

Estrutura e função do ecossistema de plataforma continental do Atlântico Sul brasileiro: síntese dos resultados

Ana Maria Setubal PIRES-VANIN; Carmen Lucia Del Bianco ROSSI-WONGTSCHOWSKI;
Elizabeth AIDAR; Hilda de Souza Lima MESQUITA; Lucy Satiko Hashinomoto SOARES;
Mario KATSURAGAWA & Yasunobo MATSUURA

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

-
- **Abstract:** The present paper summarizes the knowledge and relationships among the several physical and biotic components of the shelf ecosystem from Ubatuba region, southeastern Brazilian coast. The importance of seasonality in the South Atlantic Central Water (SACW) penetration coastalwards is evidenced, and related to the qualitative and quantitative variation of the trophic resources in the area. In the summer, the pelagic structure is based on the "new production", characterized by transient blooms of diatoms. Salps were also abundant indicating both a high phytoplanktonic consumption and a high quantity of food for the benthos (exported production). Among the planktonic organisms, the picocyanobacteria showed to be a permanent high abundant food resource for the benthic communities. Their role in the system increases during winter months, when luminosity decreases. Six and four trophic aggregates, were found for benthic consumers (mega and macrofauna) and demersal fishes, respectively. They showed a remarkable variation in dominance linked to the seasonal variability of the food sources. It is discussed the role of seasonal alternation in intensity and quality of the food sources as the main cause of the structure and dynamics observed in the Ubatuba ecosystem.
 - **Resumo:** O presente trabalho apresenta um resumo e uma interrelação dos conhecimentos obtidos no estudo integrado realizado no ecossistema de plataforma da região de Ubatuba, costa sudeste brasileira. Ficou evidenciada a importância das alterações sazonais na estrutura oceanográfica da área, bem como a existência de dois domínios: físico e faunístico, separados pela isóbata de 50 m. A sazonalidade na penetração da Água Central do Atlântico Sul (ACAS) e dos vórtices frontais na região costeira mostrou ter influência direta nos aumentos observados da produção primária, bem como foi responsável pelas variações qualitativas das comunidades planctônicas e demersais. No verão, a estrutura pelágica esteve baseada na "produção nova", caracterizada por florescimentos transitórios de diatomáceas. As salpas foram também muito abundantes nesse período, sugerindo um elevado nível de consumo do fitoplâncton e colaborando para transferir, através de suas fezes, grande parte da produção orgânica do pelágial para o bentos (produção exportada). Já as picocianobactérias mostraram-se componentes característicos da região, não apresentando variações sazonais significativas de densidade, e constituindo-se em suprimento permanente de alimento de alto teor nutritivo tanto para as populações planctônicas quanto para as bentônicas. No subsistema demersal foram encontrados seis agregados tróficos para os consumidores da mega e macrofauna bêntica e quatro, para os peixes. Esses agregados apresentaram uma dominância diferencial ao longo do ano, devido à variação sazonal das fontes de alimento na área. No verão, a maior abundância dos grupos tróficos do bentos ocorreu entre os suspensívoros, omnívoros e detritívoros, enquanto que, no inverno, dominaram os detritívoros de subsuperfície e carnívoros. Quanto aos peixes demersais, o grupo formado pelos comedores de invertebrados de superfície dominou o ano todo; para o restante dos grupos, no verão, foi maior o número de espécies que se utilizaram da via peixes e crustáceos pelágicos, enquanto que, no inverno, dominaram as espécies comedoras de invertebrados de superfície. A dinâmica e a estrutura trófica das comunidades planctônica e demersal mostrou ser complexa e variável na região, devido às alterações sazonais das fontes de alimento. Estas alterações parecem conduzir à modificações das populações dominantes e dos fluxos de matéria e energia no ecossistema.
 - **Descriptors:** Ecosystems, Coastal zone, Trophic structure, Trophodynamic cycle, Biological production, Research Programmes, Tropical environment, Continental shelf, Ubatuba, São Paulo, Brazil.
 - **Descritores:** Ecossistemas, Zona costeira, Estrutura trófica, Ciclo trofodinâmico, Produção biológica, Programas de pesquisa, Meio ambiente tropical, Plataforma continental, Ubatuba: SP, Brasil

Através dos trabalhos realizados com a fauna bêntica e com os peixes demersais, apresentados neste volume (Pires-Vanin; Rossi-Wongtschowski & Paes), a área costeira sob investigação pode ser dividida em dois domínios: interno e externo, de acordo com as suas características oceanográficas e faunísticas. Os dois domínios apresentam distintas comunidades bênticas e demersais e ainda, uma variação sazonal marcante dos seus componentes. Essa variação sazonal, por outro lado, está intimamente relacionada com o movimento da zona frontal entre as massas de Água Central do Atlântico Sul (ACAS) e de Água Costeira (AC), presentes na área. Como apresentado anteriormente, (Matsuura, 1986, 1990; Castro Filho *et al.*,

1987) a ACAS encontra-se sob a Corrente do Brasil em áreas oceânicas, penetrando na região costeira, sobre a plataforma continental, durante o verão. No inverno, recua para as áreas mais afastadas da costa (Fig. 1).

Essa movimentação da frente oceânica paralelamente à costa, do fundo do mar à subsuperfície, influencia tanto a estrutura oceanográfica, quanto a distribuição sazonal de organismos e também, a dinâmica do ecossistema da região.

No presente trabalho apresentamos um interrelacionamento do conhecimento obtido nos vários subsistemas, procurando explicar como esse ecossistema funciona em escala espacial e temporal.

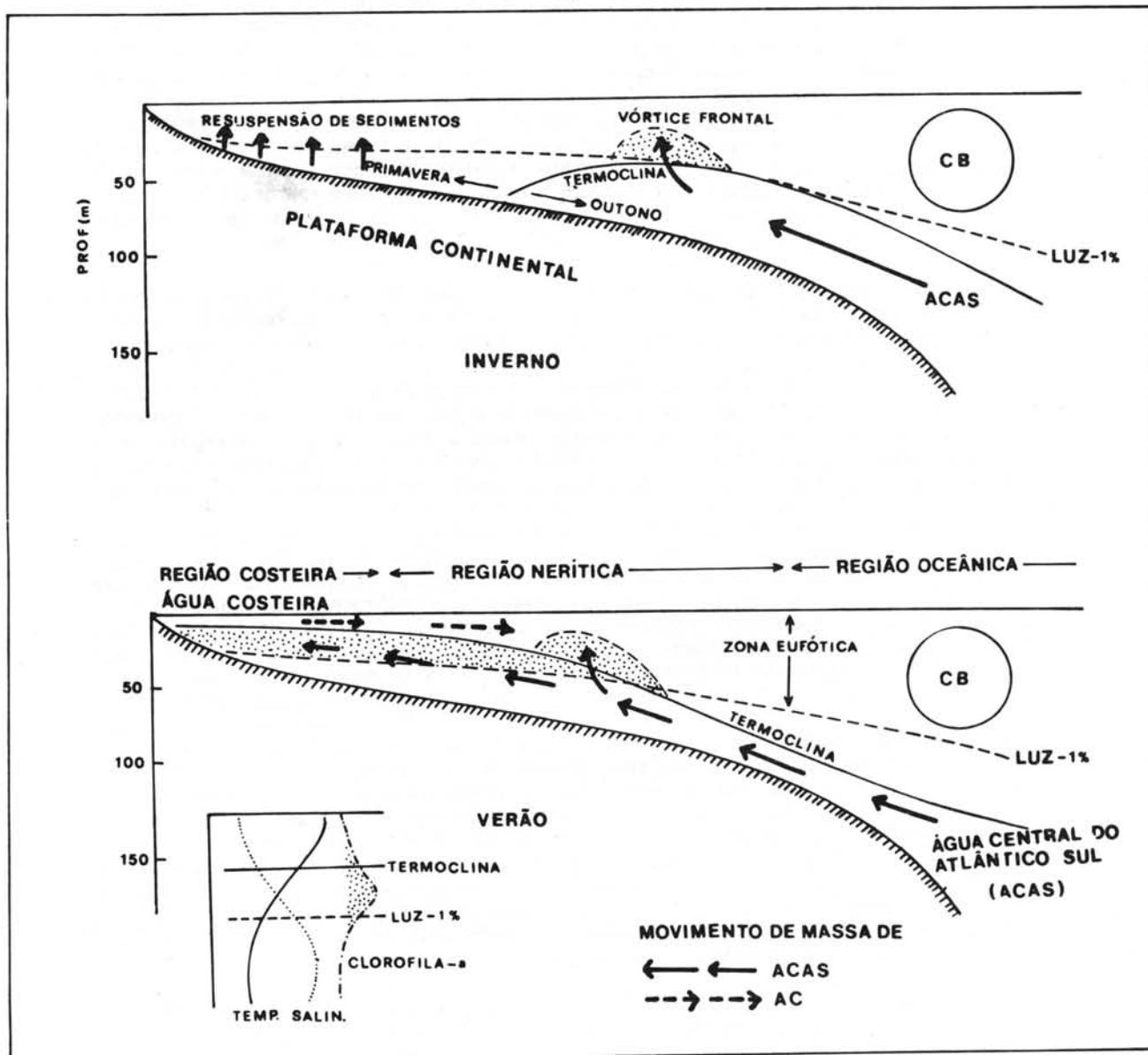


Fig. 1. Diagrama esquemático da variação sazonal da estrutura oceanográfica, na região sudeste brasileira. CB: eixo da Corrente do Brasil; AC: Água Costeira; ACAS: Água Central do Atlântico Sul. A área pontilhada representa região de alta produtividade primária, em função da penetração da ACAS na zona eufótica.

