

UNIVERSIDADE FEDERAL DE PERNAMBUCO
CENTRO DE TECNOLOGIA E GEOCIÊNCIAS
DEPARTAMENTO DE OCEANOGRAFIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM OCEANOGRAFIA

ALEJANDRO ESTEWESON SANTOS FAUSTINO DA COSTA

**ECOLOGIA DE PROTOZOÁRIOS NO ARQUIPÉLAGO DE SÃO PEDRO E
SÃO PAULO: Dinâmica Espacial e Temporal**

Recife
2018

ALEJANDRO ESTEWESON SANTOS FAUSTINO DA COSTA

**ECOLOGIA DE PROTOZOÁRIOS NO ARQUIPÉLAGO DE SÃO PEDRO E
SÃO PAULO: Dinâmica Espacial e Temporal**

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Oceanografia da Universidade Federal de Pernambuco (PPGO – UFPE), como um dos requisitos para obtenção do título de Doutor em Oceanografia.

Área de concentração: Oceanografia Biológica

Orientadora: Profa. Dra. Sigrid Neumann-Leitão

Recife
2018

Catálogo na fonte
Bibliotecária Valdicea Alves, CRB-4 / 1260

C837e Costa, Alejandro Esteweson Santos Faustino da.

Ecologia de protozoários no arquipélago de São Pedro e São Paulo: dinâmica espacial e temporal / Alejandro Esteweson Santos Faustino da Costa - 2018.

89 folhas, Il., e Tabs.

Orientadora: Profa. Dra. Sigrid Neumann-Leitão.

Tese (Doutorado) – Universidade Federal de Pernambuco. CTG. Programa de Pós-Graduação em Oceanografia, 2018.

Inclui Referências.

1. Oceanografia. 2. Dinoflagelados. 3. Radiolários. 4. Tintinídeos.
5. Protozooplâncton. I. Neumann-Leitão, Sigrid (Orientadora). II. Título.

UFPE

551.46 CDD (22. ed.)

BCTG/2018-123

ECOLOGIA DE PROTOZOÁRIOS NO ARQUIPÉLAGO DE SÃO PEDRO E SÃO
PAULO: Dinâmica Espacial e Temporal

Alejandro Esteweson Santos Faustino da Costa

Folha de aprovação – Banca examinadora

Profa. Dra. Sigrid Neumann-Leitão (Orientadora) – Presidente
Universidade Federal de Pernambuco – UFPE

Prof. Dr. Pedro Augusto Mendes de Castro Melo – Titular interno
Universidade Federal de Pernambuco – UFPE

Prof. Dr. Fernando Antônio do Nascimento Feitosa – Titular interno
Universidade Federal de Pernambuco – UFPE

Prof. Dra. Tâmara de Almeida e Silva – Titular externo
Universidade Estadual da Bahia – UNEB

Prof. Dra. Xiomara Franchesca Garcia Diaz – Titular externo
Universidade Federal Rural da Amazônia – UFRA

Prof. Dra. Maria da Glória G. da Silva-Cunha – Suplente interno
Universidade Federal de Pernambuco – UFPE

Prof. Dr. Mauro de Melo Júnior – Suplente externo
Universidade Federal Rural de Pernambuco – UFRPE

Tese aprovada em 23 de fevereiro de 2018

Esta obra é dedicada as mulheres mais importantes de minha vida, minhas duas mães, que tanto se doaram em benefício de minha educação, Tereza Cristina dos Santos e Maria Emília da Costa, minha esposa Jana Ribeiro de Santana, e minha mãe científica Sigrid Neumann-Leitão.

AGRADECIMENTOS

Gostaria de agradecer a Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pelo apoio concedido ao longo de todo o período de doutorado através da concessão de uma bolsa de estudos e a Secretária da Comissão Interministerial para os Recursos do Mar (SECIRM), juntamente a Marinha do Brasil, pelo apoio concedido na execução das expedições ao Arquipélago de São Pedro e São Paulo dentro do Programa PROARQUIPELAGO.

Agradeço a todos os companheiros de trabalho do Laboratório de Zooplâncton do Museu de Oceanografia Professor Petrônio Alves Coelho, em especial a Aislan, Renata, Patrícia e Rafael pelo importante apoio concedido durante o período de trabalho em campo. Agradeço a todos os professores que contribuíram em algum momento de minha formação, desde os níveis mais básicos até a conclusão do doutorado, em especial a minha orientadora e mãe científica Profa. Sigrid Neumann-Leitão por toda atenção, cuidado, dedicação e oportunidades oferecidas ao longo dos últimos seis anos, desde o início do mestrado. Desejo que nossa relação de amizade, aprendizado e parceria continue por muitos e muitos anos. Deixo também um agradecimento especial ao professor Ralf Schwamborn pela atenção e tantas oportunidades oferecidas para crescimento pessoal em experiência e conhecimento. Também agradeço ao companheiro de laboratório, hoje professor, Pedro, por todo o apoio desde que cheguei no laboratório para fazer um mestrado. Foram muitas críticas construtivas, mas também muitos incentivos que serviram para alavancar o meu desenvolvimento pessoal. Muito obrigado Pedro por todo apoio, e em primeiro lugar por ter possibilitado a execução desse projeto. Agradeço também ao professor Tarcísio por ter me iniciado na oceanografia e em especial no estudo do plâncton. Muito obrigado por toda a inspiração professor Tarcísio. Agradeço a vocês e também a tantos outros professores, pois vocês me abriram várias portas de conhecimento.

Agradeço a todos que fazem parte do Departamento de Oceanografia da Universidade Federal de Pernambuco, alunos e funcionários.

Deixo um agradecimento especial para minha baiana linda, minha esposa Jana. Você foi a melhor coisa que aconteceu em minha vida. Estaremos sempre juntos e fortes meu amor! Também agradeço a tantas pessoas especiais que entraram em minha vida durante esse doutorado. Muito obrigado ao Sr. Josué e Dona Aleluia, vocês são muito mais que sogros.

Agradeço de forma muito especial a minha amada mãe, Cristina, e amada avó, Emília, por todo o apoio que sempre me deram. Muito obrigado a vocês por todos os sacrifícios que fizeram para me ver chegar aqui. Vocês merecem tudo de bom dessa vida. Muito obrigado também ao meu pai, Faustino, por todo apoio, parceria e energia positiva.

De forma geral, agradeço a todos que de alguma maneira contribuíram para que eu conseguisse chegar no fim de um doutorado. Muito obrigado!

RESUMO

As amostras foram coletadas durante a execução de duas expedições ao arquipélago de São Pedro e São Paulo (ASPSP), durante os períodos de precipitação máxima e mínima do ano de 2015. As estações foram distribuídas em seis áreas na região do entorno do ASPSP, duas mais distantes, nas proximidades da isóbata de 500 metros e quatro mais próximas, nas proximidades da isóbata de 50 metros. Dados de temperatura e salinidade foram obtidos com um CTD. As amostragens biológicas foram realizadas se utilizando garrafa Niskin (10 litros). As amostras foram coletadas em sete profundidades (1 – 100 m) nas áreas mais distantes e de três a cinco profundidades (1 – 75 m) nas áreas mais próximas. O volume coletado em cada profundidade foi concentrado a bordo se utilizando malha de 20 μ m acoplada ao fundo de um tubo PVC e fixado com lugol (concentração final de 3%). Assembleias distintas de dinoflagelados e tintinídeos foram encontradas nas camadas superficial de mistura (CSM) e subsuperficial (CSS) (PERMANOVA, $p < 0,001$), embora nenhuma evidência de diferença na assembleia de radiolários foi encontrada. Os dinoflagelados se mostraram bons indicadores da CSM e os tintinídeos da CSS. As assembleias estudadas refletiram a natureza oligotrófica da área de diferentes formas. Primeiro em relação a elevada riqueza de espécies, com 78 radiolários, 46 tintinídeos e 133 dinoflagelados; segundo em relação a ausência de espécies dominantes nas assembleias; e terceiro em relação a baixos valores de densidade e biomassa. A presença do ASPSP influenciou de forma significativa as assembleias de diferentes formas. A assembleia de radiolários apresentou incremento nos valores de densidade nas áreas mais próximas do ASPSP (ANOVA, $p < 0,001$), com predominância de formas juvenis. Isso pode estar relacionado com maior disponibilidade de itens alimentares na área. Como organismos pico e nanoplactônicos fazem parte da dieta de radiolários e tintinídeos é possível que haja sobreposição alimentar entre os dois grupos nas áreas mais próximas do ASPSP. Uma evidência é a relação negativa encontrada entre os tintinídeos e as áreas mais próximas do ASPSP, onde foram encontradas densidades e biomassa mais baixas (ANOVA, $p < 0,001$). A diminuição dos tintinídeos nas áreas mais próximas pode ainda estar associada a presença de predadores como nauplii e copépodes juvenis. O período sazonal também foi importante fator para os tintinídeos, com densidades e biomassa mais elevadas ocorrendo durante o período de precipitação máxima (ANOVA, $p < 0,01$). A assembleia de dinoflagelados apresentou incremento nos valores de densidades com a aproximação em relação ao arquipélago, em especial na CSS (Teste permutacional, $p < 0,001$). A mudança no regime de precipitação induz mudanças importantes na estrutura das assembleias de tintinídeos e dinoflagelados a nível de composição e distribuição das abundâncias relativas. A estratificação da coluna d'água, distância em relação ao ASPSP e mudanças no regime de precipitação se mostraram como importantes fatores influenciando as assembleias dos protistas microplactônicos estudados.

Palavras-chave: Dinoflagelados. Radiolários. Tintinídeos. Protozooplâncton.

ABSTRACT

The samples were collected on two expeditions to the archipelago of *São Pedro e São Paulo* (ASPSP) during the maximum and minimum precipitation period of 2015. The stations were distributed in six areas around the ASPSP; two in the more distant areas at the adjacencies of the 500 m isobath, and four at the closer areas at the adjacencies of the 50 m isobath. A CTD was used to obtain temperature and salinity profiles. The biological samplings were performed with a Niskin bottle (10 L). The samples were collected in seven depths (1, 10, 20, 30, 50, 75 and 100 m) at the more distant areas, and between 3-5 depths (1, 15, 30, 50 and 75 m) at the closer areas. The collected volume was concentrated aboard by means of a 20 μm -net coupled to the bottom of a PVC tube and fixated with lugol in a final concentration of 3%. There is a dinoflagellate and a tintinnid assemblage occupying the surface mixed layer (SML) and an assemblage in the subsurface layer (SSL) (PERMANOVA, $p < 0.001$). However, no evidence for the same trend in the radiolarian assemblage was found. We found dinoflagellate indicator species for both layers and tintinnid indicators for the SSL. The thermocline induced stratification allowed the development of distinct microplanktonic assemblages in the SML and SSL in the first 100 m depth. The studied assemblages highlight the oligotrophic nature of the region in different ways. First in relation to the high species richness, with 78 radiolarians, 46 tintinnids and 133 dinoflagellates identified; Second in relation to the absence of dominant species in the assemblages; and third in relation to the low-density and biomass values found. The presence of the ASPSP affected the studied assemblages in different ways. The radiolarians presented an increase in density values in the closer areas (ANOVA, $p < 0.001$), with predominance of juvenile forms. This may be related to a higher availability of feeding items in the area. Since pico and nanoplanktonic organisms are part of the diet of radiolarians and tintinnids, it is possible that a feeding overlap of the two groups occur at the closer areas. An evidence is the negative relationship among tintinnids and the closer areas, where their density and biomass is significantly lower (ANOVA, $p < 0.001$). The decrease in tintinnid density and biomass closer to the ASPSP may still be associated with the presence of predators, e.g. nauplii and juvenile copepods. The seasonal period was important for tintinnids; the assemblage presented higher density and biomass values during the maximum precipitation period (ANOVA, $p < 0.01$). There was an increase in dinoflagellate density with the proximity of the ASPSP, especially in the SSL (Permutation test, $p < 0.001$). The change in the precipitation regime leads to important changes in the structure of the tintinnid and dinoflagellate assemblages at the level of composition and relative abundance distribution. The stratification, distance in relation to the ASPSP and changes in precipitation regime are important factors affecting the studied microplanktonic protists.

Key-words: Dinoflagellates. Radiolarians. Tintinnids. Protozooplankton.

LISTA DE FIGURAS

- FIGURA 1 – LOCALIZAÇÃO DO ASPSP NO OCEANO ATLÂNTICO E DAS SEIS ÁREAS AMOSTRADAS NO ENTORNO DO ARQUIPÉLAGO. 19
- FIGURA 2 – PERFILAGENS DE TEMPERATURA (EM VERMELHO) E SALINIDADE (EM AZUL) DAS ESTAÇÕES LOCALIZADAS NAS PROXIMIDADES DA ISÓBATA DE 500 M (ESTAÇÕES DISTANTES) DAS ÁREAS N E S DO ENTORNO DO ARQUIPÉLAGO. AS ESTAÇÕES 1 E 2 FORAM REALIZADAS DURANTE O PERÍODO DE PRECIPITAÇÃO MÁXIMA, ENQUANTO QUE AS ESTAÇÕES 3 E 4 FORAM REALIZADAS DURANTE O PERÍODO DE PRECIPITAÇÃO MÍNIMA. 25
- FIGURA 3 – DIAGRAMA T-S DAS ESTAÇÕES REALIZADAS DURANTE O PERÍODO DE PRECIPITAÇÃO MÁXIMA (N1, N2, S1 E S2) E DE PRECIPITAÇÃO MÍNIMA (N3, N4, S3 E S4). OS PARES T-S DAS DIFERENTES ESTAÇÕES ESTÃO REPRESENTADOS POR DIFERENTES SÍMBOLOS DE ACORDO COM A LEGENDA DENTRO DA FIGURA. 25
- FIGURA 4 – DISTRIBUIÇÃO VERTICAL DOS VALORES DE DENSIDADE TOTAL DAS ASSEMBLÉIAS DE DINOFLAGELADOS, CILIADOS TINTINÍDEOS, RADIOLÁRIOS POLICISTÍNEOS E FORAMINÍFEROS NAS ESTAÇÕES DAS ÁREAS N E S DISTANTES. 26
- FIGURA 5 – ANÁLISE DE COMPONENTES PRINCIPAIS (PCoA) UTILIZANDO OS DADOS BIOLÓGICOS DA ASSEMBLEIA DE DINOFLAGELADOS (A), CILIADOS TINTINÍDEOS (B) E RADIOLÁRIOS POLICISTÍNEOS (C). OS PONTOS PRETOS REPRESENTAM AMOSTRAS COLETADAS NA CAMADA SUPERFICIAL DE MISTURA (CSM) E OS TRIÂNGULOS CINZAS REPRESENTAM AMOSTRAS COLETADAS NA CAMADA SUBSUPERFICIAL (CSS). O VALOR P DE UMA PERMANOVA COMPARANDO CADA ASSEMBLEIA NAS DUAS CAMADAS TAMBÉM É APRESENTADO. 31
- FIGURA 6 – PERFIS VERTICAIS DE DUAS ESPÉCIES INDICADORAS DA CSM, OS DINOFLAGELADOS *TRIPUS DECLINATUS* (A) E *TRIPUS TERES* (B), E DUAS ESPÉCIES INDICADORAS DA CSS, OS CILIADOS TINTINÍDEOS *DICTYOCYSTA LEPIDA* (C) E UM *DICTYOCYSTA* NÃO IDENTIFICADO (D). 33
- FIGURA 7 – DENSIDADE DE RADIOLÁRIOS POLICISTÍNEOS NOS DOIS GRUPOS DE DIFERENTES DISTÂNCIAS EM RELAÇÃO AO ASPSP. A – BOXPLOT DOS VALORES DE DENSIDADE TOTAL NAS ESTAÇÕES PRÓXIMAS E DISTANTES DO ASPSP DURANTE O PERÍODO DE MÁXIMA PRECIPITAÇÃO (EM BRANCO) E MÍNIMA PRECIPITAÇÃO (EM CINZA); B – MÉDIA \pm DESVIO PADRÃO DOS VALORES DE DENSIDADE TOTAL EM DIFERENTES PROFUNDIDADES DE ESTAÇÕES PRÓXIMAS E DISTANTES DO ASPSP; C – MÉDIA \pm DESVIO PADRÃO DOS VALORES DE DENSIDADE TOTAL NAS DUAS CAMADAS DE ESTAÇÕES PRÓXIMAS E DISTANTES DO ASPSP. CSM – CAMADA SUPERFICIAL DE MISTURA; CSS – CAMADA SUBSUPERFICIAL; N – NÚMERO TOTAL DE AMOSTRAS; P – VALOR P. 42
- FIGURA 8 – DISTRIBUIÇÃO ESPACIAL DOS RADIOLÁRIOS POLICISTÍNEOS NO ENTORNO DO ASPSP EM DIFERENTES PROFUNDIDADES QUE PODEM SER COMPARADAS DIRETAMENTE E NAS DUAS CAMADAS DA COLUNA D'ÁGUA. PARA AS QUATRO PROFUNDIDADES, AS ÁREAS DOS CÍRCULOS SÃO PROPORCIONAIS AOS VALORES DE DENSIDADE TOTAL DA ASSEMBLEIA DOS RADIOLÁRIOS POLICISTÍNEOS. PARA AS DUAS CAMADAS DA COLUNA D'ÁGUA, AS ÁREAS DOS CÍRCULOS SÃO PROPORCIONAIS AO VALOR MÉDIO DAS DENSIDADES TOTAIS DOS RADIOLÁRIOS POLICISTÍNEOS NESSAS CAMADAS. A POSICIONAMENTO DOS CÍRCULOS DE CADA ESTAÇÃO NO MAPA NÃO É EXATO EM RELAÇÃO A SUAS COORDENADAS GEOGRÁFICAS COMO FORMA DE SE EVITAR SOBREPLOTAGEM. CSM – CAMADA SUPERFICIAL DE MISTURA; CSS – CAMADA SUBSUPERFICIAL. 43
- FIGURA 9 – DISTRIBUIÇÃO DOS VALORES DE DIVERSIDADE DE SIMPSON (BRANCO) E DE RIQUEZA DE ESPÉCIES DE MARGALEF (CINZA) NAS ÁREAS PRÓXIMAS E DISTANTES DO ASPSP. ATENÇÃO PARA AS ESCALAS DIFERENTES EM CADA LADO DA FIGURA. N – NÚMERO TOTAL DE AMOSTRAS; P – VALOR P. 44
- FIGURA 10 – ESCALONAMENTO MULTIDIMENSIONAL NÃO-MÉTRICO (NMDS) BASEADO EM UMA MATRIZ DE DISSIMILARIDADE DE BRAY-CURTIS DA MATRIZ DE DADOS BIOLÓGICOS DA ASSEMBLEIA DE RADIOLÁRIOS POLICISTÍNEOS NO ENTORNO DO ASPSP. P – VALOR P DE UMA PERMANOVA. 44
- FIGURA 11 – DENSIDADE TOTAL DE CILIADOS TINTINÍDEOS NAS ÁREAS PRÓXIMAS E DISTANTES EM RELAÇÃO AO ASPSP NOS DOIS PERÍODOS SAZONAIS (A), NAS PROFUNDIDADES DE 1, 30, 50 E 75 METROS (B) E NAS DUAS CAMADAS D'ÁGUA (C). MÁX. P. – PERÍODO DE PRECIPITAÇÃO MÁXIMA; MÍN. P. – PERÍODO DE PRECIPITAÇÃO MÍNIMA; CSM – CAMADA SUPERFICIAL DE MISTURA; CSS – CAMADA SUBSUPERFICIAL; N – QUANTIDADE DE AMOSTRAS. * VALOR P SIGNIFICATIVO ($p < 0,01$) DE UMA ANOVA COMPARANDO O PERÍODO SAZONAL OU REGIME DE PRECIPITAÇÃO; ** VALOR P SIGNIFICATIVO ($p < 0,001$) DE UMA ANOVA COMPARANDO AS DISTÂNCIAS EM RELAÇÃO AO ASPSP. 52
- FIGURA 12 – DISTRIBUIÇÃO ESPACIAL DOS CILIADOS TINTINÍDEOS NO ENTORNO DO ASPSP EM DIFERENTES PROFUNDIDADES QUE PODEM SER COMPARADAS DIRETAMENTE E NAS DUAS CAMADAS DA COLUNA D'ÁGUA. PARA AS QUATRO PROFUNDIDADES, AS ÁREAS DOS CÍRCULOS SÃO PROPORCIONAIS AOS VALORES DE DENSIDADE TOTAL DA ASSEMBLEIA DOS TINTINÍDEOS. PARA AS DUAS CAMADAS DA

| | |
|------------|--|
| | COLUNA D'ÁGUA, AS ÁREAS DOS CÍRCULOS SÃO PROPORCIONAIS AO VALOR MÉDIO DAS DENSIDADES TOTAIS DOS TINTINÍDEOS NESSAS CAMADAS. O POSICIONAMENTO DOS CÍRCULOS DE CADA ESTAÇÃO NO MAPA NÃO É EXATO EM RELAÇÃO A SUAS COORDENADAS GEOGRÁFICAS COMO FORMA DE SE EVITAR SOBREPLOTAGEM. CSM – CAMADA SUPERFICIAL DE MISTURA; CSS – CAMADA SUBSUPERFICIAL... 53 |
| FIGURA 13 | – BIOMASSA DOS CILIADOS TINTINÍDEOS NO ENTORNO DO ASPSP EM DIFERENTES PROFUNDIDADES QUE PODEM SER COMPARADAS DIRETAMENTE E NAS DUAS CAMADAS DA COLUNA D'ÁGUA. PARA AS QUATRO PROFUNDIDADES, AS ÁREAS DOS CÍRCULOS SÃO PROPORCIONAIS AOS VALORES DE BIOMASSA TOTAL DA ASSEMBLEIA DOS TINTINÍDEOS. PARA AS DUAS CAMADAS DA COLUNA D'ÁGUA, AS ÁREAS DOS CÍRCULOS SÃO PROPORCIONAIS AO VALOR MÉDIO DA BIOMASSA TOTAL DOS TINTINÍDEOS NESSAS CAMADAS. O POSICIONAMENTO DOS CÍRCULOS DE CADA ESTAÇÃO NO MAPA NÃO É EXATO EM RELAÇÃO A SUAS COORDENADAS GEOGRÁFICAS COMO FORMA DE SE EVITAR SOBREPLOTAGEM. CSM – CAMADA SUPERFICIAL DE MISTURA; CSS – CAMADA SUBSUPERFICIAL..... 54 |
| FIGURA 14A | – CURVA DE ACÚMULO DE ESPÉCIES COM INTERVALO DE CONFIANÇA NAS ÁREAS MAIS PRÓXIMAS (EM PRETO) E MAIS DISTANTES (EM CINZA) EM RELAÇÃO AO ASPSP. B – VALORES DO ÍNDICE DE DIVERSIDADE DE SIMPSON (<i>S</i>), EM BRANCO, E DE RIQUEZA DE ESPÉCIES DE MARGALEF (<i>D_{Mg}</i>), EM CINZA, NAS ÁREAS MAIS PRÓXIMAS E MAIS DISTANTES EM RELAÇÃO AO ASPSP. N.S. – VALOR P DO TESTE DE COMPARAÇÃO NÃO SIGNIFICATIVO; P – VALOR P DE UM TESTE PERMUTACIONAL COM APROXIMAÇÃO DE MONTE CARLO. 54 |
| FIGURA 15 | – ORDENAÇÃO DE UMA ANÁLISE DE COORDENADAS PRINCIPAIS (PCoA) OU ESCALONAMENTO MULDDIMENSIONAL CLÁSSICO UTILIZANDO A MATRIZ DE DADOS DE CILIADOS TINTINÍDEOS DURANTE O PERÍODO DE PRECIPITAÇÃO MÁXIMA E PRECIPITAÇÃO MÍNIMA NA REGIÃO DO ENTORNO DO ASPSP. P – VALOR P DE UMA PERMANOVA COMPARANDO A ESTRUTURA DA ASSEMBLEIA NAS ÁREAS MAIS PRÓXIMAS E DISTANTES EM RELAÇÃO AO ASPSP EM CADA PERÍODO..... 56 |
| FIGURA 16 | – DENSIDADE TOTAL DE DINOFLAGELADOS NAS ÁREAS PRÓXIMAS E DISTANTES EM RELAÇÃO AO ASPSP NOS DOIS PERÍODOS SAZONAIS (A), NAS DUAS CAMADAS D'ÁGUA (C) E NAS PROFUNDIDADES DE 1, 30, 50 E 75 METROS (C). P. MÁX. – PERÍODO DE PRECIPITAÇÃO MÁXIMA; P. MÍN. – PERÍODO DE PRECIPITAÇÃO MÍNIMA; CSM – CAMADA SUPERFICIAL DE MISTURA; CSS – CAMADA SUBSUPERFICIAL; N – QUANTIDADE DE AMOSTRAS. 66 |
| FIGURA 17 | – ALGUMAS ESPÉCIES ENCONTRADAS NA REGIÃO DO ENTORNO DO ASPSP A PARTIR DE AMOSTRAS COLETADAS COM REDE DE PLÂNCTON DE 64 µM. ALGUMAS DAS ESPÉCIES APRESENTADAS ESTAVAM PRESENTES EM DENSIDADES ABAIXO DO LIMITE DE DETECÇÃO DA METODOLOGIA UTILIZADA PARA COLETA DAS AMOSTRAS E REFLETEM AS CARACTERÍSTICAS DE AUSÊNCIA DE ESPÉCIES DOMINANTES E ALTA DIVERSIDADE. A – RHABDONELLA BRANDTI; B – DINOPHYSIS PUSILLA; C – TRIPOS FUSUS; D – EUTINTINUS FRANKOII; E – RHABDONELLOPSIS APOPHYSATA; F – RHABDONELLA AMOR; G – CODONELLA ASPERA; H – CODONELLA AMPHORELLA; I – EPIPOCYLIS UNDELLA; J – RADIOLÁRIO POLICISTÍNEO; K – TRIPOS TERES; L – TRIPOS DECLINATUS; M – TRIPOS TRIPOS; N – TRIPOS HORRIDUS; O – TRIPOS HORRIDUS; P – TRIPOS RANIPES; Q – RADIOLÁRIO POLICISTÍNEO. 67 |
| FIGURA 18 | – DISTRIBUIÇÃO ESPACIAL DOS DINOFLAGELADOS NO ENTORNO DO ASPSP EM DIFERENTES PROFUNDIDADES QUE PODEM SER COMPARADAS DIRETAMENTE E NAS DUAS CAMADAS DA COLUNA D'ÁGUA. PARA AS QUATRO PROFUNDIDADES, AS ÁREAS DOS CÍRCULOS SÃO PROPORCIONAIS AOS VALORES DE DENSIDADE TOTAL DA ASSEMBLEIA DOS DINOFLAGELADOS. PARA AS DUAS CAMADAS DA COLUNA D'ÁGUA, AS ÁREAS DOS CÍRCULOS SÃO PROPORCIONAIS AO VALOR MÉDIO DAS DENSIDADES TOTAIS DOS DINOFLAGELADOS NESSAS CAMADAS. O POSICIONAMENTO DOS CÍRCULOS DE CADA ESTAÇÃO NO MAPA NÃO É EXATO EM RELAÇÃO A SUAS COORDENADAS GEOGRÁFICAS COMO FORMA DE SE EVITAR SOBREPLOTAGEM. CSM – CAMADA SUPERFICIAL DE MISTURA; CSS – CAMADA SUBSUPERFICIAL..... 68 |
| FIGURA 19 | – BIOMASSA DOS DINOFLAGELADOS NO ENTORNO DO ASPSP EM DIFERENTES PROFUNDIDADES QUE PODEM SER COMPARADAS DIRETAMENTE E NAS DUAS CAMADAS DA COLUNA D'ÁGUA. PARA AS QUATRO PROFUNDIDADES, AS ÁREAS DOS CÍRCULOS SÃO PROPORCIONAIS AOS VALORES DE BIOMASSA TOTAL DA ASSEMBLEIA DOS DINOFLAGELADOS. PARA AS DUAS CAMADAS DA COLUNA D'ÁGUA, AS ÁREAS DOS CÍRCULOS SÃO PROPORCIONAIS AO VALOR MÉDIO DA BIOMASSA TOTAL DOS DINOFLAGELADOS NESSAS CAMADAS. O POSICIONAMENTO DOS CÍRCULOS DE CADA ESTAÇÃO NO MAPA NÃO É EXATO EM RELAÇÃO A SUAS COORDENADAS GEOGRÁFICAS COMO FORMA DE SE EVITAR SOBREPLOTAGEM. CSM – CAMADA SUPERFICIAL DE MISTURA; CSS – CAMADA SUBSUPERFICIAL..... 69 |
| FIGURA 20A | – CURVA DE ACÚMULO DE ESPÉCIES COM INTERVALO DE CONFIANÇA PARA AS ÁREAS MAIS PRÓXIMAS (EM PRETO) E MAIS DISTANTES (EM CINZA) EM RELAÇÃO AO ARQUIPÉLAGO. B – VALORES DE DIVERSIDADE DE SIMPSON (<i>D</i>) NAS ÁREAS PRÓXIMAS E DISTANTES EM RELAÇÃO AO ARQUIPÉLAGO. C – MÉDIA COM DESVIO PADRÃO DO ÍNDICE DE DIVERSIDADE DE MARGALEF (<i>D_{Mg}</i>) NAS ÁREAS PRÓXIMAS E DISTANTES EM RELAÇÃO AO ARQUIPÉLAGO. P. MÁX – PERÍODO DE PRECIPITAÇÃO MÁXIMO; P. MÍN – PERÍODO DE PRECIPITAÇÃO MÍNIMA; N.S. – SEM DIFERENÇA SIGNIFICATIVA. 71 |

FIGURA 21 – ORDENAÇÃO DE UMA ANÁLISE DE COORDENADAS PRINCIPAIS (PCoA) OU ESCALONAMENTO MULTIDIMENSIONAL CLÁSSICO UTILIZANDO A MATRIZ DE DADOS DE CILIADOS TINTINÍDEOS DURANTE O PERÍODO DE PRECIPITAÇÃO MÁXIMA E PRECIPITAÇÃO MÍNIMA NA REGIÃO DO ENTORNO DO ASPSP. P – VALOR P DE UMA PERMANOVA COMPARANDO A ESTRUTURA DA ASSEMBLEIA NAS ÁREAS MAIS PRÓXIMAS E DISTANTES EM RELAÇÃO AO ASPSP EM CADA PERÍODO..... 72

LISTA DE TABELAS

| | |
|--|----|
| TABELA 1 – LOCALIZAÇÃO ESPACIAL DAS ESTAÇÕES REALIZADAS NAS DIFERENTES ÁREAS E DATAS NO ENTORNO DO ASPSP..... | 19 |
| TABELA 2 – NÚMERO DE ESTRATOS DE PROFUNDIDADE AMOSTRADOS EM CADA ÁREA E NÚMERO TOTAL DE AMOSTRAS COLETADAS EM CADA ÁREA. | 20 |
| TABELA 3 – PROFUNDIDADE APROXIMADA DA TERMOCLINA NAS ESTAÇÕES DISTANTES EM AMBOS PERÍODOS SAZONAIS. AS ESTAÇÕES DE NÚMERO 1 E 2 FORAM AMOSTRADAS DURANTE O PERÍODO DE PRECIPITAÇÃO MÁXIMA, ENQUANTO QUE AS ESTAÇÕES DE NÚMERO 3 E 4 FORAM AMOSTRADAS DURANTE O PERÍODO DE PRECIPITAÇÃO MÍNIMA. | 25 |
| TABELA 4 –LISTA DAS ESPÉCIES IDENTIFICADAS NA CAMADA SUPERFICIAL DE MISTURA (CSM) E CAMADA SUBSUPERFICIAL (CS) NO ENTORNO DO ASPSP. AS ESPÉCIES EM NEGRITO FORAM CLASSIFICADAS COMO INDICADORES ECOLÓGICOS PELA ANÁLISE DE INDVAL. OS NÚMEROS SÃO FREQUÊNCIA DE OCORRÊNCIA NAS AMOSTRAS (EM %). | 27 |
| TABELA 5 – ESPÉCIES INDICADORAS DETERMINADAS PELA ANÁLISE DE VALOR INDICADOR (INDVAL). A É O COMPONENTE DE ESPECIFICIDADE DAS ESPÉCIES PARA O GRUPO DE AMOSTRAS; B É O COMPONENTE DE FIDELIDADE OU SENSIBILIDADE DA ESPÉCIE AO GRUPO DE AMOSTRAS; STAT É O VALOR INDICADOR PARA A ESPÉCIE; P É A PROBABILIDADE RESULTADA DE UM TESTE DE PERMUTAÇÕES. TINTINNINA N.I. – CILIADO TINTINÍDEO NÃO IDENTIFICADO. | 32 |
| TABELA 6 – NÚMERO ABSOLUTO DE ESPÉCIES (N), RIQUEZA DE ESPÉCIES DE MARGALEF (D_{MG}), E ÍNDICE DE DIVERSIDADE DE SIMPSON (D) PARA AS ASSEMBLEIAS DE DINOFLAGELADOS, CILIADOS TINTINÍDEOS E RADIOLÁRIOS POLICISTÍNEOS. VALORES MÉDIOS \pm DESVIO PADRÃO. * SIGNIFICANTE AO NÍVEL DE 0,05; ** SIGNIFICANTE AO NÍVEL DE 0,01; *** SIGNIFICANTE AO NÍVEL DE 0,001. | 33 |
| TABELA 7 – LISTA DE ESPÉCIES DE RADIOLÁRIOS POLICISTÍNEOS ENCONTRADOS NA REGIÃO DO ENTORNO DO ASPSP. OS VALORES SÃO APRESENTADOS EM TERMOS DE FREQUÊNCIA DE OCORRÊNCIA (%). PROX – ÁREAS PRÓXIMAS; DIST – ÁREAS DISTANTES; N.I. – NÃO IDENTIFICADO. | 41 |
| TABELA 8 – LISTA DE ESPÉCIES DE CILIADOS TINTINÍDEOS ENCONTRADOS NA REGIÃO DO ENTORNO DO ASPSP. OS VALORES SÃO APRESENTADOS EM TERMOS DE FREQUÊNCIA DE OCORRÊNCIA (%). PROX – ÁREAS PRÓXIMAS; DIST – ÁREAS DISTANTES; N.I. – NÃO IDENTIFICADO. | 50 |
| TABELA 9 – RESULTADO DE ANÁLISES DE PERMANOVA REALIZADAS COM OS DADOS DA ASSEMBLEIA DE TINTINÍDEOS DA REGIÃO DO ENTORNO DO ASPSP. * P SIGNIFICATIVO AO NÍVEL DE 0,05; **P SIGNIFICATIVO AO NÍVEL; ***P SIGNIFICATIVO AO NÍVEL DE 0,001. | 55 |
| TABELA 10 – LISTA DE ESPÉCIES DE DINOFLAGELADOS ENCONTRADOS NA REGIÃO DO ENTORNO DO ASPSP. OS VALORES SÃO APRESENTADOS EM TERMOS DE FREQUÊNCIA DE OCORRÊNCIA (%). PROX – ÁREAS PRÓXIMAS; DIST – ÁREAS DISTANTES; N.I. – NÃO IDENTIFICADO. | 64 |
| TABELA 11 – RESULTADO DE ANÁLISES DE PERMANOVA REALIZADAS COM OS DADOS DA ASSEMBLEIA DE TINTINÍDEOS DA REGIÃO DO ENTORNO DO ASPSP. * P SIGNIFICATIVO AO NÍVEL DE 0,05; **P SIGNIFICATIVO AO NÍVEL; ***P SIGNIFICATIVO AO NÍVEL DE 0,001. | 71 |

SUMÁRIO

| | | |
|------------|---|-----------|
| 1 | INTRODUÇÃO | 14 |
| 1.1 | Objetivo geral | 17 |
| 1.2 | Objetivos específicos | 17 |
| 2 | METODOLOGIA | 18 |
| 2.1 | Obtenção das amostras e procedimentos laboratoriais | 18 |
| 2.2 | Análises de biomassa | 20 |
| 2.3 | Análises dos dados | 21 |
| 2.3.1 | Variação vertical | 21 |
| 2.3.2 | Variação horizontal | 21 |
| 3 | ESTRUTURA VERTICAL DAS ASSEMBLEIAS DE PROTISTAS MICROPLÂNTONICOS NO ENTORNO DO ARQUIPÉLAGO: O EFEITO DA TERMOCLINA | 24 |
| 3.1 | Dados ambientais | 24 |
| 3.2 | Assembleias de protistas microplanctônicos | 24 |
| 3.3 | Camada superficial de mistura (CSM), camada subsuperficial (CSS) e espécies indicadoras | 26 |
| 3.4 | Riqueza de espécies e diversidade | 31 |
| 3.5 | Discussão | 34 |
| 3.5.1 | Hidrologia | 34 |
| 3.5.2 | Distribuição vertical das assembleias consideradas | 34 |
| 3.5.3 | As assembleias planctônicas e as camadas CSM e CSS | 36 |
| 4 | DISTRIBUIÇÃO ESPACIAL DA ASSEMBLEIA DE RADIOLÁRIOS POLICISTÍNEOS NO ENTORNO DO ASPSP | 40 |
| 4.1 | Espécies mais comuns e mais importantes em termos de abundância | 40 |
| 4.2 | Distribuição espacial de radiolários policistíneos | 40 |
| 4.3 | Discussão | 44 |
| 4.3.1 | Densidade total dos radiolários policistíneos | 44 |
| 4.3.2 | Riqueza de espécies e diversidade de radiolários policistíneos | 46 |
| 4.3.3 | A composição da assembleia de radiolários nas áreas próximas e distantes | 47 |
| 5 | DISTRIBUIÇÃO ESPACIAL DA ASSEMBLEIA DE CILIADOS TINTINÍDEOS NO ENTORNO DO ASPSP | 50 |
| 5.1 | Espécies mais comuns e mais importantes em termos de abundância | 50 |
| 5.2 | Distribuição espacial de ciliados tintinídeos | 51 |
| 5.3 | Discussão | 56 |

| | |
|---|-----------|
| 5.3.1 Possíveis interações tróficas | 56 |
| 5.3.2 Valores densidade total de tintinídeos..... | 58 |
| 5.3.3 Diversidade e riqueza de espécies..... | 59 |
| 5.3.4 Alterações na assembleia de tintinídeos entre os períodos sazonais | 61 |
| 6 DISTRIBUIÇÃO ESPACIAL DA ASSEMBLEIA DE DINOFLAGELADOS NO ENTORNO DO ASPSP..... | 64 |
| 6.1 Espécies mais comuns e mais importantes em termos de abundância..... | 64 |
| 6.2 Distribuição espacial de dinoflagelados | 66 |
| 6.3 Discussão | 72 |
| 6.3.1 Baixos valores de densidade total e alta diversidade..... | 72 |
| 6.3.2 Influencia da distância em relação ao arquipélago sobre a estrutura da assembleia | 76 |
| 7 CONCLUSÕES | 79 |
| REFERÊNCIAS | 80 |

1 INTRODUÇÃO

O plâncton marinho é constituído por um vasto número de grupos de organismos vivos variando desde vírus até animais multicelulares de alta complexidade como as larvas de peixes. Dentro do plâncton, existem diversas formas de se classificar os organismos segundo alguns critérios específicos, tais como a forma de nutrição ou o tamanho dos organismos. De acordo com a forma de nutrição é comum se classificar o plâncton em fitoplâncton (organismos autotróficos) ou zooplâncton (organismos heterotróficos). O problema dessa classificação é que muitos organismos utilizam as duas formas de nutrição, sendo denominados de organismos mixotróficos, e não são contemplados por essa classificação (ou estão inseridos no zooplâncton, embora realizem fotossíntese, ou estão inseridos no fitoplâncton, embora capturem e se alimentem de outros organismos). Na realidade existe um continuum entre a autotrofia pura e a fagotrofia pura (ANDERSEN et al., 2015). A classificação dos organismos de acordo com frações de tamanho é menos problemática e foi proposta por Sieburth et al. (1978). De acordo com essa classificação, os organismos planctônicos podem ser divididos em fentoplâncton (0,02 – 0,2 μm), picoplâncton (0,2 – 2 μm), nanoplâncton (2 – 20 μm), micropoplâncton (20 – 200 μm), mesoplâncton (0,2 – 20 mm), macropoplâncton (2 – 20 cm) e megaplâncton (20 – 200 cm).

