

1 Instituto del Mar del Perú  
Unidad de Patrimonio  
**540810 01 3 0116**

2000	2001	2002	2003
------	------	------	------

Universidade do Rio Grande

165  
SS1.46  
521

004620  
3097



**FITOPLÂNCTON E CONDIÇÕES OCEANOGRÁFICAS EM ÁREAS DE  
RESSURGÊNCIA DO PERÚ  
(Inverno de 1987 e 1988)**

**SONIA C. SANCHEZ RAMIREZ**

Tese apresentada à Universidade do Rio Grande, como parte dos requisitos para a obtenção do grau de Mestre em Ciências - Oceanografia Biológica.

Orientadora: Dra. Clarisse Odebrecht

Rio Grande - RS - Brasil  
Dezembro de 1994

CURSO DE PÓS-GRADUAÇÃO EM OCEANOGRÁFIA BIOLÓGICA

NÍVEL MESTRADO E DOUTORADO

RESUMO DA ATA ESPECIAL P/DEFESA DE TESE 008/94

Às dezesseis horas do dia treze de dezembro do ano de mil novecentos e noventa e quatro, no Anfiteatro da SURPLADE, reuniu-se a Comissão Examinadora de Tese de Mestrado da Biol. Sonia Celina Sanchez Ramirez, composta pelos seguintes membros: Dra. Clarisse Odebrecht - Orientadora/Presidente - Departamento de Oceanografia da FURG; Dra. Virginia Maria Tavano Garcia - Departamento de Oceanografia da FURG - e Dr. Jean Valentin - Departamento de Biologia Marinha, Instituto de Biologia, Universidade Federal do Rio de Janeiro. Título da Tese: Fitoplâncton e condições oceanográficas em áreas de ressurgência do Perú. (Inverno de 1987 e 1988). Dando início à reunião, a Coordenadora da COMCUR de Pós-Graduação - Dra. Virginia Maria Tavano Garcia - passou a palavra à aluna que apresentou o tema e respondeu às perguntas formuladas. Após ampla explanação a Comissão reuniu-se na Sala de Reuniões da SURPLADE, para discussão da classificação a ser atribuída. Durante este encontro ficou estabelecido o que segue: Dra. Clarisse Odebrecht - Classificação - APROVADA; Dra. Virginia Maria Tavano Garcia - Classificação - APROVADA; Dr. Jean Valentin - Classificação - APROVADA. A aluna foi considerada APROVADA por UNANIMIDADE. Nada mais havendo a tratar, lavro a presente ata que após lida e aprovada será assinada pela Comissão Examinadora, pela aluna e pela Coordenadora da Comissão de Curso.-----

*Clarisse Odebrecht*

Dra. Clarisse Odebrecht

*Veeley*

Dra. Virginia Maria Tavano Garcia

*Dr. Jean Valentin*

Biol. Sonia Celina Sanchez Ramirez

UNIVERSIDADE DO RIO GRANDE  
Sub-Reitoria de Ensino e Pesquisa

*Veeley*  
Prof. Dra. Virginia M. T. Garcia  
Coord. do P. G. em Oceanografia Biológica

**A meus Pais,  
Eduardo e Margarita,  
pela sua dedicação.**

## **AGRADECIMENTOS**

- A Dra. Cláisse Odebrecht, por sua orientação e grande ajuda que tanto me auxiliaram no desenvolvimento deste trabalho, como também na minha estadia nesta cidade.
- Aos professores, Dra. Virginia Garcia e Dr. Jean L. Valentin, membros da Comissão Examinadora, pelas valiosas críticas e sugestões para a elaboração da versão final deste trabalho de tese.
- Ao Dr. Paulo César Abreu pelas valiosas sugestões no decorrer deste trabalho.
- Aos amigos do Laboratório de Ecologia do Fitoplâncton e Microorganismos Marinhos, Virginia Garcia, Marli Bergesch, Valnei Rodriguez, Leonardo Rörig, Paulo Abreu, Dione Kitzmann, Graciela Persich, Daniela Brephöl e Angelica Miranda, pelo ambiente agradável e familiar de trabalho ao longo destes anos.
- Aos amigos Luis Eduardo Bonilla, Monica Yumi Tsuzuki., Adriana Gonzales, Roberval Eneas da Silva, Ivan Soares, , Katia Freire, Renato Ghisolfi, Alessandre Anesio, Gisela, Dioneia Césare Isa, Marlova, Ronaldo em especial a querida Simone Rabelo da Cunha, a todos eles muito obrigada pelo seu carinho e amizade.
- Ao professor Ms. Tabajara Lucas de Almeida e Ms Charrid Resgalla pela orientação no tratamento estatístico dos dados.
- A Graciela, Álvaro e a pequena Lara, que representaram uma segunda família.
- A Vera Regina dos Santos, Secretária do Curso de Pos-Graduação por sua compreensão e bom humor de sempre.
- Ao Instituto del Mar del Peru, pelos dados fornecidos e as facilidades para a realização deste Curso de Mestrado.
- A todos os colegas e professores do curso de Pós Graduação, que de alguma forma contribuiram para este trabalho.
- Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico de Pesquisa (CNPq), pela concessão da bolsa de Mestrado, fundamental para a realização deste curso.

-Um agradecimento muito especial a este querido país que tão afetuosa mente me recebeu.

Por tudo isso, MUITO OBRIGADA.

Todos los hombres sueñan; pero no del mismo modo.  
Los que suenan de noche, despiertan al día siguiente  
para encontrar que todo era vanidad.  
Mas los soñadores diurnos pueden vivir sus sueños  
con los ojos abiertos, a fin de hacerlos realidad.

T.E. Lawrence

## ÍNDICE

<b>RESUMO .....</b>	<b>1</b>
<b>SUMMARY.....</b>	<b>3</b>
<b>1. INTRODUÇÃO .....</b>	<b>5</b>
<b>2. ÁREA DE ESTUDO.....</b>	<b>9</b>
<b>3. MATERIAL E MÉTODOS.....</b>	<b>12</b>
<b>4. RESULTADOS.....</b>	<b>14</b>
<b>4.1 Características Oceanográficas na Costa do Perú nos Invernos de 1987 e 1988 .....</b>	<b>14</b>
<b>4.1.1. Inverno de 1987.....</b>	<b>15</b>
<b>4.1.1.1. Distribuição superficial de temperatura e salinidade.....</b>	<b>15</b>
<b>4.1.1.2. Distribuição vertical de parâmetros físico-químicos.....</b>	<b>16</b>
<b>4.1.2. Inverno de 1988.....</b>	<b>17</b>
<b>4.1.2.1. Distribuição superficial de temperatura e salinidade.....</b>	<b>18</b>
<b>4.1.2.2. Distribuição vertical de parâmetros físico-químicos.....</b>	<b>18</b>
<b>4.2. Clorofila <math>\alpha</math>, Concentração e Composição do Fitoplâncton .....</b>	<b>20</b>
<b>4.2.1. Inverno de 1987.....</b>	<b>20</b>
<b>4.2.1.1. Distribuição superficial .....</b>	<b>20</b>
<b>4.2.1.2. Distribuição vertical.....</b>	<b>21</b>
<b>4.2.1.3. Análise da comunidade .....</b>	<b>23</b>
<b>4.2.2. Inverno de 1988.....</b>	<b>25</b>
<b>4.2.2.1. Distribuição superficial .....</b>	<b>25</b>
<b>4.2.2.2. Distribuição vertical.....</b>	<b>26</b>
<b>4.2.2.3. Análise da comunidade .....</b>	<b>28</b>
<b>4.2.3. Análise estatística.....</b>	<b>30</b>
<b>5. DISCUSSÃO .....</b>	<b>32</b>
<b>5.1. Características Oceanográficas .....</b>	<b>32</b>
<b>5.2. Variação Espacial da Clorofila <math>\alpha</math> e Concentração de Fitoplâncton.....</b>	<b>36</b>

5.3. Composição de Espécies e Análise Estrutural do Fitoplâncton .....	39
5.4. Ação do Pastio sobre o Fitoplâncton .....	46
6. CONCLUSÕES .....	50
7. LITERATURA CITADA .....	52
8. FIGURAS .....	65
9. TABELAS .....	93

## RESUMO

Nos invernos de 1987 e 1988, período de Pos-Niño e "La Niña", foram coletadas 182 amostras de água, para análises qualitativas e quantitativas de fitoplâncton, distribuídas em transectos perpendiculares à costa do Peru entre as latitudes de 04 e 12° S. Dados ambientais de temperatura, salinidade, densidade da água do mar, concentração de nutrientes inorgânicos dissolvidos (nitrato, silicato e fosfato), biomassa fitoplanctônica ( $\text{Chl } \alpha$ ) e da anchoveta peruana (*Engraulis ringens* J.) foram utilizados para interpretar os resultados obtidos.

Condições oceanográficas distintas foram encontradas em ambos os períodos, resultando em uma redução e ampliação das áreas de ressurgência em 1987 e 1988 respectivamente. Águas costeiras frias (ACF) potencialmente produtivas (Tipo1), foram encontradas amplamente distribuídas, associadas ao processo de ressurgência no inverno de 1988, enquanto que no inverno de 1987 ficaram restritas abaixo de 50 m de profundidade, com exceção de um Transecto, onde também foram observadas em superfície. Águas de mistura (AM) da Água Costeira Fria e da Água Subtropical Superficial (ASS) predominaram em toda a área no inverno de 1987.

A composição e distribuição do fitoplâncton esteve influenciada pelo padrão hidrográfico que caracterizou cada período. No inverno de 1987 a concentração de clorofila ( $\text{Chl } \alpha$ ), de fitoplâncton e o número de espécies foi, em média, mais baixa ( $<0,5 \mu\text{g l}^{-1}$ ,  $114 \cdot 10^3 \text{ cel l}^{-1}$ ), com características de uma comunidade mais madura com índices de diversidade mais altos (média 2,6 bits  $\text{cel}^{-1}$ ), do que no inverno de 1988. Neste ano, a concentração média de  $\text{Chl } \alpha$  e de fitoplâncton foram de  $\sim 1 \mu\text{g l}^{-1}$  e  $546 \cdot 10^3 \text{ cel l}^{-1}$  e a média dos índices de diversidade foi 1,9 bits  $\text{cel}^{-1}$ . O padrão espacial do fitoplâncton e  $\text{Chl } \alpha$  esteve associado à distribuição das massas de água, sendo que as maiores

concentrações estiveram associadas à ACF e eventualmente a AM, como aconteceu no inverno de 1987. Em ACF predominaram diatomáceas pequenas *Chaetoceros* sp., *Skeletonema costatum*, *Asterionellopsis glacialis*, *Cerataulina pelagica*, *Thalassionema nitzschiooides*, *Nitzschia* sp., *Pseudonitzschia* sp., e os dinoflagelados *Gymnodinium splendens*, *Gymnodinium* sp. e *Scrippsiella trochoidea*. Nas águas Subtropicais Superficiais (ASS) e águas Equatoriais Superficiais (AES), as concentrações de Chl  $\alpha$  e de fitoplâncton foram mais baixas, associadas à presença de espécies grandes como *Rhizosolenia bergonii*, *R. alata v. indica*, *R. acuminata*, *Planktoniella sol*, *Chaetoceros peruvianus*, *Guinardia flaccida* e dinoflagelados como *Ceratium azoricum* e *C. massiliense*.

A quantidade relativamente alta de nutrientes inorgânicos dissolvidos (nitrato, silicato e fosfato) encontrada nos dois períodos, indicaria que estes não teriam sido limitantes, embora a razão N:P tenha sido menor que a razão de Redfield (16:1). Os valores de fitoplâncton e Chl  $\alpha$  encontrados nos dois invernos foram baixos, comparados à valores de verão e outono reportados para a mesma área. A baixa intensidade luminosa no inverno, devido a uma cobertura de nuvens em média de 80% foi, provavelmente, o fator mais importante que controlou o crescimento do fitoplâncton.

A alta biomassa de anchoveta peruana (*Engraulis ringens* J.) no inverno de 1988, em torno de 5,7 vezes maior do que no inverno de 1987, evidencia a existência de uma forte pressão de pasto exercida sobre o fitoplâncton neste ano. Além disto, a presença de ciliados e flagelados indica que estes organismos também tem um papel importante na trama trófica, devendo ser estudados futuramente .

## SUMMARY

During winter periods in 1987 and 1988, corresponding to the Pós-Niño and "La Niña", respectively, 182 water samples were collected for phytoplankton qualitative and quantitative analysis. The samples were taken from perpendicular transects at the coast of Peru, between 4° and 12° S. The results were related to temperature, salinity, water density, inorganic nutrients (nitrate, silicate and phosphate), phytoplankton biomass (Chl  $\alpha$ ) and Peruvian anchovy (*Engraulis ringens* J.) data used to explain the results.

Distinct oceanographic conditions were found in both periods, resulting in a smaller and larger upwelling area in 1987 and 1988, respectively. Cold Coastal Water (CCWW), potentially productive (Type I), presented a wide distribution throughout the winter upwelling in 1988. In contrast, while the CCW was restricted to depths below 50 m, except for one transect in winter 1987, Mixed Water (MW), of CCW and Surface Subtropical Water (SSW), prevailed in the whole area.

The distinct hydrographic patterns, in both periods, influenced the phytoplankton composition and distribution. In 1987, the Chl  $\alpha$  and phytoplankton concentrations ( $< 0,5 \mu\text{g l}^{-1}$  and  $114 \cdot 10^3 \text{ cel l}^{-1}$ , respectively) and the species number were lower, but the diversity (mean 2,6 bits  $\text{cel l}^{-1}$ ) was higher than during winter 1988 period. In 1988, mean Chl  $\alpha$  and phytoplankton concentrations were  $1 \mu\text{gl}^{-1}$  and  $546 \cdot 10^3 \text{ cell}^{-1}$ , respectively, and mean diversity was 1,9 bits  $\text{cell}^{-1}$ . The spatial pattern of phytoplankton and Chl  $\alpha$  showed a relationship with the distribution of water masses. For instance, during winter 1987, higher concentrations of phytoplankton and Chl  $\alpha$  were associated to CCW, and rarely to MA. In CCW, the most abundant species were the diatoms *Chaetoceros* sp., *Skeletonema costatum*, *Asterionellopsis glacialis*, *Cerataulina pelagica*, *Thalassionema nitzschiooides*, *Nitzschia* sp., *Pseudonitzschia* sp., and the dinoflagellates *Gymnodinium splendens*, *Gymnodinium* sp. and *Scrippsiella trochoidea*. In the SSW and Surface Equatorial Water (SEW), low Chl  $\alpha$  and phytoplankton concentrations were associated to

the presence of large species, like *Rhizosolenia bergonii*, *R. alata v. indica*, *R. acuminata*, *Planktoniella sol*, *Chaetoceros peruvianus*, *Guinardia flaccida* and the dinoflagellates *Ceratium azoricum* and *C. massiliense*.

The relative high amount of dissolved inorganic nutrients, found in both periods, denote that these were not limiting the phytoplankton growth. However, the values of phytoplankton and Chl  $\alpha$  found in both winters were low in comparison to summer and fall values reported for the same area. The low irradiance in winter, due to the mean cloud coverage of 80%, was probably the most important factor controlling phytoplankton growth.

During the winter 1988, the presence of high peruvian anchovy (5,7 fold the value found in winter 1987) indicates a strong grazing pressure over phytoplankton in that year. Moreover, the presence of flagellates and ciliates suggests that these organisms also have an important role in the food web of peruvian coastal waters, and must be investigated in future studies.

## 1. INTRODUÇÃO

As áreas de ressurgência costeira são caracterizadas pelo fluxo divergente da água superficial, como resultado da ação dos ventos de direção paralela à costa. A água superficial deslocada para fora da costa, é substituída por água subsuperficial fria e rica em nutrientes. O transporte vertical destas águas, proporciona um elevado aporte de nutrientes inorgânicos para a zona eufótica, resultando em altas taxas de produção primária (Barber & Smith, 1981; Smith *et al.*, 1983; Mann & Lazier, 1991).

A organização física e biológica das áreas de ressurgências, caracterizam-se como ecossistemas altamente dinâmicos e únicos (Odum, 1986; Margalef, 1978). Apesar de sua pequena área, em torno de 10% da superfície dos oceanos, as áreas de ressurgência representam os ecossistemas marinhos mais produtivos do mundo (Ryther, 1969; Mann, 1982), como resultado da alta produtividade primária, da presença de uma cadeia alimentar curta e uma eficiente transferência de energia (Vinogradov & Shushkina, 1978; Ryther, 1969).

Os ecossistemas de ressurgência costeira mais importantes são os localizados na California, Marruecos, África do Sul, Somália e no Peru. Este último é um dos sistemas mais produtivos, apresentando ressurgências intensas (Ryther, 1969; Zuta & Guillen, 1970; Smith *et al.*, 1971; Guillen & Calienes, 1981; Parrish *et al.*, 1983). A persistência de ventos alísios durante todo o ano, com maior intensidade no inverno, favorece o transporte para a superfície, de núcleos de águas frias com alto teor de nutrientes inorgânicos dissolvidos (Guillen, 1966; Zuta & Guillen, 1970). A alta taxa de produtividade primária calculada para esta área, em média  $3.18 \text{ g C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$  e  $844 \text{ g C m}^{-2} \text{ y}^{-1}$ , é capaz de sustentar grandes pescarias pelágicas (Chavez & Barber, 1987; Chavez *et al.*, 1989). Uma parte da produtividade primária, em média 10 a 20%, é sedimentada como matéria orgânica particulada (Barber & Smith, 1981), contribuindo para a redução do oxigênio entre 50 e

800 m de profundidade, e para a acumulação de carbono orgânico e carbonato na plataforma continental (Delgado & Gomero 1988).

A grande importância econômica pesqueira do ecossistema de ressurgência do Peru, estimulou o desenvolvimento de diversos estudos nas décadas passadas (Tabela I). Estes programas investigaram as condições hidrográficas e a dinâmica dos processos físicos (Gunther, 1936; Posner, 1957; Wooster & Gilmartin, 1961; Wyrtki, 1963; Guillen, 1973, 1983; Smith, 1978, 1981, 1983; Bockmann *et al.*, 1980; Brink *et al.*, 1980, 1981, 1983; Huyer, 1980; Preller *et al.*, 1980; Shaffer, 1986, Huyer *et al.*, 1991), químicos (Smith *et al.*, 1971; Friederich & Codispoti, 1981, 1987; Harrison & Platt, 1981), e a distribuição e biologia do principal recurso sustentável, a anchoveta peruana *Engraulis ringens* J. (Pauly & Tsukayama, 1987; Pauly *et al.*, 1989). Estes trabalhos verificaram a existência de padrões espaciais e temporais no regime hidrográfico, com variações sazonais e interanuais típicas para o sistema peruano.

Os estudos sobre o fitoplâncton iniciaram-se na década de 60, com maior ênfase para a quantificação de sua produtividade primária (Guillen & Calienes , 1981; Calienes & Guillen, 1981). Os trabalhos com ênfase na composição taxonômica do fitoplâncton restringiram-se na sua maioria a pequenas áreas na costa do Peru, fornecendo uma descrição geral da comunidade em relação aos parâmetros ambientais (Rojas de Mendiola, 1966; Strickland *et al.*, 1969; Barber *et al.*, 1971; Beers *et al.*, 1971; Blasco, 1971; Konovalova, 1980; Ochoa & Gómez, 1981, 1988; Rat'kova, 1981; Hendrickson *et al.*, 1982; Herman, 1982; Antonietti, 1988; Sánchez *et al.*, 1988). Blasco (1971) apontou a necessidade de estudos mais abrangentes na mesoescala (1 a 1000 Km), a fim de conhecer todos os estágios da sucessão fitoplanctônica e os padrões da sua distribuição no sistema de ressurgência peruano. Os trabalhos de Guillen *et al.* (1971), Sukanova *et al.* (1978), Rojas de Mendiola (1981) e Sánchez (1989), foram realizados na mesoescala.

Em geral, o fitoplâncton está distribuído da mesma forma que os índices de produtividade primária, com as maiores concentrações de diatomáceas pequenas de rápido crescimento, localizadas nas bordas das áreas de ressurgência (Guillen *et al.*, 1971; Rojas de Mendiola, 1981).

A composição e a concentração do fitoplâncton dependem das condições ambientais e das massas de água (Rojas de Mendiola *et al.*, 1985; Ochoa *et al.*, 1985). As concentrações médias do fitoplâncton são maiores na primavera e verão, com condições favoráveis de intensidade luminosa e estabilidade na coluna de água, e menores no inverno quando, apesar do mais intenso transporte de águas ricas em nutrientes para a superfície, as condições de luz e estabilidade da coluna de água são menos favoráveis (Zuta & Guillen, 1970; Ochoa & Gómez, 1981, 1988; Rojas de Mendiola, 1981).

Verticalmente, a maior concentração do fitoplâncton localiza-se na zona eufótica, entre 0 e 30 m de profundidade (Rojas de Mendiola 1966; Ochoa & Gómez, 1981). No entanto, em condições de mistura, a sua distribuição homogênea na coluna de água pode ir, além da zona eufótica (Ochoa & Gómez, 1988). A concentração celular diminui com a distância da costa (Strickland *et al.*, 1969; Ochoa & Gómez, 1981), onde os dinoflagelados, cocolitoforídeos e outros flagelados, são mais importantes, especialmente no verão (Sukanova *et al.*, 1978; Rojas de Mendiola, 1981).

O fitoplanctôn em áreas de ressurgência corresponde, em geral, à comunidades das etapas iniciais da sucessão ecológica, apresentando populações em ativo crescimento (Blasco, 1971). Modificações sucessivas na comunidade ocorrem em períodos de aproximadamente 8 a 10 dias (Ochoa & Gómez, 1981). Uma relação entre a velocidade da corrente e o tamanho do fitoplâncton foi verificada, com predomínio de pequenas formas em áreas de mais rápido movimento da água, e um incremento na porcentagem de formas grandes em águas estratificadas (Ratkova, 1981).

Investigações sobre o efeito do "El Niño" (EN) sobre o fitoplâncton, mostraram que este processo ocasiona modificações em sua composição, biomassa e concentração celular (Rojas de Mendiola & Estrada, 1976; Ochoa *et al.*, 1985; Rojas de Mendiola *et al.*, 1985). Fenômenos EN de maior intensidade ocorrem nas costas do Pacífico Sul com uma periodicidade de 2 a 5 anos. Sua origem parece estar relacionada à uma diminuição geral dos ventos alísios no Hemisfério Sul. Nestas ocasiões, as águas subtropicais superficiais (ASS) aproximam-se da costa e, ao norte da latitude de 06° S, as águas tropicais superficiais (ATS) e águas equatoriais superficiais (AES) avançam em direção sul (Zuta & Guillen, 1970). Como resultado, ocorre uma elevação do nível do mar, o aquecimento anômalo da água do mar, o aprofundamento da termoclina e a redução das ressurgências costeiras, impedindo o transporte de nutrientes para a superfície (Guillen *et al.*, 1985). Numa reação da atmosfera para restabelecer o equilíbrio, se produziria um fenômeno inverso conhecido como "La Niña", na qual as temperaturas superficiais da água do mar são mais baixas do que o normal, como resultado da intensificação do processo de ressurgência (Philander, 1992; Lukas & Webster, 1992).

A intensidade e frequência deste fenômeno repercute sobre a distribuição do fitoplâncton: as espécies de diatomáceas e dinoflagelados próprias das áreas de ressurgência são substituídas por espécies de águas tropicais ou subtropicais, até perto da costa (Rojas de Mendiola & Estrada, 1976; Rojas de Mendiola *et al.*, 1985; Ochoa *et al.*, 1985). Embora não se tenha dados quantitativos de fitoplâncton para uma comparação detalhada, os resultados do volume de plâncton obtidos a partir de amostras de rede, por métodos volumétricos, foram 5 ml m<sup>-3</sup> em anos normais e, em anos "El Niño", de 0.3 ml m<sup>-3</sup> ("El Niño" 72-73), e 0.1 ml m<sup>-3</sup> ("El Niño" 82-83) (Rojas de Mendiola *et al.*, 1985), com uma redução da produtividade primária de até 50% (Barber & Kogelschatz, 1989). Em anos "La Niña", a produtividade primária aumentaria suas taxas até 50 % acima da média normal (Chávez *et al.*, 1990). Após a ocorrência do "El Niño" 1982-83, o mais

intenso, seguiram outras anomalias climáticas de menor intensidade como "El Niño" 1986-87; 1991-92; e períodos "La Niña" 1985, 1988 (Delcroix, 1993), sem ainda conhecer-se como a biota e, em especial o fitoplâncton, está respondendo a distúrbios tão continuados.

Modelos conceituais bi-dimensionais foram desenvolvidos para explicar as modificações espaciais e sazonais na trofodinâmica do ecossistema de ressurgência peruano (Walsh, 1975 ; 1981). Nestes modelos, a distribuição espacial dos nutrientes e do fitoplâncton são considerados componentes importantes, sendo utilizados como índices da interação entre processos físicos e biológicos. No entanto, a variabilidade inter-anual destes componentes, ainda não foi completamente explicada, o que dificulta a compreensão dos diversos mecanismos que estão interagindo neste ecossistema.

O presente trabalho tem como objetivo determinar a variação na composição e distribuição horizontal e vertical do fitoplâncton em diferentes áreas de ressurgência na costa do Peru, em período após o "El Niño" 1986-87 (inverno de 1987) e de "La Niña" (inverno de 1988). O conhecimento da relação entre os dados de concentração celular e composição taxonômica com as condições hidrogáficas nos dois períodos de condições metereológicas distintas, contribuirá para a compreensão dos processos na mesoescala.

## 2. ÁREA DE ESTUDO

A linha costeira peruana ( $03^{\circ} 23' 42''$  S a  $18^{\circ} 21' 34''$  S) é predominantemente linear, com uma direção Noroeste-Sudeste. A plataforma continental, delimitada pela isóbata de 200 m, apresenta sua maior largura (65 mn) ao norte, entre as latitudes de 07 e  $10^{\circ}$  S , estreitando-se ao Sul até atingir uma largura de 5 mn entre 10 e  $18^{\circ}$  S.

O sistema de correntes do Peru (Fig. 1) faz parte da Circulação anticiclônica do Pacífico Sul (Gunther, 1936; Wyrtki, 1967). A Corrente Peruana, uma extensão da C. de

**Humboldt**, tem sua origem nas águas Subantárticas. Aproximadamente na latitude de 25° S, esta corrente divide-se nas **C. Costeira Peruana (CCP)** e **C. Oceânica Peruana (COP)**. A CCP transporta para o Equador as águas frias (< 17° C), com salinidade relativamente baixa (34,8 a 35,1), ricas em nutrientes (> de 2.5  $\mu\text{M}$  de PO<sub>4</sub>; > 15.0  $\mu\text{M}$  de Si<sub>2</sub>O<sub>4</sub> e NO<sub>3</sub>) (Guillen, 1976). A velocidade média da CCP é de 4 a 15 cm s<sup>-1</sup>, transportando  $6 \times 10^6$  m<sup>3</sup> s<sup>-1</sup> de água, com maior fluxo nos meses de abril a setembro nos primeiros 200 m de profundidade (Wyrtki, 1963). A COP é mais intensa, com um fluxo de água de  $8 \times 10^6$  m<sup>3</sup> s<sup>-1</sup> até 700 m de profundidade, transportando águas com temperaturas  $\geq 18^\circ\text{C}$  e salinidades >35.2. Durante os meses de julho a outubro, as duas correntes formam um só fluxo, enquanto que nos meses de novembro a fevereiro elas são separadas por um fluxo irregular em direção ao sul, denominado de **Contracorrente do Peru (CCP)** (Wyrtki, 1963). As correntes CCP e COP irão a integrar-se à **C. Sul-equatorial**, de Leste para Oeste.

A **C. Subsuperficial Peru-Chile ou Corrente Submarina** (Wooster & Gilmartin, 1961), tem sua origem na união da extensão da **C. de Cromwell** (rica em conteúdo de oxigênio), e a **Contracorrente Sul-equatorial Subsuperficial**, com um fluxo para o sul próximo à costa, com velocidades de 4 a 10 cm s<sup>-1</sup>. Carateriza-se por baixas temperaturas e salinidades, e altos teores de oxigênio e nutrientes inorgânicos dissolvidos.

A **Contracorrente do Peru ou Corrente Peruana Subsuperficial** (Wyrtki, 1963), também tem sua origem na extensão da **C. de Cromwell** e da **Contracorrente Sul-equatorial** (Zuta & Guillen, 1970), separando-se da **C. Subsuperficial Peru-Chile** ao sul de 06° S e distante da costa, com um fluxo para o sul em direção de Noroeste para Sudeste. Esta corrente ocasionalmente chega à superfície através de um fluxo irregular entre os meses de novembro a fevereiro.

As massas de água que ocorrem nas províncias costeira e oceânica nas costas do Pacífico Sul estão listadas na Tabela 2 (Wyrtki, 1967; Zuta & Guillen, 1970).

A intensidade e duração do processo de ressurgência costeira no Peru dependem, basicamente da combinação da permanência dos ventos alísios, de Sudeste, e da largura da plataforma continental (Zuta & Guillen, 1970). O sistema de ventos varia de acordo com a latitude: entre 04° e 06° S predominam os ventos Sul e Sudoeste com velocidade média de 3.4 m s<sup>-1</sup>; entre 07° e 10° S, os ventos são mais fracos, com velocidade média de 2.0 a 2.5 m s<sup>-1</sup>, e direção predominante de Sudeste. Ao sul de 14° S, os ventos são intensos no inverno, com predomínio de ventos Sudeste durante todo o ano e velocidades médias de 4.8 m s<sup>-1</sup> (Guillen & Calienes, 1981). O regime de ventos propicia a ocorrência de ressurgências ao longo da costa peruana durante todo o ano, com uma intensificação entre maio e setembro, e uma redução em janeiro.

Águas da **C. de Cromwell** afloram principalmente ao norte de 6° S e contribuem na ressurgência entre 04° e 09° S; águas da **C. Subsuperficial Peru-Chile**, que afloram entre 09 e 12° S, podem influenciar a ressurgência ao sul no verão e outono, e as águas de origem **Subantartica** que afloram principalmente na latitude de 14° S.

### **3. MATERIAL E MÉTODOS**

O material utilizado no presente estudo foi obtido através dos Cruzeiros Oceanográficos de Investigação, realizados pelo Instituto del Mar del Perú (IMARPE) ao longo da costa peruana (Fig.2). De 09 a 26 de setembro de 1987, entre as latitudes 04° 20' e 10° 30' S, á bordo do Barco da Sociedad Nacional Pesquera (SNP), e de 16 de junho a 08 de julho de 1988, entre as latitudes 05° 00' e 12° 50' S, á bordo do Barco de Investigação Científica "Humboldt".

Um total de dez Transectos perpendiculares à costa com 40 estações foram amostradas nos dois cruzeiros. A distância entre as estações foi de 10 a 15 mn aproximadamente. Um total de 182 amostras de água foram coletadas nas profundidades de 0, 10, 20, 30, 50 m e, quando possível, maior de 60 m. Os dados de clorofila  $\alpha$ , referidos no presente trabalho, fazem parte dos resultados elaborados pelo Laboratório de Hidroquímica do Instituto del Mar del Peru, e detalhes da metodología emplegada na análise são descritos em Vichez *et al.* (1988a).

Subamostras de 100 ml foram recolhidas em frascos de cor âmbar e preservadas com formalina neutralizada com Bicarbonato de Sódio a 2% . A contagem de fitoplâncton seguiu a metodología de Utermöhl (1958) e as recomendações de Unesco (1981), empregando-se cilindros de sedimentação de 50 ml de capacidade e o auxílio de microscópio invertido (Leitz). As células menores de 50  $\mu\text{m}$  e células muito abundantes foram contadas em uma área que representava 2 ml da amostra, com aumento de 640x; as células maiores de 50  $\mu\text{m}$  e as pouco abundantes, foram contadas em toda área da câmara, com aumento de 160x. Os organismos foram identificados até o nível de espécie quando possível; pequenos flagelados ( $<5 \mu\text{m}$ ) de difícil identificação foram agrupados. A identificação dos organismos foi realizada com base nos trabalhos de Cupp (1943), Hendey (1964), Sournia (1967), Husted (1930), Schiller (1930; 1937), entre outros. A

concentração de fitoplâncton e seus principais grupos (diatomáceas, dinoflagelados, flagelados pequenos, cocolitofóideos e silicoflagelados) é expressa em N<sup>a</sup> de cel l<sup>-1</sup>.

O índice de diversidade Shannon & Weaver (1963) foi calculado para todas as amostras, e expresso em Bits cel<sup>-1</sup> (logaritmo em base 2), sendo :

$$H' = - \sum [(n_i / N) * \text{Log}_2 (n_i / N)]$$

onde:  $n_i$  = é o número de organismos da espécie  $i$ ,  $N$  é o numero total de organismos na amostra, e  $H'$ = índice de diversidade.

Para identificar as principais associações, foi elaborada uma matriz de dissimilaridade florística entre todas as estações de coleta e profundidades, e uma posterior classificação hierárquica acumulativa (Cluster), através do dendrograma construído segundo método Flexível ( $\beta=-0.25$ ). Este método de ligação simula os resultados dos métodos UPGMA (Média aritmética não ponderada) e o extremo compacto SLINK (mínima similaridade) segundo Sneath & Sokal (1973), com bons resultados para associações de grupos de zooplâncton (Resgalla Jr., 1993). Neste análise foram empregadas as espécies com uma frequencia relativa maior de 10% para evitar a formação de subgrupos.

Diversos índices quantitativos foram testados (Índices de Bray Curtis, Morisita, Horn e distância Euclidiana), obtendo-se resultados semelhantes. Foi utilizado o índice de dissimilaridade de BRAY CURTIS - conhecido também como Czekanowski e Sorenson- que considera o valor do atributo (concentração celular) das espécies contadas em cada profundidade. A análise foi realizada para a direção Q (*i.e.* agrupamento das estações segundo a similaridade das espécies). Para cada grupo definido, foi apresentada a frequencia de ocorrência das espécies mais abundantes.

Foram empregadas análises de correlação múltipla (Pearson), com a finalidade de quantificar as relações existentes entre todas as variáveis, abióticas e bióticas. Uma transformação logarítmica ( $\log(X+1)$ ,  $x = \text{cel l}^{-1}$ ) foi aplicada aos dados de concentração celular, para diminuir a variância dos dados aproximando sua distribuição à normalidade (Ibañez & Seguin, 1972). As variáveis abióticas (temperatura, salinidade, densidade da água e concentração de nutrientes inorgânicos dissolvidos), foram testadas quanto à sua distribuição normal, pelo teste de Kolmogorov-Smirnov (Sokal & Rohlf, 1981) e normalizadas ( $\log(x+1)$ ), quando necessário.

Com a finalidade de evidenciar e hierarquizar os fatores responsáveis pela variação dos dados foi efetuada a ordenação das espécies e amostras em função de "eixos fatoriais" (gradientes ambientais) através de Análise de Componentes Principais (PCA), descrita por Legendre & Legendre (1983), segundo as recomendações de Pielou (1984), e a normalização das variáveis. Foram também empregadas as espécies com mais de 10 % de ocorrência, assim como todas as variáveis abióticas e o teor dos nutrientes inorgânicos dissolvidos, na análise. Um total de 24 e 22 espécies foram incluídas com uma matrix de dados de 29 colunas (parâmetros bióticos e abióticos) e 80 linhas (estações) e uma matriz de 27 colunas e 105 linhas no inverno de 1987 e 1988, respectivamente.

As análises estatísticas foram realizadas utilizando-se os programas Statgraphics (versão 5) e NTSYS-pc (Numerical Taxonomy and Multivariate Analysis System) versão 1.5.

## 4. RESULTADOS

### 4.1 Características Oceanográficas na Costa do Perú nos Invernos de 1987 e 1988

A informação dos parâmetros físicos e químicos apresentada a seguir (temperatura, salinidade, sigma-T, e nutrientes inorgânicos dissolvidos (nitrato, silicato e fosfato) consta

em tabelas dos relatórios das campanhas oceanográficas do Instituto del Mar del Perú IMARPE (Vilchez *et al.*, 1988a). A descrição abaixo representa uma análise original a partir destes dados, obtidos nos mesmos períodos e área de amostragem de fitoplâncton (Fig. 2) com a exceção da temperatura e salinidade de superfície, cujo número de estações foi maior.

#### **4.1.1. Inverno de 1987**

A estrutura oceanográfica na costa do Peru entre as latitudes  $4^{\circ} 20'$  e  $10^{\circ} 30'$  S, caracterizou-se principalmente pela confluência da água costeira fria (ACF) e água superficial subtropical (ASS). O diagrama T-S (Fig.3), realizado com pontos amostrais até 100 m de profundidade, destaca a presença de ACF em 35 % das estações, ASS em 5% das estações, águas de mistura (AM) em 59 % das estações e AES em 1%. A Tabela 3 resume as características de cada massa de água para este cruzeiro, comprovando-se a riqueza em nutrientes da ACF e águas de mistura (AM) entre ACF e ASS. ASS e água Equatorial superficial (AES) apresentam valores máximos relativamente menores.