Estrutura oceanográfica: variação sazonal e interanual das massas de água

A área de investigação, situada dentro da região sudeste, apresenta uma característica típica da plataforma dessa região brasileira. Baseados nas informações meteorológicas e oceanográficas até então existentes, Bakun & Parrish (1990) concluíram que a plataforma sudeste brasileira apresenta uma configuração oceanográfica semelhante à da região sudeste da Califórnia (Southern California Bight). O centro de ressurgência costeira está situado ao redor de Cabo Frio e do Cabo de São Tomé (Estado do Rio de Janeiro), e sua intensidade cai no outono. Ao sul de Cabo Frio, o transporte de Ekman e a mistura turbulenta induzida pelo vento apresentam uma menor intensidade na região costeira e uma maior intensidade na região de mar aberto. A coluna de água, que é homogênea durante o inverno, torna-se estratificada durante o verão.

O padrão climático característico das altas latitudes, em que o regime de luz e a temperatura variam sazonalmente, não é encontrado nas regiões tropicais e subtropicais. Nestas, a radiação luminosa é saturante para a fotossíntese, durante o ano todo.

No entanto, as variações da estrutura física em ambos os sistemas são similares. Mas, enquanto nas regiões temperadas, a radiação solar e a temperatura são fatores importantes no condicionamento da estrutura física do sistema, nas regiões tropicais e subtropicais a direção e intensidade dos ventos predominantes sobrepujam o efeito daqueles fatores.

No inverno, a coluna de água é mais homogênea do ponto de vista termohalino, quando comparada ao verão. Não há movimento turbulento causado pelo afundamento de águas superficiais resfriadas, como ocorre nas regiões temperadas, a não ser aqueles ocasionados pela passagem de frentes frias. As resuspensões de sedimentos, detectadas na região, colocam os nutrientes reciclados na coluna de água em disponibilidade para o desenvolvimento do fitoplâncton. No entanto, a frequência, intensidade e duração dos eventos de resuspensão são difíceis de estabelecer porque são essencialmente controlados pelas condições atmosféricas.

No verão, embora o sistema apresente estratificação da coluna de água, esta se dá por intrusão da Água Central do Atlântico Sul (ACAS), de baixa temperatura em subsuperfície, em situação de vento favorável ao fenômeno da ressurgência (NE). Nas regiões temperadas, ao contrário, a estratificação durante a primavera-verão é causada pelo aquecimento das camadas superficiais.

Resumindo os resultados obtidos durante cinco anos de observação, o diagrama esquemático da estrutura oceanográfica da região de Ubatuba é apresentado na Figura 1.

Outro fenômeno oceanográfico marcante é o surgimento de um vórtice frontal na região nerítica. Devido ao movimento ciclônico da corrente superficial, ocorre uma ressurgência no centro do vórtice, e conseqüentemente, uma subida da massa da ACAS até camadas subsuperficiais. Este tipo de vórtice frontal é comumente observado sobre plataformas continentais, onde exista um fluxo de corrente oceânica junto à quebra da plataforma, como, por exemplo, na costa sudeste dos EUA (Lee *et al.*, 1981; Lee & Atkinson, 1983), e na costa brasileira, na região de Paranaguá (Mesquita *et al.*, 1983; Brandini *et al.*, 1989). Assim, Pietrafesa *et al.*, (1985) demonstraram a presença de ressurgência na quebra da plataforma na costa sudeste norte-americana, causada pelo vórtice ciclônico resultante do deslocamento de um filamento (streamer) da Corrente do Golfo. Ainda não se conhece a origem exata dos vórtices frontais na região de Ubatuba, mas supõe-se que sejam originados pelo movimento de meandros da Corrente do Brasil, durante sua passagem ao longo da quebra da plataforma continental.

Perfis verticais de temperatura e salinidade ao longo da linha de observação do vórtice, permitiram estimar ser este relativamente pequeno, tendo seu diâmetro entre 5 e 10 milhas náuticas. Ainda não se sabe o tempo de residência desses vórtices na área. Entretanto, experimentos "in situ" com água da ACAS coletada abaixo da zona eufótica demonstraram que a alta concentração de sais nutrientes dessa massa de água é responsável pelo acentuado crescimento da população fitoplanctônica. Esta população levou cerca de 3 a 4 dias no verão e de 7 a 10 dias no inverno para alcançar seu pleno florescimento (Saldanha & Giancesella-Galvão, 1992). Estes resultados sugerem que a concentração de clorofila-*a* encontrada no centro do vórtice seja resultante do bombeamento da ACAS para a zona eufótica. Portanto, supõe-se que o tempo de permanência do vórtice na região deva ser superior ao período de crescimento da população fitoplanctônica.

Os resultados obtidos, até agora, neste projeto, permitem dizer que os dois fenômenos oceanográficos observados (penetração da ACAS na região costeira e vórtice frontal) têm implicação direta na produção primária da região. Foi detectado um ciclo sazonal de penetração da ACAS na região costeira, e também foi observada uma variação interanual na intensidade de penetração em verões consecutivos. Para comparar entre si a variação na intensidade de penetração em direção

à costa, durante os quatro verões estudados, calculou-se o volume da ACAS na camada de água abaixo da termoclina, para a região costeira. Conforme representado na Figura 2, a extensão da penetração da ACAS foi mais fraca em dezembro de 1986, quando o volume dessa massa de água esteve bastante reduzido. Ao contrário, em dezembro de 1988, observou-se penetração da ACAS mais intensa, na radial setentrional da área de estudo, com ressurgência ao redor da Ilha das Couves.

Os vórtices, foram observados somente em três cruzeiros dentre os sete realizados (Tab. 1), não tendo sido possível detectar periodicidade na sua ocorrência.

Estrutura pelágica

Em consequência das variações da estrutura oceanográfica, a comunidade planctônica varia qualitativa e quantitativamente. As respostas dessas comunidades ao ambiente físico e químico determinam diferentes estruturas da rede alimentar, no inverno e no verão. No verão, a estrutura pelágica encontrada aproxima-se daquela definida por Smetacek (1988) como de alta radiação luminosa e intenso transporte vertical. Tais condições de verão levam ao florescimento do fitoplâncton e à chamada "produção nova" caracteristicamente dominada por diatomáceas. Todavia, considerando o grande número de estações realizadas onde não foram encontrados florescimentos de fitoplâncton, conclui-se que estes, quando ocorrem, são transitórios e permanecem por curto tempo na coluna de água.

Os organismos do nano e do picoplâncton, são caracteristicamente mais abundantes, representando a maior parte da biomassa em termos de clorofila-*a*. Em virtude da alta razão entre sua superfície e volume (S/V), esses organismos são capazes de explorar as baixas concentrações de nutrientes dissolvidos, que são usualmente encontradas na região.

Considerando os baixos valores de clorofila-*a* obtidos nas redes de estações (aproximadamente 1,0 mg.cl-*a*/m⁻³), o sistema se comporta como de baixa produção, segundo Smetacek (1988). No entanto, observações esporádicas revelam a ocorrência de florescimentos de diatomáceas, cianobactérias filamentosas, ciliados autotróficos assim como de dinoflagelados. O florescimento de populações fitoplanctônicas tão diversas pode refletir, à semelhança do encontrado por Estrada & Blasco (1979) na Baixa Califórnia, o efeito eutrofizante de diferentes fontes e teores de nutrientes dissolvidos.

