

Universidade Federal de Pernambuco
Centro de Tecnologia e Geociências
Departamento de Oceanografia
Programa de Pós-Graduação em Oceanografia



EFEITO DA TURBULÊNCIA SOBRE A MIGRAÇÃO VERTICAL DOS
COPEPODA NO ARQUIPÉLAGO DE SÃO PEDRO E
SÃO PAULO – BRASIL

Pedro Augusto Mendes de Castro Melo

RECIFE
2013

Pedro Augusto Mendes de Castro Melo

**EFEITO DA TURBULÊNCIA SOBRE A MIGRAÇÃO
VERTICAL DOS COPEPODA NO ARQUIPÉLAGO DE
SÃO PEDRO E SÃO PAULO – BRASIL**

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

Orientadora: **Profa. Dra. Sigrid Neumann Leitão**

Coorientador: **Prof. Dr. Moacyr Cunha de Araújo Filho**

RECIFE
2013

Catálogo na fonte
Bibliotecária Margareth Malta, CRB-4 / 1198

M528e Melo, Pedro Augusto Mendes de Castro.

Efeito da turbulência sobre a migração vertical dos Copepoda no Arquipélago de São Pedro e São Paulo – Brasil / Pedro Augusto Mendes de Castro Melo. - Recife: O Autor, 2013.

xvi, 72 folhas, il., gráfs., tabs.

Orientadora: Profa. Dra. Sigrid Neumann Leitão.

Coorientador: Prof. Dr. Moacyr Cunha de Araújo Filho.

Tese (Doutorado) – Universidade Federal de Pernambuco. CTG. Programa de Pós-Graduação em Oceanografia, 2013.

Inclui Referências.

EFEITO DA TURBULÊNCIA SOBRE A MIGRAÇÃO VERTICAL DOS COPEPODA NO ARQUIPÉLAGO DE SÃO PEDRO E SÃO PAULO – BRASIL

Pedro Augusto Mendes de Castro Melo

Folha de Aprovação – Banca Examinadora

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

Prof. Dr. Moacyr Cunha de Araujo Filho (Coorientador)
(Universidade Federal de Pernambuco – UFPE)

Prof. Dr. Rauquírio André Albuquerque Marinho da Costa – Titular Externo
(Universidade Federal do Pará – UFPA)

Prof. Dr. Mauro de Melo Júnior – Titular Externo
(Universidade Federal Rural de Pernambuco – UFRPE)

Prof. Dr. Ralf Schwamborn – Titular Interno
(Universidade Federal de Pernambuco – UFPE)

Prof. Dr. Marcus André Silva – Titular Interno
(Universidade Federal de Pernambuco – UFPE)

Prof. Dr. Maria Eduarda Lacerda de Larrazábal da Silva – Suplente Externo
(Universidade Federal de Pernambuco – UFPE)

Prof. Dr. Alex Costa da Silva – Suplente Interno
(Universidade Federal de Pernambuco – UFPE)

*“Quanto mais eu estudo a **natureza** mais fico impressionado com a obra do Criador. Nas menores de suas criaturas **DEUS** colocou propriedades extraordinárias...”*

Louis Pasteur

“O pessimista queixa-se do vento, o otimista espera que ele mude e o realista ajusta as velas.”

William George Ward

Agradecimentos

Em primeiro lugar agradeço a DEUS, por todas as bênçãos ao longo do caminho! Por encher a minha vida de pessoas maravilhosas. Pela força em todos os momentos e pela certeza de que tudo sempre dará certo!

Agradeço aos meus Pais, Fred e Diva, por me colocarem no caminho dos estudos desde sempre. Por me ensinarem que esse é o grande “bem” que eles poderiam me dar, e o único que ninguém poderia tirar de mim. Por me ensinarem no dia a dia, em suas ações, os valores de um homem de bem! Obrigado pelo homem que sou! Amo muito vocês! Meus irmãos, Dinho e Dan, amigos pra todas as horas. É maravilhosa essa certeza de que podemos sempre contar uns com os outros. Agradeço pela “molecada” que vocês colocaram em minha vida, que me fazem sorrir e sentir saudades sempre.

À minha esposa e amiga, Gaby, pela parceria de sempre. Pela dedicação em todos os momentos. Por me receber a cada dia, com seu olhar e seu sorriso que deixam a vida mais leve. Te amo By! Agradeço também a meu filho Biel, um filho que ganhei de presente, mas que a cada dia parece que meu DNA tá mais presente nele. Te amo Johnny!

A minha “Grande família”. Avós, tios, primos, sogros, cunhados. Agradeço pelo carinho de cada um. Apesar da ausência nessa reta final, amo muito vocês!

A minha orientadora, Profa. Dra. Sigrid Neumann, uma verdadeira “Mãe” para todos nós. Agradeço pelas lições de cada dia, que vão além da ciência, são lições de amor, respeito, solidariedade, humanidade. Espero continuar aprendendo, e mais do que isso, espero praticar seus ensinamentos em minha vida pessoal e profissional.

Ao meu co-orientador, o Prof. Dr. Moacyr Araújo, por ter aceitado esse grande desafio desde a ideia inicial do projeto. Obrigado pela disponibilidade de sempre e pelas palavras de incentivo em todas nossas conversas.

Ao Prof. Marcus Silva, pelos ensinamentos e por todo apoio e paciência de ensinar oceanografia física a um biólogo. Obrigado por ter “comprado” a ideia do projeto desde o início.

Ao Prof. Ralf Schwamborn, por ter me trazido ao Laboratório de Zooplâncton no começo de 2003, pela amizade e toda a disponibilidade de sempre.

A Profa. Lucia Gusmão. Uma mãe e mestre. A maior taxonomista que já conheci. Obrigado por me ensinar os caminhos da taxonomia e o comprometimento que é preciso para identificar e “curtir” essas criaturas maravilhosas.

A Valdylene. Iniciamos juntos nossa caminhada e somos a prova de que parceria é muito melhor do que competição. É muito bom ver o nosso crescimento juntos. Obrigado também a Jesser, que chegou por causa de Val e também se tornou um grande amigo. Obrigado a vocês por tudo.

A grande família zooplanctônica. Os Professores Mauro Melo, Tâmara de Almeida, Silvia Schwamborn, Dilma Aguiar, Fernando Porto, pela amizade e solicitude de sempre. Aos amigos de laboratório Andrea, Xiomara, Aislan, Gabi, Lucas, Erika, Alejandro, Simone Jorge, Renata, Gleice, Simone, Cynthia e todos os outros que já passaram por aqui.

Aos amigos que conquistei durante todos esses anos de departamento, todos dos laboratórios de Macroalgas, do LOFEC e CEERMA, da Carcinologia, do Fitoplâncton, da Química e do Nécton. Obrigado a todos.

A todos os professores e funcionários que fazem o Departamento de Oceanografia da UFPE.

Ao Programa de Pós-Graduação em Oceanografia da UFPE (PPGO), nas pessoas da coordenadora Profa. Dra. Tereza Cristina e da secretária Myrna Lins, sempre muito prestativa e atenciosa, apesar de tanto apereio.

Aos companheiros das Expedições 306 e 338, Keyla Travassos, Isaac Freitas, Gabi Oliveira, Gaby Melo, pelo apoio nas coletas e maravilhosa convivência naquele pedaço do paraíso que é o arquipélago. A toda a tripulação do Transmar I, amigos que tornam uma viagem tão desgastante como a ida ao ASPSP mais fácil e divertida. Obrigado pelo apoio.

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq), pela concessão da bolsa de Doutorado ao longo desses quatro anos.

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) e À Secretaria da Comissão Interministerial para os Recursos do Mar (SECIRM), e pelo financiamento e apoio ao Projeto Turbplanc, do qual são provenientes os dados utilizados nesse trabalho.

Sumário

<i>Introdução Geral</i>	1
REFERÊNCIAS	6
<i>Manuscrito I</i>	
RESUMO.....	9
INTRODUÇÃO	10
MATERIAL E MÉTODOS	11
<i>Área de Estudo</i>	11
<i>Estratégia Amostral e Procedimentos de Laboratório</i>	11
<i>Análise dos Dados</i>	13
RESULTADOS.....	14
<i>Profundidade da Termoclina</i>	14
<i>Abundância e distribuição vertical dos Copepoda</i>	15
<i>Estrutura da Comunidade</i>	21
DISCUSSÃO	27
AGRADECIMENTOS	33
REFERÊNCIAS	33
<i>Manuscrito II</i>	
RESUMO.....	38
INTRODUÇÃO	40
MATERIAL E MÉTODOS	41
<i>Área de Estudo</i>	41
<i>Estratégia Amostral</i>	41
<i>Procedimentos de Laboratório e Tratamento dos Dados</i>	43
<i>Análise Estatística</i>	44
RESULTADOS.....	44
<i>Hidrologia</i>	44
<i>Distribuição Vertical dos Copepoda</i>	45
<i>Efeito da Turbulência sobre os Copepoda</i>	49
DISCUSSÃO	54
AGRADECIMENTOS	57
REFERÊNCIAS	57
<i>Manuscrito III</i>	
SHORT NOTE.....	62

AGRADECIMENTOS	64
REFERÊNCIAS	64
<i>Manuscrito IV</i>	
ABSTRACT.....	65
INTRODUCTION.....	66
MATERIAL AND METHODS	67
RESULTS AND DISCUSSION	67
ACKNOWLEDGMENTS	69
REFERENCES.....	69
<i>Considerações Finais</i>	71

Lista de Figuras

Manuscrito I

Figura 1 – Localização das estações de coleta a leste (S1) e oeste (S2) do Arquipélago de São Pedro e São Paulo. Os ventos alísios (W), e o ramo norte da corrente Sul Equatorial (nCSE) e a Subcorrente Equatorial (SCE) são indicadas na figura.....	12
Figura 2 - Distribuição vertical da abundância dos Copepoda durante as 3 campanhas (C1, C2 e C3) realizadas no Arquipélago de São Pedro e São Paulo. S1 e S2 são as estações de coleta, localizadas a leste e oeste do arquipélago, respectivamente.	15
Figura 3 – Média da profundidade média ponderada (WMD) das principais espécies/gêneros ao longo das três campanhas realizadas no Arquipélago de São Pedro e São Paulo. O * destaca a ocorrência da espécie/gênero em apenas uma das campanhas, não apresentando desvio padrão.	21
Figura 4 - Distribuição vertical da diversidade (bits. ind ⁻¹), equitabilidade e riqueza de espécies durante as três campanhas realizadas no Arquipélago de São Pedro e São Paulo.....	22
Figura 5 - MDS total e por campanha das amostras coletadas durante as campanhas C1, C2 e C3 no Arquipélago de São Pedro e São Paulo.....	26

Manuscrito II

Figura 1 - Localização das estações de coleta a leste (S1) e oeste (S2) do Arquipélago de São Pedro e São Paulo. Os ventos alísios (W), e o ramo norte da corrente Sul Equatorial (nCSE) e a Subcorrente Equatorial (SCE) são indicadas na figura.....	42
Figura 2 - Perfis verticais dos parâmetros ambientais – (a)temperatura, (b) salinidade, (c) clorofila-a e (d) turbulência (ϵ) – durante as coletas de plâncton no Arquipélago de São Pedro e São Paulo. Os códigos da legenda representam as estações (S1 e S2) e o horário de coleta (D = diurno e N = noturno).	46
Figura 3 - Distribuição vertical dos Copepoda mesozooplancctônicos a leste (S1) e oeste (S2) do Arquipélago de São Pedro e São Paulo.	48
Figura 4 - Distribuição vertical da diversidade de espécies durante as coletas no Arquipélago de São Pedro e São Paulo. Os códigos da legenda representam as estações (S1 e S2) e o horário de coleta (D = diurno e N = noturno).	49
Figura 5 - Perfis verticais de densidade dos machos, fêmeas e juvenis em relação aos valores de turbulência nas estações S1 e S2, durante os períodos diurno (D) e noturno (N), no Arquipélago de São Pedro e São Paulo.	50
Figura 6 – Análise de correspondência canônica nos primeiros dois eixos da ordenação CCA entre os fatores ambientais, espécies e amostras coletados no Arquipélago de São Pedro e São Paulo. Temp - Temperatura, Sal - Salinidade, Chl-a - Clorofila-a, Tx_Dis - Taxa de dissipação turbulenta (ϵ), Nmin - <i>Nannocalanus minor</i> , Neosp - <i>Neocalanus</i> sp., Uvul - <i>Undinula vulgaris</i> , Cal - Calanidae, Cpav - <i>Calocalanus pavo</i> , Csty - <i>Calocalanus styliremis</i> , Pacul - <i>Paracalanus aculeatus</i> , Alon - <i>Acrocalanus longicornis</i> , Cfur - <i>Clausocalanus furcatus</i> , Clsp - <i>Clausocalanus</i> sp., Emar - <i>Euchaeta marina</i> , Sdan - <i>Scolecithrix danae</i> , Centsp - <i>Centropages</i> sp., Oplum - <i>Oithona plumifera</i> , Omed - <i>Oncaea media</i> , Oscot - <i>Oncaea scottodicalroii</i> , Oven - <i>Oncaea venusta</i> , Tconi - <i>Triconia conífera</i> , Cspec - <i>Corycaeus (Corycaeus) speciosus</i> , Fgrac - <i>Farranula gracilis</i> , Cor - Corycaeidae (outros), Mgrac - <i>Macrosetella gracilis</i> , Mros - <i>Microsetella rosea</i> , Mef - <i>Miracia efferata</i>	53

Manuscrito III

Figura 1 - Foto e esquema da anomalia observada no basípodo da P3 de uma fêmea de *Clausocalanus mastigophorus* em amostra coletada no Arquipélago de São Pedro e São Paulo. Destaque para a presença de um processo adicional na P3 direita. 63

Lista de Tabelas

Manuscrito I

Tabela 1 - Distribuição vertical da densidade média (ind. m ⁻³) das espécies de Copepoda coletadas no ASPSP nos intervalos de profundidade (L1: 0-20 m, L2: 20-40 m, L3: 40-60 m, L4: 60-80 m e L5: 80-100 m). Algumas espécies apresentam as letras D (diurno) ou N (noturno) ao lado de seus nomes, indicando exclusividade no referido período de coleta. As densidades em negrito destacam as espécies que ocorreram em apenas um estrato (Superfície: L1-L3 ou Subsuperfície: L4-L5). * Indica espécies registradas pela primeira vez para o ASPSP.....	18
Tabela 2 – Análise das espécies indicadoras (<i>IndVal</i>) para os grupos: Campanha (C1, C2 e C3), Período (Diurno e Noturno) e Estrato (superfície e subsuperfície). Apenas as espécies com valores <i>IndVal</i> maior ou igual a 20% e significativos (* $p < 0,05$; ** $p < 0,01$ e *** $p < 0,001$) estão representados.....	20
Tabela 3 - Resultados da PERMANOVA para estrutura da comunidade de Copepoda em resposta a Campanhas (C1, C2 e C3), Estações (S1 e S2), Camadas (L1, L2, L3, L4 e L5) e Período (diurno e noturno) no Arquipélago de São Pedro e São Paulo.....	23
Tabela 4 - Testes pareados (pair-wise tests) da PERMANOVA para estrutura da comunidade de Copepoda em função do fator Campanha (C1, C2 e C3) no Arquipélago de São Pedro e São Paulo. Valores de F significativos ($p < 0,05$) em negrito.	23
Tabela 5 - Resultados da PERMANOVA para estrutura da comunidade de Copepoda em resposta a Campanhas (C1, C2 e C3), Estações (S1 e S2), Estratos (superfície e subsuperfície) e Período (diurno e noturno) no Arquipélago de São Pedro e São Paulo. Valores de F significativos ($p < 0,05$) em negrito.	24
Tabela 6 - Testes pareados (pair-wise tests) da PERMANOVA para estrutura da comunidade de Copepoda. Fatores Estações (S1 e S2), Estratos (superfície e subsuperfície) e Período (diurno e noturno) em função do fator Campanha (C1, C2 e C3) no Arquipélago de São Pedro e São Paulo. Valores de F significativos ($p < 0,05$) em negrito.	25
Tabela 7 - Testes pareados (pair-wise tests) da PERMANOVA para estrutura da comunidade de Copepoda. Fator Campanha (C1, C2 e C3) em função dos fatores Estações (S1 e S2), Estratos (superfície e Subsuperfície) e Período (diurno e noturno) no Arquipélago de São Pedro e São Paulo. Valores de F significativos ($p < 0,05$) em negrito.	25

Manuscrito II

Tabela I - Abundância média por camada $\pm$ desvio padrão (L1: 0-20m, L2: 20-40m, L3: 40-40m, L4: 60-80m, L5: 80-100m) dos Copepoda no ASPSP. As espécies em negrito apresentaram frequência igual ou superior a 60%.....	47
Tabela II - Resultados dos testes de correlação de Spearman (rs) entre os fatores ambientais e as 10 principais espécies de Copepoda coletados no Arquipélago de São Pedro e São Paulo. O símbolo (-) indica que o estágio/gênero não foi observado para a espécie durante o estudo. * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$	51
Tabela III – Coeficientes canônicos das variáveis ambientais nos eixos 1, 2 e 3 no Arquipélago de São Pedro e São Paulo.	52

Manuscrito IV

Tabela I - Studies that recorded <i>Mormonilla phasma</i> from the Atlantic Ocean, compiled from Razouls et al. (2005-2012).....	66
--	----

Tabela II - Samples in which <i>Mormonilla phasma</i> occurred at the Saint Peter and Saint Paul Archipelago and Potiguar Basin (RN).....	68
---	----

A presente tese é composta de quatro manuscritos. Destes, dois foram desenvolvidos com o intuito principal de testar a hipótese de que “A turbulência é o principal agente estruturador da distribuição vertical dos Copepoda no Arquipélago de São Pedro e São Paulo (ASPSP), região tropical Equatorial do Atlântico, uma vez que ocorre uma intensificação dos processos turbulentos devido a sua topografia”. A partir do material analisado para testá-la, foram gerados dois manuscritos adicionais, um descrevendo uma anomalia morfológica em um indivíduo de *Clausocalanus mastigophorus* (Claus, 1863) e outro registrando a espécie *Mormonilla phasma* Giesbrecht, 1891 pela primeira vez em águas do Sudoeste do Atlântico. Para isto, foram realizadas coletas diurnas e noturnas em três campanhas (C1: junho/2010, C2: setembro/2011 e C3: outubro/2011), em duas estações fixas, uma a leste (S1) e outra a oeste (S2) do ASPSP. Amostras de plâncton foram coletadas da superfície aos 100 m de profundidade, considerando cinco camadas pré-determinadas de 20 m (L1: 0-20 m, L2: 20-40 m, L3: 40-60 m, L4: 60-80 m e L5: 80-100 m), através de arrastos verticais com rede de fechamento tipo Nansen (com área de boca de 0,28 m² e malha de 200 µm). Para a caracterização termodinâmica do ambiente durante o período de realização das coletas, simultaneamente, foram obtidos perfis de CTD da superfície até 100 m de profundidade. Adicionalmente, foram realizados perfis verticais para a caracterização turbulenta do ambiente utilizando uma sonda perfiladora SCAMP, através da qual é possível inferir sobre os níveis de dissipação turbulenta a partir do gradiente vertical de temperatura (dT/dz). A SCAMP também é equipada com sensor de clorofila-*a*, o qual foi calibrado com amostras de água coletadas na superfície. Os resultados destacam a elevada biodiversidade da área, sendo observada a presença de 107 espécies, dentre as quais 57 não haviam sido registradas no ASPSP, em especial *Mormonilla phasma*, a qual teve seu primeiro registro no Atlântico Sudoeste. Não foram observadas diferenças significativas na comunidade quando comparados os períodos diurno e noturno, entretanto diferenças significativas foram observadas quando comparados os estratos superfície e subsuperfície. Os resultados observados indicam uma forte estabilidade vertical da comunidade de Copepoda no ASPSP, destacando a importância marcante da termoclina sobre a comunidade local, a qual delimita duas comunidades, uma acima e outra abaixo da mesma. Observa-se ainda uma grande variabilidade temporal a longo (C1 ≠ C2 e C3) e curto prazo (C2 ≠ C3). A turbulência apresentou variabilidade de até

três ordens de grandeza entre os perfis, variando entre 10^{-2} e 10^{-4} . Os valores mais elevados foram observados na estação S1 e foi observada uma forte relação com a profundidade em ambas as estações, com os valores mais elevados nas camadas L1 e L2, e uma redução com o aumento da profundidade. Mesmo sendo considerado como uma área de amplificação de processos turbulentos, devido ao seu relevo, a elevada estratificação térmica e os níveis de clorofila-*a* são os principais agentes ambientais atuando diretamente sobre a distribuição dos Copepoda mesozooplancctônicos, enquanto que a turbulência atua sobre a comunidade de maneira indireta.

Palavras chave: Ilhas oceânicas, Copepoda planctônicos, distribuição vertical, Equatorial.

This thesis consists of four manuscripts. Of these, two have been developed with the main objective of testing the hypothesis that "the turbulence is the main agent to structure the vertical distribution of Copepoda in the archipelago of St. Peter and St. Paul (ASPSP), Equatorial Atlantic tropical region, since there is an intensification of the turbulent processes due to its topography". From the material analyzed to test it, two additional manuscripts were created, one describing a morphological anomaly in an individual of *Clausocalanus mastigophorus* (Claus, 1863) and another recording the species *Mormonilla phasma* Giesbrecht, 1891 for the first time in the Southwest Atlantic waters. Diurnal and nocturnal samplings were carried out in three campaigns (C1: June/2010, C2: September 2011, and C3: October 2011), in two fixed stations, one in the East (S1) and another to the West (S2) of ASPSP. Plankton samples were collected from the surface to 100 m depth, considering five predetermined layers of 20 m (L1: 0-20 m, L2: 20-40 m, L3: 40-60 m, L4: 60-80 m and L5: 80-100 m), through vertical tows with closing net type Nansen (with a mouth area of 0.28 m^2 and mesh size of $200 \text{ }\mu\text{m}$). For thermodynamic characterization of the environment simultaneously CTD profiles were obtained from the surface to 100 m depth. Additionally, vertical profiles were performed for the turbulent environment characterization using a profiling sound SCAMP, through which it is possible to infer about the turbulent dissipation levels from the vertical temperature gradient (dT/dz). The SCAMP is also equipped with sensor of chlorophyll-a, which was calibrated with water samples collected on the surface. The results highlight the high biodiversity of the area, being observed the presence of 107 species, among which 57 had not been recorded in the ASPSP, specially *Mormonilla phasma*, which had its first record in the Southwest Atlantic. No significant differences were observed in the community when comparing the daytime and nighttime periods, however significant differences were observed when comparing surface and subsurface strata. The results observed indicate a strong vertical stability of the community of Copepoda in the ASPSP, highlighting the importance of the thermocline on the local community, which delimits two communities, one above and one below the same thermocline. There is still a great temporal variability in the long (C1 $\neq$ C2 and C3) and short-term (C2 $\neq$ C3). The turbulence showed variability of up to three orders of magnitude between the profiles, ranging from 10^{-2} and 10^{-4} . The highest values were observed in the S1 and a strong relationship with the depth at both stations,

with the highest values in L1 and L2 layers, and a decrease with increasing depth. Even being considered as an area of amplification of the turbulent processes, due to its topography, high thermal stratification and chlorophyll-*a* levels are the main environmental agents acting directly on the distribution of Copepoda mesozooplanc^tônicos, while the turbulence acts on the community indirectly.

Key words: Oceanic Island, Planktonic Copepoda, vertical distribution, Equatorial.

