 15 a 18 pode-se verificar que, geralmente, os valores foram bem maiores nas estações mais rasas próximas à costa e durante o verão; em jul/87, inverno portanto, o número de diatomáceas  $\text{l}^{-1}$  foi bem menor que nos verões. Populações de fitoplâncton durante o inverno, que é um período de não intrusão de águas mais ricas na zona eufótica, são sempre dominadas por pequenas células (Furnas & Mitchell, *op. cit.*).

Entre as diatomáceas, o gênero *Nitzschia* pertencente ao grupo *Pseudo-nitzschia* (*N. delicatissima*, *N. pugens*, *N. seriata*), assim como o grupo *Nitzschia* (*N. closterium* e *N. longissima*) com espécies de difícil identificação ao microscópio óptico, apareceram praticamente sempre em todas as amostras, mas nem sempre foram as espécies mais abundantes. O gênero *Nitzschia* apresentou um máximo de  $269 \times 10^3 \text{ céls.l}^{-1}$ ; foi suplantado em número

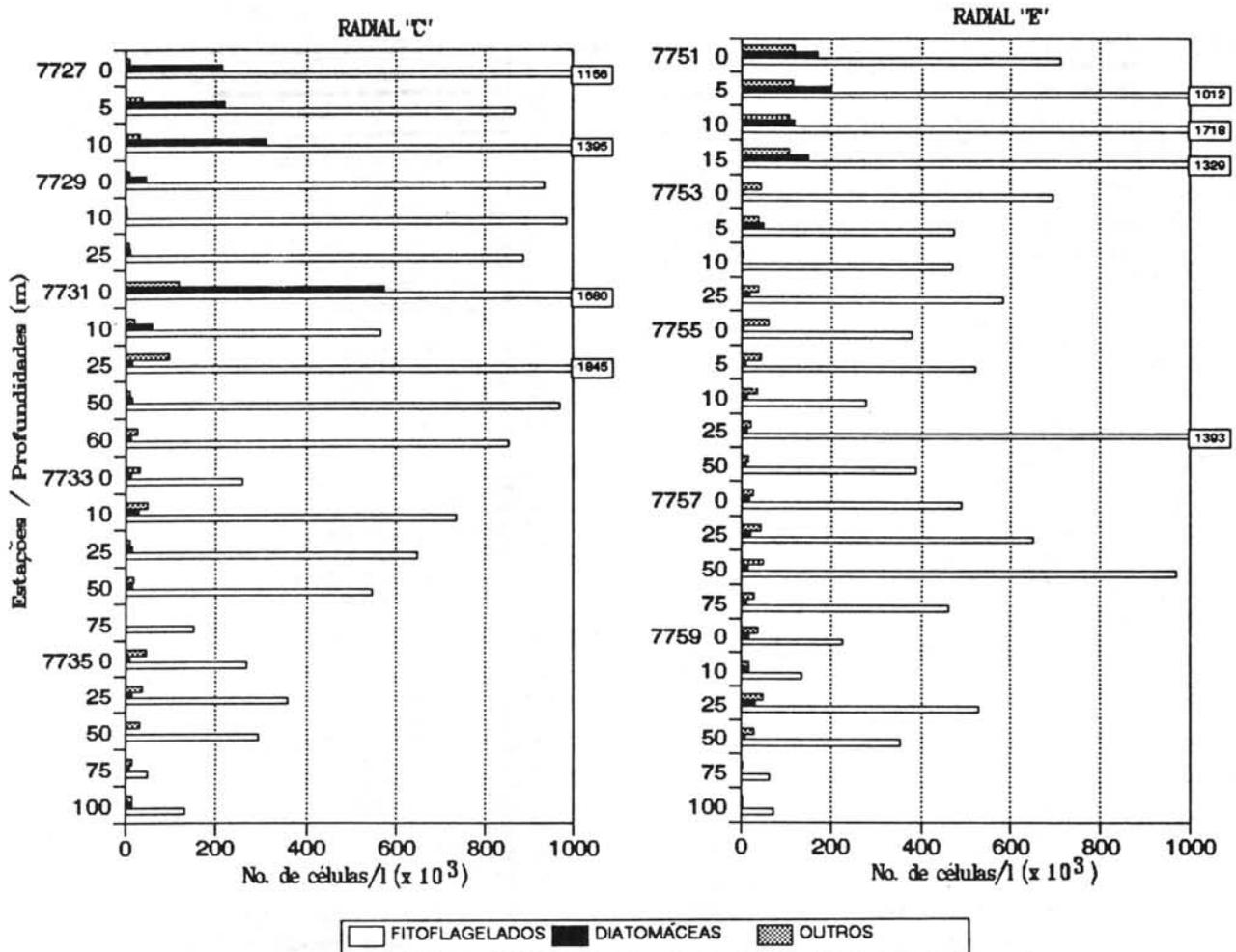


Fig. 16. Distribuição dos grupos de fitoplâncton no período de dez/87.

por *Leptocylindrus danicus* com  $343 \times 10^3$  céls.l<sup>-1</sup>. *Rhizosolenia fragilissima* também foi abundante chegando a um máximo de  $273 \times 10^3$  céls.l<sup>-1</sup>. Susini-Zillmann (1990) encontrou resultados semelhantes em suas pesquisas em Ubatuba.

Além destas diatomáceas foram classificadas *Asterionella glacialis*, *Bacteriastrium delicatulum*, *Cerataulina pelagica*, *Chaetoceros* spp, *Corethron criophilum*, *Coscinodiscus concinnus*, *Cyclotella stylonum*, *Dactyliosolen mediterraneus*, *Diploneis* sp, *Ditylum brighwellii*, *Guinardia flaccida*, *Hemiaulus sinensis*, *Leptocylindrus minimus*, *Odontella sinensis*, *Rhizosolenia alata*, *Rhizosolenia delicatula*, *Rhizosolenia imbricata*, *Rhizosolenia setigera*, *Rhizosolenia stolterfothii*, *Skeletonema costatum*, *Synedra* sp, *Thalassionema nitzschioides*, *Thalassiosira decipiens*, *Thalassiosira subtilis*, *Thalassiothrix mediterranea*. As diferentes espécies não mostraram um padrão de distribuição nítido.

De maneira geral, como já observado por Soares (1983) e Brandini (1986), as diatomáceas necessitam de maiores concentrações de nutrientes para sobreviver e, portanto, são mais escassas em águas oligotróficas, principalmente se afetadas pela AT. Segundo Lins da Silva (1991), o microplâncton clássico é representado pelas diatomáceas e dinoflagelados que contribuem pouco para a biomassa fitoplanctônica. Nesta pesquisa as diatomáceas compreenderam entre 8 e 12 % da densidade de fitoplâncton total. Podem, no entanto, formar grandes florescimentos como já aconteceu com a espécie *Coscinodiscus concinnus* em Ubatuba (dados não publicados). Segundo Silver & Alldredge (1981), um florescimento de diatomáceas na fase de declínio forma agregados. Estes agregados aumentam a velocidade de afundamento das células, possibilitando às diatomáceas deixar a camada superficial empobrecida em nutrientes e sobreviver na zona afótica até o próximo período de crescimento (Smetacek, 1985).