No início da década de 1980 o entendimento das relações tróficas existentes nos ecossistemas aquáticos deu um salto com a publicação do artigo de Azam et al. (1983). Desde muito tempo se sabe que uma porção considerável da produção primária realizada pelo fitoplâncton é liberada na coluna d'água na forma matéria orgânica dissolvida (FOGG, 1958; CHOI, 1972). No entanto, se acreditava que essa matéria orgânica era perdida para o ecossistema. Essa ideia mudou com a publicação da hipótese da alça microbiana (AZAM et al., 1983). De acordo com essa hipótese, a matéria orgânica dissolvida liberada pelo fitoplâncton é utilizada como fonte de energia por organismos picoplanctônicos. Esses, por sua vez, são predados por organismos nanoplanctônicos ou micropoplanctônicos e através dessas relações tróficas, a energia que foi reaproveitada pelo picoplâncton pode entrar na cadeia alimentar principal, já que organismos nanoplanctônicos e micropoplanctônicos fazem parte da dieta alimentar de predadores do mesoplâncton.

Com o passar dos anos, novas descobertas foram realizadas e a ideia da alça microbiana foi expandida. Hoje já se sabe que muitos organismos picoplanctônicos são produtores primários importantíssimos, em especial em regiões oligotróficas, onde podem chegar a ser responsáveis por mais que 50 % da biomassa fitoplanctônica e produção primária (AGAWIN

et al., 2000; BIDDANDA et al., 2001). Assim, os organismos planctônicos de diversas frações de tamanho estão interagindo constantemente dentro do ecossistema e desempenhando um papel fundamental na transferência de energia ao longo da cadeia alimentar. Neste contexto, o microplâncton desempenha um papel de extrema importância dentro dos ecossistemas marinhos como elo entre os organismos pico/nanoplanctônicos e mesoplanctônicos. Dentro do microplâncton estão inseridas as assembleias estudadas no presente trabalho, os dinoflagelados, tintinídeos e radiolários.

Os dinoflagelados são organismos eucarióticos unicelulares que fazem parte do filo Myzozoa. A maior parte das espécies está inserida no microplâncton e eles são organismos abundantes no ambiente marinho e em ecossistemas de água doce. O grupo é muito diverso e pelo menos 1555 espécies, pertencentes a 117 gêneros já estão descritas (GÓMEZ, 2005). Estima-se que existam pelo menos 2000 espécies (TAYLOR et al., 2008). Muitas espécies de dinoflagelados são capazes de florescer formando *blooms* de baixa diversidade e geralmente sem uma sucessão de espécies, com apenas uma alcançando valores muito elevados de densidade em diversas regiões do mundo (SMAYDA, 2002).

Os tintinídeos são organismos eucarióticos unicelulares heterotróficos que fazem parte do filo Ciliophora. A característica mais marcante dos ciliados tintinídeos é a presença da lorica, uma estrutura rígida, de natureza proteica (AGATHA; SIMON, 2012), construída pelo próprio ciliado, dentro da qual o ciliado vive. Essas estruturas despertaram a atenção de pesquisadores e se tornaram objeto de estudo desde o século 19 (FOL, 1881; DADAY, 1887) e a sua morfologia passou a ser o principal critério adotado na identificação dos tintinídeos, Kofoid e Campbell (1929), por exemplo, descreveram 627 espécies com base exclusivamente nas características das loricas. Embora se saiba que loricas de morfologia distintas (LAVAL-PEUTO, 1977; 1981; DOLAN et al., 2014) ou dentro de uma espécie de continuum entre formas diferentes (SANTO-FERRARA; ALDER, 2009) podem ser construídas pela mesma espécie, as características morfológicas da lorica continua sendo a base para a identificação dos tintinídeos por conta de sua resistência aos processos de coleta e preservação.

Os tintinídeos desempenham importante função dentro do ecossistema como elo entre os organismos pico/nanoplanctônicos e a teia alimentar principal, fazendo parte da alça microbiana (SHERR et al., 1989). A atividade alimentar dos tintinídeos é intensa e em algumas regiões chega a corresponder a 70% de toda a produção primária diária (BEERS; STEWART, 1971). Dessa forma, apesar de não constituírem os ciliados mais abundantes no plâncton (DOLAN et al., 1999), a sua atividade alimentar pode ser a mais intensa dentro do microplâncton (KARAYANNI et al., 2005).

Os radiolários são organismos eucarióticos unicelulares que compõem o filo Radiozoa. Esses organismos são exclusivamente marinhos, solitários ou coloniais e grande parte das espécies constrói um esqueleto de sílica. Os radiolários também são importantes componentes da alça microbiana. Esses organismos são capazes de se alimentar de organismos pertencentes a diversas classes de tamanho, desde o pico e nanoplâncton (ANDERSON et al., 1989) ao meso e macropâncton (SWANBERG; CARON, 1991).

Os oceanos tropicais são caracterizados pela presença de uma termoclina permanente que impede o enriquecimento das camadas superficiais da coluna d'água por águas mais profundas e ricas em nutrientes. Como consequência, existe escassez de nutrientes nas camadas superficiais da maior parte dos oceanos tropicais. Sob essas condições, a chamada “estrutura tropical típica” é formada (HERBLAND; VOITURIEZ, 1979) e mantida, sendo modificada apenas com aporte suficiente de nutrientes para as camadas superficiais (CULLEN, 1982). Desde a década de 1950, sabe-se que áreas no entorno de ilhas oceânicas apresentam elevada produtividade fitoplanctônica e biomassa planctônica. Esse processo ficou conhecido como “efeito ilha” (DOTY; OGURI, 1956). O efeito ilha pode aumentar a biomassa de produtores primários em até 85 % em comparação com as áreas oceânicas oligotróficas adjacentes (GOVE et al., 2016). O aumento na produtividade é muito significativo e possibilita a formação de *hotspots* biológicos dentro de domínios dos oceanos tropicais caracteristicamente oligotróficos.

O arquipélago de São Pedro e São Paulo (ASPSP) é um exemplo de ilhas oceânicas localizadas em áreas oligotróficas oceânicas tropicais. O ASPSP é composto de 10 pequenas ilhotas de peridotito serpentizado e milonitizado (CAMPOS et al., 2010), originadas de um soerguimento de manto litosférico (MAIA et al., 2016), que fazem parte de um monte submarino que emerge a partir de profundidades de aproximadamente 4000 metros até aproximadamente 20 metros acima do nível do mar. O arquipélago está sob influência direta de dois sistemas de correntes principais, a Corrente Sul Equatorial (CSE), fluindo para oeste na superfície, e a Subcorrente Equatorial (SCE), fluindo na direção oposta à da superfície. Embora os processos de enriquecimento de águas superficiais em áreas do entorno de ilhas oceânicas sejam comuns, tal padrão nunca foi observado na região do entorno do ASPSP (BRÖCKEL; MEYERHÖFER, 1999; TRAVASSOS et al., 1999). Consequentemente, as águas no entorno do arquipélago são fortemente estratificadas, com uma camada superficial de mistura (CSM) separada por uma picnoclina permanente de águas mais profundas e ricas em nutrientes.

Na região do entorno do ASPSP, a CSM é consideravelmente mais estreita do que nas águas oceânicas adjacentes. Esse fato, aliado a grande importância do ASPSP como um *hotspot* de biodiversidade, com considerável concentração de peixes pelágicos (VASKE et al., 2005),

alta diversidade e endemismo de peixes recifais (FEITOZA et al., 2003) chama a atenção para a região do seu entorno e levanta perguntas ainda não respondidas sobre assembleias de organismos microplancctônicos que participam da alça microbiana e com isso possuem grande importância na reciclagem de nutrientes do ecossistema.

Esta tese está dividida em cinco sessões (sessões 2 – 6). A sessão 2 apresenta de forma detalhada a metodologia utilizada na coleta e tratamento das amostras, bem como os procedimentos adotados durante as análises realizadas. Nas demais sessões, os resultados são apresentados e discutidos de acordo com as hipóteses testadas da seguinte forma. Na sessão 3, a hipótese de que as assembleias de dinoflagelados, ciliados tintinídeos e radiolários policistíneos são diferentes na camada superficial de mistura (CSM) e na camada subsuperficial (CSS) foi investigada. Se essa hipótese é verdadeira, se espera que espécies indicadoras de cada assembleia sejam encontradas. Na sessão 4, a hipótese de que a distribuição espacial dos radiolários policistíneos é afetada pela presença do ASPSP foi investigada. Se existe algum tipo de influência do ASPSP é esperado que os valores de densidade total da assembleia de radiolários sejam significativamente diferentes nas áreas mais próximas e mais distantes em relação ao ASPSP, além de que diferenças a nível de estrutura da assembleia também podem existir. Na sessão 5, a mesma hipótese foi testada se levando em consideração a assembleia dos ciliados tintinídeos, enquanto que na sessão 6 a hipótese foi relacionada a assembleia dos dinoflagelados. A decisão pela divisão das assembleias em diferentes sessões do manuscrito foi tomada a fim de se ter mais liberdade de discussão sobre em relação a cada assembleia, já que se levou em consideração a possibilidade de que as diferentes assembleias podem responder de maneira diferentes aos mesmos estímulos do ecossistema.

1.1 Objetivo geral

Investigar como as principais assembleias de protistas microplancctônicos respondem a variações verticais na estrutura da coluna d'água e espaciais em relação a diferentes distâncias de um arquipélago equatorial.

1.2 Objetivos específicos

Investigar:

i) os efeitos da estratificação da coluna d'água sobre as abundâncias e estrutura das assembleias de dinoflagelados, ciliados tintinídeos e radiolários policistíneos em uma área oceânica tropical;

- ii) a existência de algum efeito espacial induzido pela presença do arquipélago sobre a abundância das assembleias de dinoflagelados, ciliados tintinídeos e radiolários policistíneos;
- iii) a existência de algum efeito induzido pela presença do arquipélago sobre a estrutura vertical das assembleias de dinoflagelados, ciliados tintinídeos e radiolários policistíneos;
- iv) variações espaciais na concentração de biomassa de dinoflagelados e ciliados tintinídeos no entorno do arquipélago;
- v) a existência de possíveis interações entre as assembleias de dinoflagelados, ciliados tintinídeos, foraminíferos e radiolários policistíneos com importantes predadores como nauplius e copépodes juvenis.

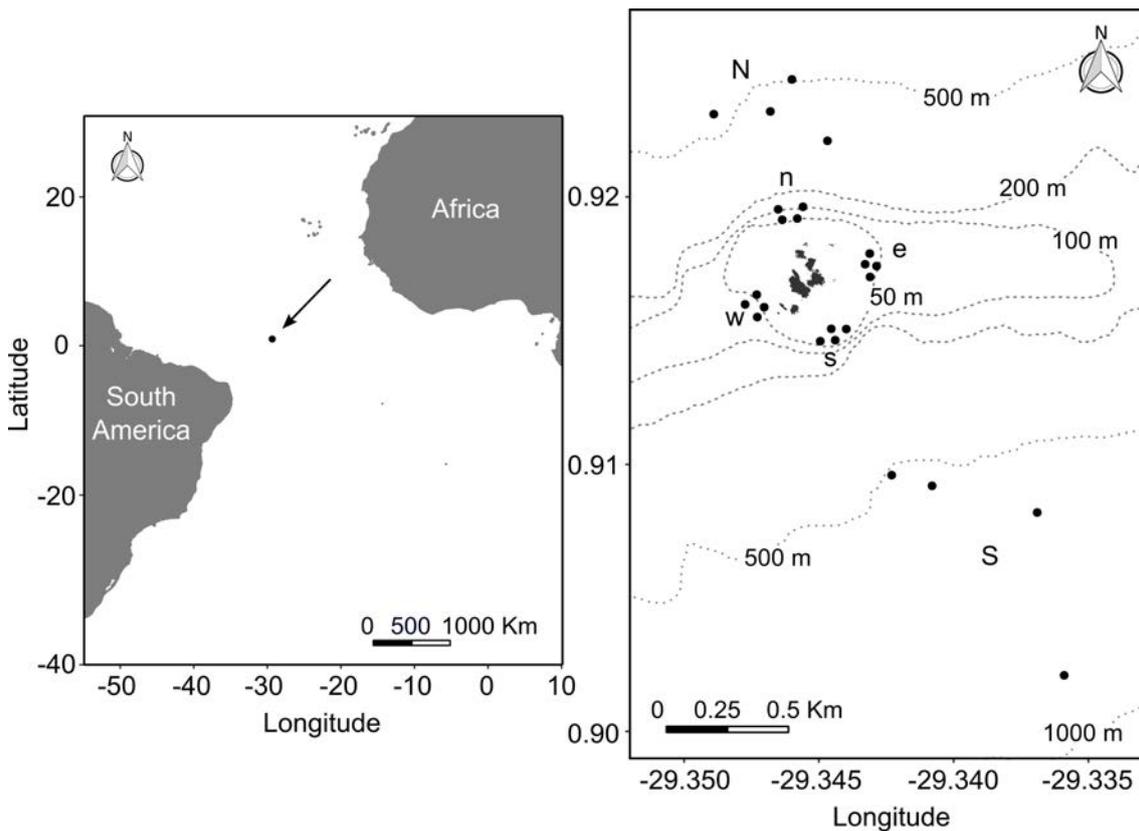
2 METODOLOGIA

2.1 Obtenção das amostras e procedimentos laboratoriais

As amostras foram coletadas durante a execução de duas campanhas oceanográficas ao ASPSP no ano de 2015 a bordo do barco de pesca “Transmar III”. A primeira campanha foi realizada durante o período de máxima precipitação (abril de 2015) e a segunda durante o período de mínima precipitação (novembro de 2015). Seis áreas localizadas em diferentes lados do arquipélago foram delimitadas (Figura 1). Duas áreas foram delimitadas a uma maior distância em relação ao arquipélago, nos lados norte (N) e sul (S) e quatro áreas foram delimitadas a uma distância mais próxima do arquipélago, nos lados norte (n), sul (s), leste (e) e oeste (w). Em cada área, foram realizadas amostragens em duas estações por campanha, totalizando quatro estações de amostragens por área. Nas áreas mais distantes, as estações foram posicionadas nas proximidades da isóbata de 500 metros, enquanto que nas áreas mais próximas, as estações foram posicionadas nas proximidades da isóbata de 50 metros. As coordenadas das estações estão apresentadas na Tabela 1. Uma garrafa tipo Niskin com capacidade para 10 litros foi utilizada para coletar água em diferentes profundidades de acordo com a Tabela 2. Todo o volume coletado em cada profundidade foi concentrado cuidadosamente se utilizando um tubo PVC contendo uma malha de 20 μ m acoplada ao seu fundo. O volume concentrado foi armazenado em potes de 250 mL e fixados com solução de lugol em uma concentração final de 3%. Um mini CTD SonTek CastAWAY foi utilizado para se obter perfilagens de temperatura e salinidade da superfície à profundidade de aproximadamente 100 metros, o limite inferior do equipamento.

No laboratório as amostras foram deixadas para decantar durante 48 horas e em seguida foram sifonadas. O volume final foi analisado em sua totalidade se utilizando câmaras de Sedgwick-Rafter e microscópios comuns. Os organismos foram identificados até o menor nível taxonômico possível se utilizando a literatura especializada existente (e.g. KOFOID; CAMPBELL, 1929; BENSON, 1966; MARSHALL, 1969; NIGRINI; MOORE Jr., 1979, BALECH, 1988).

Figura 1 – Localização do ASPSP no Oceano Atlântico e das seis áreas amostradas no entorno do arquipélago.



Fonte: Costa et al. (no prelo)

Tabela 1 – Localização espacial das estações realizadas nas diferentes áreas e datas no entorno do ASPSP.

| Estação | Latitude | Longitude | Data | Estação | Latitude | Longitude | Data |
|---------|----------|-----------|-------------|---------|----------|-----------|-------------|
| N1 | 0,922 | -29,345 | 7 Abr 2015 | n1 | 0,919 | -29,346 | 8 Abr 2015 |
| N2 | 0,923 | -29,349 | 13 Abr 2015 | n2 | 0,919 | -29,346 | 14 Abr 2015 |
| N3 | 0,923 | -29,347 | 7 Nov 2015 | n3 | 0,919 | -29,346 | 9 Nov 2015 |
| N4 | 0,924 | -29,346 | 11 Nov 2015 | n4 | 0,919 | -29,346 | 12 Nov 2015 |
| S1 | 0,909 | -29,341 | 7 Abr 2015 | s1 | 0,914 | -29,345 | 8 Abr 2015 |
| S2 | 0,910 | -29,342 | 13 Abr 2015 | s2 | 0,915 | -29,345 | 14 Abr 2015 |
| S3 | 0,908 | -29,337 | 7 Nov 2015 | s3 | 0,915 | -29,345 | 9 Nov 2015 |
| S4 | 0,902 | -29,336 | 11 Nov 2015 | s4 | 0,915 | -29,345 | 12 Nov 2015 |
| e1 | 0,918 | -29,343 | 8 Abr 2015 | w1 | 0,916 | -29,348 | 8 Abr 2015 |
| e2 | 0,917 | -29,343 | 14 Abr 2015 | w2 | 0,915 | -29,347 | 14 Abr 2015 |
| e3 | 0,917 | -29,343 | 9 Nov 2015 | w3 | 0,916 | -29,347 | 9 Nov 2015 |
| e4 | 0,918 | -29,343 | 12 Nov 2015 | w4 | 0,916 | -29,347 | 12 nov 2015 |

Tabela 2 – Número de estratos de profundidade amostrados em cada área e número total de amostras coletadas em cada área.

| Estação | Profundidades amostradas (m) | N de amostragens/campanha | Total de amostras | Total |
|---------|------------------------------|---------------------------|-------------------|-------|
| N | 1, 10, 20, 30, 50, 75 e 100 | 2 | 28 | |
| S | 1, 10, 20, 30, 50, 75 e 100 | 2 | 28 | |
| n | 1, 15, 30, 50 e 75 | 2 | 20 | |
| s | 1, 15 e 30 | 2 | 12 | |
| w | 1, 15 e 30 | 2 | 12 | |
| e | 1, 15 e 30 | 2 | 12 | 112 |

2.2 Análises de biomassa

Os valores de biomassa dos dinoflagelados e tintinídeos foram calculados com base nos valores de biovolume (BV). Para o cálculo do BV, foram realizadas medições das dimensões lineares de um conjunto do maior número possível de indivíduos da mesma espécie. Os valores médios das dimensões foram utilizados para se calcular o BV através da aplicação de formas estereométricas que correspondem as formas geométricas das espécies observadas. As formas utilizadas foram sugeridas por VADRUCCI et al. (2007). Após a determinação do BV de uma determinada espécie, esse valor foi convertido para biomassa através da aplicação de relações BV: biomassa para dinoflagelados (MENDEN-DEUER; LESSARD, 2000) e tintinídeos (VERITY; LANGDON, 1984), descritas a seguir.

Dinoflagelados: $\text{pgC cel}^{-1} = 0,760 * \text{BV}^{0,819}$

Tintinídeos: $\text{pgC cel}^{-1} = 0,053 \text{ BV} + 444,5$; para os tintinídeos, entenda-se por biovolume o volume lorical.

O valor de biomassa de cada espécie em cada amostra foi calculado através do produto da biomassa da espécie em questão e a sua densidade na amostra, conforme a seguinte fórmula:

$$BM_{ij} = BV_i \times D_{ij}$$

onde BM_{ij} é a biomassa da espécie i na amostra j , BV_i é o biovolume da espécie i e D_{ij} é a densidade da espécie i na amostra j .

A biomassa de predadores em potencial, nauplii de copépodes, também foi calculada a partir do biovolume através do fator de conversão $0,08 \text{ pgC } \mu\text{m}^{-3}$ (BEERS; STEWERT, 1970).

2.3 Análises dos dados

2.3.1 Variação vertical

As assembleias de dinoflagelados, tintinídeos e radiolários nas camadas superficial de mistura (CSM) e subsuperficial (CSS) foram comparadas através de uma PERMANOVA (ANDERSON, 2001) para cada assembleia. As PERMANOVA foram realizadas com base em matrizes de distância de Bray-Curtis calculadas após a transformação dos dados biológicos pela função do $\ln(X+1)$. Foram realizadas ordenações irrestritas das amostras se utilizando o método da Análise de Coordenadas Principais (PCoA), com base nas matrizes de distância de Bray-Curtis de cada assembleia considerada. A fim de se investigar a existência de espécies indicadoras associadas com a CSM e CSS, uma análise de valor indicador (DUFRENÊ; LEGENDRE, 1997) foi realizada e a significância das relações foi testada por meio de um teste de permutações.

A riqueza de espécies e a diversidade para os dados reunidos de cada camada em cada estação foram estimados. A riqueza de espécies foi calculada como o número absoluto de espécies e o índice de diversidade de Margalef (D_{Mg}). A diversidade foi calculada como o índice de dominância/uniformidade de Simpson (D) e expressada como o seu recíproco $1 - D$, o qual é uma medida eficiente da diversidade. As medições de riqueza de espécies e de diversidade foram comparadas entre a CSM e CSS se utilizando o teste de Mann-Whitney.

2.3.2 Variação horizontal

Os valores totais de densidade das assembleias de radiolários, tintinídeos, dinoflagelados e foraminíferos, além de potenciais predadores, como nauplius e copépodes juvenis, bem como os valores de biomassa total de tintinídeos, dinoflagelados e nauplius foram comparados entre as áreas mais próximas e mais distantes em relação ao ASPSP. Para isso se fez uso de uma dentre duas abordagens, escolhida a depender da satisfação ou não dos pressupostos do modelo da ANOVA. Os pressupostos que foram testados foram: *i.* a distribuição dos erros do modelo é normal ou se aproxima da normalidade; e *ii.* as variâncias são homogêneas (homocedasticidade) entre os grupos comparados. Para testar a satisfação do pressuposto *i*, o teste de Shapiro-Wilk foi realizado se utilizando os erros do modelo de ANOVA desejado. A homocedasticidade foi testada se utilizando o teste de Bartlett. Quando esses dois pressupostos foram satisfeitos, testes paramétricos foram utilizados, ao passo que

quando pelo menos um desses pressupostos não foi satisfeito, o procedimento adotado foi a realização de um teste permutacional se considerando um total de 10.000 permutações e uma distribuição aproximativa de referência através do procedimento de Monte Carlo.

Quando os dois pressupostos foram satisfeitos, os primeiros modelos de ANOVA testados foram modelos bifatoriais a fim de se testar a existência de efeitos de interação entre os fatores:

distância do arquipélago (próximo e distante) x período sazonal (precipitação máxima e mínima)

x camada (CSM e CSS)

x profundidade (1, 30, 50 e 75 metros)

Quando nenhum efeito de interação significativo foi encontrado os modelos foram reduzidos para aditivos e se verificou se para algum dos fatores houve diferença significativa. Quando necessário uma aproximação da normalidade, os dados foram transformados pela raiz quadrada ou raiz quarta. Quando os pressupostos não foram satisfeitos, os fatores foram investigados um por um se utilizando um teste de permutações com aproximação de Monte Carlo, conforme descrito anteriormente.

A riqueza de espécies foi estimada como o número absoluto de espécies e o índice de diversidade de Margalef (D_{Mg}) e a diversidade foi calculada como o índice de dominância/uniformidade de Simpson (D) e expressada como o seu recíproco $1 - D$. As medições de riqueza de espécies em termos de número absoluto de espécies foram comparadas entre as áreas próximas e distantes através de curvas acumuladoras de espécies. Já o procedimento adotado para comparação do índice de diversidade de Margalef (D_{Mg}) e do índice de dominância/uniformidade de Simpson (D) nas áreas mais próximas e mais distantes do ASPSP foi o mesmo adotado para a comparação dos valores de densidade total, descritos acima.

A estrutura das assembleias de radiolários, tintinídeos e dinoflagelados foram comparadas entre as áreas mais próximas e mais distantes em relação ao arquipélago por meio de Análises de Variância Multivariada Permutacionais não-paramétricas (PERMANOVA). Foi realizada uma PERMANOVA para cada assembleia considerada de forma a se verificar se cada uma das assembleias responde aos estímulos ambientais de forma independente. As três PERMANOVA realizadas tiveram como base matrizes de distância de Hellinger (LEGENDRE; GALLAGHER, 2001) calculadas a partir das matrizes de dados de radiolários, tintinídeos e dinoflagelados. Os modelos de PERMANOVA testados para cada assembleia consideraram a existência de efeitos de interação entre os mesmos fatores considerados nos modelos de ANOVA descritos anteriormente.

Além da PERMANOVA, análises de ordenação não restritas foram realizadas para cada uma das assembleias. Para a assembleia dos radiolários, o método utilizado foi o da Análise de Escalonamento Multidimensional não-métrico (nMDS), baseado em uma matriz de distância de Bray-Curtis calculada a partir da matriz de dados da assembleia de radiolários transformadas pela função $\ln(X+1)$, se excluindo as espécies que ocorreram em até três amostras. Para as assembleias de tintinídeos e dinoflagelados o método utilizado foi o da Análise de Escalonamento Multidimensional Clássico ou Métrico, também conhecido como Análise de Coordenadas Principais (PCoA). As análises foram realizadas com base em matrizes de distância de Bray-Curtis calculadas a partir das matrizes de dados das assembleias de tintinídeos e dinoflagelados de cada período de precipitação, transformadas pela função $\ln(X+1)$.

Por fim, análises de correlações não paramétricas, se utilizando o método da correlação de Spearman, foram realizadas a fim de se verificar a existência de relações entre os grupos de protistas estudados e predadores em potencial (nauplius e copépodes juvenis). Além disso, a ocorrência de possíveis espécies indicadoras da CSS dentro da CSM das áreas mais próximas em relação ao arquipélago foi verificada a fim de se investigar se há influência do ASPSP sobre a distribuição vertical das assembleias estudadas.

Todas as análises estatísticas foram realizadas se utilizando os softwares R (R CORE TEAM, 2016) e RStudio.

3 ESTRUTURA VERTICAL DAS ASSEMBLEIAS DE PROTISTAS MICROPLÂNTONICOS NO ENTORNO DO ARQUIPÉLAGO: O EFEITO DA TERMOCLINA

3.1 Dados ambientais

A temperatura superficial variou apenas entre 27,2°C nas estações N4 e S4 durante o período de precipitação mínima e 28,1°C na estação S2 durante o período de precipitação máxima. A salinidade superficial variou entre 35,53 na estação S3 durante o período de precipitação mínima e 36,1 na estação N2 durante o período de precipitação máxima. A profundidade da termoclina variou entre aproximadamente 18 metros na estação N1 durante o período de precipitação máxima e 63 metros na estação S3 durante o período de precipitação mínima (ver a Tabela 3 e Figura 2). Um máximo de salinidade próximo a profundidade do início da termoclina foi observado em muitas das estações (Figura 2). Duas massas de água foram amostradas durante o estudo, a Água Tropical Superficial (ATS) e a Água Central do Atlântico Sul (ACAS) (Figura 3).

3.2 Assembleias de protistas microplanctônicos

Os dinoflagelados foram o grupo mais abundante (Figura 4) e mais diverso (Tabela 4) dentre os protistas considerados nesse estudo. Eles foram representados por 80,7% do número total dos indivíduos encontrados na camada superficial de mistura (CSM), 65,8% dos indivíduos encontrados na camada subsuperficial (CSS), e 124 espécies identificadas. A identificação de formas muito pequenas e delicadas, as quais não são bem preservadas com os fixadores comumente utilizados, foi impedida e, portanto, o número de espécies de dinoflagelados está subestimado em certo grau. Os ciliados tintinídeos e aloricados, bem como os radiolários e foraminíferos estiveram presentes em números relativamente baixos, quando comparados com os dinoflagelados. Os ciliados tintinídeos representaram 3,9% dos indivíduos encontrados na CSM, 6% dos indivíduos encontrados na CSS e um total de 45 espécies. Os radiolários representaram 2,8% dos indivíduos encontrados na CSM, 5% dos indivíduos encontrados na CSS e um total de 65 espécies identificadas. Os foraminíferos representaram 10,4% dos indivíduos encontrados na CSM e 21,5% dos indivíduos encontrados na CSS, constituindo o segundo grupo mais abundante.

Tabela 3 – Profundidade aproximada da termoclina nas estações distantes em ambos períodos sazonais. As estações de número 1 e 2 foram amostradas durante o período de precipitação máxima, enquanto que as estações de número 3 e 4 foram amostradas durante o período de precipitação mínima.

| Estação | Profundidade | Estação | Profundidade |
|---------|--------------|---------|--------------|
| N1 | 18 m | S1 | 29 m |
| N2 | 30 m | S2 | 34 m |
| N3 | 26 m | S3 | 63 m |
| N4 | 30 m | S4 | 59 m |

Fonte: Costa et al. (no prelo)

Figura 2 – Perfilagens de temperatura (em vermelho) e salinidade (em azul) das estações localizadas nas proximidades da isóbata de 500 m (estações distantes) das áreas N e S do entorno do arquipélago. As estações 1 e 2 foram realizadas durante o período de precipitação máxima, enquanto que as estações 3 e 4 foram realizadas durante o período de precipitação mínima.

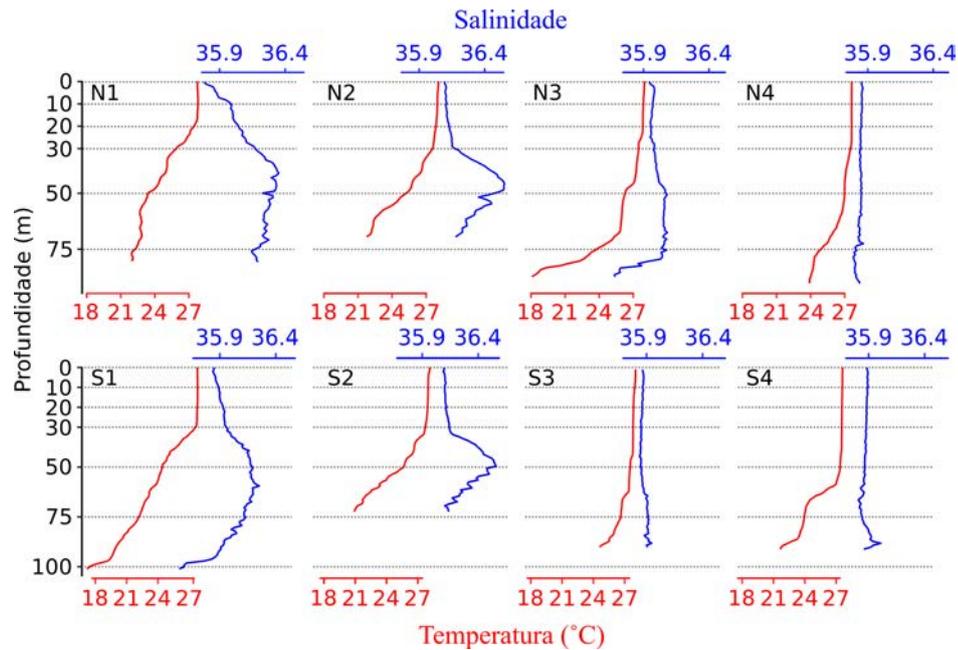
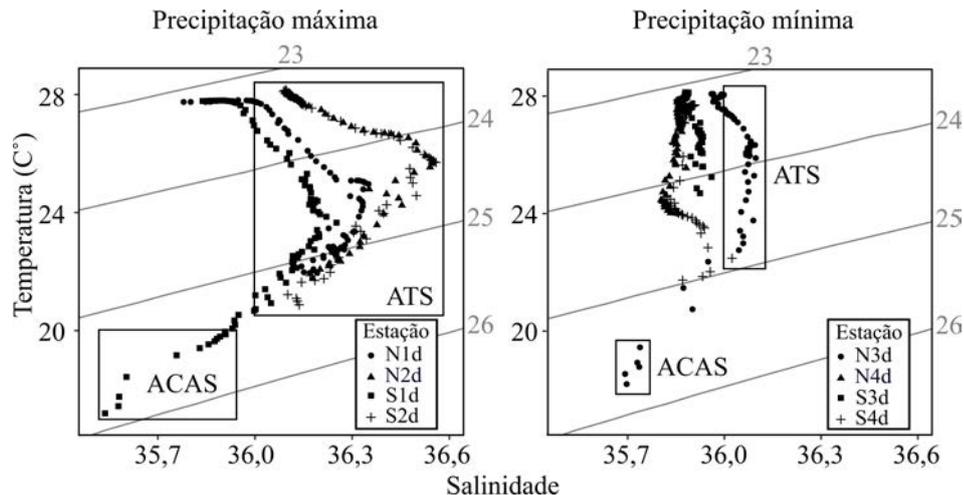
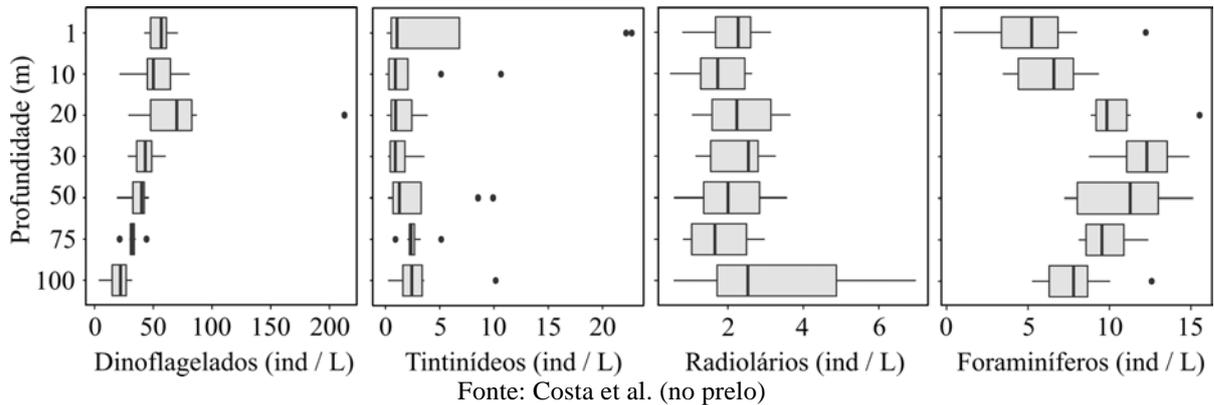


Figura 3 – Diagrama T-S das estações realizadas durante o período de precipitação máxima (N1, N2, S1 e S2) e de precipitação mínima (N3, N4, S3 e S4). Os pares T-S das diferentes estações estão representados por diferentes símbolos de acordo com a legenda dentro da Figura.