Introdução Geral

A presença de ilhas e montes submarinos é responsável por modificações na hidrodinâmica e na estrutura termohalina dos ambientes oceânicos, provocando o chamado “efeito ilha”, quando uma combinação de correntes de recirculação e ressurgência fazem com que águas de profundidade moderada, ricas em nutrientes, atinjam a zona eufótica (Doty & Ogury, 1956). Este evento pode contribuir para um incremento na biomassa planctônica ao redor dessas áreas (Uda & Ishino, 1958; Boehlert, 1988). Assim, grandes variações na topografia, fisiografia, profundidade e localização dos montes submarinos, tornam igualmente diversos os processos físicos e ecológicos atuantes, influenciando na estrutura das comunidades locais (Boehlert & Genin, 1987; Rogers, 1994; Genin, 2004).

Além dos fatores bióticos e comportamentais, como a disponibilidade de alimento e as diferentes estratégias de alimentação (Tiselius & Jonsson, 1990; Mackas et al., 1993; Saiz & Kioerboe, 1995), os fatores abióticos têm grande influência na vida planctônica. A dinâmica do ambiente físico regula interações dentro das comunidades zooplanctônicas que irão determinar sua estrutura e função (Haury et al., 1990).

Dentre as principais variáveis de estado físicas que têm comprovada importância à vida planctônica, destacam-se a temperatura (McLaren, 1963; Mayzaud, 1973), luz (Fernández, 1977), salinidade (Marshall, 1973) e turbulência (Strickler, 1985; Alcaraz et al., 1988; Rothschild & Osborn, 1988; Alcaraz et al., 1989). Temperatura e salinidade atuam definindo os limites de distribuição das diferentes espécies de acordo com suas preferências e tolerâncias (McLaren, 1963), enquanto a luz é um fator limitante para a eficiência óptica dos predadores visuais (Ohlhorst, 1982; Gliwicz, 1986; Ringelberg, 1995). A turbulência e sua difusão (vertical e horizontal) afetam significativamente a dinâmica do plâncton, causando efeitos sobre os indivíduos e à comunidade, os quais podem ser positivos ou negativos (Medvinsky et al., 2001; Hillary & Bees, 2004). A turbulência compreende um largo espectro de movimentos com grande complexidade, e de natureza irregular e imprevisível, o que provoca uma rápida mistura vertical das propriedades ou partículas em um fluido (Araujo & Redondo, 2004).

A intensidade da turbulência na camada fótica afeta as teias tróficas marinhas através do controle no fluxo de nutrientes, da influência nas taxas de encontro entre os predadores planctônicos e suas presas, de alterações na flutuabilidade e afundamento dos organismos, de mudanças na qualidade alimentar (tamanho, composição química), de alterações nas taxas de desenvolvimento e no metabolismo (Oviatt, 1981; Kioerboe et al., 1990; Marrasé et al., 1990; Gargett, 1997; Margalef, 1997; Peters & Redondo,

1997; Sundby, 1997). A interação entre esses múltiplos efeitos resulta em mudanças na biomassa e parâmetros demográficos da população (ex. proporção sexual e estrutura etária) (Alcaraz et al., 1988), o que influencia a dinâmica populacional. Porém, a intensidade desses efeitos no zooplâncton depende fortemente do tamanho dos organismos (Domenici et al., 2007).

Efeitos diretos da turbulência sobre os organismos planctônicos também têm sido propostos (Strickler, 1985; Alcaraz et al., 1988; Alcaraz et al., 1989), como formação, sustentação e perturbação das “manchas” de plâncton (Koszalka et al., 2007). Haury et al. (1990) observaram sob condições de elevada turbulência, uma mistura de algumas espécies, que estavam antes distribuídas separadamente em condições de menor intensidade energética. Analogamente, Mackas et al. (1993) identificaram uma segregação vertical das espécies de Copepoda dominantes do Pacífico Subártico de acordo com diferentes valores do gradiente vertical da taxa de dissipação da energia cinética turbulenta (ϵ). ϵ é a taxa na qual a energia cinética turbulenta é dissipada em forma de calor devido ao atrito viscoso (Burchard et al., 2002), representando assim o nível de agitação do fluido.

A grande variação das condições ambientais torna necessário que os organismos zooplancônicos desenvolvam estratégias para sobreviver e se adaptar a essas mudanças. Margalef (1997) afirma que a dependência do plâncton à turbulência constitui um excelente exemplo dessa evolução. Destacam-se, dentre essas adaptações, os movimentos de migração e os padrões de distribuição vertical. Essas migrações podem apresentar variações diárias, sazonais e/ou ontogenéticas (McLaren, 1963; Zaret & Suffern, 1976; Uye et al., 1990). A causa dessas migrações foi inicialmente atribuída como resposta às variações da intensidade luminosa (Forward, 1988), sendo posteriormente também relacionada a outros estímulos ambientais, tais como disponibilidade de alimento (Atkinson et al., 1992) e variação dos estágios de maré (Schlacher & Wooldridge, 1995), dentre outros.

Basicamente, o zooplâncton tem como comportamento típico a ascensão à superfície ao pôr do sol e descida para águas mais profundas durante o nascer do sol (Bougis, 1974). Segundo Levinton (1995), o posicionamento do zooplâncton na coluna d'água reflete nas funções vitais dos organismos, proporcionando vantagens metabólicas, como respiração e reprodução, além de atuar em suas relações tróficas (taxas alimentares e fuga de predadores) (Frost & Bollens, 1992; Incze et al., 2001) e nas estratégias de dispersão (Epifanio, 1988). Longhurst & Pauly (1987) relatam a

presença de grupos de diferentes espécies distribuídos verticalmente em diferentes camadas através da termoclina.

Essa migração desloca uma quantidade substancial de biomassa ao longo da coluna d'água, apresentando grande importância no transporte de matéria e energia das camadas superiores para as inferiores, influenciando diretamente os níveis tróficos mais elevados (Angel, 1985; 1989; Bourdillon, 1989; Bonecker et al., 2002).

O acoplamento bio-físico, entre circulação e comportamento animal, são fatores chave para a formação de agregações animais em regiões de topografia abrupta (Genin, 2004), e o conhecimento de seu funcionamento é de grande importância, uma vez que essas regiões são consideradas zonas de amplificação de processos de mistura turbulenta (Navatov & Ozmidov, 1988; Lueck & Mudge, 1997).

A importância de estudos que conectem as diversas áreas da oceanografia se faz cada vez mais necessário para o entendimento dos processos biológicos. Em particular, apesar da relação entre os processos físicos e biológicos nos oceanos serem isoladamente conhecidos, o estudo dessa interação ocorre de maneira bastante modesta (Peters & Redondo, 1997; Svendsen, 1997) e para o zooplâncton especificamente, esta influência é ainda menos clara (Visser & Stips, 2002).

Além disso, estudos sobre o efeito de fatores físicos sobre o zooplâncton são realizados principalmente com temperatura, salinidade e luminosidade, fatores de fácil medição *in situ* e de fácil simulação e controle das condições experimentais (laboratório). Entretanto, por apresentar técnicas de medição *in situ* desenvolvidas apenas nos últimos anos, o efeito da turbulência sobre o plâncton representa uma ampla lacuna no conhecimento (Sundby, 1997), apresentando, em sua grande parte, trabalhos sob condições controladas. Araujo et al. (2005) destacam a importância de medições da microestrutura da turbulência em mar aberto, uma vez que esta informação é escassa, sobretudo em ambientes tropicais. Svendsen (1997) afirma ainda que estudos sobre o efeito da turbulência sobre a migração vertical do plâncton têm sido baseados principalmente em modelos, havendo, portanto, a necessidade de coleta de dados para validação desses modelos e para uma maior compreensão desse processo.

Dessa forma, é proposta a integração do efeito de forçantes físicas aos processos biológicos, tendo ainda como cenário um ambiente onde a morfologia local apresenta grande importância sobre tais processos. O presente estudo visa observar *in situ* os efeitos da turbulência sobre a comunidade de Copepoda mesozooplancônicos em uma área de características bastante peculiares e de grande produtividade pesqueira. O

conhecimento desses padrões de distribuição vertical e de como a turbulência influencia a migração dos organismos gerará informações de suma importância para a gestão pesqueira, além de dados importantes para a modelagem da circulação e do transporte e dispersão de plâncton e nutrientes.

Neste contexto, o presente estudo tem o intuito de testar a hipótese que “A turbulência é o principal agente estruturador da distribuição vertical dos Copepoda no Arquipélago de São Pedro e São Paulo, tendo em vista que uma vez que ocorre uma intensificação dos processos turbulentos devido a sua topografia”.

Para testar essa hipótese, o presente estudo visa caracterizar e quantificar a migração vertical dos Copepoda planctônicos sob condições naturais de turbulência oceânica, tendo como objetivos específicos: (1) descrever a variação vertical dos Copepoda, identificando padrões de migração vertical das principais espécies de Copepoda epiplanctônicos no ASPSP, (2) avaliar a distribuição vertical da taxa de dissipação da energia cinética turbulenta na região do ASPSP, (3) investigar a influência do gradiente vertical da taxa de dissipação (de/dz) em relação à distribuição vertical dos Copepoda, (4) observar como variações diárias na intensidade de turbulência podem afetar a estrutura da comunidade de Copepoda, e (5) testar quais dos principais fatores ambientais (turbulência, temperatura, salinidade, luminosidade, clorofila-*a*) melhor explicam a distribuição dos organismos na área estudada. O material analisado para responder os objetivos propostos permitiu ainda o relato de uma anomalia morfológica em indivíduo de *Clausocalanus mastigophorus* (Claus, 1863) e o primeiro registro de *Mormonilla phasma* Giesbrecht, 1891 para águas do Sudoeste do Atlântico.

A presente tese é constituída de quatro manuscritos que têm o intuito de responder os questionamentos supracitados, e que estão dispostos da seguinte forma:

Manuscrito I. “Distribuição vertical dos Copepoda epiplanctônicos no Atlântico Equatorial (Arquipélago de São Pedro e São Paulo)” – Discorre sobre os padrões de migração vertical dos Copepoda no ASPSP, considerando aspectos da estrutura da comunidade, atendendo ao objetivo 1.

Manuscrito II. “Existe efeito da turbulência sobre a distribuição vertical dos Copepoda mesozooplancônicos no Atlântico Equatorial?” – Verifica o efeito da turbulência sobre a estrutura da comunidade de Copepoda, bem como sua consequência neste ambiente oceânico oligotrófico, atendendo aos objetivos 2, 3, 4 e 5.

Manuscrito III. “Anomalia morfológica em *Clausocalanus mastigophorus* (Claus, 1863) (Copepoda, Calanoida) no Arquipélago de São Pedro e São Paulo” – Relata a ocorrência de uma anomalia morfológica em um espécime coletado no ASPSP.

Manuscrito IV. “The first occurrence of *Mormonilla phasma* Giesbrecht, 1891 in the Southwest Atlantic Ocean” – Amplia a área de ocorrência dessa espécie, sendo o primeiro registro para o Atlântico Sudoeste, além de estabelecer novos limites verticais para sua ocorrência.

REFERÊNCIAS

- ALCARAZ, M.; ESTRADA, M.; MARRASÉ, C. 1989. *Interaction between turbulence and zooplankton in laboratory microcosms*. 21st EMBS. Polish Academy of Sciences. p. 191-204.
- ALCARAZ, M.; SAIZ, E.; MARRASÉ, C.; VAQUÉ, D. 1988. Effects of turbulence on the development of phytoplankton biomass and copepod populations in marine microcosms. *Marine Ecology Progress Series*, v. 49, p. 119-204.
- ANGEL, M.V. 1985. *Vertical migrations in the oceanic realm: possible causes and probable effects*. In: Rankin, M.A. (Ed.). *Migration: Mechanisms and Adaptive Significance*. Port Aransas: Department of Zoology, University of Texas, v. Supplement 27. p. 45-70.
- ANGEL, M.V. 1989. *Does mesopelagic biology affect the vertical flux?* In: Berger, W.H.; Smetacek, V.S.; Wefer, G. (Ed.). *Productivity of the Ocean: Present and Past*. New York: Wiley p. 155-173.
- ARAUJO, M.; LHERITIER, D.; SILVA, M.A.; CÉSAR LUNA, M.; MEDEIROS, C. 2005. Tidal Turbulence and Eddy-Viscosity in Coastal Waters at Northeastern Brazil. *Journal of Coastal Research*, v. 21, p. 18-27.
- ARAUJO, M.C.; REDONDO, J.M.A. 2004. *Turbulência em sistemas geofísicos*. In: Eskinazi-Leça, E.; Leitão, S.N.; Costa, M.F. (Ed.). *Oceanografia: um cenário tropical*. Recife: Bagaço p. 209-232.
- ATKINSON, A.; WARD, P.; WILLIAMS, R.; POULET, S.A. 1992. Diel vertical migration and feeding of copepods at oceanic site near South Georgia. *Marine Biology*, v. 113, p. 583-593.
- BOEHLERT, G.W. 1988. Current-topography interactions at midocean seamounts and the impact on pelagic ecosystems. *GeoJournal*, v. 1, p. 45-52.
- BOEHLERT, G.W.; GENIN, A. 1987. *A review of the effects of seamounts on biological processes*. In: Keating, B.H.; Fryer, P.; Batiza, R.; Boehlert, G.W. (Ed.). *Seamounts Islands and Atolls*. American Geophysical Union Washington p. 319-334.
- BONECKER, A.C.T.; BONECKER, S.L.; BASSANI, C. 2002. *Plâncton Marinho*. In: Pereira, R.C.; Soares-Gomes, A. (Ed.). *Biologia Marinha: Interciência* p. 103-125.
- BOUGIS, P. 1974. *Ecologie du plancton marin. Tome II- Le zooplancton* In: (Ed.). *Collection D'écologie*. Paris: Masson et Cie, v. 2. p. 196.
- BOURDILLON, A. 1989. Les repères spatiaux et temporels des migrations verticales journalières du plancton. *Océanis*, v. 15, p. 83-113.
- BURCHARD, H.; BOLDING, K.; RIPPETH, T.P.; STIPS, A.; SIMPSON, J.H.; SÜNDERMANN, J. 2002. Microstructure of turbulence in the northern North Sea: a comparative study of observations and model simulations. *Journal of Sea Research*, v. 47, p. 223-238.
- DOMENICI, P.; CLAIREAUX, G.; MCKENZIE, D.J. 2007. Environmental constraints upon locomotion and predator-prey interactions in aquatic organisms: an introduction. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, v. 362, p. 1929-1936.
- DOTY, M.S.; OGURY, M. 1956. The island mass effect. *Conseil International pour l'Exploration de la Mer*, v. 22, p. 33-37.
- EPIFANIO, C.E. 1988. Dispersal strategies of two species of swimming crab on the continental shelf adjacent to Delaware. *Marine Ecology Progress Series*, v. 49, p. 243-248.
- FERNÁNDEZ, F. 1977. Efecto de la intensidad de luz natural en la actividad metabólica y en la alimentación de varias especies de copépodos planctónicos. *Investigación Pesquera*, v. 41, p. 575-602.
- FORWARD, R.B. 1988. Diel vertical migration: zooplankton photobiology and behaviour. *Oceanography and Marine Biology, An Annual Review*, v. 26, p. 361-393.
- FROST, B.W.; BOLLENS, S.M. 1992. Variability of diel vertical migration in the marine planktonic copepod *Pseudocalanus newmani* in relation to its predators. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, v. 49, p. 1137-1141.
- GARGETT, A.E. 1997. Theories and techniques for observing turbulence in the ocean euphotic zone. *Scientia Marina*, v. 61, p. 25-45.

- GENIN, A. 2004. Bio-physical coupling in the formation of zooplankton and fish aggregations over abrupt topographies. *Journal of Marine Systems*, v. 50, p. 3-20.
- GLIWICZ, Z.M. 1986. A Lunar Cycle in Zooplankton. *Ecology*, v. 67, p. 883-897.
- HAURY, L.R.; YAMAZAKI, H.; ITSWEIRE, E.C. 1990. Effects of turbulent shear flow on zooplankton distribution. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, v. 37, p. 447-461.
- HILLARY, R.M.; BEES, M.A. 2004. Plankton lattices and the role of chaos in plankton patchiness. *Physical Review E*, v. 69, p. 1-11.
- INCZE, L.S.; HEBERT, D.; WOLFF, N.; OAKLEY, N.; DYE, D. 2001. Changes in copepod distributions associated with increased turbulence from wind stress. *Marine Ecology Progress Series*, v. 213, p. 229-240.
- KIOERBOE, T.; KAAS, H.; KRUSE, B.; MOEHLENBERG, F.; TISELIUS, P.; AERTEBJERG, G. 1990. The structure of the pelagic food web in relation to water column structure in the Skagerrak. *Marine Ecology Progress Series*, v. 59, p. 19-32.
- KOSZALKA, I.; BRACCO, A.; PASQUERO, C.; PROVENZALE, A. 2007. Plankton cycles disguised by turbulent advection. *Theoretical Population Biology*, v. 72, p. 1-6.
- LEVINTON, J.S. 1995. *Marine Biology: Function, Biodiversity, Ecology*. New York: Oxford University Press, 420 p.
- LONGHURST, A.R.; PAULY, D. 1987. *Ecology of Tropical Oceans*. San Diego: Academic Press, 407 p.
- LUECK, R.G.; MUDGE, T.D. 1997. Topographically induced mixing around a shallow seamount. *Science*, v. 276, p. 1831-1833.
- MACKAS, D.L.; SEFTON, H.; MILLER, C.B.; RAICH, A. 1993. Vertical habitat partitioning by large calanoid copepods in the oceanic subarctic Pacific during Spring. *Progress In Oceanography*, v. 32, p. 259-294.
- MARGALEF, R. 1997. Turbulence and marine life. *Scientia Marina*, v. 61, p. 109-123.
- MARRASÉ, C.; COSTELLO, J.H.; GRANATA, T.; STRICKLER, J.R. 1990. Grazing in a turbulent environment: energy dissipation, encounter rates, and efficacy of feeding currents in *Centropages hamatus*. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, v. 87, p. 1653-1657.
- MARSHALL, S.M. 1973. Respiration and feeding in copepods. *Advances in Marine Biology*, v. 11, p. 57-120.
- MAYZAUD, P. 1973. Respiration and nitrogen excretion of zooplankton. II. Studies of the metabolic characteristics of starved animals. *Marine Biology*, v. 21, p. 19-28.
- MCLAREN, I.A. 1963. Effects of temperature on growth of zooplankton, and the adaptive value of vertical migration. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, v. 26, p. 199-220.
- MEDVINSKY, A.B.; TIKHONOVA, I.A.; ALIEV, R.R.; LI, B.L.; LIN, Z.S.; MALCHOW, H. 2001. Patchy environment as a factor of complex plankton dynamics. *Physical review. E, Statistical, nonlinear, and soft matter physics*, v. 64, p. 26.
- NAVATOV, U.N.; OZMIDOV, R.V. 1988. A study of turbulence over underwater mounts in the Atlantic Ocean. *Oceanology*, v. 28, p. 210-217.
- OHLHORST, S.L. 1982. Diel migration patterns of demersal reef zooplankton. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, v. 60, p. 1-15.
- OVIATT, C.A. 1981. Effects of different mixing schedules on phytoplankton, zooplankton and nutrients in marine microcosms. *Marine Ecology Progress Series*, v. 4, p. 57-67.
- PETERS, F.; REDONDO, J.M. 1997. Turbulence generation and measurement: Application to studies on plankton. *Scientia Marina*, v. 61, p. 205-228.
- RINGELBERG, J. 1995. Changes in Light Intensity and Diel Vertical Migration: a Comparison of Marine and Freshwater Environments. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, v. 75, p. 15-25.
- ROGERS, A.D. 1994. The biology of seamounts. *Advances in Marine Biology*, v. 30, p. 305-350.

- ROTHSCHILD, B.J.; OSBORN, T.R. 1988. Small-scale turbulence and plankton contact rates. *Journal of Plankton Research*, v. 10, p. 465-474.
- SAIZ, E.; KIOERBOE, T. 1995. Predatory and suspension feeding of the copepod *Acartia tonsa* in turbulent environments. *Marine Ecology Progress Series*, v. 122, p. 147-158.
- SCHLACHER, T.A.; WOOLDRIDGE, T.H. 1995. Small-scale distribution and variability of demersal zooplankton in shallow, temperate estuary: tidal and depth effects on species-specific heterogeneity. *Cahiers de Biologie Marine*, v. 36, p. 211-227.
- STRICKLER, J.R. 1985. Feeding currents in calanoid copepods: two new hypotheses. *Symposia of the Society for Experimental Biology*, v. 89, p. 459-485.
- SUNDBY, S. 1997. Turbulence and ichthyoplankton: influence on vertical distributions and encounter rates. *Scientia Marina*, v. 61, p. 159-176.
- SVENDSEN, H. 1997. Physical oceanography and marine ecosystems: some illustrative examples. *Scientia Marina*, v. 61, p. 93-108.
- TISELIUS, P.; JONSSON, P.R. 1990. Foraging behaviour of six calanoid copepods: Observations and hydrodynamic analysis. *Marine Ecology Progress Series*, v. 66, p. 23-33.
- UDA, M.; ISHINO, M. 1958. Enrichment patterns resulting from eddy systems in relation to fishing grounds. *Journal of the Tokyo University of Fisheries*, v. 44, p. 105-119.
- UYE, S.; HUANG, C.; ONBE, T. 1990. Ontogenetic diel vertical migration of the planktonic copepod *Calanus sinicus* in the Inland Sea of Japan. *Marine Biology*, v. 104, p. 389-396.
- VISSER, A.W.; STIPS, A. 2002. Turbulence and zooplankton production: insights from PROVESS. *Journal of Sea Research*, v. 47, p. 317-329.
- ZARET, T.M.; SUFFERN, J.S. 1976. Vertical migration in zooplankton as a predator avoidance mechanism. *Limnology and Oceanography*, v. 21, p. 804-813.

Manuscrìto I

***DISTRIBUIÇÃO VERTICAL DOS COPEPODA EPIPLANCTÔNICOS NO
ATLÂNTICO EQUATORIAL (ARQUIPÉLAGO DE SÃO PEDRO E SÃO PAULO)***

*Vertical distribution of the Atlantic equatorial epiplanktonic copepods (Saint Peter and
Saint Paul archipelago)*

RESUMO

A distribuição vertical do plâncton em relação às condições ambientais é um aspecto importante da estrutura e função das comunidades marinhas. O presente estudo descreve pela primeira vez a distribuição vertical dos Copepoda epiplanctônicos no Arquipélago de São Pedro e São Paulo (ASPSP), gerando ainda, informações sobre a variação temporal em curta e longa escalas. Adicionalmente foi testado o efeito da migração vertical e da presença da termoclina sobre a estrutura da comunidade. Para isto, amostras de plâncton foram coletadas em três campanhas: C1 (junho/2010), C2 (setembro/2011) e C3 (outubro/2011). Foram coletadas amostras diurnas e noturnas, em duas estações fixas, a leste (S1) e oeste (S2) do ASPSP. As amostragens foram realizadas da superfície aos 100 m de profundidade, considerando 5 camadas pré-determinadas de 20 m (L1: 0-20 m, L2: 20-40 m, L3: 40-60 m, L4: 60-80 m e L5: 80-100 m), através de arrastos verticais com rede de fechamento tipo Nansen (com área de boca de 0,28 m² e malha de 200 µm). Durante a C1, simultaneamente às coletas de plâncton, foram realizados perfis com um CTD, cujos dados foram utilizados como parâmetro para os dados obtidos no *WOAselect*, que foram utilizados para identificação da profundidade da termoclina nas diferentes campanhas. Foram identificadas 131 taxa, sendo 107 em nível de espécie. Desse total, 57 foram registradas pela primeira vez para o ASPSP. Não foram observadas diferenças significativas quando comparados os períodos diurno e noturno. Comparando-se os estratos superfície e subsuperfície, foram observadas diferenças significativas quando consideradas todas as campanhas (K-W, $H = 17,471$; $p < 0,001$), e para as campanhas em separado foram observadas diferenças em C1 (K-W, $H = 5,910$; $p < 0,05$) e C3 (K-W, $H = 9,531$; $p = 0,002$). Os resultados indicam uma forte estabilidade vertical da comunidade de Copepoda no ASPSP, destacando a importância marcante da termoclina sobre a comunidade local. Entretanto, quando observada sobre o ponto de vista temporal, a comunidade apresenta uma grande variabilidade, que pode ser observada tanto a longo prazo (C1 $\neq$ C2 e C3) quanto a curto prazo (C2 $\neq$ C3).