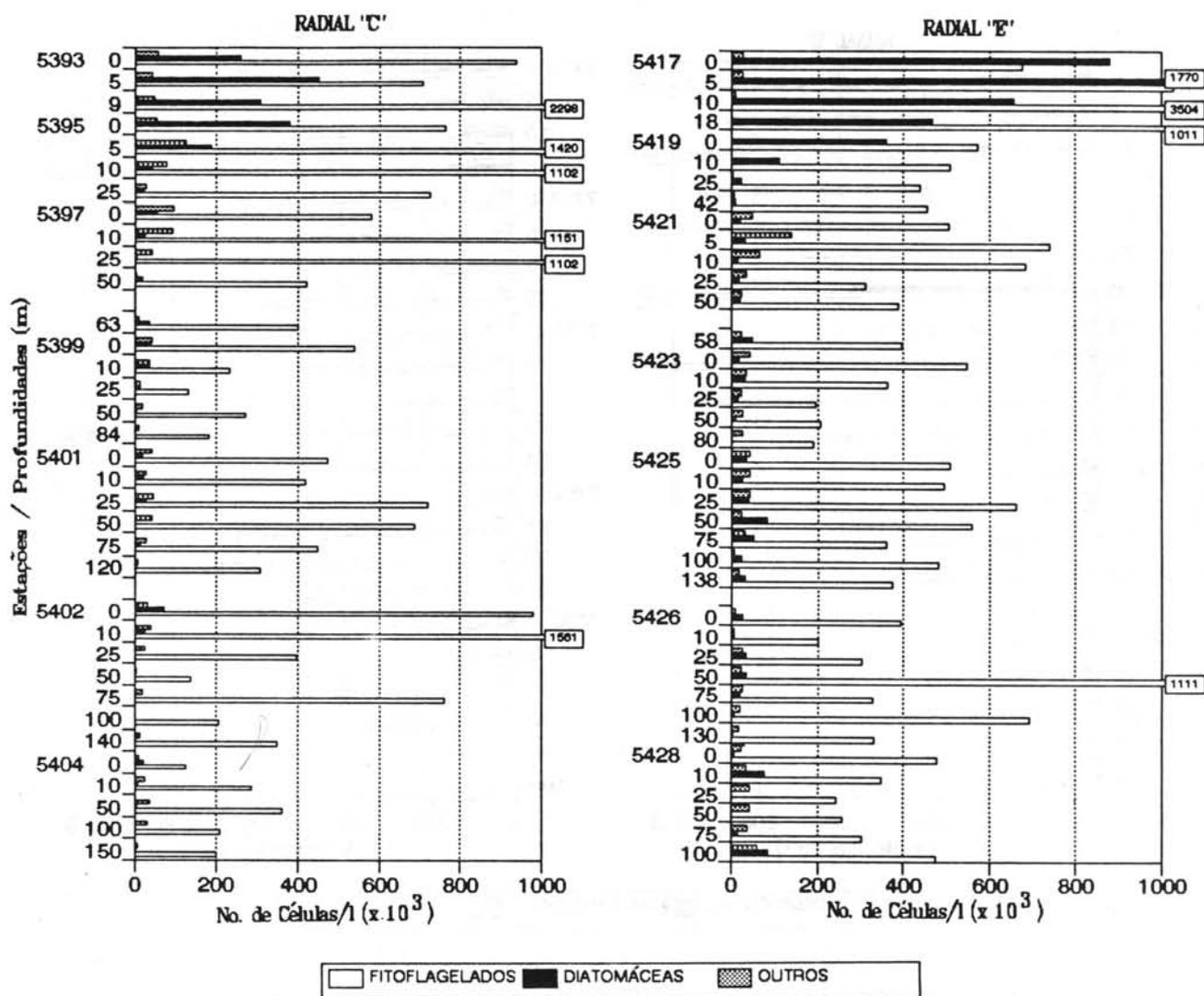


Fig. 17. Distribuição dos grupos de fitoplâncton no período de dez/88.

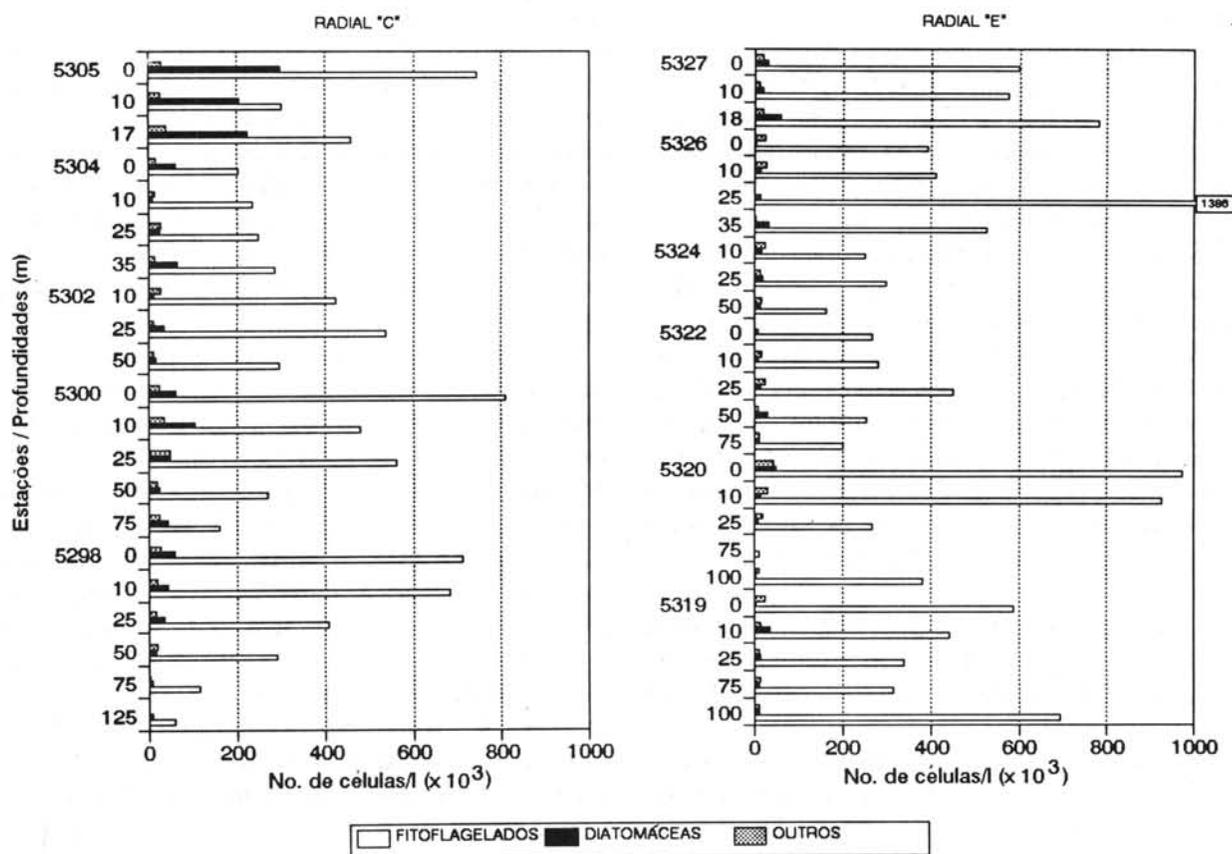


Fig. 18. Distribuição dos grupos de fitoplâncton no período de jul/88.