Fonte: Costa et al. (no prelo)

Figura 4 – Distribuição vertical dos valores de densidade total das assembléias de dinoflagelados, ciliados tintinídeos, radiolários policistíneos e foraminíferos nas estações das áreas N e S distantes.



3.3 Camada superficial de mistura (CSM), camada subsuperficial (CSS) e espécies indicadoras

A diferença entre a CSM e a CSS foi muito conspícua na assembleia de dinoflagelados (PERMANOVA, $p < 0,001$; Figura 5A) e também foi observada na assembleia de ciliados tintinídeos (PERMANOVA, $p < 0,001$; Figura 5B). Em ambos os casos, a diferença entre as duas camadas foi independente do regime de precipitação. Nenhuma evidência de diferenças na assembleia dos radiolários nas duas camadas foi encontrada (Figura 5C) durante qualquer um dos regimes de precipitação. A ordenação do PCoA da assembleia dos dinoflagelados exibiu a distinção mais clara entre as águas da CSM e CSS.

Um total de 20 espécies de dinoflagelados indicadores foi encontrado, sendo 15 dessas espécies classificadas como indicadoras das águas da CSM e cinco como indicadoras das águas da CSS (Tabela 5). Cinco espécies de ciliados tintinídeos foram classificadas como indicadoras das águas da CSS (Tabela 5), embora nenhuma espécie de tintinídeo tenha sido classificada como indicadora da CSM. Nenhuma espécie de radiolário foi classificada como indicadora da CSM ou CSS dentro do intervalo de profundidades amostrado. Perfis verticais de duas espécies indicadoras da CSM e da CSS são apresentadas como exemplo na Figura 6.

Tabela 4 –Lista das espécies identificadas na camada superficial de mistura (CSM) e camada subsuperficial (CS) no entorno do ASPSP. As espécies em negrito foram classificadas como indicadores ecológicos pela análise de IndVal. Valores em frequência de ocorrência das espécies nas amostras (em %).

| Espécies | CSM | CSS | Espécies | CSM | CSS |
|--|-------|-------|--|-------|-------|
| Dinoflagelados | | | | | |
| <i>Akashiwo sanguinea</i> (Hirasaka) Hansen & Moestrup, 2000 | 8,93 | 10,71 | <i>Phalacroma cuneus</i> Schütt, 1895 | 1,79 | 16,07 |
| <i>Amphisolenia bifurcata</i> Murray & Whitting, 1899 | 5,36 | 3,57 | <i>Phalacroma doryphorum</i> Stein, 1883 | 10,71 | 14,29 |
| <i>Amphisolenia bidentata</i> Schröder, 1900 | 3,57 | 3,57 | <i>Phalacroma favus</i> Kofoid & Michener, 1911 | 5,36 | 7,14 |
| <i>Amphisolenia globifera</i> Stein, 1883 | - | 12,5 | <i>Phalacroma hindmarchii</i> Murray & Whitting, 1899 | - | 3,57 |
| <i>Amphisolenia lemmermanni</i> Kofoid, 1907 | 1,79 | - | <i>Phalacroma rapa</i> Jørgensen, 1923 | 19,64 | 16,07 |
| <i>Amphisolenia rectangulata</i> Kofoid, 1907 | 3,57 | - | <i>Phalacroma rotundatum</i> (Claparède & Lachmann) Kofoid & Michener, 1911 | 48,21 | 51,79 |
| <i>Amphisolenia schauinslandii</i> Lemmermann, 1899 | 1,79 | - | <i>Phalacroma</i> sp. | - | 7,14 |
| <i>Amphisolenia</i> sp. | 3,57 | 1,79 | <i>Podolampas bipes</i> Stein, 1883 | - | 1,79 |
| <i>Balechina coerulea</i> (Dogiel) Taylor, 1976 | 28,57 | 30,36 | <i>Podolampas elegans</i> Schütt, 1895 | 8,93 | 7,14 |
| <i>Centrodinium pavillardii</i> Taylor, 1976 | - | 1,79 | <i>Podolampas palmipes</i> Stein, 1883 | 48,21 | 50 |
| <i>Ceratocorys armata</i> (Schütt) Kofoid, 1910 | 7,14 | - | <i>Podolampas spinifera</i> Okamura, 1912 | 48,21 | 42,86 |
| <i>Ceratocorys horrida</i> Stein, 1883 | 19,64 | 16,07 | <i>Prorocentrum balticum</i> (Lohmann) Loeblich, 1970 | 48,21 | 50 |
| <i>Ceratocorys reticulata</i> Graham, 1942 | - | 1,79 | <i>Prorocentrum gracile</i> Schütt, 1895 | 42,86 | 41,07 |
| <i>Ceratocorys</i> sp. | - | 3,57 | <i>Prorocentrum hoffmanianum</i> Faust, 1990 | 1,79 | 3,57 |
| <i>Citharistes regius</i> Stein, 1883 | 1,79 | - | <i>Prorocentrum micans</i> Ehrenberg, 1834 | 41,07 | 46,43 |
| <i>Cladopyxis brachiolata</i> Stein, 1883 | 1,79 | 7,14 | <i>Prorocentrum rostratum</i> Stein, 1883 | 3,57 | 1,79 |
| <i>Margalefidinium flavum</i> (Kofoid, 1931) Gómez et al., 2017 | 3,57 | - | <i>Prorocentrum</i> sp. | 3,57 | 5,36 |
| <i>Corythodinium belgicae</i> (Meunier) Taylor, 1976 | 3,57 | 5,36 | <i>Protoberidinium abei</i> (Paulsen) Balech, 1974 | 5,36 | - |
| <i>Corythodinium constrictum</i> (Stein) Taylor, 1976 | 28,57 | 17,86 | <i>Protoberidinium cassum</i> (Balech) Balech, 1974 | 48,21 | 44,64 |
| <i>Corythodinium diploconus</i> (Stein) Taylor, 1976 | - | 1,79 | <i>Protoberidinium curtipes</i> (Jørgensen) Balech, 1974 | 46,43 | 30,36 |
| <i>Corythodinium elegans</i> (Pavillard) Taylor, 1976 | 17,86 | 10,71 | <i>Protoberidinium</i> sp. | 3,57 | 1,79 |
| <i>Oxytoxum reticulatum</i> (Stein) Schütt, 1899 | 21,43 | 28,57 | <i>Pyrocystis fusiformis</i> Thomson, 1876 | 1,79 | 10,71 |
| <i>Corythodinium tessellatum</i> (Stein) Loeblich & Loeblich III, 1966 | 46,43 | 19,64 | <i>Pyrocystis hamulus inaequalis</i> Schröder, 1900 | 7,14 | 5,36 |
| <i>Dinophysis argus</i> (Stein) Abé | 1,79 | - | <i>Pyrocystis pseudonoctiluca</i> Wyville-Thompson, 1876 | 12,5 | 7,14 |
| <i>Dinophysis hastata</i> Stein, 1883 | 12,5 | 8,93 | <i>Pyrocystis robusta</i> Kofoid, 1907 | 42,86 | 44,64 |
| <i>Dinophysis ovata</i> Claparède & Lachmann, 1859 | - | 1,79 | <i>Pyrocystis</i> sp. | 1,79 | 5,36 |

continua

Tabela 4 – Lista de espécies identificadas. Continuação.

| | | | | | |
|---|-------|-------|--|-------|-------|
| <i>Dinophysis pusilla</i> Jørgensen, 1923 | 26,79 | 21,43 | <i>Schuetiella mitra</i> (Schütt) Balech, 1988 | 1,79 | - |
| <i>Dinophysis schueti</i> Murray & Whitting, 1899 | 10,71 | 30,36 | <i>Spiraulax kofoidii</i> Graham, 1942 | 3,57 | 1,79 |
| <i>Dinophysis uracantha</i> Stein, 1883 | 7,14 | 28,57 | <i>Tripes arietinus</i> (Cléve) Gómez, 2013 | 3,57 | 1,79 |
| <i>Dinophysis</i> sp. | 10,71 | 25 | <i>Tripes azoricus</i> (Cleve) Gómez, 2013 | - | 1,79 |
| <i>Gonyaulax birostris</i> Stein, 1883 | 33,93 | 26,79 | <i>Tripes candelabrus</i> (Ehrenberg) Gómez, 2013 | 32,14 | 14,29 |
| <i>Gonyaulax pacifica</i> Kofoid, 1907 | 23,21 | 17,86 | <i>Tripes concilians</i> (Jørgensen) Gómez, 2013 | 3,57 | - |
| <i>Gonyaulax verior</i> Sournia, 1973 | 12,5 | 1,79 | <i>Tripes contortus</i> (Gourret) Gómez, 2013 | 3,57 | - |
| <i>Gonyaulax</i> sp. | 48,21 | 51,79 | <i>Tripes declinatus</i> (Karsten) Gómez, 2013 | 48,21 | 23,21 |
| <i>Gymnodinium catenatum</i> Graham, 1943 | 3,57 | 7,14 | <i>Tripes dens</i> (Ostenfeld & Schmidt) Gómez, 2013 | 1,79 | - |
| <i>Gymnodinium</i> sp. | 37,5 | 16,07 | <i>Tripes digitatus</i> (Schütt) Gómez, 2013 | - | 1,79 |
| <i>Heterodinium</i> sp. | - | 3,57 | <i>Tripes euarquatus</i> (Jørgensen) Gómez, 2013 | 3,57 | 1,79 |
| <i>Histioneis crateriformis</i> Stein, 1883 | 8,93 | 5,36 | <i>Tripes falcatififormis</i> (Jørgensen) Gómez, 2013 | 1,79 | 1,79 |
| <i>Histioneis cymbalaria</i> Stein, 1883 | 3,57 | 10,71 | <i>Tripes fusus</i> (Ehrenberg) Gómez, 2013 | 37,5 | 21,43 |
| <i>Histioneis milneri</i> Murray & Whitting, 1899 | 48,21 | 10,71 | <i>Tripes geniculatus</i> (Lemmermann) Gómez, 2013 | - | 3,57 |
| <i>Histioneis hyalina</i> Kofoid & Michener, 1911 | 26,79 | 26,79 | <i>Tripes gibberus</i> (Gourret) Gómez, 2013 | 23,21 | 12,5 |
| <i>Histioneis isselii</i> Forti, 1932 | 3,57 | - | <i>Tripes horridus</i> (Cleve) Gómez, 2013 | 10,71 | 12,5 |
| <i>Histioneis panaria</i> Kofoid & Skogsberg, 1928 | - | 1,79 | <i>Tripes kofoidii</i> (Jørgensen) Gómez, 2013 | 30,36 | 32,14 |
| <i>Histioneis striata</i> Kofoid & Michener, 1911 | 3,57 | 10,71 | <i>Tripes lineatus</i> (Ehrenberg) Gómez, 2013 | 7,14 | 1,79 |
| <i>Histioneis</i> sp. | 7,14 | 7,14 | <i>Tripes limulus</i> (Pouchet) Gómez, 2013 | 1,79 | 1,79 |
| <i>Noctiluca</i> sp. | 17,86 | 1,79 | <i>Tripes longissimus</i> (Schröder) Gómez, 2013 | - | 1,79 |
| <i>Ornithocercus cristatus</i> Matzenauer, 1933 | 5,36 | 5,36 | <i>Tripes lunula</i> (Schimper ex Karsten) Gómez, 2013 | 1,79 | 1,79 |
| <i>Ornithocercus magnificus</i> Stein, 1883 | 30,36 | 28,57 | <i>Tripes macroceros</i> (Ehrenberg) Gómez, 2013 | 21,43 | 8,93 |
| <i>Ornithocercus quadratus</i> Schütt, 1900 | 25 | 17,86 | <i>Tripes massiliensis</i> (Gourret) Gómez, 2013 | 1,79 | 1,79 |
| <i>Ornithocercus steinii</i> Schütt, 1900 | 17,86 | 7,14 | <i>Tripes muelleri</i> Bory de Saint-Vicent, 1824 | 21,43 | 3,57 |
| <i>Ornithocercus thumi</i> (Schmidt) Kofoid & Skogsberg, 1928 | 3,57 | - | <i>Tripes pentagonus</i> (Gourret) Gómez, 2013 | 48,21 | 28,57 |
| <i>Ornithocercus</i> sp. | 10,71 | 12,5 | <i>Tripes platycornis</i> (Daday) Gómez, 2013 | - | 1,79 |
| <i>Oxytoxum elongatum</i> Wood, 1963 | 21,43 | 19,64 | <i>Tripes praelongus</i> (Lemmermann) Gómez, 2013 | - | 1,79 |
| <i>Oxytoxum laticeps</i> Schiller, 1937 | - | 1,79 | <i>Tripes pulchellus</i> (Schröder) Gómez, 2013 | 1,79 | - |
| <i>Oxytoxum milneri</i> Murray & Whitting, 1899 | 25 | 23,21 | <i>Tripes ranipes</i> (Cleve) Gómez, 2013 | 1,79 | 5,36 |

Continua

Tabela 4 – Lista de espécies identificadas. Continuação.

| | | | | | |
|--|-------|-------|--|-------|-------|
| <i>Oxytoxum ovum</i> Gaarder, 1954 | 1,79 | 1,79 | <i>Tripus tenuis</i> (Ostenfeld & Schmidt) Gómez, 2013 | 1,79 | - |
| <i>Oxytoxum robustum</i> Kofoid & Michener, 1911 | - | 1,79 | <i>Tripus teres</i> (Kofoid) Gómez, 2013 | 48,21 | 25 |
| <i>Oxytoxum sceptrum</i> (Stein) Schröder, 1906 | 17,86 | 10,71 | <i>Tripus vultur</i> (Cleve) Gómez, 2013 | 10,71 | 5,36 |
| <i>Oxytoxum scolopax</i> Stein, 1883 | 46,43 | 50 | <i>Tripus</i> sp. | 28,57 | 17,86 |
| <i>Oxytoxum turbo</i> Kofoid, 1907 | - | 5,36 | <i>Triposolenia depressa</i> Kofoid, 1906 | - | 17,86 |
| <i>Oxytoxum sphaeroideum</i> Stein, 1883 | 3,57 | - | <i>Tryblionella compressa</i> (Bailey) Poulin, 1990 | 46,43 | 46,43 |
| <i>Oxytoxum</i> sp. | - | 3,57 | <i>Warnowia</i> sp. | 5,36 | 12,5 |
| Tintinídeos | | | | | |
| <i>Codonaria cistellula</i> (Fol) Kofoid & Campbell, 1929 | 1,79 | 1,79 | <i>Proplectella praelonga</i> Kofoid & Campbell, 1929 | 8,93 | 5,36 |
| <i>Codonella acuta</i> Kofoid & Campbell, 1929 | 12,5 | 8,93 | <i>Protorhabdonella simplex</i> (Cleve) Jörgensen, 1924 | - | 1,79 |
| <i>Codonella amphorella</i> Biedermann, 1893 | - | 8,93 | <i>Rhabdonellopsis apophysata</i> (Cleve) Kofoid & Campbell, 1929 | - | 1,79 |
| <i>Codonella apicata</i> Kofoid & Campbell, 1929 | 17,86 | 16,07 | <i>Steenstrupiella steenstrupii</i> (Claparède & Lachmann) Kofoid & Campbell, 1929 | 1,79 | - |
| <i>Codonella galea</i> Haeckel, 1873 | 14,29 | 30,36 | <i>Stenosemella avellana</i> (Meunier) Kofoid & Campbell, 1929 | 5,36 | 1,79 |
| <i>Codonella relictata</i> Minkiewich, 1905 | 3,57 | 3,57 | <i>Stenosemella inflata</i> Kofoid & Campbell, 1929 | 1,79 | - |
| <i>Codonella</i> sp. | 5,36 | 1,79 | <i>Stenosemella nivalis</i> Meunier, 1910 | - | 5,36 |
| <i>Codonellopsis orthoceras</i> (Haeckel) Jörgensen, 1924 | 3,57 | 12,5 | <i>Stenosemella steinii</i> Jörgensen, 1912 | 1,79 | 1,79 |
| <i>Climacocylis scalaroides</i> Kofoid & Campbell, 1929 | 1,79 | - | <i>Stenosemella ventricosa</i> (Claparède & Lachmann) Jörgensen, 1924 | 7,14 | 5,36 |
| <i>Dadayiella ganymedes</i> (Entz) Kofoid & Campbell, 1929 | 1,79 | 1,79 | <i>Stenosemella</i> sp. | 5,36 | 12,5 |
| <i>Dictyocysta californiensis</i> Kofoid & Campbell, 1929 | - | 3,57 | <i>Tintinnopsis acuminata</i> Daday, 1887 | 1,79 | 3,57 |
| <i>Dictyocysta duplex</i> Brandt, 1906 | 1,79 | 3,57 | <i>Tintinnopsis beroidea</i> Stein, 1867 | 7,14 | 8,93 |
| <i>Dictyocysta lepida</i> Ehrenberg, 1854 | 16,07 | 30,36 | <i>Tintinnopsis brasiliensis</i> Kofoid & Campbell, 1929 | 14,29 | 16,07 |
| <i>Dictyocysta entzi</i> Jörgensen, 1924 | - | 14,29 | <i>Tintinnopsis rotundata</i> Kofoid & Campbell, 1929 | 16,07 | 17,86 |
| <i>Dictyocysta extensa</i> Kofoid & Campbell, 1929 | 1,79 | 10,71 | <i>Tintinnopsis minuta</i> Wailes, 1925 | - | 1,79 |
| <i>Dictyocysta mitra</i> Haeckel, 1873 | 3,57 | 23,21 | <i>Tintinnopsis nana</i> Lohmann, 1908 | 3,57 | 3,57 |
| <i>Dictyocysta</i> sp. | 8,93 | 26,79 | <i>Tintinnopsis parva</i> Merkle, 1909 | 1,79 | - |
| <i>Epiplocylis blanda</i> (Jörgensen) Kofoid & Campbell, 1939 | 1,79 | - | <i>Tintinnopsis</i> sp. | 7,14 | 5,36 |
| <i>Eutintinnus fraknoi</i> (Daday) Kofoid & Campbell, 1939 | 1,79 | 3,57 | <i>Undella claparedei</i> (Entz) Daday, 1887 | 1,79 | 1,79 |
| <i>Eutintinnus lusus-undae</i> (Entz) Kofoid & Campbell, 1939 | 1,79 | - | <i>Undella hyalina</i> Daday, 1887 | - | 1,79 |
| <i>Eutintinnus tubulosus</i> (Ostenfeld) Kofoid & Campbell, 1939 | 8,93 | 17,86 | <i>Undella subacuta</i> Cleve, 1900 | 1,79 | - |
| <i>Eutintinnus</i> sp. | 7,14 | 1,79 | <i>Undella</i> sp. | 1,79 | 3,57 |
| <i>Poroecus curtus</i> Kofoid & Campbell, 1929 | - | 5,36 | | | |

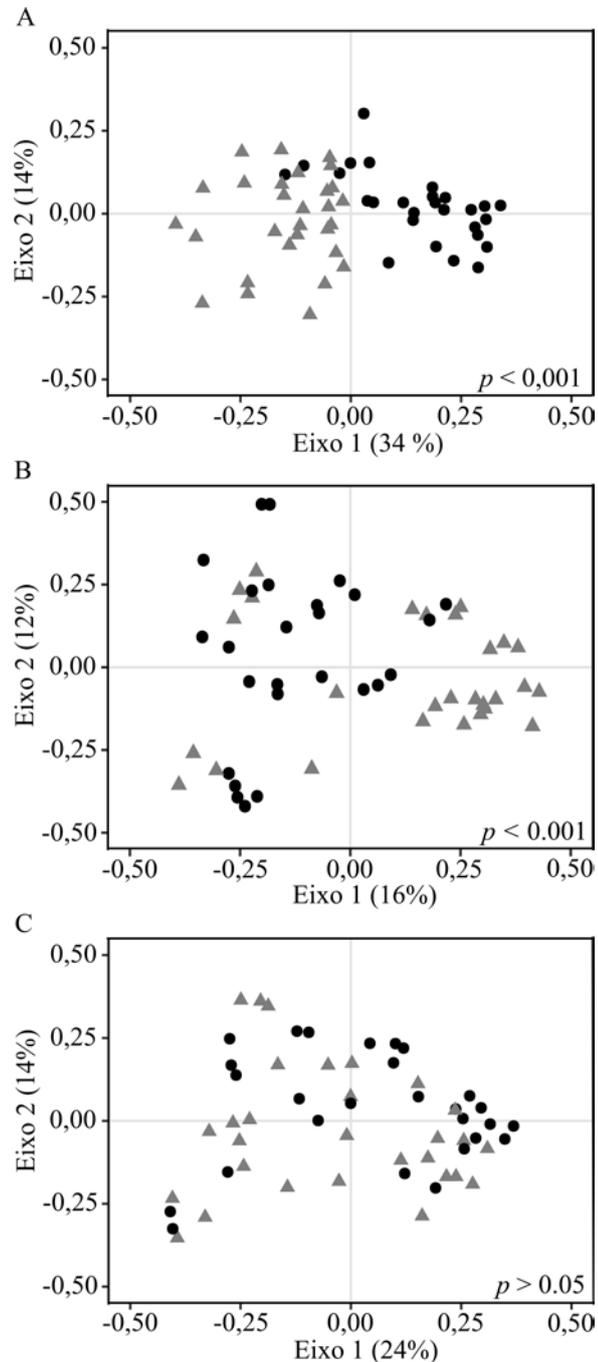
Continua

Tabela 4 – Lista de espécies identificadas. Continuação.

| Radiolários | | | | | |
|--|-------|-------|--|-------|-------|
| <i>Acanthosphaera actinota</i> Haeckel, 1860 | 1,79 | 7,14 | <i>Hexacantium</i> sp. | - | 1,79 |
| <i>Acrobotrys</i> sp. | - | 1,79 | <i>Hexapyle</i> sp. | 3,57 | 5,36 |
| <i>Actinomma leptodermum</i> (Jørgensen) Nigrini & Moore, 1979 | - | 1,79 | <i>Hexastylus phaenaxoni</i> | 1,79 | 1,79 |
| <i>Actinomma</i> sp. | 10,71 | 7,14 | <i>Hymeniastrum</i> sp. | 1,79 | 3,57 |
| <i>Amphiplecta</i> sp. | 8,93 | 14,29 | <i>Lamprocyclas</i> sp. | 8,93 | 7,14 |
| <i>Amphispyris toxarium</i> | - | 1,79 | <i>Lampromitra</i> sp. | 5,36 | 3,57 |
| <i>Amphispyris</i> sp. | 1,79 | 3,57 | <i>Larcopyle</i> sp. | 1,79 | 1,79 |
| <i>Amphitholus</i> sp. | 1,79 | 1,79 | <i>Larcospira quadrangular</i> Haeckel, 1887 | - | 3,57 |
| <i>Antarctissa</i> sp. | - | 1,79 | <i>Lithomelissa thoracites</i> Haeckel, 1860 | 1,79 | 5,36 |
| <i>Arachnocorys</i> sp. | 1,79 | 3,57 | <i>Lithomelissa</i> sp. | 28,57 | 42,86 |
| <i>Botryopyle dictyocephalus</i> Haeckel, 1887 | - | 1,79 | <i>Lophophaena buetschlii</i> (Haeckel) Petrushevskaya, 1971 | - | 1,79 |
| <i>Carpocanistrum</i> sp. | 1,79 | 1,79 | <i>Lophophaena hispida</i> (Ehrenberg) Petrushevskaya, 1971 | 10,71 | 17,86 |
| <i>Carpocanium</i> sp. | - | 1,79 | <i>Octopyle</i> sp. | - | 1,79 |
| <i>Ceratospyrus</i> sp. | 1,79 | - | <i>Peromelissa</i> sp. | 1,79 | 1,79 |
| <i>Cladoscenum tricolpium</i> (Haeckel) Jørgensen, 1900 | - | 1,79 | <i>Plegmosphaera</i> sp. | - | 1,79 |
| <i>Corythospyris stapedius</i> (Haeckel) Goll, 1978 | 1,79 | - | <i>Pseudocubus obeliscus</i> Haeckel, 1887 | 1,79 | 1,79 |
| <i>Clathrocorys</i> sp. | - | 1,79 | <i>Pterocanium charybdeum</i> (Müller) | - | 1,79 |
| <i>Clathrocyclas</i> sp. | 1,79 | 1,79 | <i>Pterocorys minythorax</i> (Nigrini) Nigrini & Moore, 1979 | 7,14 | 8,93 |
| <i>Stichopilidium kruegeri</i> (Popofsky) Nishimura & Yamauchi, 1984 | - | 1,79 | <i>Pterocorys zancleus</i> (Müller) Nigrini & Moore, 1979 | 3,57 | - |
| <i>Cycladophora</i> sp. | 26,79 | 21,43 | <i>Pteroscenium pinnatum</i> Haeckel, 1887 | - | 3,57 |
| <i>Cyrtolagena laguncula</i> Haeckel, 1887 | - | 1,79 | <i>Saccospyris</i> sp. | - | 1,79 |
| <i>Dictyocephalus</i> sp. | - | 1,79 | <i>Spirocyrtilis scalaris</i> Haeckel, 1887 | 1,79 | 5,36 |
| <i>Dictyocoryne truncatum</i> (Ehrenberg) Nigrini & Moore, 1979 | 5,36 | 3,57 | <i>Spongaster tetras</i> Ehrenberg, 1860 | 5,36 | 5,36 |
| <i>Dictyocoryne</i> sp. | - | 1,79 | <i>Spongotrochus</i> sp. | 8,93 | 3,57 |
| <i>Pseudodictyophimus gracilipes</i> Caulet, 1979 | - | 3,57 | <i>Tetrapyle octacantha</i> Müller, 1858 | 19,64 | 23,21 |
| <i>Dictyophimus infabricatus</i> Nigrini, 1968 | - | 3,57 | <i>Thecosphaera inermis</i> (Haeckel) Haeckel, 1887 | 1,79 | 1,79 |
| <i>Dictyophimus</i> sp. | 3,57 | 3,57 | <i>Theopilium tricostratum</i> Haeckel, 1887 | 1,79 | - |
| <i>Discopyle</i> sp. | 5,36 | 8,93 | <i>Tholospira cervicornis</i> Haeckel, 1887 | 3,57 | 1,79 |
| <i>Euchitonia elegans-furcata</i> (Ehrenberg) Boltovskoy, 1998 | - | 1,79 | <i>Tholospyrus</i> sp. | 12,5 | 7,14 |
| <i>Euchitonia</i> sp. | - | 1,79 | <i>Zygocampe chrysalidium</i> Haeckel, 1887 | 12,5 | 5,36 |
| <i>Eucoronis</i> sp. | 3,57 | - | <i>Zygocircus productus</i> Bütschli, 1882 | 8,93 | 5,36 |
| <i>Eucyrtidium acuminatum</i> (Ehrenberg) Ehrenberg, 1847 | 1,79 | 8,93 | <i>Zygocircus</i> sp. | - | 1,79 |
| <i>Eucyrtidium</i> sp. | 1,79 | 1,79 | | | |

Fonte: Costa et al. (no prelo)

Figura 5 – Análise de Componentes Principais (PCoA) utilizando os dados biológicos da assembleia de dinoflagelados (A), ciliados tintinídeos (B) e radiolários policistíneos (C). Os pontos pretos representam amostras coletadas na camada superficial de mistura (CSM) e os triângulos cinzas representam amostras coletadas na camada subsuperficial (CSS). O valor p de uma PERMANOVA comparando cada assembleia nas duas camadas também é apresentado.



Fonte: Costa et al. (no prelo)

3.4 Riqueza de espécies e diversidade

A influência da termoclina sobre a riqueza de espécies e diversidade diferiu entre as assembleias de protistas consideradas. Na assembleia de dinoflagelados, nenhuma diferença na

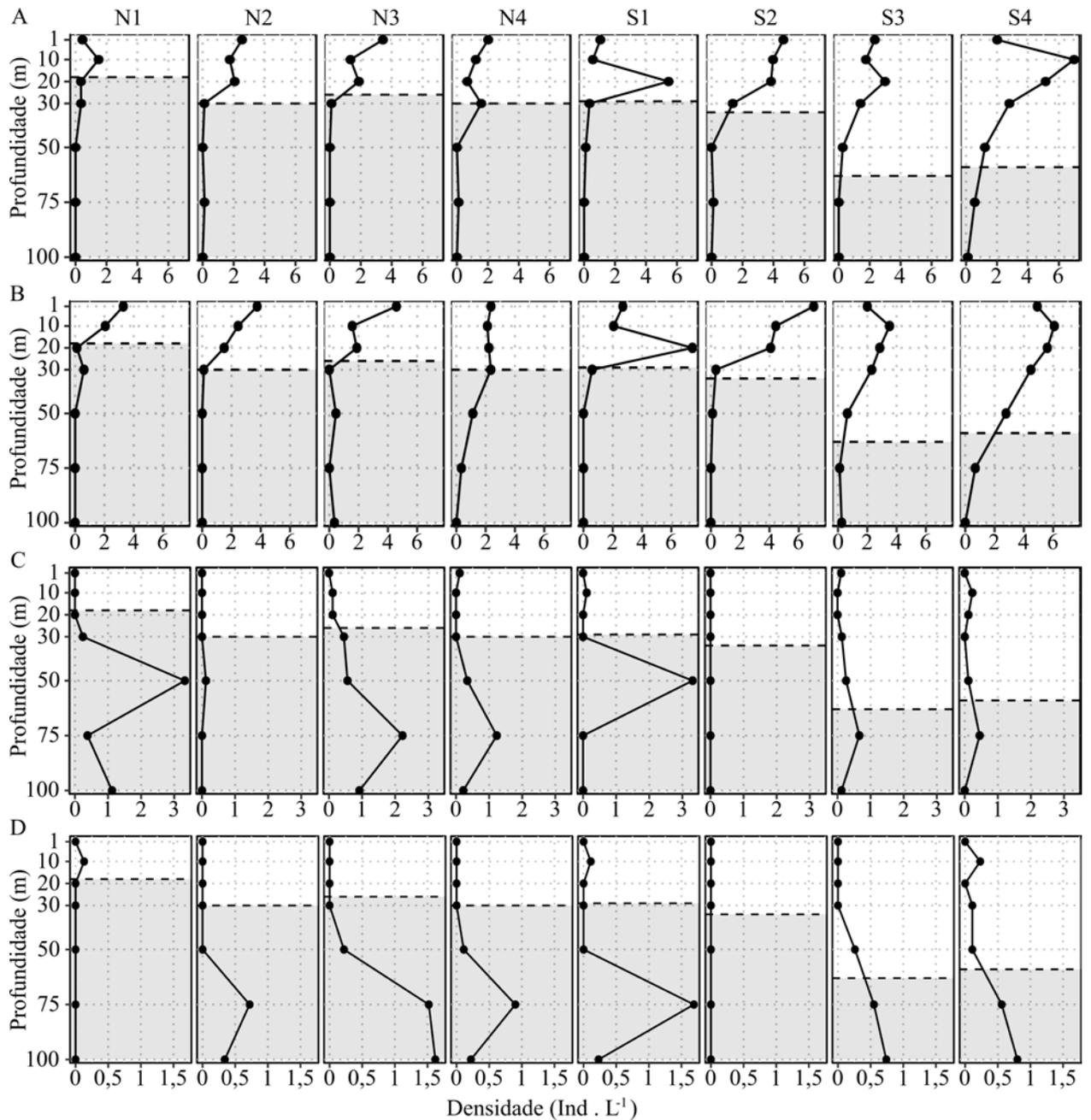
riqueza de espécies (D_{MG}) foi encontrada entre as duas camadas. No entanto, o número absoluto de espécies encontrado em cada camada foi significativamente diferente com valores em média mais elevados na CSM (t test, $p < 0,01$). A diversidade de espécies, como o índice de Simpson (D) também foi diferente entre ambas camadas, com valores em média mais elevados na CSM (t test, $p < 0,001$). Na assembleia de ciliados tintinídeos apenas o número absoluto de espécies foi diferente entre as camadas, com valores em média mais elevados na CSS (t test, $p < 0,01$). Nenhuma diferença no número absoluto de espécies, riqueza de espécies (D_{MG}), e diversidade (D) entre ambas camadas foi detectado na assembleia de radiolários. A Tabela 6 apresenta valores médios com desvio padrão para o número absoluto de espécies encontrado em cada camada, bem como a riqueza de espécies e a diversidade das três assembleias de protistas consideradas.

Tabela 5 – Espécies indicadoras determinadas pela Análise de Valor Indicador (IndVal). A é o componente de especificidade das espécies para o grupo de amostras; B é o componente de fidelidade ou sensibilidade da espécie ao grupo de amostras; $Stat$ é o valor indicador para a espécie; p é a probabilidade resultada de um teste de permutações. Tintinnina n.i. – Ciliado tintinídeo não identificado.

| Camada Superficial de Mistura (CSM) | | | | | Camada Subsuperficial (CSS) | | | | |
|-------------------------------------|------|------|------|-------|-------------------------------|------|------|------|-------|
| Espécies | A | B | stat | p | Espécies | A | B | stat | p |
| <i>Tripos declinatus</i> | 0,94 | 1 | 0,97 | 0,001 | <i>Dictyocysta lepida</i> | 0,93 | 0,59 | 0,74 | 0,004 |
| <i>Tripos teres</i> | 0,93 | 1 | 0,96 | 0,001 | <i>Dictyocysta</i> sp. | 0,93 | 0,52 | 0,70 | 0,002 |
| <i>Tripos pentagonus</i> | 0,90 | 1 | 0,95 | 0,001 | <i>Dinophysis uracantha</i> | 0,86 | 0,55 | 0,69 | 0,001 |
| <i>Histioneis milneri</i> | 0,88 | 1 | 0,94 | 0,001 | <i>Dinophysis schuetti</i> | 0,78 | 0,59 | 0,67 | 0,003 |
| <i>Corythodinium tessellatum</i> | 0,85 | 0,96 | 0,90 | 0,001 | <i>Dictyocysta mitra</i> | 0,97 | 0,45 | 0,66 | 0,002 |
| <i>Protoperidinium curtipes</i> | 0,83 | 0,96 | 0,90 | 0,001 | <i>Triposolenia depressa</i> | 1 | 0,35 | 0,59 | 0,001 |
| <i>Tripos fusus</i> | 0,81 | 0,78 | 0,79 | 0,001 | <i>Phalacroma cuneus</i> | 0,91 | 0,31 | 0,53 | 0,008 |
| <i>Tripos candelabrus</i> | 0,83 | 0,67 | 0,75 | 0,001 | <i>Dictyocysta entzi</i> | 1 | 0,28 | 0,53 | 0,004 |
| <i>Gymnodinium</i> sp. | 0,70 | 0,78 | 0,74 | 0,002 | Tintinnina n.i. | 0,83 | 0,31 | 0,51 | 0,021 |
| <i>Tripos muelleri</i> | 0,93 | 0,44 | 0,64 | 0,001 | <i>Amphisolenia globifera</i> | 1 | 0,24 | 0,49 | 0,010 |
| <i>Tripos macroceros</i> | 0,89 | 0,44 | 0,63 | 0,006 | <i>Codonella amphorella</i> | 1 | 0,17 | 0,41 | 0,045 |
| <i>Tripos gibberus</i> | 0,80 | 0,48 | 0,62 | 0,014 | | | | | |
| <i>Noctiluca</i> sp. | 0,97 | 0,37 | 0,60 | 0,002 | | | | | |
| <i>Ornithocercus steinii</i> | 0,86 | 0,37 | 0,56 | 0,018 | | | | | |
| <i>Gonyaulax verior</i> | 0,88 | 0,26 | 0,48 | 0,021 | | | | | |

Fonte: Costa et al. (no prelo)

Figura 6 – Perfis verticais de duas espécies indicadoras da CSM, os dinoflagelados *Triplos declinatus* (A) e *Triplos teres* (B), e duas espécies indicadoras da CSS, os ciliados tintinídeos *Dictyocysta lepida* (C) e um *Dictyocysta* não identificado (D). Linha pontilhada – Profundidade de início da termoclina.