##### **4.1.1.1. Distribuição superficial de temperatura e salinidade**

Destaca-se a presença da ACF com temperatura e salinidade menor de  $17^{\circ}$  C e 35,1, respectivamente, em uma faixa estreita ao longo da costa, com a presença de núcleos mas intensos de ressurgência nas latitudes de  $09^{\circ}$  e  $05^{\circ}$  S (Fig. 4). ASS localiza-se além da plataforma, aproximando-se desta na latitude de  $10^{\circ} 30'$  S. A interação destas duas massas de água (ACF e ASS), gerou a formação de águas de mistura, caracterizada pelos gradientes térmicos e salinos entre a província costeira e oceânica. Ao norte da latitude de  $04^{\circ}$  S, AES foi observada com temperatura maior de  $18^{\circ}$  C, e salinidade menor de 34,8. A

relação atômica entre as frações inorgânicas dos nutrientes nitrogenados e fosfato (N:P) (razão de Redfield, 1963 ) atingiu em superfície valores entre 5 e 10, com exceção das estações costeiras do Transecto III e oceánicas do Transecto VII, respectivamente, que apresentaram valores menores de 5.

#### **4.1.1.2. Distribuição vertical de parâmetros físico-químicos**

As condições oceanográficas nas secções verticais, são apresentadas através de 4 transectos (III, V, VI, VII) perpendiculares à costa (Fig. 2), com uma distância de 130 mn a partir da costa e até 120 m de profundidade. No transecto III, a plataforma é mais larga (60 mn) e nos transectos V, VI, VII, a plataforma é relativamente estreita, com menos de 20 mn de largura.

No Transecto III (Fig. 5 a, b, c, d, e), localizado ao sul de 09° S (Chimbote), a inclinação das isolinhas de temperatura (< 15° C), salinidade (< 35,0), densidade da água (> 26), coincidente com os valores máximos de nutrientes (> 20  $\mu\text{M}$  para nitrato e silicato e >2  $\mu\text{M}$  para fosfato) indicam a ressurgência de ACF próxima à costa. Por fora da plataforma e na camada superficial, estão presentes AM com temperaturas e salinidades maiores de 17° C e 35,1 respectivamente. A relação atômica entre a concentração dos elementos nitrogênio e fósforo (N:P), apresentou valores entre 8 e 10 com exceção da estação 18 em superfície, onde esta relação foi inferior a 5.

Os Transectos V e VII (Fig 5, 6 a, b, c, d, e) localizados ao norte nas latitudes de 06° e 04° S, respectivamente, caracterizaram-se pela presença de ASS na camada superficial e subsuperficial, e águas frias no fundo, resultando em uma marcada estratificação térmica na coluna de água, com fortes gradientes verticais de densidade.

Nesses transectos, a isolinha de 15° C localizou-se entre 50 e 90 m de profundidade com a presença de bolsões de ASS retidos na camada subsuperficial. A concentração de nitrato e silicato foi menor de 15  $\mu\text{M}$  na superfície. A AES ( $> 20^\circ \text{C}$  e  $< 34,8$ ) apresenta-se no Transecto VII (Est. 1) até os 10 m de profundidade, com valores relativamente altos de nitrato ( $< 15 \mu\text{M}$ ), silicato ( $> 15 \mu\text{M}$ ) e menores de fosfato ( $< 1,5 \mu\text{M}$ ). A relação atômica N:P em ambos os transectos apresentaram valores menores de 10 em toda a secção vertical, com exceção de estações oceânicas entre 10 e 50 m de profundidade onde estes os valores foram maiores de 10.

O transecto VI (Fig. 6 a, b, c, d, e) localizado ao norte de 05° S, caracterizou-se pela moderada ressurgência na área costeira e fortes gradientes de densidade provocados pela entrada de ASS na província oceânica. A isolinha de 15° C estava entre 50 e 60 m de profundidade. A concentração e a distribuição dos nutrientes inorgânicos dissolvidos, estão relacionadas com à presença das massas de água. As maiores concentrações de nitrato, silicato e fosfato ( $> 25, 30$  e  $2 \mu\text{M}$  respectivamente), estão associadas à presença da ACF, com um padrão semelhante de distribuição da isoterma de 15° C. Concentrações menores de  $10 \mu\text{M}$  de nitrato, silicato e de  $2 \mu\text{M}$  de fosfato, estão relacionadas com a presença de ASS. A relação atômica N:P apresentou valores  $< 10$  em grande parte da secção vertical, com exceção de estações costeiras localizadas entre 10 e 20 m de profundidade, onde os valores foram maiores de 10.

#### 4.1.2. Inverno de 1988

No diagrama T-S (Fig. 7 ), verifica-se que neste ano houve uma forte influência de ACF, presente em 58 % das estações, enquanto que ASS esteve presente em 1 % e AM em 41 % das estações. A Tabela 2 resume as características de cada massa de água.

Comparada com o inverno anterior, AM entre ACF e ASS também apresenta teores de nutrientes relativamente altos, e ACF apresenta valores médios de silicato e nitrato um pouco maiores.

#### **4.1.2.1. Distribuição superficial de temperatura e salinidade**

Destaca-se a presença de ACF, com temperatura e salinidade menores de 17° C e 35,1 respectivamente, amplamente distribuída em toda a plataforma continental, com exceção da área ao norte da latitude de 04° S (Fig. 8). Observa-se um estreitamento da área de ressurgência, semelhante ao observado para o inverno de 1987, entre as latitudes 10° e 12° S. A ASS, com temperatura e salinidade maior de 18° C e 35,2 respectivamente, está localizada na província oceânica. A relação atômica entre as frações inorgânicas dos nutrientes nitrogenados e fosfatados (N:P) atingiram valores superiores aos observados no inverno de 1987, distinguindo-se duas áreas: uma ao norte (entre 04° e 06° S), onde a relação N:P esteve entre 9 e 12,5, e outra central (entre 06° e 12° S), onde a relação N:P esteve entre 5 e 10. Nas estações 8 e 1 (Transecto III e I), onde as concentrações de fitoplâncton foram altas e baixas respectivamente, os valores de N:P foram em média menores de 1,5.

#### **4.1.2.2. Distribuição vertical de parâmetros físico-químicos**

As condições oceanográficas nas secções verticais, são apresentadas em 4 transectos (I, III, V, VI) perpendiculares à costa (Fig.2). O processo de ressurgência se encontrava em diferentes estágios na área costeira, de acordo com a latitude. Na província

oceânica, a estratificação vertical sempre foi acentuada, como resultado da presença de ASS em superfície, e de águas frias no fundo, gerando gradientes de densidade.

No Transecto I (Fig. 9 a, b, c, d, e), localizado ao sul da latitude de 12° S, onde a plataforma tem aproximadamente 30 mn de largura, a ressurgência estava em seu estágio inicial, ainda com um marcado gradiente vertical de temperatura, salinidade e sigma-T, próximo à costa, e com altos valores de nitrato, silicato e fosfato ( $> 15$ ,  $10$  e  $1,5 \mu\text{M}$  respectivamente). A ASS localiza-se além de 60 mn e até uma profundidade de 70m, com temperatura e salinidade elevada, e baixo teor de nutrientes inorgânicos dissolvidos. A relação atômica N:P foi menor de 5 em grande parte da secção, enquanto que em profundidades maiores de 50 m, esta relação foi maior de 10.

Os Transectos III e V (Fig. 9 e 10 a,b,c,d,e), na latitude de 06 e 09° S, caracterizaram-se pela ressurgência moderada na quebra da plataforma, com temperatura entre 15 e 16° C, em superfície. A isolinha de 15° C está situada em profundidade maior de 30 m, com uma distribuição semelhante de sigma-T, coincidindo com valores altos de nitrato, silicato ( $>20$  e  $25 \mu\text{M}$ ) e fosfato ( $>2 \mu\text{M}$ ). Em geral, a relação atômica N:P foi menor de 5 em superfície na província costeira e oceânica, valores  $>10$  foram observados em estações localizadas entre 10 e 20 m de profundidade.

No Transecto VI, na latitude de 05° S, a ressurgência foi mais acentuada encontrando-se em estágio mais avançado como pode ser observado nas isolinhas de temperatura, salinidade, sigma-T e nutrientes (Fig.10 a, b, c, d, e). Nesta secção a ACF domina toda a secção vertical e a isoterma de 17° C encontra-se em superfície. A relação atômica N:P foi relativamente alta alcançando em geral valores maiores de 11 em toda a secção.

## **4.2. Clorofila $\alpha$ , Concentração e Composição do Fitoplâncton**

### **4.2.1. Inverno de 1987**

Um total de 97 espécies de fitoplâncton foi identificado (Tabela 4): 66 espécies de diatomáceas (51 cêntricas e 15 penadas), 21 espécies de dinoflagelados, 5 espécies de cocolitoforídeos e 2 espécies de siliconflagelados. O grupo dos flagelados incluiu os organismos pequenos não identificados de diversos grupos taxonômicos.

#### **4.2.1.1. Distribuição superficial**

Observa-se uma relação entre as concentrações de clorofila  $\alpha$  e do fitoplâncton em superfície (Fig.11a,b). As maiores concentrações de fitoplâncton ( $645.10^3$  cel  $l^{-1}$ ), cujo valor médio foi de  $114.10^3$  cel  $l^{-1}$ , coincidiram com concentrações altas de clorofila ( $>1\mu g l^{-1}$ ) e estiveram associadas principalmente à água de mistura, na área norte. Na área mais ao sul,  $09^\circ S$ , com águas de ressurgência sobre a plataforma, também são encontrados núcleos com concentrações altas de clorofila  $\alpha$  ( $> 0,5 \mu g.l^{-1}$ ) e de fitoplâncton ( $206.10^3$  cel  $l^{-1}$ ). Concentrações baixas de clorofila  $\alpha$  ( $0,1 \mu g.l^{-1}$ ), estiveram associadas principalmente à AES e ASS ao norte e centro do litoral, onde as concentrações de fitoplâncton também foram baixas ( $< 6.10^3$  cel  $l^{-1}$ ). O índice de diversidade foi em média de 2,66 bits cel  $l^{-1}$ .

As diatomáceas foram geralmente o grupo mais abundante (Fig.11c ), até 99 % de dominância, com exceção de algumas estações localizadas ao norte e centro do litoral, associadas à AES e processos de mistura. Os cocolitoforídeos constituiram o segundo grupo mais abundante em diversas estações, atingindo percentagens de até 79 %, associados à temperaturas e salinidade maiores de 17,9 e 35,13 respectivamente. A

contribuição dos dinoflagelados e flagelados foi em média de 31 %, associados à temperatura maiores de 17º C, sendo característicos de AES ao norte, e ASS na parte central. Os silicoflagelados foram observados em menor concentração.

#### **4.2.1.2. Distribuição vertical**

As secções verticais são apresentadas até os 60 m de profundidade (Fig 12 e 14). Nas profundidades maiores (70 e 90 m), as concentrações foram menores de  $1 \cdot 10^3$  cel. l<sup>-1</sup> razão pela qual foram excluídas dos gráficos. A distribuição dos cocolitoforídeos não foi registrada, mas em geral é semelhante à dos flagelados (Tabela 5 ).

No Transecto III, ao sul da latitude de 09º S (Fig.12a,b,c,d,e,f), as maiores concentrações de clorofila  $\alpha$  ( $0,5 \mu\text{g. l}^{-1}$ ) e de fitoplâncton ( $> 150 \cdot 10^3$  cel.l<sup>-1</sup>) foram observadas em superfície, próximo à costa. As diatomáceas constituíram o grupo mais abundante, destacando-se *Thalassiosira mendiolana* ( $63 \cdot 10^3$  cel l<sup>-1</sup>), *Thalassionema nitzschioïdes* ( $38 \cdot 10^3$  cel l<sup>-1</sup> ), *Rhizosolenia* sp. ( $32 \cdot 10^3$  cel.l<sup>-1</sup>) e *Skeletonema costatum* ( $28 \cdot 10^3$  cel.l<sup>-1</sup>). A concentração mais alta de dinoflagelados ( $12 \cdot 10^3$  cel l<sup>-1</sup>) também foi observada em superfície, mas na segunda estação a partir da costa, sendo o dinoflagelado tecido *Scrippsiella* cf. *trochoidea* a espécie mais abundante. Os flagelados e cocolitoforídeos apresentaram uma distribuição semelhante, com as concentrações mais altas ( $> 5 \cdot 10^3$  cel l<sup>-1</sup> e  $20 \cdot 10^3$  cel.l<sup>-1</sup>, respectivamente) mais distante da costa, aprox. a 40 mn. Entre os cocolitoforídeos mais abundantes, estão *Coccolithus pelagicus* e *Emiliania huxleyi* associados à temperatura maior de 17º C. O índice de diversidade atingiu valor de 3 bits cel<sup>-1</sup> em superfície, próxima da costa e em profundidade e <2 fora da costa (Fig. 13 ).

No Transecto V, entre as latitudes de 06º e 07º S (Fig.12 a,b,c,d,e,f), onde não foram observados fluxos advectivos de ressurgência, as maiores concentrações de clorofila

a ( $> 2 \mu\text{g l}^{-1}$ ) e celular ( $1\ 500\ 10^3 \text{ cel. l}^{-1}$ ) estiveram localizadas na camada subsuperficial, associadas à ACF. A principal espécie responsável por estas altas concentrações foi a diatomácea cêntrica *Actinopytchus undulatus* ( $1\ 119\ 10^3 \text{ cel l}^{-1}$ ) e, com menores concentrações *Leptocylindrus danicus*, *Rhizosolenia delicatula*, entre outras. A concentração de dinoflagelados foi baixa em todo o transecto ( $< 1\ 10^3 \text{ cel l}^{-1}$ ), enquanto que a de flagelados foi maior em superfície ( $> 50\ 10^3 \text{ cel l}^{-1}$ ) por fora da plataforma, devido à abundância de *Eutreptiella gymnastica* ( $81\ 10^3 \text{ cel l}^{-1}$ ). Os cocolitoforídeos apresentaram as concentrações mais altas deste inverno ( $> 100\ 10^3 \text{ cel l}^{-1}$ ), junto com a localização das maiores concentrações dos flagelados. *Emiliania huxleyi* ( $50\ 10^3 \text{ cel l}^{-1}$ ) e *Ophiaster hydroideus* ( $100\ 10^3 \text{ cel l}^{-1}$ ), estão entre as principais espécies de cocolitoforídeos associadas à temperaturas altas, em média maiores de  $18,2^\circ \text{ C}$ . O índice de diversidade variou entre 2 e 3 bits  $\text{cel}^{-1}$  em todo o Transecto (Fig. 13 ).

O transecto VI , localizado na latitude de  $05^\circ \text{ S}$  (Fig. 14a,b,c,d,e,f), caraterizou-se pela ressurgência moderada e as águas de mistura acima da ACF. O núcleo de ASS esteve localizado na província oceânica. O teor de clorofila  $\alpha$  foi maior ( $> 1\mu\text{g.l}^{-1}$ ) na área de ressurgência, associado à concentrações de fitoplâncton maiores de  $100\ 10^3 \text{ cel l}^{-1}$ , na camada subsuperficial, entre 20 e 30 m de profundidade. As diatomáceas apresentaram o mesmo padrão de distribuição observado para a clorofila  $\alpha$ , destacando-se a presença de *Chaetoceros socialis* ( $380.10^3 \text{ cel.l}^{-1}$  ) na província costeira e *Cerataulina pelagica* ( $81\ 10^3 \text{ cel l}^{-1}$ ). Os dinoflagelados e flagelados pequenos apresentaram concentrações menores de  $2\ 10^3 \text{ cel l}^{-1}$  em toda a secção, enquanto que a dos cocolitoforídeos foi superior a  $5\ 10^3 \text{ cel l}^{-1}$ , associados à temperatura maior de  $18^\circ \text{ C}$ . A principal espécie foi *Emiliania huxleyi*. Valores de diversidade menores de 2 bits  $\text{cel}^{-1}$  estão relacionados com a ACF e maiores concentrações de células, e valores  $> 3$  bits  $\text{cel}^{-1}$  estão associados a AM e ASS (Fig. 13 ).

No transecto VII, mais ao norte ( $04^{\circ}$  S) (Fig. 14a,b,c,d,e,f), a presença de ASS e AES mantiveram ACF abaixo de 30 m de profundidade. Concentrações de clorofila  $\alpha$  foram baixas ( $< 0,1 \mu\text{g. l}^{-1}$ ) assim como a de fitoplâncton ( $< 10 \cdot 10^3 \text{ cel l}^{-1}$ ), com valores ligeiramente mais altos em AM. Este foi o transecto com o menor número de células de fitoplâncton destacando-se as diatomáceas *Chaetoceros debilis* ( $12 \cdot 10^3 \text{ cel l}^{-1}$ ), *Lauderia annulata* ( $18 \cdot 10^3 \text{ cel l}^{-1}$ ), *Pseudonitzschia cf. delicatissima* ( $13 \cdot 10^3 \text{ cel l}^{-1}$ ), *Achnanthes* sp. ( $8 \cdot 10^3 \text{ cel.l}^{-1}$ ), espécies do gênero *Nitzschia* e *Navicula* sp. ( $1 \cdot 10^3 \text{ cel l}^{-1}$ ). Os dinoflagelados, flagelados e cocolitoforídeos apresentaram maior concentração na província oceânica. Espécies de águas quentes são reportadas neste transecto como *Gonyaulax monilata*, *Ceratium massiliense* e *Rhizosolenia bergonii*. O índice de diversidade geralmente foi maior de 3 bits  $\text{cel}^{-1}$  e valores mais altos ( $> 4 \text{ bits cel}^{-1}$ ) foram observados na província mais oceânica (Fig. 13).

#### 4.2.1.3. Análise da comunidade

A comunidade fitoplanctônica caracterizou-se pela predominância de diatomáceas céntricas, sendo mais frequentes *Cerataulina pelagica*, *Actinptychus undulatus*, *Thalassiosira angulata*, *T. mendiolana*, *Skeletonema costatum* e, entre as penadas, *Thalassionema nitzschiooides*, *Nitzschia pungens*, *Navicula* sp. e *Pseudonitzschia cf. delicatissima*. *Chaetoceros socialis*, apesar de não ter sido muito frequente, foi abundante formando manchas na área norte ( $05^{\circ}$  S) com concentrações relativamente altas ( $380 \cdot 10^3 \text{ cel. l}^{-1}$ ). A espécie principal de cocolitoforídeos foi *Emiliania huxleyi*.

A curva de ordenação das espécies (Rank) (Fig.15), para relacionar a abundância e o seu número, mostrou que muitas espécies aparecem em abundâncias médias e poucas estão representadas por concentrações altas. A curva descrita representa uma curva tipo Lognormal (Ludwing & Reynolds, 1988).

Através do dendrograma da análise de agrupamento de modo Q (Fig. 16), foram separados 4 grupos de estações no inverno de 1987. Para complementar a informação, os grupos de estações foram plotados em um diagrama TS (Fig 17), onde os distintos grupos se apresentam sob condições físicas similares. O sumário destes e outros parâmetros químicos e bióticos, são apresentados na Tabela 6. Os grupos formados podem ser assim resumidos (Fig. 18):

- Grupo I, localizado ao norte entre as latitudes de 04 e 07° S, caracterizou-se pela baixa concentração celular e alto índice de diversidade, com exceção da estação costeira 8 (Transecto VI), onde estes valores eram baixos ( $<0,5$  bits cel $^{-1}$ ). Entre as principais espécies estão *Chaetoceros socialis* (36 %), *Cerataulina pelagica* (16%), *Emiliania huxleyi* (4%), e *Actinopytchus undulatus* (3 %). Este grupo caracterizou-se pela mistura de diferentes massa de água com temperaturas em média  $> 17,5$  °C e salinidades em média  $> 35,1$ .
- Grupo II, localizado ao norte, na latitude de 04 e 05° S e ao sul de 09° S, também foi caracterizado pela alta diversidade (entre 3 e 4 bits cel $^{-1}$ ) (Fig.19), tendo como espécies principais *Cerataulina pelagica* (16%), *Thalassiosira mendiolana* (10%), *Chaetoceros socialis* (6 %), *Asterionellopsis glacialis* (6 %) e *Thalassionema nitzschiooides* (5 %). Caracterizou-se pelas temperaturas em média  $> 17,1$  °C e salinidade  $> 35,05$
- Grupo III , localizado entre as latitudes de 06 e 07° S , caracterizou-se pelas maiores concentrações celulares, e índice de diversidade entre 2 e 3 bits cel $^{-1}$ . As espécies dominantes foram *Actinopytchus undulatus* (37 %), *Cerataulina pelagica* (15%), *Emiliania huxleyi* (10%) e *Thalassionema nitzschiooides* (8%). Caracterizou-se pela temperatura em média  $> 16,8$  °C e salinidade  $> 35,11$ .
- Grupo IV, localizado ao sul de 09° S, caracterizou-se por índices de diversidade baixos na área oceânica (1 bits cel $^{-1}$ ) e altos mais próximos à costa (3 bits cel $^{-1}$ ). Entre as principais espécies estão *Rhizosolenia* sp. (28%), *Coccilithus pelagicus* (21%),

*Thalassiosira mendiolana* e *Emiliania huxleyi* (ambas com 10 %). Com temperatura em média de 16º C e salinidade de 34,9.

#### **4.2.2. Inverno de 1988**

Um total de 128 espécies de fitoplâncton foi identificado (Tab 4): 71 espécies de diatomáceas (55 cêntricas e 16 penadas), 2 de silicoflagelados, 43 de dinoflagelados e 11 de cocolitoforídeos. Os flagelados foram agrupados da mesma forma como para o inverno de 1987.

##### **4.2.2.1. Distribuição superficial**

Comparado ao inverno de 1987, o fitoplâncton no inverno de 1988 apresentou maior concentração celular e biomassa. A diversidade de espécies foi em média menor de 2,0 bits cel<sup>-1</sup>. As maiores concentrações de clorofila α (> 2 µg.l<sup>-1</sup>) estiveram associadas às áreas costeiras de ressurgência, coincidindo com as maiores concentrações celulares ( $2347.10^3$  cel l<sup>-1</sup>) (Fig.20a,b) e, diminuindo gradualmente com o afastamento da costa. As concentrações mais baixas ( $50.10^3$  cel l<sup>-1</sup>) estiveram localizadas fora da plataforma, associadas à AM.

Semelhante ao inverno de 1987, as diatomáceas foram os organismos mais abundantes, no inverno de 1988, até 99 % de dominância, com exceção das estações oceânicas localizadas nas latitudes de 06º e 12º S (Fig.20c), associadas à temperaturas maiores de 17º C. Os flagelados pequenos estiveram presentes em mais de 50% das estações, com uma contribuição máxima de 84 %, seguidos pelos cocolitoforídeos que estiveram presentes em menos de 50 % das estações, com uma contribuição máxima de 47%. Os dinoflagelados e silicoflagelados ocorreram em menor concentração (Tabela 7 )

#### **4.2.2.2. Distribuição vertical**

No Transecto I , localizado na latitude de 12° S (Fig.21a,b,c,d,e,f), verificam-se fluxos ascendentes de ressurgência além da plataforma (Fig. 7), e AM localizadas na província

oceânica. Altas concentrações de clorofila  $\alpha$  ( $>1,5 \mu\text{g. l}^{-1}$ ) e de fitoplâncton ( $> 100 \cdot 10^3 \text{ cel l}^{-1}$ ) estiveram localizadas na camada subsuperficial. Entre as diatomáceas mais abundantes estão *Pseudonitzschia cf. delicatissima*, *Rhizosolenia fragilissima* (ambas com  $36 \cdot 10^3 \text{ cel l}^{-1}$  ), *R. stoltherfothii* ( $11 \cdot 10^3 \text{ cel l}^{-1}$ ) e *Chaetoceros laciniatus* ( $38 \cdot 10^3 \text{ cel l}^{-1}$ ). A concentração mais alta de dinoflagelados ( $>10 \cdot 10^3 \text{ cel l}^{-1}$ ) foi observada em superfície e perto da costa, com a dominância de *Gymnodinium splendens* ( $36 \cdot 10^3 \text{ cel l}^{-1}$ ). A distribuição dos flagelados e cocolitoforídeos foi semelhante, com as maiores concentrações ( $>20 \cdot 10^3 \text{ cel l}^{-1}$ ) localizadas além de 40 mn da costa. Entre os cocolitoforídeos destacaram-se *Coccolithus pelagicus*, *Emiliania huxleyi*, *Gephyrocapsa oceanica*, *Ophiaster hydroideus* e *Syracospaera pulchra*. O índice de diversidade foi relativamente alto ( $>3 \text{ bits cel}^{-1}$ ) na borda da plataforma, diminuindo com a distância da costa (Fig. 22).

No Transecto III, localizado na latitude de 09° S (Fig.21a,b,c,d,e,f), verifica-se uma ampla ocupação de ACF. Altas concentrações de clorofila  $\alpha$  ( $>2 \mu\text{g l}^{-1}$ ) e de fitoplâncton ( $2000 \cdot 10^3 \text{ cel.l}^{-1}$ ) estavam localizadas em superfície, próximo da costa, com predominância de diatomáceas. Entre as diatomáceas mais abundantes estão *Asterionellopsis glacialis* ( $1882 \cdot 10^3 \text{ cel l}^{-1}$ ), *Chaetoceros debilis* ( $232 \cdot 10^3 \text{ cel l}^{-1}$ ), *C. curvisetus* ( $152 \cdot 10^3 \text{ cel l}^{-1}$ ) e *Thalassiosira angulata* ( $171 \cdot 10^3 \text{ cel l}^{-1}$ ). Na província oceânica, em superfície, concentrações menores de  $100 \cdot 10^3 \text{ cel l}^{-1}$  estiveram associadas à

ASS e temperaturas maiores de 19° C, com predominância de *Dactyliosolen mediterraneus* ( $45 \cdot 10^3$  cel l<sup>-1</sup>), *Cerataulina pelagica* ( $50 \cdot 10^3$  cel l<sup>-1</sup>), *Chaetoceros lorenzianus* ( $53 \cdot 10^3$  cel l<sup>-1</sup>) e *C. debilis* ( $67 \cdot 10^3$  cel l<sup>-1</sup>). A concentração mais alta de dinoflagelados ( $> 20 \cdot 10^3$  cel l<sup>-1</sup>) foi observada em superfície, nas estações intermediárias (Est. 9 e 10) com a presença de *Gymnodinium splendens* ( $25 \cdot 10^3$  cel l<sup>-1</sup>). A distribuição dos flagelados e cocolitoforídeos foi semelhante. Os primeiros apresentaram concentrações maiores de  $20 \cdot 10^3$  cel l<sup>-1</sup> na superfície da estação costeira e em subsuperfície na província oceânica. Os cocolitoforídeos apresentaram concentrações maiores de  $5 \cdot 10^3$  cel l<sup>-1</sup> nas mesmas estações, com a presença de *Emiliania huxleyi* e *Gephyrocapsa oceanica*. O índice de diversidade variou entre aproximadamente 2 e 4 bits cel<sup>-1</sup> com os maiores valores na área intermediária (Fig. 22).

No Transecto V, localizado entre as latitudes de 06 e 07° S (Fig.23 a,b,c,d,e,f), verifica-se a ressurgência de ACF próximo à costa, e ampla ocupação de AM. Altas concentrações de clorofila α ( $>1\mu\text{g l}^{-1}$ ) e de fitoplâncton ( $>100 \cdot 10^3$  cel l<sup>-1</sup>) estiveram localizadas próximo à costa, na camada subsuperficial. As diatomáceas *Chaetoceros sociales* ( $265 \cdot 10^3$  cel l<sup>-1</sup>) e *Amphiprora* sp. ( $11 \cdot 10^3$  cel l<sup>-1</sup>) foram as espécies mais abundantes. Os dinoflagelados, em geral com baixa concentração, foram mais abundantes ( $2 \cdot 10^3$  cel l<sup>-1</sup>) abaixo de 50 m de profundidade na estação 16. Os flagelados e cocolitoforídeos estiveram amplamente distribuídos principalmente na AM, os primeiros com as maiores concentrações ( $>10 \cdot 10^3$  cel.l<sup>-1</sup>) na província oceânica (Est.15), diminuindo próximo da costa (Fig. 23f). A concentração dos cocolitoforídeos foi baixa, com uma distribuição semelhante a dos flagelados. O índice de diversidade variou entre <1 bits cel<sup>-1</sup> na estação mais próximo à costa, e valores >3 bits cel<sup>-1</sup> nas estações intermediárias da camada subsuperficial. Na província oceânica, foram registrados valores < 2 bits cel<sup>-1</sup> (Fig. 22).

O Transecto VI, localizado ao norte da latitude de 05° S, caracterizou-se pela presença de ACF em 95% da secção (Fig.23 a,b,c,d,e,f). Valores altos de clorofila  $\alpha$  ( $>3\mu\text{g.l}^{-1}$ ) e de fitoplâncton ( $>3\ 000\ 10^3\ \text{cel l}^{-1}$ ), em subsuperfície (10-20m) das estações mais costeiras, estavam associados à presença de diatomáceas. A espécie *Chaetoceros socialis* atingiu as maiores concentrações ( $>3\ 000\ 10^3\ \text{cel l}^{-1}$ ). Outro núcleo ( $100\ 10^3\ \text{cel l}^{-1}$ ) esteve localizado distante da costa em AM (Est. 19), associado com valores  $>0,5\ \mu\text{g.l}^{-1}$  de clorofila  $\alpha$ . Os dinoflagelados alcançaram concentrações máximas de  $2\ 10^3\ \text{cel l}^{-1}$  abaixo de 30 m de profundidade em AM e ACF. Os flagelados apresentaram concentrações maiores de  $30\ 10^3\ \text{cel.l}^{-1}$  em subsuperfície na estação oceânica (Est. 19), associadas à AM. Os cocolitoforídeos foram observados em baixas concentrações ( $<3\ 10^3\ \text{cel l}^{-1}$ ), com uma distribuição homogênea na província oceânica. O índice de diversidade variou entre  $<1$  e  $>3\ \text{bits cel}^{-1}$ , com valores mais baixos e altos em superfície e profundidade das estações costeiras, respectivamente (Fig. 22 ).

### 2.2.3. Análise da comunidade

A comunidade fitoplântonica caracterizou-se pela presença e dominância das diatomáceas cêntricas. Entre os gêneros mais frequentes, estão *Chaetoceros* sp., *Cerataulina pelagica*, *Thalassionema nitzschiooides*, *Thalassiosira angulata*, *Pseudonitzschia cf. delicatissima*. As espécies mais abundantes foram *Chaetoceros socialis* e *Asterionellopsis glacialis*, formando manchas na área norte (05 e 06° S) e central (09° S), com concentrações entre  $2$  e  $4\ \text{cel}\ 10^6\ \text{l}^{-1}$  na camada subsuperficial e superficial, respectivamente.

A curva de ordenamento (Rank) de tipo Lognormal, apresentou um padrão geral semelhante ao observado no inverno de 1987 (Fig. 15). No entanto, o número de espécies, e a sua abundância foram maiores no ano de 1988.

O dendrograma da análise de agrupamento, mostra claramente a definição de 3 grupos de estações (Fig. 24), os quais foram plotados em um diagrama TS (Fig 25), onde se observam as condições físicas distintas para cada grupo. Estes resultados e outros parâmetros químicos e bióticos estão sumarizados na Tabela 5. Os grupos formados podem ser resumidos em Fig. 26:

- GRUPO I , localizado além da isóbata dos 200 m, com as estações 1,2,3 (12º S), 7, 5, 11 (entre 09 ° e 10° 30' S), e estação 15 (07° S), caracterizou-se por uma comunidade com índices de diversidade entre 2 e 3 bits cel<sup>-1</sup> (Fig.27). Entre as principais espécies estão os flagelados pequenos com 32% de dominância, seguidos por espécies de diatomáceas como *Pseudonitzschia* cf. *delicatissima* (20 %), *Rhizosolenia stolterfothi* (6 %), *Nitzschia pungens* (5%) e de cocolitoforídeos como *Emiliania huxleyi* (8 %). Com temperaturas > 18º C e salinidade > 35,1.
- GRUPO II, localizado nas latitudes de 05º e 07º S, nas estacões 16, 17, 18, 19, 20, 21, 22, caracterizou-se pela sua baixa diversidade de espécies (1 a 2 bits cel<sup>-1</sup>), devido à dominância de *Chaetoceros socialis* (90%). Os 10% restantes são compartilhados por flagelados pequenos, *Amphiprora* sp. e por *Pseudonitzschia* cf. *delicatissima*. Com temperatura < 17º C e salinidade < 35,1.
- GRUPO III, localizado na área mais próxima à costa, estava associado à ACF, com as estações 4, 6, 8, 9, 10, 12, 13, 14 . O índice de diversidade variou entre <1 e 3 bits cel<sup>-1</sup>, com o valor mais baixo encontrado frente aos 09º S (Chimbote) (Fig.28), devido à dominância de *Asterionellopsis glacialis*. Além destas espécies, foram importantes *Pseudonitzschia* cf. *delicatissima* (14%), *Chaetoceros curvisetus* (8 %), *Thalassiosira angulata* (7%), *Chaetoceros debilis* (7%), também com temperatura < 17º C e salinidade < 35,0.

#### **4.2.3. Análise estatística**

No inverno 1987, foram observadas correlações significativas negativas ( $P < 0,001$ ) entre os fatores abióticos conservativos (temperatura e salinidade) e entre os não conservativos (concentração de silicato, nitrato e fosfato) (Tabela 9). Como esperado, a profundidade esteve correlacionada negativamente com a temperatura, os grupos dominantes do fitoplâncton e a clorofila  $\alpha$ . O teor de silicato esteve negativamente correlacionado com a concentração das diatomáceas, fitoplâncton e clorofila  $\alpha$ . Correlações positivas foram encontradas entre a concentração dos grupos mais abundantes do fitoplâncton (diatomáceas, cocolitoforídeos, flagelados) e o teor de clorofila  $\alpha$ . Os dinoflagelados apresentaram ainda correlação positiva com a salinidade e a temperatura, cocolitoforídeos e flagelados. A temperatura não apresentou correlação significativa com nenhum outro grupo de fitoplâncton.

No inverno de 1988, as principais correlações significativas positivas e negativas, foram as mesmas do inverno de 1987, no entanto a temperatura e salinidade apresentaram correlação positiva com a concentração de cocolitoforídeos e flagelados, e negativa com a de diatomáceas e clorofila  $\alpha$  (Tabela 10).

A análise de Componentes Principais (PCA), é utilizada para evidenciar os fatores responsáveis pela variação dos dados, através da dispersão de pontos num sistema ortogonal multidimensional. Em geral, os 2 ou 3 primeiros eixos são suficientes para estabelecer um padrão de explicabilidade das variáveis (Pielou, 1984).

No inverno de 1987, a análise PCA resultou em uma explicação do 52 % da variância total dos dados nos três primeiros eixos (Tabela 11 e Fig.28 a,b). O primeiro eixo ou componente descreveu cerca de 32 % da dispersão dos pontos, apresentando em seu lado positivo as diatomáceas características de ACF (*Chaetoceros affinis*, *C. lorenzianus*, *Lauderia annulata*, *Leptocylindrus danicus*, *Asterionellopsis glacialis*) e de ASS (*Rhizosolenia setigera*, *R. stoltherfothii*, *Guinardia flaccida*) conjuntamente com a

temperatura e, em seu lado negativo, o teor de nitrato. O segundo eixo descreveu cerca de 11,5 % da dispersão dos pontos, apresentando em seu lado positivo, as espécies de ambientes oceânicos como *Scrippsiella cf trochoidea* e *Coccolithus pelagicus* e, em seu lado negativo, *Leptocylindrus danicus*, *Rhizosolenia delicatula*, *Navicula* sp espécies neríticas. O terceiro eixo contribuiu com 8,7 % da variância explicada, apresentando em seu lado negativo as espécies *Chaetoceros curvisetus*, *Detonula pumila*, *Lithodesmium undulatum* e em seu lado positivo com os Flagelados e *Coccolithus pelagicus*. A plotagem das estações (Fig. 28 b) resultou em uma dispersão da maioria dos pontos ao longo do eixo 2 formado pelas estações dos grupos I, III, IV (índice de Bray-Curtis). No eixo 1 observa-se a presença de estações que formam parte do Grupo II.

