

BIOMASSA FITOPLANCTÔNICA E PRODUÇÃO PRIMÁRIA

Eliane Gonzalez-Rodriguez, Silvana Vianna Rodrigues, Marcelo Manzi Marinho,
Wanderson Fernandes de Carvalho, Fernando Neves Pinto e Rodolfo Paranhos

PALAVRAS-CHAVE

Clorofila *a*; Divinil-clorofila *a*; produtividade primária; Oceano Atlântico Sudoeste; Bacia de Campos

RESUMO

A caracterização da variabilidade espaço-temporal da biomassa fitoplanctônica e da produtividade primária da Bacia de Campos foi observada durante duas campanhas oceanográficas realizadas entre março e abril (período chuvoso) e agosto e setembro (período seco) de 2009. Durante estas campanhas foram coletadas amostras na superfície e na base da camada de mistura em cinco transectos no período chuvoso e quatro no período seco, cujas estações variaram entre 25 e 3.000 m de profundidade. A concentração de clorofila *a* total (mono- e divinil-) apresentou um gradiente decrescente do continente para a região oceânica, variando de 0,20 a 1,80 $\mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$ e 0,10 a 7,83 $\mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$ na região nerítica e nos períodos chuvoso e seco, respectivamente. Na região oceânica a concentração variou entre 0,04 e 0,33 $\mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$ em ambos os períodos do ano. A divinil-clorofila *a* foi detectada em grande parte da Bacia de Campos com concentrações variando até 0,15 $\mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$ e apresentou padrão de distribuição inverso ao da clorofila *a* total, com gradiente longitudinal crescente ao longo da região oceânica, chegando a representar 40% da clorofila *a* total nessas regiões. A produtividade primária foi avaliada por meio de experimentos *in situ* simulados para a constru-

ção das curvas de luz-fotossíntese e consequente estimativa dos parâmetros fotossintéticos, que foram utilizados para o cálculo da produtividade primária integrada na zona eufótica. Os valores de produtividade primária variaram de 0,07 a 1,56 $\text{gC}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{d}^{-1}$ no período chuvoso, e de 0,34 a 0,57 $\text{gC}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{d}^{-1}$ no período seco, não havendo diferença significativa entre os dois períodos. Os resultados obtidos confirmam a característica oligotrófica da região da Baía de Campos, com exceção das regiões próximas de Cabo Frio e Cabo São Tomé, que estão sujeitas à influência de feições oceanográficas que aportam nutrientes.

INTRODUÇÃO

A produção primária é a síntese de compostos orgânicos de alta energia a partir de compostos inorgânicos. No oceano, as algas e algumas bactérias são capazes de sintetizar compostos orgânicos utilizando energia solar (fotossíntese) ou energia química (quimiossíntese). Os organismos que não necessitam de matéria orgânica como fonte de energia são autotróficos e chamados de produtores primários.

A medida da clorofila *a* é uma importante estimativa da biomassa do fitoplâncton ou mesmo da produtividade primária de um ecossistema, por ser o principal pigmento fotossintético presente nos organismos fitoplanctônicos. Para a sua análise, amostras são concentradas por filtração, os pigmentos são extraídos e determinados por fluorimetria ou por outro método como a cromatografia a líquido de alta eficiência (HPLC). Os valores tipicamente observados nos oceanos vão desde muito baixos (por volta de 0,05 $\mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$ ou até menos) em regiões oligotróficas e podem chegar a 5 $\mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$ em regiões costeiras. As concentrações de clorofila *a* habitualmente reportadas para a Baía de Campos estão nesta faixa (Andrade *et al.*, 1999; Pedrosa *et al.*, 2006).

Além dos eucariontes e procariontes produtores de clorofila *a*, organismos procariontes picoplantônicos fotossintetizantes também podem ser relevantes para a produtividade primária nos oceanos. Cianobactérias do gênero *Prochlorococcus*, registradas em águas tropicais e subtropicais dos oceanos Atlântico e Pacífico (Carreto *et al.*, 2008; Ras *et al.*, 2008), produzem divinil-clorofila *a* em vez de clorofila *a*, tornando vantajoso o uso

de técnicas analíticas que possam distinguir estas duas moléculas, como a HPLC. A biomassa total, nesse caso, é expressa pela soma das quantidades detectadas para a clorofila *a* e a divinil-clorofila *a*.

A energia total fixada por meio da fotossíntese pelos produtores primários é a produção primária bruta (PPB), e a produção primária líquida (PPL) é a produção bruta menos as perdas por respiração. Em ambientes aquáticos naturais é praticamente impossível medir a produção líquida porque é difícil determinar a contribuição da respiração dos autotróficos para as perdas pela respiração total. As perdas pela respiração incluem a contribuição dos heterotróficos e, na verdade, refletem a respiração total da comunidade (Falkowski e Raven, 2007).

A produção primária de um ecossistema marinho depende das características físicas e químicas por ele apresentadas (Eppley, 1972). Os ambientes pelágicos estreitamente ligados às suas características físicas e químicas são de natureza dinâmica, com escalas de variação das condições ambientais de horas a anos.

Quando relacionada com a origem dos nutrientes, a produção primária pode ser caracterizada por produção primária nova e produção primária regenerada (Dugdale e Goering, 1967). A produção nova é baseada na entrada de nutrientes nos ecossistemas pelágicos e a produção regenerada resulta do processo de reciclagem biológica de nutrientes dentro do ecossistema pelágico, na zona eufótica.

Os valores de produtividade e a taxa de assimilação são uma boa indicação do estado trófico de uma região. Segundo Falkowski (1981), as taxas de assimilação são afetadas pela disponibilidade

de nutrientes, temperatura, tamanho da célula e histórico de luz.

Os objetivos deste capítulo foram caracterizar a variabilidade espacial e temporal da biomassa fitoplanctônica estimada pelos principais pigmentos fotossintetizantes (clorofila *a* e divinil-clorofila *a*) e da produtividade primária da Bacia de Campos.

MATERIAL E MÉTODOS

A determinação da clorofila e da produtividade primária foi realizada durante duas campanhas oceanográficas realizadas entre março e abril (período chuvoso) e agosto e setembro (período seco) de 2009. Durante estas campanhas, em cada estação as amostras foram coletadas na superfície (1 m) e a uma segunda profundidade, que na região oceânica correspondeu à base da camada de mistura (profundidade definida a partir do decréscimo em 0,5 °C da temperatura da água superficial) e, na região nerítica, obedeceu a critérios de acordo com a estratificação da coluna d'água. Quando a coluna d'água encontrava-se não estratificada, a amostra foi coletada na profundidade correspondente à metade da coluna d'água. Quando observada estratificação, com presença da isoterma de 20 °C, a amostra foi coletada na profundidade da isoterma de 20 °C. Porém, quando a estratificação estava próxima à superfície (isoterma de 20 °C próxima ou aflorando em superfície), a amostra foi coletada no meio da massa d'água inferior, perfazendo um total de 282 amostras para a determinação da clorofila e 120 amostras para a avaliação da produtividade primária (Moreira *et al.*, 2017, Capítulo 2 deste volume).

Clorofila *a* total – determinações por fluorimetria

Para a determinação de clorofila *a* total por fluorimetria foi coletada uma subamostra em frasco de polietileno verde de 2 L, filtrados em seguida, em no máximo 15 minutos após a coleta. A filtração a vácuo foi realizada sob pressão máxima de 250 mmHg, em membranas de celulose Millipore

HAWP com poros de 0,45 µm. Durante todo o procedimento de coleta e filtração, as amostras foram protegidas da luz. Os filtros foram colocados em tubos criogênicos, e em seguida congelados e armazenados em galão de nitrogênio líquido. A clorofila *a* total foi determinada após extração em acetona 90% durante um período de 18 horas a 4 °C. Tanto as medidas em fluorímetro Turner Designs® TD-700 quanto os cálculos foram baseados nos procedimentos e nas equações descritas por Parsons *et al.* (1984), e a detecção dos métodos foi realizada com enfoque em metrologia (Matos, 2001; Paiva, 2001). Os aparelhos foram calibrados com clorofila *a* pura (Sigma® C-6144) e o limite de detecção para este ensaio foi de 0,02 µg·L⁻¹ (Matos, 2001).

Clorofila *a* e divinil-clorofila *a* – determinações por HPLC

A clorofila *a* e divinil-clorofila *a* foram determinadas por HPLC no fitoplâncton total e na fração < 20 µm. Para o fitoplâncton total, 6 L de água do mar foram filtrados em filtro GF/F de 47 mm de diâmetro e poros de 0,7 µm, sob luz reduzida e sob pressão máxima de 250 mmHg. Após a filtração os filtros foram imediatamente armazenados em tubos criogênicos em nitrogênio líquido até o momento da análise. Para a fração do fitoplâncton < 20 µm, 4 L de água do mar foram filtrados sequencialmente em rede de 20 µm e filtro GF/F, seguindo o procedimento já descrito. A extração foi realizada de acordo com metodologia proposta por Wright *et al.* (1997) com modificações. Foi introduzido no método um procedimento de controle da eficiência da extração, pela adição de 355 ng de trans-beta-Apo-8'-carotenal (Sigma Aldrich) ao solvente extrator (metanol:acetato de tetrabutil-amônio – TBAA) 28 mM, 98:2 (v/v), imediatamente antes da extração assistida por ultrassom (Sonda Bandelin Sonoplus). As amostras foram analisadas pelo método de Van Heukelem e Thomas (2001), usando um cromatógrafo Thermo modelo Accella 600 com detector de arranjo de diodos. Todos os reagentes usados foram de grau cromatográfico

(Tedia) e a água foi ultrapurificada (Milli Q Gradient – Millipore). A quantificação foi realizada a partir de padrões de divinil-clorofila *a* (DVCl*a*) e clorofila *a* (Cl*a*) (DHI – Water and Environment – Hørsholm, Denmark). Para cada pigmento analisado, foram determinadas curvas analíticas de calibração, com pelo menos cinco níveis de concentração. Os limites de detecção para a divinil-clorofila *a* e para a clorofila *a* foram de 0,002 e 0,02 $\mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$ respectivamente, calculados a partir das curvas analíticas, de acordo com Miller e Miller (1988).