Fonte: Costa et al. (no prelo)

Tabela 6 – Número absoluto de espécies (n), riqueza de espécies de Margalef (D_{Mg}), e índice de diversidade de Simpson (D) para as assembleias de dinoflagelados, ciliados tintinídeos e radiolários policistíneos. Valores médios \pm desvio padrão. * significante ao nível de 0,05; ** significante ao nível de 0,01; *** significante ao nível de 0,001.

| | CSM | | | CSS | | |
|----------------|-----------------|-----------------|-----------------------|------------------|-----------------|-----------------------|
| | n | D_{Mg} | D | n | D_{Mg} | D |
| Dinoflagelados | $36 \pm 7^{**}$ | $5,91 \pm 1,1$ | $0,92 \pm 0,02^{***}$ | $29 \pm 10^{**}$ | $5,49 \pm 1,4$ | $0,85 \pm 0,08^{***}$ |
| Tintinídeos | $4 \pm 3^{**}$ | $1,54 \pm 0,64$ | $0,59 \pm 0,26$ | $7 \pm 3^{**}$ | $1,83 \pm 0,84$ | $0,64 \pm 0,25$ |
| Radiolários | 6 ± 2 | $2,13 \pm 0,68$ | $0,75 \pm 0,1$ | 7 ± 3 | $2,42 \pm 0,73$ | $0,75 \pm 0,1$ |

Fonte: Costa et al. (no prelo)

3.5 Discussão

3.5.1 Hidrologia

O ASPSP está localizado em latitudes muito baixas, sendo caracterizado pela presença de uma termoclina permanente, a qual impede o enriquecimento das águas superficiais por águas mais profundas e ricas em nutrientes. Alguns autores já investigaram a existência de possíveis mecanismos de ressurgência induzida pela topografia no entorno do arquipélago, o que poderia levar ao enriquecimento das águas superficiais e aumento da produção fitoplanctônica, mas tal processo nunca foi evidenciado na área (BRÖCKEL; MEYERHÖFER, 1999; TRAVASSOS et al., 1999).

Com base nos pares de T-S, pelo menos duas massas de água foram amostradas durante o estudo, a ATS e a ACAS. A ATS forma a camada de mistura do Atlântico tropical e o seu limite inferior é representado pela isoterma de 20 °C (STRAMA; SCHOTT, 1999). De acordo com o critério de Stramma e Schott (1999), a ATS pode ser identificada nos diagramas T-S como os pares com temperatura mais elevada que 20 °C e salinidade de pelo menos 36. Em ambos os períodos, precipitação máxima e mínima, águas de temperatura mais elevada que 20 °C e salinidade abaixo de 36 foram observadas na camada superficial da coluna d'água. Essas águas estão fora do limite de salinidade típico da ATS de acordo com Stramma e Schott (1999) e já foi observada na área do ASPSP (TRAVASSOS et al., 1999; MEDEIROS et al., 2009a, 2009b). Níveis elevados de precipitação estão associados com a localização do ASPSP na Zona de Convergência Intertropical. A elevada precipitação contribui com uma suave diluição das águas mais superficiais, conforme já observado por Travassos et al. (1999). O limite inferior da ATS foi encontrado por volta de 80 metros em ambos os períodos. Para o período de precipitação mínima esse valor foi mais superficial que o observado por Medeiros et al. (2009a) no entorno do ASPSP (105 metros).

3.5.2 Distribuição vertical das assembleias consideradas

Muitos estudos focando em diferentes assembleias de organismos planctônicos na área do entorno do ASPSP já foram realizados (e.g. MACEDO-SOARES et al., 2012; MELO et al., 2012; MELO et al., 2014; QUEIROZ et al., 2015). Esses estudos se concentraram principalmente nas assembleias do fitoplâncton e do meso e macrozooplâncton. A ecologia de

protistas microplanctônicos, tais como ciliados, radiolários e foraminíferos, permanece pobremente conhecida, principalmente nas latitudes tropicais do Atlântico Sul.

As baixas densidades de indivíduos por litro que foram observadas para as assembleias de protistas considerados neste estudo é característica de ecossistemas oligotróficos. Os dinoflagelados foram o grupo mais abundante. Esses organismos possuem a vantagem competitiva de migrar verticalmente na coluna d'água, de forma que eles podem acessar águas mais profundas, mais ricas em nutrientes, armazenar nutrientes no interior da célula e se mover para cima, em direção a superfície iluminada onde a fotossíntese é possível (JI; FRANKS, 2007). Embora a determinação do modo trófico das espécies de dinoflagelados identificados não foi possível durante a examinação das amostras, é conhecido que vários dos gêneros identificados são mixotróficos, e.g. *Dinophysis* (JACOBSON; ANDERSEN, 1994), *Tripos* (SMALLEY et al., 2003), *Ornithocercus*, *Histioneis*, *Amphisolenia* e *Triposolenia* (TARANGKOON et al., 2010), e que a mixotrofia é altamente importante em regiões oligotróficas (TARANGKOON et al., 2010; STOECKER et al., 2017). Portanto, o esperado para esses organismos é uma distribuição vertical não uniforme de suas abundâncias, o que foi de fato observado. Os dinoflagelados exibiram densidades mais elevadas em 20 metros. Essa profundidade esteve, em geral, associada com o início da termoclina e, portanto, de um gradiente de densidade da água. De acordo com Blasco (1978), até mesmo um gradiente de densidade fraco poderia levar a uma concentração da abundância de dinoflagelados em certas profundidades por limitar a distância máxima que eles seriam capazes de nadar. O aumento na densidade da base da camada superficial de mistura na profundidade de início da termoclina poderia, então, estar atuando como uma barreira para a dispersão dos dinoflagelados na coluna d'água.

Foraminíferos, radiolários, ciliados aloricados e tintinídeos são, naturalmente, menos abundantes que os produtores primários. Os foraminíferos são conhecidos por serem mais abundantes no máximo de clorofila profundo, a qual constitui uma importante fonte alimentar, muito bem explorada pelos foraminíferos planctônicos (FAIRBANKS; WIEBE, 1980; FAIRBANKS et al., 1982). Embora não tenha sido possível se medir o conteúdo de clorofila na coluna d'água, trabalhos realizados anteriormente demonstraram que o teor de clorofila é mais elevado em águas mais profundas, na base da zona eufótica no ASPSP (BRÖCKEL; MEYERHÖFER, 1999; SOUZA et al., 2013). Cordeiro et al. (2013) encontrou concentrações crescentes de clorofilas com o aumento da profundidade da coluna d'água de aproximadamente 25 metros até a camada de máximo de clorofila entre 50 e 100 metros, nas águas no entorno de ilhas oceânicas do Atlântico Oeste Equatorial. Se esse quadro é permanece o mesmo no ASPSP,

as abundâncias mais elevadas dos foraminíferos entre as profundidades de 20 e 100 metros poderiam ser explicadas por uma concentração mais elevada de clorofila abaixo da camada superficial de mistura, aumentando até um máximo profundo de clorofila na base da zona eufótica.

Os valores mais elevados de densidade encontrados na superfície para ciliados tintinídeos é consistente com o fato de que embora esses organismos tenham ampla distribuição vertical nos oceanos, com algumas espécies ocorrendo abaixo de 600 metros de profundidade (KRŠINIĆ, 1982), eles são organismos planctônicos habitantes típicos da superfície, conforme também observado por Thompson et al. (1999). Os valores de densidade observados são, no entanto, inferiores à média de 25 ind. L⁻¹ observada por Dolan (2000) no Mar Mediterrâneo, e mais próximo da média de 11,5 ind. L⁻¹ observada no sul do Atlântico Sul por Thompson et al. (1999). No Sudeste do Oceano Pacífico Tropical, Dolan et al. (2007) observaram valores médios de densidade de tintinídeos mais elevados, variando de 2 – 42 ind. L⁻¹. Dados disponíveis para o Noroeste do Atlântico Sul tropical sugerem que as concentrações de clorofila variam de 0,05 – 0,87 µg. L⁻¹ nos primeiros 100 metros da coluna d'água (CORDEIRO et al., 2013; JALES et al., 2015), o que é consideravelmente mais baixo que os valores encontrados nas outras áreas citadas. Isso sugere que a natureza altamente oligotróficas das águas no entorno do ASPSP limitam o desenvolvimento da assembleia de tintinídeos e mantêm os valores de densidade baixos.

Os radiolários não são bem estudados no Oceano Atlântico, com apenas alguns estudos publicados (e.g. DWORETZKY; MORLEY 1987; THOMPSON et al. 1999). Os valores encontrados de densidades estiveram próximos aos encontrados por Thompson et al. (1999) no Atlântico Sul. O aumento discreto nos valores de densidade na profundidade de 100 metros coincide com profundidades de densidade máxima observados por alguns autores para radiolários coloniais e policistíneos no Oceano Pacífico, por volta de 85 – 100 metros (DENNET et al., 2002; ZASCO; RUSANOV, 2005).

3.5.3 As assembleias planctônicas e as camadas CSM e CSS

A estratificação da coluna d'água exerceu uma influência importante sobre as assembleias de dinoflagelados e ciliados tintinídeos, conforme ilustrado pelos diagramas de ordenação da PCoA. A diferença entre ambas camadas é clara em termos de composição, diversidade e riqueza de espécies.

A análise de valor indicador revelou 27 espécies indicadoras para a CSM e CSS. Dessas, seis espécies de dinoflagelados podem ser consideradas bons indicadores da CSM, especificamente *Tripos declinatus*, *T. teres*, *T. pentagonus*, *Histioneis milneri*, *Protoperidinium curtipes* e *Corythodinium tessellatum*. Metade dessas espécies pertence ao gênero *Tripos*. Espécies pertencentes a esse gênero possuem importância histórica como indicadores ecológicos (FROST, WILSON, 1938; GRAHAN, 1941) e recentemente foram sugeridas como candidatas em especial como indicadoras ecológicas de aquecimento dos oceanos (TUNINLEY, LEMÉE, 2013), principalmente devido a sua ubiquidade e relativa facilidade de identificação. Queiroz et al. (2015) encontrou *T. declinatus* e *Histioneis milneri* apenas em arrastos verticais de rede de plâncton de 75 – 105 metros à superfície, e, portanto, a única informação disponível de distribuição vertical dessas espécies no ASPSP é que elas ocorrem nos primeiros 100 metros de profundidade. *Tripos teres* já foi encontrada exclusivamente na superfície, *Tripos pentagonus* na superfície, 50 metros e no máximo profundo de clorofila, e *Corythodinium tessellatum* na superfície e 50 metros na região do ASPSP (QUEIROZ et al., 2015). É importante realçar que esses autores coletaram amostras em uma distância maior em relação ao arquipélago e que, com isso, encontraram uma termoclina mais profunda do que as profundidades relatadas aqui.

Na distribuição vertical de *Tripos declinatus* e *T. teres* apresentadas na Figura 6, fica muito claro que essas espécies apresentam valores máximos de densidade dentro da CSM, e baixos valores (quando presentes) dentro da CSS. O fato de dessas espécies terem sido encontradas com valores mais elevados de densidade quase que exclusivamente dentro da CSM não significa, todavia, que elas não ocorram em camadas mais profundas. Baek et al. (2009) demonstraram que diferentes espécies do gênero *Tripos* podem realizar migração vertical diária (MVD) em diferentes graus. A distribuição vertical de uma espécie é influenciada pelo seu padrão de MVD. Alguns autores já observaram que a MVD nos dinoflagelados e em outros organismos fitoplanctônicos está associada com um ritmo circadiano no qual as células geralmente se movem para baixo, em direção a águas mais profundas com disponibilidade de nutrientes mais elevada durante períodos escuros, e para cima, em direção a camada superficial iluminada durante períodos de luz (EPPLEY et al., 1968; BAEK et al., 2009). Entretanto, conforme demonstrado por Blasco (1978), um gradiente mínimo de densidade é suficiente para limitar a dispersão vertical dos dinoflagelados. A profundidade de início da termoclina mais superficial associada com uma picnoclina no entorno do ASPSP pode funcionar como uma barreira à dispersão vertical dos dinoflagelados. Consequentemente, as observações de diferentes espécies de dinoflagelados como indicadoras da CSM e CSS são válidas.

Os melhores indicadores ecológicos da CSS foram os ciliados tintinídeos *Dictyocysta lepida*, *D. mitra* e uma espécie não identificada de *Dictyocysta*. A distribuição vertical das espécies de *Dictyocysta* mostram claramente que *D. lepida* apresentou valores de densidade mais elevados entre 50 e 75 metros, enquanto que *D. mitra* apresentou picos de densidade entre 75 e 100 metros. A última espécie já foi observada como um importante componente da assembleia de tintinídeos entre as profundidades de 50 e 100 metros em uma região oceânica oligotrófica no sul do Mar Adriático (KRŠINIĆ, 1998; KRŠINIĆ; GRBEC, 2006). No sul do Atlântico Sul, Thompson *et al.* (1999) encontrou valores de profundidades médias de 45 e 27 metros para *D. lepida* e *D. mitra*, respectivamente. Esses valores são mais superficiais que o intervalo de profundidade onde os picos de densidade para ambas espécies foram encontrados no entorno do ASPSP. No entanto, as características hidrológicas são completamente diferentes entre as áreas de estudo. No sul do Atlântico Sul, temperaturas muito mais frias são encontradas por volta de 25 – 50 metros de profundidade. Isso poderia explicar a diferença entre a profundidade de pico de densidades de ambas espécies.

A assembleia de dinoflagelados foi mais rica em espécies e mais diversa na CSM. Isso era esperado já que autotrofia e mixotrofia são características comuns entre as espécies de dinoflagelados (HANSEN, 2011), o que faz com esses organismos sejam mais abundantes em águas superficiais iluminadas. A riqueza de espécies mais elevada na CSS para a assembleia de tintinídeos poderia estar relacionada ao processo de afundamento de indivíduos ou de loricas de tintinídeos a partir da CSM. Esse artefato já foi observado por Thompson *et al.* (1999). Entretanto, uma proporção considerável de espécies sendo específicas de uma determinada camada foi observada. No caso dos tintinídeos, por exemplo, 35,6 % das 38 espécies identificadas nas áreas distantes foi encontrado exclusivamente em uma camada. Pelo menos 30,6 % dos dinoflagelados foram encontrados exclusivamente em uma das camadas e esse padrão foi particularmente bem observado na assembleia de radiolários, pois 46,6 % das espécies identificadas ocorreram exclusivamente em uma das camadas, ainda que nenhuma evidência para um aumento/diminuição da riqueza de espécies ou diversidade da assembleia de radiolários tenha sido detectado dentro do intervalo de profundidades considerado. Essa evidência corrobora para a validade dos padrões de diversidade observados no entorno do ASPSP para as assembleias estudadas.

Conclui-se que diferentes assembleias foram afetadas de diferentes formas pela presença da termoclina permanente. Os dinoflagelados exibiram as alterações mais pronunciadas na estrutura da assembleia, com espécies de bom valor como indicadoras ecológicas para a CSM, bem como riqueza e diversidade de espécies mais elevada nessa

camada. A assembleia de ciliados tintinídeos é mais rica em espécies na CSS e exibiu algumas espécies com bom valor como indicadoras ecológicas para essa camada. Nenhuma influencia sobre a assembleia de radiolários nos primeiros 100 metros de profundidade foi detectada, embora uma tendência a um aumento nos valores de densidade com o aumento da profundidade tenha sido observada.

4 DISTRIBUIÇÃO ESPACIAL DA ASSEMBLEIA DE RADIOLÁRIOS POLICISTÍNEOS NO ENTORNO DO ASPSP

4.1 Espécies mais comuns e mais importantes em termos de abundância

Os radiolários se mostraram como um grupo diverso na região do entorno do ASPSP, tendo sido caracterizado como o segundo grupo mais rico em espécies, depois do grupo dos dinoflagelados. Um total de 78 espécies foram encontradas e estão apresentadas na Tabela 7. Nas estações das áreas mais próximas do arquipélago as espécies mais conspícuas foram *Cycladophora* sp., *Tetrapyle octacantha*, *Acrosphaera murrayana*, *Lithomelissa* sp. e *Actinomma* sp., todas com mais de 40% de frequência de ocorrência nas amostras (75, 57, 55, 48 e 41%, respectivamente). Nas estações das áreas mais distantes em relação ao arquipélago as espécies foram em geral menos recorrentes, com exceção apenas de *Lithomelissa* sp., *Cycladophora* sp. e *Tetrapyle octacantha*, com 71, 48 e 42% de frequência de ocorrência. Além disso, o número total de espécies registradas nas áreas distantes (72 espécies) foi consideravelmente mais elevado que o encontrado nas áreas das estações mais próximas do ASPSP (38 espécies).

A maior parte dos indivíduos não puderam ser identificados além do nível de ordem (Polycystina) e família (Plagoniidae) nas estações das áreas mais próximas do ASPSP (52,4 e 10,3% dos indivíduos, respectivamente). *Cycladophora* sp. foi a única espécie que apresentou abundância relativa ligeiramente mais elevada, ainda que baixa (7,5%). As demais espécies, com exceção de *Acrosphaera murrayana* (4,7%), apresentaram abundâncias relativas inferiores a 4%. Nas estações das áreas mais distantes do ASPSP a proporção de indivíduos não identificados além do nível de ordem (Polycystina) foi mais baixa que nas estações mais próximas, ainda que alta (37,8%). Além desses, pouco mais que 18% dos indivíduos não puderam ser identificados além do nível de família (10,5% Plagoniidae e 8,4% Actinommidae). As espécies mais abundantes foram *Lithomelissa* sp. e *Cycladophora* sp., com 10,3 e 4,3% de abundância relativa, as demais apresentaram abundâncias relativas inferiores a 3%.

4.2 Distribuição espacial de radiolários policistíneos

A proximidade em relação ao ASPSP exerceu uma importante influência sobre a densidade total da assembleia dos radiolários policistíneos. Independentemente do regime de precipitação (período de precipitação máxima ou mínima), profundidade da coluna d'água (1,

30, 50 ou 100 metros de profundidade) ou da camada da coluna d'água (CSM ou CSS) sendo considerados, foi observado um aumento nos valores de densidade total da assembleia com a proximidade em relação ao arquipélago (ANOVA, $p < 0,001$; Figura 7). Nenhum efeito de interação entre os fatores considerados (regime de precipitação, profundidade e camada) e distância em relação ao arquipélago foi encontrado (modelos ANOVA – dois fatores).

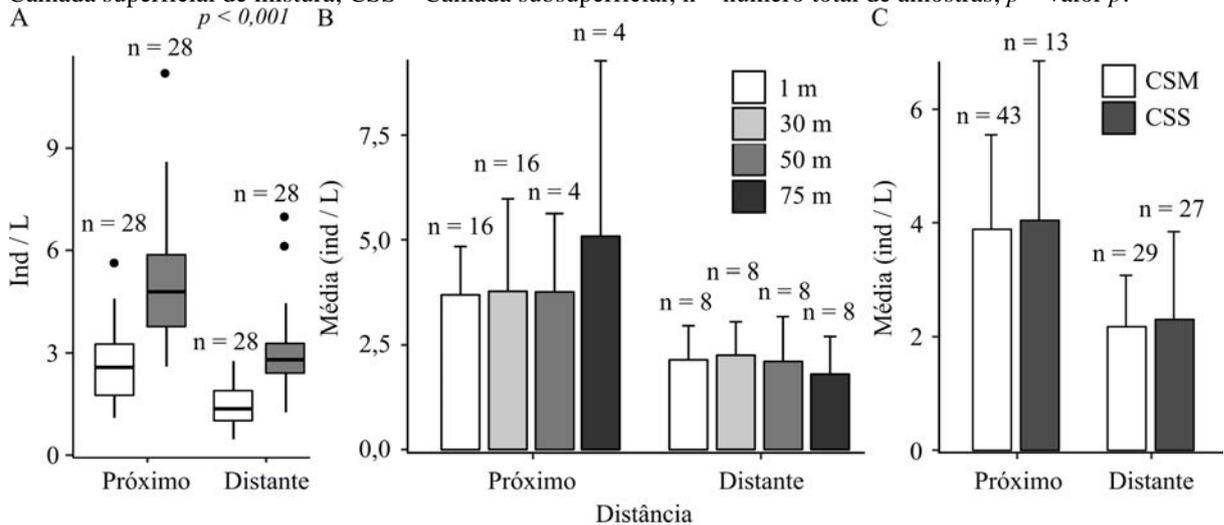
Tabela 7 – Lista de espécies de radiolários policistíneos encontrados na região do entorno do ASPSP. Os valores são apresentados em termos de frequência de ocorrência (%). Prox – Áreas próximas; Dist – Áreas distantes; n.i. – não identificado.

| Espécies | Prox | Dist | Espécies | Prox | Dist |
|-------------------------------------|-------|-------|--------------------------------------|-------|-------|
| <i>Acanthosphaera actinota</i> | - | 8,93 | <i>Lamprocyclas</i> sp. | 7,14 | 16,07 |
| <i>Acrobotrys</i> sp. | - | 1,79 | <i>Lampromitra</i> sp. | 3,57 | 8,93 |
| <i>Acrosphaera murrayana</i> | 55,36 | - | <i>Larcopyle</i> sp. | 3,57 | 3,57 |
| <i>Actinomma leptodermum</i> | - | 1,79 | <i>Larcospira quadrangula</i> | - | 3,57 |
| <i>Actinomma</i> sp. | 41,07 | 17,86 | <i>Lithomelissa thoracites</i> | - | 7,14 |
| <i>Amphiplecta</i> sp. | 26,79 | 23,21 | <i>Lithomelissa</i> sp. | 48,21 | 71,43 |
| <i>Amphispyris toxarium</i> | - | 1,79 | <i>Lophophaena buetschlii</i> | - | 1,79 |
| <i>Amphispyris</i> sp. | 5,36 | 5,36 | <i>Lophophaena hispida</i> | 26,79 | 28,57 |
| <i>Amphitholus</i> sp. | - | 3,57 | <i>Octopyle</i> sp. | - | 1,79 |
| <i>Antarctissa</i> sp. | - | 1,79 | <i>Peromelissa</i> sp. | - | 3,57 |
| <i>Arachnocorys</i> sp. | - | 5,36 | <i>Plectacantha</i> sp. | 1,79 | - |
| <i>Botryopyle dictyocephalus</i> | - | 1,79 | <i>Plegmosphaera</i> sp. | - | 1,79 |
| <i>Carpocanistrum</i> sp. | 1,79 | 3,57 | <i>Pseudocubus obeliscus</i> | - | 3,57 |
| <i>Carpocanium</i> sp. | - | 1,79 | <i>Pseudodictyophimus gracilipes</i> | - | 3,57 |
| <i>Cenosphaera</i> sp. | 1,79 | - | <i>Pterocanium charybdeum</i> | - | 1,79 |
| <i>Ceratospyrus</i> sp. | - | 1,79 | <i>Pterocorys hertwigii</i> | 1,79 | - |
| <i>Cladoscenum tricarpium</i> | 1,79 | 1,79 | <i>Pterocorys minythorax</i> | 5,36 | 16,07 |
| <i>Chlatrocircus stapedius</i> | 1,79 | 1,79 | <i>Pterocorys zancleus</i> | 1,79 | 3,57 |
| <i>Chlathrocorys</i> sp. | - | 1,79 | <i>Pteroscenum pinnatum</i> | - | 3,57 |
| <i>Clathrocyclas</i> sp. | 7,14 | 3,57 | <i>Saccospyris</i> sp. | - | 1,79 |
| <i>Corocalyptra</i> sp. | 1,79 | - | <i>Spirocyrtilis scalaris</i> | - | 7,14 |
| <i>Cycladophora</i> sp. | 75 | 48,21 | <i>Spongaster tetras</i> | 3,57 | 10,71 |
| <i>Cyrtolagena laguncula</i> | - | 1,79 | <i>Spongotrochus</i> sp. | - | 12,5 |
| <i>Dictyocephalus</i> sp. | - | 1,79 | <i>Stichopilidium kruegeri</i> | - | 1,79 |
| <i>Dictyocorine truncatum</i> | 1,79 | 8,93 | <i>Tetrapyle octacantha</i> | 57,14 | 42,86 |
| <i>Dictyocorine</i> sp. | - | 1,79 | <i>Thecosphaera inermis</i> | - | 3,57 |
| <i>Dictyophimus infabricatus</i> | - | 3,57 | <i>Theocorys</i> sp. | 1,79 | - |
| <i>Dictyophimus</i> sp. | 12,5 | 7,14 | <i>Theopilium tricostatum</i> | - | 1,79 |
| <i>Didymocyrtilis tetrathalamus</i> | 12,5 | 17,86 | <i>Tholospira cervicornis</i> | - | 5,36 |
| <i>Discopyle</i> sp. | 28,57 | 14,29 | <i>Tholospyrus</i> sp. | 26,69 | 19,64 |
| <i>Euchitonia elegans-furcata</i> | - | 1,79 | <i>Zygocircus productus</i> | 25 | 14,29 |
| <i>Euchitonia</i> sp. | 3,57 | 1,79 | <i>Zygocircus</i> sp. | 3,57 | 1,79 |
| <i>Eucoronis</i> sp. | 12,5 | 3,57 | Actinommidae n.i. | 1,79 | 66,07 |
| <i>Eucyrtidium acuminatum</i> | 1,79 | 10,71 | Cannobotryidae n.i. | - | 3,57 |
| <i>Eucyrtidium</i> sp. | 1,79 | 3,57 | Theoperidae n.i. | - | 3,57 |
| <i>Hexacantium</i> sp. | - | 1,79 | Plagoniidae n.i. | 87,5 | 60,71 |
| <i>Hexapyle</i> sp. | 1,79 | 8,93 | Spongodiscidae n.i. | - | 12,5 |
| <i>Hexastylus phaenaxoni</i> | - | 3,57 | Trissocylidae n.i. | - | 3,57 |
| <i>Hymeniastrum</i> sp. | - | 5,36 | Polycystina n.i. | 98,21 | 92,86 |

Os valores de densidade total de radiolários nas áreas mais distantes em relação ao ASPSP variaram entre 0,5 e 7 ind. L⁻¹, enquanto que nas áreas mais próximas esses valores

variaram entre 1 e 11,2 ind. L⁻¹. A Figura 8 apresenta a distribuição espacial dos valores de densidade total da assembleia de radiolários no entorno do ASPSP em diferentes profundidades e camadas da coluna d'água e evidencia a diferença entre as áreas comparadas.

Figura 7 – Densidade de radiolários policistíneos nos dois grupos de diferentes distâncias em relação ao ASPSP. A – Boxplot dos valores de densidade total nas estações próximas e distantes do ASPSP durante o período de máxima precipitação (em branco) e mínima precipitação (em cinza); B – Média ± desvio padrão dos valores de densidade total em diferentes profundidades de estações próximas e distantes do ASPSP; C – Média ± desvio padrão dos valores de densidade total nas duas camadas de estações próximas e distantes do ASPSP. CSM – Camada superficial de mistura; CSS – Camada subsuperficial; n – número total de amostras; *p* – valor *p*.



Em paralelo ao aumento de densidade com a aproximação em relação ao ASPSP, também foi observado um efeito oposto sobre a riqueza de espécies (t-test, $p < 0,001$) e diversidade (Mann-Whitney, $p < 0,001$), com valores significativamente mais elevados nas estações mais distantes (Figura 9).

A estrutura da assembleia dos radiolários policistíneos também foi influenciada pela distância em relação ao arquipélago (PERMANOVA, $p < 0,001$). Da mesma forma que para os valores de densidade total, a influência foi independente do regime de precipitação, camada da coluna d'água ou profundidade sendo considerada. Um escalonamento multidimensional não-métrico evidenciou a formação de dois grupos de amostras, um formado pelas amostras das estações localizadas nas áreas mais próximas do ASPSP e outro com as amostras das estações localizadas nas áreas mais distantes (Figura 10).

Figura 8 – Distribuição espacial dos radiolários policistíneos no entorno do ASPSP em diferentes profundidades que podem ser comparadas diretamente e nas duas camadas da coluna d'água. Para as quatro profundidades, as áreas dos círculos são proporcionais aos valores de densidade total da assembleia dos radiolários policistíneos. Para as duas camadas da coluna d'água, as áreas dos círculos são proporcionais ao valor médio das densidades totais dos radiolários policistíneos nessas camadas. A posicionamento dos círculos de cada estação no mapa não é exato em relação a suas coordenadas geográficas como forma de se evitar sobreplotagem. CSM – Camada superficial de mistura; CSS – Camada subsuperficial.

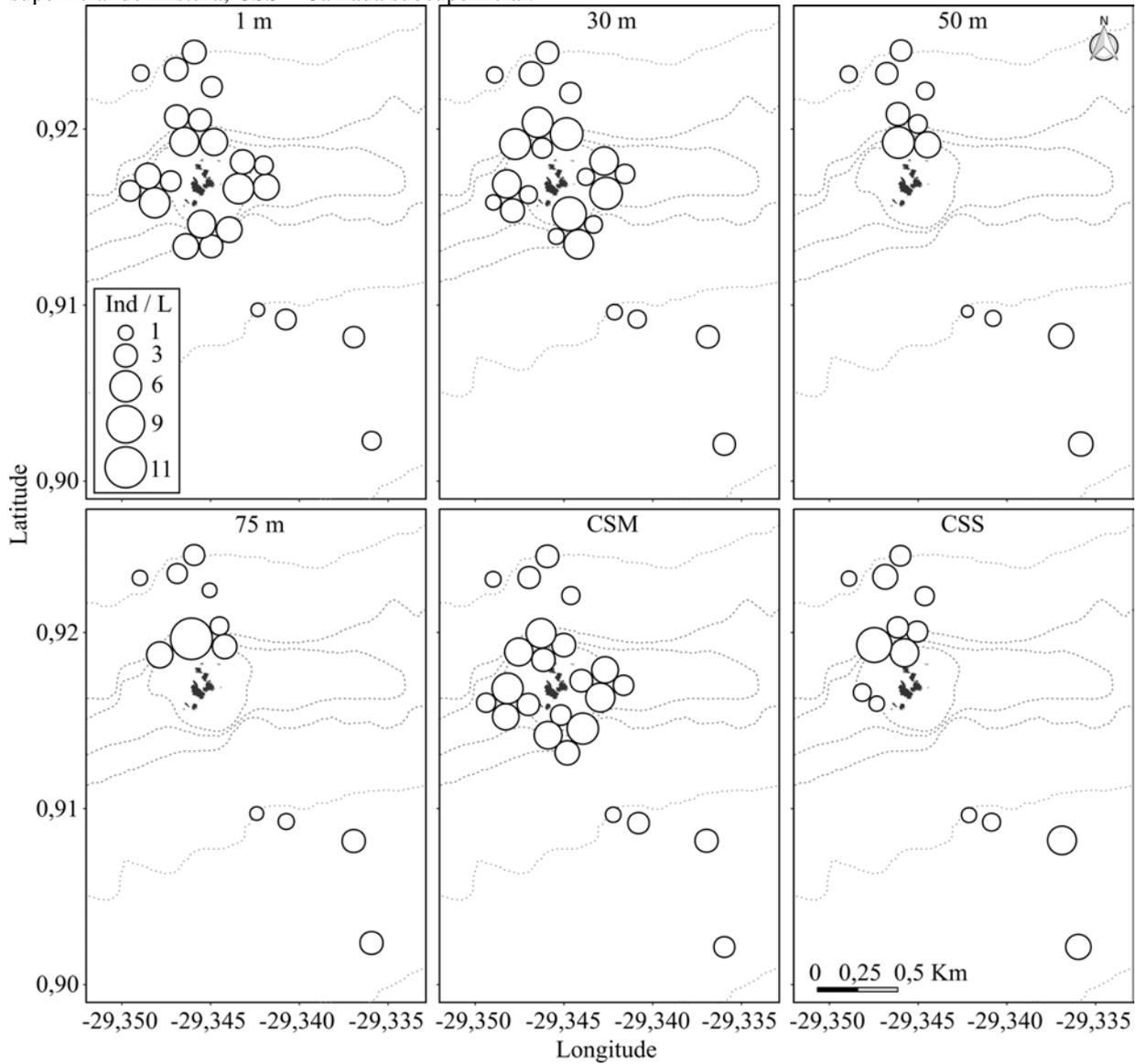


Figura 9 – Distribuição dos valores de diversidade de Simpson (branco) e de riqueza de espécies de Margalef (cinza) nas áreas próximas e distantes do ASPSP. Atenção para as escalas diferentes em cada lado da figura. n – número total de amostras; p – valor p .

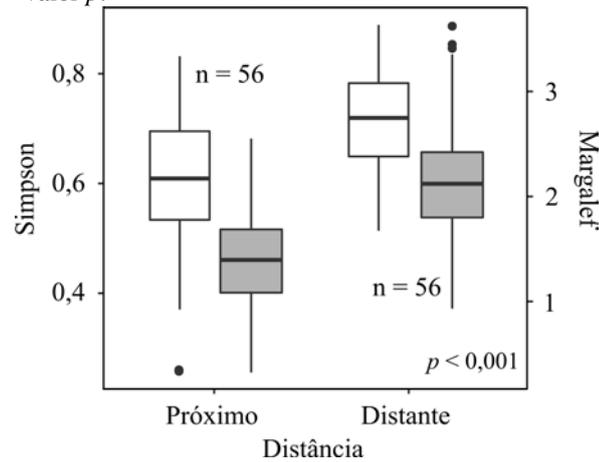
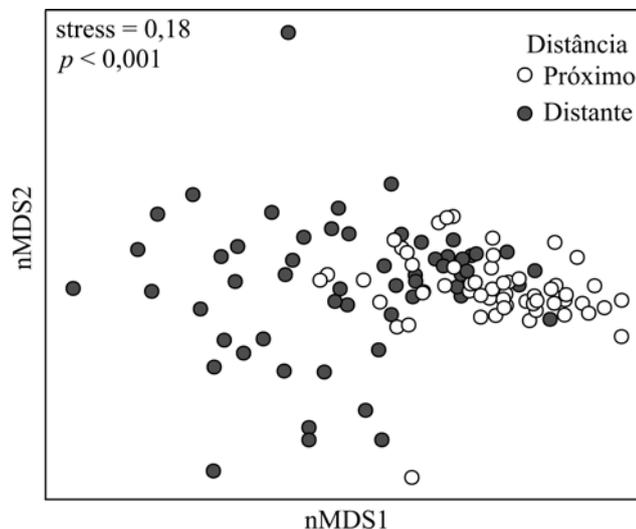


Figura 10 – Escalonamento multidimensional não-métrico (nMDS) baseado em uma matriz de dissimilaridade de Bray-Curtis da matriz de dados biológicos da assembleia de radiolários policistíneos no entorno do ASPSP. p – valor p de uma PERMANOVA.