Palavras chave: Zooplâncton, Atlântico, tropical, migração, nictemeral.

INTRODUÇÃO

A distribuição vertical do plâncton em relação às condições ambientais é um aspecto importante da estrutura e função das comunidades marinhas (Böttger-Schnack, 1996). Dentre outros, um importante efeito dessa distribuição é os movimentos de migração a ela associada, é o transporte substancial de biomassa e energia das camadas superiores para as inferiores, influenciando diretamente os níveis tróficos mais elevados (Angel, 1985; Bourdillon, 1989; Angel, 1993). Por apresentar uma proporção significativa da biomassa planctônica, a camada epipelágica possui importante papel nesses processos em regiões tropicais/subtropicais (Longhurst & Williams, 1979; Gallienne & Robins, 2001). Contudo, a comunidade zooplanctônica de regiões oceânicas tropicais é em geral pouco investigada (Schnack-Schiel et al., 2010).

Pugh & Boxshall (1984) destacam que a distribuição vertical do epiplâncton oceânico está diretamente relacionada à estrutura física da coluna d'água. Desta forma, a dinâmica do meio físico regula as interações dentro da comunidade, determinando assim sua estrutura e função (Haury et al., 1990). Cummings (1984) ressalta que o padrão de distribuição vertical das espécies de Copepoda pelágicos é diferenciado, principalmente de acordo com a profundidade, que é considerada como a dimensão primária do habitat. Em regiões tropicais, por ser o fator com maior variação da distribuição da densidade em função da profundidade, a temperatura tem papel fundamental como agente estruturador das comunidades, criando uma importante diversidade de nichos (Longhurst, 1985), e atuando muitas vezes como uma barreira física para diversas espécies do plâncton (Haney, 1988).

Nishikawa et al. (2007) afirmam que habitats marinhos semi-isolados frequentemente exibem uma composição faunal característica, que reflete suas condições hidrográficas predominantes. Além disso, a presença de feições topográficas como ilhas e montes oceânicos também causam um impacto significativo nas populações e comunidades planctônicas (Haury et al., 1990; Hunt & Pakhomov, 2003), afetando a composição da comunidade.

Na região equatorial do Atlântico está presente o Arquipélago de São Pedro e São Paulo (ASPP), um conjunto de pequenas ilhas, completamente isolado e sob condições extremas. Sua posição tem grande importância ecológica e estratégica, por ser um local de alimentação e rota migratória para um grande número de espécies de peixes (Hazin et al., 2009). Apesar disso, estudos de plâncton são bastante escassos no arquipélago e estão restritos à camada superficial (através de arrastos horizontais a

aprox. 1-2 m), dentre os quais se destacam Koenig & Oliveira (2009) e Tiburcio et al. (2011)(*fitoplâncton*); García-Díaz et al. (2009), Melo (2009), Melo et al. (2012) e Melo et al. (2013) (*zooplâncton geral*); Koettker et al. (2010), Brandão et al. (2013) e Brandão et al. (2012) (*larvas de Decapoda*); e Macedo-Soares et al. (2012) (*ictioplâncton*). Observa-se, dessa forma, a existência de uma lacuna de conhecimento sobre a densidade e distribuição vertical do plâncton no ASPSP, e em regiões tropicais como um todo. Essa escassez de estudos quantitativos de distribuição vertical em águas oceânicas quentes foi igualmente destacada por Paffenhöfer & Mazzocchi (2003).

Nesse contexto, o presente estudo descreve pela primeira vez a distribuição vertical dos Copepoda epiplanctônicos no ASPSP, gerando ainda informações sobre a variação temporal em curta e longa escala. Adicionalmente foi testado o efeito da migração vertical e da presença da termoclina sobre a estrutura da comunidade.

MATERIAL E MÉTODOS

Área de Estudo

O Arquipélago de São Pedro e São Paulo é um conjunto de ilhas rochosas localizado no Atlântico Equatorial, sobre a Cordilheira Meso-Atlântica (0°55'06"N e 29°20'48"W) (Pinheiro, 2004; Vaske Jr. et al., 2005), sendo considerado um dos menores e mais isolados arquipélagos do Atlântico tropical (Feitoza et al., 2003). O ASPSP sofre influência do ramo norte da Corrente Sul Equatorial (nCSE) no sentido leste-oeste, e da Sub-Corrente Equatorial (SCE) no sentido oeste-leste, esta última possuindo seu núcleo logo abaixo da superfície (Stramma, 1991; Araujo & Cintra, 2009). A interação da topografia abrupta com as correntes atuantes ocasiona a produção de vórtices, perturbações da estrutura termohalina e possíveis mecanismos locais de ressurgência (Araujo & Cintra, 2009). Dessa forma, o arquipélago apresenta um importante papel sobre as condições hidrodinâmicas locais e suas consequências sobre as comunidades biológicas.

Estratégia Amostral e Procedimentos de Laboratório

Amostras de plâncton foram coletadas em três campanhas: C1 (junho/2010), C2 (setembro/2011) e C3 (outubro/2011). Foram coletadas amostras diurnas e noturnas, em duas estações fixas, uma a leste (S1) e outra a oeste (S2) do ASPSP (Figura 1). As amostragens foram realizadas da superfície até 100 m de profundidade, considerando 5

camadas pré-determinadas de 20 m, quais sejam: L1: 0-20 m, L2: 20-40 m, L3: 40-60 m, L4: 60-80 m e L5: 80-100 m. As coletas foram realizadas através de arrastos verticais com rede de fechamento tipo Nansen (com área de boca de 0,28 m² e malha de 200 µm).

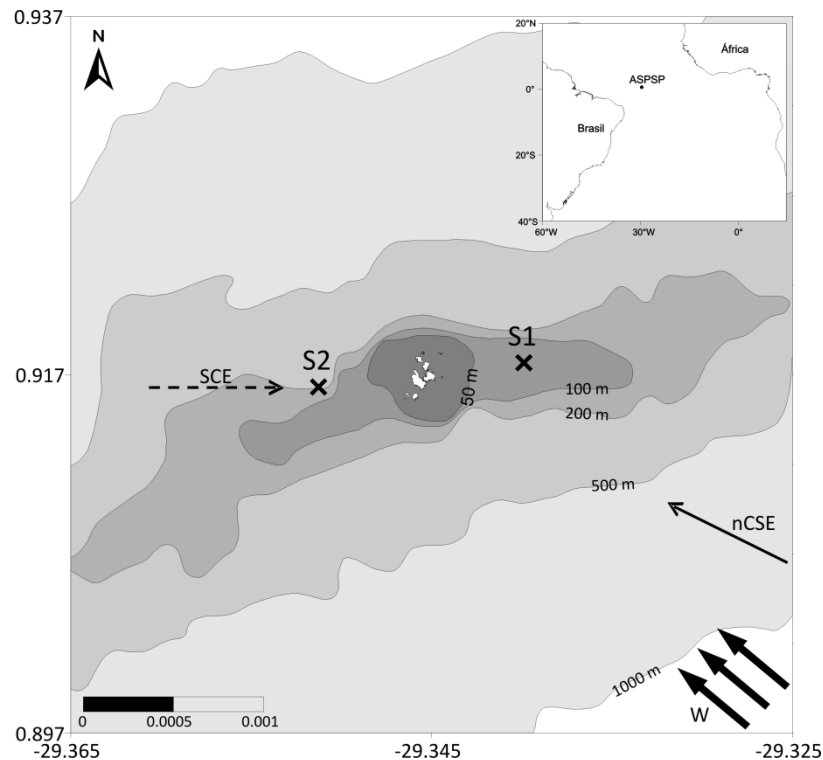


Figura 1 – Localização das estações de coleta a leste (S1) e oeste (S2) do Arquipélago de São Pedro e São Paulo. Os ventos alísios (W), e o ramo norte da corrente Sul Equatorial (nCSE) e a Subcorrente Equatorial (SCE) são indicadas na figura.

Durante a campanha C1, simultaneamente às coletas de plâncton, foram realizados perfis com um CTD (*SeaBird Electronics SeaCat SBE-19*), da superfície até os 100 m de profundidade, para determinação da estrutura termohalina. Esses dados foram comparados com os dados climatológicos obtidos do *WOaselect* (World Ocean Atlas Select), disponibilizado pelo NOAA (National Oceanic and Atmospheric Administration), visando verificar a representatividade da base climatológica observada. O *WOaselect* fornece dados de diversas variáveis oceanográficas, que foram utilizados para identificação da profundidade da termoclina em todas as campanhas.

Em campo, as amostras de plâncton foram preservadas em solução salina de formol a 4%, neutralizada com tetraborato de sódio (1 g L⁻¹). Em laboratório, foram realizadas análises quali-quantitativas dos Copepoda. As amostras foram fracionadas, utilizando um quarteador do tipo MOTODA, em frações de até 1/64, desde que um

número mínimo de 300 indivíduos fosse analisado. As amostras que não atingiram esse mínimo de indivíduos foram analisadas em sua totalidade. Para análise de espécies raras, frações maiores às analisadas inicialmente foram observadas. Foi realizada a contagem e identificação dos Copepoda, baseando-se na menor unidade taxonômica possível. Os indivíduos foram diferenciados em adultos (machos e fêmeas) e juvenis. Parâmetros como densidade (ind. m⁻³), riqueza de espécies, diversidade (Shannon, 1948) e equitabilidade (Pielou, 1977) foram calculados para avaliar aspectos estruturais da comunidade.

Análise dos Dados

Os dados tiveram sua normalidade testada a partir do teste de Kolmogorov-Smirnov. Quando se trataram de dados paramétricos, os dados foram comparados através da análise de variância (ANOVA, one-way). A ANOVA de *Kruskal-Wallis* foi utilizada para comparar os dados não-paramétricos. Quando detectadas diferenças, as mesmas foram localizadas utilizando-se os testes *a posteriori* de *Dunn* (quando os grupos de dados apresentaram tamanhos diferentes, ex. densidades diurnas no estrato superfície x diurnas no estrato subsuperfície) ou o de *Student-Newman-Keuls* (SNK). Estas análises foram realizadas utilizando-se o programa SigmaPlot 12.

Foi realizada a análise de espécies indicadoras (*IndVal*) (Dufrêne & Legendre, 1977) para detectar as espécies características das diferentes campanhas (C1, C2 e C3), horários (diurno e noturno) e estrato (superfície e subsuperfície). Este índice considera tanto a abundância relativa da espécie (especificidade) quanto à frequência de ocorrência (fidelidade) em um grupo definido. A significância estatística dos valores das espécies indicadoras foi avaliada usando o teste de Monte Carlo (1.000 permutações). Os valores de *IndVal* foram calculados utilizando o programa PC-ORD 4.0.

Mudanças na distribuição vertical (diurno/noturno) foram representadas por variações na profundidade média ponderada (*WMD*, do inglês “*weighted mean depth*”) ao longo das três campanhas. A *WMD* foi calculada através da fórmula $WMD = \frac{\sum n_i d_i}{\sum n_i}$, onde, n_i é a densidade (ind.m⁻³) na profundidade d_i , considerado como sendo o ponto médio de cada estrato (Bollens & Frost, 1989). A *WMD* foi calculada para as principais espécies (> 60 % ocorrência) e para os dois gêneros que apresentaram maior número de espécies indicadoras de Período (*IndVal*).

A similaridade entre as amostras foi calculada com base no índice de similaridade de Bray-Curtis, sendo representados através de análises de agrupamento e ordenação de escalonamento multi-dimensional (MDS).

Para comparação da estrutura da comunidade, foi utilizada a análise de variância multivariada permutacional (PERMANOVA) (Anderson, 2001; McArdle & Anderson, 2001), baseada nas matrizes de densidade das espécies. Para estas análises foi utilizado o método de permutação de Monte-Carlo (9.999 permutações). Quando a interação entre fatores foi significativa, realizaram-se testes pareados a *posteriori* (uma versão multivariada do teste *t*).

As análises de similaridade e estrutura da comunidade foram realizadas a partir dos dados de densidade (ind. m^{-3}) que apresentaram um mínimo de 2% de abundância em ao menos uma das amostras, transformados para $\log(x+1)$, para reduzir a influência das espécies de densidade muito superior. Para estas análises foi utilizado o programa Primer 6 (Plymouth Routines In Multivariate Ecological Research), com o pacote PERMANOVA+.

Para todas as análises valores de $p < 0,05$ foram considerados significativos.

RESULTADOS

Profundidade da Termoclina

Para a campanha C1, a partir dos dados de CTD, foi detectado o início da termoclina a uma profundidade em torno dos 55 m. Os valores de temperatura obtidos através do *WOAselect* para o mês de junho foram similares aos coletados durante a C1. Dessa forma, os valores obtidos através do *WOAselect* foram utilizados para as demais campanhas.

Baseado nos dados de CTD e do *WOAselect*, foi também observada uma profundidade da termoclina similar entre as campanhas, ocorrendo em torno dos 55 m. Dessa forma, no presente estudo, entende-se que a termoclina divide os 100 m de coluna d'água estudados em dois estratos: um estrato de superfície (acima da termoclina), compreendendo as camadas L1, L2 e L3 e outro estrato de subsuperfície (abaixo da termoclina), compreendendo as camadas L4 e L5.

Abundância e distribuição vertical dos Copepoda

A densidade média dos Copepoda (adultos e juvenis) para as três campanhas apresentou uma redução de $432,55 \pm 291,26 \text{ ind.m}^{-3}$ em L1 para $52,99 \pm 35,61 \text{ ind.m}^{-3}$ em L2 nas amostras diurnas. A média no período noturno indicou um aumento entre L1 e L2, de $275,27 \pm 110,31$ para $334,74 \pm 208,43 \text{ ind.m}^{-3}$, seguido de uma redução até L5 ($33,45 \pm 18,59$).

Em todas as campanhas, observou-se no período diurno um padrão de redução de densidade da superfície até os 100 m (Figura 2). Em alguns casos, houve um incremento entre as camadas de L1 e L2, seguida de uma redução. No período noturno, não foi observado um padrão claro, entretanto as camadas superiores (L1 e L2) apresentaram densidades superiores às demais, exceto na estação S1, na primeira campanha, onde a maior densidade ocorreu em L4.

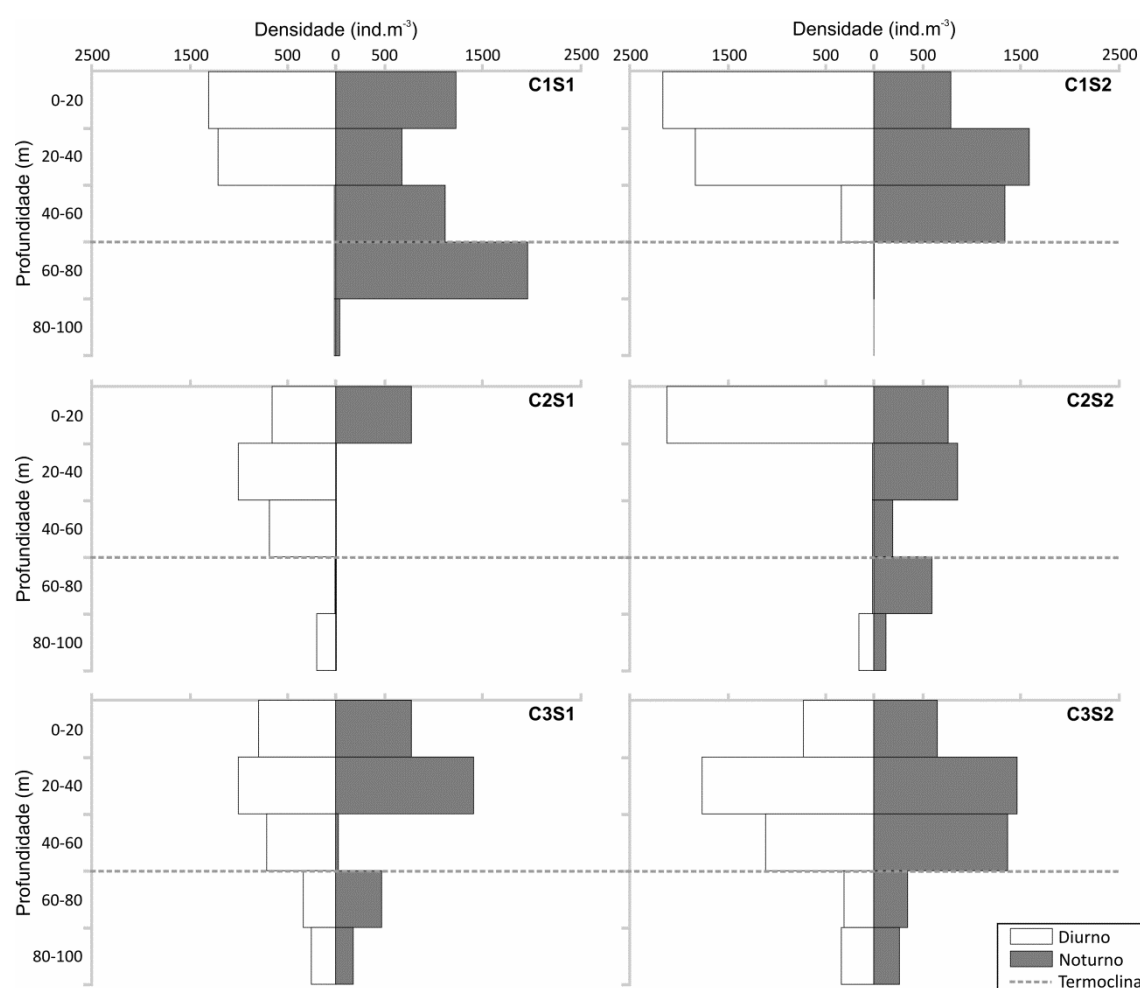


Figura 2 - Distribuição vertical da abundância dos Copepoda durante as 3 campanhas (C1, C2 e C3) realizadas no Arquipélago de São Pedro e São Paulo. S1 e S2 são as estações de coleta, localizadas a leste e oeste do arquipélago, respectivamente.

Quando comparados os períodos diurno e noturno, não foram observadas diferenças significativas entre os mesmos quando consideradas todas as campanhas (K-W, $H = 0,0831$; $p = 0,773$), ou mesmo para cada campanha separadamente (K-W; C1: $H = 0,571$, $p = 0,450$; C2: $H = 0,091$, $p = 0,762$; C3: $H = 0,115$, $p = 0,733$).

A densidade no **período diurno** apresentou diferenças significativas (K-W, $H = 15,54$; $p = 0,0037$) entre as camadas L1 e L3 (SNK, $p = 0,0491$), L1 e L4 (SNK, $p = 0,0015$), L1 e L5 (SNK, $p = 0,0079$) e entre L2 e L4 (SNK, $p = 0,0053$) e, L2 e L5 (SNK, $p = 0,0237$). Esses padrões também foram observados quando testados machos, fêmeas e juvenis separadamente. As diferenças indicam uma redução da densidade total da comunidade a partir dos 40 m de profundidade, com a camada L3 sendo aparentemente uma camada de transição. Quando comparadas as amostras considerando dois estratos, superfície (L1, L2 e L3) e subsuperfície (L4 e L5) foram observadas diferenças significativas (K-W, $H = 11,47$; $p < 0,001$; Dunn, $p < 0,05$).

No **período noturno** não foram observadas diferenças significativas entre as camadas (K-W, $H = 8,89$; $p = 0,064$), entretanto, diferenças significativas foram observadas quando comparados os estratos (ANOVA, $F = 6,40$; $p = 0,017$; SNK, $p < 0,05$), destacando a importância da termoclina. Quando testados os diferentes estágios, apenas as fêmeas não apresentaram diferenças, enquanto que os machos e juvenis apresentaram o mesmo padrão que o observado para as amostras diurnas. Dessa forma, a falta de diferenças entre as camadas no período noturno deve-se a grande influência das fêmeas sobre a comunidade, e sua variabilidade de densidade entre essas camadas.

Comparando-se os **estratos** superfície e subsuperfície, foram observadas diferenças significativas quando consideradas todas as campanhas (K-W, $H = 17,471$; $p < 0,001$), e para as campanhas em separado foram observadas diferenças em C1 (K-W, $H = 5,910$; $p < 0,05$) e C3 (K-W, $H = 9,531$; $p = 0,002$).

Foram identificadas 131 *taxa*, 107 em nível de espécie, compreendendo juvenis, machos e fêmeas, enquanto que os demais estiveram representados apenas por juvenis, sendo 16 em nível de gênero, 6 em nível de família e 2 em nível de ordem. Das espécies observadas, 57 foram registradas pela primeira vez para o ASPSP (Tabela 1). As espécies estiveram representadas pelas ordens Calanoida (74), Cyclopoida (27), Harpacticoida (5) e Mormonilloida (1). Calanoida foi a principal ordem em todas as camadas, enquanto que Mormonilloida foi representada por uma única espécie, *Mormonilla phasma*, e esteve restrita às camadas inferiores, ocorrendo entre 60 e 100

m. Foi observada uma relação entre profundidade e número de espécies, com o maior número de espécies ocorrendo em L5 (82), seguido por L4 (68), L3 (54), L2 (45) e L1 (44) (Tabela 1). Dentre as principais espécies identificadas, sete espécies destacaram-se por apresentar ocorrência igual ou superior a 60%, *Clausocalanus furcatus* e *Oithona plumifera* que estiverem presentes em 100% das amostras, *Calocalanus pavo* (90%), *Euchaeta marina* e *Oncaea media* (81,7%), *Farranula gracilis* (75%), *Paracalanus aculeatus* (71,7%) e *Macrosetella gracilis* (60%).

Dentre os *taxa* identificados, alguns ocorreram em apenas um horário de coleta, sendo 22 exclusivamente diurnos e 38 exclusivamente noturnos (Tabela 1). Alguns *taxa* apresentaram estreita relação com a profundidade, com 19 ocorrendo apenas na superfície (0-60 m) e outras 43 apenas na subsuperfície (60-100 m) (Tabela 1).

A análise de espécies indicadoras determinou 44 espécies como indicadores significativos de determinados grupos (Tabela 2). Em relação às campanhas, cinco espécies foram determinadas como indicadoras da C1 e 13 espécies da C2, enquanto que a C3 não apresentou nenhuma espécie indicadora. *Undinula vulgaris* e *Conaea* sp.1 na C1 e Metridinidae (juvenil), Calanoida (outros) (juvenil) e *Oithona plumifera* na C2, se destacaram por apresentar valores de *IndVal* > 50%. Para o horário de coleta, foram determinadas 14 espécies indicadoras, todas do período noturno, com destaque para os gêneros *Lucicutia* e *Pleuromamma*. As camadas mais superficiais, de L1 a L3, apresentaram 15 espécies indicadoras, enquanto que a subsuperfície (L4 e L5) apresentou 13 espécies indicadoras. *Nannocalanus minor*, *U. vulgaris*, *Calocalanus minutus*, Eucalanidae (juvenis), *Clausocalanus furcatus*, *O. plumifera*, *Oncaea* sp.3 e *Macrosetella gracilis* se destacaram como indicadoras de superfície, com valores de *IndVal* superiores a 50%.