A presença de aglomerados de salpas durante o período de verão sugere um elevado nível de consumo do

fitoplâncton, especialmente do nanoplâncton, visto que a salpa apresenta uma das mais altas taxas de filtração e grande habilidade em reter partículas extremamente pequenas em sua rede de muco (Heron, 1972; Harbison & Gilmer, 1976; Mullin, 1983).

Não há registro de consumo direto de salpas por peixes, exceto o caso do gordinho, *Pepilus paru* (Cerqueira & Haimovici, 1990), um pequeno peixe pelágico. Portanto, a presença maciça desses organismos gelatinosos deve provocar uma alteração na estrutura trófica do ecossistema de plataforma da região de Ubatuba, através do estabelecimento de uma forte competição por alimento entre as salpas e os outros organismos zooplânctontes (Beers, 1986). Deste modo, o fluxo energético segue um caminho diferente da via clássica (e.g. aquela do tipo Fitoplâncton - Zooplâncton - Peixe, definida por Steele, 1974). Quando ocorrem altas concentrações de salpa, geralmente a abundância de larvas de peixes é extremamente baixa. Este fato indica a existência de condições inadequadas para a sobrevivência dessas larvas, talvez devido a escassez de organismos zooplânctônicos para sua alimentação.

Mas, se por um lado, a presença de grandes aglomerados de salpa ocasiona um prejuízo para o desenvolvimento de larvas de peixes, e talvez mesmo para adultos de algumas espécies de peixes zooplânctívoros, por outro lado, pode haver benefício em outros compartimentos do ecossistema. A degeneração de aglomerações de salpa, tais como as observadas no presente estudo, leva a uma ampliação da estrutura trófica pelagial com o desenvolvimento de uma rede microbiana robusta, baseada na utilização dessa matéria orgânica como substrato, segundo a concepção de Azam *et al.* (1983), modificada por Sherr & Sherr (1988).

Nesse quadro deve-se considerar também que grande parte da produção orgânica do pelagial atinge o bentos através da eliminação de fezes pelas salpas. A análise do trato digestivo de salpas revelou a presença de diatomáceas grandes (*Coscinodiscus* sp), dinoflagelados e grande número de cianobactérias unicelulares. Pomeroy & Deibel (1980) já haviam registrado em fezes de *Thalia democratica* coletadas nas águas costeiras da Corrente do Golfo (EUA), abundância de diatomáceas e *Synecochoccus* spp. A observação de grande massa de pelotas fecais, ricas em cianobactérias, em processo de afundamento, na região da Enseada do Flamengo (Ubatuba), parece concordar com a afirmação de que exportações anuais significativas de matéria orgânica, em sistemas dominados por pequenos organismos, só são

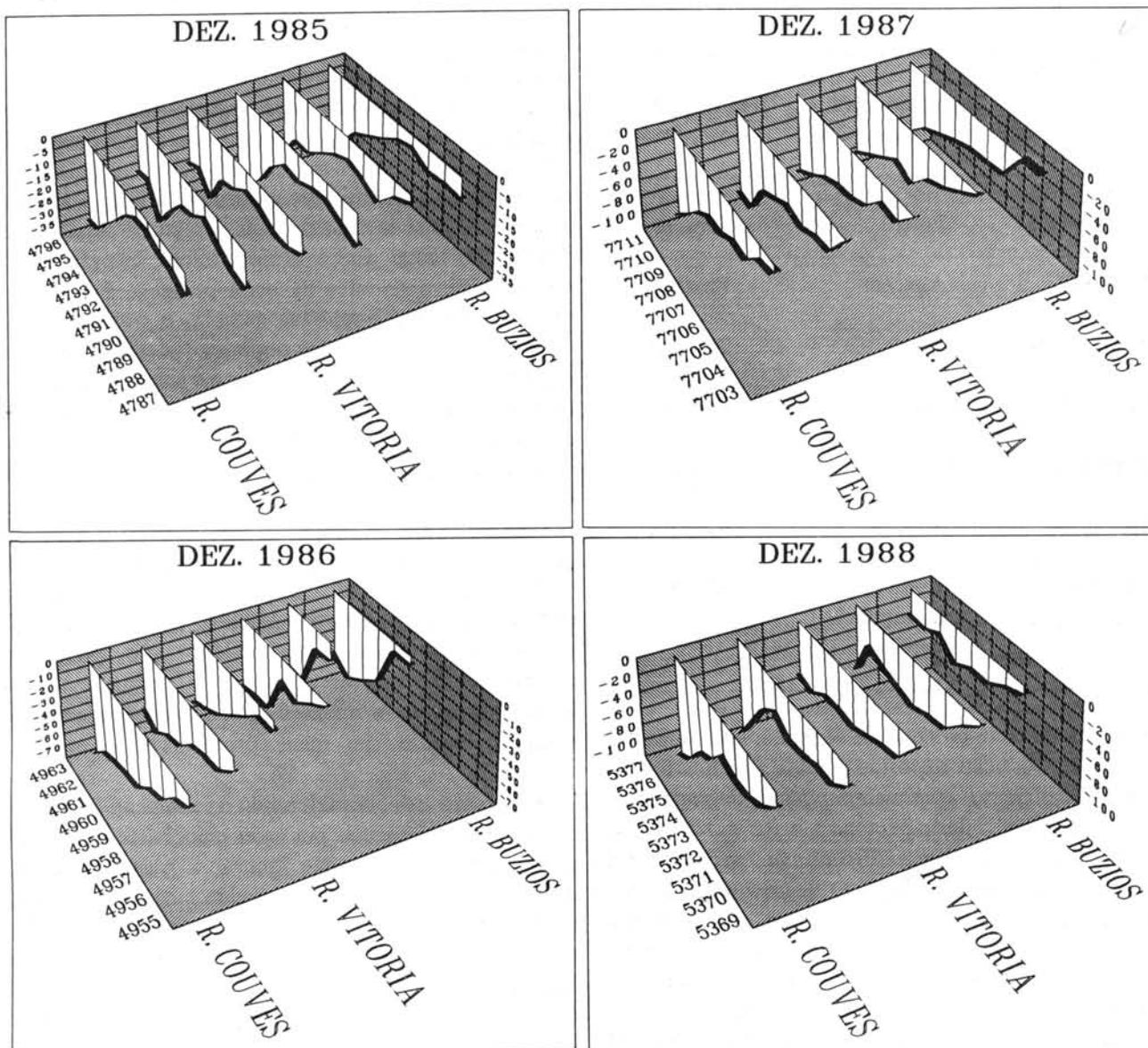


Fig. 2. Variação anual da intensidade de penetração da Água Central do Atlântico Sul (ACAS), representada pelo volume da massa de água na região costeira de Ubatuba, durante quatro verões consecutivos. A distância entre o fundo da termoclina (igual 18°C) e o fundo do mar está indicado pela linha vertical, em cada estação observada, sendo a área hachureada representativa da ACAS. As linhas de observação, perpendiculares à costa, estão colocadas em radiais no sentido norte (radial Couves) para o sul (radial Búzios) da área.

possíveis quando predadores generalistas (como salpas) estão presentes (Michael & Silver, 1988).

Tabela 1. Variação da intensidade de penetração da Água Central do Atlântico Sul (ACAS) na região costeira e ocorrência de vórtice frontal na região nerítica de Ubatuba.

Cruzeiro	Região costeira Penetração da ACAS	Região nerítica Vórtice frontal
Dezembro 1985	Forte	Presente
Julho 1986	Ausente	Presente
Dezembro 1986	Fraca	Ausente
Julho 1987	Ausente	Ausente
Dezembro 1987	Média	Ausente
Julho 1988	Ausente	Ausente
Dezembro 1988	Muito forte, com ressurgência costeira	Presente

Esse material em processo de sedimentação constitui a chamada produção exportada, mais significativa no verão. No sedimento, esse material vai se degradar por ação enzimática das bactérias e de detritívoros, resultando em uma biomassa microbiana presumivelmente alta e variada. O desenvolvimento das populações microbianas leva a uma maior complexidade da trama trófica do bentos, onde os microorganismos, devidos ao seu alto metabolismo, favorecem a regeneração de nutrientes. Nesta situação as populações bacterianas livres e aderidas a detritos devem ser igualmente importantes e a matéria orgânica, dissolvida e particulada, deve ser rapidamente decomposta pois o crescimento bacteriano não se encontra limitado por nutrientes.