Os dinoflagelados, cocolitoforídeos, silicoflagelados, cianobactérias filamentosas e euglenofíceas apareceram em quantidades muito pequenas dentro do cômputo geral. Todos somados compreenderam de 1 a 5 % do fitoplâncton total. Foram agrupados como "outros" nas Figuras 15 a 18. Dos grupos acima citados, dinoflagelados e cocolitoforídeos foram os mais abundantes e freqüentes.

O máximo de dinoflagelados apareceu em dez/88 com  $71 \times 10^3 \cdot l^{-1}$ , a 5 m, na estação 5395. Geralmente foram mais abundantes neste período, quando a ACAS aflorou, predominando nas estações próximas à costa e diminuindo com a profundidade. Nos outros períodos, no entanto, não apresentaram um padrão de distribuição, quer seja com relação à distância da costa ou profundidade. Segundo Smetacek (1988) eles não são uniformemente distribuídos e tendem a se agregar.

Os dinoflagelados apresentaram geralmente as formas nuas pertencentes ao grupo *Gymnodiniales*. Estas, no entanto, ficam bastante disformes após a fixação (Taylor, 1978) e portanto, difíceis de serem identificadas. Entre os carapaçados foram encontrados: *Ceratium furca*, *C. fusus*, *C. tripos*, *Dinophysis caudata*,

*Ebria tripartita*, *Gonyaulax* sp, *Oxytoxum* sp, *Prorocentrum micans*, *Prorocentrum* sp, *Protoperdinium* spp.

Apesar de, nos períodos estudados, os dinoflagelados não serem abundantes, às vezes podem formar florescimentos na região de Ubatuba, como é o caso de *Ceratium furca* (Kutner & Sassi, 1979) e *Pseliodinium vaubanii* (Kutner et al., dados não publicados). Nielsen (1991) mostrou a distribuição do zooplâncton no pastoreio de varias espécies de *Ceratium*, principalmente *C. furca*.

Os cocolitoforídeos foram numericamente superiores, em média, aos dinoflagelados. O maior valor foi encontrado na estação 5421,  $138 \times 10^3$  céls. $l^{-1}$ , em dez/88. A distribuição dos cocolitoforídeos não apresentou um padrão definido. São mais abundantes em águas oceânicas.

Foram classificados: *Calciopappus caudatus*, *Calciosolenia murray*, *Discosphaera* sp, *Emiliania huxleyi*, *Ophiaster hydroideus*, *Rhabdosphaera* sp, *Siracosphaera* sp, *Umbilicosphaera sibogae*. *Emiliania huxleyi* é a espécie mais comum, com ampla distribuição (Marshall, 1984).

Os silicoflagelados foram pouco representativos e estão reunidos em uma única espécie, *Dictyocha fibula* (Sournia, 1986).

As cianobactérias filamentosas e euglenofíceas foram bastante raras. No entanto, *Oscillatoria erythraea*, comum em mares tropicais e subtropicais (Sournia, 1968) pode formar extensos florescimentos na região (Gianesella-Galvão *et al.*, no prelo). Filamentos de *Nostoc* sp apareceram esporadicamente.

Os ciliados do microzooplâncton foram encontrados em todas as amostras. Apesar de não terem sido enumerados, é conhecido que estes organismos heterotróficos se alimentam abundantemente de fitoflagelados do nano e picoplâncton (Fenchel, 1980). Deste modo, a redução no número destes organismos, pode ser primariamente, devido à herbivoria por parte dos ciliados, do que por organismos maiores. No entanto, como já citado anteriormente (p. 31), as salpas também podem ser responsáveis pela diminuição da biomassa fitoplanctônica.

Uma floração do ciliado *Mesodinium rubrum* (Owen *et al.*, 1992), organismo considerado autótrofo pela sua simbiose com fitoflagelados, já foi assinalada na região.

No contexto geral de "standing-stock" do fitoplâncton, pode-se considerar todos os períodos estudados como tendo uma distribuição em média, homogênea. Apenas em dez/88 houve algumas exceções quando a ACAS chegou às camadas superficiais. Nos outros períodos, quando do predomínio de AC nas estações mais próximas à costa, parece ter havido uma introdução contínua de nutrientes do sedimento para camadas superiores, favorecendo o desenvolvimento do fitoplâncton.

#### Dinâmica das características químicas e da biomassa fitoplanctônica na ACAS

Pela ação de fatores climatológicos e hidrológicos locais, a massa de água profunda da ACAS pode atingir as camadas superficiais. A presença da ACAS, na zona eufótica, em contato com a AC e a AT configura a ocorrência de uma zona frontal ("front") que, por definição, é a interface de massas de água com características físicas, químicas e biológicas distintas (Mann, 1982; Le Fèvre, 1986; Hoepffner *et al.*, 1989).

Ao contrário das regiões onde o processo de ressurgência é um fenômeno contínuo constituindo uma zona frontal permanente (ou quase permanente), na região de Ubatuba os movimentos ascensionais da água profunda, mesmo ocorrendo preferencialmente no verão, são intermitentes. Movimentos de ressurgência e de subsidência podem ser constatados quando amostragens em dias sucessivos são efetuadas (Susini-Zillmann, 1990).

Mesmo sob condições climáticas favoráveis a uma ressurgência da ACAS, sua velocidade de ascensão é pequena (Castro Filho\*, comun. pess.). Em áreas típicas de ressurgência como nas costas oeste dos continentes, todas as alterações químicas e transformações biológicas ocorrem ao longo da corrente de superfície gerada pela ressurgência. No caso de Ubatuba, devido à velocidade de ascensão da ACAS ser pequena e pelo fato dessa massa de água, freqüentemente, não atingir a superfície, todas as alterações e transformações químicas e biológicas se verificam em subsuperfície, isto é, ao longo da coluna de água.

Considerando-se os dados físico-químicos e biológicos da ACAS no seu movimento ascendente, conclui-se que o comportamento de cada variável está intimamente ligado à profundidade de amostragem, às características ópticas de cada coluna de água em particular e à hidrodinâmica local. Foi possível distinguir três padrões de comportamento distintos da ACAS, que permitiram uma classificação didática da dinâmica dos processos químicos e biológicos dessa massa de água (Tab. 3). Esses padrões são descritos abaixo e estão representados esquematicamente na Figura 19.

**ACAS I** - Compreende as amostras tomadas abaixo de 75 m de profundidade, portanto das zonas disfótica e afótica, sob pequena ou nenhuma influência do fundo. Nestas condições, predominam as características químicas e biológicas (relativamente ao fitoplâncton) intrínsecas dessa massa de água de fundo. As concentrações médias de nitrato (5,62-7,05  $\mu\text{M}$ ) e de fosfato (0,43 a 0,65  $\mu\text{M}$ ) e os valores da razão N:P (11,0:1 a 18,4:1) são elevados; os valores médios de nitrito (0,05 a 0,42  $\mu\text{M}$ ), de amônio (2,3 a 11,8 %) e de saturação de oxigênio (72,1 a 83,2 %), são baixos. A concentração de clorofila-*a* é pequena, variando entre 0,11 e 0,36  $\text{mg}\cdot\text{m}^{-3}$ , sendo os menores valores encontrados nos invernos de 1987/88. Estas características acima decorrem do fato de que nestas profundidades, abaixo de 75 m, a produção de matéria orgânica é altamente limitada pela disponibilidade de energia luminosa, preponderando os processos oxidativos e de remineralização do material orgânico detritico, em processo de sedimentação.