Produção Primária

As taxas de produção primária foram medidas de acordo com o método *in situ*-simulado desenvolvido por Steeman Nielsen (1952) e descrito por Strickland e Parson (1972). As medidas foram realizadas em duas amostras: uma coletada na subsuperfície (1 m) e outra em uma segunda profundidade, que variou de acordo com a profundidade da base da camada de mistura, determinada pelo perfil de temperatura obtido por lançamentos de CTD.

As amostras foram coletadas em estações diurnas, filtradas em rede de 150 μm de abertura de malha para remover o zooplâncton e transferidas para frascos de policarbonato de 60 mL. Cada amostra foi incubada com 1 mL de solução de 20 mCi de $\text{NaH}^{14}\text{CO}_3$ sob exposição à radiação solar, com fluxo contínuo de água da superfície do mar para manter a temperatura, sob diferentes intensidades luminosas: 100, 73, 68, 46, 30, 12, 6, e 1% em relação à radiação incidente. O gradiente de luz foi obtido com o uso de tubos transparentes de acrílico dotados de filtros neutros internos, constituídos de malhas e placas perfuradas de aço inoxidável com porosidade variável. Decorrido o tempo de incubação, em geral de 4 horas, todas as amostras foram filtradas em filtros Millipore HA de 25 mm de diâmetro e 0,45 μm de porosidade para a separação das células fitoplanctônicas da água.

A assimilação do isótopo de carbono (^{14}C) pelas células fitoplanctônicas foi mensurada pela diferença entre a atividade radioativa total da

solução de $\text{NaH}^{14}\text{CO}_3$ e a atividade retida nos filtros ao final da incubação, através da técnica de cintilação líquida. Para tanto, após a incubação os filtros foram deixados secar por no mínimo 24 horas em dessecador, colocados em frascos de vidro (10 mL) contendo 7 mL de coquetel de cintilação (ISTAGEL) e deixados dissolver por 24 horas e então analisados em um cintilômetro Tri-Carb 1600 CA (Packard), usando curvas padrões internas (*quenching*).

Durante a realização das campanhas, a radiação fotossinteticamente ativa (RFA) foi continuamente registrada com o auxílio de um sensor quanta LI-190SA acoplado ao Datalogger LI-1000 (LI-COR). Foi lançado o disco de Secchi e a profundidade de seu desaparecimento foi utilizada para estimar o coeficiente de atenuação da luz na coluna d'água para determinar a profundidade da camada eufótica, definida como a camada iluminada com limite inferior na profundidade, onde a intensidade luminosa é igual a 1% da luz incidente na superfície (Poole e Atkins, 1929). Com os dados da luz incidente na superfície medidos pelo sensor quanta e o coeficiente de atenuação, foi calculada a quantidade de luz em cada nível de atenuação utilizado na incubação e a profundidade relativa destes na coluna d'água.

Para a análise dos dados de produtividade, todas as medidas de produção primária (feitas em triplicatas em cada nível de luz) foram normalizadas à concentração de clorofila *a* total, o que nos dá a eficiência fotossintética, e plotadas em função da intensidade luminosa para construir as curvas de luz-fotossíntese. As curvas de luz-fotossíntese foram ajustadas utilizando os modelos empíricos de Jassby e Platt (1976) e Platt *et al.* (1980), com o objetivo de se obter os parâmetros fotossintéticos (P_{max} – produtividade máxima potencial para a intensidade de luz saturante; α – inclinação inicial da curva de saturação de luz e β – inclinação negativa da curva, quando há fotoinibição). O ajuste foi obtido por regressão não linear utilizando o programa STATISTICA versão 7.0 (Statsoft, Inc.) de acordo com as Equações 1 e 2.

sem fotoinibição: $P^B = P_{max}^B \tanh\left(\frac{al}{P_{max}^B}\right)$
 (Jassby e Platt, 1976) (1)

com fotoinibição: $P^B = P_{max}^B \left(1 - e^{\left(\frac{-al}{P_{max}^B}\right)}\right) e^{\left(\frac{-\beta I}{P_{max}^B}\right)}$
 (Platt *et al.*, 1980) (2)

A produção primária integrada (mgC·m⁻²·h⁻¹) na coluna d'água de cada estação amostrada foi feita pelo método dos trapézios, usando os valores medidos nas incubações e as profundidades relativas aos níveis de luz. A fim de determinar a produção primária integrada diária (mgC·m⁻²·d⁻¹), foram estimados: a duração do dia como descrito em Gaeta (1999), considerando-se a posição geográfica de cada estação (latitude e longitude), a variação da profundidade da camada eufótica ao longo do dia (determinada pelo ângulo de inclinação do sol e o coeficiente de atenuação da luz na água) e a luz incidente na superfície medida continuamente pelo sensor quanta. Assim, a produção primária integrada diária foi obtida somando-se as produções integradas, calculadas minuto a minuto ao longo do período iluminado, com base nos parâmetros fotossintéticos e a equação de ajuste da curva luz-fotossíntese e as profundidades relativas aos níveis de luz usados nas incubações (calculadas como descrito anteriormente).

A taxa de assimilação foi obtida pela normalização dos valores de produção primária por unidade de biomassa (mgC·mgC⁻¹·h⁻¹).

Biomassa nanoplânctônica

O nanoplâncton, porção do plâncton com tamanho compreendido entre 2 e 20 µm, foi enumerado e medido por citometria de fluxo, com o auxílio de um Citômetro FACS Calibur (Becton, Dickinson and Company, EUA). Este equipamento possui um *laser* azul (488 nm), utilizado para as análises. As amostras são sugadas e envoltas por uma solução salina (PPBS) formando uma corrente

de fluxo contínuo. Seis sensores estão apontados para o ponto em que este fluxo hidrodinâmico de alta pressão (formado pela amostra e a solução salina) passa através do *laser* (chamado de ponto de interrogação da amostra), as células e/ou partículas, alinhadas uma a uma, ao serem atingidas pelo *laser* espalham a luz e as que possuem em sua composição moléculas autofluorescentes, emitem fluorescência. O espalhamento da luz e a autofluorescência são captadas pelos sensores: frontal (FSC), lateral (SSC) e pelos fotomultiplicadores: FL1, FL2 e FL3.

Para as nossas análises, o tamanho das células foi determinado pelos sensores FSC e SSC. Como as medidas no citômetro são relativas, variam com o aumento ou diminuição no ganho e potência dos sensores, antes de cada grupo de cinco amostras foram contadas microesferas de tamanho conhecido (6 µm) a fim de estabelecer uma referência interna para a conversão das medidas de FSC e SSC em tamanho (µm). Assim, o equipamento foi configurado de forma a otimizar a escala relativa para o intervalo de tamanho do nanoplâncton. Após as contagens no citômetro, os resultados foram analisados no *software* Cell Quest (Becton, Dickinson and Company, EUA) e as medidas relativas convertidas diretamente pela relação com os sinais obtidos das contagens das microesferas em planilhas do Microsoft Excel.

A determinação de células autotróficas e heterotróficas foi feita a partir da autofluorescência da clorofila *a*. Quando excitada pelo *laser* azul (488 nm), a clorofila *a* emite autofluorescência vermelha (675 nm), que é captada pelo fotomultiplicador FL3. Assim, células sem sinal de FL3 foram consideradas heterotróficas, enquanto células com sinal de FL3, acima do residual, foram consideradas autotróficas.

A conversão das contagens do nanoplâncton (cél. L⁻¹) em biomassa (µgC·L⁻¹) foi feita aplicando-se a fórmula: PgC = 0,216 (biovolume)^{0,939} (Menden-Deuer e Lessard, 2000). Para tanto, todas as células foram consideradas aproximadamente esféricas, suas medidas em µm foram usadas para calcular o volume em µm³.

RESULTADOS

Clorofila *a* total (TCl_a) determinada por fluorimetria

Os valores de TCl_a foram claramente distribuídos em um gradiente da costa para a região oceânica (Figura 1) e os maiores valores observados nas isóbatas de 25 m, oscilando entre 0,20 e 1,80 $\mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$ no período chuvoso e entre 0,10 e 7,82 $\mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$ no período seco. No outro extremo da escala de valores estão os obtidos na isóбата de 3.000 m, cuja faixa de variação esteve entre 0,04 e 0,33 $\mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$ em ambos os períodos do ano. Portanto, os valores registrados sobre a região da plataforma foram sempre mais elevados devido a sua proximidade com a região costeira, sendo claro o gradiente com maiores valores de TCl_a junto à linha de costa. Dentre as áreas costeiras (isóbatas entre 25 e 100 m), cabe destacar a região próxima a Cabo Frio na campanha realizada no período chuvoso por ter apresentado os maiores valores registrados nesta ocasião. Outra área com maiores valores foi a região do Cabo de São Tomé (Figura 2A). Já durante a campanha do período seco, os valores foram significativamente maiores que no período chuvoso e estiveram distribuídos por diferentes locais da plataforma continental,

como os já citados acima (Cabo Frio e Cabo de São Tomé), mas também na região mais ao norte da Baía de Campos, representada pelo Transecto I (Figura 2C), onde foram registrados valores de TCl_a da ordem de 2,96 $\mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$ na estação I2 a 1 m, até 5,93 e 7,82 $\mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$ na estação I1 a 1 m e na segunda profundidade, respectivamente. Já na região oceânica, os valores sempre foram menores que 0,2-0,5 $\mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$, independente da região da Baía de Campos e da época do ano, sendo típicos destas águas oligotróficas.

Considerando os padrões costa-oceano descritos no parágrafo anterior, torna-se desnecessário comparar as concentrações de TCl_a nos diferentes transectos, pois o padrão espacial costa-oceano é a maior forçante na distribuição da biomassa medida pela TCl_a. Ainda assim, alguns resultados podem ser destacados como na campanha realizada no período chuvoso, especialmente os valores observados no transecto A, estação A1 com 1,4 $\mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$ e estação A2 com 1,05 $\mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$, ambos na segunda profundidade. Os maiores valores (perto de 8 $\mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$) foram observados durante o período seco na região do Cabo de São Tomé, ao largo da foz do Rio Paraíba do Sul (Figura 2).