Na coluna de água, o aumento da matéria orgânica dissolvida é consequência natural da eutrofização do sistema no verão, pois perda substancial de matéria orgânica ocorre nos diversos níveis tróficos do pelagial. O desenvolvimento de uma população bacteriana livre, na zona costeira, é três vezes maior que os níveis encontrados durante o inverno, e deve-se à utilização da

matéria orgânica dissolvida. Haas & Webb (1979) assinalaram a importância dos nanoflagelados aplastídicos em um sistema rico em bactérias. Não conhecemos, do ponto de vista quantitativo, o controle que esses bacterívoros exercem sobre a população bacteriana. Porém, considerando sua densidade na região (10^3 - 10^4 organismos/ml⁻¹) (Mesquita, neste volume) e a taxa de divisão celular possível de apresentarem (1 a 2 div/dia⁻¹) em condições não limitantes de densidade bacteriana, supõe-se serem organismos importantes neste sistema. Todavia, não é possível inferir se o contingente microbiano desenvolvido a partir de uma população bacteriana efêmera é capaz de sustentar uma biomassa significativa de metazooplâncton. A existência de vários níveis tróficos torna o sistema energeticamente ineficiente pois a matéria orgânica se dissipa ao longo desses níveis tróficos, favorecendo a liberação de nutrientes na zona pelágica. Portanto, a importância das bactérias estaria, a nosso ver, na transformação da matéria orgânica "perdida" (matéria orgânica dissolvida) em matéria orgânica "reutilizável" (matéria orgânica particulada), à semelhança do que ocorre em outros sistemas do globo.

Característica da região é a presença de organismos fototróficos das mesmas dimensões das bactérias, presentes ao longo de todo o ano: as picocianobactérias (< 1.0 µm). Estas são abundantes (10^3 - 10^4 cels/ml⁻¹) e importantes na produção de matéria orgânica, não apresentando variações sazonais significativas de densidade. São, portanto, especialmente relevantes nas condições de inverno, quando a ocorrência de florescimentos do microfitoplâncton são menos prováveis de ocorrer.

Por outro lado, considerando o fenômeno da fixação de nitrogênio elementar por essas cianobactérias (Mitsui *et al.*, 1986) não se pode ignorar a possibilidade de ocorrência do fenômeno na região e os reflexos que a transferência desse nitrogênio causaria nos diversos níveis tróficos do pelagial e do sistema bêntico. Stockner (1988) atribui a constância das populações de cianobactérias ao longo do ano nas regiões subtropicais à herbivoria, à semelhança do que ocorre com as bactérias. Neste contexto podem significar fonte permanente de alimento para o nanoprotozooplâncton (Johnson *et al.*, 1982; Campbell & Carpenter, 1986; Iturriaga & Mitchell, 1986; Perkins *et al.*, 1981; Sherr *et al.*, 1986). Em vacúolos de flagelados aplastídicos, *Synecochoccus* spp, foram encontrados parcialmente digeridos (Johnson *et al.*, *op. cit.*; Silver & Aldredge, 1981) como também no trato digestivo e pelotas fecais de copépodos, embora, neste caso, se apresentassem íntegros e viáveis. Os pequenos copépodos herbívoros, abundantes tanto

no domínio interno quanto externo (Vega-Pérez, neste volume) devem ser importantes consumidores das cianobactérias e do nanofitoplâncton. Além destes, outros metazoários, como estágios larvais de invertebrados pelágicos, podem reter partículas menores do que $1.0 \mu\text{m}$.

Portanto, a biomassa de cianobactérias unicelulares pode ser utilizada diretamente como alimento no pelagial ou ser transportada para o fundo, via pelotas fecais, constituindo um suprimento permanente de alimento de alto teor nutritivo para as populações bentônicas. Assim sendo, as cianobactérias possibilitam a existência de outras vias tróficas significativas que são permanentes, ao contrário da natureza transitória daquelas vias desenvolvidas por ocasião dos florescimentos do fitoplâncton e das salpas.

Em conclusão, pode-se dizer que a estrutura trófica do pelagial na região é complexa (Fig. 3) e parece ser melhor definida como variável, pois alterações das fontes de alimento conduzem a modificações das populações dominantes, e do fluxo de matéria e energia no ecossistema.

Estrutura bêntica

No presente trabalho, reunimos os consumidores de mega e macrofauna bêntica da plataforma continental de Ubatuba em seis agregados tróficos (Tabs 2 e 3). Esses agregados pertencem aos grandes grupos funcionais dos suspensívoros, detritívoros de superfície, detritívoros de subsuperfície, carnívoros generalistas, carnívoros especialistas e omnívoros. Numa consideração global, a megafauna foi dominada por carnívoros enquanto que na macrofauna predominaram os detritívoros.

A relação entre os grupos funcionais dos bentos e as fontes de alimentação existentes na plataforma continental de Ubatuba é apresentada na Figura 4, que mostra o diagrama de funcionamento do ecossistema de fundo para a região. Essa relação é fortemente afetada pela variação sazonal dos fatores oceanográficos da área, que influem, direta ou indiretamente, na quantidade e qualidade da fonte alimentar para o bentos.

Verão e inverno, na plataforma interna, foram os períodos marcantes na dominância diferencial dos agregados tróficos e das fontes de alimento. No verão, a penetração da Água Central do Atlântico Sul (ACAS) favorece a maior quantidade de fitoplâncton, zooplâncton e bactérias heterótrofas (Aidar *et al.*,

neste volume; Mesquita, neste volume). Nesta época devemos destacar as salpas como um forte contribuinte do material orgânico que se dirige para o fundo ($38,92 \text{ ml/m}^3$), principalmente através de suas fezes. Toda essa matéria orgânica vinda em grande quantidade da coluna de água é então aproveitada predominantemente pelos peneídeos omnívoros (Tab. 2, item 1), anfípodes e bivalves suspensívoros (Tab. 2, item 2), e por poliquetos espionídeos comedores de depósito de superfície (Tab. 2, item 3). Nessa época do ano estes organismos apresentam seus valores máximos de densidade populacional (Pires-Vanin, neste volume).

Por ocasião do inverno, com a retração da ACAS e com as freqüentes passagens de frentes frias, o fundo torna-se revolvido e sujeito à intensa resuspensão dos sedimentos (Furtado*, comun. pess.). Esta resuspensão tenderia a desalojar os suspensívoros e detritívoros de superfície, favorecendo a maior abundância dos detritívoros de subsuperfície, tais como os anfípodos foxocefalídeos e bivalves (Tab. 2, item 4), e também dos carnívoros (equinodermos, braquiúras e poliquetas - Tab.2, item 5).

É interessante notar a predominância diferencial dos carnívoros generalistas. No verão, esta categoria é formada essencialmente por *Portunus spinicarpus*, que entra na plataforma interna com a ACAS. Essa espécie alimenta-se essencialmente de crustáceos, bivalves e poliquetas suspensívoros, grupos epifaunais predominantes na área nessa ocasião (Pires-Vanin, neste volume).

Já no inverno, com o domínio da água quente na plataforma interna, os carnívoros são muito mais diversificados, e as espécies predominantes são outras. Assim, temos os braquiúros *Callinectes ornatus*, *Hepatus pudibundus*, *Portunus spinimanus* e *Libinia spinosa* que são generalistas mas comedores principalmente de camarões (Petti, 1990), e *Persephona mediterranea*, comedora de poliqueta (Petti, *op. cit.*). Outras espécies abundantes são os poliquetas *Harmothoe lunulata* e *Loandalia americana minuta*, entre outras (Tab. 3) (Paiva, 1990); e os equinodermos astropectinídeos (comedores de moluscos) e luidídeos (comedores de equinodermos). Estas espécies caçam predominantemente animais enterrados na subsuperfície que nesta época do ano, são abundantes e estão também em maior disponibilidade devido ao seu desalojamento do sedimento, causado pela passagem freqüente de frentes frias.