No inverno de 1988, a análise PCA resultou em uma explicação de 57% da variância total dos dados nos três eixos (Tabela 11 e Fig.29a,b), com grupos bem definidos. O primeiro eixo ou componente descreveu cerca de 27 % da dispersão dos pontos, apresentando em seu lado positivo, as diatomáceas características de ACF (*Chaetoceros curvisetus*, *C. didymus*, *C. lorenzianus*, *Rhizosolenia delicatula*), e os dinoflagelados *Protoperidinium obtusum*, *Gymnodinium splendens* e *Ceratium fusus*. O segundo eixo descreveu cerca de 21 % da dispersão dos pontos, apresentando em seu lado positivo *C. socialis* e o teor de fosfato, nitrato e silicato, os quais estavam correlacionados negativamente com a temperatura. O terceiro eixo, com 9 % da dispersão dos pontos, apresentou em seu lado positivo, *Pseudonitzschia cf. delicatissima*, *Nitzschia pungens*, *Rhizosolenia alata* e o teor de nitrato e, em seu lado negativo, as espécies de requerimento nutritivo mais baixo, como *Dactyliosolen mediterraneus*, *Planktoniella sol*, *Rhizosolenia bergenii*, *R. stiliformis* e *Gephyrocapsa oceanica*.

A plotagem das estações (Fig.29 b) resultou em uma dispersão de pontos mais definida. No eixo 1 encontram-se as estações costeiras (Grupo III , Bray-Curtis) associadas as maiores concentrações celulares das espécies de ACF (Fig. 29 a). No eixo 2 estão representadas em

seu lado positivo as estações do Grupo II correlacionados com o teor de nutrientes inorgânicos dissolvidos e em seu lado negativo está agrupadas as estações do Grupo I ou estações mais oceânicas as quais tem como parâmetros de classificação a temperatura e a salinidade.

## 5. DISCUSSÃO

### 5.1. Características Oceanográficas

O evento El Niño (EN) 1986-1987, com valores de temperatura da água máxima ( $20,9^{\circ}$  C) em março de 1987, foi considerado como de intensidade moderada (Rivera, 1988), sem efeitos drásticos nas costas do Pacífico Sul (Avaria *et al.*, 1989). No entanto, o oceano leva um longo tempo (meses) para ajustar-se às modificações ambientais e voltar ao normal (Philander, 1992). As condições oceanográficas entre as latitudes de  $04^{\circ}$  e  $09^{\circ}$  S, no final do inverno de 1987, ainda refletem características do EN 1986-1987, como verificado nos resultados do presente trabalho. Na latitude de  $12^{\circ}$  S, séries temporais de temperatura média mensal na superfície do mar, nível do mar e os desvios padrão das anomalias do nível do mar, (Fig. 31), indicam que as condições ambientais já estavam restabelecidas no mesmo período. No inverno de 1988, as condições observadas são características de um período frio "La Niña" (Delcroix, 1993; Lukas e Webster, 1992; Philander, 1992), com temperaturas e nível da água do mar abaixo da média normal de  $-3^{\circ}$  C (Fig. 30).

No inverno de 1987, fortes gradientes termo-halinos horizontais e verticais foram gerados pela incursão de ASS até perto da costa, especialmente entre as latitudes de  $07$  e  $09^{\circ}$  S, ocasionando um ligeiro incremento na temperatura superficial do mar, aprofundamento da termoclina e redução da área de ressurgência quando comparada com a

observada no inverno de 1988. A profundidade da termoclina é uma característica importante para classificar e quantificar o abastecimento de nutrientes para a zona eufótica (Zuta & Guillen, 1970 ; Dugdale, 1972; Guillen & Calienes, 1981; Guillen *et al.*, 1985; Barber & Kogelschatz , 1989). Em períodos normais, a termoclina (representada pela isolinha de 15º C) está situada em profundidade média de 50 m na província costeira (Guillen *et al.*, 1985; Rivera, 1988; Barber & Kogelschatz, 1989), alcançando a superfície durante ressurgências intensas. Durante períodos de máximo aquecimento no EN de 1987, a termoclina estava localizada a uma profundidade maior de 120 m na província costeira (Rivera, 1988). No inverno de 1987, período após o EN, a termoclina se encontrava próxima à profundidade de 70 m, com exceção da área de ressurgência (Transecto III) onde a isolinha de 15º C se encontrava perto da superfície na província costeira. Já no inverno de 1988 (período La Niña), a isolinha de 15º C apresentou-se em geral mais próxima da superfície. Estas características oceanográficas distintas nos dois anos se refletem na concentração e distribuição do teor de nutrientes, clorofila  $\alpha$ , concentração celular e composição do fitoplâncton.

Correlações negativas significativas entre a temperatura e o teor de nutrientes (nitrito, silicato e fosfato) como encontradas nos invernos de 1987 e 1988, são resultados esperados em áreas de ressurgência com águas frias e ricas em nutrientes (Blasco, 1971; Dengler, 1985). O teor de fosfato apresentou valores de 1,5-2,5  $\mu\text{M}$  na superfície e perto da costa, indicando que este elemento está disponível em excesso (Strickland *et al.*, 1969; Zuta & Guillen, 1970). Concentrações iguais ou maiores de 4  $\mu\text{M}$  de nitrito, como as observadas, também podem ser consideradas como condições de enriquecimento (Dugdale *et al.*, 1981; Eppley, 1981). Em geral, as concentrações relativamente altas de nutrientes na zona eufótica, significariam que a produção de fitoplâncton não foi limitada por estes elementos. Uma exceção foi observada na estação costeira do Transecto III (1988) Fig. 9 (a,b,c,d,e), onde a concentração de nitrito foi menor de 5  $\mu\text{M}$  em superfície, coincidindo

com uma elevada concentração celular ( $2 \cdot 10^6$  cel l $^{-1}$ ).

É conhecido que o nitrato é o nutriente limitante para a produção do fitoplâncton no ecossistema de ressurgência da África, como resultado do processo de denitrificação (Dugdale, 1976; Dugdale & Wilkerson 1985; Andrews & Hutchings, 1980). A sedimentação de quantidade relativamente alta de matéria orgânica produzida na zona eufótica seria a principal causa da denitrificação acentuada (Barber & Smith, 1981). Na área de ressurgência do Perú, também ocorre uma moderada redução de nitrato, como consequência deste processo (Dugdale, 1972; Dugdale *et al.*, 1990).

De acordo com Redfield *et al.* (1963), os átomos de nitrogênio inorgânico ( $\text{NO}_3^- + \text{NO}_2^- + \text{NH}_4^+$ ) e fosfóro da zona eufótica, são estequiométricamente absorvidos pelo fitoplâncton, na proporção N : P de 16:1. Alterações na disponibilidade de algum nutriente que resulte em proporção maior ou menor de 16, indicariam uma deficiência em fósforo ou nitrogênio, respectivamente. Em ambos os invernos, a razão obtida entre estes dois nutrientes na zona eufótica foi sempre baixa (<16), confirmando que o nitrato seria o elemento a ser esgotado mais rapidamente. No inverno de 1987, a razão de Redfield na zona eufótica, foi ainda menor (em média 6), quando comparada ao inverno de 1988 (em média 12). Em profundidades maiores de 30 m na ACF, os valores da relação N : P também foram menores de 10 no inverno de 1987, enquanto que no inverno de 1988, valores até 15 foram encontrados, indicando uma maior disponibilidade de nitrato neste último ano. Modelos de simulação das áreas de ressurgência no Peru e África do Sul, demonstraram que a mineralização pela atividade microbiana e excreção dos herbívoros (zooplâncton e peixes), seriam processos importantes para a regeneração dos nutrientes, participando do controle da dinâmica do plâncton (Walsh & Dugdale, 1971; Walsh, 1975; Setchell & Packard, 1979; Painting *et al.*, 1993).

A densidade da água, a temperatura e o teor de nutrientes, especialmente nitrato, são consideradas variáveis indicativas da história da massa de água. Baseados nestes

critérios, Barlow (1984) e Jones *et al.* (1983), classificaram 3 Tipos de água aflorada no processo da ressurgência na África do Sul. Esta classificação foi adaptada para as temperaturas nas águas da ressurgência do Peru, resultando nos seguintes Tipos de água : Águas de **Tipo 1**, fria ( $< 15^{\circ}$  C) de ressurgência, com altas concentrações de nitrato (15 a 30  $\mu$ M); águas de **Tipo 2**, maduras, com uma relativa estabilidade na coluna de água devido ao aquecimento superficial com temperaturas entre 16 e 18 $^{\circ}$  C e concentrações intermediárias de nitrato (2 a 15  $\mu$ M); e águas de **Tipo 3**, esgotadas, fortemente estratificadas com temperaturas altas ( $> 18^{\circ}$  C) e uma baixa concentração de nitrato ( $< 2 \mu$ M).

A entrada de ASS até perto da costa influenciou a distribuição destes tipos de água, principalmente em 1987. Neste ano águas de **Tipo 1**, associadas ao processo de ressurgência, foram observadas em superfície no Transecto III e VI (09 e 05 $^{\circ}$  S respectivamente), em uma faixa costeira estreita. Nos Transectos V, VI e VII (06 e 04 $^{\circ}$  S), estas águas estavam entre 50 e 80 m profundidade e, em superfície, predominavam águas de mistura entre ACF e ASS. A ASS, caracterizada pela alta temperatura e salinidade, e baixo conteúdo de nutrientes inorgânicos dissolvidos, esteve presente além de 100 mn da costa (Fig.5 ) e não é incluída na classificação, por representar outra massa de água.

No inverno de 1988, águas de **Tipo 1** predominaram em todos os Transectos, estendendo-se além da plataforma, com exceção do Transecto III (09 $^{\circ}$  S) onde águas de **Tipo 3**, com baixos teores de nutrientes ( $< 5 \mu$ M de nitrato e silicato) devido à elevada atividade biológica, encontravam-se em superfície e próximo à costa. Águas de mistura, estiveram presentes na camada superficial, longe da costa.

Nos períodos "normais" de inverno a área de ressurgência ocupa uma grande extensão, devido à intensificação dos ventos alísios, deslocando ASS para fora da costa. No inverno de 1987, a ressurgência limitou-se à província costeira (30 mn) sobre a plataforma continental, resultando em uma área aproximada de 13 500 mn $^2$ , entre as

latitudes de 05° e 12° S ou seja, 10% a menos do valor estimado por Zuta & Guillen (1970), para períodos normais de inverno ( $15\ 000\ m^2$ ). No inverno de 1988, a área de ressurgência estendeu-se até 90 mn, resultando em uma área total aproximada de 27 100  $m^2$ , ou seja 80% a mais do que estimado para períodos normais de inverno (Zuta & Guillen, 1970). A redução ou ampliação da área de ressurgência é uma das características mais importantes que estão directamente relacionadas com a redução de até menos de um 50% ou intensificação de até mais del 50% das taxas de produtividade primária e a pescaria pelágica, respectivamente (Pauly & Tsukayama, 1987; Pauly *et al.*, 1989). Esta variação é resultante da interação interanual dos fenômenos de EN e La Niña (Guillen & Calienes, 1981; Guillen *et al.*, 1985; Barber & Kogelschatz, 1989 ; Lukas & Webster, 1992; Philander, 1992),

## 5.2. Variação Espacial da Clorofila α e Concentração de Fitoplâncton

As concentrações celulares de fitoplâncton e de clorofila α estiveram correlacionadas positivamente, com valores mais altos no inverno de 1988. Em ambos os anos, as maiores concentrações estiveram localizadas em ACF perto da costa, na base da zona eufótica e acima da isoterma de 15 ° C ( $3-3,8\ \mu g\ l^{-1}$  Chl α e  $3\ 10^6\ cel\ l^{-1}$ ). Em geral, longe da costa, na província oceânica, a concentração de clorofila α e do fitoplâncton foi baixa ( $< 0,5\ \mu g\ l^{-1}$ ;  $50\ 10^3\ cel\ l^{-1}$ ). Nestes ambientes mais estáveis, com uma reduzida turbulência vertical, é de esperar-se uma maior perda de células através da sua sedimentação (Guillen & Calienes, 1981). Esporadicamente altas concentrações ( $645\ 10^3\ cel\ l^{-1}$  e  $>1,0\ \mu g\ l^{-1}$ ) foram encontradas mais longe, associadas à AM no período de 1987, como observado por outros autores em anos normais (Beers *et al.*, 1971; Strickland *et al.*, 1969; Ryther *et al.*, 1971; Guillen & Calienes, 1981). Estes autores sugerem que a

heterogeneidade espacial e temporal do padrão de circulação influenciariam a distribuição do fitoplâncton.

Máximos subsuperfícias de clorofila  $\alpha$  como foi observado no presente estudo, foram também encontrados por Calienes *et al.* (1985), em uma série temporal entre os anos de 1964 e 1978. As causas não foram definidas, e estão relacionadas com processos físicos e biológicos (Mitchell-Innes & Walker, 1991; Calienes *et al.*, 1985, Guillen & Calienes, 1981).

O teor médio de clorofila  $\alpha$  encontrado no inverno 1987 (médias  $< 0,5 \mu\text{g l}^{-1}$  para a profundidade total; e na camada eufótica  $9,58 \text{ mg m}^{-2}$ , max =  $53,1 \text{ mg m}^{-2}$ ) foi relativamente baixo, comparado ao encontrado em períodos "normais" (Guillen & Calienes, 1981), e estaria de acordo com o esperado para um ano Pos-Niño. Já no inverno de 1988, os valores de Chl  $\alpha$ , média e máxima ( $\sim 1,0$  ,  $\leq 3,8 \mu\text{g l}^{-1}$ ; na camada eufótica  $13,5 \text{ mg m}^{-2}$ , max.=  $47,4 \text{ mg m}^{-2}$ ), também foram baixos, ao contrário do esperado para um ano frio. É conhecido que para períodos La Niña, após ressurgência intensa, a taxa de produtividade primária aumenta nos períodos de calma ou relaxamento da ressurgência (Chavez *et al.*, 1989).

Na área costeira do Peru, os maiores valores de clorofila  $\alpha$  são encontrados no verão e no início do outono ( $12,7 \mu\text{g l}^{-1}$ ), coincidindo com os máximos de concentração celular do fitoplâncton ( $7000 10^3 \text{ cel l}^{-1}$ ) (Ochoa & Gomez, 1988). No inverno, os valores de clorofila  $\alpha$  são mais baixos ( $< 3 \mu\text{g l}^{-1}$ ) e a concentração de fitoplâncton é em média, menor de  $18 10^3 \text{ cel l}^{-1}$ , devido aos prevalentes processos de mistura e a reduzida intensidade luminosa (Zuta & Guillen, 1970; Guillen *et al.*, 1971; Calienes *et al.*, 1985). Esta redução na intensidade luminosa no inverno, é provocada pela presença de nuvens, como consequencia do regime de ventos e das temperaturas baixas da Corrente Costeira Peruana. Uma camada de inversão térmica impede o movimento ascendente do ar para

camadas mais altas (>500 m), aumentando a formação de nuvens (Mujica, 1972) que, entre maio e dezembro apresenta uma cobertura de até 80% (Bakum, 1987).

Como a concentração de nutrientes nos períodos estudados foi em geral alta, é mais provável que a baixa disponibilidade luminosa no inverno e a alta variabilidade das condições físicas (Zuta & Guillen, 1970) tenham sido os fatores mais importantes para o controle do crescimento e da concentração do fitoplâncton. Na costa do Peru, Walsh *et al.* (1980) observaram que manchas de fitoplâncton em superfície ( $10\text{-}20 \mu\text{g Chl } \alpha \text{ l}^{-1}$ ), podem ser dispersadas para valores em torno de 1 a  $2 \mu\text{g Chl } \alpha \text{ l}^{-1}$  devido à ação do vento. A mistura por turbulência, ondas internas e advecção são processos físicos conhecidos que controlam a distribuição do fitoplâncton (Denman, 1977; Smith *et al.*, 1983). As substâncias traço, especialmente Fe, ganharam notoriedade quando a adição deste composto em cultivos resultou em grande incremento de fitoplâncton. No entanto, à falta deste composto em águas recém afloradas limitando o crescimento do fitoplâncton é discutida (Barber *et al.*, 1971), pois a taxa de divisão celular de várias espécies é alta em áreas de ressurgência (Strickland *et al.*, 1969; Estrada, 1980; Hendrikson *et al.*, 1982).

As propriedades nutritivas da água e sua relação com a biomassa observada, podem fornecer uma indicação sobre a ocorrência ou não de remoção do fitoplâncton. Diferenças entre a concentração do nitrato em profundidade, disponível no início da ressurgência, e o seu teor observado em superfície, podem ser convertidas em concentrações equivalentes de clorofila  $\alpha$  e comparadas com os valores observados, assumindo que fitoplâncton em águas afloradas utilizaria este elemento na mesma proporção proposta por Redfield *et al.* (1963). Este pressuposto foi corroborado por Pitcher *et al.* (1993), para a ressurgência na África. O teor de carbono obtido a partir da relação atomar C : N : P = 106: 16 : 1 é transformado em teor de clorofila  $\alpha$  utilizando-se a relação C : Chl = 50:1 (Brown & Hutchings, 1987). A equação final é a seguinte: Chl  $\alpha$  ( $\mu\text{gl}^{-1}$ ) =  $\Delta\text{NO}_3$  ( $\mu\text{M}$ ) x (106:16) x 12 : 50. Onde  $\Delta$

$\text{NO}_3$  = diferença entre o teor de  $\text{NO}_3$  no fundo e superfície;  $106 : 16 = \text{C} : \text{N}$ ;  $12 =$  peso atómico do carbono e  $50 =$  relação  $\text{C} : \text{Chl } \alpha$ .

Esta estimativa foi feita para a estação costeira (Est. 8) do Transecto III (inverno de 1988), onde o teor de  $\text{Chl } \alpha$  que teria sido formado a partir da absorção do nitrato inicialmente disponível foi calculado em  $16 \mu\text{gl}^{-1}$ . O valor encontrado ( $2,2 \mu\text{gl}^{-1} \text{ Chl } \alpha$  quando o nitrato atingiu valores baixos,  $< 2 \mu\text{M}$ ) foi aproximadamente 7 vezes menor do valor esperado. Este resultado indica que estaria havendo remoção de biomassa fitoplânctônica na estação analisada, sendo provável que também aconteça em outras estações. Além de fatores físicos que podem estar influenciando esta remoção ou "perda" da biomassa do fitoplâncton, pode haver a ação de pasto dos herbívoros. Este aspecto será discutido em capítulo separado.

### **5.3. Composição de Espécies e Análise Estrutural do Fitoplâncton**

As formas de vida do fitoplâncton marinho estão relacionadas com variações de turbulência e disponibilidade de nutrientes (Margalef, 1958, 1967; Estrada & Blasco, 1979, 1985). Elas podem ser ordenadas em um eixo onde em uma extremidade estão os organismos dominantes em ambientes de águas turbulentas e férteis (diatomáceas), e na outra organismos dominantes em ambientes estratificados verticalmente, pobres em nutrientes (dinoflagelados, cocolitoforídeos, flagelados) (Margalef, 1978; Estrada *et al.*, 1987). Desta forma, o fitoplâncton pode ser considerado como um excelente sensor ou amplificador do meio-ambiente, pois responde rapidamente à perturbações ambientais (Estrada & Blasco, 1979; Margalef & Estrada, 1981).

As diatomáceas constituíram o grupo taxonômico mais abundante nos dois períodos estudados, com exceção de estações oceânicas sob influência de ASS e AES onde os dinoflagelados, cocolitoforídeos e flagelados pequenos não identificados foram

importantes. Nos dois invernos, as espécies mais freqüentes e abundantes foram as mesmas destacando-se entre as diatomáceas *Cerataulina pelagica*, *Thalassionema nitzschioides*, *Thalassiosira angulata*, *T. mendiolana*, *Pseudonitzschia cf. delicatissima*, *Skeletonema costatum* e, entre os dinoflagelados, *Scripsiella cf. trochoidea*. Já as concentrações celulares mais altas estavam associadas à presença de *Chaetoceros socialis* nos dois períodos estudados. Apesar desta semelhança, destaca-se a frequencia de *Chaetoceros* spp., a abundância de *Asterionellopsis glacialis*, e a presença dos dinoflagelados *Gymnodinium splendens* e *Gymnodinium* sp. somente no período de 1988. Estas espécies foram encontradas em períodos de inverno em outras áreas de ressurgência do Peru (Blasco, 1971; Ochoa & Gomez, 1981, 1988; Antonietti, 1988; Sánchez *et al.* 1988, Sánchez, 1989), sendo consideradas como espécies típicas desta estação do ano (Rojas de Mendiola, 1981). Entre os cocolitoforídeos, as espécies mais frequentes e abundantes foram *Coccolithus pelagicus*, *Emiliania huxleyi* e *Ophiaster hydroideus*. A sua presença e a dos flagelados, está associada principalmente à ASS de alta temperatura e salinidade.

Apesar da maioria das espécies mais frequentes terem sido as mesmas nos dois períodos, o número total de espécies foi maior no inverno de 1988, apresentando em geral, um menor índice de diversidade, devido a sua maior abundância (Fig.19, 27). É conhecido que existe uma relação entre a hidrografia e modificações na composição do fitoplâncton. A variabilidade no regime de ressurgência e seu relaxamento pode ser a causa das diferenças encontradas. Na área de ressurgência do Norte de África, Blasco *et al.* (1980) concluíram que se poderia esperar um maior número de espécies em ambientes onde a estrutura da ressurgência é heterogênea, com a existência de mais ambientes ecológicos ou nichos a serem ocupados. Assim, o menor número de espécies observado no inverno de 1987, associado a valores altos do índice de diversidade, seria esperado em um ambiente físico com reduzida ressurgência. Modificações periódicas dos pulsos de nutrientes podem

alterar a composição, a dominância e o número de espécies presentes (Harris, 1986), como observado no inverno de 1988.

Métodos de ordenação tem sido utilizados satisfatoriamente no estudo das comunidades de vegetais (Margalef, 1978; Pitcher, 1988; Sánchez *et al.* 1988, Sanchez, 1989) para aproximações fitosociológicas e a determinação de subunidades vegetais (Hutchinson, 1975). No presente estudo, as associações encontradas podem ser relacionadas com os gradientes horizontais e verticais termohalinos gerados pelas condições hidrográficas (Tabela 6 e 8). No inverno de 1987, com um menor número de estações amostradas, foram classificadas 4 associações, sem um padrão espacial definido, observando-se uma mistura de espécies de ASS, AES em conjunto com ACF que poderia estar influenciando na distribuição das associações. No inverno de 1988, foi possível reconhecer 3 associações: um grupo ao norte, associado à altas concentrações de nutrientes (16 a 25  $\mu\text{M}$   $\text{NO}_3$ ) e presença de *Chaetoceros socialis* com 90% de dominância; outro grupo localizado na parte mais costeira, e central da plataforma continental (Grupo III), com a presença de *Asterionellopsis glacialis*, *Pseudonitzschia cf. delicatissima*, *Thalassiosira angulata*, e taxas médias de nutrientes (10 a 15  $\mu\text{M}$   $\text{NO}_3$ ); e um terceiro grupo (Grupo I), na província mais oceânica, caracterizada pela dominância de flagelados, *Emiliania huxleyi*, *Pseudonitzschia cf. delicatissima* e *Rhizosolenia stoltherfothii*, em águas estratificadas e teor de nutrientes relativamente baixo (< 8  $\mu\text{M}$   $\text{NO}_3$ ). Os resultados obtidos pela análise de componentes principais confirmam basicamente os resultados da análise de agrupamento, com a vantagem de relacionar os diversos grupos com alguns dos possíveis gradientes ambientais. No inverno de 1987, espécies de águas frias estão misturadas com espécies de águas quentes, resultando em uma comunidade mista sem padrão definido, refletindo as condições ambientais. A temperatura e o teor de nitrato seriam os fatores principais que determinariam estas condições. A salinidade seria outro fator que intervendria em menor grau. No inverno de

1988, observa-se um padrão mais definido na dispersão das variáveis bióticas, abióticas e a distribuição das estações. As espécies de ACF (*Chaetoceros lorenzianus*, *C. curvisetus*, *C. didymus*, *Gymnodinium lohmani*, *G. splendens* entre outras), do eixo 1 e as estações do Grupo III caracterizadas pelas altas concentrações celulares ( $2 \cdot 10^6$  cel l<sup>-1</sup>) encontram-se correlacionadas. Assim as taxas relativamente altas do teor de nutrientes estariam associados a *C. socialis* conjuntamente com as estações do Grupo II e negativamente com a temperatura e salinidade que seriam fatores importantes na distribuição das estações do Grupo III. Estas características de distribuição dos parâmetros bióticos e abióticos são eventos lógicos em ambientes de ressurgência. Nos ambientes oceânicos, com uma maior estabilidade na coluna de água e baixos teores de nutrientes, outros fatores estariam influenciando a distribuição das espécies com baixas taxas de assimilação como *Planktoniella sol*, *Thalassiothrix delicatula*, *Gephyrocapsa oceanica*, *Rhizosolenia styliformis*, *Nitzschia pungens*, *Pseudonitzschia cf. delicatissima*, refletindo condições ambientais mais complexas.

As modificações na composição de espécies do fitoplâncton resultam de um grande número de fatores, que podem ser reunidos em dois mecanismos principais: a sucessão e a sequência de espécies (Smayda, 1980 ; Harris, 1986). A sucessão, resulta de modificações progressivas na composição de espécies, como resultado da alteração de fatores físicos, químicos e biológicos em uma mesma massa de água e pode durar de poucas semanas a vários meses. Mudanças na composição de espécies devido às mudanças de massa de água são denominadas de sequência (Margalef, 1967; Smayda, 1980). Estes processos influenciam também nas interações entre o fitoplâncton e os níveis tróficos superiores (Margalef, 1967; Pitcher *et al.*, 1991).

No processo clássico da sucessão (Margalef, 1958; 1967) comunidades dominadas por organismos pequenos de crescimento rápido, e diversidade específica baixa ocorrem nos primeiros estágios, seguidos por diatomáceas de tamanho médio e diversidade

intermediária. Ao longo do tempo, ocorre um incremento proporcional de espécies livres nadadoras, como os dinoflagelados, e um aumento de diversidade, características de comunidades avançadas ou maduras. Reconhece-se, também, a existência de uma constante modificação fisiológica nas taxas de absorção de nutrientes, fotossíntese, síntese de enzimas e macromoléculas, em áreas de ressurgência, que pode se utilizada para complementar a classificação de Jones *et al.* (1983) e Margalef (1958). Nas águas de **Tipo 1**, estão as espécies pequenas com alta taxa de reprodução mas com baixas concentrações de biomassa fitoplânctônica, devido à absorção de nutrientes em taxas consideravelmente menores do que suas taxas máximas, durante um período de adaptação ou fase "lag". Nas águas de **Tipo 2**, depois de um período de aclimatação, sucede um rápido incremento da biomassa das espécies pequenas com uma elevada absorção de nutrientes e, nas águas de ressurgência de **Tipo 3**, as células experimentam limitação de alguns processos celulares, a biomassa diminui, sendo favorecidas as espécies de baixo requerimento nutricional (Mac Isaac *et al.*, 1985).

Nos invernos de 1987 e 1988, a composição e estrutura do fitoplâncton foram influenciadas pelos dois mecanismos gerais mencionados acima. Uma sequência de espécies pode ser verificada como resultado da presença de diferentes massas de água, principalmente no inverno de 1987. Em períodos de EN, os mecanismos de seqüência de espécies são mais acentuados, com uma diminuição das diatomáceas que são características de ACF, que são substituídas por comunidades maduras, típicas de ASS influenciando também os níveis tróficos superiores (Ochoa *et al.*, 1985; Rojas de Mendiola *et al.*, 1985).

No inverno de 1988, além de mecanismos de sequência, observa-se mais claramente o processo de sucessão da comunidade. No entanto a diferenciação destes dois processos é difícil (Margalef, 1958; Pitcher *et al.*, 1991), sendo usual encontrar-se a atuação de ambos, como observado no inverno de 1987 e 1988.

Com base nas concentrações celulares e composição de espécies de fitoplâncton, a comunidade foi classificada segundo os diferentes estágios da sucessão descritos por Margalef (1958, 1967). Um exemplo de sequência, pode ser observado no Transecto VII, inverno de 1987 Fig.(31a), onde a presença de AES perto da costa e ASS na província oceânica, confinaram a água de ressurgência à profundidades maiores de 30 m. Os altos valores de diversidade ( $>3$  bits cel $^{-1}$ ) indicam a presença de uma comunidade madura associada a AM, AES e ASS. Nestas duas últimas, diatomáceas grandes usualmente solitárias, estiveram associadas à altas temperaturas ( $>18^{\circ}\text{C}$ ) e baixo teor de nutrientes inorgânicos. *Rhizosolenia bergonii*, *Ceratium massiliense*, *Gonyaulax monilata* e *Guinardia flaccida* estiveram associadas à AES e *Planktoniella sol*, *Chaetoceros brevis*, *C. peruvianus*, *Rhizosolenia alata* var. *indica*, *R. bergonii*, *R. imbrincata*, *R. setigera* estiveram associadas à ASS. Entre os cocolitoforídeos associados principalmente à província oceânica, estão *Michaelsarsia elegans* e *Ophiaster hydroideus*. Na ACF, *Chaetoceros* sp. e *Skeletonema costatum* caracterizam os primeiros estágios, e *Thalassionema nitzschiooides*, *Nitzschia* e *Pseudonitzschia* representam estágios intermediários presentes na área de mistura. A presença de diferentes massas de água impede o desenvolvimento da comunidade jovem na água de **Tipo 1** em uma comunidade madura (Shuskina *et al.*, 1978; Vinogradov & Shuskina, 1984).

Um exemplo claro do processo de sucessão, pode ser observado no Transecto VI, inverno de 1988 (Fig. 31b). Concentrações maiores de  $2 \cdot 10^6$  cel l $^{-1}$  relativamente alta com concentração de clorofila  $\alpha$  ( $>2\mu\text{g l}^{-1}$ ) foram encontradas entre 0 e 10 m de profundidade, como resultado do crescimento ativo do fitoplâncton. Esta comunidade está formada principalmente por espécies pequenas de rápido crescimento como *Chaetoceros socialis*, que se desenvolve em água de **Tipo 1** com alto teor de nitrato ( $>15 \mu\text{M}$ ) e baixo índice de diversidade  $< 1$  bits cel $^{-1}$ . A concentração desta espécie diminui com a distância da costa, sendo substituída por espécies de fases intermediárias como *Thalassionema nitzschiooides*,

*Rhizosolenia* sp., *Nitzschia* spp. *Actinopytchus undulatus*, *Cerataulina pelagica* (Rojas de Mendiola & Estrada, 1976; Blasco, 1971). A extensão das área de ressurgência, o tempo de residência da água aflorada, assim como o tamanho do estoque de sementes que vem com o afloramento, são fatores importantes no desenvolvimento da comunidade (Smith *et al.*, 1983; Brown & Field, 1986). A diminuição no teor de nutrientes favoreceria à aparição de espécies móveis como os dinoflagelados *Scrippsiella cf. trochoidea* e *Gymnodinium splendens*, e pequenos flagelados e cocolitoforídeos *Emiliania huxleyi*, *Coccolithus pelagicus*.

A competição inter-específica, constitui um fator importante na composição e estrutura do fitoplâncton, selecionando e substituindo as espécies dos primeiros estágios e regulando a coexistência e dominância de outras (Harris, 1986). Nos Transectos V e VI (inverno de 1987) e III, V e VI (inverno de 1988), a presença de *Chaetoceros socialis* e *Cerataulina pelagica*, podem ter sido influenciadas por mecanismos de competição inter-específica, pois *C. socialis* estava presente em alta concentração, quando a *C. pelagica* era baixa e viceversa. Cultivos em laboratório, tem demonstrado, que existe uma forte inibição de *C. socialis* sobre o crescimento de *C. pelagica* (Lanskaya, 1963, in Saunders, 1968). Frey & Small (1980), também realizando trabalhos experimentais, concluiram que a composição taxonômica do fitoplâncton é afetada pela disponibilidade de micronutrientes (Cu, Mn, Mg, Zn), que pode determinar a distribuição espacial e temporal das espécies. Estes mesmos autores observaram que "blooms" de *Chaetoceros* sp e *Asterionellopsis glacialis* são ativados por macronutrientes, podendo os micronutrientes favorecer ainda o desenvolvimento da última espécie. No inverno de 1988 uma maior distribuição e abundância de *Chaetoceros* sp., principalmente, na ACF, reflete os altos teores de nutrientes inorgânicos neste ano.

#### **5.4. Ação do Pastio sobre o Fitoplâncton**

Neste capítulo será discutida a atuação de herbívoros sobre o fitoplâncton, tendo em vista que em capítulo anterior, foi demonstrado que parte da biomassa de fitoplâncton estava provavelmente sendo removida, no inverno de 1988. O principal recurso que tem sustentado a pesca pelágica na costa peruana é a anchoveta peruana *Engraulis ringens* J. (Longhurst, 1991) que, junto com o zooplâncton e o protozooplâncton, podem ser considerados os predadores mais importantes do fitoplâncton (Beers *et al.*, 1971).

O zooplâncton nas costas do Peru apresenta concentrações geralmente altas, compostas principalmente por organismos herbívoros (Santander *et al.*, 1981). O pastio destes organismos sobre o fitoplâncton é dependente do ciclo da população zooplanctônica em relação aos períodos de ressurgência e da produção primária (Drits & Pasternak, 1989). Em ressurgência intensa, o pastio de zooplâncton sobre o fitoplâncton também é intenso correspondendo a até 25 % da produção primária diária, o que forneceria energia para as diversas funções metabólicas do zooplâncton. Já nas fases inativas de ressurgência (relaxamento), o pastio só cobre seus requerimentos energéticos básicos.

A anchoveta representa um importante consumidor do fitoplâncton, podendo remover entre 36 e 77 % da produção primária diária (POM material orgânico particulado) (Beers *et al.* 1971; Hendrickson *et al.*, 1982). Durante o inverno austral, grande parte da anchoveta peruana *Engraulis ringens* J. localiza-se na costa norte e central do Peru, com uma marcada preferência pelas bordas frias das áreas de ressurgência (Walsh *et al.*, 1980; Calienes & Guillen, 1981; Mathisen, 1980). Dois picos de máxima desova são registrados durante o ano (janeiro a março, e agosto a outubro) localizados além dos centros de ressurgência (Senocak *et al.*, 1989). A dieta alimentar da larva da anchoveta (3,0 a 3,5 mm) é constituida predominantemente por fitoplâncton (flagelados); os juvenis (66 - 77 mm) são predominantemente zooplanctófagos ou tem uma dieta mista, e os adultos são

principalmente fitoplancfagos (Ryther *et al.*, 1971; Pauly *et al.*, 1989; Rojas de Mendiola, 1989).

Métodos hidroacústicos, baseados na utilização de ecointegradores planimétricos da área, foram empregados para avaliar a abundância e distribuição das espécies pelágicas, e calcular a biomassa da anchoveta para os dois períodos estudados (Vilchez *et. al.*, 1988a, 1988b). No inverno de 1987, a área total ocupada pela anchoveta foi três vezes menor do que no inverno de 1988. Encontrando-se em uma profundidade média de 18 m, a sua biomassa foi estimada em 1 052 t (Vilchez *et al.*, 1988a). A área de desova no inverno de 1987 esteve localizada em uma faixa estreita da costa. No inverno 1988, a distribuição da anchoveta foi ampla, com a maior biomassa localizada entre as latitudes 06 e 12º S, e desde 10 até 100 mn da costa em uma profundidade média de 11 m. A captura neste ano foi de 5 993 720 t ou seja 5,7 vezes maior da observada no ano de 1987, e com uma população formada principalmente por juvenis e adultos.

Análises de regressão simples entre a biomassa de anchoveta e a concentração de fitoplâncton total integrado na coluna de água foram positivas e significativas ( $r^2 = 0.72$ ;  $P<0,05$ ), assim como com a concentração de diatomáceas ( $r^2=0,64$ ;  $P< 0,05$ ). Análises de regressão múltipla ("passo a passo", na qual as variáveis são incluídas no modelo uma a uma, segundo critérios de significância obtidos pelo valor "F" de Fisher), entre os parâmetros abióticos (temperatura, salinidade) e bióticos (concentração de fitoplâncton e biomassa de anchoveta), resultaram em dois fatores, a concentração de fitoplâncton e temperatura ( $r^2 = 0,98$ ), como os mais importantes (Tabela 12, 13).