4.3 Discussão

4.3.1 Densidade total dos radiolários policistíneos

Embora muitas espécies de radiolários que vivem na porção iluminada da coluna d'água, acima dos 200 metros de profundidade, possuam associados aos seus esqueletos de sílica muitas algas simbiotes, o heterotrofismo é muito importante como forma de nutrição para esses organismos (SWANBERG, 1983; SWANBERG; ANDERSON, 1985). A dieta reflete o microplâncton que está disponível localmente, podendo variar entre herbívora, carnívora ou

onívora (SWANBERG; ANDERSON, 1985). Levando em consideração essa importância geral do heterotrofismo na nutrição dos radiolários, é possível que a maior concentração de radiolários nas áreas mais próximas ao ASPSP esteja associada com um aumento na concentração de itens alimentares nessas áreas.

Os valores de densidade de radiolários observados na região do entorno do ASPSP são altos quando comparados com valores observados por outros autores em regiões oceânicas, e.g. valores médios de 1,2 ind. L⁻¹ com máximos de 7,9 ind. L⁻¹, na região sul do Atlântico Sul (THOMPSON et al., 1999). Na região da confluência do Mar da Scotia e do Mar de Wedell no limite entre o Oceano Sul e o Atlântico Sul, Alder e Boltovskoy (1993) observaram uma média 2 ind. L⁻¹ considerando a coluna d'água entre 1 e 400 metros de profundidade. No Oceano Sul, Abelmann e Gowing (1997) observaram valores máximos de densidade de radiolários policistíneos de pouco mais que 0,3 ind. L⁻¹ entre 100 e 300 metros de profundidade. Na região da Corrente da Califórnia, Boltovskoy e Riedel (1987) observaram valores de densidade de policistíneos variando entre 0,06 e 2,9 ind. L⁻¹ dentro do mesmo intervalo de profundidade estudado no ASPSP. Posteriormente, Kling e Boltovskoy (1995) observaram picos de densidade de radiolários policistíneos de até 1,7 ind. L⁻¹ na superfície da coluna d'água, entre 0 e 25 metros de profundidade, na mesma região. No Mar do Japão, Itaki (2003) observou que os valores mais elevados de densidade de radiolários policistíneos ocorrem entre 40 e 80 metros de profundidade, e chegaram a aproximadamente 0,2 ind. L⁻¹, valores máximos consideravelmente inferiores ao observado no entorno do ASPSP. Na região central do Pacífico Norte, Kling (1979) observou picos de densidade acima de 0,3 ind. L⁻¹ entre as profundidades de 50 e 100 metros. Na região tropical do Pacífico, Welling et al. (1996) observaram picos de densidade de radiolários na região superficial, chegando a 4 ind. L⁻¹.

É interessante que o ASPSP está inserido em águas extremamente oligotróficas, com uma estratificação permanente da coluna d'água levando a um declínio de nutrientes nas camadas superficiais, contudo, as densidades encontradas para os radiolários chegam a ser comparáveis ou mais elevadas que os valores de densidade observados nas regiões citadas acima, muitas das quais são caracterizadas por maior dinâmica e variabilidade em relação as condições oceanográficas. Na região do Golfo do México e Mar do Caribe, caracteristicamente de baixa produtividade, McMillen e Casey (1978) observaram, por exemplo, densidades mais elevadas de radiolários na camada superficial do oceano, entre 0 e 50 metros de profundidade, consideravelmente inferiores aos encontrados na região do entorno do ASPSP, variando entre 0,017 e 0,15 ind. L⁻¹. A diferença nos valores pode estar associada a um processo real de retenção dos radiolários nas áreas mais próximas do ASPSP ou a diferenças metodológicas em

relação ao procedimento de coleta dos radiolários. Como as coletas foram realizadas com garrafas, as formas juvenis dos radiolários também foram consideradas e contabilizadas no presente trabalho, ao passo que em muitos dos trabalhos acima citados, inclusive McMillen e Casey (1978), elas não puderam ser consideradas visto que redes de plâncton foram utilizadas para se coletar as amostras.

Nas áreas mais próximas do arquipélago a densidade média de radiolários foi de 4 ind. L^{-1} , enquanto que nas áreas mais afastadas esse valor ficou em torno de 2 ind. L^{-1} . Apesar de altos, esses valores são consideravelmente mais baixos que picos de densidades de até aproximadamente 390 ind. L^{-1} já registrados em regiões costeiras no sul do Atlântico Sul (BOLTOVSKOY et al., 2003). Na região central do Pacífico, Dennett et al. (2002) observaram valores de densidade de cápsulas de radiolários coloniais mais elevados que no entorno do ASPSP, variando entre 2,1 e 13,3 ind. L^{-1} nos primeiros 150 metros da coluna d'água.

4.3.2 Riqueza de espécies e diversidade de radiolários policistíneos

A dificuldade na identificação das formas juvenis dos radiolários é um dos fatores limitantes mais expressivos no que diz respeito ao conhecimento da biodiversidade de radiolários. A ausência de características morfológicas completamente formadas nos esqueletos de sílica de muitas espécies impediu a sua identificação além do nível de ordem, em especial nas áreas mais próximas do arquipélago. Devido a maior quantidade de indivíduos jovens nessas áreas, a quantidade de espécies identificadas foi menor, praticamente metade da quantidade de espécies identificadas nas áreas mais distantes. O padrão de menor diversidade e riqueza de espécies com a aproximação em relação ao ASPSP é, na verdade, um artefato da maior quantidade de formas juvenis ocorrentes nas áreas mais próximas. As espécies que ocorrem nas áreas mais distantes também estão presentes nas áreas mais próximas, contudo a raridade e baixa abundância relativa da grande maioria das espécies, aliadas ao aumento na quantidade das formas juvenis nas áreas mais próximas, levam a diminuição na quantidade de espécies identificadas.

Quando comparado com outras regiões, o ASPSP se mostra como um ambiente com diversidade de radiolários policistíneos considerável. Apesar da raridade das espécies aliada a um baixo volume amostrado (apenas 10 litros por amostra), o total de 78 espécies identificadas é comparável com os valores já registrados em diversos ambientes. Na região sudoeste do Atlântico Sul, Boltovskoy e Riedel (1980) registraram um total de 98 espécies. No Mar do Japão, Itaki (2003) registrou um valor bem mais baixo, total de 54 espécies, entre a superfície

e 2000 metros de profundidade, sendo que dessas, apenas quatro apresentaram altos valores de abundância relativa, as demais sendo raras. Welling et al. (1996) registraram um total de 109 espécies nos primeiros 200 metros de profundidade da região tropical do Pacífico.

Valores consideravelmente superiores de diversidade de radiolários já foram registrados em outras áreas. É importante salientar que tanto o volume de água considerado como o intervalo de profundidade amostrado é muito superior nesses estudos. Na região tropical do oeste do Atlântico, Takahashi e Honjo (1981) registraram um total de 208 espécies de radiolários estudando amostras coletadas por sediment traps. No setor do Atlântico do Oceano do Sul, Abelmann e Gowing (1997) registrou um total de 178 taxa e grupos de taxa de radiolários policistíneos entre a superfície e 1000 metros de profundidade. Na região da Corrente da Califórnia, Boltovskoy e Riedel (1987) registraram um total de 158 taxa de radiolários policistíneos a partir de amostras de arrastos verticais de 100 metros à superfície. Na região do sul da Califórnia e Oceano Pacífico, Kling e Boltovskoy (1995) registraram 136 radiolários policistíneos.

Essa diferença na estrutura da comunidade foi a principal responsável pela formação do gradiente observado na ordenação do nMDS. As amostras das áreas mais próximas do ASPSP estão mais concentradas por compartilharem uma maior quantidade de formas juvenis não identificadas e possuem um número mais elevado de espécies com frequência de ocorrência mais elevada que as amostras das áreas mais distantes. O maior número de espécies somado a maior esporadicidade e raridade das espécies que ocorreram nas áreas distantes torna as amostras dessas áreas mais distintas entre si, o que causou a maior dispersão dos pontos que representam as amostras coletadas nas áreas mais distantes na ordenação do nMDS. A raridade da maior parte das espécies de radiolários compondo uma assembleia é uma característica comum, tendo sido observada em diversos estudos (BOLTOVSKOY; RIEDEL, 1980; KLING; BOLTOVSKOY, 1995; ITAKI, 2003).

4.3.3 A composição da assembleia de radiolários nas áreas próximas e distantes

Apenas três espécies se destacaram nas áreas mais distantes em relação ao arquipélago quanto a suas ocorrências nas amostras, *Lithomelissa* sp., *Cycladophora* sp. e *Tetrapyle octacantha*. Nas áreas mais próximas, *Acrosphaera murrayana* é adicionada a essa mesma lista de espécies mais comuns. Embora a identificação de duas dessas espécies não tenha sido possível, a literatura disponível traz informações ecológicas importantes sobre diferentes espécies dos mesmos gêneros. *Lithomelissa* é um gênero que já foi relacionado com

profundidades mais superficiais, os 100 primeiros metros de profundidade, como a espécie *L. thoracites*, bem como com profundidades entre 400 e 1000 metros (*Lithomelissa* não identificada) (ABELMANN; GOWING, 1997). *L. thoracites* foi registrada no entorno do ASPSP nas áreas mais distantes com pouco mais que 7% de frequência de ocorrência, enquanto que nas áreas mais próximas ela não foi registrada. No entanto, *Lithomelissa* sp. foi registrada com elevada porcentagem de ocorrência nas amostras e é muito provável que se trata de uma forma juvenil de *L. thoracites*. Como *L. thoracites* é uma espécie comum do intervalo de profundidade estudado (0 – 100 m) a sua presença e conspicuidade na área pode ser explicada por sua característica de ocupar os primeiros 100 metros da coluna d'água. É possível que apenas as formas juvenis de *L. lithomelissa* tenham sido encontradas nas áreas mais próximas, o que impediu a sua identificação em amostras dessas áreas.

Cycladophora é um gênero com espécies importantes em profundidades abaixo dos 100 metros, como por exemplo *C. bicornis* já foi descrita como dominante entre 100 e 400 metros de profundidade (ABELMANN; GOWING, 1997). Como a identificação da espécie registrada nas áreas próximas e distantes do ASPSP não foi possível, não se pode inferir que espécies de águas profundas estão ocorrendo em profundidades mais superficiais no entorno do ASPSP. Interessantemente, algumas espécies que já foram descritas como comuns em águas profundas, como *Lophophaena buetschlii* em 200 metros de profundidade, *Pterocorys zancleus* e *Actinomma* spp. entre 0 e 400 metros, *Actinomma* spp. entre 400 e 1000 metros, *Actinomma leptodermum* entre 300 e 1000 metros, *Dictyophimus* sp. entre 0 e 150 metros, em 500 metros e também entre 400 e 1000 metros (*D. gracilipes*, espécie não encontrada no entorno do ASPSP, mas que pode estar presente em forma juvenil) e *Carpocanium* sp. em 1000 metros (KLING, 1979; KLING; BOLTOVSKOY, 1995; ABELMANN; GOWING, 1997), foram registradas, muitas delas esporadicamente, nos primeiros 100 metros de profundidade da região do entorno do ASPSP.

Tetrapyle octacantha já foi associada com profundidades mais superficiais, máximos de densidade em 25 metros de profundidade (KLING, 1979) e como dominante nos primeiros 150 metros de profundidade da coluna d'água (ABELMANN; GOWING, 1997). Além de *T. octacantha*, muitas das espécies encontradas são típicas de águas superficiais, como por exemplo *Eucyrtidium acuminatum*, *Didymocyrtis tetrathalamus*, *Spongaster tetras*, *Larcospira quadrangula*, *Pterocorys hertwigii*, *Spongotrochus* sp. (KLING, 1979; KLING; BOLTOVSKOY, 1995; ABELMANN; GOWING, 1997).

De forma geral, a assembleia de radiolários ocupando os primeiros 100 metros de profundidade da coluna d'água da região do entorno do ASPSP é composta principalmente por

espécies raras, de ocorrências esporádicas e típicas das regiões superficiais do oceano, sem evidências consideráveis de ressurgência devido a presença de morfo-espécies típicas de águas profundas ocorrendo em profundidades mais superficiais. Grande parcela da assembleia é formada por indivíduos juvenis, em especial nas áreas mais próximas do ASPSP. A abundância mais elevada de radiolários nas áreas mais próximas em relação ao ASPSP pode estar relacionada a uma possível maior quantidade de itens alimentares disponível aos indivíduos juvenis nessas áreas.

5 DISTRIBUIÇÃO ESPACIAL DA ASSEMBLEIA DE CILIADOS TINTINÍDEOS NO ENTORNO DO ASPSP

5.1 Espécies mais comuns e mais importantes em termos de abundância

Dentre as assembleias estudadas os tintinídeos se mostraram como a menos diversa na região do entorno do ASPSP, tendo sido registrado um total de 46 espécies. Da mesma forma que os radiolários, as espécies da assembleia dos tintinídeos não apresentaram valores elevados de recorrência nas amostras. Nas áreas distantes do arquipélago, as espécies mais conspícuas em termos de recorrência foram *Dictyocysta lepida*, *Codonella galea*, *Dictyocysta* sp., *Codonella apicata*, *Tintinnopsis rotundata* e *T. brasiliensis* com 46, 45, 36, 34, 34 e 30% de frequência de ocorrência nas amostras. Nas áreas mais próximas do arquipélago todas as espécies foram esporádicas, com menos que 30% de frequência de ocorrência nas amostras (Tabela 8).

Tabela 8 – Lista de espécies de ciliados tintinídeos encontrados na região do entorno do ASPSP. Os valores são apresentados em termos de frequência de ocorrência (%). Prox – Áreas próximas; Dist – Áreas distantes; n.i. – não identificado.

| Espécies | Próx | Dist | Espécies | Próx | Dist |
|-----------------------------------|------|------|-------------------------------------|------|------|
| <i>Amphorides minor</i> | 5,4 | - | <i>Proplectella praelonga</i> | - | 14,3 |
| <i>Codonaria cistellula</i> | - | 3,6 | <i>Protorhabdonella simplex</i> | - | 1,8 |
| <i>Codonella acuta</i> | 1,8 | 21,4 | <i>Rhabdonellopsis apophysata</i> | - | 1,8 |
| <i>Codonella amphorella</i> | - | 8,9 | <i>Steenstrupiella steenstrupii</i> | - | 1,8 |
| <i>Codonella apicata</i> | 7,9 | 33,9 | <i>Stenosemella avellana</i> | - | 7,1 |
| <i>Codonella galea</i> | 8,9 | 44,6 | <i>Stenosemella inflata</i> | - | 1,8 |
| <i>Codonella</i> sp. | 7,1 | 7,1 | <i>Stenosemella nivalis</i> | - | 5,4 |
| <i>Codonellopsis orthoceras</i> | 1,8 | 16,1 | <i>Stenosemella steinii</i> | - | 3,6 |
| <i>Clymacocylis scalaroides</i> | - | 1,8 | <i>Stenosemella ventricosa</i> | - | 12,5 |
| <i>Dadayiella ganymedes</i> | - | 3,6 | <i>Stenosemella</i> sp. | 7,1 | 17,9 |
| <i>Dictyocysta californiensis</i> | - | 3,6 | <i>Tintinnopsis acuminata</i> | - | 5,4 |
| <i>Dictyocysta duplex</i> | - | 5,4 | <i>Tintinnopsis beroidea</i> | 26,8 | 16,1 |
| <i>Dictyocysta lepida</i> | - | 46,4 | <i>Tintinnopsis brasiliensis</i> | 25 | 30,4 |
| <i>Dictyocysta entzi</i> | - | 14,3 | <i>Tintinnopsis rotundata</i> | 17,9 | 33,9 |
| <i>Dictyocysta extensa</i> | - | 12,5 | <i>Tintinnopsis minuta</i> | - | 1,8 |
| <i>Dictyocysta mitra</i> | - | 26,8 | <i>Tintinnopsis nana</i> | 1,8 | 7,1 |
| <i>Dictyocysta</i> sp. | 10,7 | 35,7 | <i>Tintinnopsis parva</i> | - | 1,8 |
| <i>Epiplocylis blanda</i> | - | 1,8 | <i>Tintinnopsis</i> sp. | 14,3 | 12,5 |
| <i>Eutintinnus fraknoi</i> | - | 5,4 | <i>Undella claparedei</i> | 5,4 | 3,6 |
| <i>Eutintinnus lususundae</i> | - | 1,8 | <i>Undella hyalina</i> | - | 1,8 |
| <i>Eutintinnus tubulosus</i> | 5,4 | 26,8 | <i>Undella subacuta</i> | - | 1,8 |
| <i>Eutintinnus</i> sp. | 8,9 | 8,9 | <i>Undella</i> sp. | 3,6 | 5,4 |
| <i>Poroecus curtus</i> | 1,8 | 5,4 | <i>Tintinnina</i> n.i. | 7,1 | 17,9 |

As espécies mais importantes em termos de abundância relativa nas áreas mais próximas em relação ao arquipélago foram *Tintinnopsis brasiliensis*, *T. rotundata*, *T. beroidea* e

Dictyocysta sp., as quais representaram respectivamente 22, 19, 17 e 12% dos indivíduos encontrados. Nas áreas mais distantes em relação ao arquipélago apenas as espécies *T. brasiliensis* e *Dictyocysta lepida* apresentaram abundância relativa acima de 10 %, tendo representado respectivamente 21 e 11% dos indivíduos encontrados. As demais espécies apresentaram menos de 10% dos indivíduos encontrados nas áreas mais distantes. A figura 17, na sessão 6, apresenta algumas espécies encontradas na região do entorno do ASPSP, bem como espécies que estavam abaixo do limite de detecção das amostragens com garrafa Niskin de 10 litros.

5.2 Distribuição espacial de ciliados tintinídeos

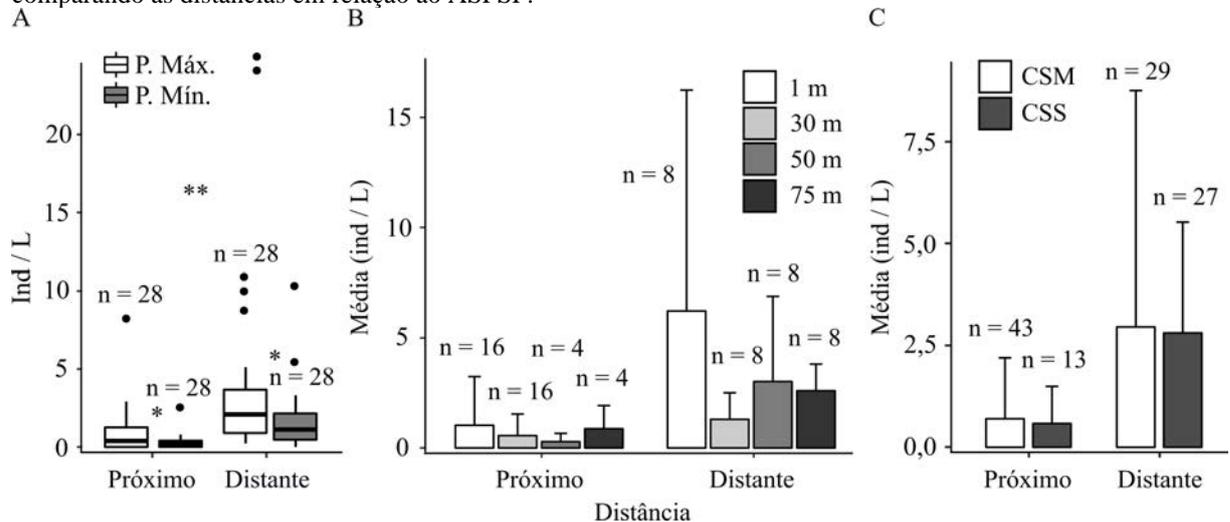
A distribuição espacial dos ciliados tintinídeos é influenciada pela presença do ASPSP (ANOVA, $p < 0,001$). Nenhuma evidência da existência de efeitos de interação entre a distância e o regime de precipitação, entre distância e profundidade da coluna d'água e entre distância e camada da coluna d'água foi encontrado. Isso significa que o efeito da distância sobre as densidades dos tintinídeos independe do período sazonal, profundidade e camada da coluna d'água. Além do efeito da distância, o regime de precipitação também possui efeito sobre as densidades dos tintinídeos (ANOVA, $p < 0,01$). De forma geral, valores mais elevados de densidade de tintinídeos foram encontrados nas áreas mais distantes em relação ao ASPSP e durante o período de precipitação máxima (Figura 11). O resultado para a biomassa dos ciliados tintinídeos foi similar.

Nas áreas mais próximas em relação ao arquipélago, as densidades de tintinídeos foram baixas, variando entre 0 e 9 ind. L⁻¹, enquanto que nas áreas mais distantes os valores de densidade de tintinídeos variaram entre 0 e 23 ind. L⁻¹. A Figura 12 evidencia a notável diferença entre os valores de densidade total de tintinídeos nas áreas próximas e distantes do arquipélago. Os valores de biomassa também foram baixos e variaram entre 0 e 0,022 µgC L⁻¹ nas áreas mais próximas e entre 0 e 0,067 µgC L⁻¹ nas áreas mais distantes. A Figura 13 evidencia a diferença entre os valores de biomassa total de tintinídeos entre as áreas próximas e mais distantes.

A riqueza de espécies da assembleia de tintinídeos nas áreas mais próximas e mais distantes em relação ao arquipélago é diferente (teste permutacional com aproximação de Monte Carlo, $p < 0,001$). Os valores de D_{Mg} são significativamente mais elevados nas áreas mais distantes (Figura 14B). Com o aumento da distância em relação ao arquipélago é esperado que a quantidade de espécies registradas ainda aumente (Figura 14A). Apesar da diferença

encontrada na riqueza de espécies, a diversidade de Simpson não apresenta diferença entre as duas áreas.

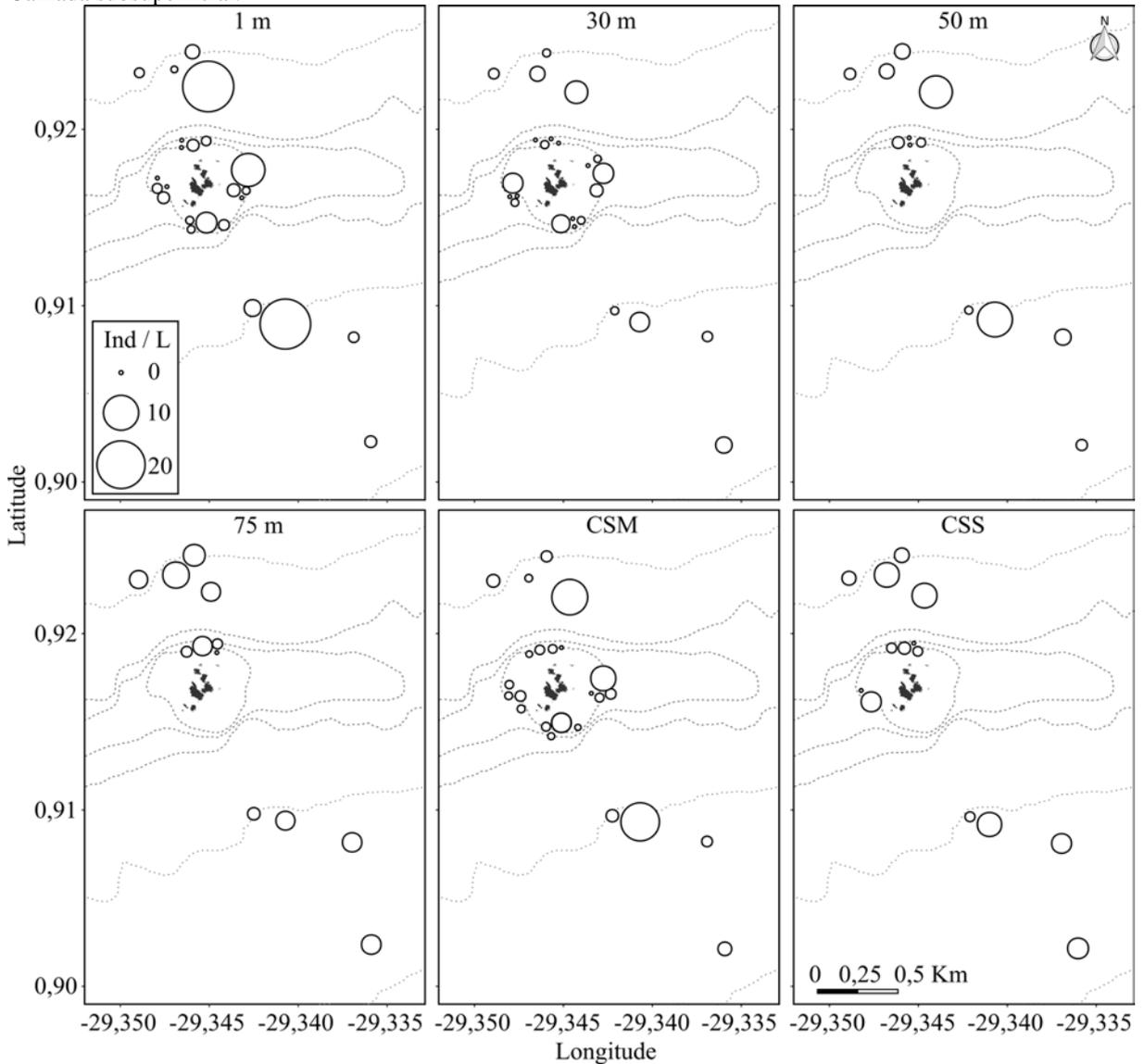
Figura 11 – Densidade total de ciliados tintinídeos nas áreas próximas e distantes em relação ao ASPSP nos dois períodos sazonais (A), nas profundidades de 1, 30, 50 e 75 metros (B) e nas duas camadas d'água (C). Máx. P. – Período de precipitação máxima; Mín. P. – Período de precipitação mínima; CSM – Camada superficial de mistura; CSS – Camada subsuperficial; n – quantidade de amostras. * valor p significativo ($p < 0,01$) de uma ANOVA comparando o período sazonal ou regime de precipitação; ** valor p significativo ($p < 0,001$) de uma ANOVA comparando as distâncias em relação ao ASPSP.



Das 46 espécies de tintinídeos registradas 19 foram encontradas nas áreas mais próximas do arquipélago e todas as 46 foram registradas nas áreas mais distantes. Nas áreas mais próximas em relação ao arquipélago, os valores de D_{Mg} variaram entre 0 e 1,8, enquanto que os valores de D variaram entre 0 e 1. Nas áreas mais distantes em relação ao arquipélago os valores de D_{Mg} variaram entre 0 e 2,7, enquanto que os valores de D variaram entre 0 e 1 (Figura 14B).

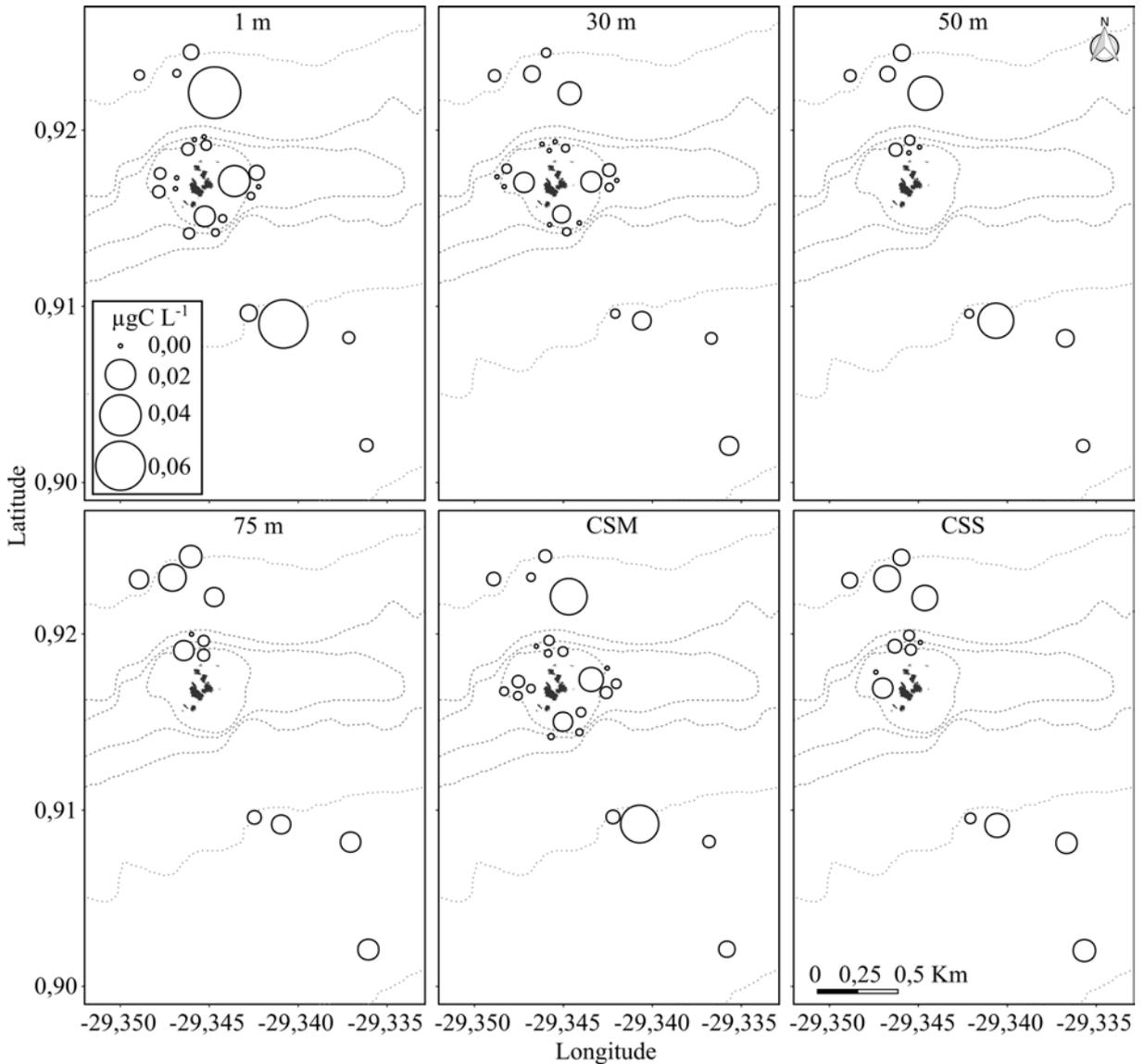
A estrutura da assembleia de tintinídeos na região do entorno do ASPSP é influenciada tanto pela distância em relação ao arquipélago como também pelo período sazonal (Tabela 9). As áreas mais próximas e mais distantes em relação ao arquipélago são diferentes independentemente do período sazonal sendo considerado. Tanto durante o período de precipitação máxima como durante o período de precipitação mínima a estrutura da assembleia dos tintinídeos é diferente nas áreas comparadas (Tabela 9). No entanto, durante o período de precipitação máxima a diferença é mais sutil. Já em relação a alterações na estrutura da assembleia com a mudança no regime de precipitação, foi observado que nas áreas mais próximas ao arquipélago não há diferença significativa em relação aos regimes de precipitação máxima e mínima, ao passo que nas áreas distantes a estrutura muda de acordo com o regime de precipitação (Tabela 9).

Figura 12 – Distribuição espacial dos ciliados tintinídeos no entorno do ASPSP em diferentes profundidades que podem ser comparadas diretamente e nas duas camadas da coluna d'água. Para as quatro profundidades, as áreas dos círculos são proporcionais aos valores de densidade total da assembleia dos tintinídeos. Para as duas camadas da coluna d'água, as áreas dos círculos são proporcionais ao valor médio das densidades totais dos tintinídeos nessas camadas. O posicionamento dos círculos de cada estação no mapa não é exato em relação a suas coordenadas geográficas como forma de se evitar sobreplotagem. CSM – Camada superficial de mistura; CSS – Camada subsuperficial.



Os dois primeiros eixos de uma análise de coordenadas principais (PCoA) utilizando os dados da assembleia de tintinídeos durante o período de precipitação máxima foram capazes de explicar 54,9 % da variância existente nos dados e estão apresentados na Figura 15. Existe uma separação entre as amostras coletadas nas áreas mais próximas e mais distantes em relação ao arquipélago, no entanto com certo grau de semelhança que pode ser observado pela proximidade das amostras dos dois grupos na ordenação.

Figura 13 – Biomassa dos ciliados tintinídeos no entorno do ASPSP em diferentes profundidades que podem ser comparadas diretamente e nas duas camadas da coluna d'água. Para as quatro profundidades, as áreas dos círculos são proporcionais aos valores de biomassa total da assembleia dos tintinídeos. Para as duas camadas da coluna d'água, as áreas dos círculos são proporcionais ao valor médio da biomassa total dos tintinídeos nessas camadas. O posicionamento dos círculos de cada estação no mapa não é exato em relação a suas coordenadas geográficas como forma de se evitar sobreplotagem. CSM – Camada superficial de mistura; CSS – Camada subsuperficial.



Os dois primeiros eixos de uma PCoA utilizando os dados da assembleia de tintinídeos durante o período de precipitação mínima foram capazes de explicar 59,8% da variância existente nos dados e estão apresentados na Figura 15. A separação entre as amostras das áreas mais próximas e mais distantes em relação ao arquipélago é clara com menor grau de semelhança entre as amostras dos dois grupos na ordenação.

Figura 14A – Curva de acúmulo de espécies com intervalo de confiança nas áreas mais próximas (em preto) e mais distantes (em cinza) em relação ao ASPSP. B – Valores do índice de diversidade de Simpson (S), em branco, e de riqueza de espécies de Margalef (D_{Mg}), em cinza, nas áreas mais próximas e mais distantes em relação ao ASPSP. n.s. – valor p do teste de comparação não significativo; p – valor p de um teste permutacional com aproximação de Monte Carlo.