Tabela 1 - Distribuição vertical da densidade média (ind. m⁻³) das espécies de Copepoda coletadas no ASPSP nos intervalos de profundidade (L1: 0-20 m, L2: 20-40 m, L3: 40-60 m, L4: 60-80 m e L5: 80-100 m). Algumas espécies apresentam as letras D (diurno) ou N (noturno) ao lado de seus nomes, indicando exclusividade no referido período de coleta. As densidades em negrito destacam as espécies que ocorreram em apenas um estrato (Superfície: L1-L3 ou Subsuperfície: L4-L5). * Indica espécies registradas pela primeira vez para o ASPSP.

Taxa	Camadas				
	L1	L2	L3	L4	L5
<i>Calanus propinquus</i> Brady, 1883 ^{N*}	0,23				
<i>Nannocalanus minor</i> (Claus, 1863)	6,37	6,97	10,81	3,38	0,08
<i>Neocalanus gracilis</i> (Dana, 1849)	3,64	4,63	4,92	8,29	2,79
<i>N. robustior</i> (Giesbrecht, 1888)		1,34	1,41	0,01	0,12
<i>Neocalanus</i> sp. (juvenil)	8,64	5,22	1,52	0,24	0,98
<i>Undinula vulgaris</i> (Dana, 1849)	26,49	6,87	6,95	0,17	0,47
CALANIDAE	4,60	4,07	5,27	0,07	5,33
<i>Acrocalanus gracilis</i> Giesbrecht, 1888*	0,66	0,44	0,23		
<i>A. longicornis</i> Giesbrecht, 1888*	7,66	2,37	1,61		0,13
<i>Acrocalanus</i> sp. (juvenil)		1,36	0,24		
<i>Calocalanus contractus</i> Farran, 1926*			0,01	0,23	0,52
<i>C. minutus</i> Andronov, 1973*	0,46	0,46	0,46	0,12	0,12
<i>C. pavo</i> (Dana, 1849)	79,00	78,61	41,13	5,00	5,55
<i>C. styliremis</i> Giesbrecht, 1888*	2,26	9,15	8,54	6,98	0,63
<i>Calocalanus</i> sp. (juvenil)	0,22	0,68	0,01	0,57	0,24
<i>Paracalanus aculeatus</i> Giesbrecht, 1888	17,67	14,12	17,65	4,79	4,73
<i>P. indicus</i> Wolfenden, 1905 ^{D*}	0,21				
<i>Paracalanus</i> sp. ^N					0,12
PARACALANIDAE ^D	0,43		0,28		0,01
<i>Mecynocera clausi</i> Thompson, 1888			0,23	0,01	0,22
<i>Pareucalanus sewelli</i> (Fleminger, 1973) ^N			0,11		
<i>Rhincalanus cornutus</i> (Dana, 1849)	0,85		2,76	2,33	0,05
<i>Subeucalanus pileatus</i> (Giesbrecht, 1888) ^N			0,05	0,44	
<i>S. subtenuis</i> (Giesbrecht, 1888)*			2,50	0,91	
EUCALANIDAE ^N			0,01		
<i>Clausocalanus arcuicornis</i> (Dana, 1849) ^{N*}				1,10	
<i>C. furcatus</i> (Brady, 1883)	522,68	611,84	224,65	123,50	19,39
<i>C. ingens</i> Frost & Fleminger, 1968 ^{N*}		2,66			
<i>C. mastigophorus</i> (Claus, 1863)*	1,56	0,87	0,90	1,00	0,31
<i>C. minor</i> Sewell, 1929 ^{N*}	0,94				
<i>C. parapergens</i> Frost & Fleminger, 1968 ^{N*}				0,12	
<i>C. paululus</i> Farran, 1926 ^{D*}				0,35	0,23
<i>C. pergens</i> Farran, 1926 *			0,23	0,82	0,93
<i>Clausocalanus</i> sp. (juvenil)	0,23	0,43		8,88	2,27
<i>Ctenocalanus vanus</i> Giesbrecht, 1888*				4,33	2,84
<i>Aetideus acutus</i> Farran, 1929*			0,06	0,45	0,24
<i>Aetideus</i> sp. (juvenil) ^N					0,05
<i>Euchirella amoena</i> Giesbrecht, 1888 ^{N*}				0,01	0,06
<i>E. pulchra</i> (Lubbock, 1856)*				0,23	0,17
<i>E. splendens</i> Vervoort, 1963 ^{N*}		1,34			
<i>E. truncata</i> Esterly, 1911 ^{N*}		0,44			
<i>Euchirella</i> sp. (juvenil)		0,44		0,12	0,12
<i>Gaetanus minor</i> Farran, 1905 ^{N*}					0,46
<i>Euchaeta marina</i> (Prestandrea, 1833)	21,04	18,88	16,65	18,87	11,26
<i>Phaenna spinifera</i> Claus, 1863 ^D		0,05			
<i>Scaphocalanus curtus</i> (Farran, 1926) ^{N*}				0,21	0,24
<i>Scolecithricella</i> sp.1 ^{N*}					0,06
<i>Scolecithrichopsis ctenopus</i> (Giesbrecht, 1888) ^{D*}					0,10
<i>Scolecithrix bradyi</i> Giesbrecht, 1888 ^{N*}					0,12
<i>S. danae</i> (Lubbock, 1856)	4,84	4,87	2,60	1,89	0,46
SCOLECITHRICHIDAE ^N					0,29
<i>Arietellus aculeatus</i> (T. Scott, 1894) ^{N*}				0,01	
<i>Augaptilus longicaudatus</i> (Claus, 1863) ^{D*}					0,01
<i>Haloptilus longicirrus</i> Brodsky, 1950 ^{D*}					0,01
<i>H. longicornis</i> (Claus, 1863)*				0,12	0,25
<i>H. mucronatus</i> (Claus, 1863) ^{D*}					0,01
<i>H. oxycephalus</i> (Giesbrecht, 1889) ^{D*}					0,01
<i>Haloptilus</i> sp. (juvenil)				0,46	0,01
<i>Heterorhabdus lobatus</i> Bradford, 1971*				0,23	0,12
<i>H. papilliger</i> Claus, 1863		0,23			0,11
<i>H. spinifrons</i> (Claus, 1863)*				0,69	0,23
<i>H. vipera</i> (Giesbrecht, 1889) ^{N*}					0,12
<i>Heterorhabdus</i> sp. (juvenil)				0,36	1,48

Taxa	Camadas					Continuação
	L1	L2	L3	L4	L5	
<i>Lucicutia flavicornis</i> (Claus, 1863)	0,66	0,67	2,65	2,13	2,65	
<i>L. gaussae</i> Grice, 1963 ^N				0,01		
<i>L. gemina</i> Farran, 1926 ^N		0,44		0,78	0,46	
<i>L. longicornis</i> (Giesbrecht, 1889) ^N					0,06	
<i>Lucicutia</i> sp. (juvenil)	0,43	1,31	0,98	2,25	1,26	
<i>Pleuromamma abdominalis</i> (Lubbock, 1856) ^N	0,22	0,23	0,03	0,37	0,17	
<i>P. borealis</i> (F. Dahl, 1893) ^N	0,46	0,43	0,46	0,12	0,24	
<i>P. gracilis</i> (Claus, 1863) ^N		0,43	0,23	1,01	0,57	
<i>P. piseki</i> Farran, 1929 ^N				0,12		
<i>P. xiphias</i> (Giesbrecht, 1889) ^N		0,21	0,47	1,12	0,13	
<i>Pleuromamma</i> sp. (juvenil)	0,22	1,10	0,93	3,98	1,16	
METRIDINIDAE		0,44	0,75	1,36	1,84	
<i>Centropages gracilis</i> (Dana, 1849) ^{N*}					0,03	
<i>C. longicornis</i> Mori, 1932*			0,23		0,13	
<i>C. violaceus</i> (Claus, 1863)	1,78	0,23	0,06	0,01		
<i>Centropages</i> sp. (juvenil)	0,22	0,87	0,34	0,01		
<i>Temoropia mayumbaensis</i> T. Scott, 1894 ^{N*}			0,01	1,45	0,11	
<i>Candacia bipinnata</i> (Giesbrecht, 1889) ^{D*}					0,01	
<i>C. longimana</i> (Claus, 1863)*				0,12	0,05	
<i>C. pachydactyla</i> (Dana, 1849)	1,53	2,61	1,02	0,35	0,15	
<i>C. simplex</i> (Giesbrecht, 1889) ^N			0,01	0,44		
<i>C. varicans</i> (Giesbrecht, 1892) ^{D*}					0,01	
<i>Candacia</i> sp. (juvenil)	0,23	0,46	0,46	0,68	0,34	
<i>Labidocera nerii</i> (Krøyer, 1849) ^N	0,23					
<i>Pontellina platychela</i> Fleminger & Hulsemann, 1974 ^N	0,43					
<i>P. plumata</i> (Dana, 1849) ^D	0,44					
PONTELLIDAE ^N			0,11			
<i>Acartia (Acartia) danae</i> Giesbrecht, 1889		0,23	0,18	1,85	0,07	
CALANOIDA	6,09	6,80	6,27	9,33	7,55	
<i>Oithona plumifera</i> Baird, 1843	85,93	142,68	150,13	72,56	22,19	
<i>O. setigera</i> (Dana, 1849) ^{D*}					0,11	
<i>Oithona</i> sp. (juvenil) ^D			0,11			
<i>Conaea</i> sp.1 ^{N*}					0,01	
<i>Lubbockia squillimana</i> Claus, 1863 ^{D*}		0,01		0,11	0,11	
<i>Oncaea media</i> Giesbrecht, 1891	106,99	61,93	18,76	12,09	12,29	
<i>O. mediterranea</i> (Claus, 1863)*	10,30		0,23	2,22	1,07	
<i>O. scottodicaloi</i> Heron & Bradford-Grieve, 1995*	2,17	3,65	2,28	1,12	0,25	
<i>O. venusta</i> Philippi, 1843	4,18	4,73	5,79	7,39	1,13	
<i>Oncaea</i> sp.1			0,01	0,35	0,17	
<i>Oncaea</i> sp.2	0,23			0,35	1,64	
<i>Oncaea</i> sp.3	0,23	2,01	0,92	1,40	1,19	
<i>Triconia conifera</i> (Giesbrecht, 1891)*		2,68	7,39	7,94	2,26	
<i>Copilia mirabilis</i> Dana, 1849	0,44					
<i>C. quadrata</i> Dana, 1849 ^{N*}			0,46			
<i>Sapphirina metallina</i> Dana, 1849 ^{D*}					0,03	
<i>S. nigromaculata</i> Claus, 1863 ^N					0,01	
<i>Sapphirina</i> sp. (juvenil) ^D					0,12	
<i>Vettoria granulosa</i> (Giesbrecht, 1891) ^{D*}				0,12		
<i>Corycaeus (Agetus) flaccus</i> Giesbrecht, 1891 ^{D*}					0,20	
<i>C. (Agetus) typicus</i> (Krøyer, 1849)*			0,01	0,68	0,16	
<i>C. (Corycaeus) speciosus</i> Dana, 1849	3,74	4,59	2,92	0,61	0,29	
<i>C. (Onychocorycaeus) agilis</i> Dana, 1849 ^{D*}	1,07		0,11			
<i>C. (Onychocorycaeus) giesbrechti</i> F. Dahl, 1894*				0,23	0,12	
<i>C. (Onychocorycaeus) latus</i> Dana, 1849	5,21	2,17	0,51		0,03	
<i>C. (Onychocorycaeus) ovalis</i> Claus, 1863*	0,43				0,23	
<i>Farranula gracilis</i> (Dana, 1849)	66,24	27,45	8,41	0,82	1,03	
<i>Farranula</i> sp.1	7,62	5,88	2,20	0,69	1,92	
<i>Farranula</i> sp.2	8,55	4,46	2,70	0,68	0,32	
<i>Farranula</i> sp.3	3,18	2,94	1,79	0,35	0,22	
<i>Farranula</i> spp. (juvenil) ^N	2,17	1,50	0,23		0,01	
CORYCAEIDAE ^D	3,42	0,85			0,01	
<i>Microsetella rosea</i> (Dana, 1848)	0,69	0,03	0,01	0,07	0,05	
<i>Macrosetella gracilis</i> (Dana, 1848)	21,47	11,07	5,73	3,41	0,82	
<i>Miracia efferata</i> (Dana, 1849)	3,88	0,68	0,67	0,03	0,08	
<i>Distiocus minor</i> (T. Scott, 1894)*					0,12	
<i>Clytemnestra scutellata</i> Dana, 1848 ^D				0,11	0,13	
<i>Mormonilla phasma</i> Giesbrecht, 1891*				0,01	0,23	

Tabela 2 – Análise das espécies indicadoras (*IndVal*) para os grupos: Campanha (C1, C2 e C3), Período (Diurno e Noturno) e Estrato (superfície e subsuperfície). Apenas as espécies com valores *IndVal* maior ou igual a 20% e significativos (* $p < 0,05$; ** $p < 0,01$ e *** $p < 0,001$) estão representados.

	Campanha	<i>IndVal</i> (%)	Período	<i>IndVal</i> (%)	Estrato	<i>IndVal</i> (%)
<i>Nannocalanus minor</i>					Superfície**	50,3
<i>Neocalanus gracilis</i>			Noturno*	43,7		
<i>Undinula vulgaris</i>	C1***	76,2			Superfície***	67,8
<i>Aetideus acutus</i>					Subsuperfície*	20
<i>Gaetanus minor</i>	C2**	30			Subsuperfície*	20,6
<i>Calocalanus contractus</i>	C2***	30				
<i>Calocalanus minutus</i>					Superfície***	87,5
EUCALANIDADE					Superfície**	60,3
<i>Acrocalanus gracilis</i>	C1*	32,3			Superfície**	43,7
<i>Pareucalanus sewelli</i>	C1*	27,2				
<i>Clausocalanus furcatus</i>					Superfície***	86,4
<i>Clausocalanus</i> sp.					Subsuperfície**	36,1
<i>Ctenocalanus vanus</i>	C2***	37,5			Subsuperfície***	37,5
<i>Subeucalanus subtenuis</i>	C2**	30,3				
<i>Scolecithrix danae</i>					Superfície*	47,5
<i>Haloptilus longicornis</i>					Subsuperfície**	20,8
<i>Heterorhabdus</i> sp.					Subsuperfície***	41,7
<i>Lucicutia flavicornis</i>			Noturno*	33,5		
<i>Lucicutia gemina</i>	C2**	24,2	Noturno*	20		
<i>Lucicutia</i> sp.			Noturno**	36,6	Subsuperfície*	30,2
<i>Pleuromamma</i>			Noturno*	26,7		
<i>abdominalis</i>						
<i>Pleuromamma borealis</i>			Noturno*	20		
<i>Pleuromamma gracilis</i>			Noturno**	26,7	Subsuperfície*	20
<i>Pleuromamma xiphias</i>			Noturno**	26,7		
<i>Pleuromamma</i> sp.			Noturno***	43,8	Subsuperfície*	32,2
METRIDINIDAE	C2***	54,8			Subsuperfície*	26,7
<i>Candacia pachydactyla</i>	C1**	37,6			Superfície*	33,9
<i>Acartia danae</i>					Subsuperfície**	29,2
CALANOIDA (outros)	C2***	59,2				
<i>Oithona plumifera</i>	C2**	52,4			Superfície**	72,7
<i>Conaea</i> sp1	C1***	81,1				
<i>Oncaea</i> sp3					Superfície**	67,4
<i>Triconia conifera</i>			Noturno*	22,6		
<i>Copilia mirabilis</i>			Noturno**	32,2		
<i>Copilia quadrata</i>	C2*	44,7				
<i>Sapphirina metallina</i>					Subsuperfície**	20,5
<i>Vetтория granulosa</i>	C2*	29,1	Noturno**	34,2		
<i>Farranula gracilis</i>					Subsuperfície**	20,6
<i>Farranula</i> sp1					Superfície**	49,6
<i>Farranula</i> spp.			Noturno*	28,4	Superfície**	35,9
<i>Macrosetella gracilis</i>	C2***	46			Superfície***	83,8
<i>Miracia efferata</i>	C2**	41,1			Superfície*	32,9
<i>Distiocolus minor</i>	C2**	39,4			Superfície**	40,2
<i>Clytemnestra scutellata</i>			Noturno**	23,3		

Em geral, as principais espécies apresentaram a *WMD* acima da termoclina média e não apresentaram padrões de migração diária (Figura 3). Apenas *Lucicutia* spp. apresentou um padrão um pouco diferenciado, com a *WMD* diurna localizada abaixo da termoclina, a qual delimita a camada de mistura, e ascensão noturna.

Dentre as espécies/gêneros testados, apenas *Paracalanus aculeatus* e *Lucicutia* spp. apresentaram a *WMD* diurna abaixo da *WMD* noturna, o que indica um padrão

normal de migração vertical diária, entretanto, não foram observadas diferenças significativas (ANOVA, $p > 0,05$). Para as demais espécies também não foram observadas diferenças significativas (ANOVA, $p > 0,05$) entre a WMD diurna e noturna. Comparando-se as WMD diurnas das diferentes espécies, *Lucicutia* spp. foi significativamente diferente (ANOVA, $p < 0,05$) de todas as demais, exceto de *Pleuromamma* spp. Para a WMD noturna foram observadas diferenças significativas (ANOVA, $p < 0,05$) entre *Lucicutia* spp. e as espécies *Calocalanus pavo*, *Clausocalanus furcatus*, *Oncaea media* e *Farranula gracilis*. Semelhantemente, a WMD de *Pleuromamma* spp. foi significativamente diferente (ANOVA, $p < 0,05$) dessas mesmas espécies, e de *P. aculeatus*.

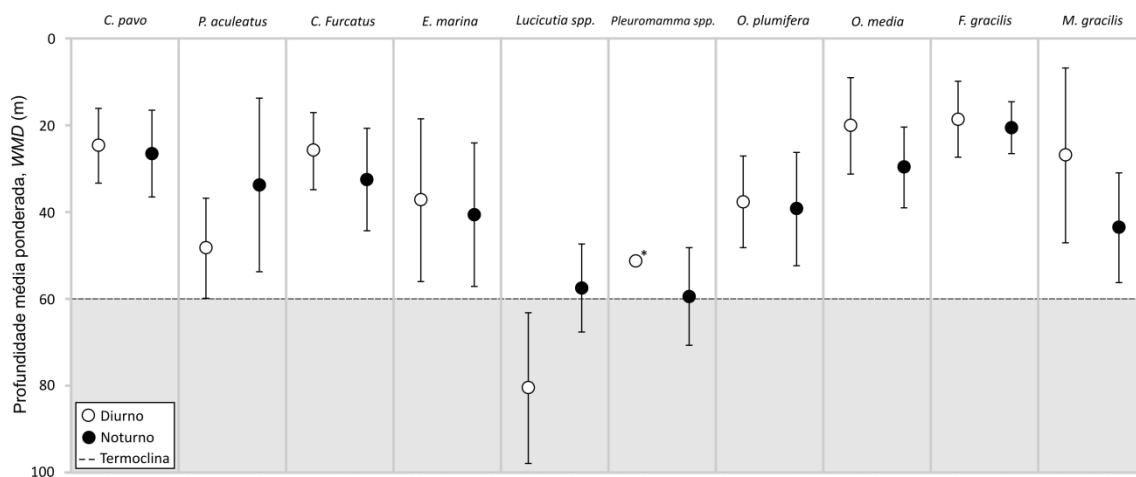


Figura 3 – Média da profundidade média ponderada (WMD) das principais espécies/gêneros ao longo das três campanhas realizadas no Arquipélago de São Pedro e São Paulo. O * destaca a ocorrência da espécie/gênero em apenas uma das campanhas, não apresentando desvio padrão.

Estrutura da Comunidade

A diversidade apresentou um padrão em função da profundidade em todas as campanhas, com uma leve redução de L1 ($2,7 \pm 0,60$ bits. ind⁻¹) para L2 ($2,3 \pm 0,7$ bits. ind⁻¹), seguido de um aumento, até o máximo de diversidade em L5 ($3,43 \pm 0,7$ bits. ind⁻¹) (Figura 4). Destaca-se que a campanha C3 apresentou os maiores valores dentre todas as camadas, os quais ocorreram em amostras noturnas. Em todas as campanhas, foram observados valores de equitabilidade superiores a 0,5 em praticamente todas as camadas, exceto em C1 (L2), onde a equitabilidade média foi $0,47 \pm 0,19$. Isso ocorreu devido aos baixos valores observados nas amostras diurnas em ambas as estações, pela grande dominância de *Clausocalanus furcatus* (> 80%). A riqueza apresentou o mesmo

padrão de variação com a profundidade, apenas com C3 apresentando uma leve redução entre as camadas L1 e L2 (Figura 4).

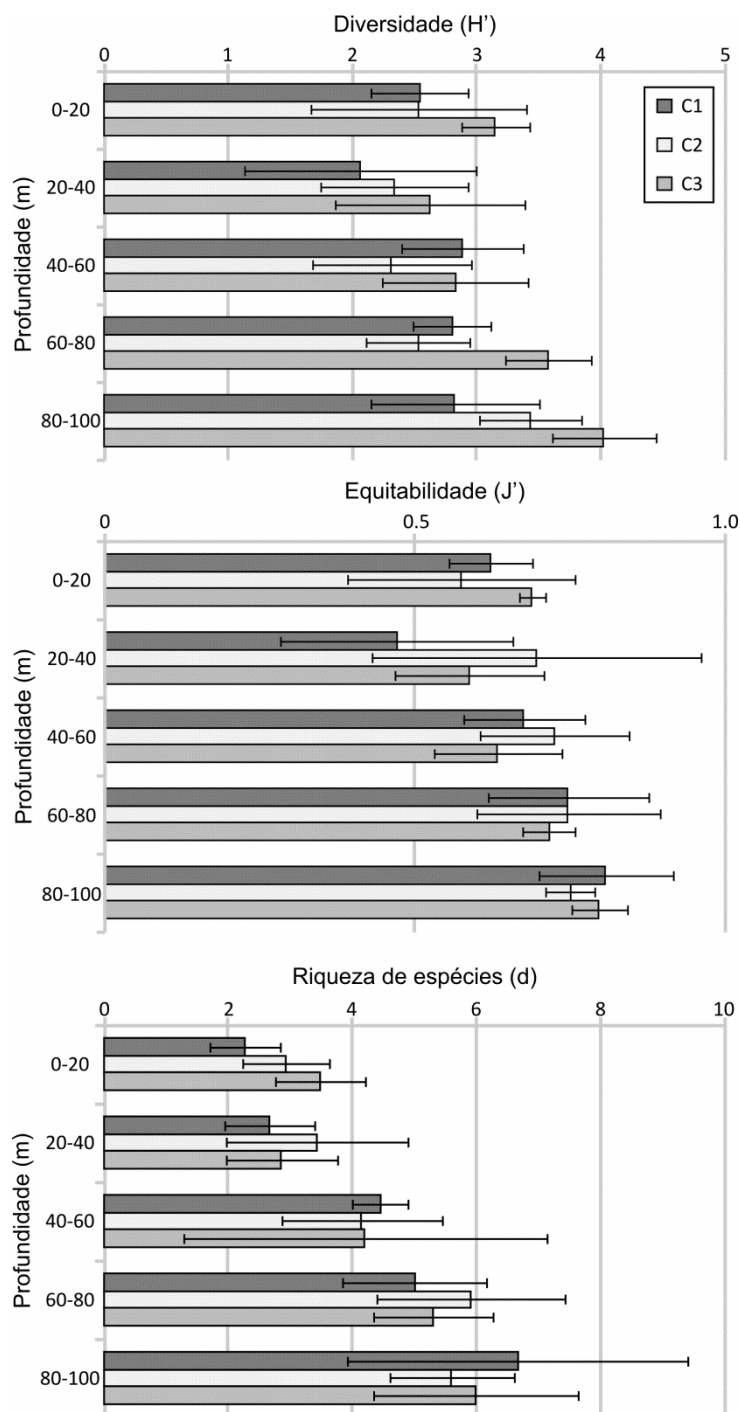


Figura 4 - Distribuição vertical da diversidade (bits. ind^{-1}), equitabilidade e riqueza de espécies durante as três campanhas realizadas no Arquipélago de São Pedro e São Paulo.