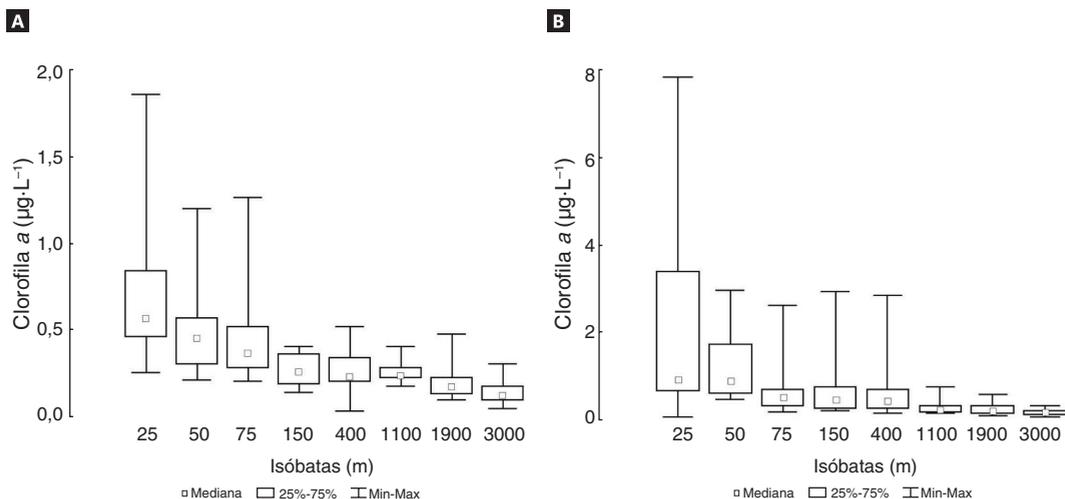


FIGURA 1. Distribuição da TCl_a obtida por fluorimetria ao longo das diferentes isóbatas: (A) Período chuvoso e (B) Período seco.

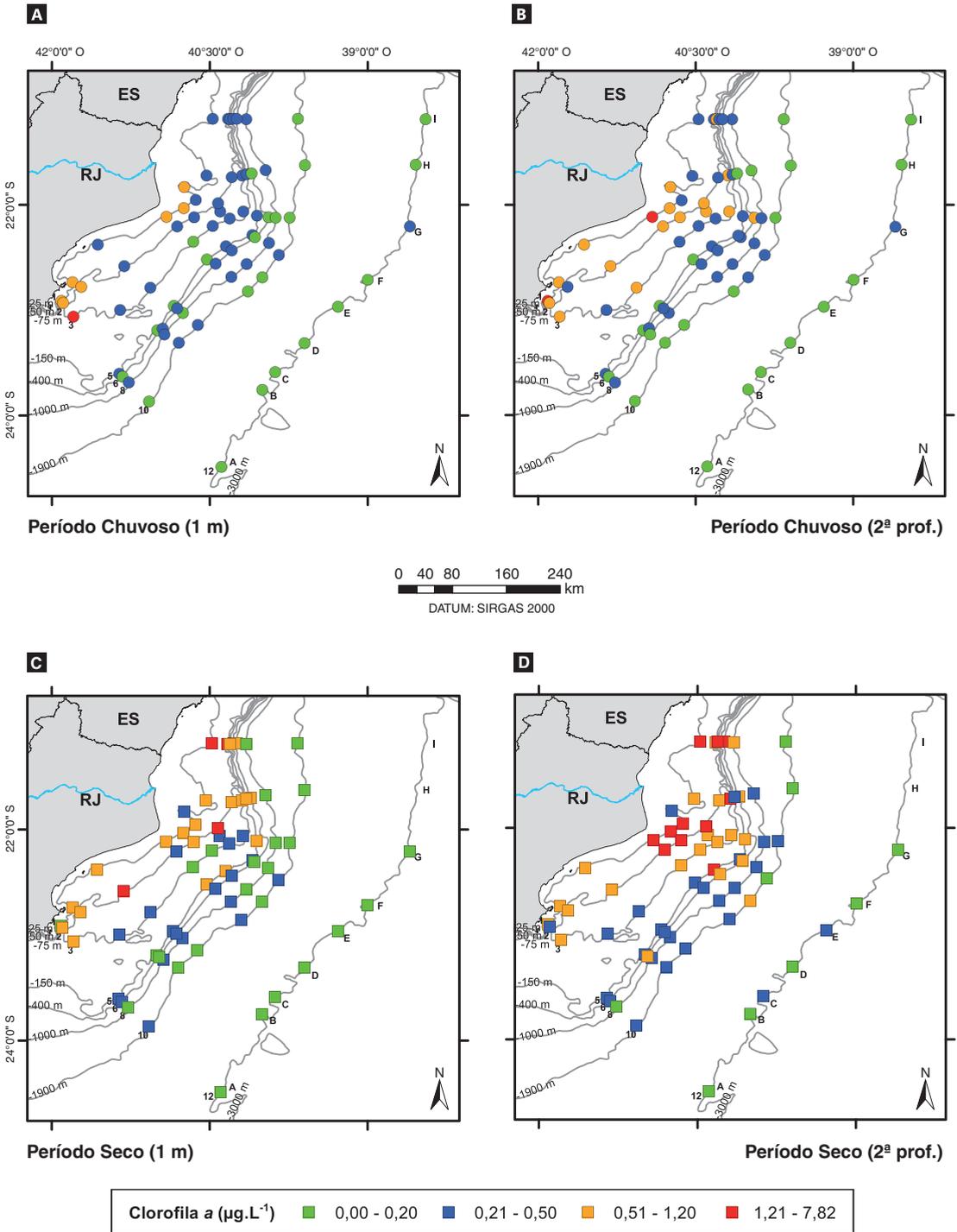


FIGURA 2. Distribuição da Tcla obtida por fluorimetria na Baía de Campos: (A) período chuvoso 1 m; (B) período chuvoso na segunda profundidade; (C) período seco a 1 m; (D) período seco na segunda profundidade.

Clorofila *a* (C_{la}) e divinil-clorofila *a* (DVCl_a) determinados por HPLC

A técnica de HPLC permite desmembrar os componentes mono- e divinil- da clorofila *a*, sendo o último um indicador direto da biomassa de cianobactérias picoplanctônicas do gênero *Prochlorococcus*,

Os resultados obtidos para a clorofila *a* total (TC_{la} = soma de clorofila *a* e divinil-clorofila *a*) por HPLC mostraram o mesmo padrão de distribuição espacial (gradiente da costa para a região oceânica) e temporal (maiores valores no PS) obtido por fluorimetria. Como esperado, foram observadas elevadas correlações entre as duas metodologias. No período chuvoso, o ajuste linear resultou em coeficiente de determinação $R^2 = 0,82$ ($p < 0,001$, $n = 138$), enquanto no período seco foi obtido um coeficiente de correlação de 0,72, mas também com um elevado coeficiente de determinação $R^2 = 0,52$ ($p < 0,001$, $n = 129$) (Figura 3).

A biomassa dos organismos fitoplanctônicos da fração $< 20 \mu\text{m}$ também apresentou um padrão de distribuição espacial em gradiente da costa para a região oceânica no período chuvoso (Figura 4). Entretanto, durante o período seco,

embora as maiores concentrações de C_{la} $< 20 \mu\text{m}$ também tenham sido observadas nas isóbatas de 25 e 50 m, o padrão de distribuição espacial foi homogêneo.

A DVCl_a foi detectada em grande parte da Baía de Campos nos dois períodos estudados com concentrações que variaram entre 0 e 0,15 $\mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$. Sua distribuição seguiu um padrão inverso ao da TC_{la}, isto é, crescente na direção da região oceânica. No período chuvoso (PC), os valores máximos foram observados no talude superior e médio (entre as isóbatas de 150 e de 1.000 m), enquanto no período seco o gradiente longitudinal crescente da costa para a região oceânica foi mais acentuado (Figura 5). Foi observado um incremento na contribuição da DVCl_a para a TC_{la}, que nas regiões oceânicas representou 40% (Figura 6).

Produção Primária

O P_{max} (produção primária máxima potencial) variou de 0,33 a 14,98 ($\text{mgC}\cdot\text{m}^{-3}\cdot\text{h}^{-1}$), sendo sua distribuição espacial apresentada na Figura 7. Os maiores valores foram encontrados próximo à costa, onde foram observados valores médios de

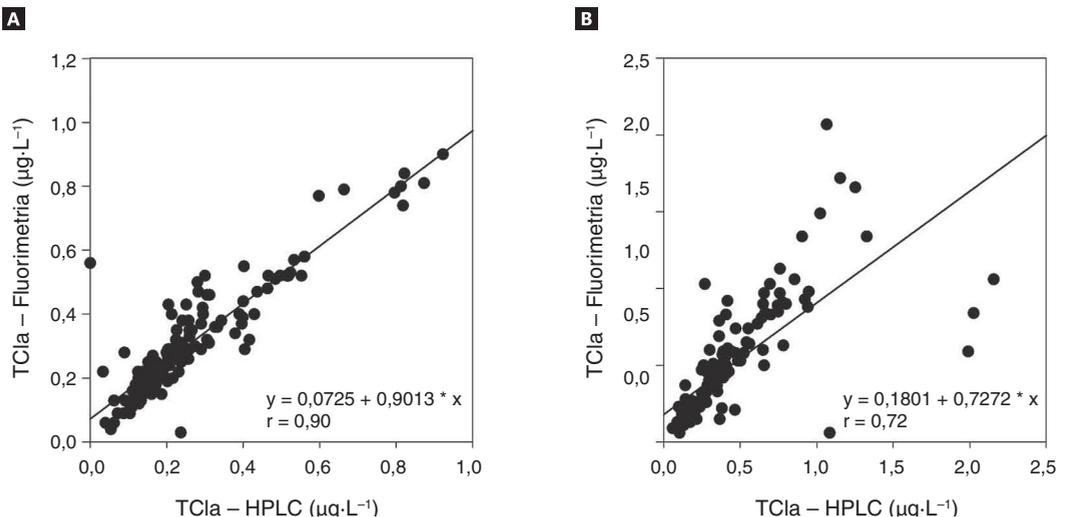


FIGURA 3. Relação entre a TC_{la} obtida por HPLC (C_{la} + divinil-C_{la}) e por fluorimetria, na Baía de Campos no período chuvoso (A) e no período seco (B). Foram excluídos os valores maiores que 3,5 vezes o desvio padrão.