(* Furtado, V. V. (1992) Instituto Oceanográfico USP

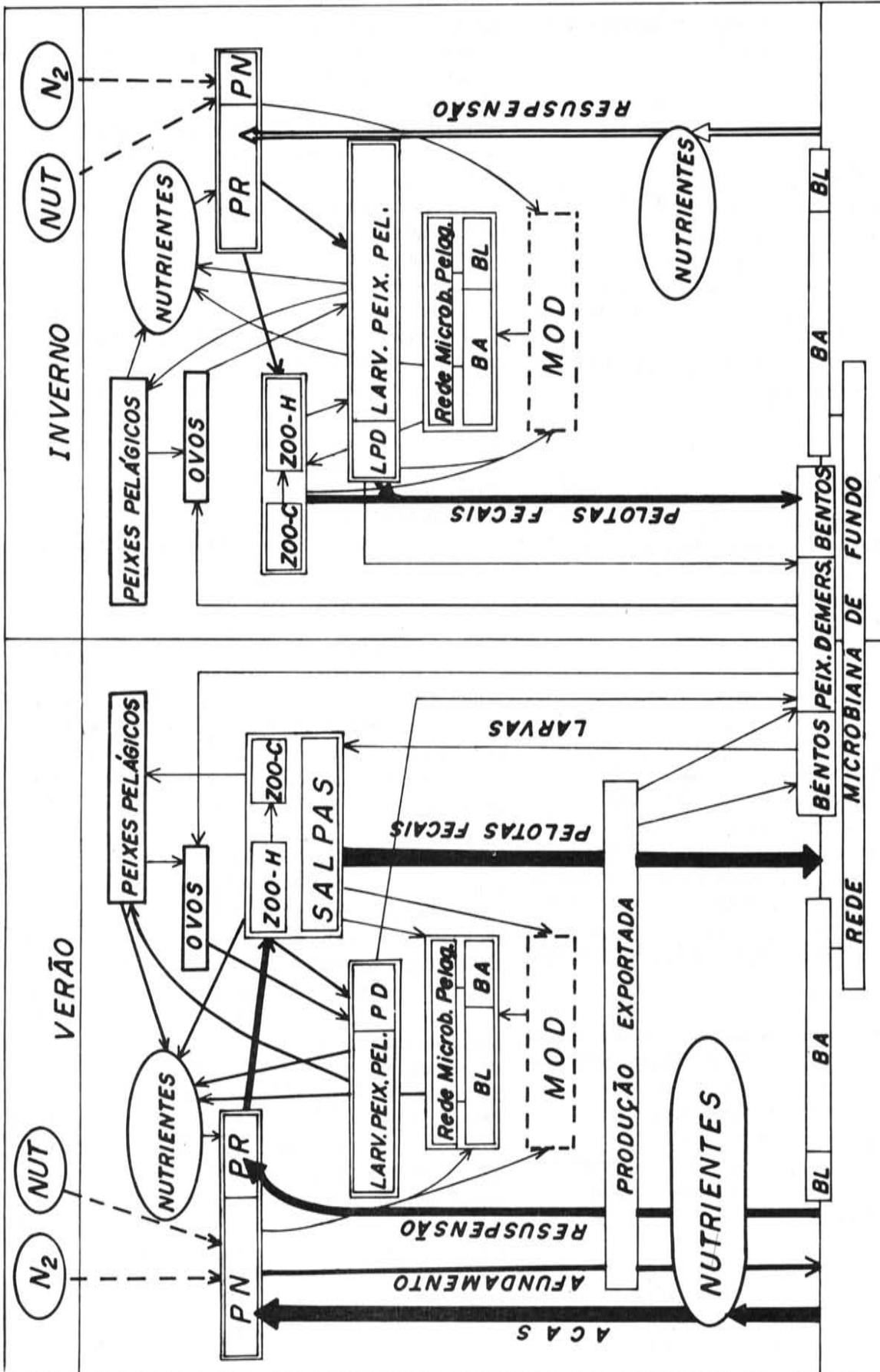


Fig. 3. Diagrama da teia alimentar pelágica do ecossistema de plataforma continental da região de Ubatuba, no verão e no inverno. PN: produção nova; PR: produção regenerada; LPP: larvas de peixes pelágicos; LPD: larvas de peixes demersais; BL: bactéria livre; BA: bactéria aderida a detrito; Zoo-H: zooplâncton herbívoro; Zoo-C: zooplâncton carnívoro; MOD: matéria orgânica dissolvida. A largura das setas é proporcional à intensidade do fluxo.

Tabela 2. Identificação de (I) fontes primárias de alimento e (II) da agregação funcional (trófica) dos consumidores do ecossistema bêntico de plataforma continental em Ubatuba.

I. FONTES PRIMÁRIAS DE ALIMENTO

- A. Bactéria heterótrofa da coluna de água
- B. Fitoplâncton
- C. Bactéria heterótrofa do sedimento
- D. Carbono orgânico disponível no sedimento

II. AGREGAÇÃO FUNCIONAL (TRÓFICA) DOS CONSUMIDORES

- 1. Omnívoros: peneídeos e poliquetas (mega e macrofauna)
- 2. Suspensívoros: anfípodes, bivalves e poliquetas (macrofauna e megafauna)
- 3. Detritívoros de superfície: poliquetas e anfípodes (macrofauna)
- 4. Detritívoros de subsuperfície: poliquetas e anfípodes (macrofauna)
- 5. Carnívoros especialistas: asteroídeos, luidídeos, braquiúros comedores de poliqueta (megafauna)
- 6. Carnívoros generalistas: braquiúros (megafauna) e poliquetas (macrofauna)

A grande diversidade dos carnívoros no inverno, está provavelmente ligada à presença de água quente (AC) na área e à maior diversidade da macrofauna no fundo. A Água Costeira traz consigo um número muito grande de camarões peneídeos, o que causa um aumento considerável do suprimento de alimento para as espécies carnívoras e predadoras. No inverno, as fontes alimentares são principalmente bênticas, enquanto que, no verão, a via pelágica é a predominante para a entrada

de material orgânico no fundo (Fig. 4). Este fato reflete-se diretamente na composição e estruturação das comunidades bênticas, que apresentam, portanto, uma acentuada variação sazonal.

Os resultados obtidos com a identificação e a dinâmica dos grupos tróficos no bentos estão em plena concordância com a ampla variação sazonal observada no pelágico, e discutida anteriormente neste trabalho. Vários autores, estudando a dinâmica de ecossistemas, verificaram que a periodicidade, sazonal e/ou intermitente, na entrada de material pelágico para o bentos regula a dinâmica das populações e os ciclos reprodutivos de muitas espécies de fundo (Smetacek, 1984; Gooday & Turley, 1990). Nessas mudanças ambientais que, na região de Ubatuba, representam variações sazonais quali e quantitativas na entrada de material orgânico de origem pelágica, as espécies oportunistas são capazes de utilizar os novos recursos alimentares gerados, tornando-se predominantes.

Tabela 3. Espécies componentes dos agregados funcionais de consumidores bênticos

- 1. Omnívoros: *Penaeus brasiliensis*, *Penaeus schimitti*, *Xiphopenaeus kroyeri*, *Neanthes bruaca*, *Nereis broa*.
- 2. Suspensívoros: *Photis brevipes* (Isaeidae), *Hydroides plateni*, *Owenia fusiformis*, *Chone insularis*, *Chlamys tehuelchus*
- 3. Detritívoros de superfície: *Spiophanes missionensis*, *Paraprionospio pinnata*, *Polydora socialis*
- 4. Detritívoros de subsuperfície: *Pseudoharpinia dentata*, *Corbula cubaniana*, *Corbula caribaea*, *Carditamera micella*, *Nuculana larranagai*, *Periploma ovata*, *Crassinella marplatensis*
- 5. Carnívoros especialistas: *Astropecten marginatus*, *Astropecten brasiliensis*, *Astropecten cingulatus*, *Tethyaster vestitus*, *Luidia senegalensis*, *Luidia clathrata*, *Luidia ludwigi scotti*, *Persephona mediterranea*
- 6. Carnívoros generalistas: *Portunus spinicarpus*, *Portunus spinimanus*, *Callinectes ornatus*, *Hepatus pudibundus*, *Libinia spinosa*, *Loandalia americana minuta*, *Harmothoe lunulata*, *Sigambra grubii*, *Kinbergonuphis difficilis*, *Glycinde multidentis*