Através da análise do MDS (Figura 5) foi possível observar a separação das amostras da campanha C1 em relação às demais. Observa-se também, principalmente para C2 e C3, uma separação entre as amostras das camadas L1, L2 e L3 e as amostras

das camadas L4 e L5. O padrão ilustrado pelo MDS foi confirmado pela PERMANOVA (Tabela 3), que destacou diferenças significativas entre as campanhas (Pseudo-F = 10,77; $p = 0,0001$), entre as camadas (Permanova, Pseudo-F = 3,933; $p = 0,0007$) e os horários (Permanova, Pseudo-F = 2,775; $p = 0,0318$), além de destacar campanha como principal fator, uma vez que diferenças significativas em interações são observadas apenas quando este fator está presente (Tabela 3). Os testes *a posteriori* destacaram diferenças significativas apenas para o fator campanha, com todas as campanhas diferentes entre si (Tabela 4).

Tabela 3 - Resultados da PERMANOVA para estrutura da comunidade de Copepoda em resposta a Campanhas (C1, C2 e C3), Estações (S1 e S2), Camadas (L1, L2, L3, L4 e L5) e Período (diurno e noturno) no Arquipélago de São Pedro e São Paulo.

Fator	df	MS	Pseudo-F	P(MC)
Campanha (Cr)	2	6540,1	10,77	0,0001
Estação (St)	1	1015,9	1,673	0,1514
Camada (L)	4	2388,4	3,9332	0,0007
Horário (Dt)	1	1685,5	2,7756	0,0318
Cr x St	2	1327,7	2,1864	0,0312
Cr x L	8	1046,6	1,7235	0,0318
Cr x Dt	2	1438,3	2,3686	0,0221
St x L	4	568,11	0,93556	0,551
St x Dt	1	654,78	1,0783	0,3798
L x Dt	4	1079,3	1,7773	0,0501
Cr x St x L	8	604,7	0,99581	0,5009
Cr x St x Dt	2	1054,6	1,7367	0,1032
Cr x L x Dt	8	619,62	1,0204	0,4653
St x L x Dt	4	612,86	1,0093	0,4743
Resíduos	8	607,24		
Total	59			

Tabela 4 - Testes pareados (pair-wise tests) da PERMANOVA para estrutura da comunidade de Copepoda em função do fator Campanha (C1, C2 e C3) no Arquipélago de São Pedro e São Paulo. Valores de F significativos ($p < 0,05$) em negrito.

Grupos	t	P
C1, C2	3,1679	0,009
C1, C3	4,3419	0,003
C2, C3	2,5256	0,012

Analisando as campanhas separadamente (Figura 5), foi possível observar na C1, a formação de subgrupos com as amostras diurnas e noturnas separadas. Em C2 e C3, observa-se a formação de dois grupos distintos, um composto pelas camadas L1, L2 e L3 e outro pelas camadas L4 e L5. Esta divisão, também observada no MDS com as 3

campanhas juntas (Figura 4), sugere a divisão em duas comunidades, uma acima e outra abaixo da termoclina.

A análise da estrutura da comunidade através da PERMANOVA, considerando dois estratos (superfície e subsuperfície), mantém o mesmo padrão observado anteriormente, sendo possível observar diferenças entre as campanhas, estratos e horários, além da interação do fator campanha com os fatores estação, estrato e horário, o que destaca a importância do fator campanha sobre os demais (Tabela 5). Os resultados dos testes *a posteriori*, para os fatores que apresentaram uma interação significativa, indicou que todos os fatores testados são diferentes entre as três campanhas, exceto o estrato superfície, o qual não apresentou diferenças entre C2 e C3 (Tabela 6). Quando testados cada fator em função das diferentes campanhas, observa-se diferença significativa entre os períodos diurno e noturno em C1, e entre estratos superfície e subsuperfície em C3 (Tabela 7), corroborando o que foi observado através do MDS (Figura 5).

Os resultados indicaram uma forte estabilidade vertical da comunidade de Copepoda no ASPSP, destacando a importância marcante do gradiente de densidade sobre a comunidade local. Entretanto, quando observada sobre o ponto de vista temporal, a comunidade apresenta uma grande variabilidade, que pode ser observada tanto a longo prazo ($C1 \neq C2$ e $C3$) quanto a curto prazo ($C2 \neq C3$).

Tabela 5 - Resultados da PERMANOVA para estrutura da comunidade de Copepoda em resposta a Campanhas (C1, C2 e C3), Estações (S1 e S2), Estratos (superfície e subsuperfície) e Período (diurno e noturno) no Arquipélago de São Pedro e São Paulo. Valores de F significativos ($p < 0,05$) em negrito.

Fator	df	MS	Pseudo-F	P(MC)
Campanha (Cr)	2	7005,8	9,3139	0,0001
Estação (St)	1	942,81	1,2534	0,2628
Estrato (E)	1	4504,5	5,9886	0,0001
Horário (Dt)	1	1828,5	2,4309	0,0169
Cr x St	2	1288,1	1,7125	0,0461
Cr x E	2	1794	2,385	0,0022
Cr x Dt	2	1534,5	2,04	0,0147
St x E	1	595,78	0,79207	0,5968
St x Dt	1	691,31	0,91906	0,5037
E x Dt	1	1055,2	1,4029	0,1952
Cr x St x E	2	734,34	0,97627	0,4742
Cr x St x Dt	2	1185,4	1,576	0,0761
Cr x E x Dt	2	733,46	0,9751	0,4781
St x E x Dt	1	416,57	0,55381	0,8104
Cr x St x E x Dt	2	722,67	0,96075	0,4936
Resíduos	36	752,19		
Total	59			

Tabela 6 - Testes pareados (pair-wise tests) da PERMANOVA para estrutura da comunidade de Copepoda. Fatores Estações (S1 e S2), Estratos (superfície e subsuperfície) e Período (diurno e noturno) em função do fator Campanha (C1, C2 e C3) no Arquipélago de São Pedro e São Paulo. Valores de F significativos ($p < 0,05$) em negrito.

Estação				
<i>Grupos</i>	<i>S1</i>		<i>S2</i>	
	<i>t</i>	<i>P(MC)</i>	<i>t</i>	<i>P(MC)</i>
C1, C2	2,6796	0,0016	2,1459	0,0035
C1, C3	2,84	0,0005	2,6126	0,0005
C2, C3	2,2464	0,0027	1,542	0,0443

Estrato				
<i>Grupos</i>	<i>Superfície</i>		<i>Subsuperfície</i>	
	<i>t</i>	<i>P(MC)</i>	<i>t</i>	<i>P(MC)</i>
C1, C2	2,2574	0,0017	2,3871	0,004
C1, C3	2,2557	0,0006	3,3434	0,0009
C2, C3	1,4333	0,0676	2,1839	0,0049

Horário				
<i>Grupos</i>	<i>Diurno</i>		<i>Noturno</i>	
	<i>t</i>	<i>P(MC)</i>	<i>t</i>	<i>P(MC)</i>
C1, C2	2,2401	0,0032	2,7166	0,0003
C1, C3	2,9442	0,0005	2,4834	0,0005
C2, C3	1,6476	0,0239	2,2854	0,0027

Tabela 7 - Testes pareados (pair-wise tests) da PERMANOVA para estrutura da comunidade de Copepoda. Fator Campanha (C1, C2 e C3) em função dos fatores Estações (S1 e S2), Estratos (superfície e Subsuperfície) e Período (diurno e noturno) no Arquipélago de São Pedro e São Paulo. Valores de F significativos ($p < 0,05$) em negrito.

<i>Grupos</i>	C1		C2		C3	
	<i>t</i>	<i>P(MC)</i>	<i>t</i>	<i>P(MC)</i>	<i>t</i>	<i>P(MC)</i>
S1, S2	0,9917	0,4149	1,4125	0,0857	1,2321	0,1755
Superfície, Subsuperfície	1,4624	0,0809	1,4743	0,0586	2,8203	0,0006
Diurno, Noturno	1,7981	0,0191	1,2235	0,1939	1,4191	0,0761

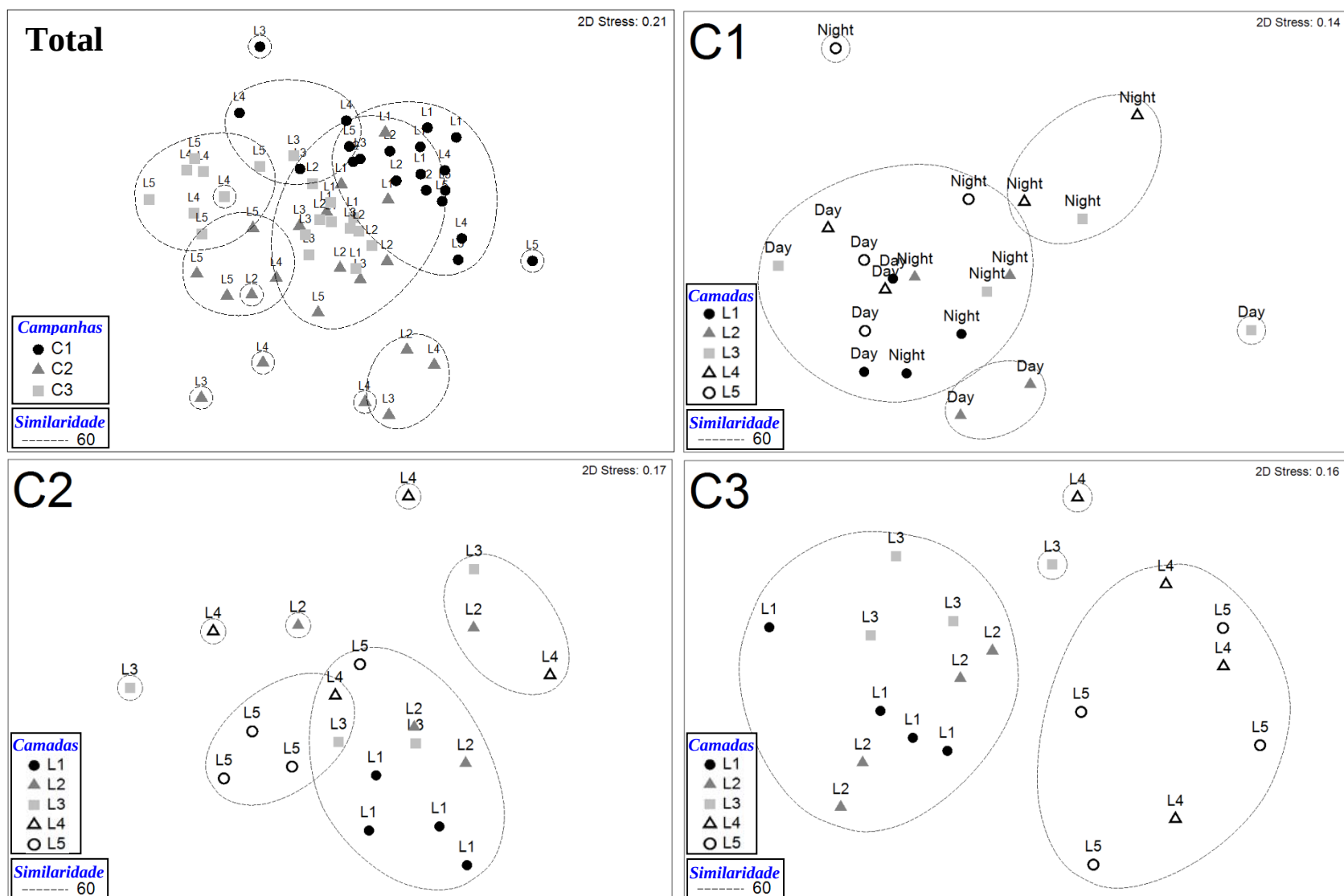


Figura 5 - MDS total e por campanha das amostras coletadas durante as campanhas C1, C2 e C3 no Arquipélago de São Pedro e São Paulo.

DISCUSSÃO

A distribuição vertical dos Copepoda epipelágicos no Arquipélago de São Pedro e São Paulo demonstrou grande variabilidade ao longo das diferentes campanhas realizadas, estando fortemente associada com a estrutura vertical de densidade induzida pela variação de temperatura. Confirma-se assim que a termoclina tem importante papel na biologia e ecologia dos organismos planctônicos, uma vez que pode atuar como uma barreira, afetando a distribuição vertical de diversas espécies (Wickstead, 1976; Williams & Conway, 1980; Paffenhöfer & Mazzocchi, 2003).

Harvey et al. (2009) destaca também a temperatura como principal fator físico que limita a distribuição das espécies, separando-as acima e abaixo da termoclina. Longhurst & Pauly (1987) relataram a presença de grupos de diferentes espécies distribuídos nas diferentes camadas no plano vertical delimitado pela termoclina. Os ambientes tropicais têm como uma de suas principais características a presença de uma termoclina permanente, também chamada de termoclina tropical (Reygondeau & Beaugrand, 2011). A porção superior do oceano delimitada por essa termoclina, a camada de mistura, pode ser considerada como uma região quase homogênea (Kara et al., 2000).

No ASPSP, diversos autores apontam a presença de uma termoclina permanente, que se inicia próximo aos 50-55 m (Travassos et al., 1999; Macedo et al., 2009; Travassos et al., 2009). Essa condição de estabilidade da termoclina tem grande importância na estratificação da coluna d'água, como observado no presente estudo, com a base da camada de mistura formada pelas camadas L1, L2 e L3, criando assim um ambiente homogêneo acima dos 60 m de profundidade. Em alguns momentos, a camada L3 atua como uma camada intermediária. Wickstead (1976) destacou que muitas vezes a mudança vertical de uma comunidade para outra, em diferentes massas d'água, ocorre de maneira gradual.

A densidade máxima dos Copepoda em regiões oceânicas tropicais e subtropicais varia amplamente (Paffenhöfer & Mazzocchi, 2003). Alguns estudos sugerem valores mais elevados na superfície, com uma redução com a profundidade (Shimode et al., 2006; Brugnano et al., 2010). Böttger-Schnack (1996) e Roman & Gauzens (1997) observaram um aumento da abundância da superfície aos 40-50 m, seguido de uma redução até os 100 m. Longhurst (1985) destaca em seu estudo a ocorrência de ambos os padrões, assim como observado no presente estudo. Destaca-se que apesar dessas variações, os valores mais elevados no ASPSP ocorreram acima da

termoclina, como observado por diversos autores em outros estudos (Mullin & Brooks, 1976; Gray & Kingsford, 2003).

Apesar de incrementos na densidade zooplancônica na região epipelágica durante o período noturno são esperados devido à migração vertical diária dos organismos (Hays et al., 2001; Raybaud et al., 2008), isso não foi observado para o ASPSP. Paffenhöfer & Mazzocchi (2003), trabalhando no mar do Caribe, não encontraram diferenças significativas entre perfis diurnos e noturnos, e atribuíram esses resultados a inexistência de uma migração vertical acentuada. Diversos autores destacam que a combinação de fatores como o aprisionamento do zooplâncton migratório e um aumento da pressão predatória tende a reduzir a biomassa e abundância da comunidade noturna em regiões oceânicas de topografia abrupta (Genin et al., 1994; Haury et al., 2000; Hunt & Pakhomov, 2003). Esse efeito do aumento da predação pode inclusive causar alterações nos padrões de migração de algumas espécies, levando às chamadas “migrações em cascata” (Bollens et al., 2011), quando as migrações que ocorrem em um nível trófico afetam o nível seguinte, afetando toda a teia trófica.

Em termos de densidade total, as diferenças observadas entre as amostras de superfície (camada de mistura) e as demais amostras no período diurno, além das diferenças observadas tanto quando consideradas as três campanhas juntas, quanto para a C1 e C3 separadamente, corroboram o efeito da termoclina como uma barreira (Williams & Conway, 1980), separando duas comunidades, como destacado anteriormente. Essa separação entre as camadas superior e inferior no ambiente epipelágico também foi observado por Paffenhöfer & Mazzocchi (2003) estudando a comunidade da região ao largo das Bermudas. No período noturno, a ausência de diferenças de densidade entre as camadas sugere uma homogeneização da coluna d'água acima dos 100 m nesse período, o que pode estar relacionado à pressão predatória como citado anteriormente. Outra possível explicação está relacionada, tanto à migração de espécies de águas de maior profundidade em direção ao ambiente epipelágico no período noturno, quanto movimentos descendentes de espécies de superfície, contribuindo com essa homogeneização (Longhurst, 1985).

A migração vertical diária afeta tanto a densidade quanto a composição da comunidade de Copepoda, sendo possível identificar espécies indicadoras, como as dos gêneros *Lucicutia* e *Pleuromamma*, que são indicadoras do período noturno. Chen (1986) afirma que espécies de *Pleuromamma* (*P. gracilis* e *P. abdominalis*) residem abaixo dos 200 m no período diurno e ascendem acima dos 100 m à noite. Ambler &

Miller (1987) destaca ainda *P. xiphias*, espécie que também ocorre acima dos 100 m exclusivamente em amostras noturnas. As quatro espécies de *Pleuromamma* observadas no ASPSP são consideradas as principais espécies do gênero no Atlântico (Buskey et al., 1989), e se destacam por seus comportamentos fortemente migratórios (Roe, 1984).

Outro gênero de grande relevância nos oceanos tropical e subtropical é *Clausocalanus*, por apresentar espécies de elevada abundância (Peralba & Mazzocchi, 2004). *C. furcatus* é considerado o Calanoida mais comum nesses oceanos (Webber & Roff, 1995), e essa dominância também foi observada no ASPSP. Estudos apontam a ocorrência da espécie entre 0-100 m (Schnack-Schiel et al., 2010), entretanto alguns autores destacam que as populações desta espécie concentram-se acima da termoclina, até os 50 m ao longo de todo o dia (Paffenhöfer & Mazzocchi, 2003; Peralba & Mazzocchi, 2004). Esta espécie ocorreu em todas as camadas, entretanto observou-se uma clara redução de densidade nas camadas L4 e L5 em relação às amostras coletadas abaixo da camada de mistura, apresentando a WMD em torno dos 30 m. Assim como *C. furcatus*, *C. mastigophorus* também ocorre preferencialmente nas camadas mais superficiais, enquanto que *C. arcuicornis*, *C. parapergens*, *C. paululus* e *C. pergens* ocorrem em camadas de água mais fria, abaixo da termoclina, evitando as águas quentes superficiais (Schnack-Schiel et al., 2010).

Outra importante espécie verificada no presente estudo é *Oithona plumifera*. Sua ampla distribuição ao longo de toda a coluna d'água em ambos horários é justificada pelo fato de ser considerada como espécie não migrante (Zalkina, 1970). Paffenhöfer & Mazzocchi (2003) estudando também os primeiros 100 m da coluna d'água, observaram esse mesmo padrão. Wiggert et al. (2005) destacam *O. plumifera* como uma das espécies tropicais mais proeminentes, juntamente com *Clausocalanus furcatus*.

Os oceanos tropical e subtropical abrigam o maior número de espécies zooplancônicas de todos os oceanos, entretanto, a maioria das espécies epipelágicas é bastante rara (Piontkovski et al., 2003; Lo et al., 2004). Dos 131 taxa identificados no presente estudo, apenas 32 estiveram presentes em mais de 20% das amostras. Em comparação aos demais estudos com a comunidade de Copepoda desenvolvidos no ASPSP (García-Díaz et al., 2009; Macedo-Soares et al., 2009; Melo et al., 2012), o presente estudo eleva em 57 o número de espécies que haviam sido registrados até então para a área. Destaca-se, dessa forma, a importância destas investigações de distribuição vertical para a ampliação do conhecimento da biodiversidade em regiões tropicais.

Outro importante fator a ser destacado, é que as espécies numericamente relevantes nesses ambientes (0-100 m), como os Calanidae, Clausocalanidae, Paracalanidae, Oithonidae e Oncaeidae (Nishikawa et al., 2007), são consideradas “não-migradoras” (Kouwenberg, 1994). Ambler & Miller (1987) ressaltam que as espécies que apresentam o máximo de densidade acima dos 100 m, habitualmente não apresentam migração vertical diária ou ontogenética.

Dessa forma, os valores de *WMD* calculados para as principais espécies geram pouca informação sobre padrões migratórios na camada epipelágica, porém, contribuem para incrementar o conhecimento sobre a ecologia dessas espécies. Por se tratarem de espécies herbívoras, elas também apresentam sua distribuição afetada pelo acoplamento termoclina/produtividade (Pennington et al., 2006), que as mantêm na porção superior da camada de mistura (Longhurst, 2007). Outro importante fator destacado por Hays et al. (2001), estudando a biomassa de diferentes classes de tamanho, é que a migração diária ocorre principalmente nos animais maiores ($> 0,5$ mm), uma vez que são mais susceptíveis a predadores visuais. Assim, uma fração da comunidade coletada no presente estudo apresenta pouca ou nenhuma migração, uma vez que amostragens realizadas com malha de rede de 200 μ m capturam eficientemente animais entre 0,2-10 mm (Postel et al., 2000).

Algumas espécies, apesar de raras, estiveram relacionadas com as camadas L4 e L5 (Tabela 1), sugerindo movimentos migratórios de águas mais profundas em direção à região epipelágica. Dentre estas, destacaram-se os Calanoida da família Scolecithrichidae – com exceção de *Scolecithrix danae*, que possui uma distribuição similar a dos herbívoros (Longhurst, 1985) –, dos gêneros *Haloptilus* e *Heterorhabdus*, além de *Clausocalanus arcuicornis*, *Clausocalanus parapergens*, *Clausocalanus paululus*, *Ctenocalanus vanus*, *Arietellus aculeatus*, *Augaptilus longicaudatus*, *Euchirella pulchra*, *Euchirella amoena*, *Gaetanus minor*, *Centropages gracilis*, *Candacia bipinnata* e *Candacia varicans*. Destacam-se também os Cyclopoida da família Sapphirinidae e *Conaea* sp.1, além dos Harpacticoida *Distiocus minor* e *Clytemnestra scutellata*, e do Mormonilloida *Mormonilla phasma*.

A família Scolecithrichidae esteve representada pelas espécies *Scaphocalanus curtus*, que ocorreu acima de 100 m apenas no período noturno (Björnberg, 1981) e esteve presente apenas abaixo da termoclina, como observado por Chen (1986); *Scolecithricella* sp.1, que é considerado um gênero migrador (Brugnano et al., 2012);

Scolecitrichopsis ctenopus e *Scolecithrix bradyi* são espécies tipicamente mesopelágicas (Bradford-Grieve et al., 1999).

As espécies de *Haloptilus* foram observadas apenas abaixo dos 60 m, tanto nas amostras diurnas quanto noturnas, como relatado por Chen (1986) e Paffenhöfer & Mazzocchi (2003) em estudos nas regiões tropical e subtropical. O gênero *Heterorhabdus* também ocorreu abaixo dessas camadas, como descrito por Bradford-Grieve et al. (1999).