4,21 ± 3,61 mgC·m⁻³·h⁻¹ para a superfície e 6,03 ± 2,61 para segunda profundidade, nas estações sobre a plataforma – isóbatas 25, 50 e 75 m. Na isóbata de 3.000 m, os valores médios foram 2,52 ± 0,63 e 3,17 ± 1,27 mgC·m⁻³·h⁻¹ para a superfície e a segunda profundidade, respectivamente.

Embora não tenha sido observado um gradiente claro de diminuição da costa para a região

oceânica, esta variação é mais nítida para os valores da segunda profundidade, que apresentaram diferença significativa entre as isóbatas de 25 m (valores entre 7,00 e 9,00 mgC·m⁻³·h⁻¹) e as de 150, 1.000 e 1.900 m (p < 0,05).

Os transectos não apresentaram diferença significativa entre si, mas valores mais elevados foram observados na região de Cabo Frio e ao

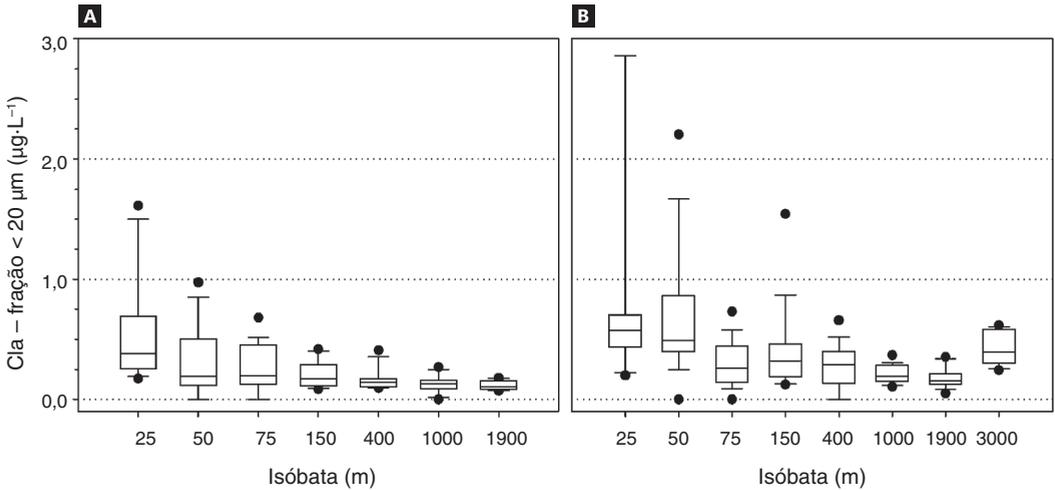


FIGURA 4. Distribuição da Cla < 20 μm (μg·L⁻¹) ao longo das isóbatas na Baía de Campos, no período chuvoso (A) e no período seco (B).

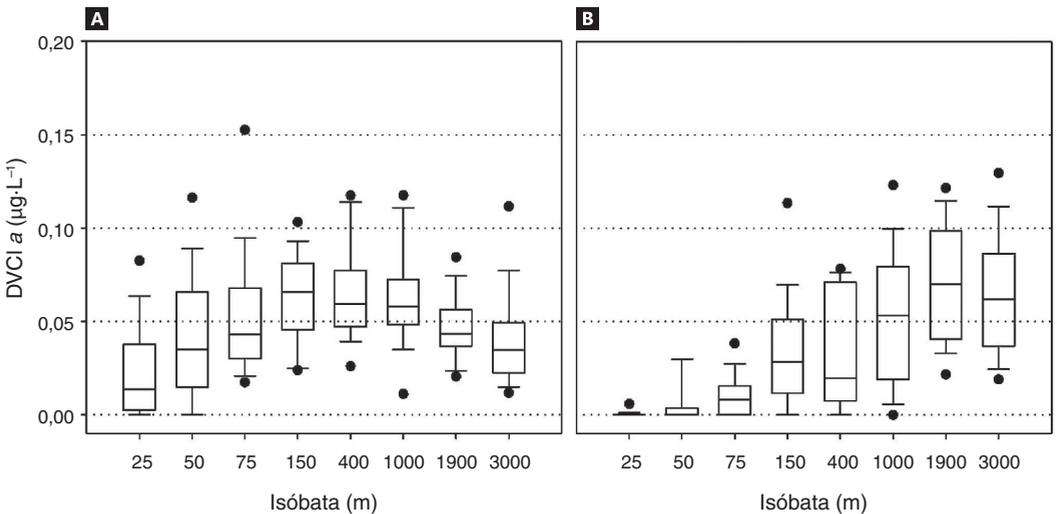


FIGURA 5. Distribuição da DVCla (μg·L⁻¹) ao longo das isóbatas na Baía de Campos, no período chuvoso (A) e no período seco (B).

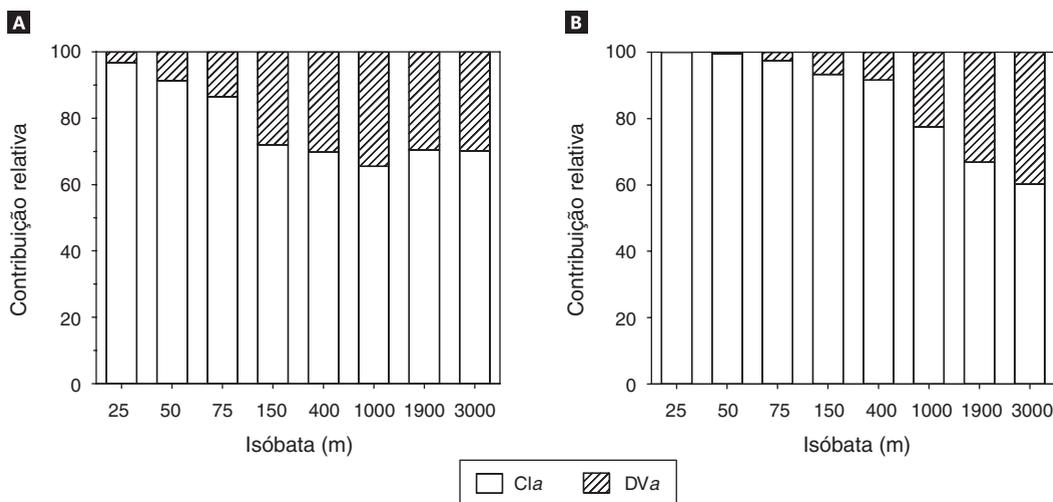


FIGURA 6. Contribuição relativa da *Cla* e da *DVCl a*, determinada por HPLC, para a *TCl a* na Baía de Campos: medianas no período chuvoso (A) e no período seco (B).

norte, próximo ao Cabo de São Tomé e também no transecto I, na estação I1 com $9,77 \text{ mgC}\cdot\text{m}^{-3}\cdot\text{h}^{-1}$ na superfície e $14,98 \text{ mgC}\cdot\text{m}^{-3}\cdot\text{h}^{-1}$ na segunda profundidade, ambos no período seco.

Para as duas campanhas realizadas, isto é, nos períodos chuvoso e seco, os valores observados variaram de $0,33$ a $10,43 \text{ mgC}\cdot\text{m}^{-3}\cdot\text{h}^{-1}$ e de $1,30$ a $14,98 \text{ mgC}\cdot\text{m}^{-3}\cdot\text{h}^{-1}$, respectivamente.

Ao considerar as regiões de plataforma continental e talude (Figura 8), os maiores valores de produção primária potencial foram observados na plataforma no período seco, tanto para a superfície ($6,1 \pm 2,8 \text{ mgC}\cdot\text{m}^{-3}\cdot\text{h}^{-1}$) como para a segunda profundidade ($5,3 \pm 4,7 \text{ mgC}\cdot\text{m}^{-3}\cdot\text{h}^{-1}$). Para o talude, os valores médios foram de $2,6$ e $3,5 \text{ mgC}\cdot\text{m}^{-3}\cdot\text{h}^{-1}$ para a superfície e segunda profundidade, respectivamente. No período chuvoso, os valores observados para a plataforma foram $3,1 \pm 2,2$ para a superfície e $3,9 \pm 2,4 \text{ mgC}\cdot\text{m}^{-3}\cdot\text{h}^{-1}$ para a segunda profundidade. No talude os valores foram de $2,4 \pm 1,2 \text{ mgC}\cdot\text{m}^{-3}\cdot\text{h}^{-1}$ para a superfície e a segunda profundidade.

Quando comparadas as profundidades amostradas (superfície e segunda profundidade) em cada região (plataforma e talude), verificou-se não haver diferença significativa (ANOVA, $p > 0,05$)

entre elas tanto no período seco como no chuvoso. No entanto, ao comparar as áreas entre os dois períodos, os valores observados na plataforma no período chuvoso apresentaram diferença significativa (ANOVA, $p < 0,05$) em relação ao período seco, enquanto para o talude não houve diferença estatística significativa (ANOVA, $p > 0,05$).