**ACAS II** - Quando a ACAS sofre um deslocamento ascendente para a zona eufótica, espalha-se sobre a plataforma continental no domínio interno. As amostras englobadas nesta segunda categoria são provenientes de profundidades, na coluna de água, que variaram de 10 m no domínio interno, a 50 m no domínio externo. As concentrações médias de nitrato (4,65-6,71  $\mu\text{M}$ ) e de fosfato (0,45-0,58  $\mu\text{M}$ ) e os valores da razão N:P (10,2:1 a

(\*) Castro Filho, B. M. de (1991). Instituto Oceanográfico da USP.

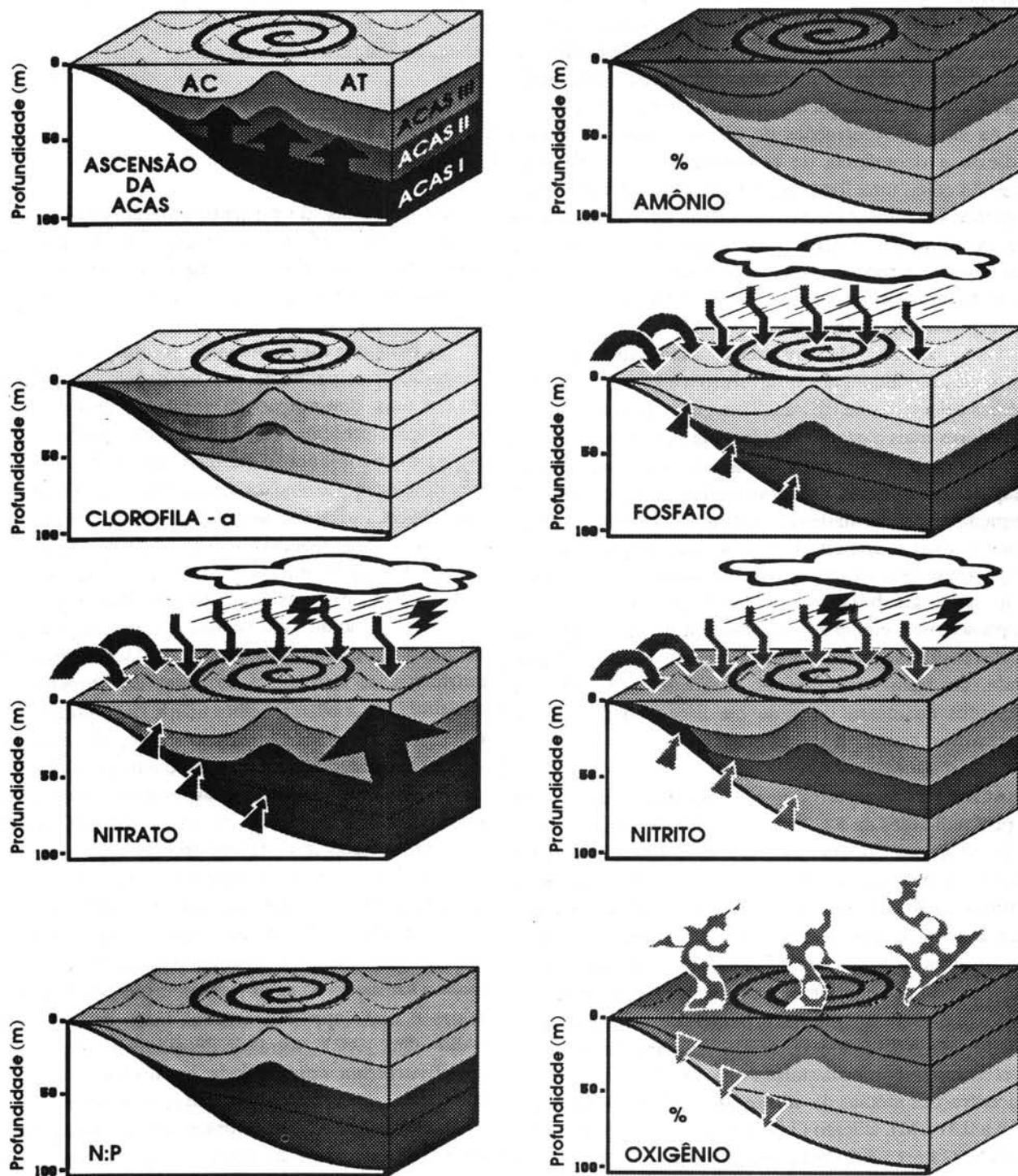


Fig. 19. Esquema do comportamento de diferentes parâmetros estudados, durante o verão.

21,6:1) são elevados e não diferem daqueles observados em ACAS I; os valores relativos do amônio (6,5 a 12,2 %) e de saturação do oxigênio (65,8 a 74,7 %) são, da mesma forma que em ACAS I, baixos. Para esses parâmetros, não há diferenças significativas entre as duas estações do ano. Os valores médios de nitrito (0,09 a 0,082  $\mu\text{M}$ ) e de silicato (3,38 a 5,84  $\mu\text{M}$ ) são altos, diferindo significativamente daqueles encontrados em ACAS I.

As altas concentrações de nitrato, fosfato e silicato indicam a ocorrência de ressuspensão do sedimento, atuando como uma fonte suplementar de nutrientes para a ACAS. Os valores médios de nitrito, significativamente maiores durante os verões, acompanham a variação da clorofila-*a* e parecem resultar muito mais de um processo ativo de excreção de nitrito pelo fitoplâncton, do que da ressuspensão de sedimento.

Os valores de clorofila-*a* associados a esses nutrientes são altamente variáveis (0 a 14,7  $\text{mg}\cdot\text{m}^{-3}$ ), com médias calculadas de 0,67 a 2,77  $\text{mg}\cdot\text{m}^{-3}$ , durante o verão. Os valores mais elevados de clorofila-*a*, encontrados nas estações mais próximas da costa, sugerem uma possível adaptação fisiológica das populações de fitoplâncton à pequena disponibilidade de energia luminosa na base da zona eufótica, uma vez que o "standing-stock" do fitoplâncton não se altera significativamente. Por outro lado, as mais baixas concentrações da biomassa fitoplanctônica, em termos de clorofila-*a* e em número de células podem significar uma alta pressão de herbivoria ou ainda, um tempo insuficiente para que as populações presentes na massa de água em ascensão possam se desenvolver, ao atingir a zona eufótica.