Chae & Nishida (1995) definem o gênero *Sapphirina* como epipelágico inferior, com profundidades médias principalmente abaixo da camada de mistura (entre 50 e 100 m) tanto de dia quanto à noite. As demais espécies exclusivas das camadas L4 e L5 são relacionadas tipicamente ao ambiente mesopelágico, ocorrendo acima dos 100 m apenas no período noturno (Bradford-Grieve et al., 1999), o que demonstra um padrão claro de migração.

Uma atenção especial deve ser dada a ordem Mormonilloida. Shimode et al. (2006) observaram que *Mormonilla phasma* não foi coletada em camadas acima dos 100 m, e que sua maior frequência ocorre entre 200 e 1000 m. O registro dessa espécie em águas tão rasas no ASPSP (60-100 m), indica algum tipo de ressurgência orográfica, ou “pulsos” de ressurgência na área, provocado pela interação das correntes com a topografia abrupta, conforme destacado por Araujo & Cintra (2009).

Os resultados obtidos sugerem que as medidas de riqueza e diversidade de espécies também são fortemente influenciadas pela profundidade. A distribuição horizontal do plâncton nos oceanos é praticamente livre de barreiras, e muitas espécies oceânicas possuem uma ampla variação latitudinal (Schnack-Schiel et al., 2010), entretanto diversos autores destacam que a variação vertical é a principal forma de criação de nichos em ambientes oceânicos (McGowan & Walker, 1979; Ambler & Miller, 1987). Piontkovski et al. (2003) destacam que no Atlântico equatorial, tropical e subtropical a diversidade dos Copepoda aumenta até os 200 m. Lo et al. (2004) e Brugnano et al. (2010) também observaram um aumento da diversidade com o aumento da profundidade, e sugerem que os valores mais baixos ocorrem devido às altas abundâncias observadas na porção superior, enquanto que os valores mais elevados ocorrem em função da sobreposição de espécies neríticas e pelágicas intermediárias.

Os processos físicos, químicos e biológicos que afetam o zooplâncton ocorrem em diferentes escalas temporal e espacial (Skjoldal et al., 2000). No presente estudo, variações na comunidade puderam ser observadas em longa ($C1 \neq C2$ e $C3$, variação

temporal de 1 ano e 3 meses) e curta ($C2 \neq C3$, variação temporal de 1 semana) escalas de tempo, destacando uma grande instabilidade temporal no arquipélago.

Webber & Roff (1995) destacaram a ausência de uma variabilidade sazonal marcante na comunidade de Copepoda de áreas oceânicas tropicais, devido à estabilidade desses ambientes, caracterizados por pequenas variações dos parâmetros físicos e químicos. Os autores destacam que essa variabilidade é típica de ambientes com pouca ou nenhuma influência de fatores externos, entretanto, em regiões com topografia abrupta, como montes submarinos e ilhas, ocorrem alterações na hidrodinâmica local, influenciando consequentemente a estrutura das comunidades (Boehlert & Genin, 1987; Rogers, 1994; Genin, 2004), como destacado por Macedo-Soares et al. (2012) e Melo et al. (no prelo), no ASPSP.

Mudanças de curto prazo na distribuição vertical dos organismos zooplancônicos podem estar relacionadas tanto ao comportamento dos organismos, como migrações diárias, ontogenéticas ou sazonais, quanto a fatores exógenos, como as forçantes físicas (Andersen et al., 2001). Regiões com grandes variações na topografia são consideradas zonas de amplificação de diversos processos físicos, afetando consequentemente a estrutura da comunidade (Navatov & Ozmidov, 1988; Lueck & Mudge, 1997; Genin, 2004). Dessa forma, em regiões com este tipo de morfologia, variações em curta escala são, de maneira geral, comumente observadas. Essas variações em curta escala foram destacadas por Melo et al. (2012) estudando o zooplâncton superficial do ASPSP (aprox. 1-2 m), no qual destacaram variações na comunidade em intervalos inferiores a uma semana. Rippingale & Hodgkin (1974) também afirmam que mudanças na dinâmica da comunidade e na composição das espécies podem ocorrer em escalas menores que uma semana.

Além de demonstrar a elevada biodiversidade dos Copepoda epipelágicos no ASPSP, este trabalho destaca a importante variabilidade temporal que é observada na estrutura da comunidade nessa região e descreve os padrões de distribuição vertical das principais espécies. Esses resultados também destacam a necessidade de investigações mais detalhadas da comunidade de Copepoda, aliado a observações da estrutura física e química do ambiente de maneira simultânea.

AGRADECIMENTOS

Ao CNPq, pelo financiamento do projeto desenvolvido no ASPSP (CNPq 557150/2009-4) e pela bolsa de doutorado concedida ao autor PAMCM (#140219/2009-9). À Marinha do Brasil, pelo apoio para as coletas no ASPSP. Ao Dr. P. J. P. Santos e Dr. J. F. Souza-Filho pelas sugestões em relação às análises estatísticas.

REFERÊNCIAS

- AMBLER, J.W.; MILLER, C.B. 1987. Vertical habitat-partitioning by copepodites and adults of subtropical oceanic copepods. *Marine Biology*, v. 94, p. 561-577.
- ANDERSEN, V.; NIVAL, P.; CAPARROY, P.; GUBANOVA, A. 2001. Zooplankton Community During the Transition from Spring Bloom to Oligotrophy in the Open NW Mediterranean and Effects of Wind Events. 1. Abundance and Specific Composition. *Journal of Plankton Research*, v. 23, p. 227-242.
- ANDERSON, M.J. 2001. A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral Ecology*, v. 26, p. 32-46.
- ANGEL, M.V. 1985. *Vertical migrations in the oceanic realm: possible causes and probable effects*. In: Rankin, M.A. (Ed.). *Migration: Mechanisms and Adaptive Significance*. Port Aransas: Department of Zoology, University of Texas, v. Supplement 27. p. 45-70.
- ANGEL, M.V. 1993. Biodiversity of the pelagic ocean. *Conservation Biology*, v. 7, p. 760-772.
- ARAÚJO, M.; CINTRA, M. 2009. *Modelagem matemática da circulação oceânica na região equatorial do Arquipélago de São Pedro e São Paulo*. In: Hazin, F.H.V. (Ed.). *O Arquipélago de São Pedro e São Paulo: 10 anos de Estação Científica*. Brasília: SECIRM p. 107-114.
- BJÖRNBERG, T.K.S. 1981. *Copepoda*. In: Boltovskoy, D. (Ed.). *Atlas del zooplankton del Atlántico Sudoccidental y métodos de trabajo con el zooplankton marino*. Mar del Plata: INIDEP p. 587-680.
- BOEHLERT, G.W.; GENIN, A. 1987. *A review of the effects of seamounts on biological processes*. In: Keating, B.H.; Fryer, P.; Batiza, R.; Boehlert, G.W. (Ed.). *Seamounts Islands and Atolls: American Geophysical Union Washington* p. 319-334.
- BOLLENS, S.M.; FROST, B.W. 1989. Predator-induced diet vertical migration in a planktonic copepod. *Journal of Plankton Research*, v. 11, p. 1047-1065.
- BOLLENS, S.M.; ROLLWAGEN-BOLLENS, G.; QUENETTE, J.A.; BOCHDANSKY, A.B. 2011. Cascading migrations and implications for vertical fluxes in pelagic ecosystems. *Journal of Plankton Research*, v. 33, p. 349-355.
- BÖTTGER-SCHNACK, R. 1996. Vertical structure of small metazoan plankton, especially noncalanoid copepods. I. Deep Arabian Sea. *Journal of Plankton Research*, v. 18, p. 1073-1101.
- BOURDILLON, A. 1989. Les repères spatiaux et temporels des migrations verticales journalières du plancton. *Océanis*, v. 15, p. 83-113.
- BRADFORD-GRIEVE, J.M.; MARKHASEVA, E.L.; ROCHA, C.E.F.; ABIAHY, B. 1999. *Copepoda*. In: Boltovskoy, D. (Ed.). *South Atlantic Zooplankton*. Leiden: Backhuys Publishers, v. 2. p. 869-1098.
- BRANDÃO, M.; KOETTKER, A.; FREIRE, A. 2013. Distribution of decapod larvae in the surface layer of an isolated equatorial oceanic archipelago: the cases of benthic *Grapsus grapsus* (Brachyura: Grapsidae) and pelagic *Sergestes edwardsi* (Dendrobranchiata: Sergestidae). *Helgoland Marine Research*, v. 67, p. 1-11.
- BRANDÃO, M.C.; KOETTKER, A.G.; FREIRE, A.S. 2012. Abundance and composition of decapod larvae at Saint Paul's Rocks (equatorial Atlantic). *Marine Ecology*, v. internet, p. 1-15.
- BRUGNANO, C.; BERGAMASCO, A.; GRANATA, A.; GUGLIELMO, L.; ZAGAMI, G. 2010. Spatial distribution and community structure of copepods in a central Mediterranean key region (Egadi Islands—Sicily Channel). *Journal of Marine Systems*, v. 81, p. 312-322.

- BRUGNANO, C.; GRANATA, A.; GUGLIELMO, L.; ZAGAMI, G. 2012. Spring diel vertical distribution of copepod abundances and diversity in the open Central Tyrrhenian Sea (Western Mediterranean). *Journal of Marine Systems*, v. 105–108, p. 207-220.
- BUSKEY, E.J.; BAKER, K.S.; SMITH, R.C.; SWIFT, E. 1989. Photosensitivity of the oceanic copepods *Pleuromamma gracilis* and *Pleuromamma xiphias* and its relationship to light penetration and daytime depth distribution *Marine Ecology Progress Series*, v. 55, p. 207-216.
- CHAE, J.; NISHIDA, S. 1995. Vertical distribution and diel migration in the iridescent copepods of the family Sapphirinidae: a unique example of reverse migration? *Marine Ecology Progress Series*, v. 119, p. 111-124.
- CHEN, Y.-Q. 1986. The vertical distribution of some pelagic copepods in the Eastern Tropical Pacific. *CalCOFI Reports*, v. 27, p. 205-227.
- CUMMINGS, J.A. 1984. Habitat dimensions of calanoid copepods in the western Gulf of Mexico. *Journal of Marine Research*, v. 42, p. 163-188.
- DUFRENE, M.; LEGENDRE, P. 1977. Species Assemblages and Indicator Species: The Need for a Flexible Asymmetrical Approach. *Ecological Monographs*, v. 67, p. 345-366.
- FEITOZA, B.M.; ROCHA, L.A.; LUIZ-JUNIOR, O.J.; FLOETER, S.R.; GASPARINI, J.L. 2003. Reef fishes of St. Paul's Rocks: new records and notes on biology and zoogeography. *Aqua, Journal of Ichthyology and Aquatic Biology*, v. 7, p. 61-82.
- GALLIENNE, C.P.; ROBINS, D.B. 2001. Is *Oithona* the most important copepod in the world's oceans? *Journal of Plankton Research*, v. 23, p. 1421-1432.
- GARCÍA-DÍAZ, X.F.; GUSMÃO, L.M.O.; NEUMANN-LEITÃO, S. 2009. Biodiversidade e dinâmica espaço-temporal do zooplâncton. *O arquipélago de São Pedro e São Paulo: 10 anos de estação científica*. Hazin, F.H.V. Brasília: SECIRM: 138-147 p.
- GENIN, A. 2004. Bio-physical coupling in the formation of zooplankton and fish aggregations over abrupt topographies. *Journal of Marine Systems*, v. 50, p. 3-20.
- GENIN, A.; GREENE, C.; HAURY, L.; WIEBE, P.; GAL, G.; KAARTVEDT, S.; MEIR, E.; FEY, C.; DAWSON, J. 1994. Zooplankton patch dynamics: daily gap formation over abrupt topography. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, v. 41, p. 941-951.
- GRAY, C.A.; KINGSFORD, M.J. 2003. Variability in thermocline depth and strength, and relationships with vertical distributions of fish larvae and mesozooplankton in dynamic coastal waters. *Marine Ecology Progress Series*, v. 247, p. 211-224.
- HANEY, J.F. 1988. Diel Patterns of Zooplankton Behavior. *Bulletin of Marine Science*, v. 43, p. 583-603.
- HARVEY, M.; GALBRAITH, P.S.; DESCROIX, A. 2009. Vertical distribution and diel migration of macrozooplankton in the St. Lawrence marine system (Canada) in relation with the cold intermediate layer thermal properties. *Progress In Oceanography*, v. 80, p. 1-21.
- HAURY, L.; FEY, C.; NEWLAND, C.; GENIN, A. 2000. Zooplankton distribution around four eastern North Pacific seamounts. *Progress In Oceanography*, v. 45, p. 69-105.
- HAURY, L.R.; YAMAZAKI, H.; ITSWEIRE, E.C. 1990. Effects of turbulent shear flow on zooplankton distribution. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, v. 37, p. 447-461.
- HAYS, G.C.; HARRIS, R.P.; HEAD, R.N. 2001. Diel changes in the near-surface biomass of zooplankton and the carbon content of vertical migrants. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, v. 48, p. 1063-1068.
- HAZIN, F.H.V.; VIANA, D.; PINHEIRO, P.; FISCHER, A.; MACENA, B.C.L.; VERAS, D.; OLIVEIRA, P.G.V.; CARVALHO, F.; VASKE JR., T.; BRANCO, I. 2009. *Ecologia dos grandes peixes pelágicos*. In: Hazin, F.H.V. (Ed.). *O arquipélago de São Pedro e São Paulo: 10 anos de estação científica*. Brasília: SECIRM p. 227-234.
- HUNT, B.P.V.; PAKHOMOV, E.A. 2003. Mesozooplankton interactions with the shelf around the sub-Antarctic Prince Edward Islands archipelago. *Journal of Plankton Research*, v. 25, p. 885-904.

- KARA, A.B.; ROCHFORD, P.A.; HURLBURT, H.E. 2000. An optimal definition for ocean mixed layer depth. *Journal of Geophysical Research*, v. 105, p. 16803-16821.
- KOENING, M.L.; OLIVEIRA, M.S.D. 2009. *Estrutura da comunidade fitoplanctônica*. In: Hazin, F.H.V. (Ed.). O Arquipélago de São Pedro e São Paulo: 10 anos de Estação Científica. Brasília: SECIRM p. 116-127.
- KOETTKER, A.G.; FREIRE, A.S.; SUMIDA, P.Y.G. 2010. Temporal, diel and spatial variability of decapod larvae from St Paul's Rocks, an equatorial oceanic island of Brazil. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, v. 90, p. 1227-1239.
- KOUWENBERG, J.H.M. 1994. Copepod Distribution in Relation to Seasonal Hydrographics and Spatial Structure in the North-western Mediterranean (Golfe du Lion). *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, v. 38, p. 69-90.
- LO, W.-T.; SHIH, C.-T.; HWANG, J.-S. 2004. Diel vertical migration of the planktonic copepods at an upwelling station north of Taiwan, western North Pacific. *Journal of Plankton Research*, v. 26, p. 89-97.
- LONGHURST, A.; WILLIAMS, R. 1979. Materials for plankton modelling: Vertical distribution of Atlantic zooplankton in summer. *Journal of Plankton Research*, v. 1, p. 1-28.
- LONGHURST, A.R. 1985. Relationship between diversity and the vertical structure of the upper ocean. *Deep Sea Research Part A. Oceanographic Research Papers*, v. 32, p. 1535-1570.
- LONGHURST, A.R. 2007. *Chapter 3 - Fronts and Pycnoclines: Ecological Discontinuities*. In: (Ed.). Ecological Geography of the Sea (Second Edition). Burlington: Academic Press p. 35-49.
- LONGHURST, A.R.; PAULY, D. 1987. *Ecology of Tropical Oceans*. San Diego: Academic Press, 407 p.
- LUECK, R.G.; MUDGE, T.D. 1997. Topographically induced mixing around a shallow seamount. *Science*, v. 276, p. 1831-1833.
- MACEDO-SOARES, L.C.P.; FREIRE, A.S.; KOETTKER, A.G.; MENEZES, B.S.; FERNÁNDEZ, D.B.; BRANDÃO, M.C. 2009. *Zooplâncton*. In: Hazin, F.H.V. (Ed.). O arquipélago de São Pedro e São Paulo: 10 anos de estação científica. Brasília: SECIRM p. 128-137.
- MACEDO-SOARES, L.C.P.; FREIRE, A.S.; MUELBERT, J.H. 2012. Small-scale spatial and temporal variability of larval fish assemblages at an isolated oceanic island. *Marine Ecology Progress Series*, v. 444, p. 207-222.
- MACEDO, S.J.; FLORES-MONTES, M.J.; COSTA, C.M.P. 2009. *Hidrologia*. In: Hazin, F.H.V. (Ed.). O arquipélago de São Pedro e São Paulo: 10 anos de estação científica. Brasília: SECIRM p. 100-105.
- MCARDLE, B.H.; ANDERSON, M.J. 2001. Fitting multivariate models to community data: comment on distance-based redundancy analysis. *Ecology*, v. 82, p. 290-297.
- MCGOWAN, J.A.; WALKER, P.W. 1979. Structure in the Copepod Community of the North Pacific Central Gyre. *Ecological Monographs*, v. 49, p. 195-226.
- MELO, P.A.M.C. 2009. *Dinâmica em microescala do mesozooplâncton do Arquipélago de São Pedro e São Paulo – NE, Brasil*. Dissertação de Mestrado Oceanografia, Universidade Federal de Pernambuco, Recife. 50 p.
- MELO, P.A.M.C.; DIAZ, X.F.G.; MACEDO, S.J.D.; NEUMANN-LEITÃO, S. 2012. Diurnal and spatial variation of the mesozooplankton community in the Saint Peter and Saint Paul Archipelago, Equatorial Atlantic. *Marine Biodiversity Records*, v. 5, p. 1-14.
- MULLIN, M.M.; BROOKS, E.R. 1976. Some consequences of distributional heterogeneity of phytoplankton and zooplankton. *Limnology and Oceanography*, v. 21, p. 784-796.
- NAVATOV, U.N.; OZMIDOV, R.V. 1988. A study of turbulence over underwater mounts in the Atlantic Ocean. *Oceanology*, v. 28, p. 210-217.
- NISHIKAWA, J.; MATSUURA, H.; CASTILLO, L.V.; CAMPOS, W.L.; NISHIDA, S. 2007. Biomass, vertical distribution and community structure of mesozooplankton in the Sulu Sea and its adjacent waters. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, v. 54, p. 114-130.
- PAFFENHÖFER, G.-A.; MAZZOCCHI, M.G. 2003. Vertical distribution of subtropical epiplanktonic copepods. *Journal of Plankton Research*, v. 25, p. 1139-1156.

- PENNINGTON, J.T.; MAHONEY, K.L.; KUWAHARA, V.S.; KOLBER, D.D.; CALIENES, R.; CHAVEZ, F.P. 2006. Primary production in the eastern tropical Pacific: A review. *Progress In Oceanography*, v. 69, p. 285-317.
- PERALBA, À.; MAZZOCCHI, M.G. 2004. Vertical and seasonal distribution of eight *Clausocalanus* species (Copepoda: Calanoida) in oligotrophic waters. *ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil*, v. 61, p. 645-653.
- PIELOU, E.C. 1977. *Mathematical ecology*. New York: Wiley, 385 p.
- PINHEIRO, P.B. 2004. *Biologia do peixe-rei, Elagatis bipinnulatus (Quoy e Gaimard, 1824) capturado na zona econômica exclusiva (ZEE) do nordeste do Brasil*. Dissertação de Mestrado Oceanografia, Universidade Federal de Pernambuco, Recife. 62 p.
- PIONTKOVSKI, S.A.; LANDRY, M.R.; FINENKO, Z.Z.; KOVALEV, A.V.; WILLIAMS, R.; GALLIENNE, C.P.; MISHONOV, A.V.; SKRYABIN, V.A.; TOKAREV, Y.N.; NIKOLSKY, V.N. 2003. Plankton communities of the South Atlantic anticyclonic gyre. *Oceanologica Acta*, v. 26, p. 255-268.
- POSTEL, L.; FOCK, H.; HAGEN, W. 2000. *Biomass and Abundance*. In: Harris, R.P.; Wiebe, P.H.; Lens, J.; Skjoldal, H.R.; Huntley, M. (Ed.). ICES Zooplankton Methodology Manual. London: Academic Press p. 83-192.
- PUGH, P.R.; BOXSHALL, G.A. 1984. The small-scale distribution of plankton at a shelf station off the northwest African coast. *Continental Shelf Research*, v. 3, p. 399-423.
- RAYBAUD, V.; NIVAL, P.; MOUSSEAU, L.; GUBANOVA, A.; ALTUKHOV, D.; KHVOROV, S.; IBAAÑEZ, F.; ANDERSEN, V. 2008. Short term changes in zooplankton community during the summer-autumn transition in the open NW Mediterranean Sea: species composition, abundance and diversity. *Biogeosciences Discuss*, v. 5, p. 1765-1782.
- REYGONDEAU, G.; BEAUGRAND, G. 2011. Water column stability and *Calanus finmarchicus*. *Journal of Plankton Research*, v. 33, p. 119-136.
- RIPPINGALE, R.J.; HODGKIN, E.P. 1974. Population growth of a copepod *Gladioferens imparipes* Thomson. *Australian Journal of Marine and Freshwater Research*, v. 25, p. 351-360.
- ROE, H.S.J. 1984. The diel migrations and distributions within a mesopelagic community in the north east Atlantic. 4. The Copepods. *Progress in Oceanography*, v. 13, p. 353-388.
- ROGERS, A.D. 1994. The biology of seamounts. *Advances in Marine Biology*, v. 30, p. 305-350.
- ROMAN, M.R.; GAUZENS, A.L. 1997. Copepod grazing in the equatorial Pacific. *Limnology and Oceanography*, v. 42, p. 613-622.
- SCHNACK-SCHIEL, S.B.; MIZDALSKI, E.; CORNILS, A. 2010. Copepod abundance and species composition in the Eastern subtropical/tropical Atlantic. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, v. 57, p. 2064-2075.
- SHANNON, C.E. 1948. A mathematical theory of communication. *Bell System Technical Journal*, v. 27, p. 379-423.
- SHIMODE, S.; TODA, T.; KIKUCHI, T. 2006. Spatio-temporal changes in diversity and community structure of planktonic copepods in Sagami Bay, Japan. *Marine Biology*, v. 148, p. 581-597.
- SKJOLDAL, H.R.; WIEBE, P.H.; FOOTE, K.G. 2000. *Sampling and experimental design*. In: Roger, H.; Peter, W.; Jürgen, L.; Hein Rune, S.; Mark, H. (Ed.). ICES Zooplankton Methodology Manual. London: Academic Press p. 33-53.
- STRAMMA, L. 1991. Geostrophic transport of the South Equatorial Current in the Atlantic. *Journal of Marine Research*, v. 49, p. 281-294.
- TIBURCIO, A.S.X.D.S.; KOENING, M.L.; MACÊDO, S.J.D.; MELO, P.A.M.C. 2011. A comunidade microfítotoplanctônica do Arquipélago de São Pedro e São Paulo (Atlântico Norte-Equatorial): variação diurna e espacial. *Biota Neotropica*, v. 11, p. 203-215.
- TRAVASSOS, P.; HAZIN, F.H.V.; ZAGAGLIA, J.R.; ADVINCULA, R.; SCHOBER, J. 1999. Thermohaline structure around seamounts and islands off North-Eastern Brazil. *Archive of Fishery and Marine Research*, v. 47, p. 211-222.

TRAVASSOS, P.; PEREIRA, A.D.A.; TOLOTTI, M.T. 2009. *Comportamento da Albacora laje Thunnus albacares (BONNATERRE, 1788)*. In: Hazin, F.H.V. (Ed.). O arquipélago de São Pedro e São Paulo: 10 anos de estação científica. Brasília: SECIRM p. 234-243.