No período chuvoso, a Profundidade da Camada Eufótica (ZEU) variou de 13 a 53 m ($27 \pm 12 \text{ m}$), enquanto a Profundidade da Camada de Mistura (PCM) variou de 10 a 59 m ($28 \pm 14 \text{ m}$) na plataforma. No talude, a ZEU esteve entre 26 a 66 m ($48 \pm 12 \text{ m}$) e a PCM entre 18 a 60 m ($36 \pm 10 \text{ m}$). Considerando as duas camadas (eufótica e de mistura), a profundidade média entre a ZEU e a PCM não foi significativamente diferente na plataforma continental na amostragem do período chuvoso (ANOVA, $p > 0,05$). Já no talude, a variação de profundidade entre essas duas camadas foi significativa. No período seco, a ZEU variou entre 15 e 50 m ($30 \pm 12 \text{ m}$) enquanto a PCM esteve entre 13 e 53 m ($25 \pm 15 \text{ m}$) na plataforma continental. No talude, a ZEU variou entre 15 e 47 m (32 ± 15) e a PCM entre 49 e 69 m (57 ± 9). Neste período a zona fótica e a camada de mistura estiveram sobrepostas nas estações amostradas, tanto na plataforma quanto

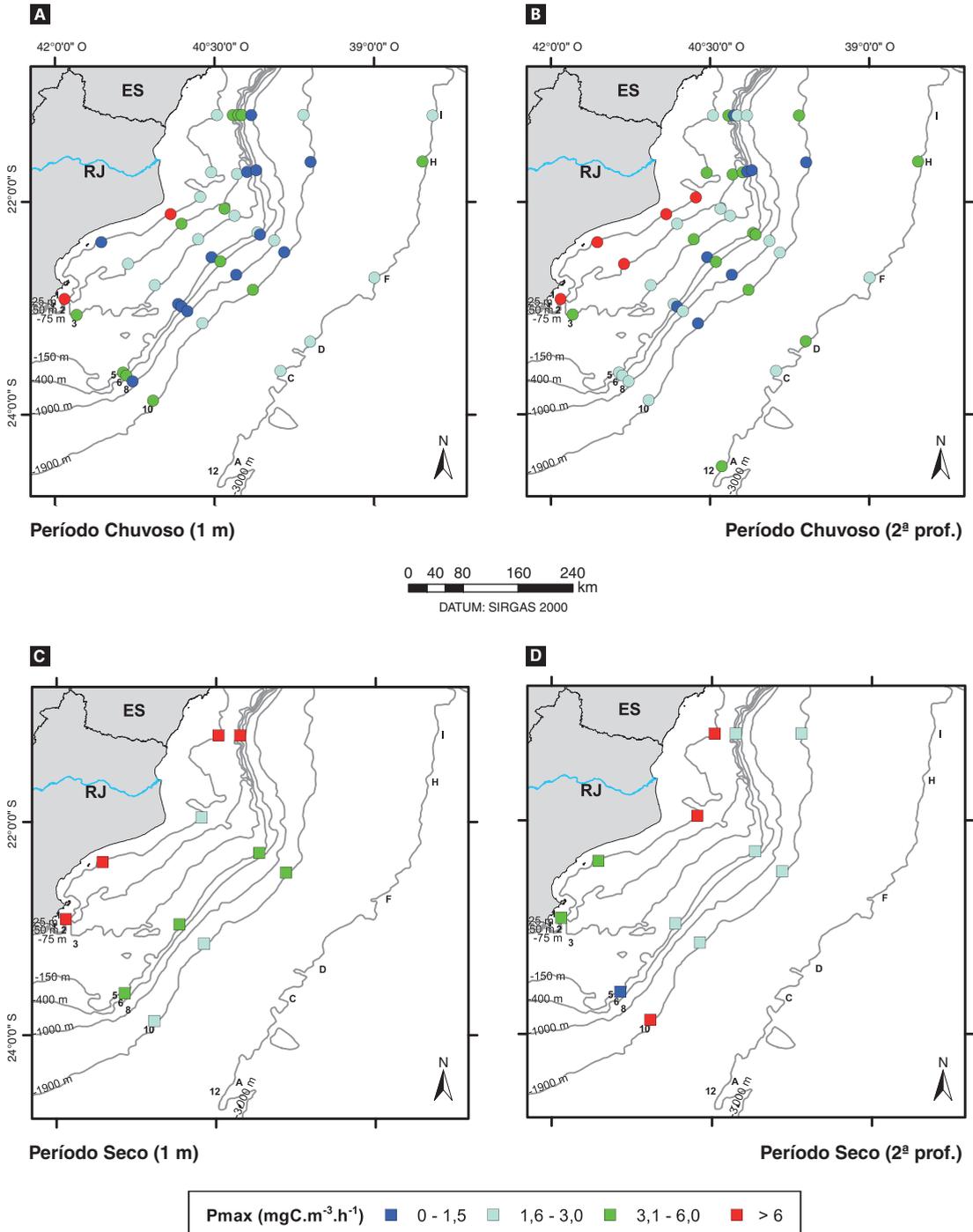


FIGURA 7. Distribuição da produção primária máxima potencial (mgC.m⁻³.h⁻¹) na Baía de Campos: (A) período chuvoso 1 m; (B) período chuvoso na segunda profundidade; (C) período seco a 1 m; e (D) período seco na segunda profundidade.

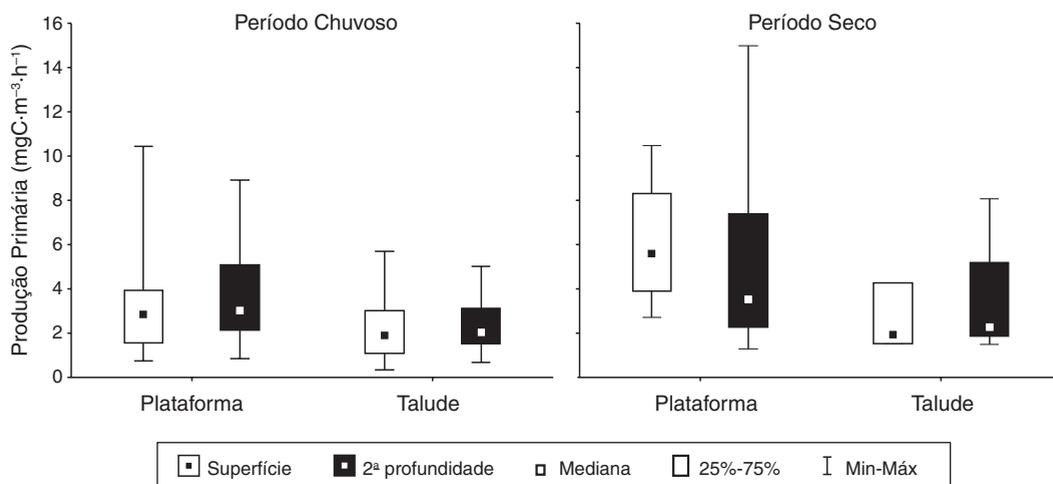


FIGURA 8. Variação da produção primária potencial superficial e da segunda profundidade ($\text{mgC}\cdot\text{m}^{-3}\cdot\text{h}^{-1}$) nas regiões de plataforma continental e talude, nos períodos chuvoso e seco.

no talude, uma vez que não houve diferença significativa na profundidade média dessas camadas (ANOVA, $p > 0,05$). Contudo, é importante ressaltar que no caso do talude, apenas quatro estações foram amostradas para a produção primária no período chuvoso, e apenas as profundidades dessas estações estão sendo descritas nesta caracterização, tanto para a ZEU como para a PCM. Outro fato importante a ser considerado é que embora as profundidades médias da ZEU e da PCM não tenham sido significativamente diferentes na maioria dos testes, as diferenças existiram. Por exemplo, no talude no inverno, a profundidade média da camada de mistura foi de 57 m, enquanto a camada fótica foi de apenas 32 m.

Os valores da produtividade primária integrada na camada eufótica ($\text{gC}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{d}^{-1}$) variaram de 0,07 a 1,56 no período chuvoso, e de 0,34 a 0,57 no período seco, não havendo diferença significativa entre os dois períodos e as duas regiões, plataforma e talude.

A taxa de assimilação ($\text{mgC}\cdot\text{mgCl}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$) variou de 0,01 a 21,52 no período chuvoso, sendo que para a região da plataforma o valor médio para a superfície foi de $2,38 \pm 1,96$ e de $1,97 \pm 1,83$ para a segunda profundidade. No talude foram

observados valores médios de $2,05 \pm 2,90$ e de $1,22 \pm 1,10$ para a superfície e a segunda profundidade, respectivamente. No período seco, a variação foi de 0,01 a 7,53 com valores médios em torno de 2,00 tanto para a superfície como para a segunda profundidade na plataforma e de valores médios de $1,54 \pm 1,50$ e $0,91 \pm 1,11$ para a superfície e segunda profundidade no talude, respectivamente. Não foi observada diferença significativa entre as duas regiões e entre os dois períodos.

Para explicar a variância da produtividade primária foi realizada uma análise de regressão múltipla para a superfície e para a segunda profundidade da plataforma continental do período chuvoso cujos resultados são apresentados na Tabela 1. Para os valores obtidos no talude e para o período seco, o reduzido número de observações não permitiu o uso desta análise.

Na superfície, 52% da variabilidade da produtividade primária podem ser explicados por duas variáveis. A mais importante delas, a biomassa expressa pela quantidade de clorofila *a* total (TCl_a), contribuiu com 46% da variabilidade, seguida pela concentração de silicato (6%).

Para a segunda profundidade, 92% da variabilidade da produtividade primária pode ser

TABELA 1. Regressão múltipla (*stepwise regression*) para a Produtividade Primária (variável dependente) e co-variáveis significativas para a região da plataforma da Baía de Campos no período chuvoso. coeficiente de correlação (R); Coeficiente de determinação (R²); % da variância de PP atribuída a cada variável (V); Clorofila *a* total (TCl_a); Salinidade (Sal); Profundidade da Camada de Mistura (PCM); Profundidade da Camada Eufótica (ZEU); Fosfato (P); e Silicato (Si).

Profundidade	Ajuste do Modelo	Variáveis	Passo	R	R ²	R ² ajustado	F	p	V	
Superfície	R ² Múltiplo	0,61	TCl_a	1	0,68	0,46	0,46	16,09	0,00	46
	R ² Ajustado	0,52	Si	2	0,72	0,52	0,06	2,37	0,14	6
	p	0,00								
Segunda Profundidade			TCl_a	1	0,79	0,63	0,63	32,20	0,00	63
	R ² Múltiplo	0,96	PCM	2	0,85	0,72	0,09	5,95	0,03	9
	R ² Ajustado	0,92	Sal	3	0,88	0,78	0,06	4,46	0,05	6
	p	0,00	P	4	0,93	0,87	0,09	11,58	0,00	9
			ZEU	5	0,95	0,90	0,03	4,60	0,05	3

explicada por cinco variáveis (Tabela 1). Assim como para a superfície, a TCl_a foi o parâmetro mais importante, explicando 63% da variabilidade.