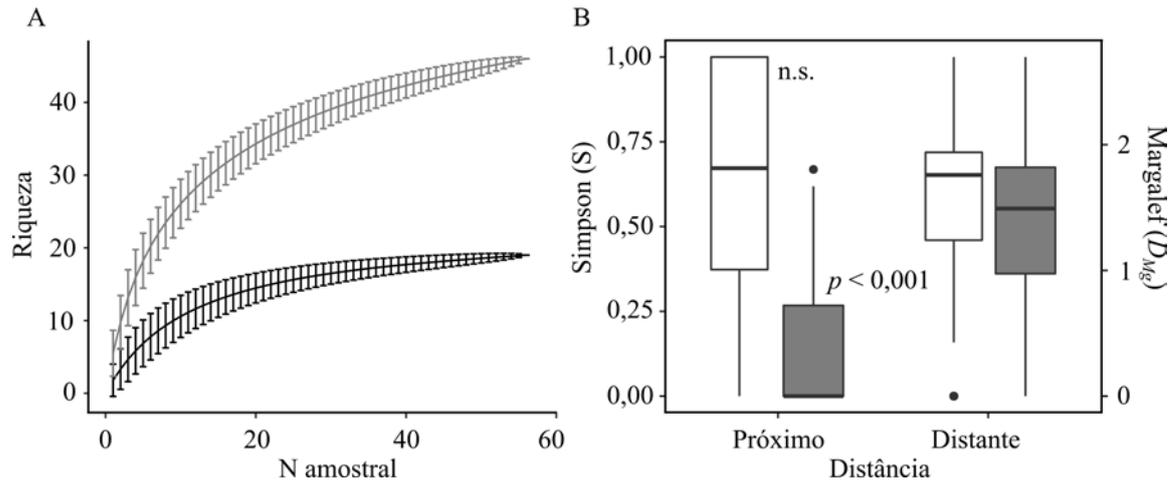
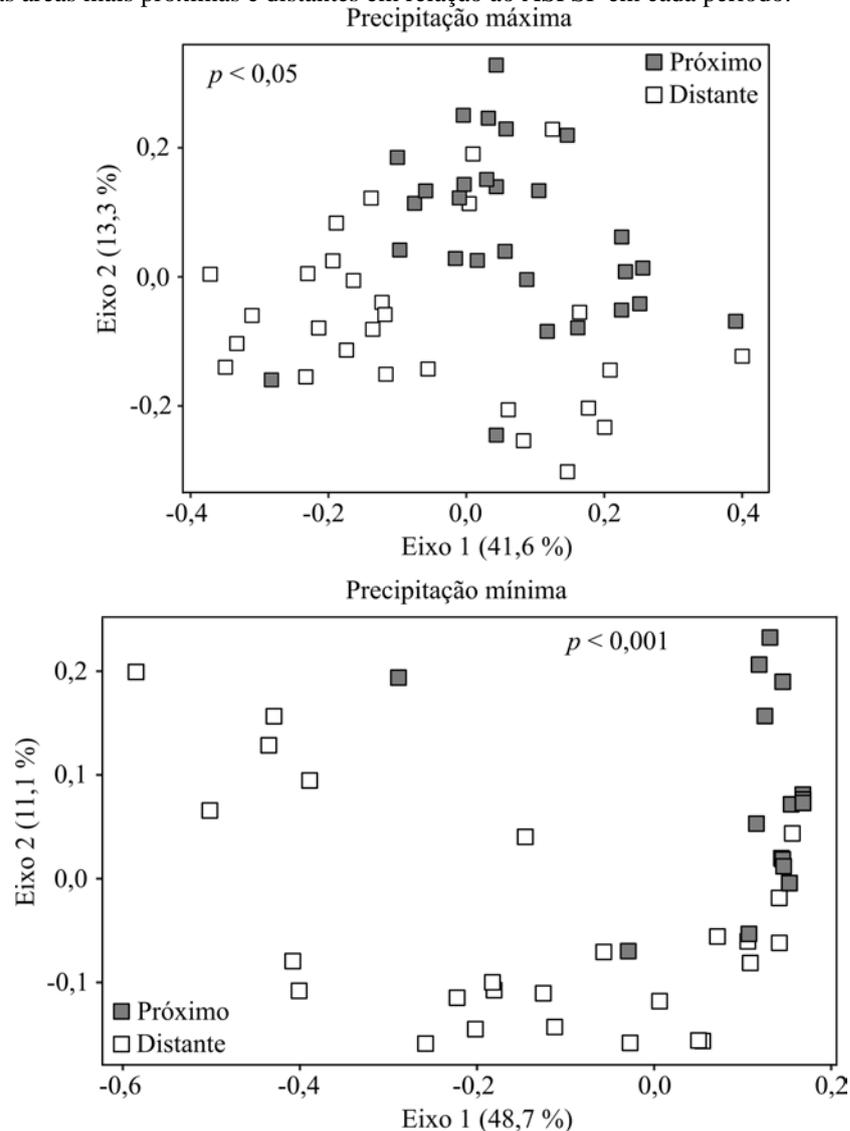


Tabela 9 – Resultado de análises de PERMANOVA realizadas com os dados da assembleia de tintinídeos da região do entorno do ASPSP. * p significativo ao nível de 0,05; **p significativo ao nível; ***p significativo ao nível de 0,001.

| Fonte | F | P |
|-----------------------------|--------------------|-----------------------------|
| Distância | 6,06 | < 0,001 |
| Período Sazonal | 4,18 | < 0,001 |
| Distância x Período Sazonal | 3,3 | < 0,001 |
| Comparações | Próximo x Distante | Prec. máximo x Prec. mínima |
| Prec. Máxima | 2,04* | - |
| Prec. Mínima | 8,08*** | - |
| Áreas próximas | - | 1,55 |
| Áreas distantes | - | 5,36*** |

Figura 15 – Ordenação de uma Análise de Coordenadas Principais (PCoA) ou Escalonamento Multidimensional Clássico utilizando a matriz de dados de ciliados tintinídeos durante o período de precipitação máxima e precipitação mínima na região do entorno do ASPSP. p – valor p de uma PERMANOVA comparando a estrutura da assembleia nas áreas mais próximas e distantes em relação ao ASPSP em cada período.



5.3 Discussão

5.3.1 Possíveis interações tróficas

As densidades extremamente baixas e, em muitos casos, a própria ausência de ciliados tintinídeos nas áreas mais próximas do ASPSP constituem um resultado inesperado, visto que o processo de efeito ilha é considerado quase que ubíquo no entorno de ilhas oceânicas em todo o mundo (GOVE et al., 2016) e levaria a um considerável incremento da produtividade fitoplanctônica, inclusive de organismos dentro de classes de tamanhos entre o pico e nanoplâncton, itens alimentares preferenciais dos tintinídeos (DOLAN, 2010). Os hábitos

alimentares dos tintinídeos estão associados ao diâmetro da abertura oral de suas loricas. Em geral, o tamanho de presa preferencial corresponde a ~ 25 % do diâmetro de abertura oral da lorica (DOLAN, 2010). Isso significa para as espécies encontradas nesse estudo, com médias de diâmetro de abertura oral da lorica variando 30 – 50 μm , que o tamanho preferencial de presas varia entre 7,5 – 12,5 μm , o que corresponde ao nanoplâncton. Dentre os organismos nanoplancetônicos, em geral os nanodinoflagelados constituem a preferência alimentar dos ciliados microplancetônicos (LAVAL-PEUTO et al., 1986). Correlações positivas entre tintinídeos e organismos nanoplancetônicos, em especial produtores primários, já foram observadas (SANDERS, 1987).

A assembleia de radiolários apresentou um incremento em seus valores de densidade total nas áreas mais próximas do arquipélago (ver sessão 4.2). Sabe-se que radiolários podem se alimentar de partículas variando de tamanho entre bactérias (picoplâncton) e grandes protozoários (micro, mesozooplâncton) (GOWING, 1989). Organismos nanoplancetônicos não são itens raros em vacúolos alimentares de radiolários policistíneos (ANDERSON et al., 1989), e além disso, eles exibem certo grau de preferência por itens que possuem pigmentos fotossintéticos (LAVAL-PEUTO et al., 1986). Dessa forma, há sobreposição em relação ao tamanho dos itens alimentares dos tintinídeos e radiolários, principalmente pelo fato de que apesar do tamanho preferencial de presas corresponder a ~ 25 % do diâmetro de abertura oral da lorica, as espécies de tintinídeos não se alimentam exclusivamente de presas de um tamanho específico, podendo se alimentar desde o pico (SHERR et al., 1989) a organismos microplancetônicos. Além disso, a preferência até certo grau dos radiolários por itens fotossintetizantes pode leva-los ao consumo de dinoflagelados fotossintetizantes nanoplancetônicos o que acarretaria em competição direta por alimento com os tintinídeos. Apesar de não ter sido encontrado correlação entre as assembleias de tintinídeos e radiolários, a hipótese de maior pressão em termos de competição por parte de radiolários sobre os tintinídeos não deve ser rejeitada *a priori* e poderia ser objeto de estudos posteriores.

Em ambientes onde os tintinídeos estão presentes em vastos números, eles também podem constituir importantes itens alimentares de copépodes, inclusive algumas vezes sendo mais importantes para a dieta desses organismos do que nauplii de tamanhos similares (ROBERTSON, 1983) ou organismos fitoplancetônicos, podendo até aumentar a produção de ovos incrementando a reprodução dos copépodes devido a um melhoramento na qualidade alimentar (STOECKER; EGLOFF, 1987). Entretanto, segundo Robertson (op. cit.), seria necessária uma densidade de pelo menos 10 ind. L^{-1} de copépodes para reduzir o crescimento dos tintinídeos. Embora não tenha sido possível se quantificar os copépodes adultos no presente

estudo, a densidade dos indivíduos juvenis foi quantificada e variou entre 0 e 6 ind. L⁻¹. Já em relação aos nauplius, as densidades variaram entre 0,6 e 19,7 ind. L⁻¹.

Através de experimentos de *grazing* já se confirmou que nauplii de copépodes são capazes de se alimentar de partículas alimentares de tamanhos pertencentes ao nano e microplâncton (TURNER et al., 2001). Dessa forma, os nauplii também podem competir com os tintinídeos por alimento, embora eles sejam capazes de se alimentar de uma variedade mais ampla de itens alimentares. Além disso, eles também podem atuar no ecossistema como predadores dos ciliados tintinídeos, em especial das espécies de menor tamanho. Assim, os nauplii podem influenciar a assembleia de tintinídeos como competidores por alimentos e/ou como predadores.

5.3.2 Valores densidade total de tintinídeos

De forma geral, os valores observados de densidade total de tintinídeos na região do entorno do ASPSP, entre 0 e 25 ind. L⁻¹, são baixos e característicos de ambientes oligotróficos. No entanto, esses valores são consideravelmente mais elevados que os valores máximos de 0,122 ind. L⁻¹ registrados por Nogueira *et al.* (2008) em águas nas proximidades do arquipélago de Fernando de Noronha. Posteriormente Nogueira e Sassi (2011) registraram valores mais elevados, com um máximo de 38,45 ind. L⁻¹ em águas nas proximidades do arquipélago de Fernando de Noronha e do Atol das Rocas. Em regiões oceânicas do sudoeste do Atlântico Sul, Santoferrara e Alder (2012) observaram valores de densidade de tintinídeos variando entre 10 e 50 ind. L⁻¹ durante o outono e entre 10 e 120 ind. L⁻¹ durante o verão. Durante esses dois períodos sazonais os valores observados foram consideravelmente mais elevados que os registrados na região do entorno do ASPSP na região equatorial do Atlântico Sul. Thompson et al. (1999) registraram valores médios de densidade de tintinídeos de 11,5 ind. L⁻¹ na região sudoeste do Atlântico Sul.

No mar Mediterrâneo, Dolan (2000) observou valores médios de densidade total de tintinídeos de 25 ind. L⁻¹, valor equivalente ao máximo observado no entorno do ASPSP. Em outro estudo na região do Mar Mediterrâneo, as densidades de tintinídeos encontradas variaram entre próximo de zero e aproximadamente 45 ind. L⁻¹ em 30 metros de profundidade e aproximadamente 0,5 e 5 ind. L⁻¹ em águas mesopelágicas, a 250 metros de profundidade (DOLAN et al., 2017). Modigh et al. (2003) observaram valores de densidade total entre 29,7 e 58,2 ind. L⁻¹ de tintinídeos na região do Mar Mediterrâneo, entre 19 e 53 ind. L⁻¹ no Mar Vermelho, entre 145 e 316 ind. L⁻¹ no Mar Árábico, entre 13,7 e 76 ind. L⁻¹ no Oceano Índico.

Os valores registrados na região do entorno do ASPSP são mais próximos aos valores registrados por Modigh et al. (2003) nas regiões do Mar da Tasmânia (média de 10,5 ind. L⁻¹) e no Oceano Índico do Sul (densidades entre 2,1 e 20,8 ind. L⁻¹). Já em ambientes costeiros de elevada produtividade, os ciliados tintinídeos podem alcançar densidades muito elevadas mais elevadas. Em um ambiente estuarino no oeste do Atlântico Norte, Sanders (1987), por exemplo, observou valores de densidade de até 7000 ind. L⁻¹ de ciliados tintinídeos.

5.3.3 Diversidade e riqueza de espécies

Embora o valor total de espécies de tintinídeos registradas na região do entorno do ASPSP (46 espécies) tenha sido o valor mais baixo dentre as assembleias estudadas, este valor é um indicativo da alta diversidade de ciliados tintinídeos habitando as águas oligotróficas da região tropical do Atlântico. A malha amostral adotada, juntamente com a quantidade de água filtrada em cada profundidade amostrada, não foi o suficiente para cobrir toda a assembleia de tintinídeos, ficando ainda espécies mais raras a serem registradas. A curva de acúmulo de espécies, em especial para as áreas mais distantes em relação ao arquipélago, é um forte indicativo de que espécies raras e pouco abundantes ainda serão registradas em estudos posteriores.

Em regiões próximas do arquipélago de Fernando de Noronha e do Atol das Rocas, as áreas mais próximas do ASPSP onde estudos relacionados aos ciliados tintinídeos já foram realizados, Nogueira e Sassi (2011) registraram um total de 44 espécies e Nogueira et al. (2008) registraram um total de 36 espécies. Esses números são próximos do número de espécies registrados no presente estudo.

Mesmo com uma área de estudo geograficamente limitada, a riqueza de espécies encontrada é comparável com os inventários de espécies realizados com base em áreas geográficas mais extensas. Pitta et al. (2001) registraram um total de 55 espécies ao longo de toda a extensão do Mar Mediterrâneo, estudando o ambiente epipelágico. Este é um valor bem próximo do encontrado para a região do entorno do ASPSP. Recentemente, Dolan et al. (2017), em um estudo envolvendo também águas mesopelágicas, encontraram um total de 74 espécies de ciliados tintinídeos em águas superficiais e de 250 metros de profundidade na região do Mar Mediterrâneo. Dessas, um total de 25 foram consideradas raras e esporádicas tendo ocorrido em no máximo duas ocasiões. Em um estudo realizado em uma área consideravelmente abrangente, com ampla variação latitudinal, Modigh et al. (2003) registraram um total de 45 espécies de tintinídeos no Oceano Índico, 35 no Mar Mediterrâneo, 20 no Mar Vermelho e 23

no Mar da Arábia. Desses, apenas o valor encontrado para o Oceano Índico poderia ser comparado ao encontrado no entorno do ASPSP. Para as demais regiões o número de espécies foi menor.

Os estudos mais abrangentes sobre os ciliados tintinídeos realizados no Atlântico Sul se concentram na porção sul da bacia oceânica. Thompson et al. (1999) é um exemplo. Neste estudo, Thompson e colaboradores registraram uma riqueza de espécies consideravelmente mais elevada na região sudoeste do Atlântico Sul, em uma área espacial muito mais abrangente e sob influência de diferentes massas d'água, o que contribui muito para o aumento no número de espécies de tintinídeos registradas, já que muitas espécies possuem sua distribuição associada a massas d'água específicas. Um padrão em comum com o estudo realizado na região do entorno do ASPSP diz respeito a esporadicidade das espécies. Thompson *et al.* (*op. cit.*) relata que a maior parte das espécies foi rara, ocorrendo em menos que 7 % das amostras coletadas. Na região do ASPSP, mais da metade das espécies registradas (61 %) ocorreu em menos de 10 % das amostras coletadas tanto nas áreas mais próximas como nas áreas mais distantes. O *pool* de espécies raras de tintinídeos em um ecossistema pode ser dividido em dois grupos, um contendo espécies com características em comum com as espécies mais frequentes e que poderiam as substituir sem que fosse necessária alguma modificação no ambiente, e outro grupo com características distintas e que requerem modificações ambientais, como quantidade e classe de tamanho de alimento disponível, para que possam aumentar frequência e substituir as espécies mais frequentes (DOLAN et al., 2009).

Essa raridade das espécies está associada a maior riqueza de espécies encontrada nas áreas mais distantes do ASPSP. Isso ocorre porque as densidades de tintinídeos diminuem consideravelmente nas áreas mais próximas do arquipélago, o que leva a não observação de muitas espécies raras, que podem estar presentes em concentrações tão baixas que não são detectáveis em amostras de 10 litros. Como o padrão de ausência de espécies dominantes não foi alterado entre as áreas mais próximas e mais distantes em relação ao arquipélago, nenhuma diferença no índice de diversidade de Simpson foi encontrada, apesar de haver diferença na riqueza de espécies.

Outros exemplos de grandes estudos realizados no Atlântico Sul são Santoferrara e Alder (2012) e Fernandes (2004a, 2004b). Santoferrara e Alder (2012) registraram um total de 26 espécies de tintinídeos na região da Passagem de Drake, no sudoeste do Atlântico Sul. Os valores mais elevados de riqueza de espécies registradas na região do entorno do ASPSP estão relacionados com a maior diversidade existente nas regiões de latitudes mais baixas, em especial as regiões subtropicais, quando comparadas com as regiões polares e subpolares. Esse

padrão é comum para uma série de grupos de organismos planctônicos (FUHRMAN et al., 2008; ROMBOUTS et al., 2009; BARTON et al., 2010), inclusive para os tintinídeos (THOMPSON, 2004; DOLAN et al., 2016). Os estudos publicados por Fernandes (op. cit.) foram realizados abrangendo áreas subtropicais e retratam a alta diversidade existente nessas latitudes. Um total de 87 espécies de ciliados tintinídeos foram encontrados e esse é um número consideravelmente mais elevado que o encontrado na região do entorno do ASPSP. Contudo, é importante chamar a atenção para o fato de que a abrangência espacial é muito mais ampla em Fernandes (op. cit.), bem como a quantidade de água do mar amostrada, já que a metodologia adotada por ele foi de arrastos verticais. Assim, as espécies mais raras da assembleia, que não puderam ser amostradas completamente no presente estudo, foram bem amostradas em Fernandes (op. cit.).

Quando comparado com águas costeiras, a riqueza de espécies na região do entorno do ASPSP se mostra consideravelmente mais elevada. Em regiões costeiras do noroeste do Atlântico Sul, Sassi e Melo (1989) registraram sete espécies, Sassi et al. (2004) registraram 15 espécies e Costa et al. (2015) registraram 22 espécies. Em águas costeiras estuarinas na região do Atlântico Norte, Sanders (1987) registrou um total de 20 espécies de tintinídeos. No entanto, o número de espécies pode ser mais elevado, como por exemplo 30 espécies registradas por Dolan e Gallegos (2001) em uma região de baía no Atlântico Norte.

Na sessão 3.3 quatro espécies de tintinídeos foram classificadas como espécies indicadoras da CSS, a saber *Dictyocysta lepida*, *D. entzi*, *D. mitra* e uma espécie não identificada de *Dictyocysta* sp. Nas estações mais próximas em relação ao arquipélago, nenhuma dessas espécies foi encontrada, exceto uma espécie não identificada do gênero *Dictyocysta*. O fato de que *Dictyocysta* sp. foi registrada em profundidades superficiais nas regiões mais próximas do ASPSP não evidencia uma possível influência da presença do ASPSP sobre a estrutura vertical da assembleia dos tintinídeos. Esse gênero já foi registrado dentro do intervalo de 0 – 100 metros de profundidade (KRŠIĆ, 1982; KRŠIĆ, 1998), inclusive com profundidade média ponderada de até 27 metros (THOMPSON et al., 1999).

5.3.4 Alterações na assembleia de tintinídeos entre os períodos sazonais

A PERMANOVA evidenciou a existência de alterações na estrutura da assembleia de tintinídeos na região do entorno do ASPSP tanto em relação a distância a partir do arquipélago e em relação ao regime de precipitação sendo considerado. As alterações na assembleia associadas com o efeito da distância em relação ao arquipélago são óbvias. A raridade das

espécies e ausência de espécies dominantes na assembleia associadas a diminuição pronunciada das densidades de tintinídeos nas áreas mais próximas, quando comparadas com as áreas mais distantes do arquipélago, explicam as diferenças observadas a nível de estrutura da assembleia. Muitas das espécies observadas em ambos os períodos nas áreas mais distantes estão ausentes ou são muito raras nas áreas mais próximas e se encontram abaixo do limite de detecção da metodologia aplicada.

Por outro lado, a alteração dentro da assembleia de tintinídeos que está associada a mudança no regime de precipitação não é tão óbvia. Nas áreas mais próximas a assembleia é a mesma. No entanto, nas áreas mais distantes em relação ao arquipélago ocorre uma alteração sutil na estrutura da assembleia. Durante o período de precipitação máxima, as três espécies mais abundantes nas áreas distantes são *Tintinnopsis brasiliensis*, *T. beroidea* e *T. rotundata*, representando 29, 13 e 10% dos indivíduos encontrados. No entanto, com a mudança para o regime de precipitação mínima, *T. brasiliensis* e *T. rotundata* estão praticamente ausentes na região, tendo sido responsáveis por apenas 0,25 e 0,28% dos indivíduos encontrados, respectivamente. Já durante o período de precipitação mínima, as três espécies mais abundantes nas áreas distantes são *Dictyocysta lepida*, *Dictyocysta* sp. e *Codonella galea*, representando 18, 17 e 13% dos indivíduos encontrados nas áreas distantes. Durante o período de precipitação máxima, essas espécies também foram observadas, mas abundâncias relativas reduzidas para 7, 3 e 2, respectivamente.

Embora essa alteração à primeira vista pareça sutil, ela é fruto de importantes alterações ambientais que trazem implicações ecológicas. Durante o período de precipitação máxima, é possível que a quantidade de partículas minerais disponíveis na coluna d'água para que os tintinídeos possam utilizar na construção de sua lorica seja mais elevada. Isso é de extrema importância para espécies pertencentes ao gênero *Tintinnopsis*. A disponibilidade de partículas minerais é um fator limitante para a distribuição de tintinídeos desse gênero (PIERCE; TURNER, 1993). A disponibilidade reduzida ou indisponibilidade de partículas na água pode comprometer a formação de loricas adequadas a sobrevivência dos indivíduos (GOLD; MORALES, 1976). Durante o período de precipitação mínima, é possível que a quantidade de partículas minerais disponíveis na coluna d'água diminua o que leva a drástica diminuição nas populações de espécies pertencentes a gêneros de loricas aglutinantes, como *Tintinnopsis*. As três espécies mais abundantes durante o período de precipitação mínima são espécies de lorica hialina, o que é um forte indício de que a disponibilidade de partículas minerais pode estar associada a alteração observada entre os períodos de precipitação máxima e mínima.

De forma geral, não foram observadas evidências na assembleia de ciliados tintinídeos de que mecanismos de ressurgência de águas mais profundas possam estar ocorrendo nas áreas no entorno do ASPSP. A densidade total de tintinídeos apresenta considerável redução nas áreas mais próximas do arquipélago, o que pode estar associado a interações competitivas entre as assembleias de tintinídeos, radiolários e nauplii, além de interações de presa/predador entre as assembleias de tintinídeos e os nauplii. A raridade é uma característica marcante das espécies que compõem a assembleia de tintinídeos na região do entorno do ASPSP, com ausência de espécies dominantes. Isso é um reflexo da natureza oligotrófica da área estudada. O período sazonal se mostrou como um importante fator influenciando a assembleia a nível de sua estrutura, levando a alterações nas espécies caracteristicamente mais abundantes de cada período. A quantidade de partículas minerais disponíveis na coluna d'água pode estar associada com essa alteração na assembleia.

6 DISTRIBUIÇÃO ESPACIAL DA ASSEMBLEIA DE DINOFLAGELADOS NO ENTORNO DO ASPSP

6.1 Espécies mais comuns e mais importantes em termos de abundância

Os dinoflagelados se mostraram como o grupo mais diverso e abundante dentre os protistas estudados. Um total de 133 espécies foram identificadas e estão apresentadas na Tabela 10. Em todas as amostras dinoflagelados não identificados foram contabilizados. Dentre as espécies mais conspícuas, pode-se destacar uma espécie não identificada de *Gonyaulax*, *Phalacroma rotundatum*, *Podolampas palmipes* e *P. spinifera*, *Prorocentrum balticum*, *P. micans* e *P. gracile*, *Protoperidinium cassum* e *Pyrocystis robusta*, como as espécies mais conspícuas na região do entorno do ASPSP. Todas essas espécies ocorreram tanto nas áreas mais próximas em relação ao arquipélago como nas áreas mais distantes com mais que 80 % de frequência de ocorrência nas amostras. De forma geral, dentro da assembleia de dinoflagelados, as espécies que foram conspícuas nas áreas próximas também foram nas áreas distantes, podendo-se destacar como a única exceção *Protoperidinium areolatum*, a qual esteve presente em mais de 70% das amostras coletadas nas áreas próximas e não foi identificada nas áreas mais distantes.

Uma quantidade considerável dos indivíduos encontrados tanto nas áreas próximas (35%) como nas áreas mais distantes (37%) em relação ao arquipélago não puderam ser identificados. A espécie mais importante na região em termos de abundância relativa foi *Prorocentrum balticum*, representando 18,5% dos indivíduos encontrados nas áreas mais próximas em relação ao arquipélago e 11% dos indivíduos encontrados nas áreas mais distantes em relação ao arquipélago. As demais espécies apresentaram abundâncias relativas abaixo de aproximadamente 5%. A figura 17 apresenta algumas das espécies encontradas.

Tabela 10 – Lista de espécies de dinoflagelados encontrados na região do entorno do ASPSP. Os valores são apresentados em termos de frequência de ocorrência (%). Prox – Áreas próximas; Dist – Áreas distantes; n.i. – não identificado.

| Espécies | Próx | Dist | Espécies | Próx | Dist |
|----------------------------------|------|------|----------------------------------|------|------|
| Dinoflagellata n.i. | 100 | 100 | <i>Oxytoxum</i> sp. | 10,7 | 3,6 |
| <i>Amphidinium turbo</i> | 30,4 | - | <i>Parahistioneis reticulata</i> | 3,6 | - |
| <i>Amphisolenia bifurcata</i> | 3,6 | 8,9 | <i>Phalacroma doryphorum</i> | 26,8 | 39,3 |
| <i>Amphisolenia bidentata</i> | 17,9 | 7,14 | <i>Phalacroma favus</i> | 7,1 | 12,5 |
| <i>Amphisolenia globifera</i> | 7,14 | 12,5 | <i>Phalacroma hindmarchii</i> | - | 3,6 |
| <i>Amphisolenia lemmermannii</i> | - | 1,79 | <i>Phalacroma rapa</i> | 39,3 | 35,7 |

Continua

Tabela 10 – Lista de espécies de dinoflagelados identificadas. Continuação.

| | | | | | |
|------------------------------------|------|------|--------------------------------------|------|------|
| <i>Amphisolenia rectangulata</i> | 1,79 | 5,36 | <i>Phalacroma rotundatum</i> | 98,2 | 100 |
| <i>Amphisolenia schauinslandii</i> | 7,14 | 1,79 | <i>Phalacroma</i> sp. | 1,8 | 7,1 |
| <i>Amphisolenia</i> sp. | 1,79 | 5,36 | <i>Podolampas bipes</i> | 1,8 | 1,8 |
| <i>Akashiwo sanguinea</i> | - | 19,6 | <i>Podolampas elegans</i> | 1,8 | 16,1 |
| <i>Balechina coerulea</i> | 37,5 | 58,9 | <i>Podolampas palmipes</i> | 96,4 | 98,2 |
| <i>Centrodinium pavillardii</i> | - | 1,79 | <i>Podolampas spinifera</i> | 96,4 | 91,1 |
| <i>Ceratocorys armata</i> | - | 7,14 | <i>Prorocentrum balticum</i> | 100 | 98,2 |
| <i>Ceratocorys horrida</i> | 14,3 | 35,7 | <i>Prorocentrum hoffmanianum</i> | - | 5,4 |
| <i>Ceratocorys reticulata</i> | 1,8 | 1,8 | <i>Prorocentrum micans</i> | 83,9 | 87,5 |
| <i>Ceratocorys</i> sp. | - | 3,6 | <i>Prorocentrum minimum</i> | 25 | - |
| <i>Citharistes regius</i> | 1,8 | 1,8 | <i>Prorocentrum rostratum</i> | 10,7 | 5,4 |
| <i>Cladopyxis brachiolata</i> | - | 8,9 | <i>Prorocentrum gracile</i> | 92,9 | 83,9 |
| <i>Cochlodinium flavum</i> | - | 3,6 | <i>Prorocentrum</i> sp. | - | 8,9 |
| <i>Corythodinium belgicæ</i> | 33,9 | 8,9 | <i>Protoceratium areolatum</i> | 71,4 | - |
| <i>Corythodinium constrictum</i> | 48,2 | 46,4 | <i>Protoperidinium abei</i> | 23,2 | 5,4 |
| <i>Corythodinium diploconus</i> | 8,9 | 1,8 | <i>Protoperidinium cassum</i> | 91,1 | 92,9 |
| <i>Corythodinium elegans</i> | 14,3 | 28,6 | <i>Protoperidinium curtipes</i> | 80,4 | 76,8 |
| <i>Corythodinium reticulatum</i> | 30,4 | 50 | <i>Protoperidinium</i> sp. | 1,8 | 5,4 |
| <i>Corythodinium tessellatum</i> | 57,1 | 66,1 | <i>Pyrocystis fusiformis</i> | 16,1 | 12,5 |
| <i>Corythodinium</i> sp. | 1,8 | - | <i>Pyrocystis hamulus inaequalis</i> | 12,5 | 12,5 |
| <i>Dinophysis argus</i> | - | 1,8 | <i>Pyrocystis pseudonociluca</i> | 16,1 | 19,6 |
| <i>Dinophysis hastata</i> | 10,7 | 21,4 | <i>Pyrocystis robusta</i> | 98,2 | 87,5 |
| <i>Dinophysis ovata</i> | 3,6 | 1,8 | <i>Pyrocystis</i> sp. | 1,8 | 7,1 |
| <i>Dinophysis pusilla</i> | 57,1 | 48,2 | <i>Schuetiella mitra</i> | - | 1,8 |
| <i>Dinophysis schueti</i> | 46,4 | 41,1 | <i>Spiraulax kofoidii</i> | 5,4 | 5,4 |
| <i>Dinophysis uracantha</i> | - | 35,7 | <i>Tripos arietinum</i> | - | 5,4 |
| <i>Dinophysis</i> sp. | 17,9 | 35,7 | <i>Tripos azoricus</i> | 1,8 | 1,8 |
| <i>Gonyaulax birostris</i> | 58,9 | 60,7 | <i>Tripos candelabrus</i> | 39,3 | 46,4 |
| <i>Gonyaulax pacifica</i> | 35,7 | 41,1 | <i>Tripos concilians</i> | 7,1 | 3,6 |
| <i>Gonyaulax verior</i> | 28,6 | 14,3 | <i>Tripos contortum</i> | - | 3,6 |
| <i>Gonyaulax</i> sp. | 98,2 | 100 | <i>Tripos declinatus</i> | 73,2 | 71,4 |
| <i>Gymnodinium catenatum</i> | - | 10,7 | <i>Tripos dens</i> | - | 1,8 |
| <i>Gymnodinium</i> sp. | 5,4 | 53,6 | <i>Tripos digitatus</i> | 3,6 | 1,8 |
| <i>Heterodinium</i> sp. | - | 3,6 | <i>Tripos euarquatus</i> | - | 5,4 |
| <i>Histioneis crateriformis</i> | 5,4 | 14,3 | <i>Tripos falcatififormis</i> | 1,8 | 3,6 |
| <i>Histioneis cymbalaria</i> | 19,6 | 14,3 | <i>Tripos fusus</i> | 44,6 | 58,9 |
| <i>Histioneis hyalina</i> | 46,4 | 53,6 | <i>Tripos geniculatus</i> | 3,6 | 3,6 |
| <i>Histioneis isselii</i> | - | 3,6 | <i>Tripos gibberus</i> | 14,3 | 35,7 |
| <i>Histioneis longicollis</i> | 1,8 | - | <i>Tripos horridus</i> | 30,4 | 23,2 |
| <i>Histioneis milneri</i> | 73,2 | 58,9 | <i>Tripos kofoidii</i> | 82,1 | 62,5 |
| <i>Histioneis panaria</i> | - | 1,8 | <i>Tripos lanceolatus</i> | 12,5 | - |
| <i>Histioneis rotundata</i> | 1,8 | - | <i>Tripos lineatus</i> | 7,1 | 8,9 |
| <i>Histioneis striata</i> | 28,6 | 14,3 | <i>Tripos limulus</i> | 1,8 | 3,6 |
| <i>Histioneis</i> sp. | 25 | 14,3 | <i>Tripos longissimus</i> | - | 1,8 |
| <i>Noctiluca</i> sp. | 7,1 | 19,4 | <i>Tripos lunula</i> | - | 3,6 |
| <i>Ornithocercus cristatus</i> | - | 10,7 | <i>Tripos macroceros</i> | 1,8 | 30,4 |
| <i>Ornithocercus magnificus</i> | 67,9 | 58,9 | <i>Tripos massiliensis</i> | 1,8 | 3,6 |
| <i>Ornithocercus quadratus</i> | 28,6 | 42,9 | <i>Tripos pentagonus</i> | 85,7 | 76,8 |
| <i>Ornithocercus steinii</i> | 23,2 | 25 | <i>Tripos platycornis</i> | - | 1,8 |
| <i>Ornithocercus thumi</i> | 1,8 | 3,6 | <i>Tripos praelongus</i> | - | 1,8 |
| <i>Ornithocercus</i> sp. | 42,9 | 23,2 | <i>Tripos pulchellus</i> | 1,8 | 1,8 |
| <i>Oxytoxum elongatum</i> | 26,8 | 41,1 | <i>Tripos ranipes</i> | 1,8 | 7,1 |
| <i>Oxytoxum laticeps</i> | - | 1,8 | <i>Tripos tenuis</i> | 1,8 | 1,8 |
| <i>Oxytoxum longiceps</i> | 1,8 | - | <i>Tripos teres</i> | 82,1 | 73,2 |
| <i>Oxytoxum milneri</i> | 8,9 | 48,2 | <i>Tripos muelleri</i> | 12,5 | 25 |
| <i>Oxytoxum ovum</i> | - | 3,6 | <i>Tripos vultur</i> | 1,8 | 16,1 |
| <i>Oxytoxum robustum</i> | - | 1,8 | <i>Tripos</i> sp. | 69,6 | 46,4 |
| <i>Oxytoxum scolopax</i> | 91,1 | 96,4 | <i>Tripsolema depressa</i> | 3,6 | 17,9 |

Continua

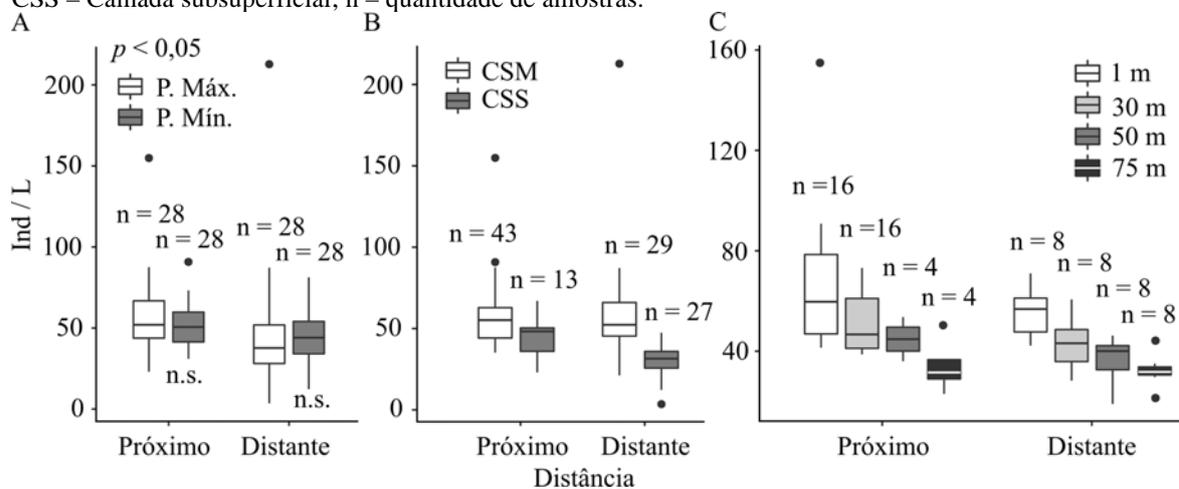
Tabela 10 – Lista de espécies de dinoflagelados identificados. Continua.

| | | | | | |
|------------------------------|------|------|-------------------------------|------|------|
| <i>Oxytoxum sceptrum</i> | 35,7 | 28,6 | <i>Tryblionella compressa</i> | 98,2 | 92,9 |
| <i>Oxytoxum sphaeroideum</i> | - | 3,6 | <i>Warnowia</i> sp. | - | 17,9 |
| <i>Oxytoxum turbo</i> | - | 5,4 | | | |

6.2 Distribuição espacial de dinoflagelados

A assembleia de dinoflagelados é influenciada pela presença do ASPSP (teste de permutação com aproximação de Monte Carlo, $p < 0,05$). Apesar de não ter sido possível se testar estatisticamente a existência de efeitos de interação entre distância em relação ao ASPSP e período sazonal, profundidades amostradas e camada da coluna d'água, devido a impossibilidade de satisfação de pressupostos dos modelos de ANOVA dois fatores, foi observado uma tendência de aumento nas densidades de dinoflagelados dentro da camada subsuperficial com a aproximação da distância em relação ao arquipélago (Figura 16B). O período sazonal não exerceu influência sobre a assembleia de dinoflagelados na região do entorno do ASPSP. De forma geral, as densidades de dinoflagelados foram mais elevadas nas áreas mais próximas do arquipélago, em especial na camada subsuperficial (Figura 18). Em relação a biomassa total de dinoflagelados não foi encontrada diferença significativa entre as áreas mais próximas e mais distantes em relação arquipélago (teste de permutação com aproximação de Monte Carlo).

Figura 16 – Densidade total de dinoflagelados nas áreas próximas e distantes em relação ao ASPSP nos dois períodos sazonais (A), nas duas camadas d'água (C) e nas profundidades de 1, 30, 50 e 75 metros (C). P. Máx. – Período de precipitação máxima; P. Mín. – Período de precipitação mínima; CSM – Camada superficial de mistura; CSS – Camada subsuperficial; n – quantidade de amostras.