**ACAS III** - As amostras aqui agrupadas correspondem às profundidades de 5 a 25 m, dentro do domínio interno e até 50 m, no domínio externo. Esta situação não foi verificada durante os invernos e só ocorre quando a intrusão da ACAS sobre a plataforma é suficientemente intensa para atingir as camadas de subsuperfície, bem iluminadas e aparentemente, sem influência de ressuspensão de sedimento. As concentrações médias de nitrato (0,27-0,80  $\mu\text{M}$ ) são da ordem de dez vezes menores do que em ACAS I e II, tendo sido freqüentemente indetectáveis, da mesma forma que na AC e na AT. As concentrações médias de nitrito (0,12 a 0,30  $\mu\text{M}$ ), fosfato (0,23 a 0,31  $\mu\text{M}$ ), silicato (1,86 a 2,73  $\mu\text{M}$ ) e os valores da razão N:P (1,6:1 a 6,6:1) são baixas e distintas daquelas da ACAS II. Ao contrário do que ocorre em ACAS I e ACAS II, o oxigênio dissolvido (80,2 a 105,1 %) e os valores de amônio, em termos relativos (41,2 a 62,7 %), são elevados e equivalentes aqueles verificados na AC e na AT. As concentrações médias de clorofila-*a* são mais baixas (0,69 a 1,37  $\text{mg}\cdot\text{m}^{-3}$ ) do que em ACAS II.

O rápido desaparecimento do nitrogênio da camada superior da ACAS na zona eufótica e a ocorrência

simultânea de pequena biomassa fitoplanctônica indicam que todo o ciclo de enriquecimento da coluna de água por sais nutrientes, sua absorção, metabolização, transformação em biomassa algal e transferência para consumidores primários, de ACAS I à ACAS III, chega ao seu termo em superfície.

## Conclusões

Os resultados do presente trabalho demonstram, de forma inequívoca, o caráter especial da dinâmica da biomassa fitoplanctônica na região costeira de Ubatuba, decorrente dos processos físicos e químicos peculiares da área.

A biomassa fitoplanctônica apresenta-se usualmente limitada, principalmente por nitrogênio. Esta limitação leva a uma diminuição da razão de crescimento das populações presentes (Goldman *et al.*, 1979) e as formas do nano-picoplâncton melhor adaptadas a explorar eficientemente as baixas concentrações de nutrientes disponíveis, tornam-se largamente dominantes (Goldman & Glibert, 1983; Gaeta *et al.*, (a) no prelo). As massas de AC e AT apresentam características de águas oligotróficas em ausência de uma fonte externa de nutrientes. Quando o ambiente é perturbado pela intrusão de águas das camadas profundas da ACAS, ricas em sais nutrientes, as espécies dominantes do fitoplâncton são substituídas por outras melhor adaptadas a competir nesta nova situação. Pode-se esperar então, um aumento da biomassa do fitoplâncton (e da produção primária) porque as novas populações devem apresentar maior razão de produção, sob condições de maior disponibilidade de nutrientes (Gaeta *et al.*, (b) no prelo).

A biomassa fitoplanctônica gerada pelos "fronts" é consumida "in loco", tão logo seja produzida, por grandes cardumes de *Thalia democratica*. O fluxo vertical de material biogênico das camadas superiores para o fundo, passa a ser mediado pelas pelotas fecais produzidas pelas salpas e que apresentam altas taxas de afundamento (Aldredge, 1982). A grande densidade de invertebrados detritívoros na comunidade bentônica (Pires, 1992) corrobora esta assertiva para a área de Ubatuba.

Aumentos de biomassa foram constatados também nos vórtices gerados pelo encontro de águas de AC e AT, no interior dos quais ocorre ascensão da ACAS, quando a mesma se encontra sobre a plataforma. Mesmo em regiões do domínio externo da plataforma, o efeito desta ascensão resulta em uma  $Z_m \ll Z_{eu}$ , com um núcleo de desenvolvimento do fitoplâncton e aumento da produtividade local.

Por outro lado, florescimentos episódicos de algumas espécies do fitoplâncton como *Mesodinium rubrum* (Owen *et al.*, 1992), *Oscillatoria erythraea*

(Gianesella-Galvão *et al.*, no prelo) e *Coscinodiscus concinnus* têm sido observados.

A detecção destes fenômenos acentuou-se recentemente, em decorrência da maior frequência de amostragens realizadas ao longo do ano, na área. Tais florações, parecem ter uma origem distinta da biomassa produzida pela presença dos "fronts" (como a reintrodução de nutrientes associados a sedimentos ressuspensos por ação de ressacas, por exemplo). A quantificação da produção em todas estas situações particulares e a forma pela qual é aproveitada através da rede trófica, entretanto, deverão ser objeto de estudos futuros.

Todos os fenômenos acima descritos modificam o cenário anterior de conhecimentos sobre a região, em termos de grau de trofia e dinâmica de introdução de nutrientes na zona eufótica. Um enriquecimento por pulsos, quer seja pela ação intermitente da ACAS, pela ocorrência episódica de vórtices ou por fenômenos meteorológicos, parece reger a produtividade da área. Provavelmente, a comunidade biológica deve apresentar mecanismos adaptativos para conseguir aproveitar a produção gerada por estes mecanismos intermitentes.

### Agradecimentos

Os autores agradecem o apoio financeiro da Comissão Interministerial para os Recursos do Mar (CIRM) e do IOUSP ao presente projeto. Ao Prof. Dr Luiz Bruner de Miranda pelas críticas e sugestões no capítulo dedicado à descrição da estrutura física; à Profa Dra Hilda de S. Lima Mesquita pelas inúmeras discussões, críticas e sugestões. Ao Geólogo Arnaldo S. Kutner pela execução dos gráficos no computador. A todos os técnicos da área de plâncton do IOUSP pelo inestimável auxílio nos trabalhos de campo e de laboratório. Às Sras Teresa de Jesus C. da Silva e Sra Mirian Penze pelo trabalho de digitação do texto.