A anchoveta esteve localizada principalmente na borda da área de ressurgência, ainda em água de **Tipo 1**, coincidindo com a distribuição das espécies do gênero *Chaetoceros* (*C. debilis*, *C. curvisetus*, *C. affinis*, *C. lorenzianus*), que representam um dos itens mais importantes de sua dieta, guardando uma marcada relação de sua ingestão com o ciclo anual de desova (Rojas de Mendiola, 1966). Estudos histológicos de ovários

coletados para o inverno de 1988, indicam que 30% da população estaria em período de desova (estágio V), requerendo muita energia para os processos reprodutivos (Tsukayama, 1989). Coincidentemente, espécies do gênero *Chaetoceros* foram frequentes neste período e a sua baixa concentração poderia significar que estas espécies estariam sendo utilizadas na dieta da anchoveta. Esta hipótese deveria ser verificada através de estudos de conteúdo estomacal. Estudos de laboratório demonstraram que *Gymnodinium splendens* é um excelente alimento para as larvas de anchoveta, com um requerimento que pode superar 20,000 cel l<sup>-1</sup> (Lasker, 1975, 1984). Já para os adultos de anchoveta, estes organismos não satisfazem o seu requerimento energético, devido ao seu baixo conteúdo calórico (Barber & Kogelschatz, 1989). Tendo em vista que aproximadamente 20% da biomassa de anchoveta já havia desovado (Vilchez *et al.*, 1988b), pode-se pressupor a ocorrência de suas larvas. A presença de *G. splendens*, espécie amplamente distribuída na área de ressurgência no inverno de 1988, significaria um excelente alimento para as larvas.

O tamanho dos produtores primários determina as interações tróficas no sistema pelágico (Cushing, 1989). A cadeia alimentar em áreas de ressurgência está representada por espécies de fitoplâncton em cadeias e organismos planctívoros (anchoveta). Esta cadeia alimentar curta, com uma alta biomassa de produtores primários, leva a uma eficiente transferência de energia, devido a um menor número de componentes, se a comparamos com ambientes oceânicos ou outros ambientes costeiros (Ryther, 1969; Parson *et al.*, 1984) (Tabela 14). Riegman *et al.* (1993) enfatizam que as diatomáceas pequenas formadoras de cadeias, são favorecidas em locais onde há grande disponibilidade de nutrientes e seu tamanho efetivo maior, pela formação de cadeias, evitando o pastio de microzooplâncton seletivo, favorecendo aos herbívoros maiores. Verifica-se assim que a qualidade e quantidade do fitoplâncton encontrado para o inverno de 1988, constituído principalmente por diatomáceas pequenas de rápido crescimento, melhores competidoras pelo nutriente, formadoras de cadeias longas (*Chaetoceros* sp.), assim como dinoflagelados

atecados, poderia sustentar a alta biomassa de anchoveta encontrada, não só de adultos, mas também de suas larvas.

Pomeroy (1974) expandiu a idéia clássica de cadeia trófica, com a inclusão de protozoários, bactérias e matéria orgânica dissolvida no processo de transferência de energia "fitoplâncton-zooplâncton-peixes" (Microbial loop). A abundância de flagelados observada nos dois períodos, em determinadas áreas, sugere a sua participação na trama alimentar marinha no Peru.

Durante as análises microscópicas do presente estudo, verificou-se que a distribuição e concentração dos ciliados aloricados esteve associada principalmente à águas maduras com altos índices de diversidade. A maior abundância ( $1720 \text{ cel l}^{-1}$ ) foi registrada no período de inverno de 1988, destacando-se *Lohmaniella oviformis* e *Strombidium* sp., com tamanhos entre 20 e 25  $\mu\text{m}$ . A habilidade destes organismos para ingerir espécies de fitoplâncton maiores do que seu próprio tamanho indicaria que poderiam competir com os copépodos e a anchoveta adulta, pelo fitoplâncton (Beers *et al.*, 1971). No entanto os ciliados também são considerados eficientes herbívoros omnívoros, adaptados à formas menores (nanoplâncton) (Riegman *et al.*, 1993).

Estudos da comunidade microbiana são escassos no Peru, mas a contagem de bacterioplâncton na zona eufótica, em períodos de relaxamento da ressurgência, resultaram valores de  $6 \cdot 10^6 \text{ cel ml}^{-1}$  e biomassa de 2-3 g  $\text{m}^{-3}$ , associados aos máximos de fitoplâncton (Shushkina *et al.*, 1978; Sorokin, 1978; Setchell & Packard, 1979). Estes resultados demonstram a importância destes organismos na área de ressurgência do Peru. Um estudo detalhado seria necessário para quantificar a sua participação na trama trófica deste ambiente.

## 6. CONCLUSÕES

- No inverno de 1987 (Pos Niño), o ligeiro aquecimento da temperatura superficial do mar, como consequência do EN 1986-87, influenciou a extensão da área de ressurgência, que foi 10% a menos, quando comparada com anos "normais". No inverno de 1988 (período "La Niña"), águas de ressurgência potencialmente produtivas dominaram toda a província costeira, estendendo-se além da plataforma continental resultando em uma área de ressurgência 80% maior do que a estimada para anos "normais".
- A comunidade fitoplanctônica refletiu como um bom sensor e amplificador as condições oceanográficas. Uma menor concentração de fitoplâncton e Chl  $\alpha$ , e número de espécies estava associada a valores mais altos de índices de diversidade no inverno de 1987, em comparação com o inverno de 1988.
- A distribuição e composição do fitoplâncton no inverno de 1987 (Pós Niño) foi mais determinada por processos de sequência, devido à presença de várias massas de água. Destaca-se a presença de comunidades mais maduras, representadas por *Rhizosolenia bergeronii*, *R. acuminata*, *R. alata v. indica*, *Planktoniella sol*, *Guinardia flaccida*, *Ceratium massiliensis* e os cocolitofóridos *Michaelsarcia elegans*, *Ophiaster hydroideus*, *Emiliania huxleyi*, entre outros. No inverno de 1988 ("La Niña") mecanismos de sucessão foram mais evidentes, com o desenvolvimento de espécies de diatomáceas pequenas de rápido crescimento em águas potencialmente produtivas (Tipo 1), como *Chaetoceros* e *Skeletonema costatum*, seguidas por espécies de fases intermediárias, em águas Tipo 2, como *Asterionellopsis glacialis*, *Rhizosolenia* sp., *Cerataulina pelagica*, *Nitzschia* sp., *Pseudonitzschia* sp., *Thalassionema nitzschioides* e os dinoflagelados *Gymnodinium splendens*, *Gymnodinium* sp., e *Scirpsiella trochoidea*.

- A quantidade relativamente alta dos nutrientes inorgânicos dissolvidos encontrados nos dois períodos, indica que estes não seriam limitantes para o desenvolvimento do fitoplâncton. Os fatores mais importantes que possivelmente controlaram a biomassa de fitoplâncton seriam a intensidade luminosa e a pressão do pastio. Cálculos teóricos de Clorofila  $\alpha$ , a partir da absorção do nitrato disponível, resultaram em um valor estimado de 7 vezes maior do que a Clorofila  $\alpha$  encontrada. A biomassa de anchoveta (*Engraulis ringens* J.) foi em torno de 5,7 vezes maior no inverno de 1988 do que no inverno de 1987, indicando que a remoção do fitoplâncton devido a ação do pastio foi mais acentuada neste ano, o que resultou em valores de Chl  $\alpha$  mais baixos do que os esperados.

A escassez de dados de intensidade luminosa na coluna de água para períodos de inverno nas águas de ressurgência, dificulta o conhecimento do papel deste fator no controle da biomassa de fitoplâncton, principalmente porque grande parte dos recursos pelágicos desova no inverno e utiliza o fitoplâncton como um dos itens de sua primeira alimentação.

## **7. LITERATURA CITADA**

- ANDREWS, W. R., HUTCHINGS, I., 1980, Upwelling in the southern Benguela Current. *Prog. Oceanog.* 9 (1): 1-81.
- ANTONIETTI, E., 1988, El fitoplancton en dos bahías del litoral peruano en abril de 1987. Comisión Permanente del Pacífico Sur (CPPS), *Rev. Pacífico Sur* (Número Especial), 1989: 127-133.
- AVARIA, S., BRAUN, M., CARRASCO, S., GOMEZ, O., MUÑOZ, P., RODRIGUEZ, F., 1989, Biological conditions of the primary and secondary trophic level during 1987-1988. *Bol. ERFEN.* (29): 3-15.
- BAKUN, A. 1987. Monthly variability in the ocean habitat off Peru as deduced from maritime observations, 1953 to 1984. In: D. Pauly & Tsukayama (Eds.). *The Peruvian anchoveta and its upwelling ecosystem: three decades of change, ICLARM Studies and Reviews 15*, Instituto del Mar del Peru (IMARPE), ICLARM, GTZ., 351 pp.
- BARBER, R. T., KOGELSCHATZ, J. E., 1989, Nutrients and productivity during the 1982\83 El Niño. In: *Global Ecological Consequences of the 1982-83 El Niño-Southern Oscillation*. Glynn, P.W., (ed.) Elsevier Oceanography Series: 30-58
- BARBER, R., SMITH, R., 1981, Coastal Upwelling Ecosystem. In: *Analysis of Marine Ecosystems*, Longhurst, A. R. (ed.). Bedford Institute of Oceanography Dartmouth. Nova Scotia. Academic Press : 31-64.
- BARBER, R.T., DUGDALE, R. C., Mac ISAAC, J. J., SMITH, R. L., 1971, Variations in phytoplankton growth associated with the source and conditioning of upwelling water. *Inv. Pesq.*, 35: 171-193.
- BARLOW, R. G., 1984, Dynamics of the decline of a phytoplankton bloom after an upwelling event *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 16: 121-126.
- BEERS, J., STEVENSON, M., EPPLER, R. BROOKS, E., 1971, Plankton populations and upwelling of the coast of Perú, June 1969. *Fishery Bulletin*, 69: 859-876.
- BLASCO, D., 1971, Composición y distribución del fitoplancton en la región del afloramiento de las costas peruanas. *Inv. Pesq.*, 35 (1) : 61 - 112.
- BLASCO,D., ESTRADA, M., JONES, B., 1980, Relationship between the phytoplankton distribution and composition and hydrography in the northwest African upwelling region near Cabo Cordeiro, *Deep Sea Research*, 27A: 799-821.

- BOCKMANN, C., FAHRBACH, E., HUYER, A., SMITH, R., L., 1980, The poleward undercurrent along the Peru coast: 5 to 15° S. Deep Sea Research, 27a : 847 - 856.
- BRINK, K. H., HALPERN, D., HUYER, A., SMITH, R. L., 1983, The physical environment of the Peruvian upwelling system. Progress in Oceanography, 12: 285-305.
- BRINK, K. H., HALPERN, D., SMITH, R. L., 1980, Circulation in the Peruvian upwelling systems near 15 S. Journal of Geophysical Research, 85: 4036-4048.
- BRINK, K. H., JONES, B., VAN LEER, J. C., MOOERS, C., STUART, D. W., STEVENSON, M. R., DUGDALE, R. C., HEBURN, G. W., 1981, Physical and biological structure and variability in upwelling center off Peru near 15° S during March 1977. In: Coastal Upwelling. Richards, F. A. eds. Amer. Geophys. Union. Washington, D. C.: 473-495 pp.
- BROWN, P. C., FIELD, J. G., 1986, Factors limiting phytoplankton production in a nearshore upwelling area. J. Plankton Research, 8(1): 55-88.
- BROWN, P., C., HUTCHINGS, L., 1987, The development and decline of phytoplankton blooms in the Southern Benguela upwelling system. 2. Nutrient relationships. In: The Benguela and Comparable Ecosystems, Payne, A.I.L., Gulland, J.A., Brink, K.H. (ed), S. Afr. J. mar. Sci. 5:393-409.
- CALIENES, R., GUILLEN, O., 1981, Masas de agua y producción primaria en el Perú. Bol.vol Ext. Instituto del Mar del Peru : 23-34.
- CALIENES, R., GUILLEN, O., LOSTANAU, N., 1985, Variaiblidad espacio temporal da clorofila, producción primaria y nutrientes frente a costa peruana. Bol. Inst. Mar Perú- Callao, 10 (1): 1-44.
- CHAVEZ, F. P., BARBER, R. T., SANDERS, M. P., 1989, The potential primary production of the Peruvian Upwelling Ecosystem 1953-1984. In: The Peruvian Upwelling Ecosystem: Dinamic and Interactions. Ed. Pauly,D.; Muck,P.; Mendo, J. y Tsukayama, I. Instituto del Mar del Perú. GTZ; ICLARM: 50-59.
- CHAVEZ, F., BUCK, K. R., BARBER, R. T., 1990, Phytoplankton taxa in relation to primary production in the Equatorial Pacific. Deep-SeaResearch. 37(11): 1733-1752.
- CHAVEZ, F., P., BARBER, R., T., 1987, An estimate of new production in the equatorial Pacific Deep-Sea Research, 34 (7): 1229-1243.

- CUPP, E. N., 1943, Marine plankton diatoms of the west coast of North America. Scripps Inst. of Oceanography. La Jolla California 5 (1): 1 - 238.
- CUSHING, D. H., 1976, Biology of fishes in the pelagics community In: The Ecology of the Seas. Ed. D.H. Cushing & Walsh. Blackwell Scientifics Publications Oxford. London: 317-340.
- CUSHING, D. H., 1989, A difference in structure between ecosystems in strongly stratified waters and in those that are only weakly stratified . J. Plankton Research 11(1): 1-13.
- DELCROIX, T., 1993, Seasonal and interannual variability of sea surface temperatures in the tropical Pacific, 1969-1991. Deep-Sea Research I, 40(11/12): 2217-2228.
- DELGADO, C., GOMERO, R., 1988, Textura, carbono organico y carbonatos de los sedimentos del margen continental peruano. In: Salzwedel, H., Landa, A. (Eds.) Recursos y Dinámica del Ecosistema de Afloramiento Peruano. Bol Ext.Instituto del Mar del Perú, Callao Perú. I:1-10.
- DENGLER, A.,T., 1985, Relationship between physical and biological processes at an upwelling front off Peru, 15 oS. Deep-Sea Research, 32(11): 1301-1315.
- DENMAN, K.L., 1977, Short term variability in vertical chlorophyll structure. Limnol. & Oceanol. 22(3): 434-441.
- DRITS, A.V., PASTERNAK, A.F., 1989, Effect of food concentration on feeding activity and gut clearance rate of phytophage copepods in upwelling zones. Oceanology, 29(2): 232-236.
- DUGDALE, R., JONES, B., Mac ISAAC, J., GOERING, J., 1981, Adaptation of nutrient assimilation, Can Bull. Fish Aquat. Sci., 211 : 234-250.
- DUGDALE, R. C., WILKERSON, F. P., 1985, Primary production in the Cap Blanc region. Simp. Int. Afl. O. Afl., Inst. Inv. Pesq., Barcelona 1:233-243.
- DUGDALE, R., 1972, Chemical oceanography and primary production in upwelling region. Geoforum 11: 47-61.
- DUGDALE, R., 1976. Nutrients cycles. In: The ecology of sea, Cushing, D., Walsh, j., (ed.), W.B. Saunder Company Philadelfia : 141-172.
- DUGDALE, R.C., WILKERSON, F. P., MOREL, A., 1990, Realization of new production in coastal upwelling areas: A means to compare relative performance. Limnol. Oceanogr., 35(4): 822-829.

- EPPLEY, R., 1981. Relation between nutrient assimilation and growth in phytoplankton with a brief review of estimates of growth rate in the ocean. *Can. Bull. Aquat. Sci.* 210 : 251-263.
- EPPLEY, R.W., REID, F. M., STRICKLAND, J., 1970, Estimates of phytoplankton crop size, growth rate, and primary production . *Bull. Scripps. Inst. Oceanogr.*, 17: 33-42.
- ESTRADA, M., 1980, Phytoplankton biomass and production in the upwelling region of NW Africa. Relationships with hydrographic parameters. *Mar. Biol.*, 60:63-71.
- ESTRADA, M., ALCARAZ, M., MARRASÉ, C., 1987, Effect of reversed light gradients on the phytoplankton composition in marine microcosms. *Inv. Pesq.*, 51(3): 443-458.
- ESTRADA, M., BLASCO, D., 1979, Two phases of the phytoplankton community in the Baja California upwelling. *Limnol. Oceanogr.*, 24(6): 1065-1080.
- ESTRADA, M., BLASCO., 1985, Phytoplankton assemblages in coastal upwelling areas. *Simp. Int. Afl. O. Afr., Inv. Pesq.*, Barcelona, 1: 379-402.
- FREY, B. E., SMALL, L. F., 1980, Effects of micro-nutrients and major nutrients on natural phytoplankton populations. *j. of Plankton Res.*, 2(1): 1-22.
- FRIEDERICH, G., E., CODISPOTI, L., A., 1987, An analysis of continuos vertical nutrient profiles taken during a cold-anomaly off Peru. *Deep Sea Research*, 34(5/6): 1049-1065.
- FRIEDERICH, G., E., CODISPOTI, L., A., 1981, The effects of mixing and regeneration on the nutrient content of upwelling waters off Peru. In: *Coastal Upwelling*, Richards, F.A. (ed), American geophysical Union, washington D.C.: 221-227.
- GUILLEN, O., 1973, Carbon chlorophyll relationship in Peruvian coastal waters. In: *Oceanography of the South Pacific*, Fraser, R., (ed) New Zealand National Commission for UNESCO, Wellington:373-385.
- GUILLEN, O., 1966, Producción primaria en la región norte del mar peruano. 1er. Sem. Latinoamericano sobre el Océano Pacífico Oriental U.N.M.S.M.: 57-60.
- GUILLEN, O., 1976., El sistema de la Corriente Peruana Parte I. Aspectos Físicos. Reunión de trabajo sobre el fenómeno conocido como "El Niño". Guayaquil . Ecuador, 4-12 Dic. 1974. FAO. Inf. Pesca (185): 243-284

- GUILLEN, O., 1983, Condiciones oceanograficas y sus fluctuaciones en el Pacífico sur Oriental In: Actas de la Consulta de Expertos para examinar los cambios en la abundancia y composición por especies de los recursos de peces neríticos San José , Costa Rica, 18-29 Abril 1983. FAO. Fish. Rep. FAO, Inf. Pesca, 3(291): 557-1224
- GUILLEN, O., CALIENES, R., 1981, Productividad y afloramiento frente a las aguas costeras peruanas. Bol. Inst. del Mar. Vol. Extraordinario ICANE : 130-143.
- GUILLEN, O., LOSTANAU, N., JACINTO, M., 1985, Características del fenómeno El Niño 1982-83, Boletín Vol. Extraordinario. Instituto del Mar del Perú In: Arntz, W., Landa, A., Tarazona, J. (ed.). El Niño : Su impacto na fauna marina Callao-Peru. 11-22.
- GUILLEN, O., ROJAS de MENDIOLA, B., RONDAN, R., 1971, Primary productivity and phytoplankton in the coastal peruvian waters. In: Fertility of the sea. Gordon and Breach Science Publishers. New York 1 : 157-185.
- GUNTHER, E. R., 1936. A report on oceanographic investigations in the Peru Coast current. Discovery Rep. 13: 107-276.
- HARRIS, G., 1986, Phytoplankton Ecology, structure function and fluctuations. Chapman and Hall Ltd. : 373.
- HARRISON, G., PLATT, T. 1981. Primary production and nutrient fluxes off the Coast of Peru: A Summary. Bol. Vol Extraordinario Instituto del Mar del Peru:15-22.
- HARRISON, W. G., PLATT, T., 1980, Variations in assimilation number of coastal marine phytoplankton: Effects of environment co-variates. J. of Plankton Research, 2(4):249-260.
- HENDEY, I., 1964, An Introductory account of the smaller algae of British coastal waters. Part V. Bacillariophyceae (Diatoms). London: 298.
- HENDRIKSON, P., SELLNER, K., G., ROJAS de MENDIOLA, B., OCHOA, N., ZIMMERMANN, R., 1982, The composition of particulate organic matter and biomass in the Peruvian Upwelling Region during ICANE 1977 . Journal of Plankton Research, 4(1):163-186.
- HENDRINKSON, P., SELLNER, K., ROJAS DE MENDIOLA, B., OCHOA, N., ZIMMERMANN R., 1982, The composition of particulate organic matter and biomass in the Peruvian upwelling region during ICANE 1977(Nov.14 - Dec.2). Journal of Plankton Research, 4(1):163-186.

HERMAN, A., W., 1982, Spatial and temporal variability of chlorophyll distribution and geostrophic current estimates on the Peru Shelf at 9S. *Journal of Marine Research*, 40(1): 185-207.

HUSTEDT, F., 1930, Die Kieselalgen Deutschlands. Österreichs und der Schweiz mit Berücksichtigung der übrigen Länder Europas sowie der angrenzenden Muresgebiete. In : Rabenhorst's Kryptogamen Flora. Leipzig. Akad. Verlagsges. Reprint Johnson Rep. Corporation New York. London . 7(I) : 920p.

HUTCHINSON, G., E., 1975, A treativs on Limnology: Limnological botany. John Wiley & Sons Inc. N.Y. Vol. 3.

HYUYER, A., 1980, The offshore structure and subsurface expression of sea level variations off Peru. 1976-1977. *J. Physical Oceanography*, 10:1755-1768.

HYUYER, A., KNOLL, M., PALUSZKIEWICZ, T., SMITH, R. L., 1991, The Peru Undercurrent: a study in variability. *Deep-Sea Research*, 38 Supl.(1): s247-s271.

IBAÑEZ, F., SEGUIN, F., 1972, Estude du cycle annuel du zooplancton d'Abidjan. Comparaison de plusieurs methodes d'analyses multivariables: composantes principales. *Inv. pesq.*, 36: 81-108.

JONES, B., BRINK, K., DUGDALE, R., STUART, D. W., VAN LEER, J. C., BLASCO, D., KELLY, J.C. 1983. Observations of a persistent upwelling center off Port. Conception, California. In: Coastal Upwelling: its sediment record. Suess, E., Thiede, J. eds. Plenum Press. New York: 37-60.

KONOVALOVA, G. V., 1980, Nanoplankton of intensive upwelling in the coastal waters of Peru. *The Soviet J. Mar. Biol.* 6(1): 32-37.

LASKER, R., 1975, Field criteria for survival of anchovy larvae: the relation between inshore chlorophyll maximum layers and successful first feeding. *U.S. Fish. Bull.* 73: 453-462.

LASKER, R., 1984, Marine fish larvae; Morfology, Ecology, and Relation to Fisheries, Publisher Washington Sea Grant Program. Second printing: 131p.

LEGENDRE, L., LEGENDRE, P., 1983. Numerical Ecology. Amsterdam. Elsevier : 419p.

LONGHURST, A., 1991, Role of the marine biosphere in the global carbon cycle. *Limnol. Oceanogr.*, 36(8): 1507-1526.

- LUDWIG, J. A., REYNOLDS. 1988. Statistical Ecology. A primer on methods and computing. John Wiley & Sons. New York. 337 pp.
- LUKAS, R., WEBSTER, P. 1992. Toga-Coare. Oceanus 35 (4): 62-65 pp.
- Mac ISAAC, J., J., DUGDALE, R., C., BARBER, R., BLASCO, D., PACKARD, T., T., 1985, Primary production cycle in an upwelling center. Deep-Sea Research, 32(5): 503-529.
- MANN, K. H., 1982, Ecology of coastal waters a system aproach. Studies in ecology. Vol. 8. Blackwell Sci. Publi., London: 322.
- MANN, K., H., LAZIER, J., R., N., 1991, Dynamics of marine ecosystems; Biological, Physical. Interactions in the oceans. Blackwell Scientific Publications, Oxford. London: 461.
- MARGALEF, R. 1958, Temporal succesion and spatial heterogeneity in phytoplankton. In: Buzzato- Travesso. A. A. (ed). Perspectives in Marine Biology. University of California Press Berkeley, C. A. :323-349.
- MARGALEF, R., 1967, The food web in the pelagic environment. Helgoländer wiss. Meeresuntersuchugen,Vol 15: 548-559.
- MARGALEF, R., 1978, Life-forms of phytoplankton as survival alternatives in an unstable enviroment. Oceanologica Acta, 1(4): 493-509.
- MARGALEF, R., ESTRADA, M., 1981, On upwelling, eutrophic lakes, the primitive biosphere, and biological membranes. In: Coastal Upwelling, Coastal and Estuarine Sciences 1: 522-529.
- MATHISEN, O. A. 1980, Adaptation of the anchoveta (*Engraulis ringens* J.) to the Peruvian upweling system. In: Productivity of Upwelling Ecosystems, Barber, R. Vinogradov, M. E. (eds), Elsevier, Amsterdam.: 123.
- MATHISEN, O., 1989, Adaptation of the anchoveta (*Engraulis ringens*) to the Peruvian Upwelling System. In: The Peruvian Upwelling Ecosystems: Dynamics and Interactions, Pauly, D., Mendo, J., Tsukayama, I., eds. Instituto del Mar del Peru. ICLARM, GTZ., Callao-Peru: 220-2234.
- MITCHELL-INNES, B., WALKER, D., 1991, Short-term variability during an anchor station study in the southern Benguela upwelling system: Phytoplankton production and biomass in relation to species changes, Prog. Oceanog., 28: 65-86.

- MUJICA, R., 1972, Oceanografia del mar peruano. En: Historia Marítima del Perú. Talleres Graficos. Perú 1: 221-474.
- OCHOA, N., GOMEZ, O., 1981, Variaciones del fitoplancton en el área de Chimbote durante 1977. Bol. Inst. del Mar del Perú. Vol. Extraordinario ICANE. Callao. Perú 119-128.
- OCHOA, N., GOMEZ, O., 1988, Variaciones Espacio-Temporales del fitoplancton frente a Callao, Perú, en 1986. In: Salzwedel, H. y Landa, A. (Eds). Boletin Vol. Extraordinario Instituto del Mar del Perú. Recursos y Dinámica del Ecosistema de Afloramiento Peruano. 1: 51-59
- OCHOA, N., ROJAS de MENDIOLA, B., GOMEZ, O., 1985, Identificación del Fenómeno " El Niño" a través de los organismos fitoplanctónicos. Bol.Inst. del Mar. Vol.Extraordinario " El Niño " y su Impacto en la Fauna Marina Ed. Arntz, W.; Landa, A, Tarazona, J. : 23-31.
- ODUM, E. P. 1986. Ecología. Ed. Guanabara, Rio de Janeiro, 434 pp.
- PAINTING, S., J., MOLONEY, C., L., LUCAS, M., 1993, Simulation and field measurements of phytoplankton-bacteria-zooplankton interactions in the southern Benguela upwelling region, Mar. Ecol. Prog. Ser. 100: 55-69.
- PARRISH, R. H., BAKUM, A., HUSBY, D. H., NELSON, C., 1983, Comparative climatology of selected environment processes in relation to Eastern Boundary Current Pelagic fish. Reproduction. In: Actas de la Consulta de Expertos para examinar los cambios en la abundancia y composición por especies de los recursos de peces neríticos . San José , Costa Rica, 18-29 Abril 1983. FAO. Fish. Rep. FAO, Inf. Pesca, 3 (291): 732-777.
- PARSON, T., TAKAHASHI, M., HARGRAVE, B., 1984. Biological Oceanography Processes. Pergamon Press : 330 p.
- PAULY, D., MUCK, P., MENDO, J., TSUKAYAMA, I. (ED.). 1989, The Peruvian upwelling ecosystem: dynamics and interactions. ICLARM Conference Proceedings 18, 438 pp.
- PAULY, D., TSUKAYAMA, I. (ED.). 1987, The Peruvian anchoveta and its upwelling ecosystem: three decades of change, ICLARM Studies and Reviews 15, Instituto del Mar del Peru (IMARPE), ICLARM, GTZ., 351p.
- PHILANDER, G. S., 1992, El Niño, Oceanus 35 (4): 56-61

- PIELOU, E., C., 1984, The interpretation of ecological data. A primer on classification and ordination. Wie Intersci. Publ. John Wiley & Sons, New York.: 263.
- PITCHER, G. C., 1988, Mesoscale heterogenities of the phytoplankton distribution in St. Helena Bay South Africa, following an upwelling event. S. Afr. J. mar. Sci., 7:9-23.
- PITCHER, G. C., BOLTON, J. J., BROWN, P. C., HUTCHINGS, L., 1993, The development of phytoplankton blooms in upwelled waters of the souther Benguela upwelling system as determined by microcosm experiments, J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 165: 171-189.
- PITCHER, G.C., WALKER, D. R., MITCHELL-INNES, B. A., MOLONEY, C. L., 1991, Short-term variability during an anchor station study in the souther Benguela upwelling system: Phytoplankton dynamics. Prog. Oceanogr., 28: 39-64.
- POMEROY, L., R., 1974, The ocean's food web, a changing paradigm. Bio Science, 24(9): 499-504.
- POSNER,G. S., 1957, The Peru Current. Bull Bingham. Oceanogr. Collect. 16(2): 106-155.
- PRELLER, R., O'BRIEN, J. J., 1980, The influence of bottom topography on upwelling off Peru. J. of Physical Oceanography, 10:1377-1398.
- RAT'KOVA, T., N., 1981, Size distribution in phytoplankton in the Peru Current region in March 1978. Oceanology, 21(6): 748 - 753.
- REDFIELD, A. C., KETCHUM, H., RICHARDS, F. A., 1963, The influence of organisms on the composition of sea-water. In: The Sea, Hill, M., ed., Interscience Publishers, John Wiley & Sons New York.
- RESGALLA, Jr. C., 1993, Influênciadas massas de água na distribuição espaço temporal de Pteropoda, Cladocera e Chaetognatha na plataforma sul do Brasil (31º 40' S - 33º 45' S). RS. Tese de Mestrado FURG: 123p.
- RIEGMAN, R., KUIPERS, B. R., NOORDELOOS, A., WITTE, H. J., 1993, Size-differential control of phytoplankton and the structure of plankton communities. Netherlands J. of Sea Res., 31(3): 255-265.
- RIVERA, T., 1988. Temperatura del mar frente al Perú durante Enero-Marzo de 1987. Boletin Vol. Extraordinario. Instituto del Mar del Perú In: Salzwedel, H., Landa, A. (ed.). Boletin Vol. Extraordinario. Instituto del Mar del Perú, Recursos e dinâmica del ecossistema de afloramiento peruano Tomo I. : 11-16.

**ROJAS de MENDIOLA , B.,** 1981, Seasonal phytoplankton distribution long the peruvian coast. In: Coastal Upwelling. ed.F.A. Richards. American Geophysical Union, Washington D.C. 348-356.

**ROJAS de MENDIOLA , B.,** 1989, Stomach contents of anchoveta (*Engraulis ringens* J.), 1974-1982, In: The Peruvian Upwelling Ecosystems: Dynamics and Interactions, Pauly, D., Mendo, J., Tsukayama, I., eds. Instituto del Mar del Peru. ICLARM, GTZ., Callao-Peru: 97-104.

**ROJAS de MENDIOLA, B.,** 1966,. Estimación de la producción fitoplanctónica en el área de Chimbote durante Agosto de 1961. 1er Sem. Latinoamericano sobre el Oceano Pacífico Oriental. U.N.M.S.M., 55-56.

**ROJAS de MENDIOLA, B., ESTRADA, M.,** 1976, El fitoplancton en el área de Pimentel. Verano de 1972. Inv. Pesq. 40 (2) : 463-490.

**ROJAS de MENDIOLA, B., GOMEZ, O., OCHOA, N.,** 1985, Efectos del fenómeno "El Niño " 1982-83 sobre el fitoplancton de las costas peruanas. Simp. Int. Alf. O. Afr. Inst. Inv. Pesq. Barcelona 1: 417-434.

**RYTHER, J. H.,** 1969, Photosynthesis and fish production in the sea. Science, 166:72-76.

**RYTHER, J. H., MENZEL, D. W., HULBURT, E. M., LORENZEN, C. J., CORWIN, N.,** 1971, The production and utilization of organic matter in the Peru coastal current. Inv. Pesq., 35(1): 43-59.

**SANCHEZ, S., TARAZONA, J., FLORES, R., MALDONADO, M., CARBAJAL, G.,** 1988, Características do fitoplancton de inverno em B. Independencia, Perú. Boletin Vol. Extraordinario. Instituto del Mar del Perú In: Recursos e dinámica del ecossistema de afloramiento peruano Tomo I. Salzwedel, H., Landa, A. (ed.): 59-66.

**SANCHEZ, S.,** 1989, Composición y distribución del fitoplancton en areas neríticas del litoral peruano (Pimentel-Ilo). Tesis Universidad Ricardo Palma. Lima-Perú : 83p

**SANTANDER, H., CARRASCO, S., LUYO, G.** 1981. El Zooplancton del Area Norte del Peru. Bol. Vol. Extraord.. Instituto del Mar del Peru. Investigación Cooperativa de la Anchoveta y su Ecosistema- ICANE. Callao- Peru: 244-253).

**SAUNDERS, R. PL** 1968. Leaflet Series: Volume I: Phytoplankton. Part 2: Diatoms. Florida Board of Conservation. Marine Research Lab. Vol. I , Part 2, n°.5, 1-11 pp.

- SCHILLER, J., 1937, Dinoflagellatae (Peridineae). Johnson Reprint Corporation. New York. London. England. (ed.) Strauss & Cramer GMBH. Sec. III, Part. II, Vol X : 590.
- SCHILLER, J., 1930, Coccolithineae. In: Kryptogamen-Flora von Deutschland, Osterreich und der Schweiz. Akad. Verlagegesellschaft. Leipzig, Reprint by Johnson Repr. Corp., New York 1971, Vol 10 (2): 272pp.
- SENOCAK, T., SCHNACK, D., PAULY, D., 1989, Mean monthly distribution, abundance and production of anchoveta eggs off Peru (4-14° S), 1964-1971 and 1972-1986, In: The Peruvian Upwelling Ecosystems: Dynamics and Interactions, Pauly, D., Mendo, J., Tsukayama, I., eds. Instituto del Mar del Peru. ICLARM, GTZ., Callao-Peru: 143-154.
- SETCHELL, F., W., PACKARD, T., 1979, Phytoplankton respiration in the Peru Upwelling. J. of Plankton Research, 1(4):349-354.
- SHAFFER, G., 1986, On the upwelling circulation over the wide shelf off Peru: 2. Vertical velocities internal mixing and heat balance. J. of Mar. Res., 44(2):227-266.
- SHANNON, C., WEAVER, W. 1963. The Mathematical Theory of Communication. University of Illinois Press Urbana: 125 p.
- SHUSKINA, E., A., VINOGRADOV, M., Y., SOROKIN, YU., LI., LEBEDEVA, L., P., MIKHEYEV, V., N., 1978, Functional Characteristics of planktonic communities in the Peruvian Upwelling Region. Oceanology, 18 (5):579-589.
- SMAYDA, T., 1980, Phytoplankton species succession, In: The physiological ecology of phytoplankton, Morris, J., (ed.) Blackwell Oxford: 493-570.
- SMITH, R. L., 1978, Poleward propagating perturbations in currents and sea levels along the Peru coast, J. Geophysical Research, 83: 6083-6092.
- SMITH, R. L., 1981, A comparison of the structure and variability of the flow field in three coastal upwelling regions: Oregon, Northwest Africa and Peru, In: Coastal upwelling, Richards, F.A., (ed), American Geophysical Union,: 107-118.
- SMITH, R. L., 1983, Peru coastal currents during El Niño: 1976 and 1982, Science, 221: 1397-1399.
- SMITH, R. L., MOOERS, C. N. K., ENFIELD, D. B., 1971, Mesoscale studies of the physical oceanography in two coastal upwelling regions: Oregon and Peru. In : Fertility of the Sea, Costlow, Jr. J.(eds), Duke University Marine Lab. Beaufort, North Carolina, 2: 513-535.

- SMITH, W. O., HEBURN, G., W., BARBER, R., O'BRIEN, J. J., 1983, Regulation of phytoplankton communities by physical processes in upwelling ecosystems. *Journal of Marine Research*, 41(3):539-556.
- SNEATH, P., H., SOKAL, R. R., 1973. Numerical taxonomy. The principles and practice of numerical classification. Freeman, W., & Comp. N.Y. : 860p.
- SOKAL ,R., ROHLF, 1981, Biometry, W.H. Freeman & Company N.Y. : 860p.
- SOROKIN, Y., I., 1978, Description of primary production and of the heterotrophic microplankton in the Peruvian Upwelling Region. *Oceanology*, 18(1): 62-71.
- SOKAL, R. R., ROHLF, F. 1981. Biometry. W. H. Freeman, Company N. Y. 860 p.
- SOURNIA, A., 1967, Le genre *Ceratium* (Peridinen) Planctonique Dans le Canal de Mozambique, contribution à une Révision. *Viet et Milieu* (18) Fas. 2 A; 3 A: 376-499.
- STRICKLAND, J. D. H., EPPLER, R. W., ROJAS de MENDIOLA, B., 1969, Phytoplankton populations, nutrients and photosynthesis in peruvian coastal waters. *Boletin del Inst. Mar del Perú IMARPE*, 2(1): 45.
- SUKHANOVA, I., KONOVALOVA, G., RATKOVA, T.N. 1978. Phytoplankton numbers and species structure in the Peruvian Upwelling region. *Oceanology* 18 (1): 72-76.
- TARAZONA, J., 1990, Disturbance and stress asociated to El Niño and their significance for the macrobenthos of shallow areas of the Peruvian upwelling ecosystem. Tese Doctoral. Bremen Alemanha, 144p.
- TSUKAYAMA, I., Dynamics of the fat content of Peruvian anchoveta (*Engraulis ringens*). In: The Peruvian Upwelling Ecosystems: Dynamics and Interactions, Pauly, D., Mendo, J., Tsukayama, I., eds. Instituto del Mar del Peru. ICLARM, GTZ., Callao-Peru: 125-131.
- UNESCO. 1981, Programa de Plancton para el Pacífico Oriental. Informes de la Unesco sobre Ciencias del Mar. Instituto del Mar Callao-Perú. (11): 25-26.
- UTERMÖHL, H., 1958, Zur Vervollkommenung der Quantitativen Phytoplankton Methodik. *Mitt. Intern. Ver. Limnol.* 9: 1-38.
- VILCHEZ, R., MUCK, P., GONZALES, A., 1988a, Variaciones en la biomasa y en la distribución de los principales recursos pelágicos del Perú entre 1983 y 1987, IN: recursos y Dinámica del Ecosistema de Afloramiento Peruano, Salzwedel H.,

Landa, A., ed. Bol. Vol. Extraordinario, Instituto del mar del Perú IMARPE Callao-Perú : 255-264.