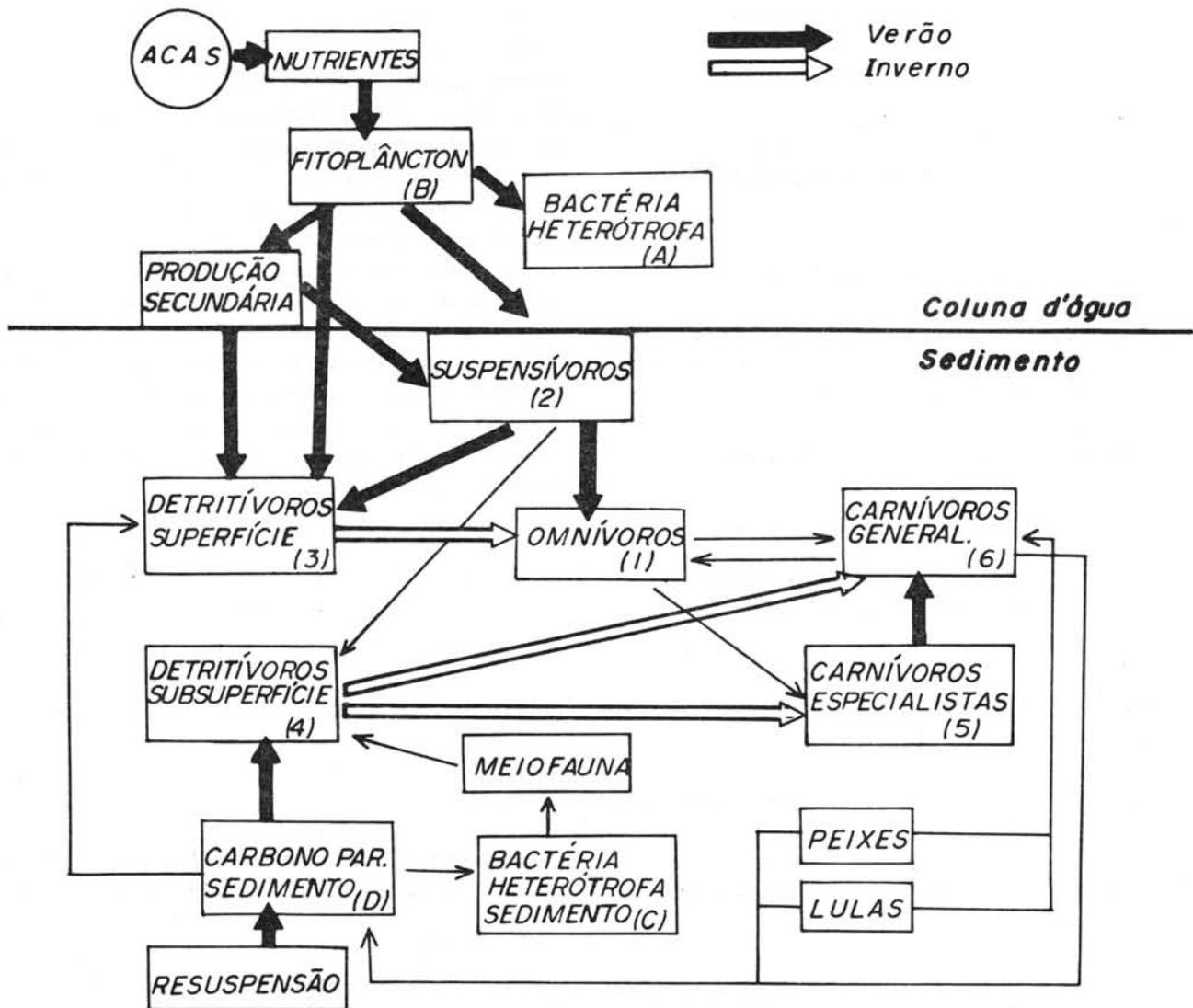


Fig. 4. Diagrama da teia alimentar bântica do ecossistema de plataforma continental da região de Ubatuba, considerando os invertebrados da macro e megafauna. Para a legenda das fontes primárias de alimento (A-D) e para os agregados tróficos dos consumidores (1-6), ver Tabela 2. A largura das setas é proporcional à intensidade do fluxo.

Foi o que ocorreu com os carnívoros generalistas tais como *Portunus spinicarpus* no verão, *Loandalia a. minuta* e *Harmothoe lunulata* no inverno. A primeira espécie, aproveitou as mudanças ambientais causadas pela entrada de água fria, já que a ACAS desalojou da plataforma interna as espécies de água quente empurrando-as para a região mais costeira (Pires, 1992). Desta forma, *Portunus spinicarpus* teve a sua disposição uma maior quantidade de recursos alimen-

tares e ocupou toda a plataforma interna durante o verão.

Já os poliquetas mencionados são, segundo Paiva (1990), espécies tropicais e aproveitaram a presença da água quente e a freqüente e intensa resuspensão de sedimentos no fundo, para dominarem a área, no inverno. Este último fato deixou disponível para consumo uma maior quantidade de animais subsuperficiais, muito abundantes na área nessa ocasião.

A existência de maior diversidade de presas no inverno e a variação sazonal na quantidade dessas presas na área também está refletida na dieta das várias espécies de braquiúros e da megafauna estudadas por Petti (1990) e por Tararam *et al.* (neste volume), respectivamente.

Os estudos da dinâmica da macrofauna no ecossistema bêntico são relativamente recentes, datando de meados da década de 70, e aumentando consideravelmente nos últimos dez anos. São poucos os trabalhos em sedimentos inconsolidados da plataforma continental de regiões tropicais e subtropicais (Petersen & Curtis, 1980; Yañez-Arancibia & Day, 1982). A grande maioria refere-se à regiões subpolares ou polares, onde a fauna é composta por pequeno número de espécies, em relação à fauna tropical ou subtropical. No entanto, todos os estudos realizados concordam em que a biomassa e a abundância elevadas do bentos geralmente correspondem à áreas de deposição acentuada de detritos pelágicos, que ocorrem particularmente em regimes hidrológicos de baixa temperatura e alta salinidade (Grebmeier *et al.*, 1989).

Esta situação é encontrada durante o verão na região de Ubatuba, quando a área apresenta condições subtropicais nítidas, diretamente ligadas à entrada da ACAS sobre a plataforma continental. E é nessa época que tanto a macro quanto a megafauna bêntica apresentaram seus valores máximos de biomassa e abundância, corroborando assim a generalidade observada para regiões de altas latitudes.

Concluindo, existe uma variação marcante, em escala sazonal, tanto da fonte de alimento quanto dos grupos tróficos bênticos presentes na plataforma continental da região de Ubatuba. O funcionamento do bentos dentro desse ecossistema costeiro (Fig. 4), evidencia a importância da sazonalidade na dinâmica do sistema.

Com relação aos peixes demersais, baseado na composição dos conteúdos estomacais (Soares *et al.*, 1989a,b; Soares, 1992; Soares *et al.*, neste volume), e nas características tróficas de suas presas, pode-se identificar quatro grandes grupos tróficos: peixes comedores de peixes e crustáceos pelágicos; peixes comedores de invertebrados de superfície; peixes comedores de invertebrados de subsuperfície e peixes comedores de peixes de fundo.

Das 33 espécies analisadas, cinco pertencem ao primeiro grupo, 23 ao segundo, três ao terceiro e oito ao quarto grupo, existindo espécies que se encaixam em dois grupos tróficos diferentes.

A relação entre os grupos funcionais de peixes e as principais fontes de sua alimentação, na área, está apresentada na Figura 5 e Tabela 4.

A maior parte da ictiofauna utiliza, tanto no verão quanto no inverno, a via bêntica dos "invertebrados de superfície", constituída por animais suspensívoros, detritívoros de superfície, omnívoros e carnívoros generalistas, mas algumas espécies podem utilizar mais do que uma via de energia (Fig. 5).

No entanto, a influência da sazonalidade ambiental é marcante sobre o fluxo de energia do sistema quando se leva em conta a abundância relativa das espécies de peixes presentes no verão e no inverno. Assim, no verão, com a entrada da ACAS e conseqüente enriquecimento do pelagial, há um nítido aumento das espécies de peixes que se utilizam da via "peixes e crustáceos pelágicos". Já no inverno, com a resuspensão do fundo e conseqüente maior disponibilidade dos "invertebrados detritívoros de subsuperfície", esta via é detectada, através do grande número de algumas espécies de peixes que foram encontrados dela usufruindo.

As observações e inferências analisadas no presente trabalho sugerem que eventos cíclicos de natureza física favorecem a ocorrência de mudanças tróficas com conseqüente alteração dos padrões do fluxo de energia e matéria no sistema.

Tabela 4. Principais presas utilizadas pelos quatro grupos tróficos de peixes demersais e bênticos da área de Ubatuba. Grupo 1: comedores de peixes e crustáceos pelágicos; Grupo 2: comedores de invertebrados bênticos de superfície; Grupo 3: comedores de invertebrados de subsuperfície; Grupo 4: comedores de peixes de fundo.