### Referências bibliográficas

- AIDAR, E.; EHRLICH, R.; ASANO, C. S. & SIGAUD, T. C. S. 1991. Variação da composição química do meio de cultura e da bioquímica celular de *Phaeodactylum tricorutum*, em cultivos estanques. Bolm Inst. oceanogr., S Paulo, 39(2):131-139.
- ALLDREDGE, A. L. 1982. The quantitative significance of gelatinous zooplankton as pelagic consumers. In: Fasham, M. J. R., ed. Flows of energy and materials in marine ecosystems. New York, Plenum Press. p.407-433.
- AMBRÓSIO JR, O. 1989. Estudos sazonais sobre a distribuição de alguns fatores físicos, químicos e da clorofila-*a*, na Enseada das Palmas - Ilha Anchieta - Ubatuba - São Paulo. Tese de doutorado. Universidade de São Paulo, Instituto Oceanográfico. 142 p.
- AMINOT, A. & CHAUSSEPIED, M. 1983. Manuel des analyses chimiques en milieu marin. Brest, CNEXO. 376 p.
- BILLEN, G. 1978. A budget of nitrogen recycling in North Sea sediments off the Belgian coast. Estuar. coast. mar. Sci., 7:127-146.
- BOYNTON, W. R.; KEMP, W. M. & OSBORNE, C. G. 1980. Nutrient fluxes across the sediment-water interface in the turbid zone of coastal plain estuary. In: Kennedy, V. S., ed. Estuarine perspectives. New York, Academic Press. p.93-109.
- BRAGA, E. S. 1989. Estudo dos nutrientes dissolvidos nas águas da Enseada das Palmas, Ilha Anchieta (Ubatuba, SP), com ênfase às formas nitrogenadas e contribuição por aportes terrestres e atmosféricos. Dissertação de mestrado. Universidade de São Paulo, Instituto Oceanográfico. 207 p.
- BRANDINI, F. P. 1985. Seasonal succession of the phytoplankton in the Bay of Paranaguá (Paraná State - Brazil). Revta brasil. Biol., 45(4):687-694.
- \_\_\_\_\_. 1986. Hidrografia e características do fitoplâncton da região sueste do Brasil: produção primária, biomassa e composição. Tese de doutorado. Universidade de São Paulo, Instituto Oceanográfico. 110p.
- CASTRO FILHO, B. M. 1990. Estado atual do conhecimento dos processos físicos das águas da plataforma continental sudeste do Brasil. In: SIMPÓSIO DE ECOSISTEMAS DA COSTA SUL E SUDESTE BRASILEIRA: ESTRUTURA, FUNÇÃO E MANEJO, 2., Águas de Lindóia, 1990. São Paulo, Academia de Ciências do Estado de São Paulo. v. 1, p.1-19.
- \_\_\_\_\_; MIRANDA, L. B. de & MYAO, S. Y. 1987. Condições hidrográficas na plataforma continental ao largo de Ubatuba: variações sazonais e em média escala. Bolm Inst. oceanogr., S Paulo, 35(2):135-151.
- COACHMAN, L. K. 1985. Circulation, water masses, and fluxes on the southeastern Bering Sea shelf. Continent. Shelf Res., 5(1/2):23-108.

- COLLIER, A. & MURPHY, A. 1952. Very small diatoms: preliminary notes and descriptions of *Chaetoceros galvestonensis*. Science, N.Y., 136(3518):780-782.
- DEIBEL, D. 1985. Clearance rates of the salp *Thalia democratica* fed naturally occurring particles. Mar. Biol., 86(1):47-54.
- DEMERS, S.; LEGENDRE, L. & THERRIAULT, J. C. 1986. Phytoplankton responses to tidal mixing. In: Bowman, J.; Yentsch, M. & Peterson, W. T., eds. Tidal mixing of plankton dynamics. Berlin, Springer-Verlag. p.1-40.
- DENMAN, K. L. & MIYAKE, M. 1973. Upper layer modification at Ocean Station PAPA: observations and simulation. J. phys. Oceanogr., 4:454-466.
- DUGDALE, R. C. & GOERING, J. J. 1967. Uptake of new and regenerated forms of nitrogen in primary production. Limnol. Oceanogr., 12:196-206.
- EPPLEY, R. W. & HOLM-HANSEN, O. 1986. Primary production in the southern California Bight. In: Eppley, R. W., ed. Plankton dynamics of the southern California Bight. New York, Springer-Verlag. p.176-215.
- FENCHEL, T. 1980. Relation between particle size selection and clearance in suspension feeding ciliates. Limnol. Oceanogr., 25(4):733-738.
- FURNAS, M. J. & MITCHELL, A. W. 1986. Phytoplankton dynamics in the central Great Barrier Reef. I. Seasonal changes in biomass and their relation to intrusive activity. Continent. Shelf Res., 6:363-384.
- GAETA, S. A.; TEIXEIRA, C.; ABE, D. S.; LOPES, R. M. & SUSINI, S. M. (a). Size fractionation of primary production and phytoplankton biomass on inshore waters of the Ubatuba region, Brazil. In: SIMPÓSIO SOBRE OCEANOGRÁFIA, 2., São Paulo, 1991. Anais. Publicação esp. Inst. oceanogr., S Paulo, (11). (no prelo).
- \_\_\_\_\_; ABE, D. S.; METZLER, P. M. & TEIXEIRA, C. (b). Photosynthetic parameters of coastal marine phytoplankton from the Ubatuba region, Brazil. In: SIMPÓSIO SOBRE OCEANOGRÁFIA, 2., São Paulo, 1991. Anais. Publicação esp. Inst. oceanogr., S Paulo, (11). (no prelo).
- \_\_\_\_\_; GIANESELLA-GALVÃO, S. M. F.; COSTA, M. P. de F. & KUTNER, M. B. B. Bloom of *Oscillatoria erythraea* (= *Trichodesmium erythraea* (Ehr.) Kutz) in coastal waters of the southwest Atlantic. In: SIMPÓSIO SOBRE OCEANOGRÁFIA, 2., São Paulo, 1991. Anais. Publicação esp. Inst. oceanogr., S Paulo, (11). (no prelo).
- GOLDMAN, J. C. & GLIBERT, P. 1983. Kinetics of inorganic nitrogen uptake by phytoplankton. In: Carpenter, E. J. & Capone, D. G., eds Nitrogen in the marine environment. New York, Academic Press. p.233-274.
- \_\_\_\_\_; Mc CARTHY, J. J. & PEAVEY, D. G. 1979. Growth rate influence on the chemical composition of phytoplankton in oceanic waters. Nature, Lond., 279:210-215.
- GRASSHOFF, K.; EHRHARDT, M. & KREMLING, K. 1983. Methods of sea water analysis. 2nd revised and extended ed. Wienheim, Verlag Chemie. 419 p.
- HALPERN, D. 1974. Observations of the deepening of the wind mixed layer in the northeast Pacific Ocean. J. phys. Oceanogr., 4:454-466.
- HAYWARD, T. L. & MANTYLA, A. W. 1990. Physical, chemical and biological structure of a coastal eddy near Cape Mendocino. J. mar. Res., 48:825-850.
- HERON, A. C. 1972. Population ecology of a colonizing species: the pelagic tunicate *Thalia democratica*. I. Individual growth rate and generation time. Oecologia, 10:269-293.
- HOEPPFNER, N.; SATHYENDRANATH, S. & PLATT, T. 1989. La productivité des océans: vers une approche dynamique pluridisciplinaire. In: Denis, M. M., ed., Océanologie: actualité et prospective. Marseille, Centre d'Océanologie de Marseille. p.339-366.
- HOLLIGAN, P. M.; PINGREE, R. D. & MARDELL, G. T. 1985. Oceanic solitons, nutrient pulses and phytoplankton growth. Nature, 314(6009):348-350.
- \_\_\_\_\_; WILLIAMS, P. J. LE B.; PURDIE, D. & HARRIS, R. P. 1984. Photosynthesis, respiration and nitrogen supply of plankton populations in stratified, frontal and tidally mixed shelf waters. Mar. Ecol.-Prog. Ser., 17:201-213.
- HOWART, R. W. 1988. Nutrient limitation of net primary production in marine ecosystems. A. Rev. Ecol., 19:89-110.
- JENKINS, W. J. 1988. Nitrate flux into the euphotic zone near Bermuda. Nature, 331:521-523.