VILCHEZ, R., ZUZUNAGA, J., ZUTA, S. 1988. Informe del Crucero de Evaluacion Acustica BIC/ SNP-1/ Humboldt 8805-07 y diagnostico de la situacion de los recursos pelagicos a julio de 1988. Inf. Especial 194. Instituto del Mar del Perú. Callao-Perú. : 28p.

VINOGRADOV, M. E., SHUSKINA, E. A., 1984, Succession of marine epipelagic communities. Mar. Ecol. Prog. Ser., 16: 229-239.

VINOGRADOV, M., E., SUSKINA, E., A., 1978, Some development patterns of plankton communities in the upwelling areas of the Pacific Ocean. Marine Biology, 48: 357-366 .

WALSH, J., 1981, A carbon budget for overfishing off Perú. Nature 290(26): 300-304.

WALSH, J., J., 1975, A spatial simulation model of the Peru upwelling ecosystem. Deep-Sea Research 22:201-236.

WALSH, J., J., DUGDALE, R., C., 1971, A simulation model of the nitrogen flow in the peruvian upwelling system. Inv. Pesq. 35 (1):309-330.

WALSH, J., J., WHITLEDGE, T., ESAIAS, W., SMITH, R., HUNTSMAN, S., A., SANTANDER, H., ROJAS DE MENDIOLA, B., 1980, The spawning habitat of the Peruvian anchovy, *Engraulis ringens*. Deep Sea Research, 27 A: 1-27.

WOOSTER, W. S., GILMARTIN, M., 1961, The Pru-Chile undercurrent. J. Mar. Res. 19: 97-122

WYRTKI, K. 1967. Circulation in the eastern tropical ocean with special references to upwelling and under currents. Jap. J. Geophys. 4 (2): 75 pp.

WYRTKI, K., 1963, The horizontal and vertical field of motion in the Perú Current. Bull. Scripps Inst Oceanogr. 8: 313-346.

ZUTA, S., GUILLEN, O., 1970, Oceanografia de las aguas costeras del Perú. Bol.Inst.Mar del Perú. 2 (5) : 161 - 234.

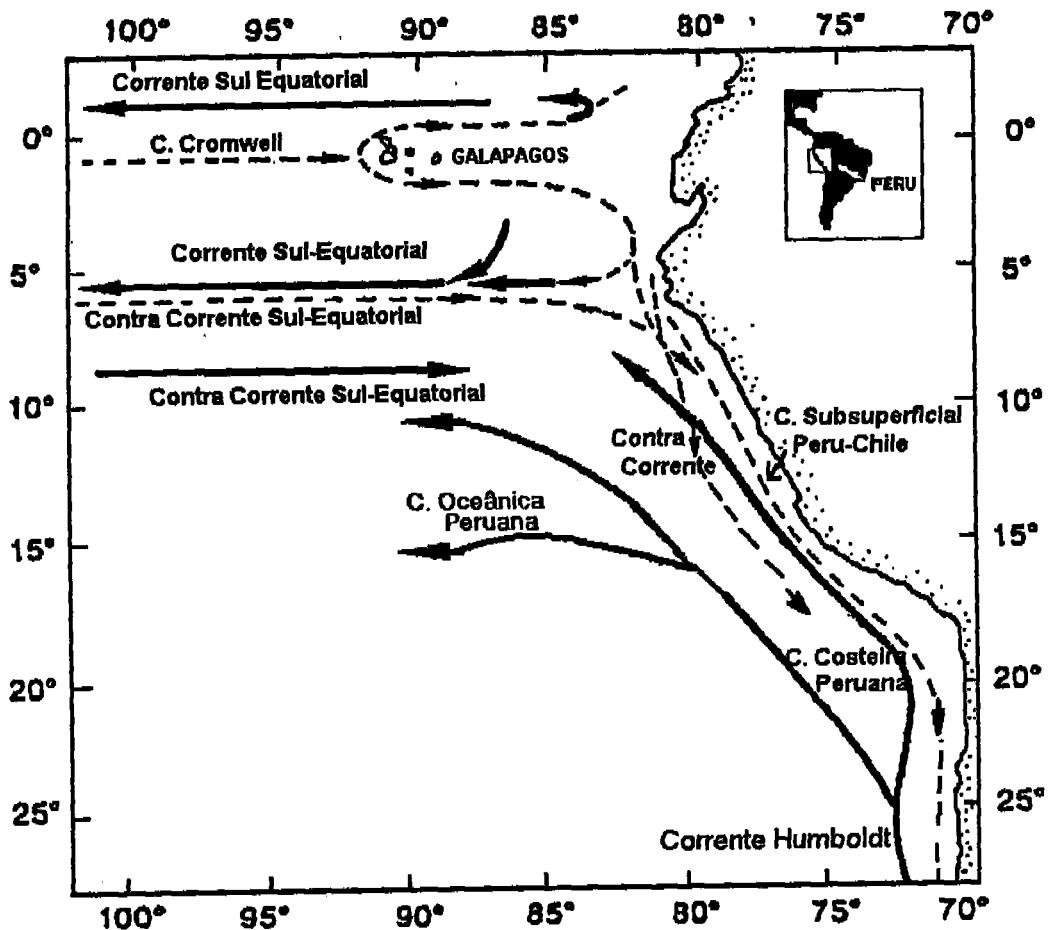


Figura 1 Sistema de Correntes do Pacífico Sul Oriental. As linhas tracejadas representam correntes Subsuperficiais e linhas contínuas representam correntes Superficiais (Wyrtki, 1967 modif.)

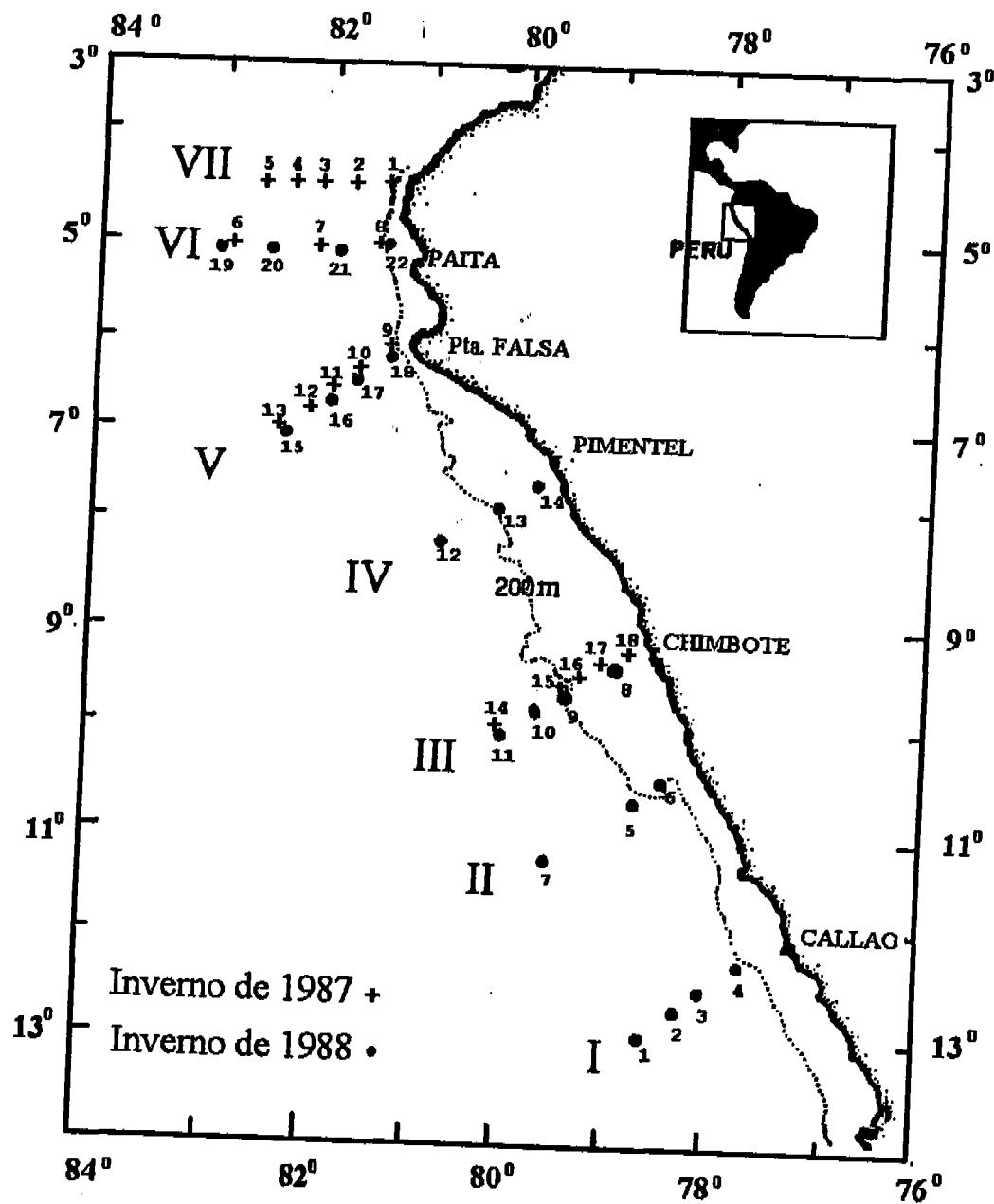


Figura 2. Área de estudo, isóbata de 200 m, e localização das estações oceanográficas para o Inverno de 1987 e 1988. Algarismos romanos indicam os Transectos para cada período.

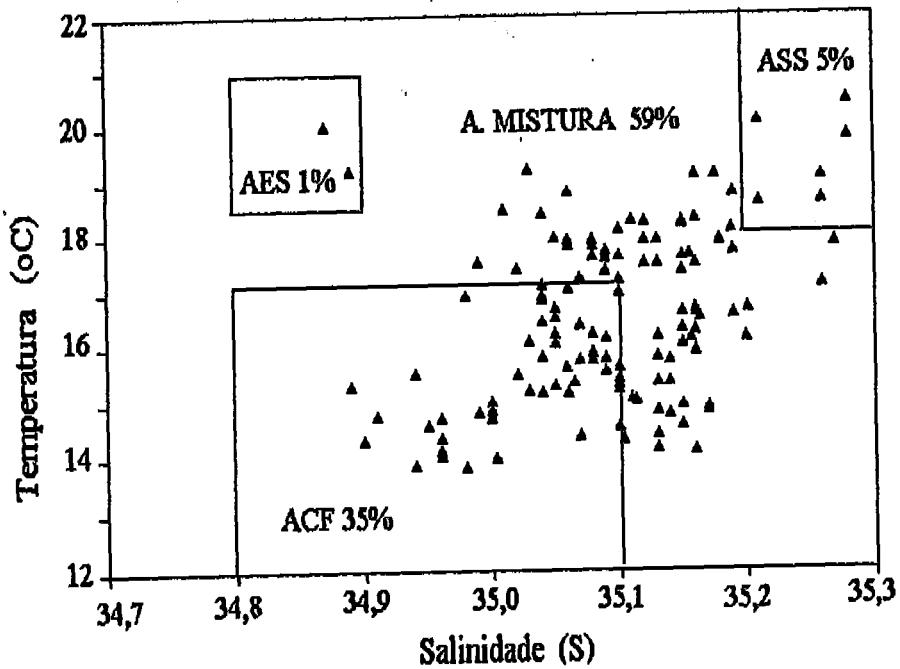


Figura 3: Diagrama TS para todas as estações até a profundidade de 100 m, no inverno de 1987.

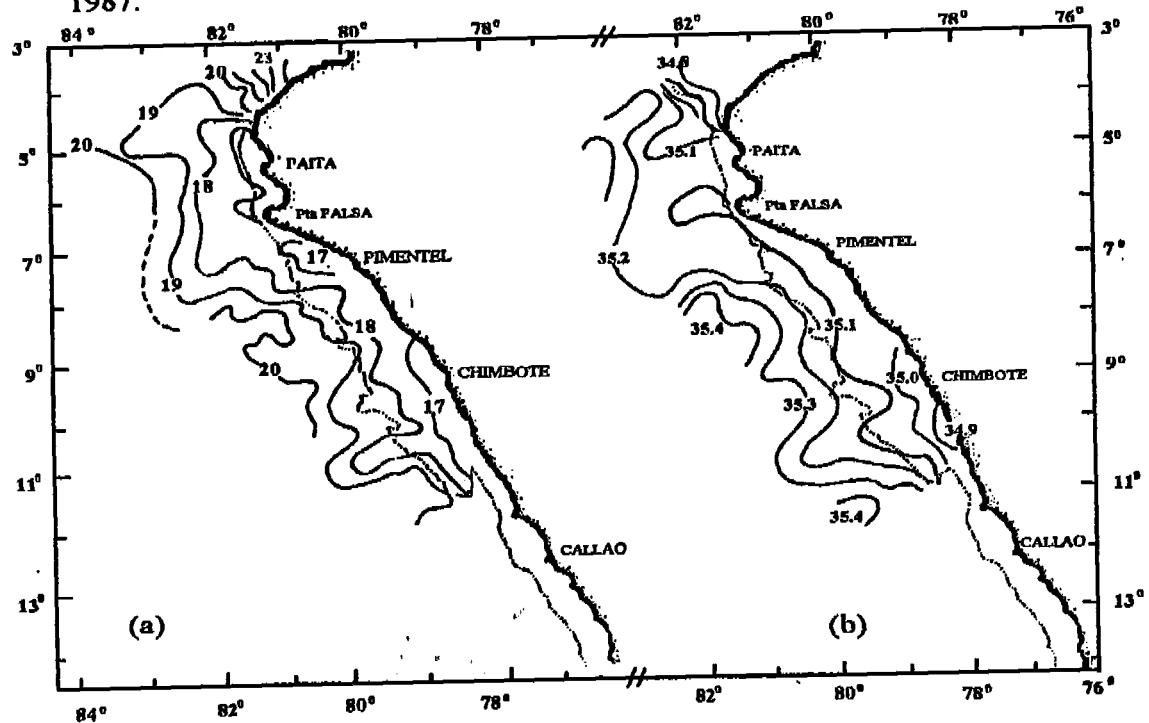


Figura 4. Distribuição superficial da (a) Temperatura (°C) e (b) Salinidade (S) no Inverno de 1987.

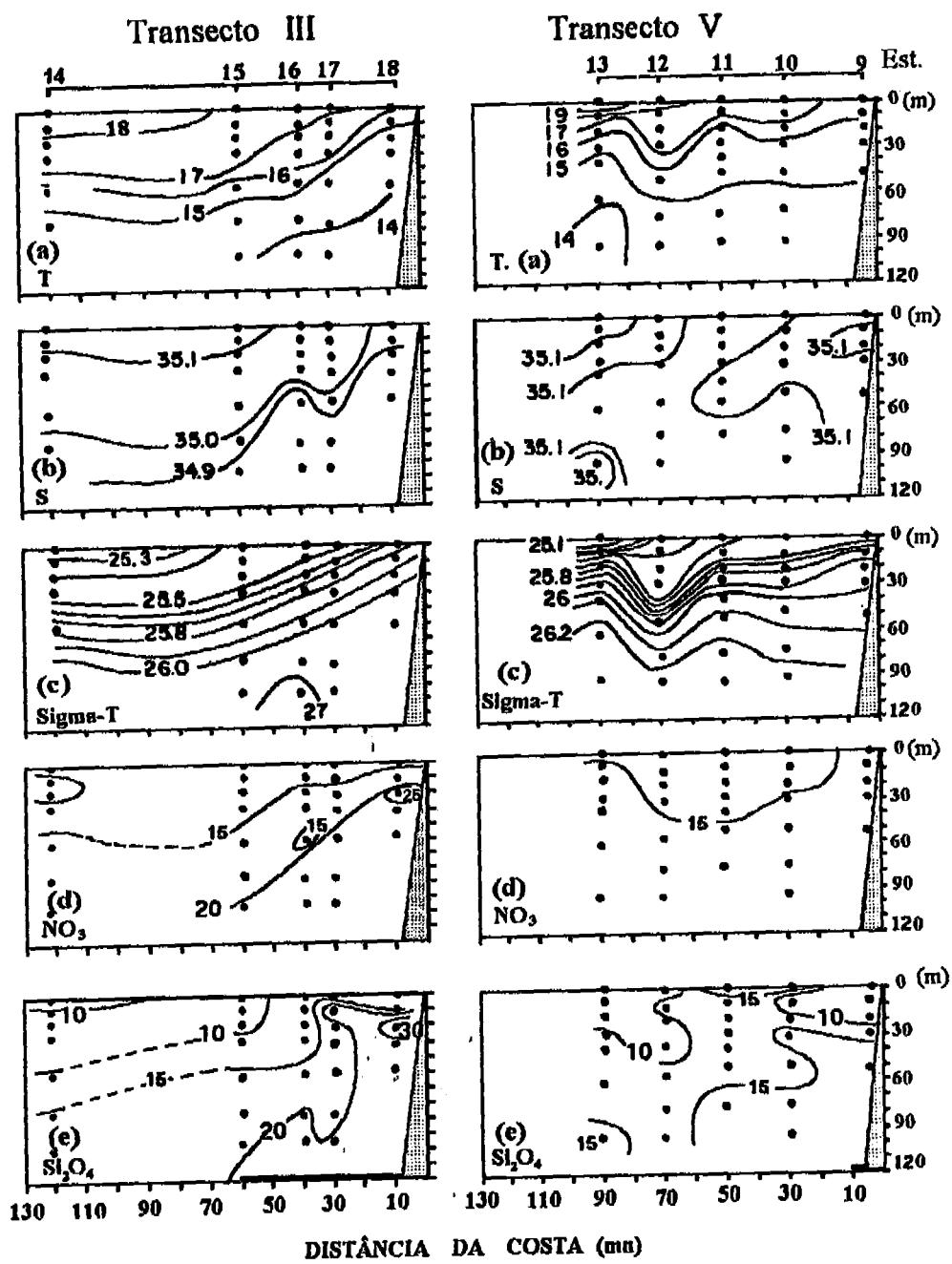
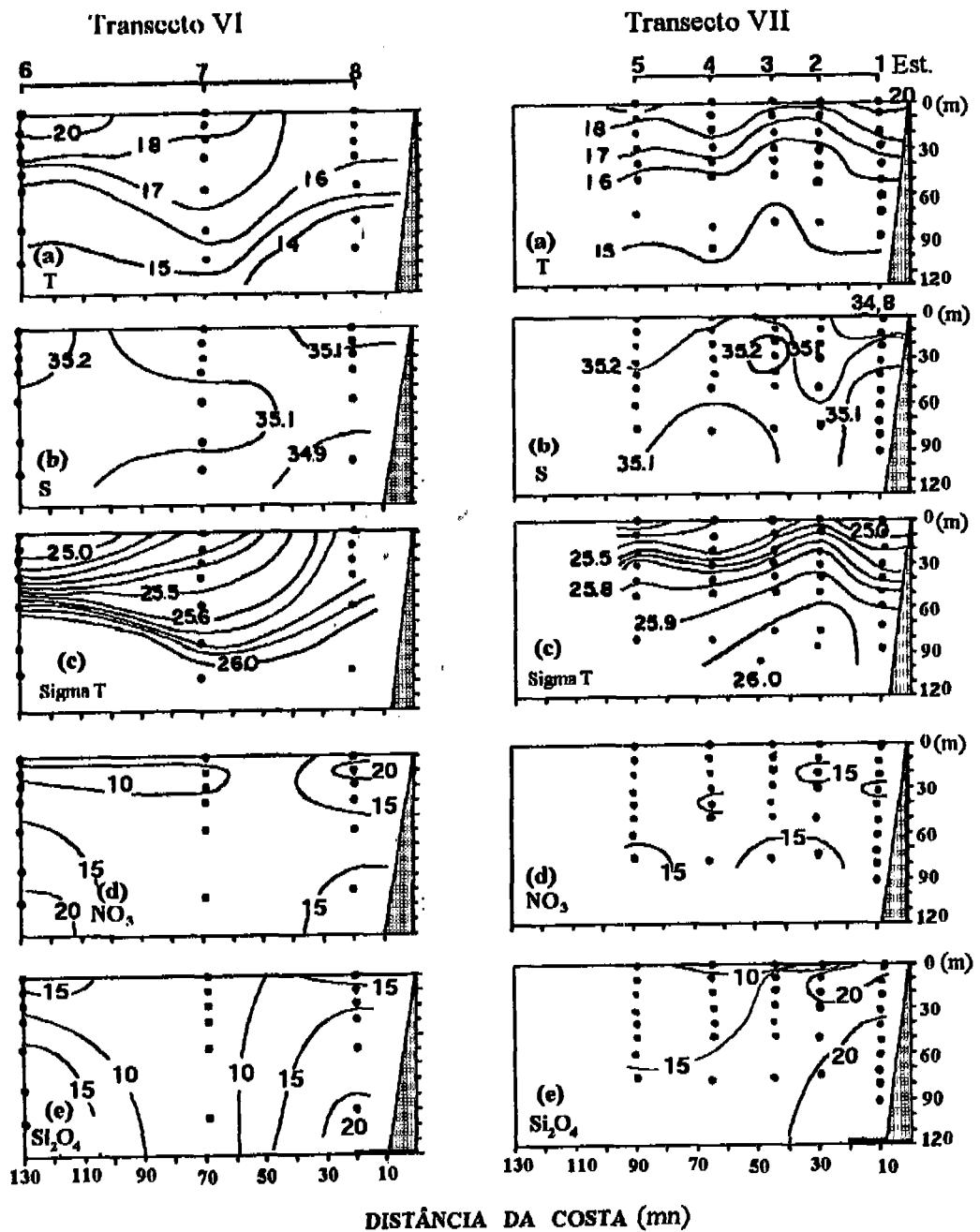


Figura 5. Distribuição vertical da (a) Temperatura ( $^{\circ}$ C), (b) Salinidade (S), (c) Sigma-T, e concentração de (d) Nitrato ( $NO_3$ ,  $\mu$ M), (e) Silicato ( $Si_2O_4$ ,  $\mu$ M), nos Transectos III e V, Inverno de 1987. A linha grossa representa a largura da plataforma.



**Figura 6** Distribuição vertical da (a) Temperatura ( $^{\circ}$  C), (b) Salinidade (S), (c) Sigma-T, e concentração de (d) Nitrato ( $\text{NO}_3 \mu\text{M}$ ), (e) Silicato ( $\text{Si}_2\text{O}_4 \mu\text{M}$ ), nos Transectos VI e VII, Inverno de 1987. A linha grossa representa a largura da plataforma.

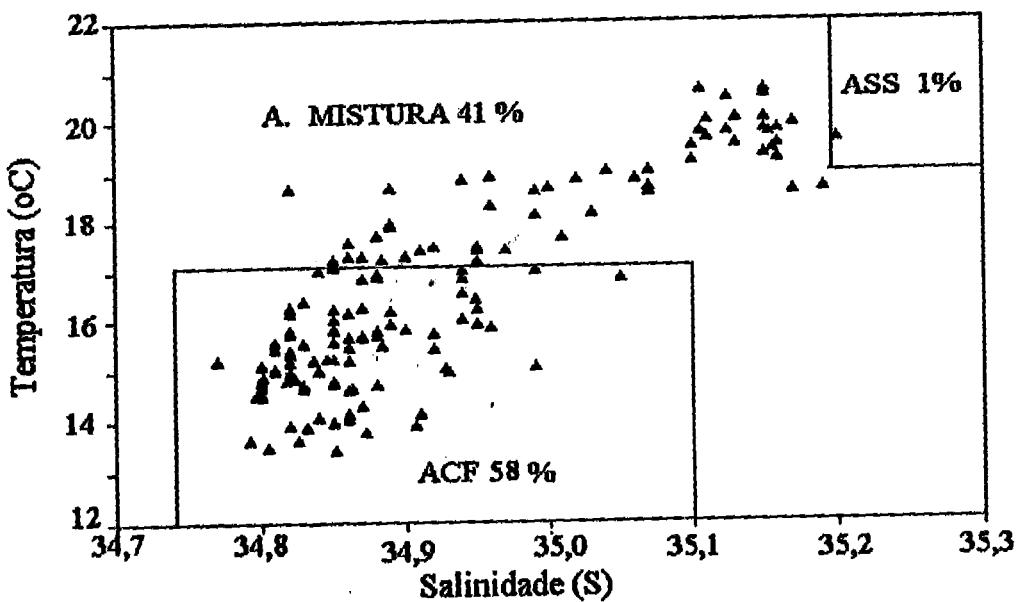


Figura 7: Diagrama TS para todas as estações até a profundidade de 100 m, no inverno de 1998.

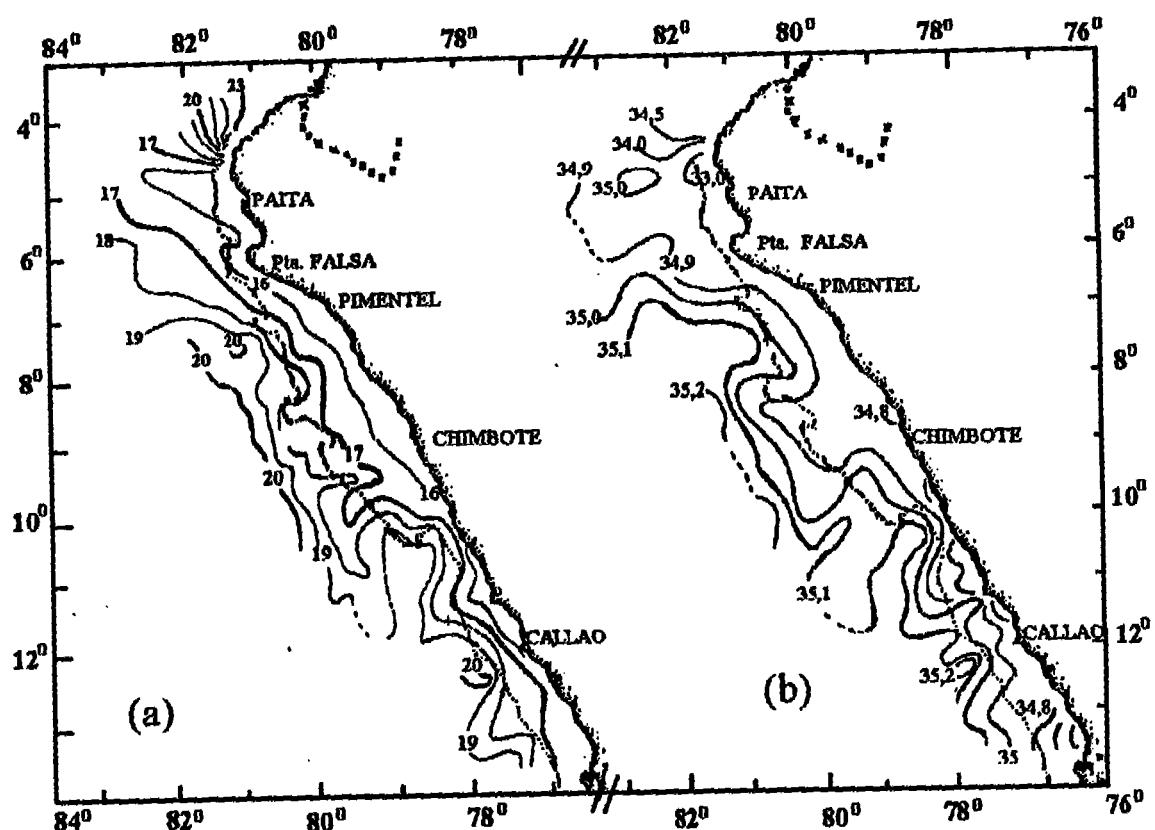


Figura 8: Distribuição superficial da (a) temperatura (°C) e (b) Salinidade (S), no inverno de 1988.

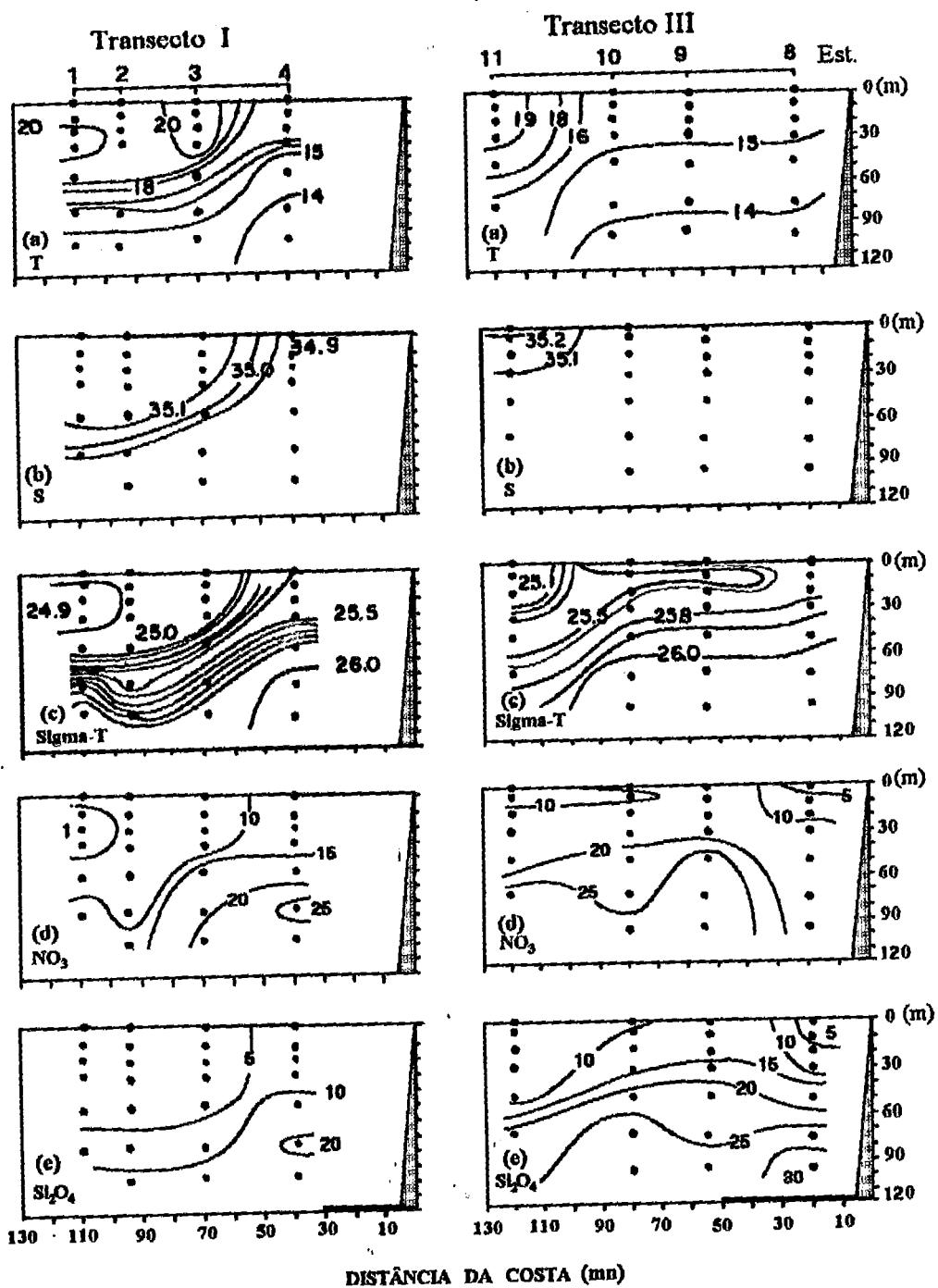


Figura 9 Distribuição vertical da (a) Temperatura (°C), (b) Salinidade (S), (c) Sigma-T, e concentração de (d) Nitrato (NO<sub>3</sub>,  $\mu\text{M}$ ), (e) Silicato ( $\text{Si}_2\text{O}_4$ ,  $\mu\text{M}$ ), nos Transectos I e III, Inverno de 1988. A linha grossa representa a largura da plataforma.

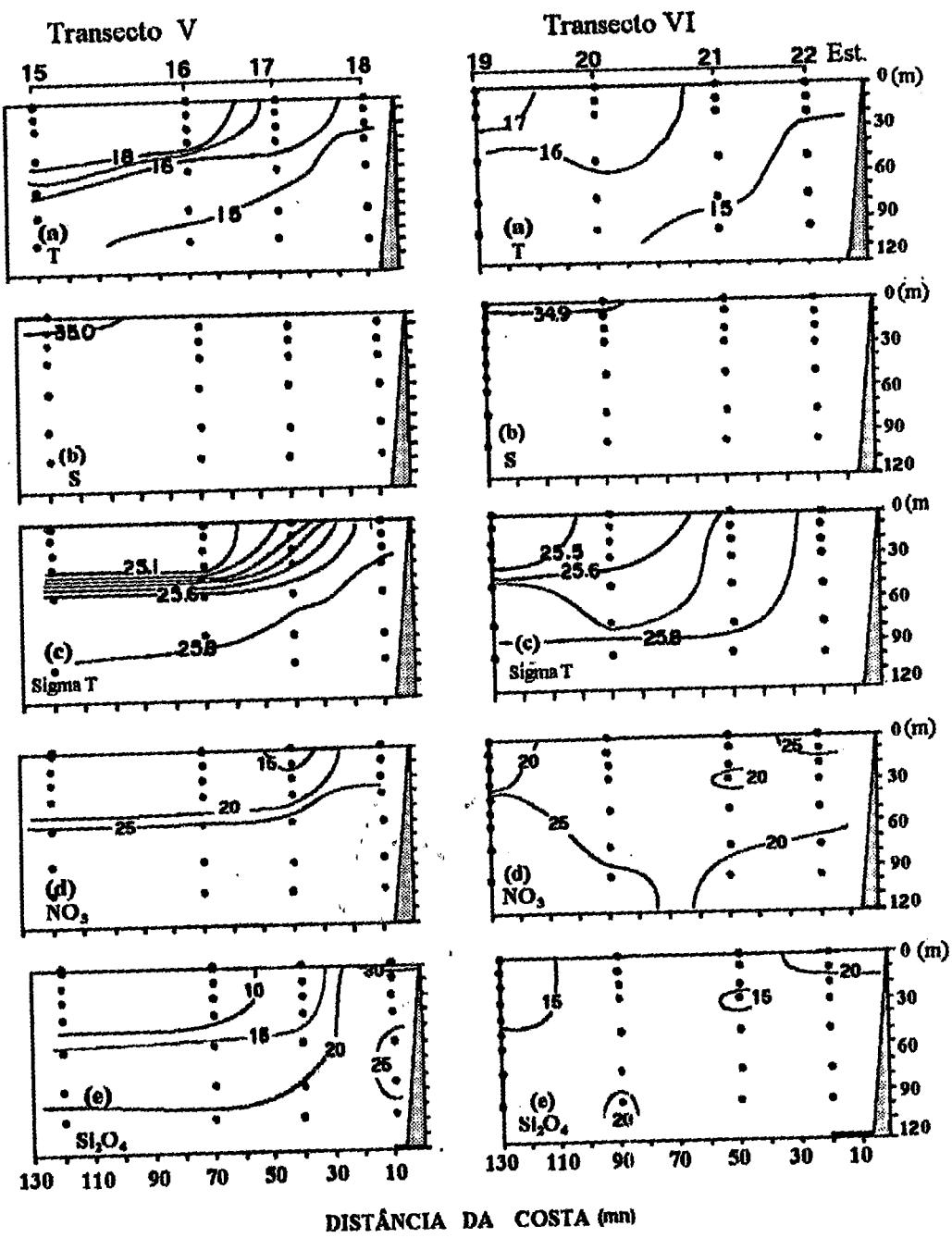


Figura 10 Distribuição vertical da (a) Temperatura ( $^{\circ}\text{C}$ ), (b) Salinidade (S) (c) Sigma-T , e concentração de (d) Nitrato ( $\text{NO}_3 \mu\text{M}$ ),(e) Silicato ( $\text{Si}_2\text{O}_4 \mu\text{M}$ ), nos Transectos V e VI, Inverno de 1988. A linha grossa representa a largura da plataforma.