Nas áreas próximas em relação ao ASPSP, os valores de densidade total da assembleia de dinoflagelados variaram entre 23 e 154 ind. L⁻¹. Nas áreas mais distantes em relação ao

arquipélago a densidade de dinoflagelados variou entre 3,5 e 213 ind. L⁻¹. Apesar do valor máximo mais elevado na área distante, esse valor se trata de um *outlier* (Figura 16A e B). Já em relação a biomassa total, os valores variaram entre 0,039 e 0,321 µgC L⁻¹ nas áreas mais próximas e entre 0,007 e 0,514 µgC L⁻¹ nas áreas mais distantes. A Figura 19 apresenta os valores de biomassa total de dinoflagelados encontrados nas regiões do entorno do arquipélago.

Figura 17 – Algumas espécies encontradas na região do entorno do ASPSP a partir de amostras coletadas com rede de plâncton de 64 µm. Algumas das espécies apresentadas estavam presentes em densidades abaixo do limite de detecção da metodologia utilizada para coleta das amostras e refletem as características de ausência de espécies dominantes e alta diversidade. A – *Rhabdonella brandti*; B – *Dinophysis pusilla*; C – *Tripus fusus*; D – *Eutintinnus fraknoi*; E – *Rhabdonellopsis apophysata*; F – *Rhabdonella amor*; G – *Codonella aspera*; H – *Codonella amphorella*; I – *Epiplocypris undella*; J – Radiolário policistíneo; K – *Tripus teres*; L – *Tripus declinatus*; M – *Tripus tripus*; N – *Tripus horridus*; O – *Tripus horridus*; P – *Tripus ranipes*; Q – Radiolário policistíneo.

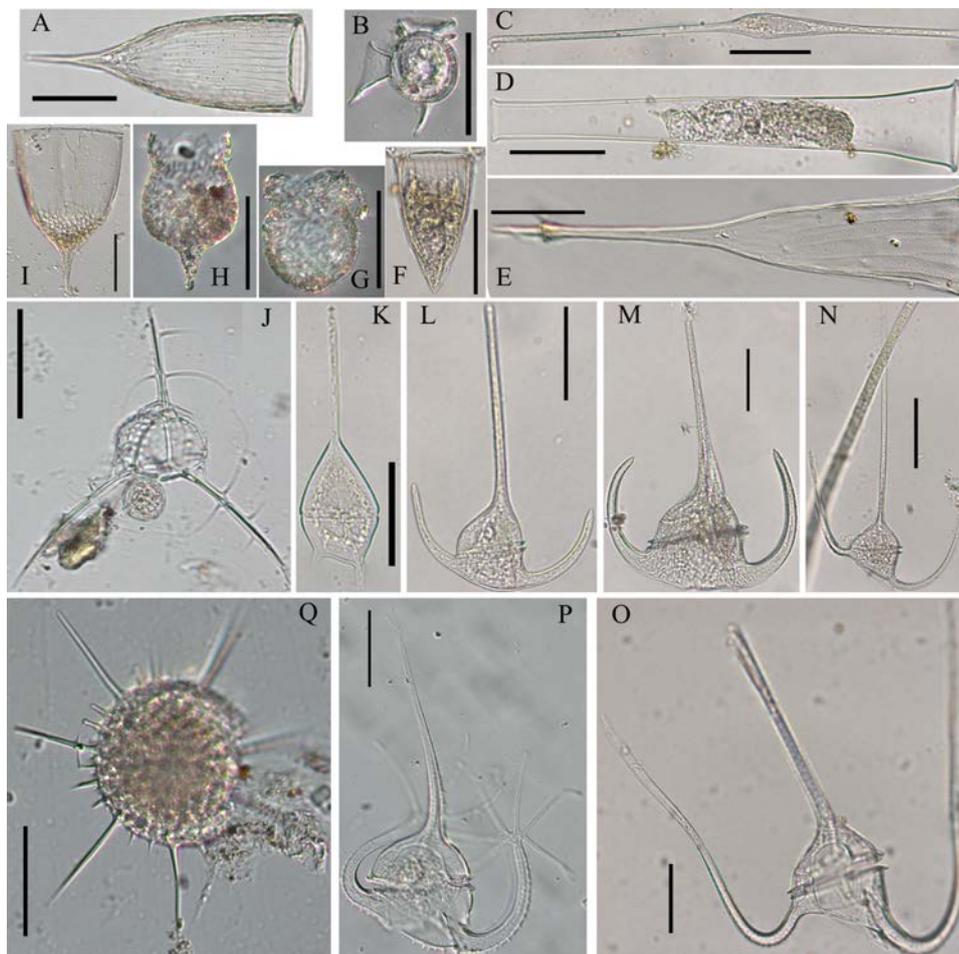
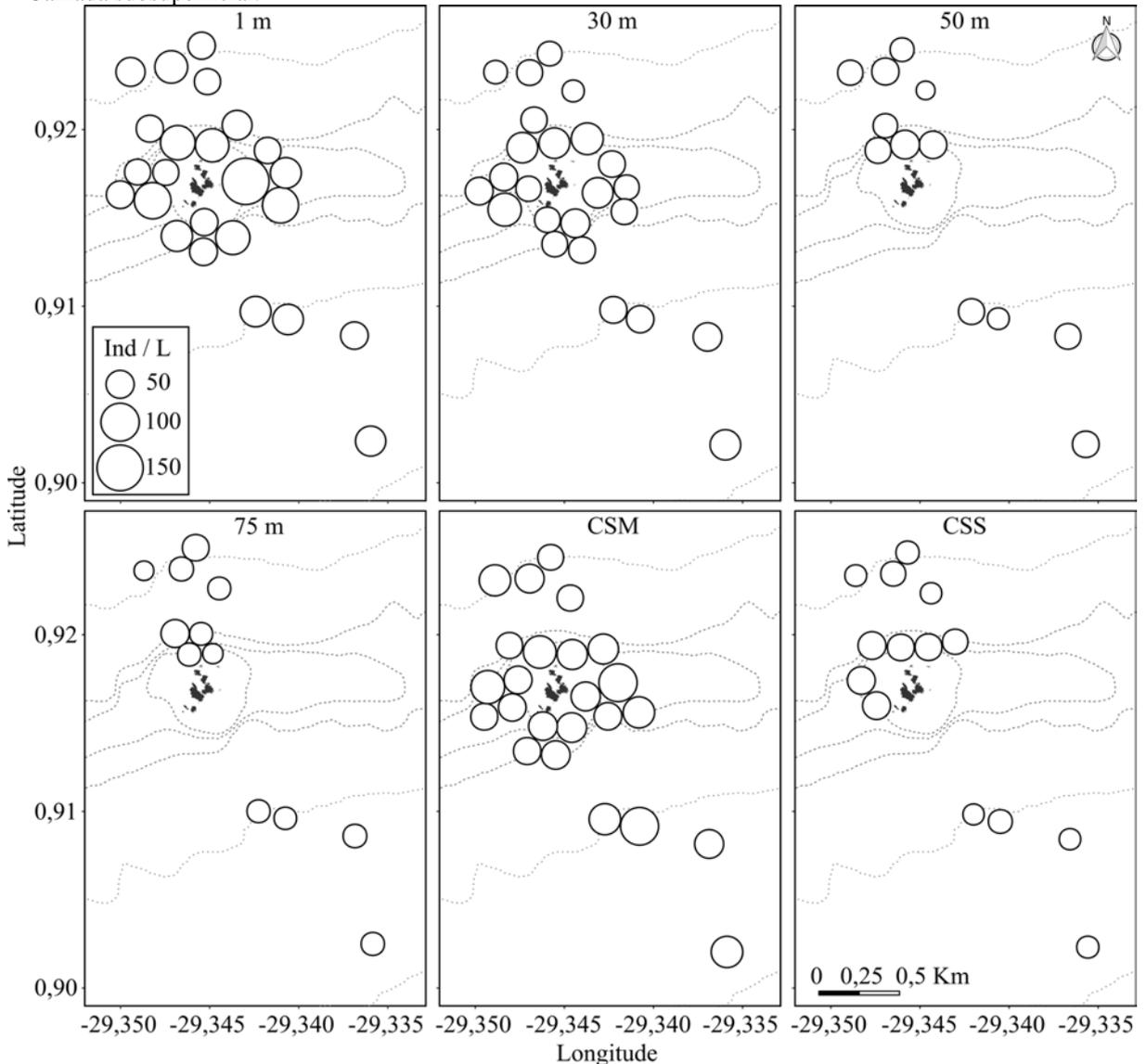


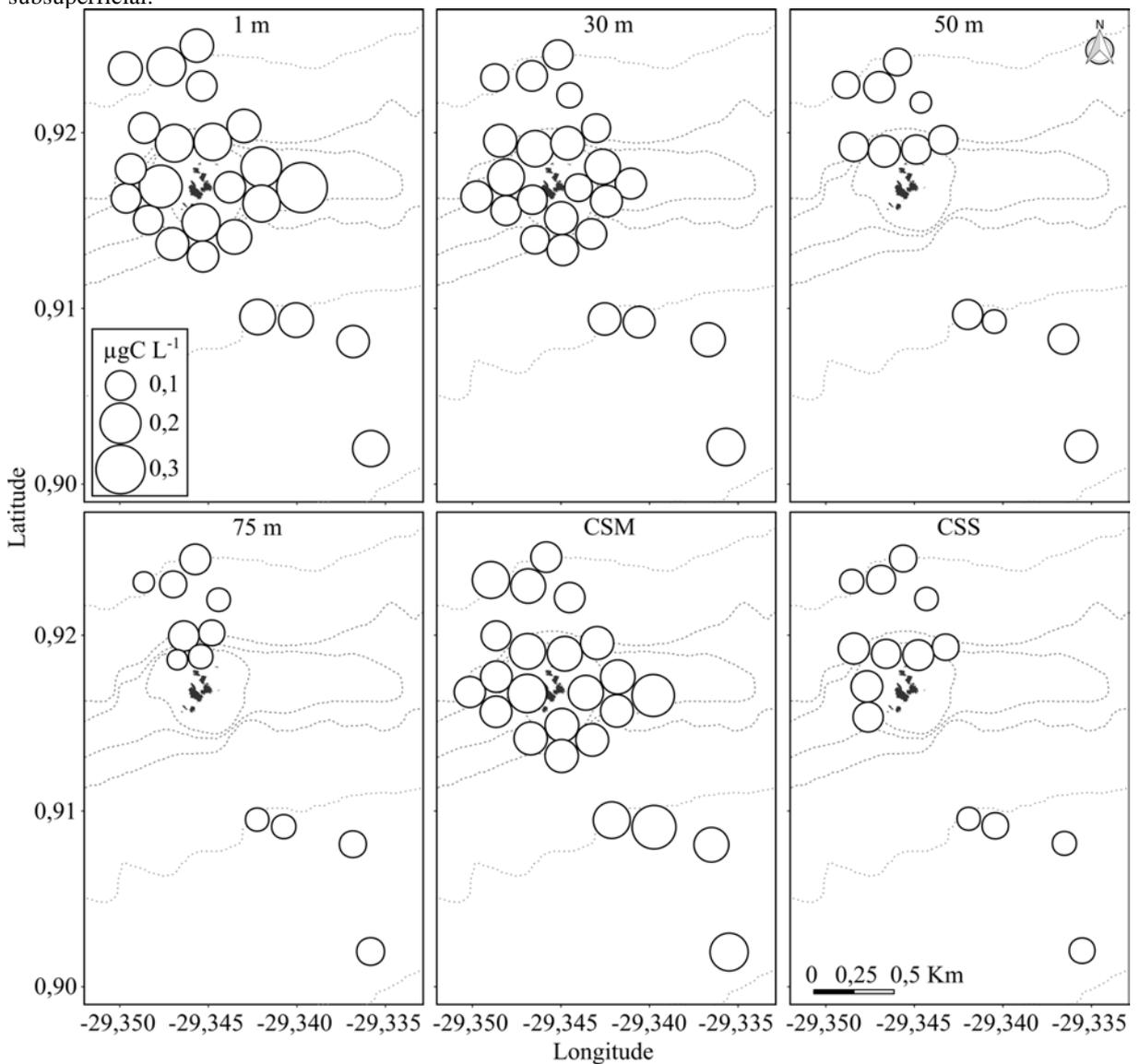
Figura 18 – Distribuição espacial dos dinoflagelados no entorno do ASPSP em diferentes profundidades que podem ser comparadas diretamente e nas duas camadas da coluna d'água. Para as quatro profundidades, as áreas dos círculos são proporcionais aos valores de densidade total da assembleia dos dinoflagelados. Para as duas camadas da coluna d'água, as áreas dos círculos são proporcionais ao valor médio das densidades totais dos dinoflagelados nessas camadas. O posicionamento dos círculos de cada estação no mapa não é exato em relação a suas coordenadas geográficas como forma de se evitar sobreplotagem. CSM – Camada superficial de mistura; CSS – Camada subsuperficial.



O efeito da distância em relação ao arquipélago sobre a riqueza de espécies (D_{Mg}) da assembleia de dinoflagelados depende do período sazonal ou regime de precipitação sendo considerado, pois existe efeito de interação significativo entre os dois fatores (ANOVA bifatorial, $p < 0,001$). Durante o período de precipitação máxima, não há diferença significativa entre os valores médios de D_{Mg} entre as áreas mais próximas e mais distantes em relação ao arquipélago, ao passo que durante o período de precipitação mínima, a média de D_{Mg} nas áreas mais distantes é significativamente mais elevada que nas áreas mais próximas do arquipélago (Tukey HSD, $p < 0,001$). Nas áreas mais próximas em relação ao arquipélago não foi

encontrada diferença significativa entre os valores de D_{Mg} do período de precipitação máxima e mínima. Já nas áreas mais distantes em relação ao arquipélago, o valor médio de D_{Mg} durante o período de precipitação mínima é significativamente mais elevado que durante o período de precipitação máxima (Tukey HSD, $p < 0,001$; Figura 20C). Embora a riqueza de espécies seja influenciada tanto pelas distâncias como pelo período sazonal, em conjunto, a diversidade de Simpson (D) não apresentou relações significativas com esses fatores.

Figura 19 – Biomassa dos dinoflagelados no entorno do ASPSP em diferentes profundidades que podem ser comparadas diretamente e nas duas camadas da coluna d'água. Para as quatro profundidades, as áreas dos círculos são proporcionais aos valores de biomassa total da assembleia dos dinoflagelados. Para as duas camadas da coluna d'água, as áreas dos círculos são proporcionais ao valor médio da biomassa total dos dinoflagelados nessas camadas. O posicionamento dos círculos de cada estação no mapa não é exato em relação a suas coordenadas geográficas como forma de se evitar sobreplotagem. CSM – Camada superficial de mistura; CSS – Camada subsuperficial.



Dos 133 taxa de dinoflagelados registrados na região do entorno do ASPSP, 100 foram registrados nas áreas mais próximas em relação ao arquipélago e 124 foram registrados nas áreas mais distantes. O número de espécies na área deve aumentar conforme mais pesquisas forem realizadas (Figura 20A). Nas áreas mais próximas em relação ao arquipélago, os valores de D_{Mg} variaram entre 2 e 7,1, enquanto que os valores de D variaram entre 0,5 e 0,9. Nas áreas mais distantes em relação ao arquipélago os valores de D_{Mg} variaram entre 2,3 e 7,4, enquanto os valores de D variaram entre 0,4 e 0,9 (Figura 20B).

A estrutura da assembleia de dinoflagelados na região do entorno do ASPSP é influenciada tanto pela distância em relação ao arquipélago como também pelo período sazonal (Tabela 11). As áreas mais próximas e mais distantes são diferentes tanto durante o período de precipitação máxima como também durante o período de precipitação mínima. Além disso, o período sazonal exerce influência sobre a estrutura da assembleia dos dinoflagelados tanto nas áreas mais próximas em relação ao arquipélago (Tabela 11), como também nas áreas mais distantes, diferentemente da influência encontrada sobre a assembleia dos tintinídeos (Tabela 9).

Os dois primeiros eixos de uma análise de coordenadas principais (PCoA) utilizando os dados da assembleia de dinoflagelados durante o período de precipitação máxima foram capazes de explicar 46,6% da variância existente nos dados e estão apresentados na Figura 21. Da mesma forma que para a assembleia de tintinídeos, existe uma separação entre as amostras coletadas nas áreas mais próximas e mais distantes em relação ao arquipélago, no entanto com certo grau de semelhança que pode ser observado pela proximidade das amostras dos dois grupos na ordenação.

Os dois primeiros eixos de uma PCoA utilizando os dados da assembleia de dinoflagelados durante o período de precipitação mínima foram capazes de explicar 52,8% da variância existente nos dados e estão apresentados na Figura 21. Da mesma forma que para a assembleia de tintinídeos, a separação entre as amostras das áreas mais próximas e mais distantes em relação ao arquipélago é clara com menor grau de semelhança entre as amostras dos dois grupos na ordenação.

Figura 20A – Curva de acúmulo de espécies com intervalo de confiança para as áreas mais próximas (em preto) e mais distantes (em cinza) em relação ao arquipélago. B – Valores de diversidade de Simpson (D) nas áreas próximas e distantes em relação ao arquipélago. C – Média com desvio padrão do índice de diversidade de Margalef (D_{Mg}) nas áreas próximas e distantes em relação ao arquipélago. P. Máx – Período de precipitação máximo; P. Mín – Período de precipitação mínima; n.s. – sem diferença significativa.

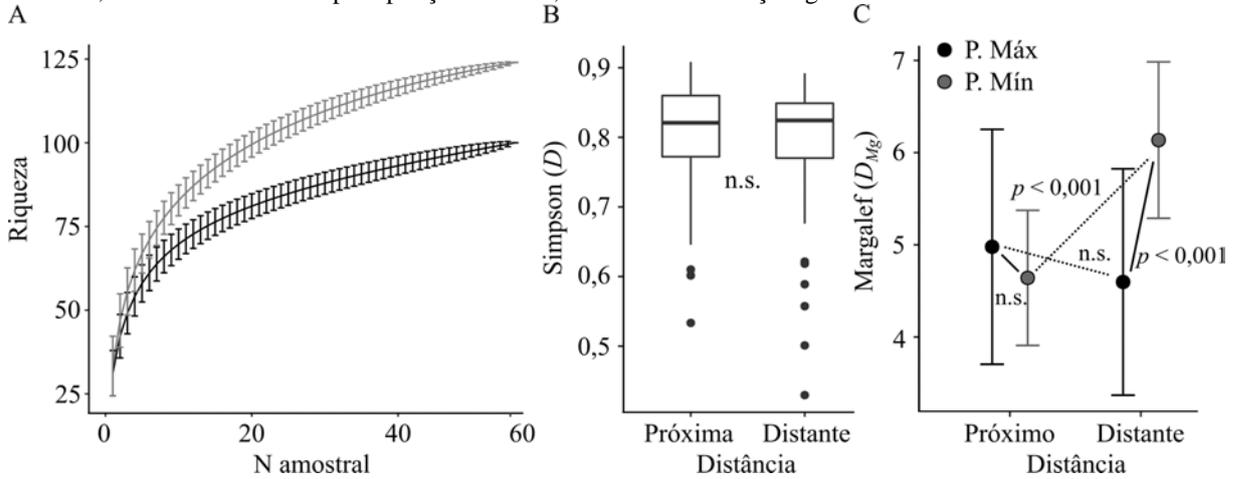
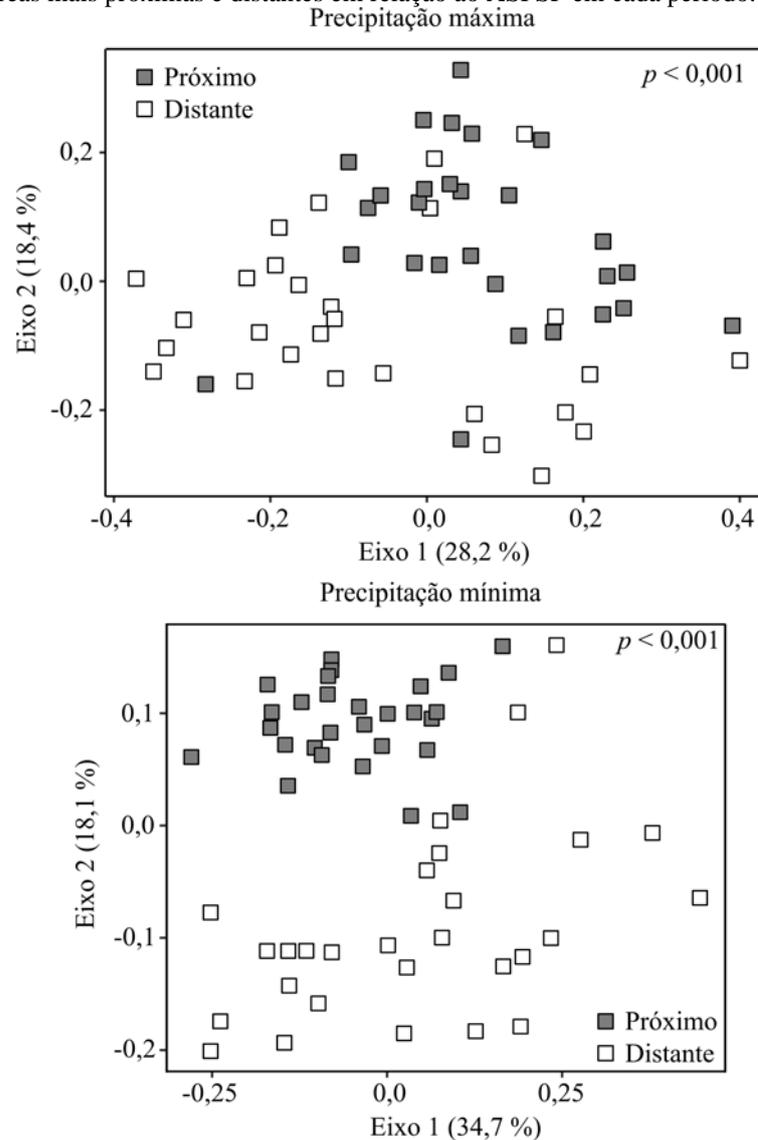


Tabela 11 – Resultado de análises de PERMANOVA realizadas com os dados da assembleia de dinoflagelados da região do entorno do ASPSP. * p significativo ao nível de 0,05; **p significativo ao nível; ***p significativo ao nível de 0,001.

| Fonte | F | P |
|-----------------------------|--------------------|-----------------------------|
| Distância | 10,08 | < 0,001 |
| Período Sazonal | 7,59 | < 0,001 |
| Distância x Período Sazonal | 3,81 | < 0,001 |
| Comparações | Próximo x Distante | Prec. máximo x Prec. mínima |
| Prec. Máxima | 6,38*** | - |
| Prec. Mínima | 49,75*** | - |
| Áreas próximas | - | 6,68*** |
| Áreas distantes | - | 5,01*** |

Figura 21 – Ordenação de uma Análise de Coordenadas Principais (PCoA) ou Escalonamento Multidimensional Clássico utilizando a matriz de dados de ciliados tintinídeos durante o período de precipitação máxima e precipitação mínima na região do entorno do ASPSP. p – valor p de uma PERMANOVA comparando a estrutura da assembleia nas áreas mais próximas e distantes em relação ao ASPSP em cada período.



6.3 Discussão

6.3.1 Baixos valores de densidade total e alta diversidade

Em regiões oceânicas a maior parte da biomassa produtora primária é constituída por organismos em classes de tamanhos menores que a da maioria dos dinoflagelados, o nanoplâncton (BEERS et al., 1982). Os valores de densidade total da assembleia de dinoflagelados na região do entorno do ASPSP são baixos e típicos de águas oligotróficas. Com a proximidade em relação ao arquipélago os valores de densidade apresentaram um incremento, em especial na CSS. O fato do aumento da densidade ter sido observado de forma mais clara

na CSS é interessante. Apenas em algumas estações nas áreas mais próximas do ASPSP a profundidade local possibilitou a amostragem da CSS e foi possível se observar que pelo menos 50 % das amostras da CSS nas áreas mais próximas apresentaram densidades de dinoflagelados acima de 50 ind. L⁻¹, ao passo que em nenhuma amostra da CSS das áreas mais afastadas do arquipélago esse valor de densidade tenha sido alcançado. Isso pode significar que apesar de não ter sido observada alterações significativas na superfície ou nas profundidades mais próximas à superfície, um processo de enriquecimento sutil promovido pela topografia do ASPSP pode estar ocorrendo em profundidades abaixo de 30 metros. Por outro lado, as alterações nos valores de densidade não são tão altas, o que torna difícil a não rejeição da hipótese de que esteja ocorrendo um processo real de enriquecimento e sugere mais a existência de um processo de concentração do plâncton. Melo et al. (2014) também observaram valores de densidade da assembleia de copépodes mais elevados nas áreas mais próximas do arquipélago, em especial no lado norte. Para a assembleia dos dinoflagelados não pareceu haver um padrão de aumento apenas em um dos lados.

Na região do entorno das ilhas de Nicobar e Andaman, no Oceano Índico, Sarojini e Sarma (2001) observaram densidades de dinoflagelados variando, em geral, entre 50 e 400 ind. L⁻¹, no entanto com um máximo de 1.000 ind. L⁻¹ na superfície de uma estação. Esses valores são consideravelmente mais elevados que os valores observados na região do entorno do ASPSP.

Quando comparado com os valores de densidades de dinoflagelados registrados em ambientes mais produtivos de regiões próximas a costa, a natureza oligotrófica das águas no entorno do ASPSP é evidenciada. Anderson et al. (1981), registraram valores de densidade entre 2.000 e 120.000 ind. L⁻¹. Trata-se de uma diferença de pelo menos três ordens de magnitude dos valores de densidade encontrados no entorno do ASPSP. Em uma região de ressurgência costeira, como exemplo de área com produtividade extrema, Aguilera et al. (2009) observaram picos de densidade de até 1.000.000 ind. L⁻¹ de uma espécie de dinoflagelado, *Gonyaulax grindleyi*. Dessa forma, fica claro que apesar de um incremento nos valores de densidade de dinoflagelados encontrados na região do entorno do ASPSP, esse incremento não altera a natureza oligotrófica da região.

Os baixos valores de abundância relativa significam ausência de espécies dominantes dentro do ecossistema e alta diversidade. Essa é uma característica típica de ambientes oligotróficos, nos quais a escassez de nutrientes leva ao impedimento de colonização do ecossistema por algumas poucas espécies que utilizem os nutrientes disponíveis de forma mais eficiente. Assim um elevado número de espécies ocorre em baixas densidades. Tibúrcio et al.

(2011) registraram na região do entorno do ASPSP um total de 90 espécies de dinoflagelados. Queiroz et al. (2015) registraram um total de 91 espécies de dinoflagelados na mesma região. Além disso, eles também observaram um padrão de ausência de espécies dominantes com a maior parte das espécies registradas sendo esporádicas ou raras e com baixas abundâncias relativas. Apesar da quantidade de espécies identificadas no presente trabalho ainda ser mais elevada que a riqueza registrada por Tibúrcio et al. (2011) e Queiroz et al. (2015), esse valor certamente está subestimado pois muitas espécies de pequenas dimensões e, em especial, espécies pequenas e atecadas, são mais sensíveis ao uso de agentes fixadores utilizados no processamento das amostras, sendo inevitavelmente danificadas durante o tratamento das amostras coletas e impossibilitando sua identificação. Além disso, a inspeção visual da curva de acúmulo de espécies mostra que ainda existem espécies para serem registradas na área. Com o aumento do número de estudos realizados certamente espécies raras que estão presentes em concentrações não detectáveis em amostras de 10 litros serão registradas.

Na região do entorno das ilhas de Nicobar e Andaman, Sarojini e Sarma (2001) observaram altos valores de densidade de uma espécie não identificada do gênero *Oxytoxum* chegando a alcançar até aproximadamente 200 ind. L⁻¹ na profundidade de 200 metros, e de uma espécie não identificada de *Prorocentrum* chegando a alcançar mais de 100 ind. L⁻¹ na profundidade de 25 metros. Isso implica em uma elevada abundância relativa dessas espécies em determinadas profundidades, caracterizando dominância da assembleia por um menor número de espécies. Sarojini e Sarma (2001) não trazem informações a respeito do número de espécies registradas, não sendo possível se comparar a riqueza de espécies encontrada no entorno do ASPSP com as ilhas de Nicobar e Andaman. O que se pode comparar é o padrão distinto encontrado no entorno do ASPSP com ausência de espécies dominantes levando a um quadro de alta diversidade e riqueza de espécies.

Se comparado a trabalhos realizados em áreas mais próximas da costa, a diversidade encontrada na região do ASPSP é consideravelmente elevada. Na região sudoeste do Atlântico Sul, Islabão e Odebrecht (2011) registraram um total de 25 espécies de dinoflagelados pertencentes as ordens Peridinales e Prorocentrales em áreas de plataforma continental. No presente estudo, as ordens Peridinales e Prorocentrales foram representadas por um total de 37 espécies, um valor consideravelmente mais elevado. Anderson et al. (1981), por exemplo, registrou um total de 12 gêneros e 45 espécies, além de destacar os dinoflagelados como o segundo grupo mais rico em espécies em uma região de baía. Em uma área de ressurgência costeira, Aguilera et al. (2009) registraram um total de 38 espécies, com os gêneros *Triplos* (9 spp.) e *Protoperidinium* (10 spp.) como os mais diversos. No presente trabalho não foi possível

se identificar todas as espécies de *Protoperidinium* encontradas, mas o gênero *Tripos* se mostrou bastante diverso.

A importância do gênero *Tripos* na região do entorno do ASPSP em termos de riqueza de espécies e conspicuidade já foi observada por outros autores (TIBÚRCIO et al., 2011). Esse foi o gênero de dinoflagelados com número mais elevado de espécies identificadas (31 espécies identificadas e uma não identificada) no presente estudo. Tibúrcio et al. (2011) identificou um total de 33 taxa pertencente ao gênero, porém considerando também variedades de espécies (19 espécies e 14 variedades) e Queiroz et al. (2015) um total de 22 espécies. No presente trabalho, assim como em Queiroz et al. (op. cit.) as variedades das espécies não foram levadas em consideração, já que as diferenças morfológicas entre elas são sutis e não implicam modificações em relação ao nicho ocupado dentro do ecossistema. Assim, a riqueza de 32 espécies registradas neste trabalho é consideravelmente mais elevada que o registrado anteriormente.

A importância do gênero *Tripos* não se restringe às regiões oceânicas. Na região da plataforma continental do Estado de Pernambuco, no Nordeste do Brasil, o gênero já foi descrito como um importante componente da assembleia dos dinoflagelados, tendo sido registradas 27 espécies e 24 variedades (KOENING; LIRA, 2005).

O padrão observado de riqueza de espécies mais elevada nas áreas mais distantes e durante o período de precipitação mínima pode estar associado com diversos fatores. Um fator que pode ser levantado é a maior disponibilidade de luz, devido à diminuição da cobertura de nuvens de chuva, muito comuns durante o período de precipitação máxima. A maior parte dos dinoflagelados é formada por organismos mixotróficos, sendo capazes de utilizar a luz solar como fonte de energia realizando fotossíntese ao mesmo tempo que se alimentam de outros organismos. Com a maior disponibilidade de luz, os dinoflagelados levam vantagem sobre os demais grupos estudados por não dependerem unicamente de fontes biológicas de alimento, por exemplo a espécie mixotrófica de dinoflagelado *Gymnodinium sanguineum* é capaz de equilibrar suas necessidades de nitrogênio em ambientes com baixas concentrações de nitrogênio se alimentando de nanociliados, o que significa uma vantagem sobre as demais espécies que dependem exclusivamente da fotossíntese ou heterotrofia (BOCKSTAHLER; COATS, 1993). *Prorocentrum minimum* foi uma das espécies de dinoflagelados encontrada nas áreas mais próximas do ASPSP. Essa espécie é capaz de ingerir principalmente criptófitas como um mecanismo para obtenção de nutrientes limitantes (STOECKER et al., 1997). Isso significa que com a alta disponibilidade de luz típica das regiões tropicais, ausência de cobertura densa de nuvens de chuva formadas principalmente durante o período de precipitação máxima, o que

diminui consideravelmente a quantidade de luz atingindo a superfície do oceano, muitas espécies de dinoflagelados podem suprir a escassez de nutrientes na água (oligotrofia) se alimentando de organismos nanoplânctônicos e utilizando os nutrientes absorvidos através da alimentação para realização da fotossíntese. Isso explica tanto a riqueza e diversidade mais elevadas de dinoflagelados durante o período de precipitação mínima, como também as densidades consideravelmente mais elevadas dessa assembleia em relação as demais estudadas.

Uma evidência da vantagem competitiva que os dinoflagelados possuem sobre outros protistas pode ser exemplificado na diferença entre a riqueza de espécies de diatomáceas em proporção a de dinoflagelados na região do entorno do ASPSP. Queiroz et al. (2015) registraram 28 espécies de diatomáceas e 91 de dinoflagelados. Tibúrcio et al. (2011) registraram 39 espécies de diatomáceas e 90 de dinoflagelados. Em contrapartida, em ambientes costeiros com disponibilidade de nutrientes mais elevada o cenário é o oposto. Anderson e Roff (1981) registraram 59 espécies de diatomáceas e 45 de dinoflagelados em uma região costeira de baía e Aguilera et al. (2009) registraram 49 espécies de diatomáceas e 41 de dinoflagelados em uma região sob a influência de ressurgência costeira.

Outro fator que pode influenciar a riqueza de espécies de dinoflagelados de maneira importante é a turbulência. Embora a turbulência em pequena escala seja um fenômeno positivo para o crescimento do fitoplâncton (KIØRBOE, 1993), em intensidades mais elevadas o efeito da turbulência sobre grande parte das espécies de dinoflagelados é negativo, gerando diminuição ou inibição do crescimento populacional de várias espécies (THOMAS; GIBSON, 1993; SULLIVAN; SWIFT, 2003). As maiores dificuldades associadas ao crescimento populacional de dinoflagelados sob a influencia de intensidades mais elevadas de turbulência pode estar relacionada com a menor riqueza de espécies nas áreas mais próximas das rochas, as quais estão sob influencia mais intensificada dos efeitos da turbulência do que as áreas mais distantes do arquipélago.

6.3.2 Influencia da distância em relação ao arquipélago sobre a estrutura da assembleia

Os gradientes observados na distribuição das amostras com a análise de coordenadas principais são formados por alterações nas proporções das abundâncias relativas das espécies mais raras. Embora os quatro *taxa* mais abundantes sejam os mesmos nas amostras das áreas mais próximas e mais distantes, tanto durante o período de precipitação mínima como máxima, as diferenças entre as proporções das abundâncias relativas das espécies mais raras foi significativa, como foi observado pelas PERMANOVA realizadas. O entendimento do papel

desempenhado e da importância de espécies raras dentro de um ecossistema de alta diversidade ainda não é totalmente compreendido. As abundâncias das espécies não são constantes ao longo do tempo e podem sofrer variações consideráveis. Dentro de um ecossistema, é possível que uma espécie rara em um determinado momento aumente consideravelmente sua abundância, tornando-se até mesmo dominante, como resposta a uma mudança ambiental (LYONS et al., 2005). Cao et al. (1998) demonstraram como as espécies raras são importantes para o biomonitoramento. Apesar de que o intuito do presente trabalho não foi o de avaliar a existência de possíveis mudanças ambientais que pudessem ser percebidas através de alterações nos padrões de proporções de abundâncias relativas entre as espécies, foi evidenciado que os padrões observados anteriormente por Tibúrcio et al. (2011) e Queiroz et al. (2015) permanecem o mesmo, alta diversidade e valores de densidade típicos de ambientes oligotróficos.

Os dinoflagelados são sensíveis a efeitos da turbulência e respondem de diferentes formas, de acordo com a espécie sendo considerada (BERDALET et al., 2007). Para algumas espécies o crescimento da população diminui sob efeito de alta turbulência, como por exemplo *Tripos fusus*, enquanto que para outras o crescimento pode ser completamente inibido, por exemplo *Pyrocystis pseudonociluca* e *Tripos muelleri*, ou a espécie pode simplesmente não ser afetada, como *Pyrocystis fusiformis* (SULLIVAN; SWIFT, 2003). Há ainda casos em que o dinoflagelado aumenta o seu crescimento populacional em resposta a um aumento da turbulência, como ocorre com *Gymnodinium catenatum* (SULLIVAN; SWIFT, 2003).