Grupo	Presas principais
1	Peixes engraulídeos, camarões sergestídeos e copépodes calanóides
2	Camarões carídeos e peneídeos, anfípodes gamarídeos, braquiúros oportunistas, poliquetas e ofiuróides
3	Poliquetas maldanídeos e capitelídeos
4	Peixes: pleuronectiformes, anguiliformes, triglídeos e batracoidídeos

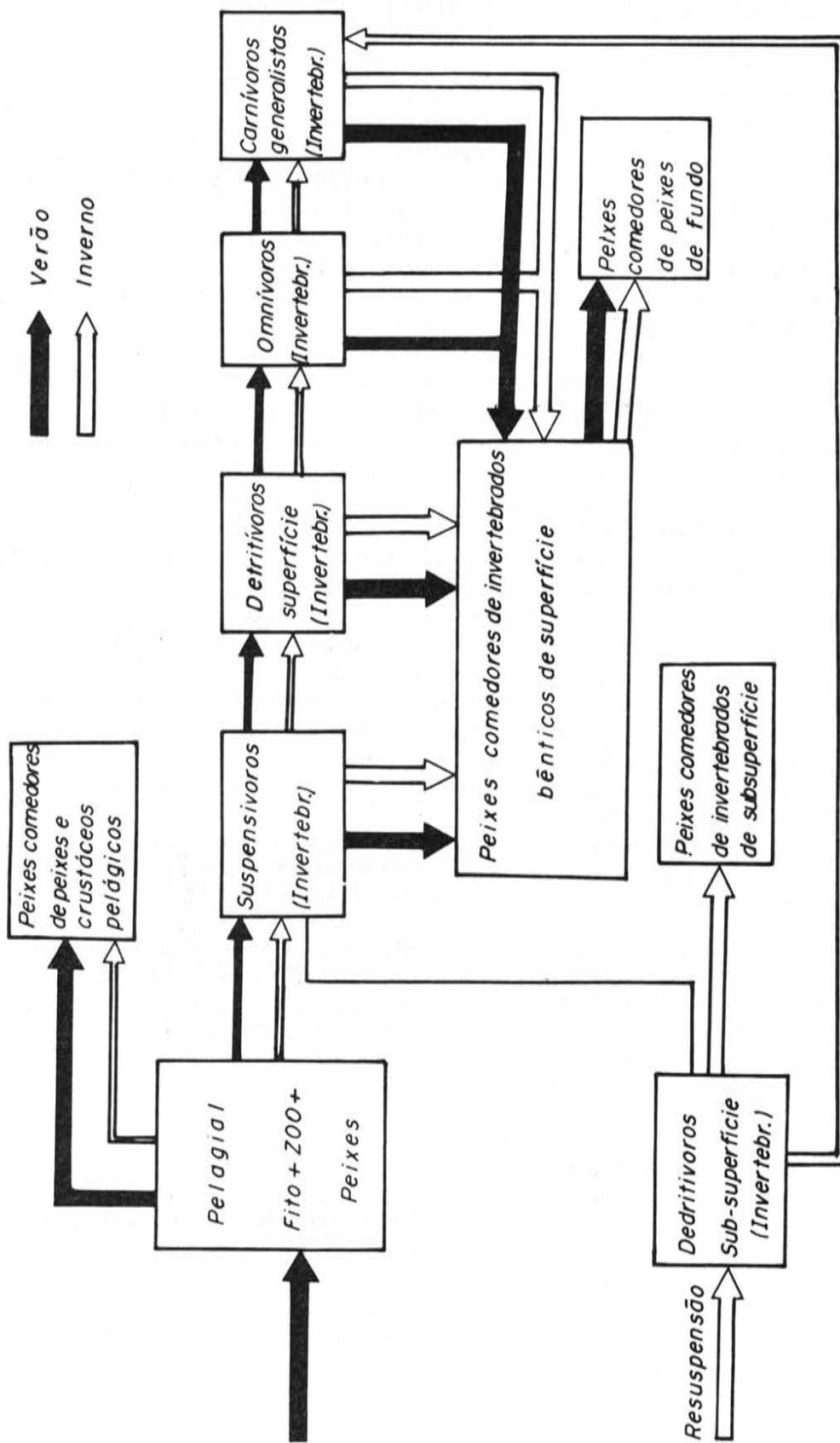


Fig. 5. Diagrama da teia alimentar benthica do ecossistema de plataforma continental da região de Ubatuba, considerando os peixes demersais. ACAS: Água Central do Atlântico Sul. A largura das setas é proporcional à intensidade do fluxo.

Referências bibliográficas

- AIDAR, E.; GAETA, S. A.; GIANESELLA-GALVÃO, S. M. F.; KUTNER, M. B. B. & TEIXEIRA, C. 1993. Ecosistema costeiro subtropical: nutrientes dissolvidos, fitoplâncton e clorofila-*a* e suas relações com as condições oceanográficas na região de Ubatuba. *Publção esp. Inst. oceanogr., S Paulo, (10):9-43.*
- AZAM, F.; FENCHEL, T.; FIELD, J. G.; MEYER-REIL, L. A. & THINGSTAD, F. 1983. The ecological role of water-column microbes in the sea. *Mar. Ecol.-Prog. Ser., 10:257-263.*
- BAKUN, A. & PARRISH, R. H. 1990. Comparative studies of coastal pelagic fish reproductive habitats: the Brazilian sardine (*Sardinella aurita*). *J. Cons. int. Explor. Mer, 46:269-283.*
- BEERS, J. R. 1986. Organisms and the food web. In: Eppley, R. W., ed. *Plankton dynamics of the southern California Bight*. Berlin, Springer-Verlag. p. 84-175.
- BRANDINI, F. P.; MORAES, C. L. B. & THAMM, C. A. C. 1989. Shelf break upwelling, subsurface maxima of chlorophyll and nitrite, and vertical distribution of a subtropical nano and microplankton community off southeastern Brazil. In: Brandini, F. P., ed. *ENCONTRO BRASILEIRO DE PLÂNCTON, 3*, Caiobá, 1988. Memórias. Curitiba, Universidade Federal do Paraná. p.47-55.
- CAMPBELL, L. & CARPENTER, E. J. 1986. Estimating grazing pressure on *Synecococcus* spp using the seawater dilution and selective inhibitor techniques for measuring grazing rates. *Mar. Ecol.-Prog. Ser., 33:121-129.*
- CASTRO FILHO, B. M. de; MIRANDA, L. B. de & MIYAO, 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.*
- CERQUEIRA, V. R. & HAIMOVICI, M. 1990. Dinâmica populacional do gordinho *Peprilus paru* (Pisces; Stromateidae), no litoral sul do Brasil. *Revta brasil. Biol., 50(3):599-613.*
- ESTRADA, M. & BLASCO, D. 1979. Two phases of the phytoplankton community in the Baja California upwelling. *Limnol. Oceanogr., 24: 1065-1080.*
- GOODAY, A. J. & TURLEY, C. M. 1990. Responses by benthic organisms to inputs of organic material to the ocean floor: a review. *Phil. Trans. R. Soc., Lond. A, 331:119-138.*
- GREBMEIER, J. M.; FEDER, H. M. & McROY, C. P. 1989. Pelagic-benthic coupling on the shelf of the northern Bering and Chukchi seas. II. Benthic community structure. *Mar. Ecol.-Prog. Ser., 51:253-268.*
- HAAS, L. W. & WEBB, K. L. 1979. Nutritional mode of several non-pigmented microflagellates from the York River Estuary, Virginia. *J. expl mar. Biol. Ecol., 39:125-134.*
- HARBISON, G. R. & GILMER, R. W. 1976. The feeding of the pelagic tunicate *Pegea confederata* and two others salps. *Limnol. Oceanogr., 21:517-528.*
- HERON, A. C. 1972. Population ecology of a colonizing species: the pelagic tunicate *Thalia democratica*. 1. Individual growth rate and generation time. *Oecologia, 10:269-293.*
- ITURRIAGA, R. & MITCHELL, B. G. 1986. Chroococcoid cyanobacteria: a significant component in the food web dynamics of the open sea. *Mar. Ecol.-Prog. Ser., 28:291-297.*
- JOHNSON, P. W.; XEI, H. & SIEBEIRTH, J. McN. 1982. The utilization of chroococcoid cyanobacteria by marine protozooplankters but not a calanoid copepod. *Anns Inst. océanogr., Paris, 58(5):297-308.*
- LEE, T. N. & ATKINSON, L. P. 1983. Low-frequency current and temperature variability from Gulf Stream frontal eddies and atmospheric forcing along the southeast U.S. outer continental shelf. *J. geophys. Res., 88:4541-4568.*
- _____; _____ & LEHECKIS, R. 1981. Observations of a Gulf Stream frontal eddy on the Georgia continental shelf, April 1977. *Deep-Sea Res., 28:347-378.*
- MATSUURA, Y. 1986. Contribuição ao estudo sobre estrutura oceanográfica da região sudeste entre Cabo Frio (RJ) e Cabo de Santa Marta Grande (SC). *Ciênc. Cult., S Paulo, 38(8): 1439-1450.*
- _____. 1990. Rational utilization of coastal ecosystem in tropics: integrated investigation of coastal ecosystem in Ubatuba region. 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. 47-52.