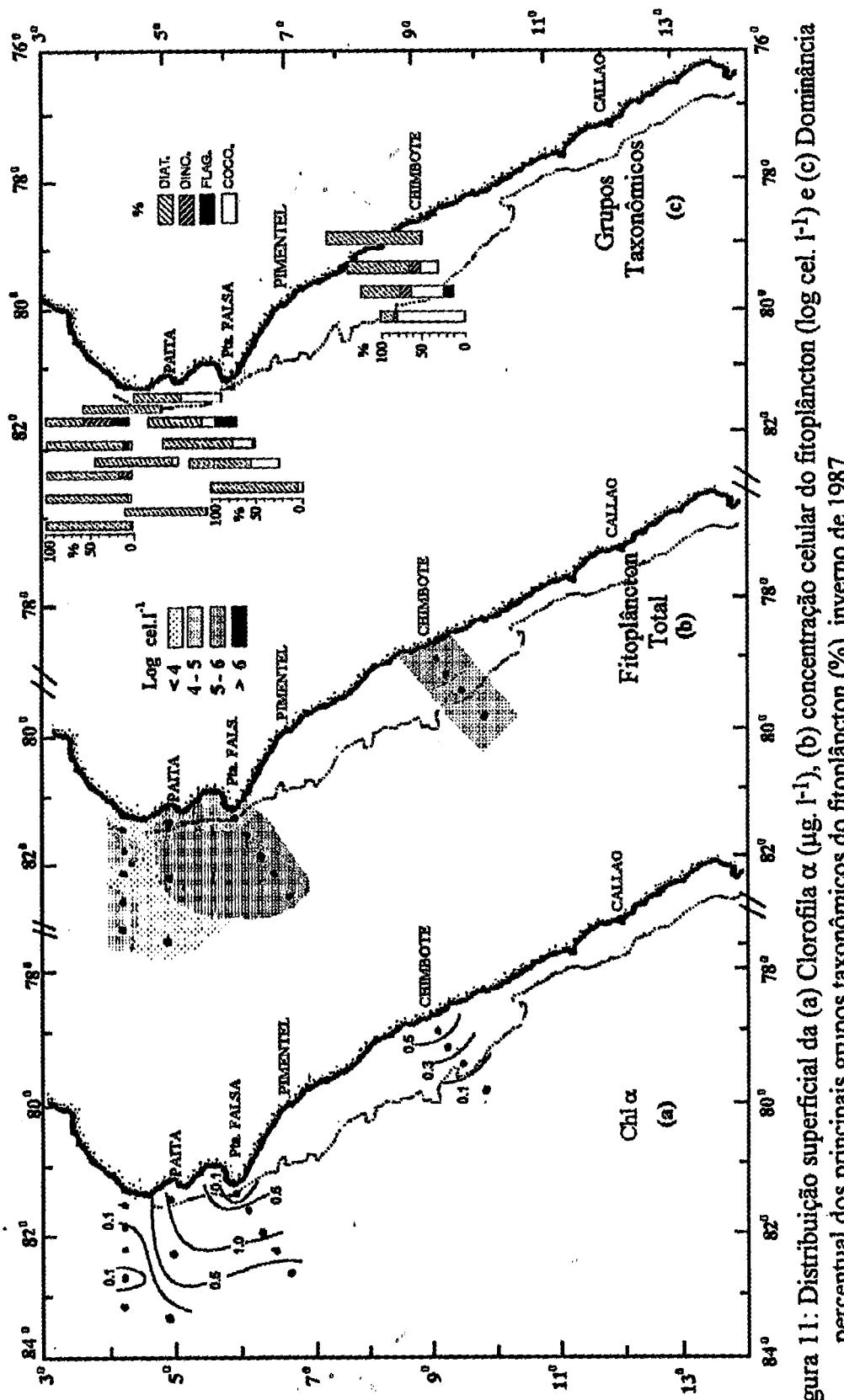
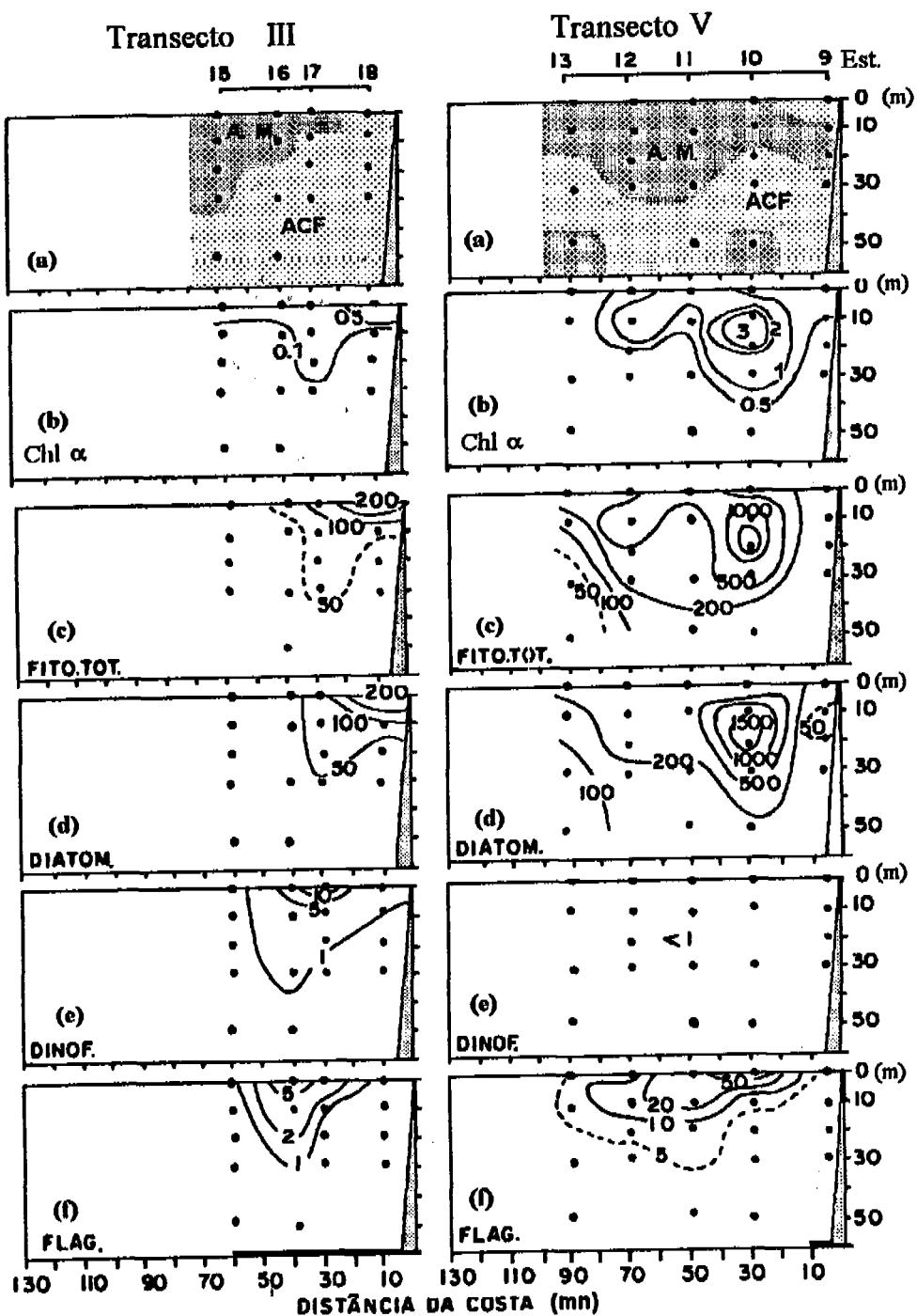


Figura 11: Distribuição superficial da (a) Clorofila  $\alpha$  ( $\mu\text{g l}^{-1}$ ), (b) concentração celular do fitoplâncton ( $\log \text{cel l}^{-1}$ ) e (c) Dominância percentual dos principais grupos taxonômicos do fitoplâncton (%), inverno de 1987.



**Figura 12.** Distribuição vertical de (a) massas de água, (b) Clorofila  $\alpha$  ( $\mu\text{gl}^{-1}$ ), (c) Fitoplâncton total ( $10^3 \text{ cel l}^{-1}$ ), (d) Diatomáceas ( $10^3 \text{ cel l}^{-1}$ ), (e) Dinoslagelados ( $10^3 \text{ cel l}^{-1}$ ), (f) Flagelados ( $10^3 \text{ cel l}^{-1}$ ), nos Transectos III ( $09^\circ \text{ S}$ ) e V ( $06^\circ \text{ S}$ ), Inverno de 1987. A linha grossa representa a largura da plataforma. (ACF = Água costeira fria, AM = Água de mistura).

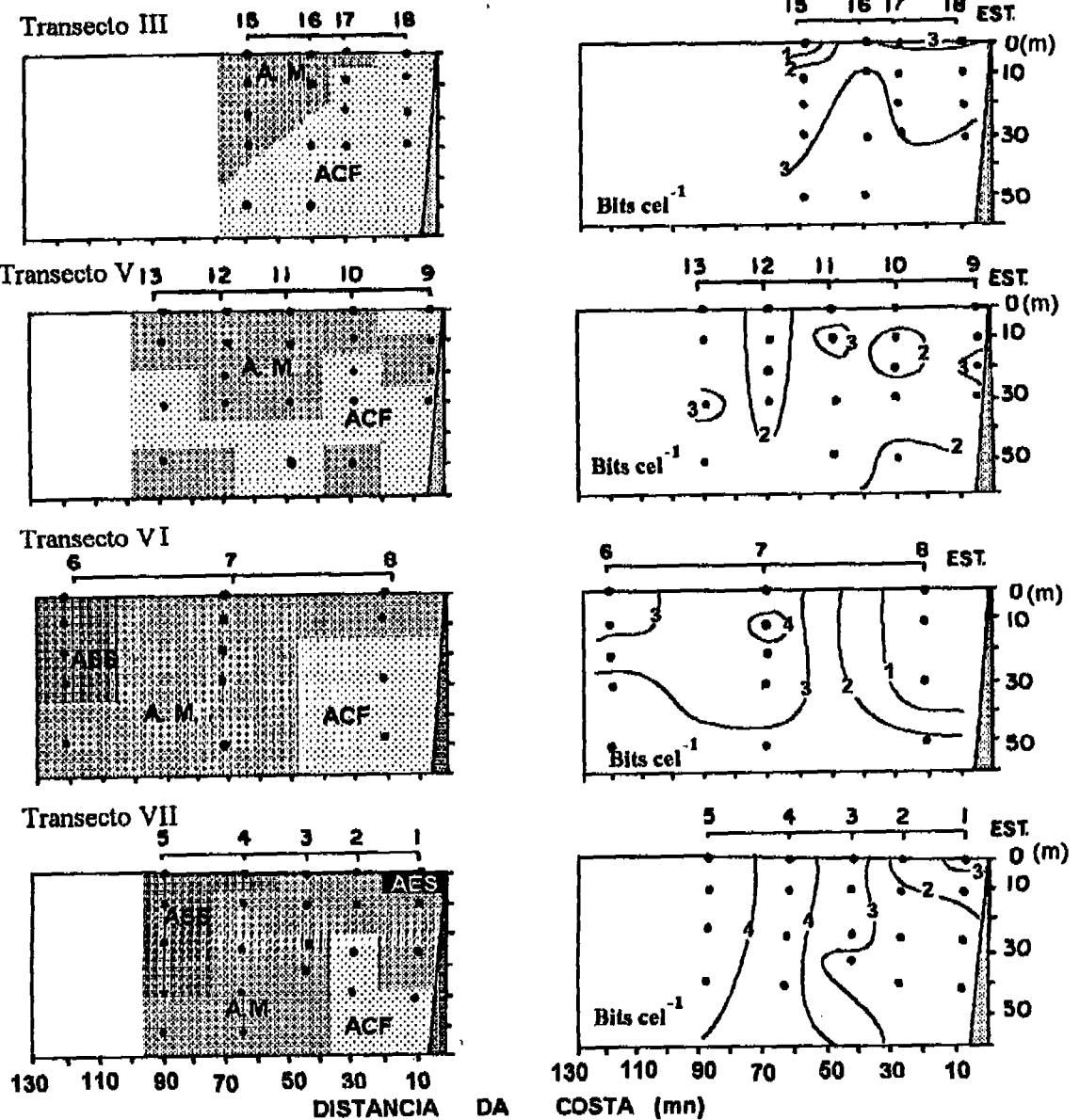
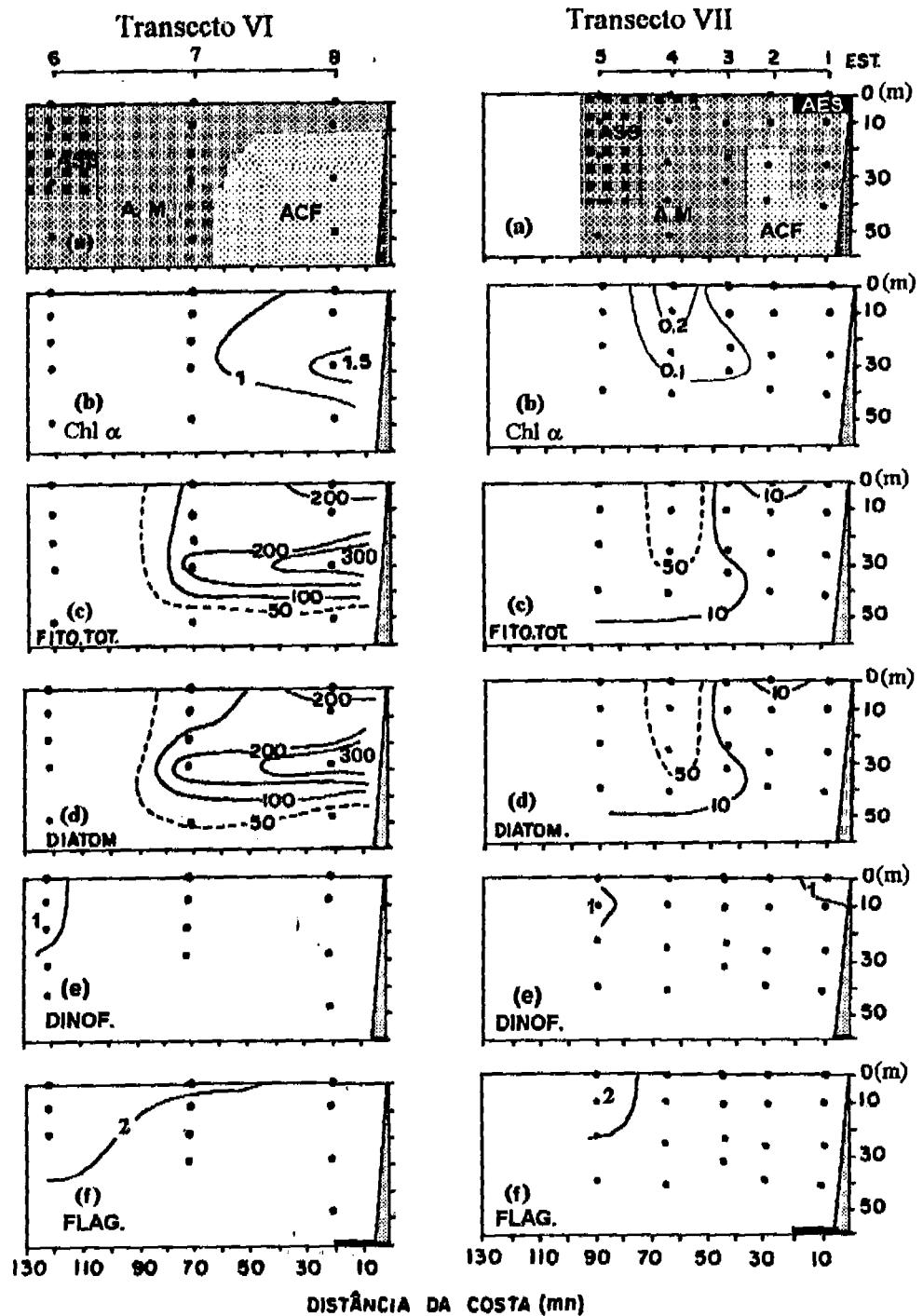


Figura 13: Distribuição vertical das massas de água e índice de Shannon e Weaver ( $\text{Bits cel}^{-1}$ ), nos Transectos III, V, VI e VII, inverno de 1987.



**Figura 14.** Distribuição vertical de (a) massas de água, (b) Clorofila  $\alpha$  ( $\mu\text{g l}^{-1}$ ), (c) Fitoplâncton total ( $10^3 \text{ cel l}^{-1}$ ), (d) Diatomáceas ( $10^3 \text{ cel l}^{-1}$ ), (e) Dinoflagelados ( $10^3 \text{ cel l}^{-1}$ ), (f) Flagelados ( $10^3 \text{ cel l}^{-1}$ ), nos Transectos VI e VII, Inverno de 1987. A linha grossa representa a largura da plataforma. (ASS = Água Subtropical Superficial; AES = Água Equatorial Superficial. Outras massas veja legenda Fig. 12).

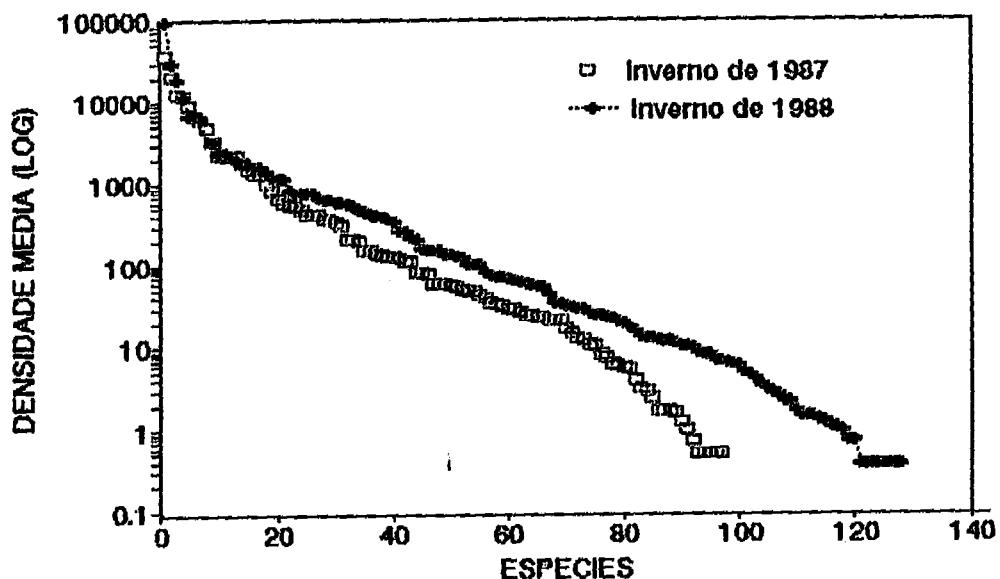


Figura 15: Curvas de ordenação (Rank) das espécies observadas e suas densidades médias (log), nos invernos de 1987 e 1988.

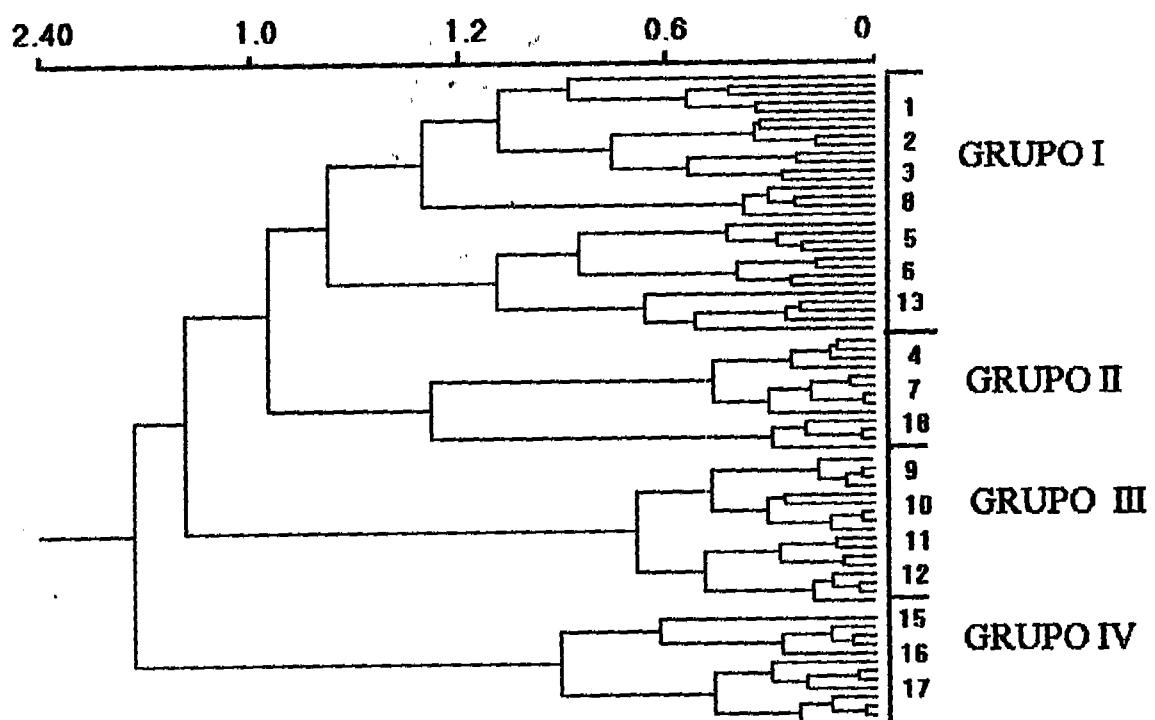
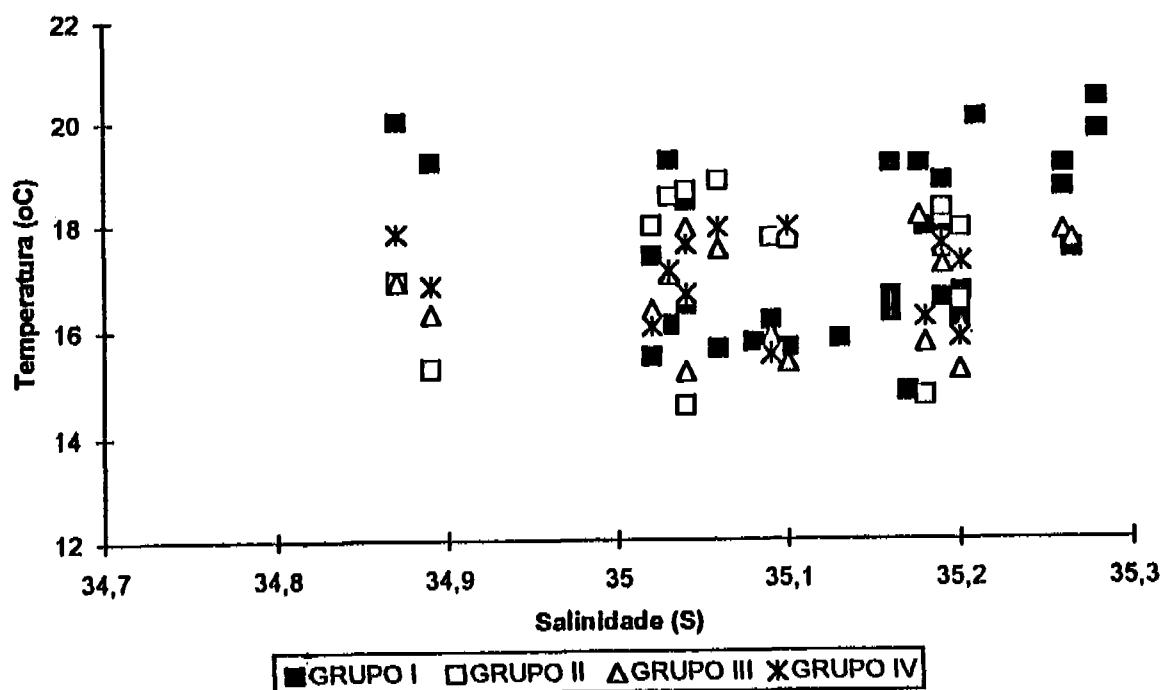


Figura 16: Dendrograma da análise de agrupamento para as estações (modo Q), no inverno de 1987. Os algarismos romanos indicam os grupos formados.



**Figura 17:** Grupos de estações definidos na análise de agrupamento em um diagrama TS (inverno de 1987).

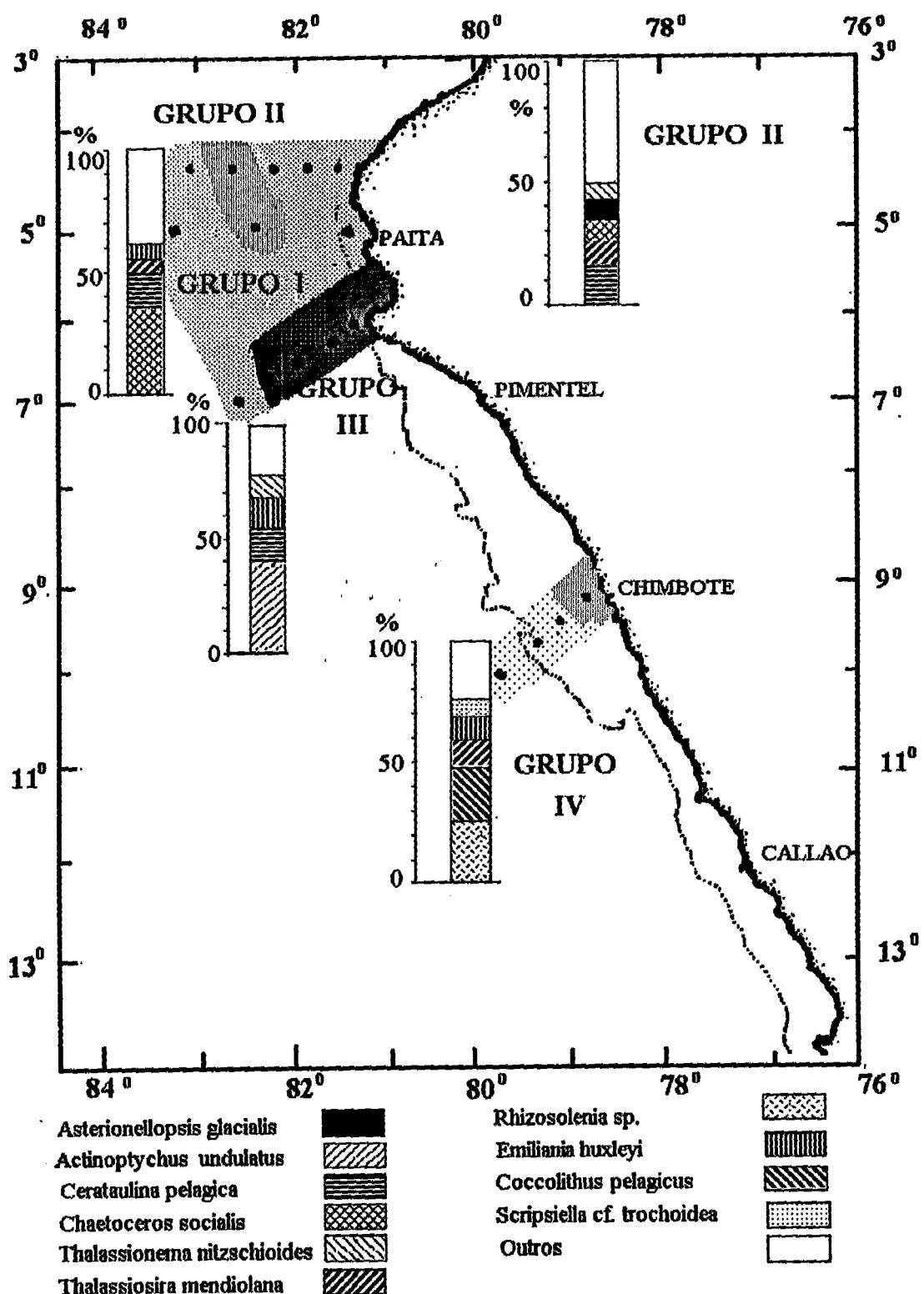


Figura 18: Análise de agrupamento da comunidade e os grupos identificados, com sua respectiva dominância de espécies. Inverno de 1987.

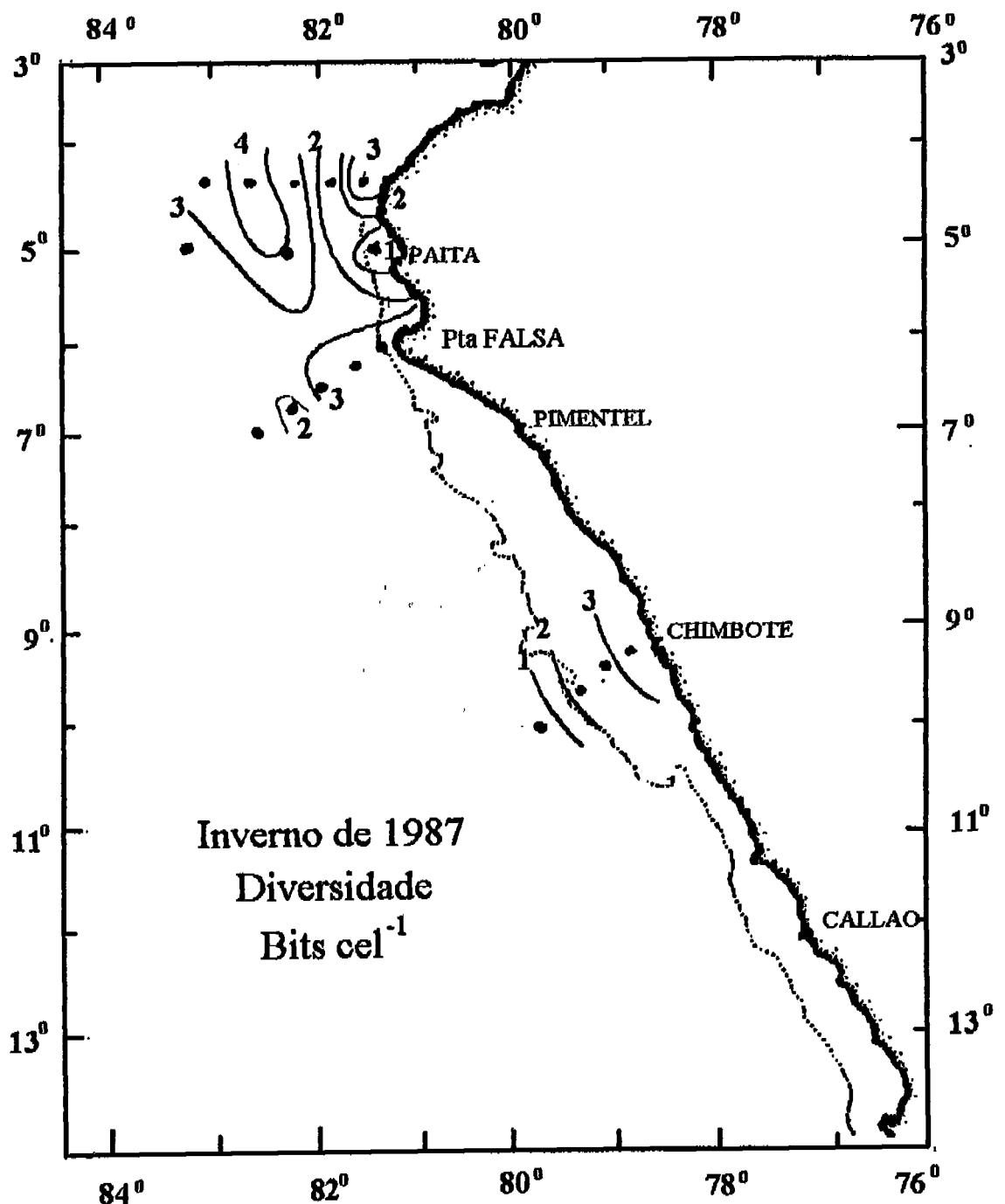


Figura 19: Distribuição superficial do índice de Shannon e Weaver ( $\text{bits cel}^{-1}$ ).

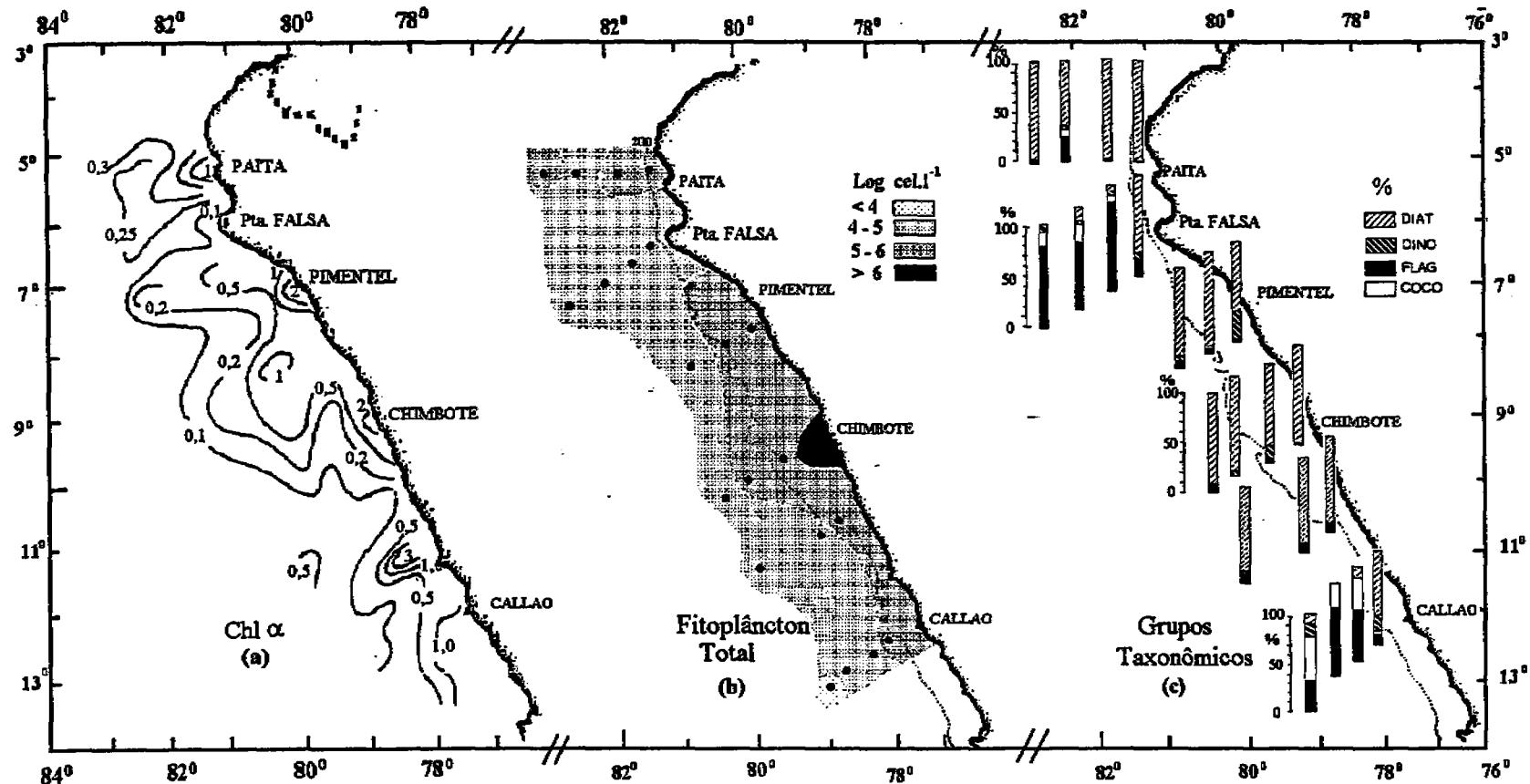


Figura 20: Distribuição superficial da (a) Clorofila  $\alpha$  ( $\mu\text{g l}^{-1}$ ), (b) Concentração celular do fitoplâncton ( $\log \text{cel l}^{-1}$ ) e (c) Dominância percentual dos principais grupos taxonômicos (%). Inverno de 1988.