Considerando a região da plataforma no período seco, a produtividade primária na superfície teve sua variação explicada significativamente ($p < 0,05$) pela TCl_a ($r^2 = 0,57$) e razão N:P ($r^2 = 0,92$). Na segunda profundidade, a variação foi significativamente correlacionada à TCl_a ($r^2 = 0,94$) e à variação da profundidade da camada eufótica ($r^2 = 0,99$). Não houve correlação significativa ($p > 0,05$) com nenhum dos parâmetros medidos para o talude nos dois períodos.

Correlações entre Biomassa e Produção Primária

Os padrões de distribuição da clorofila *a* total e de produção primária descritos anteriormente seguem padrões semelhantes, *i.e.* são maiores sobre a plataforma, especialmente nas regiões mais costeiras (isóbatas de 25 e 50 m), e decresceram com o distanciamento da costa em direção ao talude. Assim, quando considerados em conjunto ou separados por profundidade, a produção primária potencial máxima (P_{max}) e clorofila *a* total tem correlação significativa tanto no período chuvoso

($r = 0,7$, $p < 0,05$), quando no seco ($r = 0,8$, $p < 0,05$). Ainda seguindo os padrões de distribuição dos pigmentos, que fornecem uma medida relativa de biomassa fitoplanctônica, no geral, a relação entre a P_{max} e DVCl_a foi negativa tanto no chuvoso ($r = -0,4$, $p < 0,05$) quanto no seco ($r = -0,5$, $p < 0,05$), dado que a DVCl_a teve padrão de distribuição inverso ao aqui já mencionado, *i.e.*, apresentou valores maiores sobre o talude do que na plataforma (Figura 5).

Outro fato digno de nota quando correlacionamos a produtividade potencial máxima do sistema pelágico da Baía de Campos com a biomassa dos organismos produtores, foram as altas correlações observadas entre a P_{max} e a biomassa de organismos $< 20 \mu\text{m}$ (estimada em função dos pigmentos). Independente se os dados foram tratados todos juntos ou separados por profundidade ou sistema, a correlação entre P_{max} e biomassa total de organismos $< 20 \mu\text{m}$ foi sempre igual ou maior que $r = 0,7$ ($p < 0,05$) para o período chuvoso e $r = 0,8$ ($p < 0,05$) para o seco.

Os dados acima são confirmados quando observamos a distribuição da biomassa do nanoplâncton autotrófico ($< 20 \mu\text{m}$), estimados através

de análises em citometria de fluxo, durante os dois períodos amostrados (chuvoso e seco), considerando as duas profundidades (1 m e segunda profundidade) e sistemas (plataforma e talude) em conjunto. De forma semelhante ao observado para a clorofila *a* total e produção primária, a fração autotrófica do nanoplâncton também apresentou um padrão decrescente de biomassa das regiões costeiras para as oceânicas (Figura 9).

A biomassa nanoplânctônica autotrófica foi maior durante o período seco do que no chuvoso (ANOVA, Teste HSD de Tukey, $p < 0,05$). Durante o período chuvoso, a biomassa mediana da fração autotrófica do nanoplâncton na plataforma ($0,17 \mu\text{gC}\cdot\text{L}^{-1}$) foi maior do que no talude ($0,06 \mu\text{gC}\cdot\text{L}^{-1}$). A biomassa autotrófica do nanoplâncton na segunda profundidade ($0,14 \mu\text{gC}\cdot\text{L}^{-1}$) foi maior do que na superfície ($0,06 \mu\text{gC}\cdot\text{L}^{-1}$) e maior no transecto A (próximo à região de Cabo Frio) do que nos demais transectos (ANOVA, Teste HSD de Tukey, $p < 0,05$). Quanto ao período seco, os

valores medianos na plataforma ($0,31 \mu\text{gC}\cdot\text{L}^{-1}$) foram maiores do que no talude ($0,11 \mu\text{gC}\cdot\text{L}^{-1}$) (ANOVA, Teste HSD de Tukey, $p < 0,05$). Não houve diferenças significativas entre as duas profundidades amostradas e também entre os transectos (ANOVA, Teste HSD de Tukey, $p > 0,05$).

DISCUSSÃO

Os resultados de clorofila *a* total apresentaram uma grande variabilidade, em especial na região da plataforma continental, onde foram observados os maiores valores e alguns padrões em sua distribuição horizontal e mesmo vertical. Na plataforma cabe destaque às regiões ao largo de Cabo Frio e do Cabo de São Tomé pelo registro dos maiores valores de clorofila *a* total, sempre associados aos maiores valores de nutrientes (Suzuki *et al.*, 2015). No período seco os valores foram os maiores encontrados neste estudo, na mesma época quando foram registrados os maiores

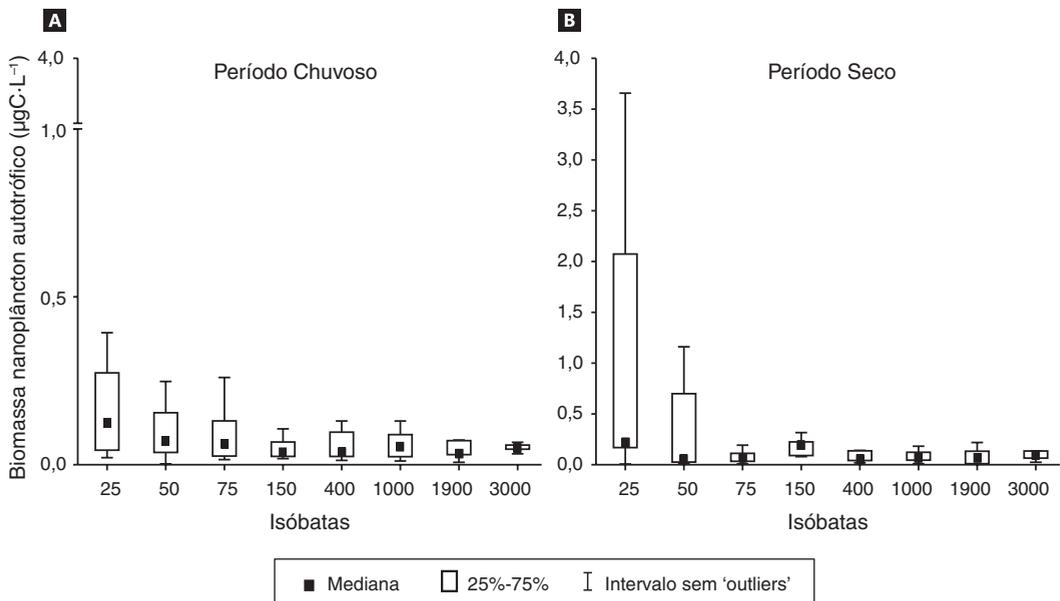


FIGURA 9. Distribuição da biomassa nanoplânctônica autotrófica (painéis inferiores) ao longo das diferentes isóbatas durante o período chuvoso (painel A) e período seco (painel B). Note as diferenças na escala. As barras denotam o intervalo de valores já extraídos os *outliers* (valores 1,5 vez maiores do que os máximos da distribuição normal).

valores de nutrientes. Então atribuímos a distribuição da clorofila *a* total aos padrões espaciais do nitrogênio e fósforo, sendo esses causados pela distribuição da ACAS na área de estudo, em especial sobre a plataforma continental (Castro *et al.*, 2015). Este padrão é corroborado pela distribuição e composição do microfitoplâncton, onde as diatomáceas, consideradas os mais importantes produtores primários em ambiente marinho, foram os organismos dominantes nas mesmas áreas onde ocorreram as maiores concentrações de clorofila *a* total e taxas de produção primária, *i.e.*, Cabo Frio e Cabo de São Tomé (Tenenbaum *et al.*, 2013). Todos os valores são típicos de áreas oligotróficas dos oceanos, e na região do talude os baixos teores de clorofila *a* total não deixam dúvida quanto a esta característica da Baía de Campos. Os valores de concentração de nutrientes dissolvidos e de material particulado verificados neste estudo são comparáveis aos observados nesta área em estudos prévios e confirmam a natureza oligotrófica da região da Baía de Campos (Suzuki *et al.*, 2015).

Ainda considerando a distribuição da clorofila *a* total, apesar das concentrações terem sido maiores na segunda profundidade de amostragem, não foram evidenciados «máximos sub-superficiais» nas perfilagens da coluna d'água. Estes máximos são, usualmente, feições oceanográficas nas quais o pico de clorofila ocorre na base da camada de mistura. Estas regiões são importantes porque a disponibilidade de luz e nutrientes favorece o aumento da produtividade biológica com consequências em toda a cadeia trófica marinha. A ausência de observações de máximos de subsuperfície de clorofila *a* total se deve a um comprometimento com a estratégia amostral geral, que priorizou coletas de um ponto representativo em cada massa d'água presente no sistema pelágico da Baía de Campos.

A distribuição da divinil-clorofila *a* não mostrou diferenças temporais ou verticais, mas apresentou um gradiente na direção oceânica tanto no período chuvoso quanto no período seco. Estes resultados evidenciam a ocorrência de

cianobactérias picoplanctônicas em águas pobres em nutrientes e com grande disponibilidade de luz, características típicas das regiões oceânicas (Barlow *et al.* 2002; Carreto *et al.* 2008).

A grande variabilidade observada para os valores da produtividade primária potencial não permitiu estabelecer um padrão para as regiões de plataforma e talude nos períodos chuvoso e seco. Os valores encontrados evidenciaram a característica oligotrófica da Baía de Campos e apresentam a mesma ordem de grandeza daqueles estimados por Aidar-Aragão *et al.* (1980), Panouse e Susini (1987) e Ciotti *et al.* (2006) para a Corrente do Brasil (CB).