- MESQUITA, A. R.; LEITE, J. B. DE A. & RIZZO, R. 1983. A note on the shelf break upwelling off the southeast coast of Brazil (26°30'S). *Bolm Inst. oceanogr.*, S Paulo, 32(2):193-198.
- 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.
- MICHAEL, A. F. & SILVER, M. W. 1988. Primary production, sinking fluxes and the microbial food web. *Deep-Sea Res.*, 35:473-490.
- MITSUI, A.; KUMAZAWA, S.; TAKAHASHI, A.; IKEMOTO, H.; CAO, S. & ARAI, T. 1986. Strategy by which nitrogen-fixing unicellular cyanobacteria grow photoautotrophically. *Nature*, 323:720-722.
- MULLIN, M. M. 1983. In situ measurement of filtering rates of the salpa *Thalia democratica*, in phytoplankton and bacteria. *J. Plankt. Res.*, 5(2):279-288.
- PAIVA, P. C. 1990. Padrões de distribuição e estrutura trófica dos anelídeos poliquetas da plataforma continental do litoral norte do Estado de São Paulo. Dissertação de mestrado. Universidade de São Paulo, Instituto Oceanográfico. 146p. (não publicado).
- PERKINS, F. O.; HAAS, L. W.; PHILLIPS, D. E. & WEBB, K. L. 1981. Ultrastructure of a marine *Synechococcus* possessing spinae. *Can. J. Microbiol.*, 27:318-329.
- PETERSEN, G. H. & CURTIS, M. A. 1980. Differences in energy flow through major components of subarctic temperate and tropical marine shelf ecosystems. *Dana*, 1:53-64.
- PETTI, M. A. V. 1990. Hábitos alimentares dos crustáceos decápodes braquiúros e seu papel na rede trófica do infralitoral de Ubatuba (litoral norte do Estado de São Paulo, Brasil). Dissertação de mestrado, Universidade de São Paulo, Instituto Oceanográfico. 150 p. (não publicado).
- PIETRAFESA, L. J.; JANOWITZ, G. S. & WITTMAN, P. A. 1985. Physical oceanographic processes in the Carolina Capes. In: Atkinson, L. P.; Menzel, D. W. & Bush, K. A., eds *Oceanography of the southeastern U.S. continental shelf*. Washington, D.C., American Geophysical Union. p. 23-32.
- PIRES, A. M. S. 1992. Structure and dynamics of benthic megafauna on the continental shelf offshore of Ubatuba, southeastern Brazil. *Mar. Ecol.-Prog. Ser.*, 86(1):63-76.
- PIRES-VANIN, A. M. S. 1989. Estrutura e dinâmica da megafauna bêntica na plataforma continental da região norte do Estado de São Paulo, Brasil. Tese de livre-docência. Universidade de São Paulo, Instituto Oceanográfico. 172 p. (não publicado).
- _____. 1993. A macrofauna bêntica da plataforma continental ao largo de Ubatuba, São Paulo, Brasil. *Publção esp. Inst. oceanogr.*, S Paulo, (10):137-158.
- POMEROY, L. R. & DEIBEL, D. 1980. Aggregation of organic matter by pelagic tunicates. *Limnol. Oceanogr.*, 25:643-652.
- SALDANHA, F. M. P. & GIANESELLA-GALVÃO, S.M.F. 1992. Experimentos de simulação da mistura vertical de massas d'água e seus efeitos sobre a biomassa e produtividade primária fitoplanctônica na região de Ubatuba, São Paulo. In: SIMPÓSIO SOBRE OCEANOGRAFIA, 2., São Paulo, 1992. Resumos. São Paulo, IOUSP. p. 83.
- SHERR, E. B. & SHERR, B. F. 1988. Role of microbes in pelagic food webs: a revised concept. *Limnol. Oceanogr.*, 33:1225-1227.
- _____; _____ & PAFFENHÖFER, G. A. 1986. Phagotrophic Protozoa as food for metazoans: a "missing" trophic link in marine pelagic food webs? *Mar. microb. Food Webs*, 1(2):61-80.
- SILVER, M. W. & ALLDREDGE, A. L. 1981. Bathypelagic marine snow: deep-sea algal and detrital community. *J. mar. Res.*, 39:501-530.
- SMETACEK, V. 1984. The supply of food to the benthos. In: Fasham, M. J. R., ed. *Flows of energy and materials in marine ecosystems*. New York, Plenum Press. p. 517-547.
- _____. 1988. Plankton characteristics. In: Postma, H. & Zijlstra, J. J., eds *Continental shelves*. Elsevier, Amsterdam. p. 93-130.
- SOARES, L. S. H. 1992. Alimentação de espécies de peixes demersais, ao longo do ciclo diário no litoral de Ubatuba, São Paulo: alimento, atividade alimentar e consumo. Tese de doutorado. Universidade de São Paulo, Instituto Oceanográfico. 165 p. (não publicado).
- _____; GASALLA, M. A.; RIOS, M. A. T.; ARRASA, M. V. & ROSSI-WONGTSCHOWSKI, C. L. D. B. 1993. Grupos tróficos de espécies dominantes de peixes demersais da plataforma continental interna de Ubatuba, Brasil. *Publção esp. Inst. oceanogr.*, S Paulo, (10):189-198.

- SOARES, L. S. H.; ROSSI-WONGTSCHOWSKI, C. L. D. B.; ALVARES, L. M. C.; MUTO, E. Y. & GASALLA, M. A. 1992. Grupos tróficos de peixes demersais da plataforma continental interna de Ubatuba, Brasil. I. Chondrichthyes. *Bolm Inst. oceanogr.*, S Paulo, 40(1/2):79-85.
- _____; _____;
CRISPINO, R. L. & GASALLA, M. A. 1989a. Ecologia trófica da ictiofauna do sistema costeiro do litoral de Ubatuba, São Paulo, Brasil. III. Bothidae. *In*: SIMPÓSIO SOBRE OCEANOGRAFIA, 1., São Paulo, 1989. Resumos. São Paulo, IOUSP, p. 51.
- _____; _____;
REYNA, M. J.; GASALLA, M. A.; ARRASA, M. V. & RIOS, M. A. T. 1989b. Ecologia trófica da ictiofauna do sistema costeiro do litoral de Ubatuba, São Paulo, Brasil. I. Sciaenidae. *In*: SIMPÓSIO SOBRE OCEANOGRAFIA, 1., São Paulo, 1989. Resumos. São Paulo, IOUSP. p. 19.
- STEELE, J. H. 1974. The structure of marine ecosystems. Cambridge, Mass., Harvard University Press. 128 p.
- STOCKNER, J. G. 1988. Phototrophic picoplankton: an overview from marine and freshwater ecosystem. *Limnol. Oceanogr.*, 33:765-775.
- TARARAM, A. S.; WAKABARA, Y. & EQÛI, M. B. 1993. Hábitos alimentares de onze espécies da megafauna bêntica da plataforma continental de Ubatuba, SP. *Publção esp. Inst. oceanogr.*, S Paulo, (10):159-167.
- VEGA-PÉREZ, L. A. 1993. Composição do zooplâncton da região de Ubatuba, Estado de São Paulo. *Publção esp. Inst. oceanogr.*, S Paulo, (10):65-84.
- YAÑEZ-ARANCIBIA, A. & DAY, J. W. JR. 1982. Ecological characterization of Términos Lagoon, a tropical lagoon-estuarine system in the southern Gulf of Mexico. *Oceanologica Acta*, (n. sp.):431-440.

(Manuscrito recebido 30 abril 1993; revisto
21 maio 1993; aceito 7 junho 1993)