VASKE JR., T.; LESSA, R.P.; NÓBREGA, M.; MONTEALEGRE-QUIJANO, S.; MARCANTE SANTANA, F.; BEZERRA JR., J.L. 2005. A checklist of fishes from Saint Peter and Saint Paul Archipelago, Brazil. *Journal of Applied Ichthyology*, v. 21, p. 75-79.

WEBBER, M.K.; ROFF, J.C. 1995. Annual structure of the copepod community and its associated pelagic environment off Discovery Bay, Jamaica. *Marine Biology*, v. 123, p. 467-479.

WICKSTEAD, J.H. 1976. *Marine zooplankton*. London: Edward Arnold, 64 p.

WIGGERT, J.D.; HASKELL, A.G.E.; PAFFENHÖFER, G.-A.; HOFMANN, E.E.; KLINCK, J.M. 2005. The role of feeding behavior in sustaining copepod populations in the tropical ocean. *Journal of Plankton Research*, v. 27, p. 1013-1031.

WILLIAMS, R.; CONWAY, D.V.P. 1980. Vertical distributions of *Calanus finmarchicus* and *C. helgolandicus* (Crustacea: Copepoda). *Marine Biology*, v. 60, p. 57-61.

ZALKINA, A.V. 1970. Vertical distribution and diurnal migration of some Cyclopoida (Copepoda) in the tropical region of the Pacific Ocean. *Marine Biology*, v. 5, p. 275-282.

Manuscrito III

**EXISTE EFEITO DA TURBULÊNCIA SOBRE A DISTRIBUIÇÃO VERTICAL
DOS COPEPODA MESOZOOPLANCTÔNICOS NO ATLÂNTICO EQUATORIAL?**

*Is There Turbulence Effect on Mesozooplanktonic Copepoda Vertical Distribution in
the Equatorial Atlantic?*

RESUMO

A distribuição vertical de organismos planctônicos está relacionada a diversos parâmetros físicos e interações biológicas. O presente estudo visa investigar a relação entre a turbulência medida *in situ* e a distribuição vertical dos Copepoda em uma região oceânica no Atlântico Equatorial, com a presença de uma importante feição topográfica, considerando possíveis variações diárias de intensidade e seus efeitos sobre a comunidade. O efeito de outros fatores de conhecida importância (temperatura, salinidade e clorofila-*a*) sobre a comunidade também foram considerados. Foram realizadas coletas diurnas e noturnas durante o período chuvoso (junho/2010), em duas estações fixas, uma a leste (S1) e outra a oeste (S2) do Arquipélago de São Pedro e São Paulo. Amostras de plâncton foram coletadas da superfície aos 100 m de profundidade, considerando cinco camadas pré-determinadas de 20 m (L1: 0-20 m, L2: 20-40 m, L3: 40-60 m, L4: 60-80 m e L5: 80-100 m), através de arrastos verticais com rede de fechamento tipo Nansen (com área de boca de 0,28 m² e malha de 200 µm). Para a caracterização termodinâmica do ambiente durante o período de realização das coletas, simultaneamente, foram obtidos perfis de CTD da superfície até 100 m de profundidade. Adicionalmente, foram realizados perfis verticais para a caracterização turbulenta do ambiente utilizando uma sonda perfiladora PME-SCAMP, através da qual é possível inferir os níveis de dissipação turbulenta a partir do gradiente vertical de temperatura (dT/dz). A SCAMP também é equipada com sensor de clorofila-*a*, o qual foi calibrado com amostras de água coletadas na superfície. A turbulência apresentou variabilidade de até três ordens de grandeza entre os perfis, variando entre 10⁻² e 10⁻⁴. Os valores mais elevados foram observados na estação S1 e foi observada uma forte relação com a profundidade em ambas as estações, com os valores mais elevados nas camadas L1 e L2, e uma redução com o aumento da profundidade. Foram identificados 74 taxa, pertencentes às ordens Calanoida (51), Cyclopoida (20) e Harpacticoida (3). Não foram observadas diferenças significativas entre as densidades dos quatro perfis (estações S1 e S2, nos horários diurnos e noturnos) (ANOVA, $p=0,799$), nem entre as estações (Mann-Whitney; $p=0,910$) ou horários de coleta (Mann-Whitney; $p=0,473$),

entretanto, foram observadas diferenças (*Mann-Whitney*; $p=0,008$) entre as camadas acima e abaixo da termoclina. Quando testados os efeitos da turbulência, os mesmos foram observados apenas para os juvenis ($r_s = 0,578$; $p = 0,0291$), indicando uma relação com o tamanho dos indivíduos desse estágio. Temperatura e concentração de clorofila-*a* se destacaram como importantes estruturadores da comunidade, apresentando fortes correlações tanto com as densidades totais, quanto com as densidades das principais espécies separadamente, indicando a importância desses fatores para a comunidade planctônica no Atlântico equatorial. Dessa forma, em ambientes oceânicos oligotróficos tropicais, mesmo aqueles considerados como áreas de amplificação de processos turbulentos, a elevada estratificação térmica e os níveis de clorofila-*a* são os principais agentes ambientais estruturadores atuando diretamente sobre a distribuição dos Copepoda mesozooplancônicos, enquanto que a turbulência atua sobre a comunidade de maneira indireta.

Palavras chave: Plâncton, variação vertical, região tropical.

INTRODUÇÃO

Os organismos planctônicos, tais como os Copepoda, apresentam sua distribuição vertical relacionada a diversos fatores ambientais, como temperatura, salinidade, luminosidade e turbulência (McLaren, 1963; Marshall, 1973; Fernández, 1977; Margalef, 1997). Além dos parâmetros físicos, interações biológicas são importantes mecanismos para a manutenção da estrutura vertical desses organismos, tais como a disponibilidade de alimento, competição e presença de predadores (McGowan & Walker, 1979; Frost & Bollens, 1992).

Em regiões de topografia abrupta, a relação entre as diversas variáveis de estado físicas e biológicas são fatores chaves para a formação de agregações animais (Genin, 2004). Nestes ambientes, a turbulência apresenta importância ainda mais significativa, uma vez que essas regiões são consideradas zonas de amplificação de processos de mistura turbulenta (Navatov & Ozmidov, 1988; Lueck & Mudge, 1997).

A interação da turbulência com o plâncton pode induzir mudanças nas propriedades estruturais e funcionais dos produtores primários e consumidores (Alcaraz, 1997). Os principais efeitos dessa interação se referem à migração vertical (Sundby, 1997; Metcalfe et al., 2004), taxa de encontro de partículas (Schmitt & Seuront, 2008), taxas alimentares (Saiz & Kiorboe, 1995), alterações comportamentais (Saiz & Alcaraz, 1992; Saiz, 1994), entre outros.

O conhecimento acerca desses efeitos é baseado principalmente em estudos de laboratório (Peters & Marrasé, 2000) e através de modelagem matemática (Kemp & Mitsch, 1979; Metcalfe et al., 2004), enquanto que em ambientes naturais, turbulência e zooplâncton têm sido estudados separadamente (Alcaraz et al., 1988). O desenvolvimento mais recente de técnicas de medição de turbulência *in situ* (Sundby, 1997) tem possibilitado a aquisição de dados de suma importância para a compreensão do acoplamento físico-biológico no ambiente marinho, e para a verificação e validação dos modelos matemáticos existentes (Svendsen, 1997).

Incze et al. (2001) destacam que uma melhor compreensão das respostas do zooplâncton às alterações da turbulência é necessária a fim de prever e interpretar a distribuição das comunidades, além das consequências biológicas dessa interação. Estes autores destacam ainda a importância desse tipo de estudo no interior da camada de mistura superficial e na picnoclina, principais locais onde essas interações ocorrem.

No Atlântico tropical, onde trabalhos sobre a distribuição e padrões de migração das espécies são bastante escassos (Schnack-Schiel et al., 2010), estudos que

considerem os efeitos da turbulência sobre o plâncton são praticamente inexistentes. Neste contexto, o presente estudo visa investigar a relação entre a turbulência medida *in situ* e à distribuição vertical dos Copepoda em uma região oceânica no Atlântico Equatorial, com a presença de uma importante feição topográfica. Nele são consideradas as possíveis variações diárias de intensidade e seus efeitos sobre a comunidade, bem como o efeito de outros fatores de reconhecida importância (temperatura, salinidade e clorofila-*a*) sobre a mesma.

MATERIAL E MÉTODOS

Área de Estudo

O Arquipélago de São Pedro e São Paulo (referenciado a seguir por ASPSP) é um conjunto de pequenas ilhas rochosas que se forma no Atlântico Equatorial, sobre a Cordilheira Meso-Atlântica (0°55'06"N e 29°20'48"W) (Pinheiro, 2004; Vaske Jr. et al., 2005), sendo considerado um dos menores e mais isolados arquipélagos do mundo (Feitoza et al., 2003). O ASPSP sofre influência do ramo norte da Corrente Sul Equatorial (nCSE) no sentido leste-oeste e da Sub-Corrente Equatorial (SCE) no sentido oeste-leste, esta última possuindo seu núcleo logo abaixo da superfície (Stramma, 1991; Araujo & Cintra, 2009). A interação da topografia abrupta com as correntes atuantes ocasiona a produção de vórtices, perturbações da estrutura termohalina e possíveis mecanismos locais de ressurgência (Araujo & Cintra, 2009). Dessa forma, o arquipélago apresenta um importante papel sobre as condições hidrodinâmicas locais e suas consequências sobre as comunidades biológicas.

Estratégia Amostral

Foram realizadas coletas diurnas e noturnas em junho/2010, em duas estações fixas, uma a leste (S1) e outra a oeste (S2) do ASPSP (Figura 1).

Amostras de plâncton foram coletadas da superfície aos 100 m de profundidade, considerando 5 camadas pré-determinadas de 20 m, quais sejam: L1: 0-20 m, L2: 20-40 m, L3: 40-60 m, L4: 60-80 m e L5: 80-100 m. As coletas se realizaram através de arrastos verticais com rede de fechamento tipo Nansen (com área de boca de 0,28 m² e malha de 200 µm). As amostras de plâncton foram preservadas em solução salina de formol a 4%, neutralizada com tetraborato de sódio (1 g L⁻¹).

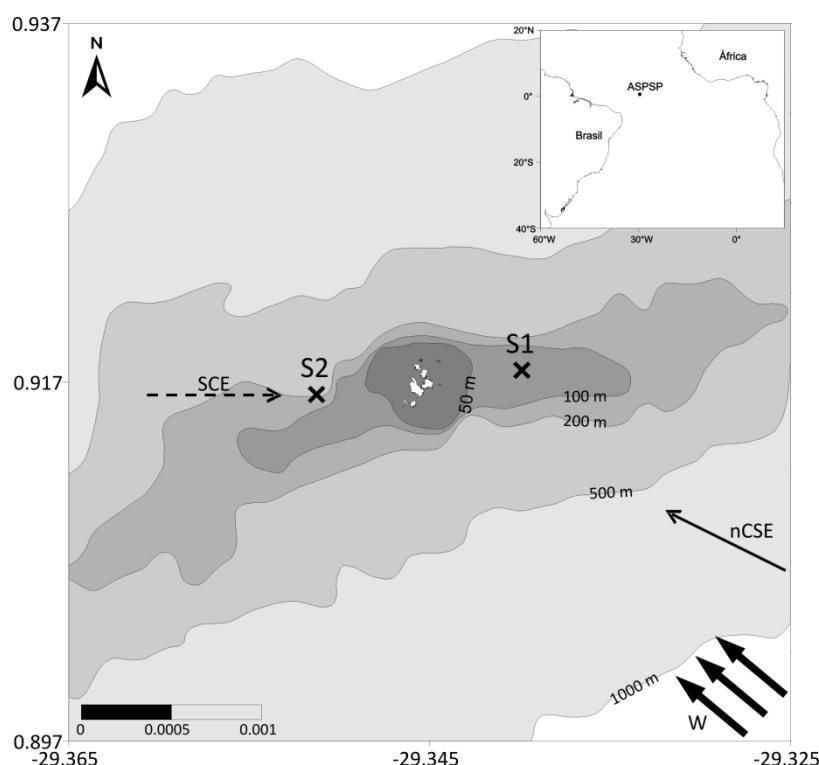


Figura 1 - Localização das estações de coleta a leste (S1) e oeste (S2) do Arquipélago de São Pedro e São Paulo. Os ventos alísios (W), e o ramo norte da corrente Sul Equatorial (nCSE) e a Subcorrente Equatorial (SCE) são indicadas na figura.

Para a caracterização da estrutura termohalina durante o período de realização das coletas, foram obtidos simultaneamente, perfis de CTD (*SeaBird Electronics SeaCat SBE-19*) da superfície até 100 m de profundidade. Adicionalmente, foram realizados perfis verticais para a caracterização turbulenta do ambiente utilizando uma sonda perfiladora PME-SCAMP (*Self-Contained Autonomous Microstructure Profiler*). Este perfilador submerge a partir da superfície em queda livre, a uma velocidade aproximada de $0,1 \text{ m.s}^{-1}$, registrando as flutuações de temperatura e de condutividade elétrica com uma frequência de amostragem de 100 Hz, o que equivale a uma resolução espacial de aproximadamente um registro por milímetro de coluna d'água. Através destes dados é possível inferir os níveis de dissipação turbulenta a partir da reconstrução dos espectros de Batchelor através do gradiente vertical de temperatura (dT/dz).

Para permitir uma maior representatividade estatística, foram realizados três lançamentos da SCAMP em cada ponto amostral, e foram trabalhados os valores médios destes (Araujo et al., 2005). Apesar da sonda apresentar um alcance máximo de 100 m, foram obtidos perfis até os 80 m para a estação S1 e até os 60 m para a estação

S2. Essas profundidades máximas dos perfis se devem à deriva da embarcação durante as perfilagens e a estratégia conservativa adotada para o uso do equipamento.

A SCAMP também é equipada com sensor de clorofila-*a*. Para utilização desses dados, amostras de água foram coletadas na superfície para determinação da clorofila-*a* e posterior calibração dos perfis obtidos pela SCAMP.

Procedimentos de Laboratório e Tratamento dos Dados

Em laboratório, para a análise quali-quantitativa dos Copepoda, as amostras foram fracionadas, utilizando um fracionador do tipo MOTODA, em frações de até 1/64, desde que um número mínimo de 300 indivíduos fosse contado. Em alguns casos as amostras foram totalmente analisadas e mesmo assim não atingiram esse mínimo de indivíduos. Para análise de espécies raras, frações maiores às analisadas inicialmente foram observadas. Foi realizada a contagem e identificação dos Copepoda, baseando-se na menor unidade taxonômica possível. Os indivíduos foram diferenciados em adultos (machos e fêmeas) e juvenis. Parâmetros como densidade (ind. m⁻³), riqueza de espécies e diversidade (Shannon, 1948) foram calculados para avaliar aspectos estruturais da comunidade.

A partir dos perfis da SCAMP, foram calculadas as taxas de dissipação da energia cinética turbulenta (ϵ) em (cm² s⁻³) e a frequência de Brunt-Väisälä (N). A partir desses valores foi calculada a difusividade turbulenta (ν_t) em (cm² s⁻¹), de acordo com Prandke et al. (2000), onde:

$$\nu_t = e\epsilon/N^2, \quad \text{Eq. (1)}$$

“ e ” é a constante de eficiência de mistura ($e \sim 0,8$). Os valores médios ponderados foram calculados para as diferentes camadas (L1 a L5) de amostragem de plâncton (Haury et al., 1992), para possibilitar a comparação entre os dados. As médias ponderadas foram corrigidas com a remoção dos valores $2\sigma < \text{média} > 2\sigma$, sendo recalculadas retirando-se estes. Os mesmos cálculos foram realizados para determinar os valores de clorofila-*a* por camada. Por conveniência, o termo “turbulência” foi utilizado ao longo do texto para se referir à taxa de dissipação da energia cinética turbulenta (ϵ).

Análise Estatística

Os dados tiveram sua normalidade testada a partir do teste de Kolmogorov-Smirnov. Quando se trataram de dados paramétricos, os dados foram comparados através de teste-t ou da análise de variância (ANOVA, one-way). Quando se trataram de dados não-paramétricos, o teste de Mann-Whitney e a ANOVA de *Kruskal-Wallis* foram as alternativas utilizadas, respectivamente.

Testes de correlação de Spearman foram realizados com o intuito de verificar o efeito da turbulência (ϵ) sobre os Copepoda. Estes testes foram utilizados para verificar o grau de associação entre os valores de densidade dos Copepoda (copepoditos machos, fêmeas, juvenis e todos os estágios combinados) e a turbulência (ϵ), bem como para as demais variáveis ambientais (temperatura, salinidade e clorofila-*a*). Para identificar os efeitos sobre as espécies, os mesmos testes foram realizados para as principais espécies separadamente.

Todas estas análises foram realizadas utilizando-se o software SigmaPlot 12. Valores de $p < 0,05$ foram considerados significativos.

A análise de correspondência canônica foi realizada a partir dos dados ambientais e dos dados de densidade das espécies (ind. m^{-3}) que apresentaram um mínimo de 2% de abundância em ao menos uma das amostras, transformados para raiz quadrada. Para estas análises foi utilizado o software MVSP Versão 3.21 (Multi-Variate Statistical - Package).

RESULTADOS

Hidrologia

A coluna d'água foi caracterizada por apresentar pouca variação da estrutura térmica vertical ao longo do dia e entre estações de coleta. O topo da termoclina pôde ser observado a uma profundidade em torno dos 55-60 m em todos os perfis (Figura 2a), nos quais foi observada uma temperatura média de 27,9°C. A partir da profundidade de 60 m, a temperatura diminuiu rapidamente até uma média de 19,8°C a 100 m. Este comportamento delimitou duas camadas na coluna d'água, a camada de mistura ou superficial (formada por L1, L2 e L3) e a camada subsuperficial (formada por L4 e L5). A salinidade apresentou pequenas oscilações, variando entre 36,1 e 36,3 da superfície até os 100 m em todos os perfis (Figura 2b).

A Clorofila-*a* apresentou um incremento da concentração com o aumento da profundidade, entretanto os valores máximos estiveram abaixo de $0,5 \text{ mg L}^{-1}$ (Figura 2c). A camada L1 ($0,16 \pm 0,01 \text{ mg L}^{-1}$) apresentou valores bastante semelhantes para os dois horários em ambas as estações, entretanto, a partir da camada L2 a estação S1 ($0,17 \pm 0,01 \text{ mg L}^{-1}$) apresentou valores mais reduzidos em relação à S2 ($0,20 \pm 0,02 \text{ mg L}^{-1}$), os quais ficaram ainda mais divergentes em L3 (S1: $0,22 \pm 0,01$ e S2: $0,44 \pm 0,05 \text{ mg L}^{-1}$).

As taxas de dissipação da energia cinética turbulenta (ϵ) apresentaram variabilidade de até três ordens de grandeza entre os perfis (Figura 2d). Os valores mais elevados foram observados na estação S1 e apresentaram uma forte relação com a profundidade, com os valores mais elevados nas camadas L1 e L2, ocorrendo uma redução com o aumento da profundidade.

Os valores de frequência de Brunt-Väisälä (N) apresentaram uma pequena variabilidade entre os perfis, e pela equação 1, os gradientes verticais de v_t apresentaram-se proporcionais às intensidades de ϵ , por se tratarem de variáveis diretamente relacionadas. Assim, ao longo do texto, apenas as informações a respeito da taxa de dissipação foram exploradas.

Distribuição Vertical dos Copepoda

Foram identificadas 74 taxa, pertencentes às ordens Calanoida (51), Cyclopoida (20) e Harpacticoida (3) (Tabela I). A maioria dos taxa (53) foi considerada rara ($FO \leq 25\%$), enquanto 10 deles se destacaram como espécies chave, apresentando frequência de ocorrência $\geq 60\%$ (Tabela I). Estas espécies representaram cerca de 88% da abundância total da comunidade: *Clausocalanus furcatus* com 55,1%, seguidos por *Oithona plumifera* (7,9%), *Oncaea media* (7,8%), *Farranula gracilis* (4,4%), *Calocalanus pavo* (3,1%), *Macrosetella gracilis* (2,7%), *Euchaeta marina* (2,7%), *Undinula vulgaris* (2,6%), *Nannocalanus minor* (1,1%) e *Corycaeus speciosus* (0,5%).

No período diurno, foi possível observar uma redução da densidade zooplânctônica com a profundidade em ambas as estações de coleta, com a estação S2 apresentando valores mais elevados (Figura 3). No período noturno, foi observada uma redução entre L1 e L2, seguido de um grande incremento até 80 m em S1, enquanto que em S2, ocorreu um pequeno incremento entre as camadas L1 e L2, seguido de uma redução, a qual foi mais acentuada a partir dos 60 m (Figura 3). Observa-se dessa forma

a existência de um padrão similar apenas no período diurno, entre ambas as estações. Destaca-se ainda que a densidade na estação S1 apresentou no período noturno o dobro do valor do período diurno.

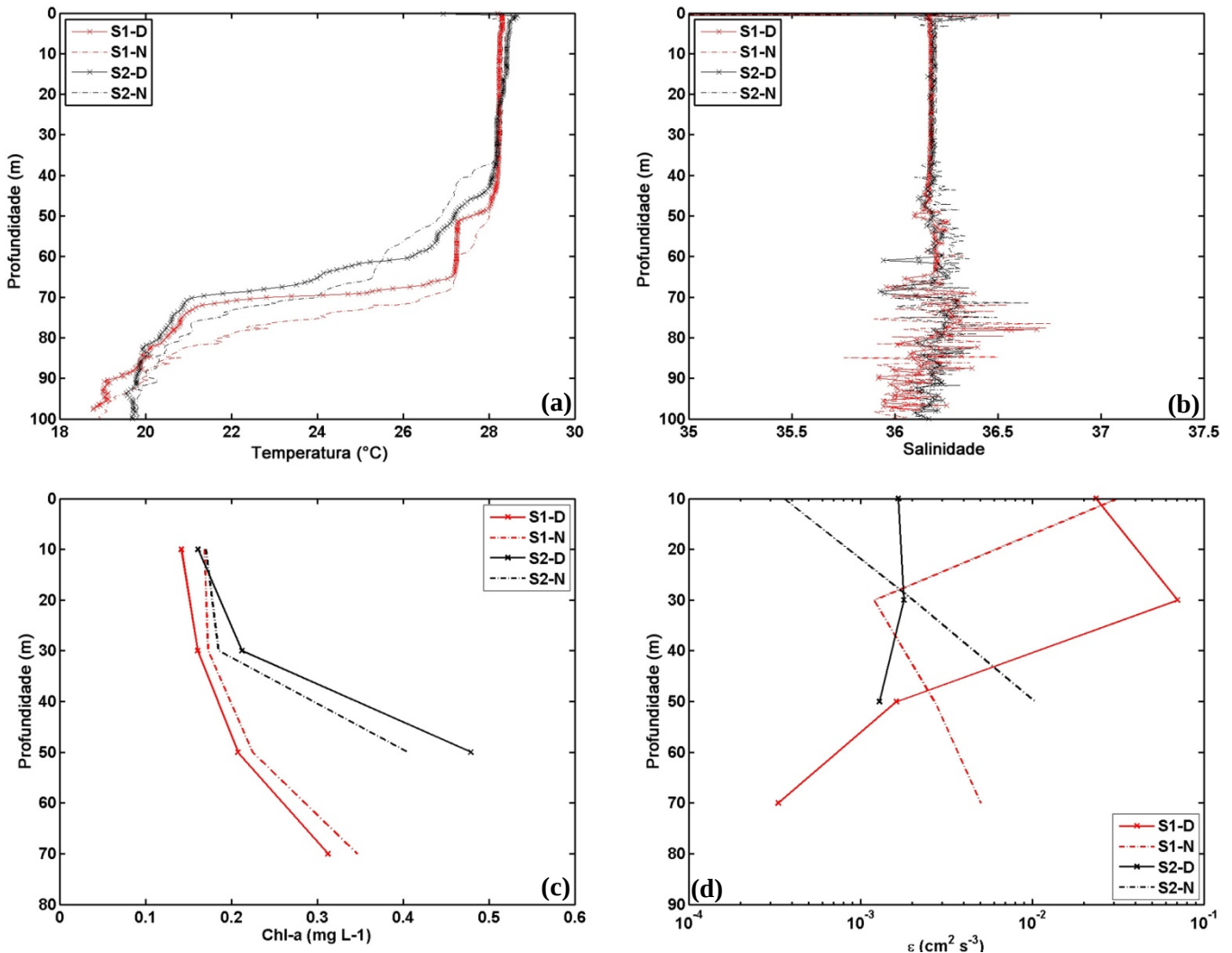


Figura 2 - Perfis verticais dos parâmetros ambientais – (a) temperatura, (b) salinidade, (c) clorofila-*a* e (d) turbulência (ϵ) – durante as coletas de plâncton no Arquipélago de São Pedro e São Paulo. Os códigos da legenda representam as estações (S1 e S2) e o horário de coleta (D = diurno e N = noturno).