Valores mais elevados junto à costa no período chuvoso, principalmente para a região próxima a Cabo Frio e ao Cabo de São Tomé, tanto na superfície quanto na segunda profundidade, estão relacionados com as amostras coletadas em água de mistura, com razões N:P entre 10 e 16 (Castro *et al.*, 2015; Suzuki *et al.*, 2015). Este padrão de distribuição se reflete, e é confirmado pela distribuição da TCl_a, que expressa a biomassa do fitoplâncton, mas também pela distribuição do MPS e COP, o que é esperado, uma vez que o processo fotossintético promove o acúmulo de matéria orgânica particulada na camada fótica, que se traduz nas concentrações máximas dessas variáveis (Suzuki *et al.*, 2015). No período seco, foram observados os valores mais elevados de produtividade, especialmente os obtidos para a superfície das estações A1 e I1 e para a segunda profundidade das estações F1 e I1. Estes valores podem estar relacionados com a intrusão da ACAS, que aporta nutrientes para águas costeiras da plataforma continental da Baía de Campos principalmente para as regiões de Cabo Frio e Cabo de São Tomé (Castro e Miranda, 1998; Calado *et al.*, 2010.). Suzuki *et al.* (2015) registraram valores elevados de COD para o mesmo período e sugerem que eventos de ressurgência poderiam ter ocorrido antes do período de coleta, não tendo sido constatados eventos de ressurgência plena durante o período de amostragem, isto é, a ACAS atingindo a superfície do mar (Castro *et al.*, 2015). Nas estações em que estes

valores foram observados, a razão N:P foi inferior a 10, evidenciando uma limitação por nitrogênio, as biomassas e produções mais elevadas podem estar associadas à fase pósressurgência, onde os nutrientes que estavam disponíveis já haviam sido consumidos. Os valores mais elevados nas estações próximas a Cabo Frio e São Tomé estão na mesma ordem de grandeza que os encontrados por Gonzalez-Rodriguez (1994) para a ressurgência costeira de Cabo Frio e os de Gaeta (1994) para o Cabo de São Tomé, cabendo ressaltar que em nenhum momento foi observada a presença da ACAS na superfície, embora ela estivesse presente em várias estações de coleta em subsuperfície (Castro *et al.*, 2015).

A produtividade primária de uma região está relacionada com a disponibilidade de nutrientes e suas relações com os processos físicos. A razão N:P é uma maneira de caracterizar o potencial de fertilidade de uma massa d'água, que segundo Redfield (1958) a razão ideal ao crescimento do fitoplâncton está em torno de 16:1. Valores inferiores a este significam que o crescimento do fitoplâncton está limitado por nitrogênio, enquanto valores superiores indicam limitação por fósforo. Gaeta e Brandini (2006) mencionam valores de N:P que variam de 1 a 300 para a Região Sul do Brasil em transectos que vão desde a costa até a região oceânica, com domínio de valores inferiores a 10 sobre a plataforma e valores elevados no setor oceânico em águas oligotróficas da Corrente do Brasil. Os valores da razão N:P observados durante os períodos chuvoso e seco (Suzuki *et al.*, 2015) evidenciam uma limitação por nitrogênio. Gonzalez-Rodriguez (1992) relaciona a limitação da fertilidade das águas da ressurgência de Cabo Frio com a falta de nitrogênio e substâncias quelantes, isto é, micronutrientes usados pela microbiota em seu metabolismo, que por sua vez é o responsável por transformar os macronutrientes em formas mais diretamente utilizáveis pelo fitoplâncton.

A variabilidade da produtividade primária está também relacionada com a extensão da camada eufótica, de modo que se a profundidade da camada de mistura for maior que a profundidade

da camada eufótica (PCM > ZEU), o que aconteceu, na média, apenas no talude no período seco, a produção poderá decrescer, pois células fotosinteticamente capazes estarão expostas a condições desfavoráveis de luz.

A taxa de assimilação apresentou uma amplitude de variação semelhante à relacionada por Gaeta e Brandini (2006), mas os valores médios encontrados para os dois períodos tanto para a plataforma continental como para o talude são inferiores a $4 \text{ mgC} \cdot \text{mgCl}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$, o que foi considerado por esses autores como boa estimativa para águas de plataforma e águas oceânicas da Corrente do Brasil.

Evidentemente, a produtividade primária de uma dada área é o reflexo da adaptação da comunidade fitoplanctônica dessa área às condições físico-químicas reinantes. Em sistemas oligotróficos, onde a concentração dos nutrientes é o principal limitador da produção, células menores têm, usualmente, vantagem adaptativa sobre as maiores na disputa pelos nutrientes essenciais devido a sua maior relação superfície:volume (Kirchmann, 2000). Não raro, a dinâmica trófica de ambientes oligotróficos tem uma forte tendência a ser mais heterotrófica, isto é, sustentada pela reciclagem do carbono orgânico autóctone, o que é realizado pela ação efetiva de bactérias heterotróficas que atuam na alça microbiana (Azam, 1983).

Em uma região com características oligotróficas, como demonstrado pelos dados das concentrações dos nutrientes inorgânicos, pigmentos e produtividade, uma colaboração efetiva do nanoplâncton autotrófico reforçaria as explicações dadas para o cenário descrito anteriormente. Com exceção da participação de grupos mais expressivos quanto à produção primária em áreas e/ou momentos de menor oligotrofia já mencionados, *e.g.* diatomáceas e dinoflagelados microfítotônicos, a produtividade primária, e sua variação, pode ter sido sustentada por organismos menores que $20 \mu\text{m}$, como sugere a distribuição da biomassa nanoplanctônica autotrófica em consonância com as da clorofila *a* total e produção primária, e as fortes correlações entre a produção potencial

máxima e a biomassa de organismos < 20 µm estimada através dos pigmentos.

A ausência de correlação significativa entre a biomassa nanoplânctônica autotrófica e a biomassa da fração < 20 µm pode ter se dado pela diferença dos métodos que as estimaram. A determinação do nanoplâncton autotrófico foi feita com base na presença ou ausência da fluorescência da clorofila *a* nas partículas analisadas por citometria de fluxo, enquanto a biomassa dos organismos < 20 µm foi estimada com base nos pigmentos específicos de grupos funcionais pertencentes ao nano- e ao picoplâncton. Esses dois métodos podem privilegiar grupos de organismos distintos e gerar resultados de biomassa dispares por essa razão. No caso das estimativas feitas através da citometria, mesmo com a escolha de um fixador que privilegia a manutenção da fluorescência, períodos de estocagem superiores a quatro meses podem, e frequentemente causam, a degradação dos pigmentos e perda da autofluorescência (Lepesteur *et al.*, 1993), além da perda de células. Por esta razão, a quebra do citômetro de fluxo e a estocagem por mais de um ano até a efetiva análise das amostras pode ter subestimado a biomassa de organismos nanoplânctônicos autotróficos e prejudicado ainda mais a comparação dos resultados gerados pelos dois métodos.

Padrões de distribuição do nanoplâncton como os descritos no presente estudo são similares aos observados em águas oceânicas costeiras ao sul de Cuba (Lugioyo *et al.*, 2007) e no Mar de Sargasso (Caron *et al.*, 1995), por exemplo. Nessas regiões o bacterioplâncton representou a fração mais significativa do carbono particulado, seguido

imediatamente pelo nanoplâncton. Além disso, os valores de biomassa nanoplânctônica observada no presente estudo estão dentro dos intervalos observados em outros estudos em áreas oceânicas (*e.g.*, Caron *et al.*, 1995, 1999; Verity *et al.*, 1996; Calbet *et al.*, 2001; Paffenhöfer *et al.*, 2003).

CONCLUSÃO

Os resultados obtidos confirmam a natureza oligotrófica da região da Bacia de Campos. Os valores de clorofila evidenciam para a região do talude uma biomassa bem mais empobrecida do que a plataforma continental.

Em termos de produtividade primária, os valores confirmam a oligotrofia da região, coincidindo com valores encontrados anteriormente. Esta produção, como esperado para regiões tropicais, tem expressiva participação de organismos do nano e picoplâncton (< 20 µm). A plataforma apresentou valores mais elevados que a região do talude, sendo que os maiores valores de produção biológica foram observados no período seco. Os valores mais elevados foram registrados próximo a Cabo Frio e ao Cabo de São Tomé, regiões sujeitas a processos hidrográficos que originam o aporte de nutrientes na camada fótica.

Agradecimentos

Ao Dr. Rogério Neder Candella e à Dra. Aurea Ciotti, pela colaboração na integração dos dados; a Mariana Dantas Alberto, pelo tratamento de amostras e dados, e aos técnicos Dagles Viana dos Reis e Antônio José Casarin, pelo trabalho realizado a bordo.

Referências

- Aidar-Aragão, E., Teixeira, C., Vieira, A.A.H. 1980. Produção primária e clorofila-*a* na costa brasileira (Lat.22°31'S-Log.41°52'W a Lat.28°43'S-Log.47°57'W). Boletim do Instituto Oceanográfico. 29(2): 9-14
- Andrade, L., Suzuki, M., Paranhos, R., Rezende, C.E. 1999. Hidroquímica na ZEE entre 13 e 25°S 28 e 41°W em 1998. In: XII Semana Nacional de Oceanografia: Resumos expandidos. Rio de Janeiro: UERJ. p. 267-269.
- Azam, F., Fenchel, T., Field, J.C., Gray, J.S., Meyer-Reil, L.A., Thingstad, F. 1983. The ecological role of water-column microbes in the sea. Marine Ecology Progress Series. 10(3): 257-263.
- Barlow, R.G., Aiken, J., Holligan, P.M., Cummings, D.G., Maritorea, S., Hooker, S. 2002. Phytoplankton pigments and absorption characteristics along meridional transects in the Atlantic Ocean. Deep Sea Research Part I: oceanographic research papers. 49(4): 637-660.