- KATSURAGAWA, M.; MATSUURA, Y.; SUZUKI, K.; DIAS, J. F. & SPACH, H. L. 1993. O ictioplâncton ao largo de Ubatuba, SP: composição, distribuição e ocorrência sazonal (1985-1988). *Publção esp. Inst. oceanogr.*, S Paulo, (10):85-121.
- KUTNER, M. B. B. & SASSI, R. 1979. Dinoflagellates from the Ubatuba region (Lat. 23°30'S - Long. 45°06'W, Brazil). *In: INTERNATIONAL CONFERENCE ON TOXIC DINOFLAGELLATE BLOOMS*, 2., Key Biscaine, 1978. *Proceedings*. Taylor, D. L. & Seliger, H. H., eds *Toxic dinoflagellate blooms*. New York, Elsevier. p.169-172.
- LAEVASTU, T. & HAYES, M. L. 1981. *Fisheries oceanography and ecology*. Farham, Fishing News. 199p.
- LANDRY, M. R.; POSTEL, J. R.; PETERSON, W. K. & NEWMAN, J. 1989. Broad-scale distributional patterns of hydrographic variables on the Washington/Oregon shelf. *In: Landry, M. R. & Hickey, B. M.*, eds *Coastal oceanography of Washington and Oregon*. Amsterdam, Elsevier. p.1-40.
- LE FÈVRE, J. 1986. Aspects of the biology of frontal systems. *Adv. mar. Biol.*, 23:163-299.
- LEGENDRE, L. & DEMERS, S. 1984. Towards dynamic biological oceanography and limnology. *Can. J. Fish. aquat. Sci.*, 41:2-19.
- LEHMAN, J. T. 1984. Grazing, nutrient release and their impacts on the structure of phytoplankton communities. *In: Meyers, D. G. & Strikler, J. R.*, eds *Trophic interactions within aquatic ecosystems*. Boulder, Westview. p.49-72.
- LEWIS, M. R.; HARRISON, W. G.; OAKEY, N. S.; HERBERT, D. & PLATT, T. 1986. Vertical nitrate fluxes in the oligotrophic ocean. *Science*, 234:870-873.
- LINS DA SILVA, N. M. 1991. Étude de la répartition spatio-temporelle des peuplements microbiens planctoniques en Mer Ligure (Méditerranée Nord-Occidentale). Thèse de doctorat. Université P. & M. Curie. 119p.
- LUND, J. W. G.; KIPLING, C. & LEGREN, E. D. 1958. The inverted microscope method of estimating algal number and the statistical basis of estimations by counting. *Hydrobiologia*, 11:143-170.
- MACKAS, D. L.; DENMAN, K. L. & ABBOTT, M. R. 1985. Plankton patchiness: biology in the physical vernacular. *Bull. mar. Sci.*, 37(2):652-674.
- MAHIQUES, M. M. de. 1992. Variações temporais na sedimentação quaternária dos embaiamentos da região de Ubatuba, Estado de São Paulo. Tese de doutorado. Universidade de São Paulo, Instituto Oceanográfico. 2v.
- MANN, K. H. 1982. Phytoplankton - based systems. *In: Mann, K. H.*, ed. *Ecology of coastal waters: a system approach*. Oxford, Blackwell. p.83-124.
- MARRA, J.; BIDIGARE, R. R. & DICKEY, T. D. 1990. Nutrients and mixing, chlorophyll and phytoplankton growth. *Deep-Sea Res.*, 37(1):127-143.
- MARSHALL, G. H. 1984. Phytoplankton of the northeastern continental shelf of the United States in relation to abundance, composition, cell volume, seasonal, and regional assemblages. *Rapp. P.-v. Réun. Cons. perm. int. Explor. Mer.*, 183:41-50.
- MESQUITA, H. S. L. 1993. Densidade e distribuição do bacterioplâncton nas águas de Ubatuba (23° S - 45° W), Estado de São Paulo. *Publção esp. Inst. oceanogr.*, S Paulo, (10):45-63.
- METZLER, P. M. 1991. Estudo da produtividade primária e características fisiológicas do fitoplâncton na região de Ubatuba, São Paulo, através de curvas de luz-fotossíntese. *Dissertação de mestrado*. Universidade de São Paulo, Instituto Oceanográfico. 2v.
- MIRANDA, L. B. de. 1985. Forma da correlação T-S de massas de água das regiões costeira e oceânica entre o Cabo de São Tomé (RJ) e a Ilha de São Sebastião (SP), Brasil. *Bolm Inst. oceanogr.*, S Paulo, 33(2):105-119.
- \_\_\_\_\_ & KATSURAGAWA, M. 1991. Estrutura térmica na região sudeste do Brasil (outubro/novembro de 1988). *Publção esp. Inst. oceanogr.*, S Paulo, (8):1-14.
- NIELSEN, T. G. 1991. Contribution of zooplankton grazing to decline of a *Ceratium* bloom. *Limnol. Oceanogr.*, 36(6):1091-1106.
- OWEN, R. W.; GIANESELLA-GALVÃO, S. M. F. & KUTNER, M. B. B. 1992. Discrete, subsurface layers of the autotrophic ciliate *Mesodinium rubrum* off Brazil. *J. Plankt. Res.*, 14(1):97-105.
- PAASCHE, E. 1988. Pelagic primary production in nearshore waters. *In: Blackburn, T. H. & Sorensen, J.*, eds *Nutrient cycling in coastal marine environments*. London, John Wiley. p.33-57.