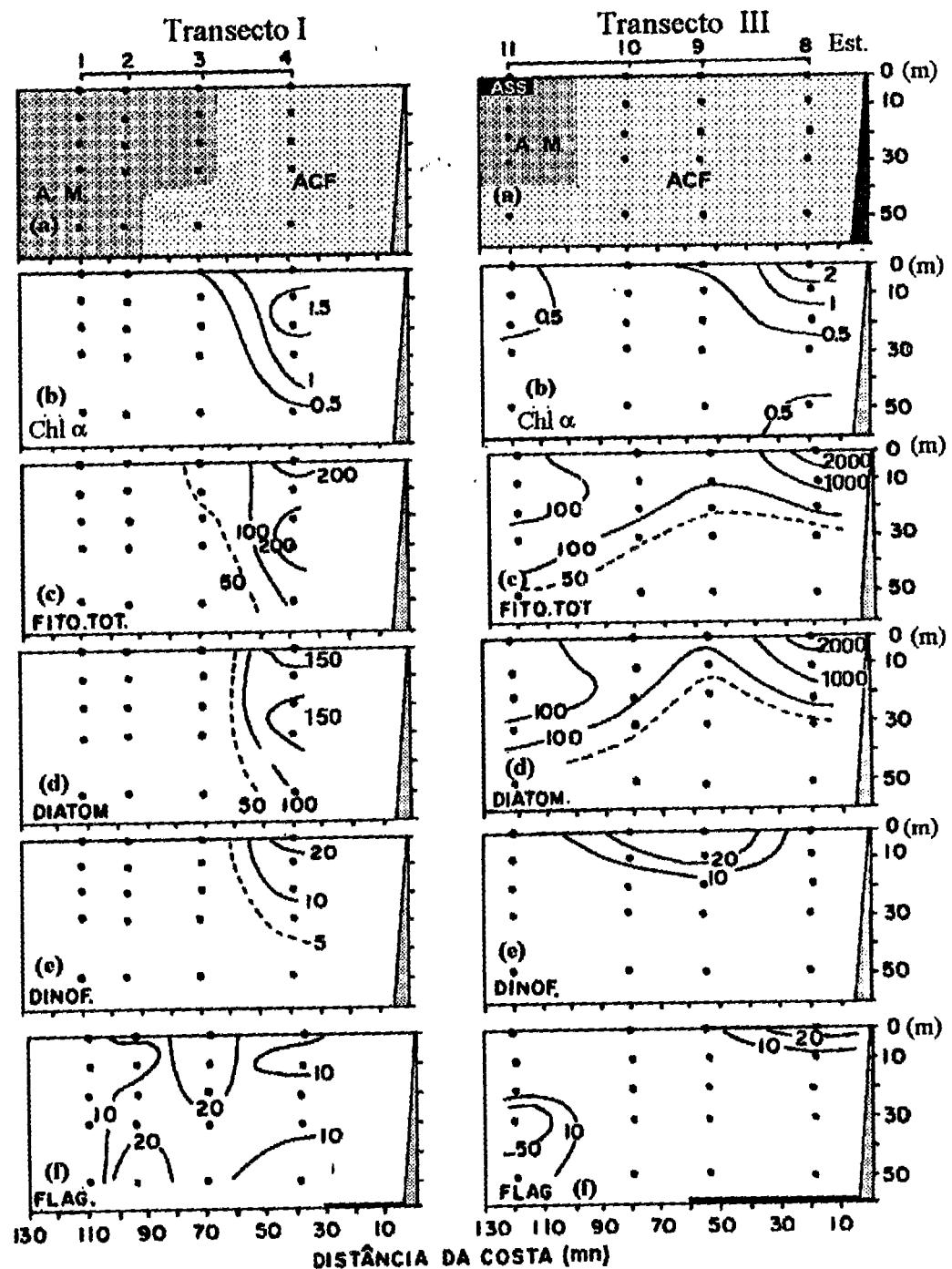


Figura 21 Distribuição vertical de (a)massas de água, (b) Clorofila  $\alpha$  ( $\mu\text{gl}^{-1}$ ), (c) Fitoplâncton total ( $10^3 \text{ cel l}^{-1}$ ), (d) Diatomáceas ( $10^3 \text{ cel l}^{-1}$ ), (e) Dinoflagelados ( $10^3 \text{ cel l}^{-1}$ ), (f) Flagelados ( $10^3 \text{ cel l}^{-1}$ ), nos Transectos I e III, Inverno de 1988. A linha grossa representa a largura da plataforma (para massas de água veja Fig. 12 e 14).

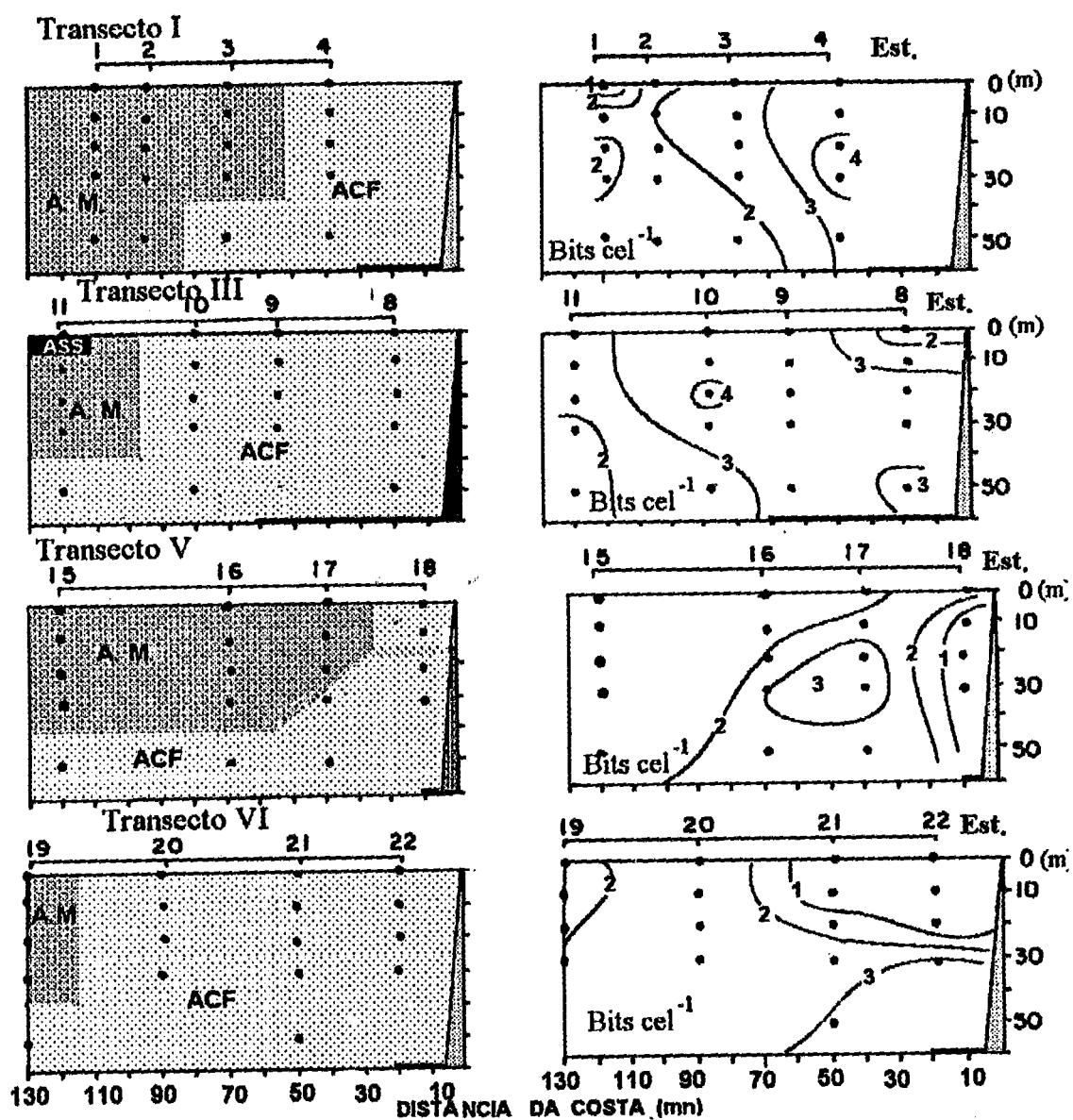
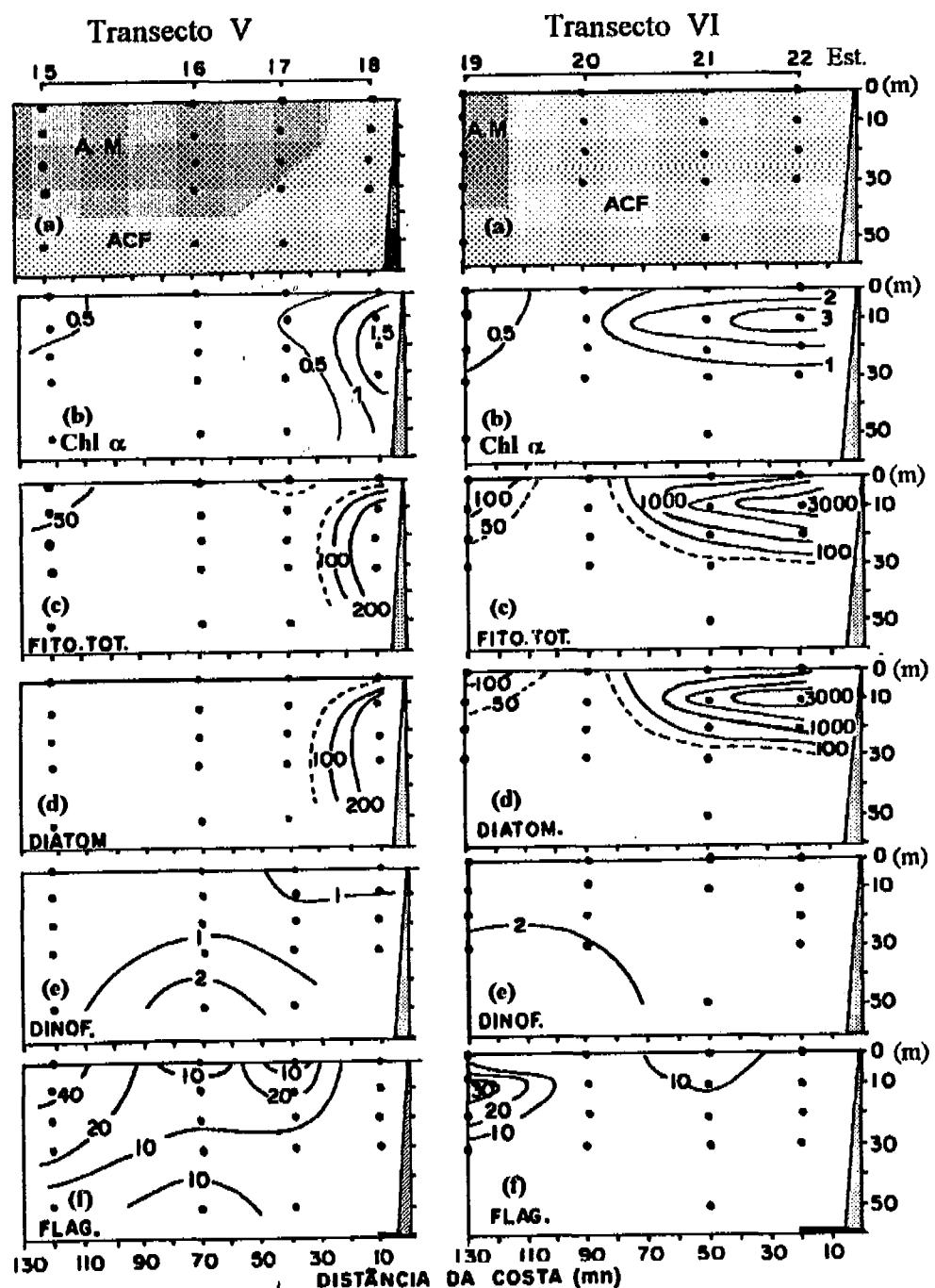
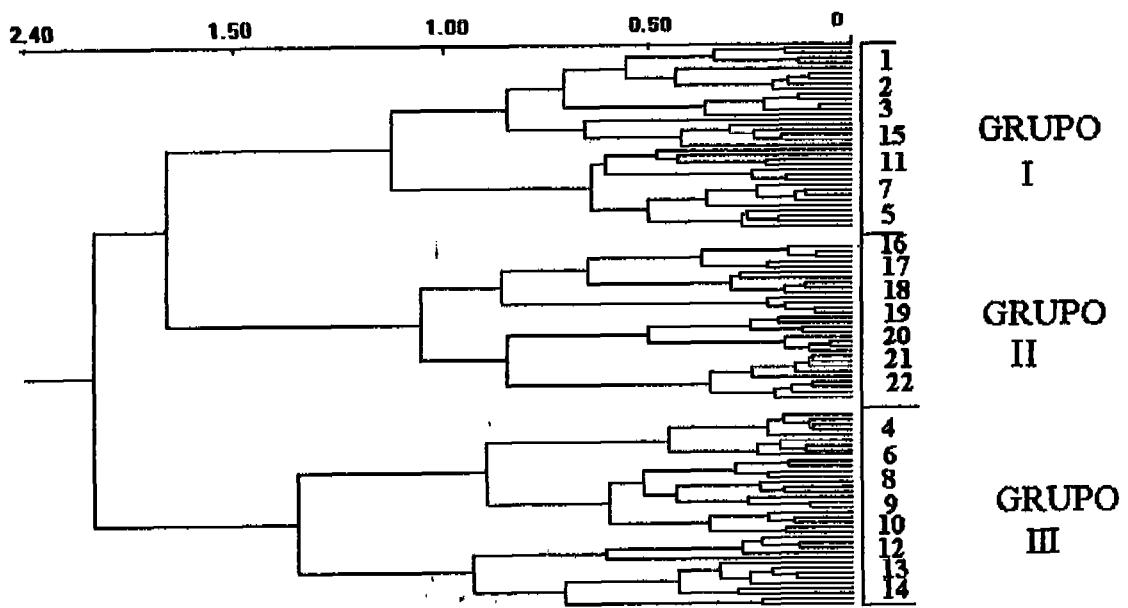


Figura 22: Distribuição vertical das massas de água e índice de Shannon e Weaver (bits cel<sup>-1</sup>) nos Transectos I, II, V e VI. Inverno de 1988.



**Figura 23** Distribuição vertical de (a) massas de água, (b) Clorofila  $\alpha$  ( $\mu\text{gl}^{-1}$ ), (c) Fitoplâncton total ( $10^3 \text{ cel l}^{-1}$ ), (d) Diatomáceas ( $10^3 \text{ cel l}^{-1}$ ), (e) Dinoflagelados ( $10^3 \text{ cel l}^{-1}$ ), (f) Flagelados ( $10^3 \text{ cel l}^{-1}$ ), nos Transectos V e VI, Inverno de 1988. A linha grossa representa a largura da plataforma (para massas de água veja Fig. 12, 14).



**Figura 24.** Dendrograma da análise de agrupamento (Bray Curtis) para as estações (modo Q), no inverno de 1988. Os algarismos romanos indicam os grupos formados.

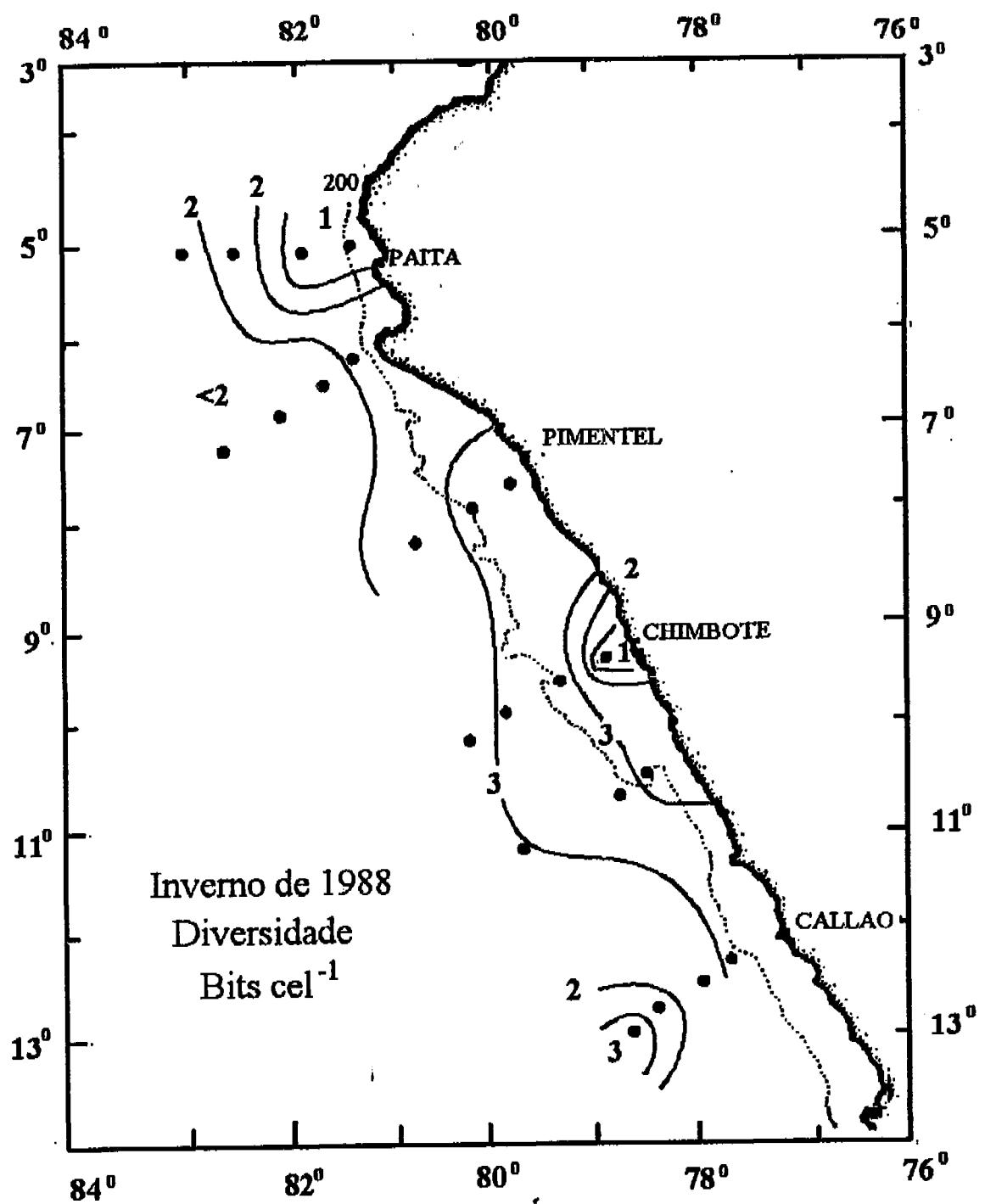


Figura 27. Distribuição superficial do índice de Shannon e Weaver ( $\text{bits cel}^{-1}$ )

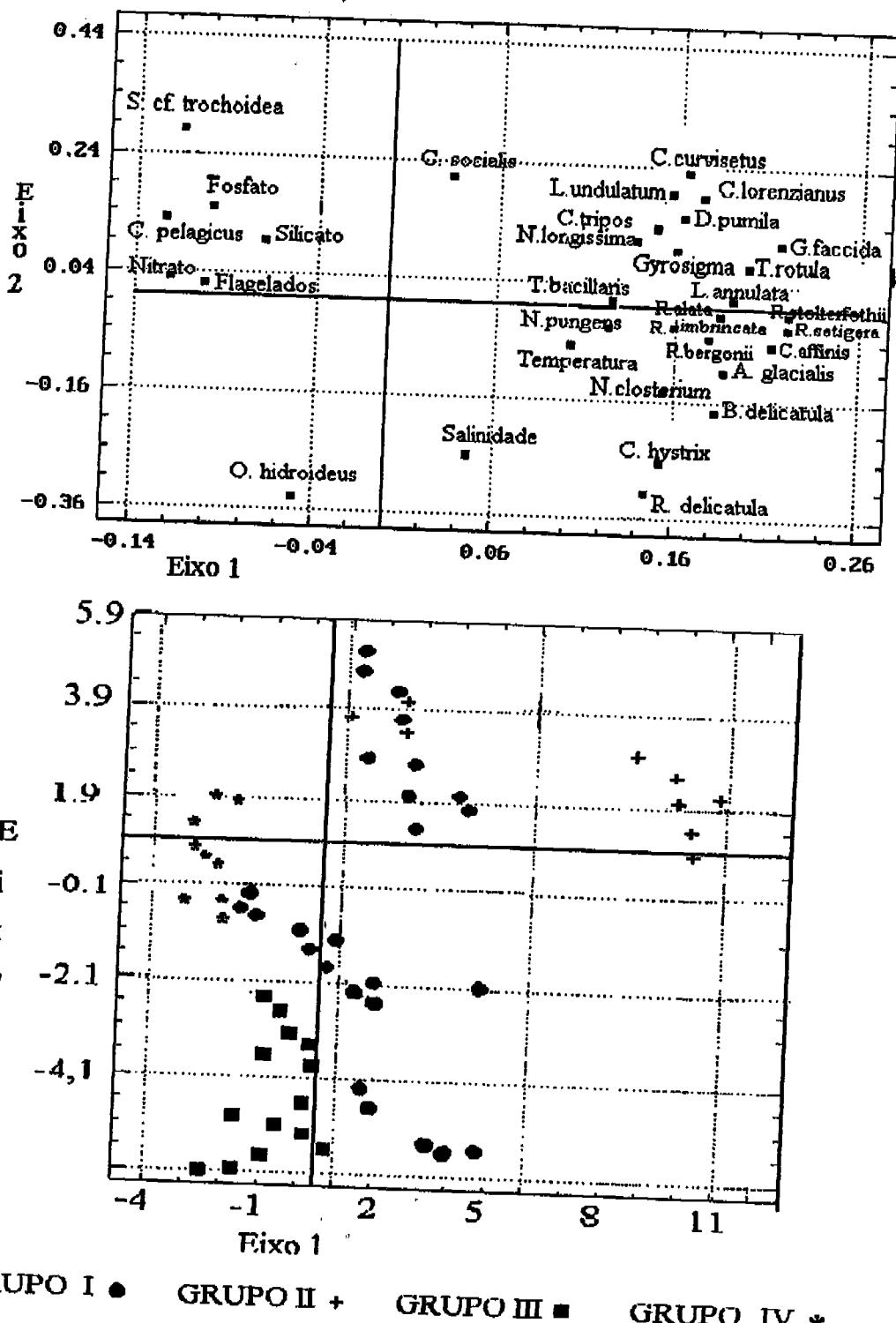


Figura 28. A. Representação gráfica dos pesos de cada variável (biótica e abiótica) e B. Representação gráfica das estações amostradas, no primeiro e segundo eixo da análise de componentes principais. Inverno de 1987.

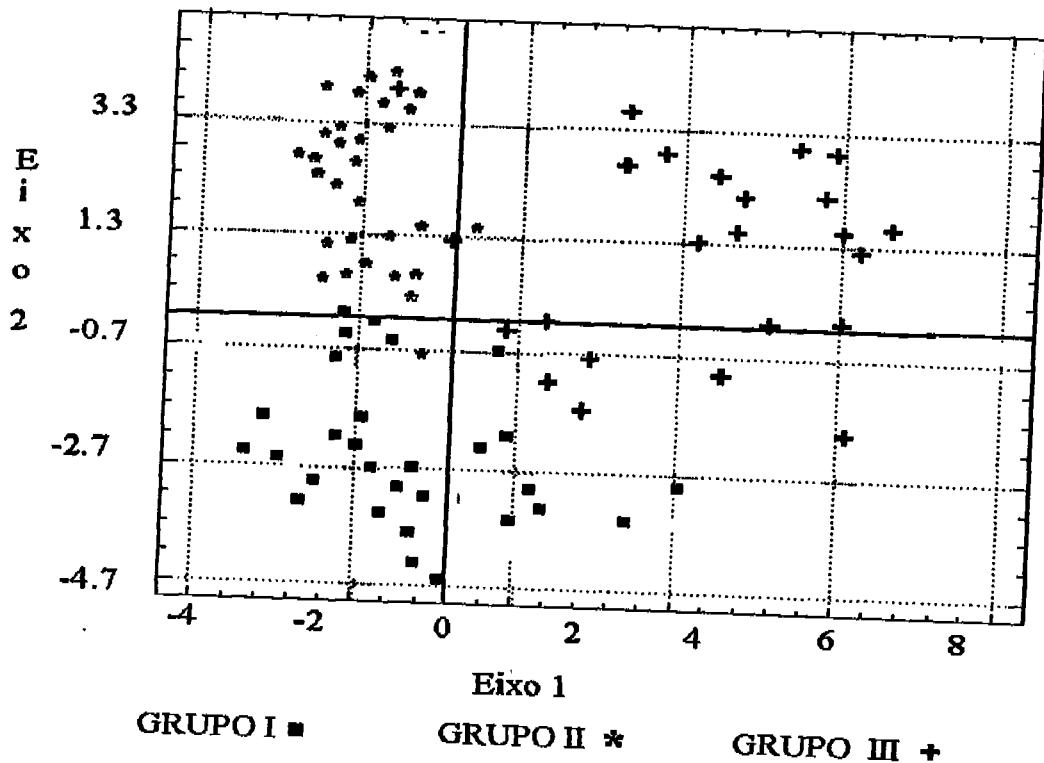
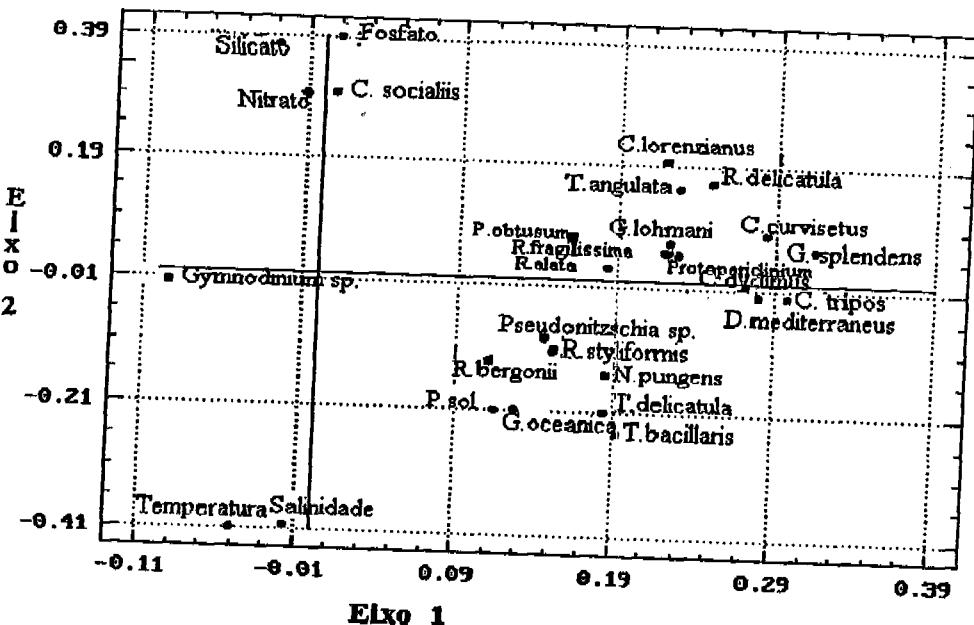
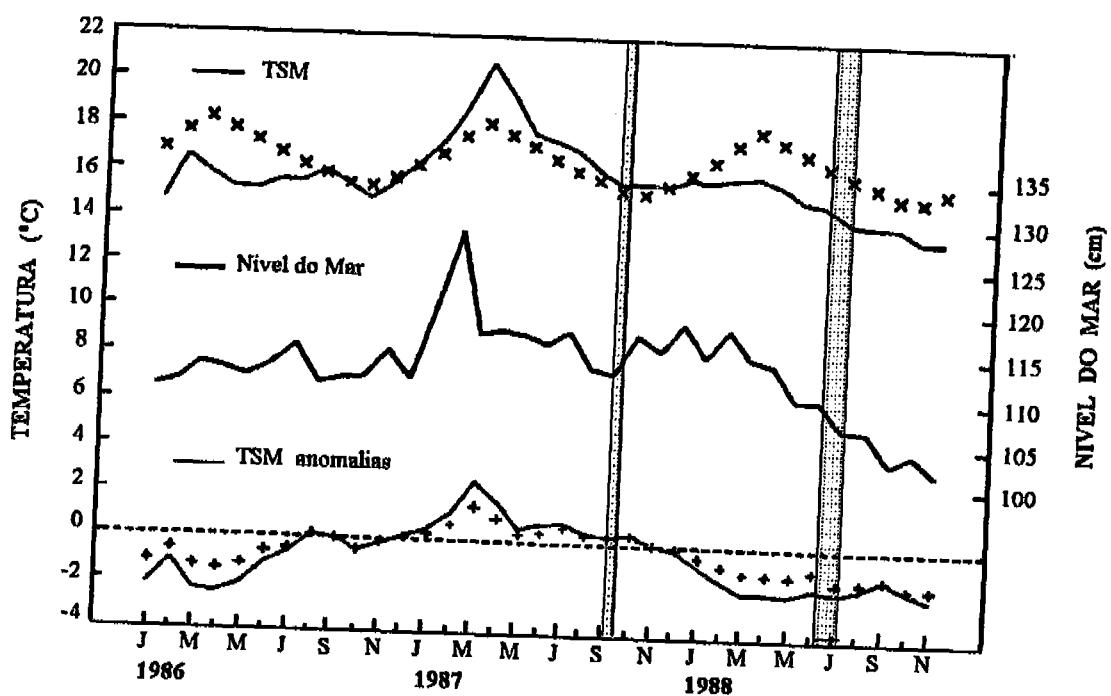


Figura 29. A. Representação gráfica dos pesos de cada variável (biótica e abiotica) e B. Representação gráfica das estações amostradas, no primeiro e segundo eixo da análise de componentes principais. Inverno de 1988.



**Figura 30** Média mensal do nível do mar, temperatura superficial (TSM) e anomalias da temperatura superficial do mar (TSM) aos 12° S. O símbolo (x) representa a média mensal da TSM para 39 anos. O símbolo (+) representa o desvio padrão das anomalias da TSM. As áreas sombreadas correspondem os períodos de estudo (inverno de 1987 e 1988). Fig. extraída de Tarazona(1990).

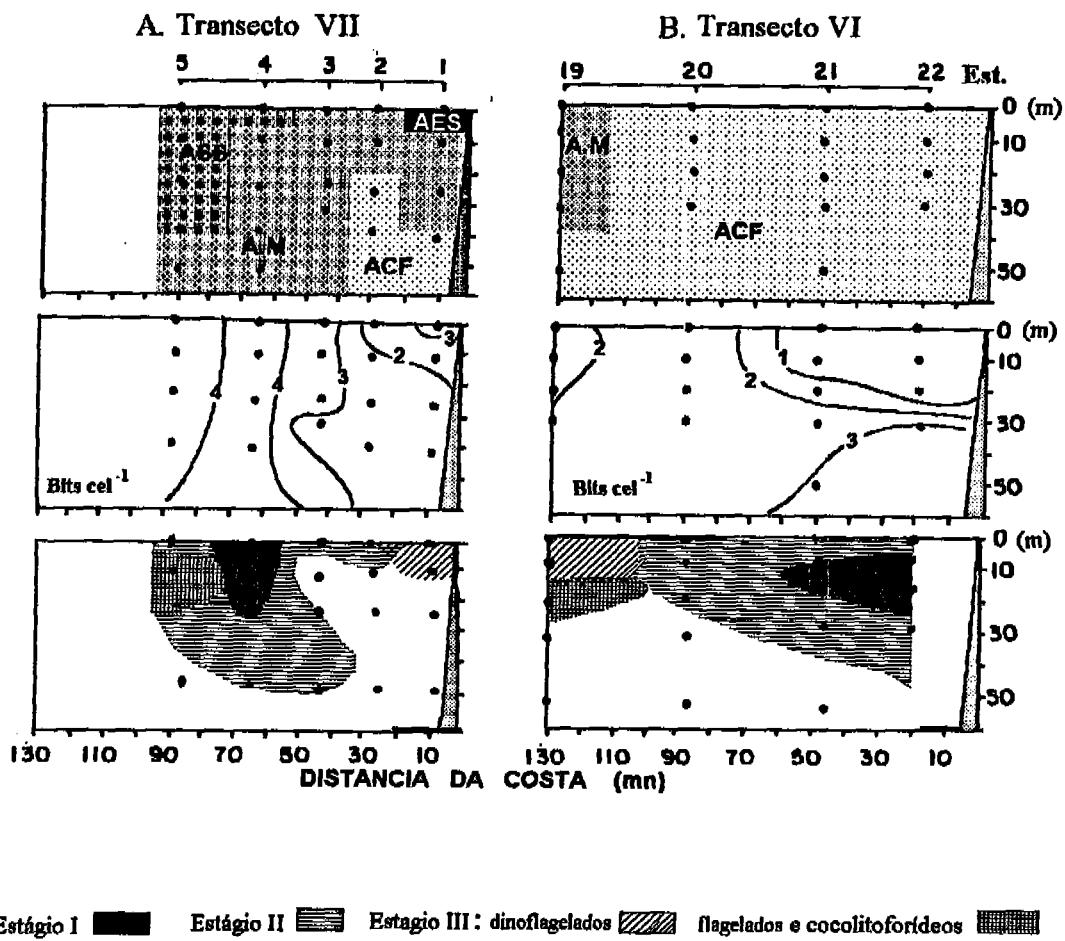


Figura 31. Esquematização dos mecanismos de (A) Sequência e (B) Sucessão, associado a massas de água e índice de diversidade, nos Transectos VII e VI nos Invernos de 1987 e 1988.

**Tabela 1 : Principais programas internacionais desenvolvidos no Peru, área geográfica e principais objetivos.**

PROGRAMAS	ÁREA GEOGRÁFICA	PRINCIPAIS OBJETIVOS
1. Programa Peruano-Ruso de Desarrollo da Pesqueria, pelo Instituto de Pesqueria e Oceanografia (VNIRO). 1972-1973.	04° - 18 ° S	Recursos pesqueiros
2. ESACAN. Institut für Meereskunde- Kiel e Instituto del Mar del Peru. IMARPE 1976.	05° S	Ecossistema de ressurgência
3. JOINT-II formando parte da CUEA (Coastal Upwelling Ecosystem Analysis) USA. 1976-1977.	10° - 15° S	Ecossistema de ressurgência
4. ICANE . Peru-Canada (Cooperative Research for the Anchoveta and its Ecosystem) 1977.	8 - 10° S	Recursos pesqueiros
5. PROCOPA. Peru-Alemanha. (Cooperative Programme Fisheries Research) 1979-1989.	04° - 18° S	Recursos pesqueiros e áreas costeiras
6. Peru-Rusia. Programa Multidisciplinario para o Desarrollo Pesqueiro 1989-1991.	04° - 18° S	Recursos pesqueiros

Tabela 2. Características das massas de águas superficiais nas costas do Peru (Zuta & Guillen, 1970).

MASSAS DE ÁGUA	TEMPERATURA °C	SALINIDADE (S)
Água Tropical Superficial (ATS)	21 a 28 °	< 34,5
Água Equatorial Superficial (AES)	18 a 25°	34,5 a 34,8
Água Subtropical Superficial (ASS)	18 a 25°	> 35,2
Água Costeira Fria (ACF).	< 17°	34,8 a 35,1

**TABELA 3.** Valores médios (x), mínimos (Min.) e máximos (Max) da temperatura (Temp), salinidade (Sal), concentração de nutrientes: nitrato (Nitra), silicato (Silic), fosfato (Fosf) e clorofila  $\alpha$  (Chl $\alpha$ ), para cada massa de água no Inverno de 1987 e 1988. (Dados de Vilchez *et al.*, 1988a).