Todas as espécies acima citadas foram registradas na região do entorno do ASPSP no presente estudo, tanto nas áreas mais próximas como nas mais distantes em relação ao ASPSP. A turbulência pode ser um importante fator influenciando a dinâmica dos organismos planctônicos na região. Diferentes intensidades de turbulência podem ocasionar mudanças importantes na distribuição das proporções das abundâncias relativas das espécies consideradas raras de dinoflagelados, podendo levar ao aumento de sua população ao mesmo tempo em que pode levar a diminuição da abundância de espécies mais abundantes no ecossistema. Obviamente, as áreas mais próximas das rochas estão sujeitas a uma maior intensidade de turbulência, então as alterações na estrutura da assembleia serão mais frequentes nessas áreas.

É possível que as diferenças significativas observadas entre as áreas mais próximas e distantes do ASPSP tenham sido provocadas por diferentes intensidades de turbulência experimentada pelos organismos em áreas de distâncias variáveis em relação ao ASPSP e ainda sob regime de precipitações distintos.

Por ultimo, ficou evidenciado que a assembleia dos dinoflagelados foi a mais abundante e diversa, dentre os grupos aqui considerados, na região do entorno do ASPSP. Contudo, os padrões observados para as demais assembleias estudadas, tais como alta diversidade, baixos valores de densidade e ausência de espécies dominantes, também foram marcantes dentro da assembleia dos dinoflagelados. Nenhuma evidência de influencia do ASPSP sobre a estrutura vertical da assembleia dos dinoflagelados foi encontrada. As espécies indicadoras da CSS ocorreram exclusivamente nas amostras da CSS das áreas mais próximas ou em densidades muito baixas na CSM, da mesma forma que nas áreas mais distantes. O ASPSP influenciou a distribuição espacial dos dinoflagelados tanto em termos de densidade total, com um aumento nos valores de densidade na CSS com a aproximação em relação ao arquipélago, bem como em termos de estrutura da assembleia, com riqueza de espécies mais elevada nas áreas mais distantes e variação na distribuição das proporções das abundâncias relativas entre as espécies mais raras. É possível que fatores influenciem a diversidade de dinoflagelados na região do ASPSP, em especial a cobertura de nuvens de chuva, por consequência do regime de precipitação, e a turbulência, através das diferentes respostas espécie-específicas da assembleia.

7 CONCLUSÕES

As assembleias estudadas na região do entorno do ASPSP se mostraram como extremamente diversas, com uma característica marcante de ausência de espécies dominantes, além de valores de densidade total e de biomassa baixos e característicos de regiões oligotróficas. Nas regiões tropicais é esperado que se tenha uma estratificação da coluna d'água persistente ao longo de todo o ano, com uma termoclica e pycnoclina bem desenvolvidas separando uma camada superficial de mistura de camadas subsuperficiais. Esse padrão foi observado na região do entorno do ASPSP e influenciou as assembleias de dinoflagelados e dos ciliados tintinídeos. Essas assembleias puderam ser divididas em assembleia típica da CSM e típica da CSS, ambas com espécies indicadoras. A assembleia dos radiolários não foi influenciada pela estratificação permanente. É possível que a influência da estratificação vertical só seja percebida na assembleia dos radiolários se considerando massas d'água mais profundas, fora do intervalo estudado. Era esperado que o arquipélago pudesse provocar algum tipo de alteração na estrutura vertical das assembleias estudadas, com espécies típicas ou indicadoras da CSS ocorrendo nas amostras da CSM nas áreas mais próximas em relação ao ASPSP. No entanto, esse padrão não foi observado. A influência do ASPSP se deu sobre a distribuição espacial das assembleias, com valores de densidade mais elevados para as assembleias dos dinoflagelados e radiolários sendo encontrados nas áreas mais próximas em relação ao arquipélago. A assembleia dos tintinídeos também foi influenciada, porém de forma diferente. Os valores de densidade total e biomassa total dos tintinídeos foram mais baixos nas áreas mais próximas do arquipélago e pode estar associado a relações de competição por itens alimentares e relações de presa-predador.

REFERÊNCIAS

- ABELMANN, A.; GOWING, M. M. Spatial distribution pattern of living polycystine radiolarian taxa – baseline study for paleoenvironmental reconstructions in the Southern Ocean (Atlantic Sector). **Marine Micropaleontology**, v. 30, 3-28, 1997.
- AGATHA, S.; SIMON, P. On the nature of tintinnid loricae (Ciliophora: Spirotricha: Tintinnina): a histochemical, enzymatic, EDX, and high-resolution TEM study. **Acta Protozoologica**, v. 51, 1-19, 2012.
- AGAWIN, N. S. R.; DUARTE, C. M.; AGUSTÍ, S. Nutrient and temperature control of the contribution of picoplankton to phytoplankton biomass and production. **Limnology and Oceanography**, v. 45, n. 3, 591-600, 2000.
- AGUILERA, V.; ESCRIBANO, R.; HERRERA, L. High frequency responses of nanoplankton and microplankton to wind-driven upwelling off northern Chile. **Journal of Marine Systems**, v. 78, 124-135, 2009.
- ALDER, V. A.; BOLTOVSKOY, D. The ecology of larger microzooplankton in the Wedell-Scotia confluence area: horizontal and vertical distribution patterns. **Journal of Marine Research**, v. 51, 323-344, 1993.
- ANDERSEN, K. H.; AKSNES, D. L.; BERGE, T.; FIKSEN, Ø.; VISSER, A. Modelling emergent trophic strategies in plankton. **Journal of Plankton Research**, v. 37, n. 5, 862-868, 2015.
- ANDERSON, J. T.; ROFF, J. C.; GERRATH, J. The diatoms and dinoflagellates of Hudson Bay. **Canadian Journal of Botany**, v. 59, 1793-1810, 1981.
- ANDERSON, M. J. A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. **Austral Ecology**, v. 26, 32-46, 2001.
- ANDERSON, O. R.; BENNETT, P.; ANGEL, D.; BRYAN, M. Experimental and observational studies of radiolarian physiological ecology: 2. Trophic activity and symbiont primary productivity of *Spongaster tetras tetras* with comparative data on predatory activity of some Nassellarida. **Marine Micropaleontology**, v. 14, 267-273, 1989.
- AZAM, F.; FENCHEL, T.; FIELD, J. G.; GRAY, J. S.; MEYER-REIL, L. A.; THINGSTAD, F. The ecological role of water-column microbes in the sea. **Marine Ecology Progress Series**, v. 10, 257-263, 1983.
- BAEK, S. H.; SHIMODE, S.; SHIN, K.; HAN, M.-S.; KIKUCHI, T. Growth of dinoflagellates, *Ceratium furca* and *Ceratium fusus* in Sagami Bay, Japan: the role of vertical migration and cell division. **Harmful Algae**, v. 8, 843-856, 2009.
- BALECH, E. Los Dinoflagelados del Atlantico Sudoccidental. **Publicaciones Especiales Instituto Español de Oceanografía**, n. 1, 1988.
- BARTON, A. D.; DUTKIEWICZ, S.; FLIERL, G.; BRAGG, J.; FOLLOWS, M. J. Patterns of diversity in marine phytoplankton. **Science**, v. 327, 1509-1511, 2010.

- BEERS, J. R.; REID, F. M. H.; STEWART, G. L. Seasonal abundance of the microplankton population in the North Pacific central gyre. **Deep Sea-Research**, v. 29, n. 2A, 227-245, 1982.
- BEERS, J. R.; STEWART, G. L. Numerical abundance and estimated biomass of microzooplankton. **Bulletim of the Scrips Institution of Oceanography**, v. 17, 67-87, 1970.
- BEERS, J. R.; STEWART, G. L. Microzooplankters in the plankton communities of the upper waters of the Eastern Tropical Pacific. **Deep-Sea Research**, v. 18, 861-883, 1971.
- BENSON, R. N. **Recent Radiolaria from the Gulf of California**. PhD Thesis. University of Minnesota. 1966. 577 p.
- BERDALET, E.; PETERS, F.; KOUMANDOU, V. L.; ROLDÁN, C.; GUADAYOL, Ò.; ESTRADA, M. Species-specific physiological response of dinoflagellates to quantified small-scale turbulence. **Journal of Phycology**, v. 43, 965-977, 2007.
- BIDDANDA, B.; OGD AHL, M.; COTNER, J. Dominance of bacterial metabolism in oligotrophic relative to eutrophic waters. **Limnology and Oceanography**, v. 46, n. 3, 730-739, 2001.
- BLASCO, D. Observations on diel migration of marine dinoflagellates off the Baja California Coast. **Marine Biology**, v. 46, 41-47, 1978.
- BOCKSTAHLER, K. R.; COATS, D. W. Grazing of the mixotrophic dinoflagellate *Gymnodinium sanguineum* on ciliate populations of Chesapeake Bay. **Marine Biology**, v. 116, 477-487, 1993.
- BOLTOVSKOY, D.; KOGAN, M.; ALDER, V. A.; MIANZAN, H. First record of a brackish radiolarian (Polycystina): *Lophophaena rioplatensis* n. sp. in the Río de la Plata estuary. **Journal of Plankton Research**, v. 25, n. 12, 1551-1559, 2003.
- BOLTOVSKOY, D.; RIDEL, W. R. Polycystine Radiolaria from the southwestern Atlantic Ocean plankton. **Revista Española de Micropaleontología**, v. 12, 99-146, 1980.
- BOLTOVSKOY, D.; RIEDEL, W. R. Polycystine Radiolaria of the California current region: seasonal and geographic patterns. **Marine Micropaleontology**, v. 12, 65-104, 1987.
- BRÖCKEL, K.; MEYERHÖFER, M. Impact of the rocks of São Pedro e São Paulo upon the quantity and quality of suspended particulate organic matter. **Archive of Fishery and Marine Research**, v. 47, 223-238, 1999.
- CAMPOS, T. F. C.; BEZERRA, F. H. R.; SRIVASTAVA, N. K.; VIEIRA, M. M.; VITAFINZI, C. Holocene tectonic uplift of the St Peter and St Paul rocks (Equatorial Atlantic) consistent with emplacement by extrusion. **Marine Geology**, v. 271, 177-186, 2010.
- CAO, Y.; WILLIAMS, D. D.; WILLIAMS, N. E. How important are rare species in aquatic community ecology and bioassessment? **Limnology and Oceanography**, v. 43, n. 7, 1403-1409, 1998.
- CHOI, C. I. Primary production and release of dissolved organic carbon from phytoplankton in the western North Atlantic Ocean. **Deep-Sea Research**, v. 19, 731-735, 1972.

CORDEIRO, T. A.; BRANDINI, F. P.; ROSA, R. S.; SASSI, R. Deep chlorophyll maximum in Western Equatorial Atlantic – How does it interact with island slopes and seamounts? **Marine Science**, v. 3, 30-37, 2013.

COSTA, A. E. S. F.; NEUMANN-LEITÃO, S.; THOMPSON, F. L.; MELO, P. A. M. C.; SANTANA, J. R. Community structure of the tintinnids (Ciliophora: Spirotrichea) in the region of Abrolhos (Bahia, Brazil). **Brazilian Journal of Oceanography**, v. 63, n. 1, 51-61, 2015.

COSTA, A. E. S. F. SANTANA, J. R.; NEUMANN-LEITÃO, S. Changes in microplanktonic protists assemblages promoted by the thermocline induced stratification around an oceanic archipelago. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, no prelo.

CULLEN, J. J. The deep chlorophyll maximum: comparing vertical profiles of chlorophyll-*a*. **Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences**, v. 39, n. 5, 791-803, 1982.

DADAY, E. Monographie der Familie der Tintinnodeen. **Mitteilungen aus der Zoologische Station zu Neapel**, v. 7, 473-591, 1887.

DENNET, M. R.; CARON, D. A.; MICHAELS, A. F.; GALLAGER, S. M.; DAVIS, C. S. Video plankton recorder reveals high abundances of colonial Radiolaria in surface waters of the central North Pacific. **Journal of Plankton Research**, v. 24, 797-805, 2002.

DOLAN, J. R. Tintinnid ciliate diversity in the Mediterranean Sea: longitudinal patterns related to water column structure in late spring-early summer. **Aquatic Microbial Ecology**, v. 22, 69-78, 2000.

DOLAN, J. R. Morphology and ecology in tintinnid ciliates of the marine plankton: correlates of lorica dimensions. **Acta Protozoologica**, v. 49, 235-244, 2010.

DOLAN, J. R.; CIOBANU, M.; MARRO, S.; COPPOLA, L. An exploratory study of heterotrophic protists of the mesopelagic Mediterranean Sea. **ICES Journal of Marine Science**, 2017. doi:10.1093/icesjms/fsx218

DOLAN, J. R.; GALLEGOS, C. L. Estuarine diversity of tintinnids (planktonic ciliates). **Journal of Plankton Research**, v. 23, n. 9, 1009-1027, 2001.

DOLAN, J. R.; PIERCE, R. W.; BACHY, C. *Cyrtarocydis ampulla*, a polymorphic tintinnid ciliate of the marine plankton. **Protist**, v. 165, 66-80, 2014.

DOLAN, J. R.; RITCHIE, M. E.; RAS, J. The “neutral” community structure of planktonic herbivores, tintinnid ciliates of the microzooplankton, across the SE Tropical Pacific Ocean. **Biogeosciences Discussions**, v. 4, 461-593, 2007.

DOLAN, J. R.; RITCHIE, M. E.; TUNIN-LEY, A.; PIZAY, M.-D. Dynamics of core and occasional species in the marine plankton: tintinnid ciliates in the northwestern Mediterranean Sea. **Journal of Biogeography**, v. 36, 887-895, 2009.

DOLAN, J. R.; VIDUSSI, F.; CLAUSTRE, H. Planktonic ciliates in the Mediterranean Sea: longitudinal trends. **Deep-Sea Research I**, v. 46, 2025-2039, 1999.

DOLAN, J. R.; YANG, E. J.; KANG, S.-H.; RHEE, T. S. Declines in both redundant and trace species characterize the latitudinal diversity gradient in tintinnid ciliates. **The International Society for Microbial Ecology Journal**, 1-10, 2016.

DOTY, M. S.; OGURI, M. The island mass effect. **Journal du Conseil Permanent International pour l'exploration de la Mer**, v. 22, n. 1, 33-37, 1956.

DUFRENE, M.; LEGENDRE, P. Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. **Ecological Monographs**, v. 67, 345-366, 1997.

DWORETZKY, B. A.; MORLEY, J. J. Vertical distribution of Radiolaria in the eastern equatorial Atlantic: analysis of a multiple series of closely-spaced plankton tows. **Marine Micropaleontology**, v. 12, 1-19, 1987.

EPPLEY, R. W.; HOLM-HANSEN, O.; STRICKLAND, J. D. H. Some observations on the vertical migration of dinoflagellates. **Journal of Phycology**, v. 4, 333-340, 1968.

FAIRBANKS, R. G.; WIEBE, P. H. Foraminifera and chlorophyll maximum: vertical distribution, seasonal succession, and paleoceanographic significance. **Science**, v. 209, 1524-1526, 1980.

FAIRBANKS, R. G.; SVERDLOVE, M.; FREE, R.; WIEBE, P. H.; BÉ, A. W. H. Vertical distribution and isotopic fractionation of living planktonic foraminifera from the Panama Basin. **Nature**, v. 298, 841-844, 1982.

FEITOZA, B. M.; ROCHA, L. A.; LUIZ-JÚNIOR, O. J.; FLOETER, S. R.; GASPARINI, J. L. Reef fishes of St. Paul's rocks: new records and notes on biology and zoogeography. **Aqua Journal of Ichthyology and Aquatic Biology**, v. 7, 61-82, 2003.

FERNANDES, L. F. Tintininos (Ciliophora, Tintinnina) de águas subtropicais na região Sueste-Sul do Brasil. I. Famílias Codonellidae, Codonellopsidae, Coxliellidae, Cytarocylidae, Epiplocylidae, Petalotrichidae, Ptychocilidae, Tintinnididae e Undellidae. **Revista Brasileira de Zoologia**, v. 21, n. 3, 551-576, 2004a.

FERNANDES, L. F. Tintininos (Ciliophora, Tintinnina) de águas subtropicais na região Sueste-Sul do Brasil. II. Famílias Dictyocystidae, Rhabdonellidae, Tintinnidae e Xystonellidae. **Revista Brasileira de Zoologia**, v. 21, n. 3, 605-628, 2004b.

FOGG, G. E. Extracellular products of phytoplankton and the estimation of primary production. **Rapports et Proces-Verbaux du Conseil International pour l'Exploration de la Mer**, v. 144, 56-60, 1958.

FOL, M. H. Contribution a la connaissance de la famille des Tintinnodea. **Archives des Sciences Physiques et Naturelles**, v. 5, 5-24, 1881.

FROST, N.; WILSON, A. M. The genus *Ceratium* and its use as an indicator of hydrographic conditions in the Newfoundland waters. **Newfoundland Research Bulletin**, v. 5, 1-15, 1938.

FUHRMAN, J. A.; STEELE, J. A.; HEWSON, I.; SCHWALBACH, M. S.; BROWN, M. V.; GREEN, J. L.; BROWN, J. H. A latitudinal diversity gradient in planktonic marine bacteria. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 105, n. 22, 7774-7778, 2008.

GOLD, K.; MORALES, E. A. Studies on the sizes, shapes, and the development of the lorica of agglutinated Tintinnida. **The Biological Bulletin**, v. 150, 377-392, 1976.

GÓMEZ, F. A list of free-living dinoflagellate species in the world's oceans. **Acta Botanica Croatica**, v. 64, n. 1, 129-212, 2005.

GOVE, J. M.; McMANUS, M. A.; NEUHEIMER, A. B.; POLOVINA, J. J.; DRAZEN, J. C.; SMITH, R. C.; MERRIFIELD, M. A.; FRIEDLANDER, A. M.; EHSES, J. S.; YOUNG, C. W.; DILLON, A. K.; WILLIAMS, G. J. Near-island biological hotspots in barren ocean-basins. **Nature Communications**, 7:10581, 2016.

GOWING, M. M. Abundance and feeding ecology of Antarctic phaeodarian radiolarians. **Marine Biology**, v. 103, 107-118, 1989.

GRAHAM, H. W. An oceanographic consideration of the dinoflagellate genus *Ceratium*. **Ecological Monographs**, v. 11, 99-116, 1941.

HANSEN, P. J. The role of photosynthesis and food uptake for the growth of marine mixotrophic dinoflagellates. **Journal of Eukaryotic Microbiology**, v. 58, 203-214, 2011.

HERBLAND, A.; VOITURIEZ, B. Hydrological structure analysis for estimating the primary production in the tropical Atlantic Ocean. **Journal of Marine Research**, v. 37, 87-101, 1979.

ISLABÃO, C. A.; ODEBRECHT, C. Dinoflagelados (Peridiniales, Prorocentrales) do microplâncton na plataforma continental e talude do extremo sul do Brasil (inverno 2005, verão 2007). **Biota Neotropica**, v. 11, n. 3, 153-166, 2011.

ITAKI, T. Depth-related radiolarian assemblage in the water-column and surface sediments of the Japan Sea. **Marine Micropaleontology**, v. 47, 253-270, 2003.

JACOBSON, D. M.; ANDERSEN, R. A. The discovery of mixotrophy in photosynthetic species of *Dinophysis* (Dinophyceae): light and electron microscopical observations of food vacuoles in *Dinophysis acuminata*, *D. norvegica* and two heterotrophic dinophysoid dinoflagellates. **Phycologia**, v. 33, 97-110, 1994.

JALES, M. C.; FEITOSA, F. A. N.; KOENING, M. L.; MONTES, M. J. F.; ARAÚJO FILHO, M. C.; SILVA, R. A. Phytoplankton biomass dynamics and environmental variables around the Rocas Atoll Biological Reserve, South Atlantic. **Brazilian Journal of Oceanography**, v. 63, 443-454, 2015.

JI, R.; FRANKS, P. J. S. Vertical migration of dinoflagellates: model analysis of strategies, growth, and vertical distribution patterns. **Marine Ecology Progress Series**, v. 344, 49-61, 2007.

KARAYANNI, H.; CHRISTAKI, U.; WAMBEKE, F.; DENIS, M.; MOUTIN, T. Influence of ciliated protozoa and nanoflagellates on the fate of primary production in the northeast Atlantic Ocean. **Journal of Geophysical Research**, v. 110, C07S15, 2005.

KIØRBOE, T. Turbulence, phytoplankton cell size, and the structure of pelagic food webs. **Advances in Marine Biology**, v. 29, 2-72, 1993.

- KLING, S. A. Vertical distribution of polycystine radiolarians in the Central North Pacific. **Marine Micropaleontology**, v. 4, 295-318, 1979.
- KLING, S. A.; BOLTOVSKOY, D. Radiolarian vertical distribution patterns across the southern California Current. **Deep-Sea Research I**, v. 42, n. 2, 191-231, 1995.
- KOENING, M. L.; LIRA, C. G. O gênero *Ceratium* Schrank (Dinophyta) na plataforma continental e águas oceânicas do Estado de Pernambuco, Brasil. **Acta Botânica Brasilica**, v. 19, n. 2, 391-397, 2005.
- KOFOID, C. A.; CAMPBELL, A. S. A conspectus of the marine and freshwater Ciliata belonging to the suborder Tintinoinea, with descriptions of new species principally from the Agassiz Expedition to the Eastern Tropical Pacific 1904 – 1905. **University of California Publications in Zoology**, v. 34, p. 1-403, 1929.
- KRŠINIĆ, F. On vertical distribution of tintinnines (Ciliata, Oligotrichida, Tintinnina) in the open waters of the South Adriatic. **Marine Biology**, v. 68, 83-90, 1982.
- KRŠINIĆ, F. Vertical distribution of protozoan and microcopepod communities in the South Adriatic Pit. **Journal of Plankton Research**, v. 20, 1033-1060, 1998.
- KRŠINIĆ, F.; GRBEC, B. Horizontal distribution of tintinnids in the open waters of the South Adriatic (Eastern Mediterranean). **Scientia Marina**, v. 70, 77-88, 2006.
- LAVAL-PEUTO, M. Reconstruction d'une lorica de forme *Coxiella* par le trophonte nu de *Favella ehrenbergii* (Ciliata, Tintinnina). **Comptes Rendus Hebdomadaires de l'Académie des Sciences**, v. 284, 547-550, 1977.
- LAVAL-PEUTO, M. Construction of the lorica in Ciliata Tintinnina. In vivo study of *Favella ehrenbergii*: variability of the phenotypes during the cycle, biology, statistics, biometry. **Protistologica**, v. 17, 249-272, 1981.
- LAVAL-PEUTO, M.; HEINBOKEL, J. F.; ANDERSON, O. R.; RASSOULZADEGAN, F.; SHERR, B. F. Role of micro- and nanoplankton in marine food webs. **Insect Science and its Application**, v. 7, n. 3, 387-395, 1986.
- LEGENDRE, P.; GALLAGHER, E. D. Ecologically meaningful transformations for ordination of species data. **Oecologia**, v. 129, 271-280, 2001.
- LYONS, K. G.; BRIGHAM, C. A.; TRAUT, B. H.; SCHWARTZ, M. W. Rare species and ecosystem functioning. **Conservation Biology**, v. 19, n. 4, 1019-1024, 2005.
- MACEDO-SOARES, L. C. P.; FREIRE, A. S.; MUELBERT, J. H. Small-scale spatial and temporal variability of larval fish assemblages at an isolated oceanic island. **Marine Ecology Progress Series**, v. 444, 207-222, 2012.
- MAIA, M.; SICHEL, S.; BRIAIS, A.; BRUNELLI, D.; LIGI, M.; FERREIRA, N.; CAMPOS, T.; MOUGEL, B.; BREHME, I.; HÉMOND, C.; MOTOKI, A.; MOURA, D.; SCALABRIN, C.; PESSANHA, I.; ALVES, E.; AYRES, A.; OLIVEIRA, P. Extreme mantle uplift and exhumation along a transpressive transform fault. **Nature Geoscience**, v. 9, 619-623, 2016.

- MARSHALL, S. M. **Protozoa: Order Tintinnida**. Conseil international pour l'exploration de la mer, zooplankton sheet 117. 1969.
- McMILLEN, K. J.; CASEY, R. E. Distribution of living polycystine radiolarians in the Gulf of Mexico and Caribbean Sea, and comparison with the sedimentary record. **Marine Micropaleontology**, v. 3, 121-145, 1978.
- MEDEIROS, C.; ARAÚJO, M.; FREITAS, I.; ROLLNIC, M. Massas d'água da região oeste do Atlântico tropical. In: HAZIN, F. H. V. (Ed). **Meteorologia e Sensoriamento Remoto, Oceanografia Física, Oceanografia Química e Oceanografia Geológica**. Fortaleza: Martins e Cordeiro, 2009a.
- MEDEIROS, C.; ARAÚJO, M.; ROLLNIC, M.; FREITAS, I. Estrutura termohalina da região Oeste do Atlântico Tropical – ZEE/NE. In: HAZIN, F. H. V. (Ed). **Meteorologia e Sensoriamento Remoto, Oceanografia Física, Oceanografia Química e Oceanografia Geológica**. Fortaleza: Martins e Cordeiro, 2009b.
- MELO, P. A. M. C.; DIAZ, X. F. G.; MACEDO, S. J.; NEUMANN-LEITÃO, S. Diurnal and spatial variation of the mesozooplankton community in the Saint Peter and Saint Paul Archipelago, Equatorial Atlantic. **Marine Biodiversity Records**, v. 5, e121: 1-14, 2012.
- MELO, P. A. M. C.; MELO, J. R. M.; MACÊDO, S. J.; ARAÚJO, M.; NEUMANN-LEITÃO, S. Copepod distribution and production in a Mid-Atlantic Ridge archipelago. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 86, 1678-1690, 2014.
- MENDEN-DEUER, S.; LESSARD, E. J. Carbon to volume relationships for dinoflagellates, diatoms, and other protist plankton. **Limnology and Oceanography**, v. 45, n. 3, p. 569-579, 2000.
- MODIGH, M.; CASTALDO, S.; SAGGIOMO, M.; SANTARPIA, I. Distribution of tintinnid species from 42° N to 43° S through the Indian Ocean. **Hydrobiologia**, v. 503, 251-262, 2003.
- NIGRINI, C.; MOORE Jr., T. C. **A guide to modern Radiolaria**. Cushman Foundation for Foraminiferal Research. Special publication No. 16. 1979.
- NOGUEIRA, E. M. S.; SASSI, R. Nychthemeral variations of Tintinnina (Ciliata: Oligotrichida) near the Rocas Atoll (South Atlantic) and relationships with other microzooplanktonic components. **Arquivo de Ciências do Mar**, v. 44, n. 1, 5-11, 2011.
- NOGUEIRA, E. M. S.; SASSI, R.; CORDEIRO, T. A. Estrutura da comunidade dos Tintinnina da região do Atol das Rocas (Rio Grande do Norte) e Arquipélago de Fernando de Noronha (Pernambuco). **Biota Neotropica**, v. 8, n. 3, 135-140, 2008.
- PIERCE, R. W.; TURNER, J. T. Global biogeography of marine tintinnids. **Marine Ecology Progress Series**, v. 94, 11-26, 1993.
- PITTA, P.; GIANNAKOUROU, A.; CHRISTAKI, R. Planktonic ciliates in the oligotrophic Mediterranean Sea: longitudinal trends of standing stocks, distributions and analysis of food vacuole contents. **Aquatic Microbial Ecology**, v. 24, 297-311, 2001.

QUEIROZ, A. R.; MONTES, M. F.; MELO, P. A. M. C.; SILVA, R. A.; KOENING, M. L. Vertical and horizontal distribution of phytoplankton around an oceanic archipelago of the Equatorial Atlantic. **Marine Biodiversity Records**, v. 8, e155: 1-13, 2015.

R CORE TEAM. R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. 2016. URL <https://www.R-project.org>

ROBERTSON, J. R. Predation by estuarine zooplankton on tintinnid ciliates. **Estuarine, Coastal and Shelf Science**, v. 16, 27-36, 1983.

ROMBOUTS, I.; BEAUGRAND, G.; IBANEZ, F.; GASPARINI, S.; CHIBA, S.; LEGENDRE, L. Global latitudinal variations in marine copepod diversity and environmental factors. **Proceeding of the Royal Society B**, v. 276, 3053-3062, 2009.

SANDERS, R. W. Tintinnids and other microzooplankton – seasonal distributions and relationships to resources and hydrography in a Maine estuary. **Journal of Plankton Research**, v. 9, n. 1, 65-77, 1987.

SANTOFERRARA, L. F.; ALDER, V. A. Morphological variability, spatial distribution and abundance of *Helicostomella* species (Ciliophora: Tintinnina) in relation to environmental factors (Argentine shelf; 40-55°S). **Scientia Marina**, v. 73, n. 4, 701-716, 2009.

SANTOFERRARA, L. F.; ALDER, V. A. Abundance and diversity of tintinnids (planktonic ciliates) under contrasting levels of productivity in the Argentine Shelf and Drake Passage. **Journal of Sea Research**, v. 71, 25-30, 2012.

SAROJINI, Y.; SARMA, N. S. Vertical distribution of phytoplankton around Andaman and Nicobar Islands, Bay of Bengal. **Indian Journal of Marine Sciences**, v. 30, 65-69, 2001.

SASSI, R.; LIMA, M. F.; GALVÃO, T. C. O.; COSTA, C. F. Tintinnina (Protozoa: Ciliophora: Oligotrichida) found in marine coastal waters of northeast Brazil. **Arquivo de Ciências do Mar**, v. 37, 15-27, 2004.

SASSI, R.; MELO, G. N. Hyaline Tintinnina (Protozoa-Ciliophora-Oligotrichida) from northeast Brazilian coastal reefs. **Boletim do Instituto Oceanográfico**, v. 37, n. 1, 59-74, 1989.

SHERR, E. V.; RASSOULZADEGAN, F.; SHERR, B. F. Bacterivory by pelagic choreotrichous ciliates in coastal waters of the NW Mediterranean Sea. **Marine Ecology Progress Series**, v. 55, 235-240, 1989.

SIEBURTH, J. McN. Pelagic ecosystem structure: heterotrophic compartments of the plankton and their relationship to plankton size fractions. **Limnology and Oceanography**, v. 23, n. 6, 1978.

SMALLEY, G. W.; COATS, D. W.; STOECKER, D. K. Feeding in the mixotrophic dinoflagellate *Ceratium furca* is influenced by intracellular nutrient concentrations. **Marine Ecology Progress Series**, v. 262, 137-151, 2003.

SMAYDA, T. J. Adaptive ecology, growth strategies and the global bloom expansion of dinoflagellates. **Journal of Oceanography**, v. 58, 281-294, 2002.

- SOUZA, C. S.; LUZ, J. A. G.; MACEDO, S.; FLORES-MONTES, M. J.; MAFALDA JR., P. Chlorophyll *a* and nutrient distribution around seamounts and islands of the Tropical South-Western Atlantic. **Marine and Freshwater Research**, v. 64, 168-184, 2013.
- STOECKER, D. K.; EGLOFF, D. A. Predation by *Acartia tonsa* Dana on planktonic ciliates and rotifers. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, v. 110, 53-68, 1987.
- STOECKER, D. K.; HANSEN, P. J.; CARON, D. A.; MITRA, A. Mixotrophy in the marine plankton. **Annuals Reviews of Marine Science**, v. 9, 311-335, 2017.
- STOECKER, D. K.; LI, A.; COATS, D. W.; GUSTAFSON, D. E.; NANNEN, M. K. Mixotrophy in the dinoflagellate *Prorocentrum minimum*. **Marine Ecology Progress Series**, v. 152, 1-12, 1997.
- STRAMMA, L.; SCHOTT, F. The mean flow field of the tropical Atlantic Ocean. **Deep Sea Research Part II**, v. 46, 279-303, 1999.
- SULLIVAN, J. M.; SWIFT, E. Effects of small-scale turbulence on net growth rate and size of ten species of marine dinoflagellates. **Journal of Phycology**, v. 39, 83-94, 2003.
- SWANBERG, N. R. The trophic role of colonial Radiolaria in oligotrophic oceanic environments. **Limnology and Oceanography**, v. 28, n. 4, 655-666, 1983.
- SWANBERG, N. R.; ANDERSON, O. R. The nutrition of radiolarians: trophic activity of some solitary Spumellaria. **Limnology and Oceanography**, v. 30, n. 3, 646-652, 1985.
- SWANBERG, N. R.; CARON, D. A. Patterns of sarcodine feeding in epipelagic oceanic plankton. **Journal of Plankton Research**, v. 13, n. 2, 287-312, 1991.
- TAKAHASHI, K.; HONJO, S. Vertical flux of Radiolaria: a taxon-quantitative sediment trap study from the western tropical Atlantic. **Micropaleontology**, v. 27, n. 2, 140-190, 1981.
- TARANGKOON, W.; HANSEN, G.; HANSEN, P. J. Spatial distribution of symbiont-bearing dinoflagellates in the Indian Ocean in relation to oceanographic regimes. **Aquatic Microbial Ecology**, v. 58, 197-213, 2010.
- TAYLOR, F. J. R.; HOPPENRATH, M.; SALDARRIAGA, J. F. Dinoflagellate diversity and distribution. **Biodiversity and Conservation**, v. 17, 407-418, 2008.
- THOMAS, W. H.; GIBSON, C. H. Effects of quantified small-scale turbulence on the dinoflagellate, *Gymnodinium sanguineum (splendens)*: contrasts with *Gonyaulax (Lingulodinium) polyedra*, and the fishery implication. **Deep-Sea Research**, v. 39, n. 7/8, 1429-1437, 1992.
- THOMPSON, G. A. Tintinnid diversity trends in the southwestern Atlantic Ocean (29° to 60° S). **Aquatic Microbial Ecology**, v. 35, 93-103, 2004.
- THOMPSON, G. A.; ALDER, V. A.; BOLTOVSKOY, D.; BRANDINI, F. Abundance and biogeography of tintinnids (Ciliophora) and associated microzooplankton in the Southwestern Atlantic Ocean. **Journal of Plankton Research**, v. 21, 1265-1298, 1999.

- TIBURCIO, A. S. X. S.; KOENING, M. L.; MACÊDO, S. J.; MELO, P. A. M. C. A comunidade microfítotoplanctônica do Arquipélago de São Pedro e São Paulo (Atlântico Norte-Equatorial): variação diurna e espacial. **Biota Neotropica**, v. 11, n. 2, 2011.
- TRAVASSOS, P.; HAZIN, F. H. V.; ZAGAGLIA, JR.; ADVÍNCULA, R.; SCHOBER, J. Thermohaline structure around seamounts and islands off North-Eastern Brazil. **Archive of Fishery and Marine Research**, v. 47, 211-222, 1999.
- TUNIN-LEY, A.; LEMÉE, R. The genus *Neoceratium* (planktonic dinoflagellates) as a potential indicator of ocean warming. **Microorganisms**, v. 1, 58-70, 2013.
- TURNER, J. T.; LEVINSEN, H.; NIELSEN, T. G.; HANSEN, B. W. Zooplankton feeding ecology: grazing on phytoplankton and predation on protozoans by copepod and barnacle nauplii in Disko Bay, West Greenland. **Marine Ecology Progress Series**, v. 221, 209-219, 2001.
- VADRUCI, M. R.; CABRINI, M.; BASSET, A. Biovolume determination of phytoplankton guilds in transitional water ecosystems of Mediterranean Ecoregion. **Transitional Waters Bulletin**, v. 2, p. 83-102, 2007.
- VASKE, T. Jr.; LESSA, R. P.; NÓBREGA, M.; MONTEALEGRE-QUIJANO, S.; SANTANA, F. M.; BEZERRA, J. L. Jr. A checklist of fishes from Saint Peter and Saint Paul Archipelago, Brazil. **Journal of Applied Ichthyology**, v. 21, 75-79, 2005.
- VERITY, P. G.; LANGDON, C. Relationships between lorica volume, carbon, nitrogen, and ATP content of tintinnids in Narragansett Bay. **Journal of Plankton Research**, v. 6, n. 5, p. 859-868, 1984.
- WELLING, L. A.; PISIAS, N. G.; JOHNSON, E. S.; WHITE, J. R. Distribution of polycystine radiolaria and their relation to the physical environment during the 1992 El Niño and following cold event. **Deep-Sea Research II**, v. 43, n. 4-6, 1413-1434, 1996.
- ZASCO, D. N.; RUSANOV, I. I. Vertical distribution of radiolarians and their role in epipelagic communities of the East Pacific Rise and the Gulf of California. **Biology Bulletin**, v. 32, 279-287, 2005.