- PHAN, V. N.; GOMES, V.; MORAIS, D.M. de & PASSOS, M. J. A. C. R. 1993. Estudo bioenergético de animais marinhos costeiros. I. *Paralanchurus brasiliensis* (Perciformes, Sciaenidae). Publção esp. Inst. oceanogr., S Paulo, (10):
- PIRES, A. M. S. 1992. Structure and dynamics of the benthic megafauna from the continental shelf offshore of Ubatuba southeastern Brazil. Mar. Ecol.-Prog. Ser., 86:63-76.
- PIRES-VANIN, A. M. S. 1993. A macrofauna bntica da plataforma continental ao largo de Ubatuba, São Paulo, Brasil. Publção esp. Inst. oceanogr., S Paulo, (10):137-158.
- \_\_\_\_\_ & MATSUURA, Y. 1993. Estrutura e função do ecossistema de plataforma continental da região de Ubatuba, Estado de São Paulo: uma introdução. Publção esp. Inst. oceanogr., S Paulo, (10):1-8.
- PLATT, T.; HARRISON, W. G.; LEWIS, M. R.; LI, W. K. W.; SATHYENDRANATH, S.; SMITH, R. E. & VEZINA, A. F. 1989. Biological production of the oceans: the case for a consensus. Mar. Ecol.-Prog. Ser., 52:77-88.
- RAIMBAULT, P. 1986. Effect of temperature on nitrite excretion by three marine diatoms during nitrate uptake. Mar. Biol., 92:149-155.
- REDFIELD, A. C. 1958. The biological control of chemical factors in the environment. Am. Scient., 46:205-222.
- \_\_\_\_\_ ; KETCHUM, B. H. & RICHARDS, F. A. 1963. The influence of organisms on the composition of sea water. In: Hill, M. N., ed. The sea, London, Interscience. p.26-77.
- ROCHA, G. R. A. 1990. Distribuição, abundância e diversidade da ictiofauna na região de Ubatuba - SP (23° 20'S - 24° 00' S; 44° 30'W - 45° 30'W), Brasil. Dissertação de mestrado. Universidade de São Paulo, Instituto Oceanográfico. 2v.
- RYTHER, J. H. & DUNSTAN, W. M. 1971. Nitrogen, phosphorus and eutrophication in the coastal marine environment. Science, 171:1008-1012.
- SASSI, R. & KUTNER, M. B. B. 1982. Variação sazonal do fitoplâncton na região do Saco da Ribeira (Lat. 23°30'S; Long. 45°07'W) Ubatuba, Brasil. Bolm Inst. oceanogr., S Paulo, 31(2): 29-42.
- SILVA, J. F. da 1984. Dados climatológicos de Cananéia e Ubatuba (Estado de São Paulo). Bolm climatol. Inst. oceanogr., S Paulo, (5):1-18.
- SILVER, M. & ALLDREDGE, A. 1981. Bathypelagic marine snow: deep sea algal and detrital community. J. mar. Res., 39:501- 530.
- SMETACEK, V. 1985. Role of sinking in diatom life-history cycles: ecological evolutionary and geological significance. Mar. Biol., 84:239-251.
- SMETACEK, V. 1988. Plankton characteristics. In: Postma, H. & Jilstra, J. J., eds Ecosystems of the World. Amsterdam, Elsevier. v.2, p.93-130.
- SOARES, F. S. 1983. Estudo do fitoplâncton de águas costeiras e oceânicas da região de Cabo Frio - RJ (23°31'S; 41°52'W) até o Cabo de Santa Martha Grande - SC (28°43'S; 47°57'W). Dissertação de mestrado. Universidade de São Paulo, Instituto Oceanográfico. 118 p.
- SOKAL, R. R. & ROHLF, F. J. 1969. Biometry. The principles and practice of statistics in biological research. San Francisco, W. H. Freeman. 776 p.
- SOURNIA, A. 1968. La cyanophycée *Oscillatoria* (= *Trichodesmium*) dans le plancton marin: taxonomie et observations dans le Canal de Mozambique. Nova Hedwigia, 15(1):1-12.
- \_\_\_\_\_ 1986. Atlas du phytoplancton marin. Paris, Centre National de La Recherche Scientifique. 219 p.
- SPENCER, C. P. 1975. The micronutrient elements. In: Riley, J. P. & Skirrow, G., eds Chemical oceanography. 2nd ed. London, Academic Press. v.2, p.245-300.
- STEFÁNSSON, U.; THORDARDÓTTIR, T. & ÉLAFSSON, J. 1987. Comparison of seasonal oxygen cycles and primary production in the Faxaflói region, southwest Iceland. Deep-Sea Res., 34(5/6): 725-739.
- STRICKLAND, J. D. H. & PARSONS, T. R. 1968. A practical handbook of sea water analysis. Bull. Fish. Res. Bd Can., (167):1-311.
- SUSINI-ZILLMANN, S. M. 1990. Distribuição do fitoplâncton na radial entre Ilha Anchieta e Ilha Vitória (Lat. 23°31'S - Long. 45°06'W à Lat. 23°45'S - Long. 45°01'W) na região de Ubatuba, São Paulo. Dissertação de mestrado. Universidade de São Paulo, Instituto Oceanográfico. 2v.

- TAYLOR, F. S. R. 1978. Dinoflagellates. *In*: Sournia, A., ed. Phytoplankton manual. Monogr. oceanogr. Methodol., U.N., (6):143-147.
- TEIXEIRA, C. 1980. Estudo quantitativo da produção primária, clorofila-*a* e parâmetros abióticos em relação à variação temporal (Lat. 23°30'S - Long. 45°06'W). Tese de livre-docência. Universidade de São Paulo, Instituto Oceanográfico. 243 p.
- TEIXEIRA, C. 1982. A influência das variações nictemeral e sazonal sobre as curvas de luz x fotossíntese. Bolm Inst. oceanogr., S Paulo, 31(1):55-67.
- \_\_\_\_\_. 1986. Daily variation of marine primary production in the Flamengo inlet, Ubatuba region, southern Brazil. *In*: SIMPÓSIO INTERNACIONAL ALGAS: A ENERGIA DO AMANHÃ, São Paulo, 1982. Anais. Bicudo, C. E. de M.; Teixeira, C. & Tundisi, J. G., eds Algas: a energia do amanhã. São Paulo, Instituto Oceanográfico da Universidade de São Paulo. p.97-108.
- \_\_\_\_\_. & GAETA, S. A. 1991. Contribution of picoplankton to primary production in estuarine, coastal and equatorial waters of Brazil. *Hydrobiologia*, 209:117-122.
- \_\_\_\_\_.; KUTNER, M. B. B.; AIDAR-ARAGÃO, E. & SCHMIDT, G. 1986. Algal assay of limiting nutrients for phytoplankton production and growth at Flamengo Bay (Ubatuba - Brazil). *Revta brasil. Biol.*, 46(3):491-506.
- \_\_\_\_\_. & TUNDISI, J. G. 1981. The effects of nitrogen and phosphorus enrichments on phytoplankton in the region of Ubatuba (Lat. 23°30'S - Long. 45°06'W), Brazil. *Bolm Inst. oceanogr.*, S Paulo, 30(1):77-86.
- \_\_\_\_\_. & VIEIRA, A. A. H. 1976. Nutrient experiment using *Phaeodactylum tricorutum* as an assay organism. *Bolm Inst. oceanogr.*, S Paulo, 25:29-42.
- THERRIault, J. C. & PLATT, T. 1981. Environmental control of phytoplankton patchiness. *Can. J. Fish. aquat. Sci.*, 38:638-641.
- THRONDSSEN, J. 1978. Preservation and storage. *In*: Sournia, A., ed. Phytoplankton manual. Monogr. oceanogr. Methodol., U.N., (6):69-74.
- UNESCO. 1973. International oceanographic tables. Tables of oxygen. National Institute of Oceanography of Great Britain and UNESCO. v. 2.
- UTERMÖHL, H. 1958. Zur Vervollkommnung der quantitativen phytoplankton methodik. *Mitt. int. Verein. theor. angew. Limnol.*, 9:1-38.
- VACCARO, R. F. & RYTHER, J. L. 1960. Marine phytoplankton and distribution of nitrite in the sea. *J. Cons. perm. int. Explor. Mer.*, 25(3):260-271.
- VALIELA, I. 1984. Marine ecological processes. New York, Springer-Verlag. 546 p.
- VEGA-PÉREZ, L. A. 1993. Estudo do zooplâncton da região de Ubatuba. *Publção esp. Inst. oceanogr.*, S Paulo, (10):65-84.
- VIEIRA, A. A. H. & TEIXEIRA, C. 1981. Excreção de matéria orgânica por populações fitoplanctônicas da costa leste e sudeste do Brasil. *Bolm Inst. oceanogr.*, S Paulo, 30(1):9-25.
- \_\_\_\_\_. & \_\_\_\_\_. 1982. Excreção de matéria orgânica dissolvida por populações fitoplanctônicas marinhas em bioensaios com nutrientes. *Bolm Inst. oceanogr.*, S Paulo, 31(1):33-38.

(Manuscrito recebido 6 julho 1992; revisto 22 abril 1993; aceito 7 junho 1993)