		INVERNO 1987				INVERNO 1988		
		ACF n=50	AM n=71	ASS n=7	AES n=2	ACF n=91	AM n=59	ASS n=1
Temp. (°C)	x	<b>15,2</b>	<b>16,9</b>	<b>19,4</b>	<b>19,1</b>	<b>15,2</b>	<b>18,6</b>	<b>19,6</b>
	Min	13,8	14,9	18,6	19,17	13,44	17,03	
	Max	16,9	19,1	20,4	20,00	16,84	20,61	
Sal. (S)	x	<b>35,03</b>	<b>35,12</b>	<b>35,25</b>	<b>34,8</b>	<b>34,8</b>	<b>35,02</b>	<b>35,2</b>
	Min	34,89	34,9	35,21	34,87	34,7	34,82	
	Max	35,1	35,28	35,28	34,89	35,0	35,2	
Fosf. ( $\mu$ M)	x	<b>2,1</b>	<b>1,6</b>	<b>1,45</b>	<b>1,37</b>	<b>2,0</b>	<b>1,18</b>	<b>1,34</b>
	Min	1,64	0,62	0,62	1,02	1,22	0,53	
	Max	3,93	2,3	2,42	1,72	3,43	2,0	
Silic. ( $\mu$ M)	x	<b>17,2</b>	<b>12,3</b>	<b>11,4</b>	<b>18,6</b>	<b>19,43</b>	<b>5,0</b>	<b>3,9</b>
	Min	4,2	4,4	8,4	16,7	3,5	1,1	
	Max	29,9	22,2	16,8	20,5	34,1	12,5	
Nitra. ( $\mu$ M)	x	<b>16,5</b>	<b>13,2</b>	<b>11,3</b>	<b>8,56</b>	<b>22,9</b>	<b>10,05</b>	<b>7,5</b>
	Min	7,15	8,7	9,08	7,4	1,6	0,74	
	Max	25,38	24,0	11,1	9,72	28,1	18,22	
Chl $\alpha$ ( $\mu$ g l $^{-1}$ )	x	<b>0,4</b>	<b>0,5</b>	<b>0,08</b>	<b>0,04</b>	<b>0,76</b>	<b>0,9</b>	<b>0,82</b>
	Min	0,01	0,04	0,04	0,04	0,05	0,07	
	Max	3,2	3,4	0,1	0,04	3,82	1,2	

**Tabela 4 Espécies e/ou gêneros identificados de fitoplâncton. O símbolo (\*)e (f), representam as espécies observadas no inverno de 1987e 1988, respectivamente.**

**DIATOMÁCEAS CÉNTRICAS**

f\**Actinocyclus* sp.  
 f\**Actinptychus undulatus* (BAILEY) RALFS in PRITCHARD RALFS  
 f\**Bacteriastrum hyalinum* LAUDER  
 f\**Bacteriastrum delicatulum* (CLEVE)  
 f\**Cerataulina pelagica* (CLEVE) HENDEY (= *C. bergenii*)  
 f\**Chaetoceros affinis* (LAUDER)  
 f\**C. atlanticus* CLEVE  
 \**C. brevis* SCHÜTT  
 f\**C. coarctatus* LAUDER  
 \**C. concavicornis* MANGIN  
 f\**C. compressus* LAUDER  
 \**C. curisetus* (CLEVE)  
 f\**C. danicus* (CLEVE)  
 f\**C. debilis* (CLEVE)  
 f\**C. didymus* EHRENBERG  
 f\**C. gracile* SCHÜTT  
 \**C. holsaticum* SCHÜTT  
 \**C. laciniatus* SCHÜTT  
 f\**C. lorenzianus* GRUNOW  
 f\**C. peruvianus* BRIGHTWELL  
 f\**C. socialis* LAUDER  
 f\**Chaetoceros* sp.  
 f\**Coretron hystrix* CASTRACANE  
 f\**Coscinodiscus* sp.  
 \**C. centralis* EHRENBERG  
 \**C. perforatus* EHRENBERG  
 \**Cyclotella tesellata* KÜTZING  
 f\**Dactyliosolen mediterraneus* PERAGALLO  
 f\**Detonula pumila* (CASTRACANE) SCHÜTT  
 (= *Scroederella delicatula*)  
 f\**Ditylum brighthwelli* (T. West) GRUNOW  
 f\**Eucampia cornuta* (CLEVE) GRUNOW

**DIATOMÁCEAS PENADAS**

\**Achnanthes longipes* AGARDH  
 f\**Amphiprora* sp.  
 f\**Amphora* sp.  
 f\**Asterionellopsis glacialis* (CASTRACANE)  
 ROUND in ROUND, CRAWFORD & MANN

f\**Eucampia zodiacus* EHRENBERG  
 f\**Guinardia flaccida* (CASTRACANE)  
 PEREAGALLO  
 f\**Hemiaulus sinensis* EHRENBERG  
 f\**Lauderia annulata* (CLEVE)  
 f\**Leptocylindrus danicus* CLEVE  
 f\**Lithodesmium undulatum* EHRENBERG  
 f\**Paralia sulcata* (EHRENBERG) CLEVE  
 (= *Melosira sulcata*)  
 f\**Planktoniella sol* (Wallich) SCHUTT  
 f\**Roperia tessellata* GRUNOW  
 f\**Rhizosolenia acuminata* (PERAGALLO)  
 f\**R. alata* BRIGHWELL  
 f\**R. alata v. indica* (PERAGALLO)  
 OSTENFELD  
 f\**R. bergenii* PERAGALLO  
 f\**R. delicatula* CLEVE  
 f\**R. fragilissima* BERGON  
 f\**R. imbricata* BRIGHWELL  
 f\**R. robusta* NORMAN  
 f\**R. setigera* BRIGHWELL  
 f\**R. styliformis* BRIGHWELL  
 f\**R. stolterfothi* PERAGALLO  
 f\**Rhizosolenia* sp.  
 \**Odontella longicurvis* (GREVILLE)  
 f\**Skeletonema costatum* (GREVILLE) CLEVE  
 f\**Stephanopyxis turris* (GREVILLE & ARNOTT)  
 RALFS  
 f\**Thalassiosira minima* GAARDER  
 f\**T. angulata* (Gregory) HASLE  
 f\**T. angusta-lineata* A. SCHIMIDT  
 f\**T. mendiolana* HASLE  
 f\**T. subtilis* (OSTENFELD) GRAN  
 f\**T. rotula* MEUNIER

f\**Oxytoxum oxytoxoides* STEIN  
 f\**Pyrophacus horologicum* STEIN  
 f\**P. horologicum steinii* STEIN  
 f\**Podolampas bipes* STEIN  
 f\**P. palmipes* STEIN

*continuação.....*

- f\**Grammatophora marina* EHRENBERG  
 f\**Gyrosigma* sp  
 f\**Navicula* sp.  
 f\**Nitzschia closterium* (EHRENBERG) Wm.  
*\*Nitzschia delicatissima* CLEVE (=  
*Pseudonitzschia delicatissima*)  
 f\**N. longissima* GRUNOW  
 f\**N. pungens* CLEVE  
 f\**Pleurosigma* sp  
*\*Pseudoeunotia dolilolum* (WALLICH) GRUNOW  
 f*Synedra humboldti* BAILEY  
 f\**Thalassionema bacillaris*  
 f\**T. nitzschioides* (GRUNOW) Van Heurck  
 f*Thalassiothrix delicatula* CUPP  
 f*T. longissima* CLEVE & GRUNOW  
*\*T. mediterranea* PAVILLARD  
**SILICOFLAGELADOS**  
 \**Ceratium azoricum* CLEVE  
 f\**C. furca* EHRENBERG  
 f*C. fusus v. fusus* (EHRENBERG) DUJARD  
*\*C. massiliense* (GOURRET) JÖRGENSEN  
 f\**C. tripos* (MÜLLER) NITZSCH  
 f\**Dinophysis acuminata* CLAPAREDE &  
 LACHMANN  
 f\**D. caudata* KOFOID & SKOGSBERG  
 f\**D. rotundata* CLAPAREDE &  
 LACHMANN  
*D. doryphorum* KOFOID  
*D. ovum* SCHÜTT  
*D. tripos* JÖRGENSEN  
*\*Diplopsalis asymmetrica* (MANGIN)  
 SCHILLER  
*\*Gonyaulax monilata* PAVILLARD  
*\*G. polygramma* STEIN  
*\*Gymnodinium* sp.  
 f*G. splendens* LEBOUR  
 f*G. lohmani* LOHMANN  
*fGyrodinium* sp.  
*fKofoidinium velleloides* PAVILLARD
- FLAGELADOS.**  
*\*Leucocryptus marina* (BRAARUD) BUTCHER  
 f\**Eutreptiella gymnastica* SCHILLER

- f\**Prorocentrum micans* EHRENBERG  
 f*P. gracile* SCHÜTT  
*fProtoperidinium conicum* (GRAN) OSTENF. &  
 SCHIMDT  
 f*P. crassipes* KOFOID  
 f*P. divergens* EHRENBERG  
 f*P. excentricum* PAULSEN  
 f\**P. granii* OSTENFELD  
 f*P. leonis* PAVILLARD  
 f*P. longispinum* KOFOID  
 f*P. mendiolae*  
 f\**P. depressum* BAILEY  
 f\**P. minutum* KOFOID  
*\*P. globulus* STEIN  
*\*P. globulus* var. *quarnerense* SCHRÖDER  
 f\**P. obtusum* KARSTEN  
 f*P. oceanicum* VANHÖFFEN  
 f\**P. pellucidum* (BERCH) SCHÜTT  
 f*P. pedunculatum* (SCHÜTT) JÖRGENSEN  
 f*P. pentagonum* GRAN  
 f*P. steinitzii* JÖRGENSEN  
*\*Pyrocysts lunula* SCHÜTT  
 f*Scrippsiella cf. trochoidea* (STEIN)  
 LEMMERMAN  
*fNoctiluca miliaris* LAMARCK  
**COCOLITOFORÍDEOS**  
 f*Acanthoeca quattrospina* LOHMANN  
 f*Calciosolenia murrayi* (SCHLAUDER)  
 HALLDAL & MARKALI (= *C. sinuosa*)  
 f*Coccolithus pelagicus* (WALLICH) SCHILLER  
 f*Emiliania huxleyi* (LOHMANN)  
 KAMPTNER (= *Coccolithus huxleyi*)  
 f*Gephyrocapsa oceanica* (KAMPTNER)  
 GRINDLEY & TAYLOR  
 f*Gephyrocapsa pelagica* (KAMPTNER)  
 f*Halopappus adriaticus* SCHILLER  
*\*Michaelsarsia elegans* SCHILLER  
 f*Ophiaster hydroideus* (LOHMANN) MANTON  
 & OATES  
 f*Pontosphaera* sp  
 f*Syracosphaera pulchra* (LOHMANN)  
 LOEBLICH & TAPPAN  
 f*Syracosphaera* sp

**Tabela 5.** Concentração celular das Diatomáceas Cêntricas (CENT.), Penadas (PENA), Diatomáceas Totais (DIAT.T), Silicoflagelados (SILIC), Dinoflagelados (DINO), Cocolitoforídeos (COCOL), Flagelados (FLAG), e Fitoplâncton Total (FIT.T), nas diversas estações e profundidades, no Inverno de 1987.

EST.	PROF (m)	CEN (cel l <sup>-1</sup> )	PENA (cel l <sup>-1</sup> )	DIAT. T (cel l <sup>-1</sup> )	SILIC (cel l <sup>-1</sup> )	DINO (cel l <sup>-1</sup> )	COCOL (cel l <sup>-1</sup> )	FLAG (cel l <sup>-1</sup> )	FIT.T (cel l <sup>-1</sup> )
1	0	1260	540	1800	40	1480	0	500	3820
	10	40	3440	3480	0	420	0	0	3900
	25	140	1300	1440	40	80	0	0	1560
	40	420	1240	1660	40	0	500	0	2200
	60	700	1050	1750	0	0	0	0	1750
	80	380	260	640	0	0	0	0	640
	0	0	16700	16700	0	0	500	0	17200
2	10	80	6260	6340	0	80	0	0	6420
	25	40	3920	3960	40	120	0	500	4620
	40	200	2180	2380	0	0	0	0	2380
	80	120	400	520	0	0	0	0	520
	0	720	2280	3000	40	480	0	0	3520
3	10	1140	3260	4400	40	560	0	0	5000
	20	1340	3540	4880	100	0	0	0	4980
	30	10520	3980	14500	40	0	0	0	14540
	80	1680	1920	3600	0	0	0	0	3600
4	0	51100	23860	74960	0	240	2500	0	77700
	10	75620	18600	94220	40	60	1500	0	95820
	25	59700	15960	75660	0	0	1000	0	76660
	40	8060	7360	15420	0	0	500	0	15920
	80	1360	880	2240	0	0	0	0	2240
5	0	19200	660	19860	0	0	0	0	19860
	10	13680	7480	21160	40	500	4000	0	25700
	25	7320	4660	11980	80	0	5500	0	17560
	40	3660	8760	12420	80	0	5000	0	17500
	80	440	1100	1540	0	0	0	0	1540
8	0	283460	2340	285800	80	0	4500	0	290380
	10	128140	2660	130800	0	0	5000	0	135800
	30	384400	4040	388440	720	0	6400	0	395560
	50	10820	1380	12200	40	0	2000	0	14240
	98	540	360	900	0	0	0	0	900
	0	77460	21560	99020	0	380	7500	0	106900
	10	71020	10920	81940	0	180	4500	0	86620
7	20	126720	37385	164105	0	160	3500	0	167765
	30	164200	42760	206960	60	120	3000	0	210140
	50	60620	5340	65960	0	0	7000	0	72960

*continua...*

*continuação...*

	0	4000	2320	6320	0	0	0	6320
	10	1990	1520	3510	40	40	4500	0
	20	1135	1340	2475	10	0	0	2485
6	30	860	730	1590	0	0	5500	0
	50	130	225	355	0	0	3000	0
	90	120	0	120	40	0	500	0
	0	6660	8380	15040	320	40	13500	0
9	10	21280	28980	50260	800	240	28500	0
	20	19070	12780	31850	750	0	23250	0
	30	19780	6400	26180	720	40	20900	0
	0	176420	34180	210600	1240	0	64500	81500
10	10	1327770	97960	1425730	2580	0	49500	1000
	20	1566370	72580	1638950	2240	0	35200	750
	30	492160	27880	520040	1540	0	4700	500
	50	111640	6820	118460	200	0	800	0
	0	304160	183300	487460	800	240	123000	33000
11	10	201220	134400	335620	640	160	119000	22500
	30	98740	84800	183540	280	0	51580	9000
	50	81860	42120	123980	120	140	17500	4000
	0	325640	16000	341640	280	660	92000	3500
12	10	466140	25580	491720	100	660	119000	11000
	20	342775	23180	365955	60	270	122400	7500
	30	135040	17800	152840	0	120	52500	0
	0	195820	28040	223860	420	160	16500	0
13	10	93300	14820	108120	320	0	11600	0
	30	5040	6260	11300	200	40	6500	0
	50	880	2120	3000	80	0	1000	0
	0	160240	43600	203840	100	2520	0	0
18	10	64920	13420	78340	0	1080	0	0
	20	35060	5140	40200	0	745	0	0
	30	6460	1840	2980	0	40	0	0
	0	70420	0	70420	0	12000	18000	2500
17	10	57520	0	57520	0	3500	28000	1000
	20	56780	0	56780	0	3200	28950	2200
	30	31320	0	31320	40	540	18000	2500
	0	25000	0	25000	0	6500	20000	5000
16	10	9200	1500	10700	0	4640	10000	2500
	30	6720	680	7400	0	2380	8000	1000
	50	2820	160	2980	0	520	1500	500
	0	2980	0	2980	0	240	12400	0
15	10	8660	720	9380	0	160	6500	0
	20	5400	1120	6520	0	80	3500	0
	30	2970	1280	4250	0	155	2200	0
	50	1720	1780	3500	160	240	1000	0
								4900

**Tabela. 6** Valores médio (x), mínimos (Min.) e máximos (Max.) da Temperatura (Temp), Salinidade(Sal) e concentração de Nitrato (Nitra), Silicato (Silic) e Fitoplâncton Total (Fit.T) em cada grupo formado com índice de Bray Curtis, Inverno 1987.

		Temp. (°C)	Sal (S)	Nitra (μM)	Silic (μM)	FitoT (cel $10^3l^{-1}$ )
	x	<b>17,5</b>	<b>35,12</b>	<b>12,9</b>	<b>15,65</b>	<b>26,253</b>
<b>GRUPO I</b>	Min	15,4	34,87	7,4	4,0	520
	Max	20,4	35,28	24	20,2	395,560
<b>GRUPO II</b>	x	<b>17,1</b>	<b>35,05</b>	<b>12,1</b>	<b>11,8</b>	<b>92,558</b>
	Min	14,5	34,89	7,15	4,2	2,240
<b>GRUPO III</b>	Max	18,8	35,21	25,38	29,9	240,940
	x	<b>16,8</b>	<b>35,11</b>	<b>14,6</b>	<b>12,9</b>	<b>449,834</b>
<b>GRUPO IV</b>	Min	14,1	35,03	9,27	5,20	28,900
	Max	18,1	35,16	19,7	20,2	1 677,140
	x	<b>16,0</b>	<b>34,90</b>	<b>16,6</b>	<b>16,2</b>	<b>48,717</b>
	Min	13,8	34,94	10,17	6,2	4,900
	Max	17,9	34,98	21,92	26,6	206,600

**Tabela 7.** Concentração celular das Diatomáceas Cêntricas (CENT.), Penadas (PENA), Diatomáceas Totais (DIAT.T), Silicoflagelados (SILIC), Dinoflagelados (DINO), Cocolitoforídeos (COCOL), Flagelados (FLAG), e Fitoplâncton Total (FIT.T), nas diversas estações e profundidades, no Inverno de 1988.

ESTA.	PROF (m)	CENT (cel l <sup>-1</sup> )	PENA (cel l <sup>-1</sup> )	DIAT. T (cel l <sup>-1</sup> )	SILIC (cel l <sup>-1</sup> )	DINO (cel l <sup>-1</sup> )	COCOL (cel l <sup>-1</sup> )	FLAG (cel l <sup>-1</sup> )	FIT.T (cel l <sup>-1</sup> )
1	0	320	300	620	0	680	2500	1500	5300
	10	60	620	680	0	1220	4500	14500	20900
	20	440	1880	2320	0	640	6000	6500	15460
	30	320	2680	3000	0	660	6958	7500	18118
	50	420	15120	15540	0	80	1000	6000	22620
	0	135	40	175	0	80	5475	14000	19730
2	10	65	100	165	0	500	7602	6300	14567
	20	65	80	145	0	540	9000	17000	26685
	30	12	120	132	0	2000	6000	15500	23632
	50	40	360	400	0	540	7000	23500	31440
	0	855	6480	7335	0	40	21500	33000	61875
3	10	840	1320	2160	0	400	24000	30100	56660
	20	1160	1280	2440	0	1040	17000	28500	48980
	30	1495	1000	2495	0	1500	13000	19500	36495
	50	920	640	1560	0	0	4000	11500	17060
	0	79860	77800	157660	0	39240	16500	16500	229900
4	10	39340	108800	148140	0	14660	18000	7000	187800
	20	89560	99380	188940	40	11540	8140	11000	219660
	30	99740	80020	179760	0	6900	14500	12000	213160
	50	89060	11300	100360	0	2780	1500	2000	106640
	0	56900	272160	329060	520	4440	6000	21500	361520
6	10	97020	465800	562820	260	2380	27000	27700	620360
	20	97800	318900	416700	120	1720	13300	19000	450840
	30	31900	202920	234820	0	2340	6500	3500	247160
	50	1835	3500	5335	0	2500	1000	5500	14335
	0	18680	30320	49000	0	1980	0	5500	56480
7	10	24200	15360	39560	0	1060	17500	9500	67620
	20	14700	26980	41680	100	760	9400	7400	59340
	30	25660	15080	40740	0	660	3500	7000	51900
	50	1580	3500	5080	0	360	1500	3500	10440
	0	40280	39340	79620	500	680	1500	6500	88800
5	10	45460	70280	115740	320	1160	47000	10000	174220
	20	20280	30980	51260	0	1000	24500	5500	82260
	30	8440	10180	18620	0	700	1000	3000	23320
	50	1820	2660	4480	0	0	0	1500	5980
	0	421045	1895580	2316625	0	2160	1000	28000	2347785
8	10	421560	1004360	1425920	0	3860	5000	9000	1443780
	20	197980	14320	212300	0	1820	3240	5000	222360
	30	27965	4240	32205	0	860	500	4000	37565
	50	4535	480	5015	40	540	0	5500	11095
	0	142065	10140	152205	80	23300	1000	9500	186085
9	10	72900	5060	77960	0	28160	500	3000	109620
	20	43100	3160	46260	0	3720	500	2000	52480
	30	15180	1540	16720	40	540	500	4500	22300
	50	3660	160	3820	0	200	240	1500	5760
	0	364000	33100	397100	80	24280	0	1500	422960
10	10	400960	18920	419880	0	15200	1000	4500	440580
	20	102980	16580	119560	0	3060	0	3500	126120
	30	49140	3400	52540	0	640	0	2500	55680
	50	4020	11380	15400	0	120	0	1500	17020
	0	25180	58140	83320	40	1000	2000	5500	91860
11	10	7300	46580	53880	0	540	1000	3000	58420
	20	10240	33420	43660	0	240	500	7400	51800
	30	2160	144740	146900	360	240	4500	77500	229500
	50	560	28800	29360	0	40	500	20000	49900
	0	69360	1620	70980	300	4300	0	6500	82280

*continuação.*

ESTA.	PROF	CEN (m)	PEN (cel l <sup>-1</sup> )	DIAT. T (cel l <sup>-1</sup> )	SILI (cel l <sup>-1</sup> )	DINOF (cel l <sup>-1</sup> )	COCOL (cel l <sup>-1</sup> )	FLAG (cel l <sup>-1</sup> )	FIT.T (cel l <sup>-1</sup> )
12	10	28750	990	29740	0	600	0	7000	37340
	20	30180	250	30430	40	1180	0	3400	35050
	30	46460	445	46905	0	2320	0	3000	52225
	50	3540	12	3552	0	0	0	0	3552
	0	153880	85840	239720	280	1800	4000	14000	259800
	10	33900	48190	82090	0	2200	2500	9500	96290
13	20	68520	27620	96140	500	6740	1250	8600	113230
	30	13400	5800	19200	0	1200	750	75	21225
	50	1700	240	1940	0	400	0	0	2340
	0	204420	4700	209120	500	86520	1000	6000	303140
	10	120780	21960	142740	80	49440	1000	9500	202760
	20	150420	39120	209540	280	21460	1500	4500	237280
14	30	44680	10500	55180	0	7100	1500	3000	66780
	0	320	1790	2110	100	1040	8000	47000	58250
	10	1105	1480	2585	80	1580	9000	43500	56745
	20	1252	1480	2732	120	1040	5500	31000	40392
	30	795	15500	16295	80	1000	1500	21500	40375
	50	37	740	777	0	500	500	3500	5277
15	0	1245	390	1635	540	135	2500	8500	13310
	10	2567	1270	3837	490	670	2200	15350	22547
	20	10613	1620	12235	200	540	1500	17000	31475
	30	1968	680	2648	140	1580	1500	4000	9868
	50	735	220	955	220	3000	7500	14000	25675
	0	2360	760	3120	580	1500	3500	44500	53200
16	10	5841	2620	8461	240	660	6000	26500	41861
	20	3260	7180	12440	800	2200	2000	14500	31940
	30	1615	3000	4615	280	1260	500	4000	10655
	50	395	680	1075	120	620	500	2500	4815
	0	4692	12560	17252	60	1220	0	4500	23032
	10	237805	20060	257865	0	1080	0	5000	263945
17	20	270659	12060	282719	0	540	0	7800	291059
	30	212255	980	213235	0	40	0	4300	217575
	0	1270	143500	144770	300	1180	500	6000	152750
	10	3235	75220	78455	40	1320	1000	39500	120315
	20	2505	42552	45057	0	1580	1000	21400	69037
	30	2675	25000	27675	0	4040	2000	2500	36215
18	0	1140	15140	16280	0	805	2000	6000	25085
	10	1015	24560	25575	0	540	3000	5000	34115
	20	710	12140	12850	0	1040	1500	2500	17890
	30	360	4580	4940	0	2540	1000	8000	16480
	0	586932	5040	591972	0	500	2500	11500	606472
	10	2433835	62880	2496715	40	1080	1000	12000	2510835
19	20	124595	16580	141175	0	1000	500	2500	145175
	30	19440	6720	26160	0	520	1000	6000	33680
	50	1440	3160	4600	0	1500	1500	1500	9100
	0	630235	3840	634075	0	3500	740	8500	646815
	10	3882360	2660	3885020	0	1000	500	2500	3889020
	20	1538828	620	1539448	80	2000	1000	5500	1548028

**Tabela 8 . Valores médios, mínimos (Min.) e máximos (Max) da temperatura (Temp), Salinidade(Sal) e concentração de Nitrato(Nitra), Silicato(Silic) e Fitoplâncton Total (Fit.T) em cada grupo formado com índice de Bray Curtis, Inverno 1988.**

		Temp. °C	Sal (S)	Nitra (μM)	Silic (μM)	Fit.T (cel l <sup>-1</sup> )
<b>GRUPO I</b>	x	<b>19,12</b>	<b>35,08</b>	<b>8,50</b>	<b>4,24</b>	<b>52 10<sup>3</sup></b>
	Min	15,65	34,8	0,74	1,10	3552
	Max	20,61	35,2	25,82	17,0	303 10 <sup>3</sup>
<b>GRUPO II</b>	x	<b>16,42</b>	<b>34,80</b>	<b>20,6</b>	<b>15,5</b>	<b>35 10<sup>3</sup></b>
	Min	14,77	34,80	13,76	6,20	4815
	Max	18,80	34,96	26,31	30,9	3 10 <sup>6</sup>
<b>GRUPO III</b>	x	<b>16,60</b>	<b>34,9</b>	<b>13,7</b>	<b>9,90</b>	<b>2 10<sup>6</sup></b>
	Min	14,71	34,8	1,05	1,90	2340
	Max	19,00	35,07	25,08	25,7	2 10 <sup>6</sup>

Tabela 9: Valores dos coeficientes de correlação simples entre as variáveis no Inverno de 1987, Profundidade (Prof.), Temperatura (Temp.), Salinidade (Sal), relação N:P, concentração do teor de Nitrato(Nitra.), Silicato (Silic.), Fosfato (Fosf.), de Clorofila  $\alpha$  (Chl $\alpha$ ), Diatomáceas (Diat.), Dinoflagelados (Dinof.), Cocolitoforídeos(Cocol.), Flagelados(Flag.), e Fitoplâncton total (Fit. T). \*\* P< 0,001 , \* P< 0,05 , N=80.

Tabela 10: Valores dos coeficientes de correlação simple entre as variáveis no Inverno de 1988, Profundidade (Prof.), Temperatura (Temp.), Salinidade (Sal), relação N:P, concentração do teor de Nitrato(Nitra.), Silicato (Silic.), Fosfato (Fosf.), de Clorofila  $\alpha$  (Chl $\alpha$ ), Diatomáceas (Diat.), Dinoflagelados (Dinof.), Cocolitoforídeos(Cocol.), Flagelados(Flag.), e Fitoplâncton total (Fit. T). \*\* P< 0,001 , \* P< 0,05 , N=105.

	Prof (m)	Temp (° C)	Sal. (S)	Silic. ( $\mu$ M)	Fosf. ( $\mu$ M)	Nitra ( $\mu$ M)	N:P	Diat (cel l $^{-1}$ )	Dinof (cel l $^{-1}$ )	Cocol (cel l $^{-1}$ )	Flag (cel l $^{-1}$ )	Fit. T (cel l $^{-1}$ )	Chl $\alpha$ (cel l $^{-1}$ )
Prof	1,00	-0,26*	-0,16	0,17	0,20 *	0,19 *	0,11	-0,35**	-0,40**	-0,18**	-0,37	-0,52**	-0,34 **
Temp		1,00	0,84**	-0,82**	-0,87**	-0,70**	-0,47**	-0,37**	-0,09	0,47 **	0,39 **	-0,13	-0,35 **
Sal			1,00	-0,77**	-0,76**	-0,69**	-0,50**	-0,28 *	-0,15	0,35 **	0,24*	-0,09	-0,36 **
Silic.				1,00	0,92 **	0,87 **	0,66 **	0,24 *	0,05	-0,36 *	-0,30 *	0,02	0,26*
Fosf					1,00	0,80 **	0,57*	0,32 **	0,01	-0,32	-0,25 *	0,04	0,15
Nitra.						1,00	0,86**	0,32 **	0,01	-0,32	-0,25 *	0,03	0,15
N:P							1,00	0,22 *	-0,02	-0,18	-0,21 *	-0,02	0,06
Diat								1,00	0,39 **	-0,09	0,06	0,86 **	0,66 **
Dinof									1,00	0,18	0,22	0,45 **	0,04
Cocol										1,00	0,49 **	0,16	0,04
Flag											1,00	0,37 **	0,08
Fit.T												1,00	0,70 **
Cla													1,00

**Tabela. 11 Análise de Componentes Principais (PCA), com as variáveis incluídas e a variação explicada por cada eixo, Inverno de 1987 e 1988.**

Inverno de 1987			Inverno de 1988.		
Compon.	Variação (%)	Acumulado (%)	Compon.	Variação (%)	Acumulado (%)
1	31,6	31,6	1	26,4	26,4
2	11,5	43,1	2	21,2	47,6
3	8,7	52,0	3	9,4	57
4	7,8	59,7	4	7,6	64,6
5	6,4	66,2	5	5,0	70
6	5,4	80,5	6	4,2	74
7	4,5	76,2	7	3,8	78
8	4,1	80,5	8	3,5	81
9	3,1	83,5	9	2,5	84
10	2,4	85,9	10	2,3	86
11	2,0	88,0	11	2,0	88
12	1,76	89,76	12	1,8	90
13	1,5	91,26	13	1,4	91
14	1,2	92,52	14	1,2	93
15	1,1	93,6	15	1,1	94

TABELA 12. Distribuição latitudinal da biomassa da anchoveta (*Engraulis ringens* J.), e valores médios de temperatura (°C) e salinidade (S), entre os 06° e 13° S nas costas do Peru. Inverno de 1988 (Vilchez *et al.*, 1988a).

Grão Latitudinal (L.S)	Biomassa de anchoveta (t)	Temperatura (°C)	Salinidade (S)
06 - 07°	279,700	17,2	34,8
07 - 08°	302,300	17,0	34,9
09 - 10°	910,995	16,8	34,9
10 - 11°	789,960	18,0	35,1
11 - 12°	72,990	18,0	35,0
12 - 13°	347,560	17,03	35,0

TABELA 13 Análise de Regressão Múltipla entre as variáveis bióticas e abióticas, Inverno de 1988.

$$R^2 = 0,99 \quad R^2_{\text{ajust. para os graus de liberdade}} = 0,98$$

Variável dependente : Biomassa de anchoveta

Var. no modelo	Coeficiente (Durbin- Watson)	F(Fisher)	Var. fora do modelo	Correlaçã o
Fitoplâncton	0,868	444,4	Salinidade	0,03
Total (integrado coluna)			(S)	
Temperatura (°C)	0,07	14	Nitratos	0,75

Tabela 14 Produção primária e pesqueira, níveis tróficos e eficiência trófica em diferentes ambientes marinhos (Ryther, 1969 modif.)

Ambiente Marinho	Produtividade Primária ( $\text{g C m}^{-2} \text{y}^{-1}$ )	Níveis Tróficos	Eficiência (%)	Produção Pesqueira ( $\text{mg C m}^{-2} \text{y}^{-1}$ )
Oceânica	50	5	10	0,5
Área costeira	100	3	15	340
Á. ressurgência	844 (Chavez & Barber, 1987)	1,5	20	36 000

### Inverno de 1988

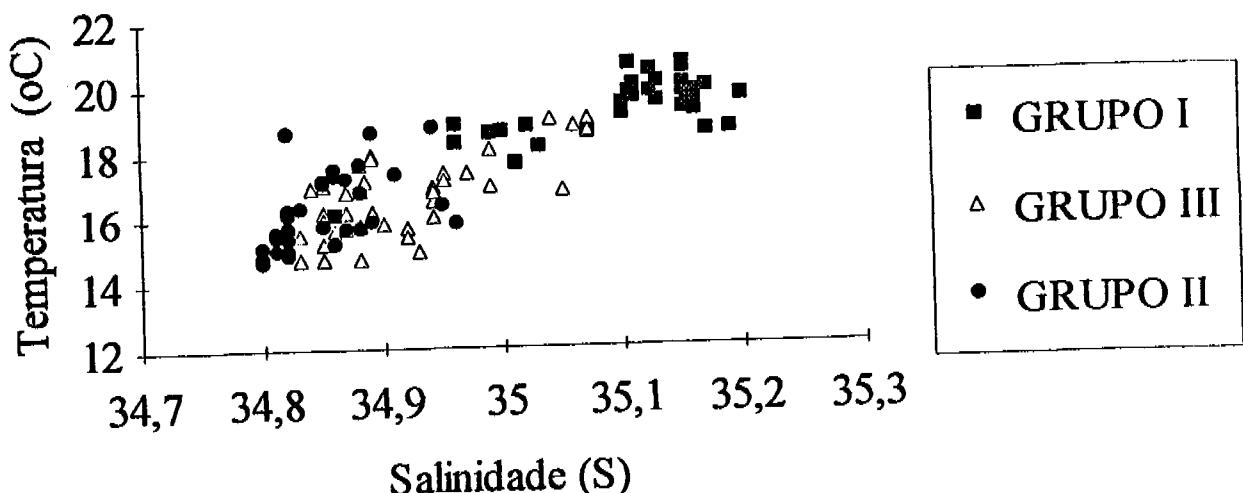


Figura 25: Grupo de estações definidos na análise de agrupamento (Bray Curtis) e plotados em um diagrama TS (Inverno de 1988).

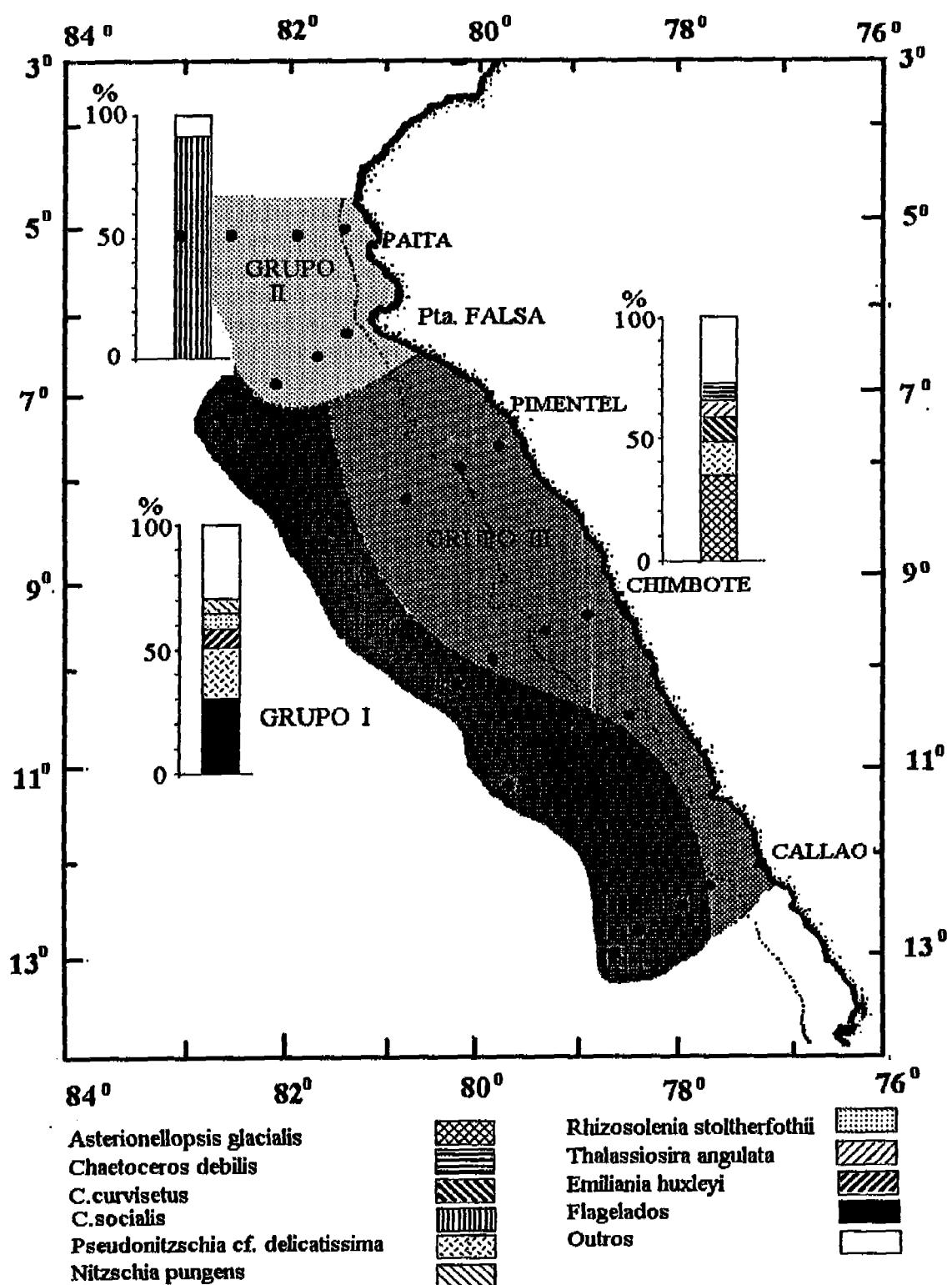


Figura 26: Análise de agrupamento da comunidade e os grupos identificados, com a dominância de espécies . Inverno de 1988.