- Calado, L., Silveira, I.C.A., Gangopadhyay, A., Castro, B.M. 2010. Eddy-induced upwelling off Cape São Tomé (22°S, Brazil). *Continental Shelf Research*. 30(10/11): 1181-1188.
- Calbet, A., Landry, M.R., Nunnery, S. 2001. Bacteria-flagellate interactions in the microbial food web of the oligotrophic subtropical North Pacific. *Aquatic Microbial Ecology*. 23(2): 283-292.
- Caron, D.A., Dam, H.G., Kremer, P., Lessard, E.J., Madin, L.P., Malone, T.C., Napp, J.M., Peele, E.R., Roman, M.R., Youngbluth, M.J. 1995. The contribution of microorganisms to particulate carbon and nitrogen in surface waters of Sargasso Sea near Bermuda. *Deep Sea Research Part I: oceanographic research papers*. 42(6): 943-972.
- Caron, D.A., Peele, E.R., Lim, E.L., Dennett, M.R. 1999. Picoplankton and nanoplankton and their trophic coupling in surface waters of the Sargasso Sea south of Bermuda. *Limnology and Oceanography*. 44(2): 259-272.
- Carreto, J.I., Montoya, N.G., Akselman, R., Carignan, M.O., Silva, R.I., Cucchi-Colleoni, D.A. 2008. Algal pigment patterns and phytoplankton assemblages in different water masses of the Rio de la Plata maritime front. *Continental Shelf Research*. 28(13): 1589-1606.
- Castro, B.M., Miranda, L.B. 1998. Physical oceanography of the western Atlantic continental shelf located between 41N and 341S. In: Robinson, A., Brink, K., editors. *The Sea*. New York: John Wiley & Sons. p. 209-215.
- Castro, B.M., Pereira, A.F., Caroli, A., FOLONI Neto, H., Paschoal, G.C.A., Silveira, I.C.A., Amor, C.C. 2016. Correntes e massas de água na plataforma continental. In: Martins, R.P., Grossmann-Matheson, G.S., editores. *Meteorologia e oceanografia: caracterização ambiental regional da Bacia de Campos, Atlântico Sudoeste*. Rio de Janeiro: Elsevier. Série Habitats, v. 2. p. 189-252.
- Ciotti, A.M., Gonzalez Rodriguez, E., Andrade L., Paranhos, R., Carvalho, W.F. 2006. Clorofila a Bio-óptica e Produtividade Primária. In: Valentin, J.L., organizador. *Características hidrológicas da região central da Zona Econômica Exclusiva brasileira (Salvador, BA, ao Cabo de São Tomé, RJ)*. Brasília: Ideal Gráfica e Editora. p. 61-72. Série Documentos REVIZEE/SCORE Central.
- Dugdale, R.C., Goering, J.J. 1967. Uptake of new and regenerated forms of nitrogen in primary productivity. *Limnology and Oceanography*. 12(2):196-206.
- Eppley, R.W. 1972. Temperature and phytoplakton growth in the sea. *Fishery Bulletin*. 70(4): 1063-1085.
- Falkowski, P.G. 1981. Light-shade adaptation and assimilation number. *Journal of Plankton Research*. 3(2): 203-216.
- Falkowski, P.G., Raven, J.A. 2007. *Aquatic Photosynthesis*. 2. ed. New Jersey: Princeton University Press.
- Gaeta, S.A. 1994. Produtividade Primária: fitoplâncton e zooplâncton. In: Tommasi, L.R., Ikeda, Y., coordenadores. *Programa de monitoramento ambiental oceânico da Bacia de Campos, RJ: relatório de análise das amostras de verão*. São Paulo: FUNDESPA.
- Gaeta, S.A. 1999. *Produção primária na Região Oeste do Atlântico Sul [Doutorado]*. São Paulo: Universidade de São Paulo, Instituto Oceanográfico.
- Gaeta, S.A., Brandini, F.P. 2006. Produção primária do fitoplâncton na região entre Cabo de São Tomé (RJ) e o Chuí (RS). In: Rossi-Wongtschowski, C.L., Madureira, L.S.P., organizadores. *O Ambiente Oceanográfico da Plataforma Continental e do Talude na Região Sudeste-Sul do Brasil*. São Paulo: Universidade de São Paulo, Instituto Oceanográfico.
- Gonzalez-Rodriguez, E., Valentin, J.L.V., Andre, D.L., Jacob, S.A. 1992. Upwelling and downwelling at Cabo Frio (Brazil): Comparison of biomass and primary Production responses. *Journal of Plankton Research*. 14(2): 289-306.
- Gonzalez-Rodriguez, E. 1994. Yearly variation in primary productivity of marine phytoplankton from Cabo Frio (RJ, Brazil) region. *Hydrobiologia*. 294(2): 145-156.
- Jassby, A.D., Platt, T. 1976. Mathematical formulation of the relationship between photosynthesis and light for phytoplankton. *Limnology and Oceanography*. 21(4): 540-547.
- Kirchmann, D.L. 2000. Uptake and regeneration of inorganic nutrients by marine heterotrophic bacteria. In: Kirchmann D.L., editor. *Microbial ecology of the oceans*. New York: Wiley. p. 261-288.
- Lepesteur, M., Martin, J.M., Fleury, A. 1993. A comparative study of different preservation methods for phytoplankton cell analysis by flow cytometry. *Marine Ecology Progress Series*. 93(1/2): 55-63.
- Lugioyo, G.M., Loza, S., Abreu, P.C. 2007. Biomass distribution of heterotrophic and autotrophic microorganisms of the photic layer in cuban southern oceanic waters. *Revista de biologia tropical*. 55(2): 449-457.
- Matos, A.G.B. 2001. *Análise da confiabilidade metrológica na determinação de pigmentos em ambientes marinhos por fluorimetria [Mestrado]*. Rio de Janeiro: Pontifícia Universidade Católica.
- Menden-Deuer, S., Lessard, E.J. 2000. Carbon to volume relationships for dinoflagellates, diatoms, and other protist plankton. *Limnology and Oceanography*. 45(3): 569-579.
- Miller, J.C., Miller, J.N. 1988. *Statistics for Analytical Chemistry*. 2nd. ed. Chichester: Ellis Horwood. Series in Analytical Chemistry.
- Moreira, D.L., Falcão, A.P.C., Curbelo-Fernandez, M.P., Filgueiras, V., Paranhos, R., Rodriguez, E.G., Rodrigues, S.V., Tenenbaum, D.R., Nascimento, S.M., Bonecker, A.C.T., Bonecker, S.L.C. 2017. Desenho amostral e metodologias de coleta: Sistema Pelágico. In: Falcão, A.P.C., Moreira, D.L. editores. *Ambiente pelágico: caracterização ambiental regional da Bacia de Campos, Atlântico Sudoeste*. Rio de Janeiro: Elsevier. Habitats, v. 5. p. 15-28.
- Nielsen, E.S. 1952. The use of radioactive carbon (14C) for measuring organic production in the sea. *Journal du Conseil International pour l'Exploration de la Mer*. 18: 11-140.
- Paffenhöfer, G.A., Tzeng, M., Hristov, R., Smith, C.L., Mazzocchi, M.G. 2003. Abundance and distribution of nanoplankton in the epipelagic subtropical/tropical

- open Atlantic Ocean. *Journal of Plankton Research*. 25(12): 1535-1549.
- Paiva, S.P. 2001. Análise da confiabilidade metrológica na determinação de pigmentos em ambientes marinhos por espectrofotometria [Mestrado]. Rio de Janeiro: Pontifícia Universidade Católica.
- Panouse, M., Susini, S.M. 1987. Production primaire du phytoplancton. In: Guille, A., Ramos, J.M., editors. *Terres Australes et Antarctiques Françaises: mission de recherche – Océanologie*. Paris: Institut français pour la recherche et la technologie polaires. p. 91-107. Série Les rapports des campagnes a la mer a bord du Marion de Dufremes.
- Parsons, T.R., Takahashi, M., Hargrave, B. 1984. *Biological Oceanographic Processes*. 3rd. ed. Oxford: Pergamon Press.
- Pedrosa, P., Paranhos, R., Suzuki, M.S, Andrade, L., Silveira, I.C.A., Schmidt, A.C.K., Falcão, A.P., Lavrado, H.P., Rezende, C.E. 2006. Hidroquímica de massas d'água oceânicas em regiões da margem continental brasileira, Bacia de Campos, Estado do Rio de Janeiro, Brasil. *Geochimica Brasiliensis*. 20(1): 104-122.
- Platt, T., Gallegos, C.L., Harrison, W.G. 1980. Photoinhibition of photosynthesis in natural assemblages of marine phytoplankton. *Journal of Marine Research*. 38: 687-701.
- Poole, H.H., Atkins, W.R.G. 1929. Photo-eletric measurements of submarine illumination throughout the year. *Journal of Marine Biological Association of the United Kingdom*. 16(1): 297-324.
- Redfield, A.C. 1958. The biological control of chemical factors in the environment. *American Scientist*. 46(3): 205-221.
- Strickland, I.D.H., Parson, T.R. 1972. *A practical handbook of sea water analysis*. 2nd. ed. Ottawa: Fisheries Research Board of Canada. Bulletin, n. 167.
- Suzuki, M.S., Rezende, C.E., Paranhos, R., Falcão, A.P. 2015. Spatial distribution (vertical and horizontal) and partitioning of dissolved and particulate nutrients (C, N and P) in the Campos Basin, Southern Brazil. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. 166(part A): 4-12.
- Ras, J., Claustre, H., Uitz, J. 2008. Spatial variability of phytoplankton pigment distributions in the Subtropical South Pacific Ocean: comparison between in situ and predicted data. *Biogeosciences*. 5: 353-369.
- Van Heukelem, L., Thomas, C.S. 2001. Computer-assisted high performance liquid chromatography method development with applications to the isolation and analysis of phytoplankton pigments. *Journal of Chromatography*. 910(1): 31-49.
- Verity, P.G., Stoecker, D.K. Sieracki, M.E., Nelson, J.R. 1996. Microzooplankton grazing of primary production at 140°W in the equatorial Pacific. *Deep Sea Research Part II: topical studies in oceanography*. 43(4/6): 1227-1255.
- Wright, S.W., Jeffrey, S.W., Mantoura, R.F.C. 1997. *Phytoplankton pigments in oceanography: guidelines to modern methods*. Paris: Unesco. Chapter 17: High Resolution HPLC System for chlorophylls and carotenoids of marine phytoplankton. p. 327-342.