Não foram observadas diferenças significativas entre as densidades observadas nos quatro perfis (ANOVA, $p=0,799$). Também não foram detectadas diferenças entre as estações S1 e S2 (*Mann-Whitney*; $p=0,910$) e entre os horários de coleta (*Mann-Whitney*; $p=0,473$). Porém, quando consideradas as camadas acima e abaixo da termoclina (acima: L1-L3 e abaixo: L4-L5), observou-se diferenças significativas (*Mann-Whitney*; $p=0,008$).

Tabela I - Abundância média por camada $\pm$ desvio padrão (L1: 0-20m, L2: 20-40m, L3: 40-40m, L4: 60-80m, L5: 80-100m) dos Copepoda no ASPSP. As espécies em negrito apresentaram frequência igual ou superior a 60%.

Taxa	Camadas				
	L1	L2	L3	L4	L5
Nannocalanus minor (Claus, 1863)	6,4 $\pm$ 7,7	13,5 $\pm$ 18,9	19,6 $\pm$ 20,5	2,8 $\pm$ 5,2	0,1 $\pm$ 0,2
<i>Neocalanus gracilis</i> (Dana, 1849)		3,8 $\pm$ 4,9	7,7 $\pm$ 6,0	8,0 $\pm$ 16,0	0,1 $\pm$ 0,2
<i>Neocalanus robustior</i> (Giesbrecht, 1888)		1,3 $\pm$ 2,6	2,7 $\pm$ 3,2	0,0 $\pm$ 0,1	
<i>Neocalanus</i> sp.	18,0 $\pm$ 35,9	0,6 $\pm$ 1,3			0,1 $\pm$ 0,2
Undinula vulgaris (Dana, 1849)	69,2 $\pm$ 55,3	18,6 $\pm$ 9,7	15,8 $\pm$ 15,1	0,2 $\pm$ 0,1	0,3 $\pm$ 0,3
CALANIDAE	6,4 $\pm$ 12,8	11,5 $\pm$ 16,9	11,1 $\pm$ 15,5	0,2 $\pm$ 0,3	
<i>Acrocalanus gracilis</i> Giesbrecht, 1888	1,3 $\pm$ 2,6		0,7 $\pm$ 1,4		
<i>Acrocalanus longicornis</i> Giesbrecht, 1888	12,2 $\pm$ 9,2	5,8 $\pm$ 1,3	4,8 $\pm$ 9,5		0,0 $\pm$ 0,1
Calocalanus pavo (Dana, 1849)	61,5 $\pm$ 16,8	46,2 $\pm$ 15,1	16,3 $\pm$ 14,6	0,2 $\pm$ 0,3	0,6 $\pm$ 0,8
<i>Calocalanus styliremis</i> Giesbrecht, 1888		7,7 $\pm$ 12,2	13,7 $\pm$ 14,5	12,0 $\pm$ 23,9	0,2 $\pm$ 0,2
<i>Calocalanus</i> sp.				1,4 $\pm$ 2,6	
<i>Paracalanus aculeatus</i> Giesbrecht, 1888	0,6 $\pm$ 1,3	11,5 $\pm$ 13,5	30,2 $\pm$ 37,5	9,5 $\pm$ 18,5	0,0 $\pm$ 0,1
<i>Paracalanus indicus</i> Wolfenden, 1905	0,6 $\pm$ 1,3				
<i>Paracalanus</i> sp.					0,0 $\pm$ 0,1
Paracalanidae (outros)	1,3 $\pm$ 2,6		0,2 $\pm$ 0,3		0,0 $\pm$ 0,1
<i>Mecynocera clausi</i> Thompson, 1888			0,7 $\pm$ 1,4	0,0 $\pm$ 0,1	
<i>Pareucalanus sewelli</i> (Fleminger, 1973)			0,3 $\pm$ 0,7		
<i>Rhincalanus cornutus</i> (Dana, 1849)	2,6 $\pm$ 5,1		7,0 $\pm$ 6,8	6,6 $\pm$ 13,3	0,1 $\pm$ 0,2
<i>Subeucalanus pileatus</i> (Giesbrecht, 1888)				1,3 $\pm$ 2,7	
<i>Subeucalanus subtenuis</i> (Giesbrecht, 1888)			1,4 $\pm$ 2,7		
<i>Clausocalanus arcuicornis</i> (Dana, 1849)				2,7 $\pm$ 5,3	
Clausocalanus furcatus (Brady, 1883)	691,1 $\pm$ 394,7	909,1 $\pm$ 496,9	293,6 $\pm$ 338,0	269,0 $\pm$ 529,7	4,3 $\pm$ 4,0
<i>Clausocalanus mastigophorus</i> (Claus, 1863)		1,3 $\pm$ 2,6	1,4 $\pm$ 2,7	1,3 $\pm$ 2,7	0,0 $\pm$ 0,1
<i>Clausocalanus</i> sp.		1,3 $\pm$ 2,6		23,9 $\pm$ 47,9	
<i>Ctenocalanus vanus</i> Giesbrecht, 1888				1,3 $\pm$ 2,7	
<i>Aetideus acutus</i> Farran, 1929			0,2 $\pm$ 0,3		0,0 $\pm$ 0,1
<i>Euchirella amoena</i> Giesbrecht, 1888				0,0 $\pm$ 0,1	
<i>Euchirella splendens</i> Vervoort, 1963		1,3 $\pm$ 2,6			
Euchaeta marina (Prestandrea, 1833)	18,0 $\pm$ 17,5	30,1 $\pm$ 25,0	31,8 $\pm$ 33,8	26,8 $\pm$ 53,0	0,3 $\pm$ 0,5
<i>Phaena spinifera</i> Claus, 1863		0,2 $\pm$ 0,3			
<i>Scolecithrix danae</i> (Lubbock, 1856)	2,6 $\pm$ 3,6	5,1 $\pm$ 4,2	5,5 $\pm$ 4,5	1,3 $\pm$ 2,7	
<i>Haloptilus</i> sp.				1,3 $\pm$ 2,7	
<i>Lucicutia flavicornis</i> (Claus, 1863)	1,3 $\pm$ 2,6	0,6 $\pm$ 1,3	2,0 $\pm$ 4,1	4,0 $\pm$ 8,0	0,0 $\pm$ 0,1
<i>Lucicutia</i> sp.	1,3 $\pm$ 2,6	1,3 $\pm$ 2,6	2,9 $\pm$ 5,4	1,3 $\pm$ 2,7	0,0 $\pm$ 0,1
<i>Pleuromamma borealis</i> (F. Dahl, 1893)		1,3 $\pm$ 2,6	1,4 $\pm$ 2,7		
<i>Pleuromamma gracilis</i> (Claus, 1863)		1,3 $\pm$ 2,6	0,7 $\pm$ 1,4	1,3 $\pm$ 2,7	
<i>Pleuromamma xiphias</i> (Giesbrecht, 1889)		0,6 $\pm$ 1,3	1,4 $\pm$ 2,7	1,3 $\pm$ 2,7	0,1 $\pm$ 0,2
<i>Pleuromamma</i> sp.		0,6 $\pm$ 1,3	1,4 $\pm$ 2,7	5,4 $\pm$ 10,6	0,0 $\pm$ 0,1
<i>Centropages gracilis</i> (Dana, 1849)					0,1 $\pm$ 0,2
<i>Centropages longicornis</i> Mori, 1932			0,7 $\pm$ 1,4		
<i>Centropages violaceus</i> (Claus, 1863)			0,2 $\pm$ 0,3	0,0 $\pm$ 0,1	
<i>Centropages</i> sp.		1,3 $\pm$ 2,6	1,0 $\pm$ 2,0	0,0 $\pm$ 0,1	
<i>Temoropia mayumbaensis</i> T. Scott, 1894				4,0 $\pm$ 8,0	
<i>Candacia pachydactyla</i> (Dana, 1849)	2,6 $\pm$ 3,6	7,1 $\pm$ 2,5	3,1 $\pm$ 2,8		0,1 $\pm$ 0,2
<i>Candacia simplex</i> (Giesbrecht, 1889)				1,3 $\pm$ 2,7	
<i>Candacia</i> sp.			1,4 $\pm$ 2,7	0,0 $\pm$ 0,1	0,0 $\pm$ 0,1
<i>Pontellina platychela</i> Fleminger & Hulsemann, 1974	1,3 $\pm$ 2,6				
<i>Pontellina plumata</i> (Dana, 1849)	0,6 $\pm$ 1,3				
Pontellidae			0,3 $\pm$ 0,7		
<i>Acartia (Acartia) danae</i> Giesbrecht, 1889					0,0 $\pm$ 0,1
CALANOIDA (outros)	1,3 $\pm$ 2,6	1,3 $\pm$ 2,6	1,7 $\pm$ 2,6	1,3 $\pm$ 2,7	
Oithona plumifera Baird, 1843	58,3 $\pm$ 69,0	93,6 $\pm$ 57,3	118,2 $\pm$ 102,6	39,6 $\pm$ 76,4	1,7 $\pm$ 1,4
<i>Oithona</i> sp.			0,3 $\pm$ 0,7		
<i>Conaea</i> sp.1					0,0 $\pm$ 0,1
Oncaea media Giesbrecht, 1891	192,3 $\pm$ 94,8	55,8 $\pm$ 41,3	39,2 $\pm$ 44,0	18,3 $\pm$ 33,9	0,7 $\pm$ 0,8
<i>Oncaea mediterranea</i> (Claus, 1863)	0,6 $\pm$ 1,3		0,7 $\pm$ 1,4	6,6 $\pm$ 13,3	0,0 $\pm$ 0,1
<i>Oncaea scottodicaloi</i> Heron & Bradford-Grieve, 1995	4,5 $\pm$ 9,0	10,3 $\pm$ 20,5	6,8 $\pm$ 10,3	2,7 $\pm$ 5,3	0,1 $\pm$ 0,2
<i>Oncaea venusta</i> Philippi, 1843	3,2 $\pm$ 3,8	1,3 $\pm$ 2,6	10,9 $\pm$ 18,4	18,7 $\pm$ 37,2	0,5 $\pm$ 0,9
<i>Oncaea</i> sp.		1,9 $\pm$ 3,8	2,7 $\pm$ 5,5		
<i>Triconia conifera</i> (Giesbrecht, 1891)			9,6 $\pm$ 19,1	11,0 $\pm$ 21,0	
<i>Copilia mirabilis</i> Dana, 1849	0,6 $\pm$ 1,3				
<i>Copilia quadrata</i> Dana, 1849			1,4 $\pm$ 2,7		
<i>Sapphirina nigromaculata</i> Claus, 1863					0,0 $\pm$ 0,1
<i>Corycaeus (Agetus) typicus</i> (Krøyer, 1849)				1,3 $\pm$ 2,7	
Corycaeus (Corycaeus) speciosus Dana, 1849	5,1 $\pm$ 5,9	8,3 $\pm$ 5,7	4,3 $\pm$ 5,1	0,1 $\pm$ 0,2	0,2 $\pm$ 0,3
<i>Corycaeus (Onychocorycaeus) agilis</i> Dana, 1849	3,2 $\pm$ 6,4		0,3 $\pm$ 0,7		
<i>Corycaeus (Onychocorycaeus) latus</i> Dana, 1849	10,9 $\pm$ 8,5	3,8 $\pm$ 4,9	1,5 $\pm$ 2,6		0,0 $\pm$ 0,1

Taxa	Camadas					Continuação
	L1	L2	L3	L4	L5	
<i>Farranula gracilis</i> (Dana, 1849)	114,1±61,2	48,1±38,7	9,2±9,9	0,3±0,3	0,8±0,9	
<i>Farranula</i> spp.	3,8±7,7	4,5±5,3	0,7±1,4		0,0±0,1	
CORYCAEIDAE (outros)	10,3±20,5	2,6±5,1			0,0±0,1	
<i>Microsetella rosea</i> (Dana, 1848)			0,0±0,1	0,2±0,2	0,1±0,2	
<i>Macrosetella gracilis</i> (Dana, 1848)	59,6±56,9	24,4±19,8	14,9±16,9	8,5±15,6	1,5±1,9	
<i>Miracia efferata</i> (Dana, 1849)	9,6±11,5		0,7±1,4		0,1±0,2	

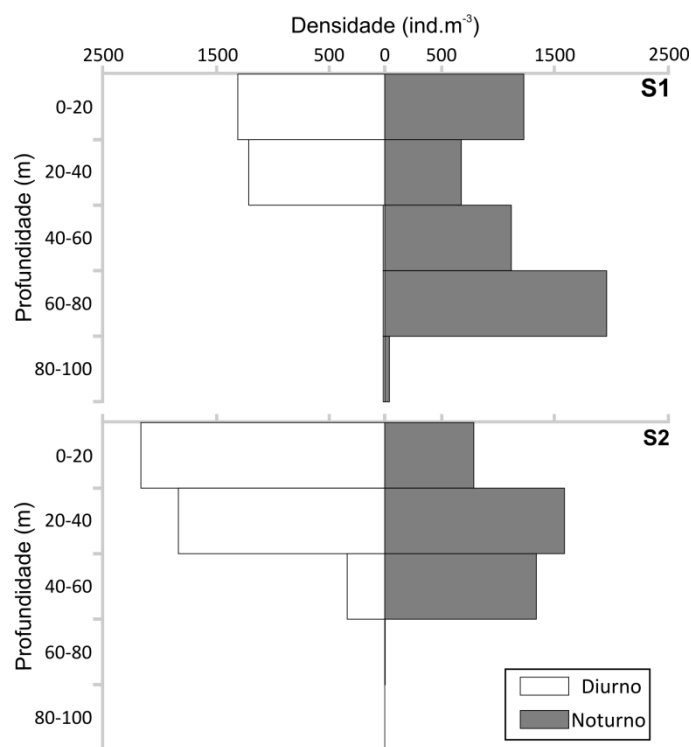


Figura 3 - Distribuição vertical dos Copepoda mesozooplancônicos a leste (S1) e oeste (S2) do Arquipélago de São Pedro e São Paulo.

A diversidade apresentou valores acima de 2 bits.ind⁻¹ em praticamente todas as amostras, exceto nas amostras diurnas da camada L2, em ambas as estações (1,1 bits.ind⁻¹ em S1 e 1,4 bits.ind⁻¹ em S2), amostras nas quais foi observada uma forte dominância de *Clausocalanus furcatus* (abundâncias superiores a 80%). Nenhum padrão claro foi observado para a diversidade, entretanto, as amostras noturnas apresentaram uma menor oscilação, com valores semelhantes entre as camadas (Figura 4).

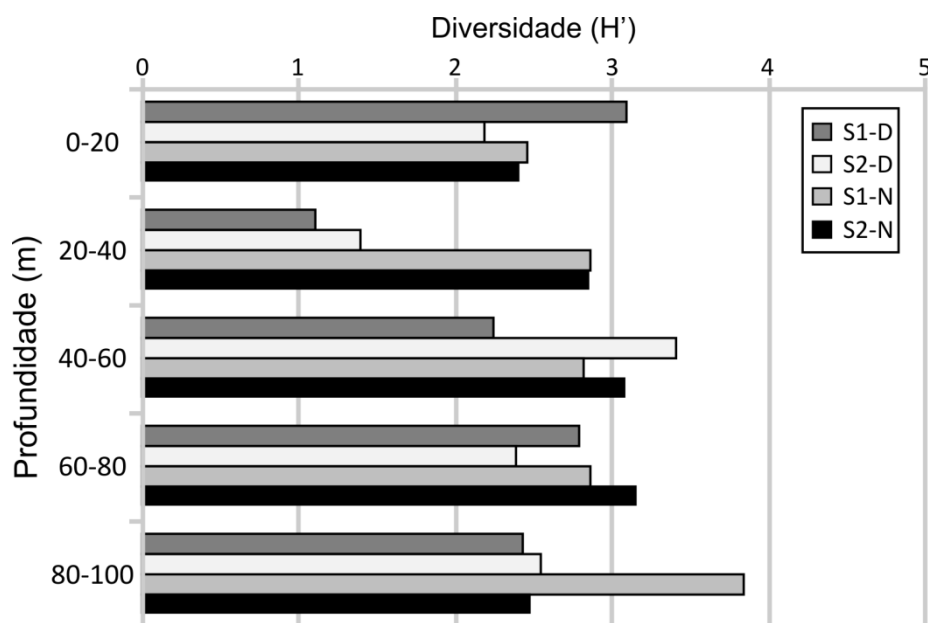


Figura 4 - Distribuição vertical da diversidade de espécies durante as coletas no Arquipélago de São Pedro e São Paulo. Os códigos da legenda representam as estações (S1 e S2) e o horário de coleta (D = diurno e N = noturno).

Efeito da Turbulência sobre os Copepoda

Os efeitos da turbulência sobre os Copepoda foram testados utilizando-se correlações. Entretanto essa relação não pôde ser testada para os perfis separadamente devido ao tamanho amostral bastante reduzido, com $n = 4$ em S1 e $n = 3$ em S2. Entretanto, para a visualização da relação entre esses parâmetros em cada estação, em ambos os períodos, foram plotados os perfis de densidade dos machos, fêmeas e juvenis em função dos valores de turbulência, com o intuito de verificar a existência de algum padrão (Figura 5). Na estação S1, observa-se uma tendência positiva entre a densidade dos juvenis e os valores de turbulência no período diurno, enquanto que no período noturno são as fêmeas que apresentam essa tendência em relação à turbulência. Os perfis realizados em ambos os horários na estação S2 não apresentaram nenhuma tendência clara.

Quando consideradas as duas estações, apenas em S1 foram observadas correlações significativas com a turbulência, as quais ocorreram com a densidade de juvenis ($r_s = 0,929$; $p < 0,001$) e a densidade total ($r_s = 0,690$; $p = 0,0474$). Destaca-se que em S1, foi observada uma dominância de juvenis (cerca de 80%). Em relação ao período do dia, foi observada correlação positiva no período diurno, entre turbulência e densidade de juvenis ($r_s = 0,750$; $p = 0,0384$). Os dados de todos os perfis foram

testados conjuntamente, com o intuito de observar o efeito da turbulência sobre a comunidade do ASPSP como um todo. Esses testes indicaram correlação da turbulência apenas com os juvenis ($r_s = 0,578$; $p = 0,0291$).

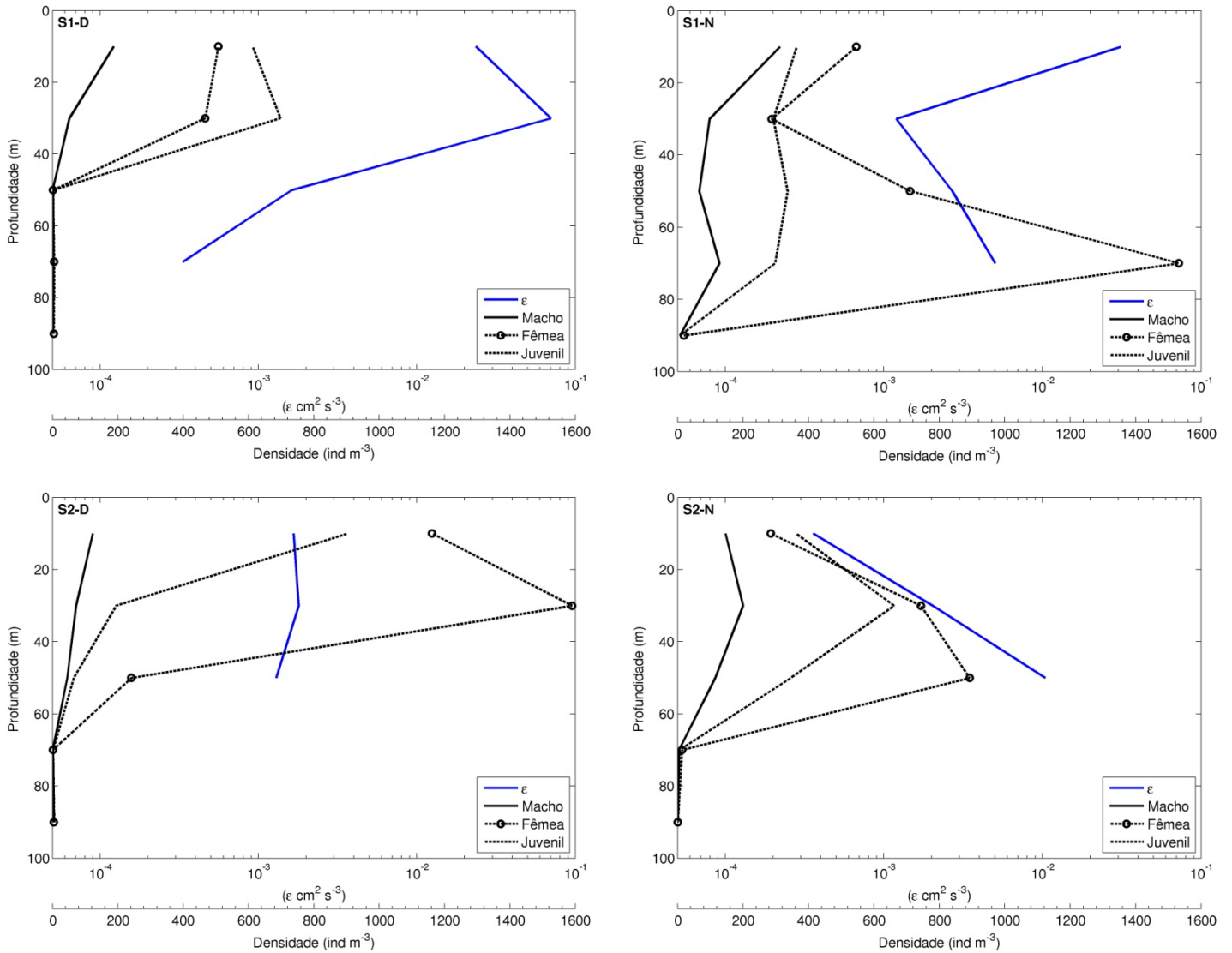


Figura 5 - Perfis verticais de densidade dos machos, fêmeas e juvenis em relação aos valores de turbulência nas estações S1 e S2, durante os períodos diurno (D) e noturno (N), no Arquipélago de São Pedro e São Paulo.

Dentre os demais fatores, a temperatura e a concentração de clorofila-*a* se destacaram como importantes estruturadores da comunidade. A temperatura apresentou correlação com as densidades de machos ($r_s = 0,582$; $p = 0,0276$) e juvenis ($r_s = 0,767$; $p < 0,001$), enquanto que a concentração de clorofila-*a* esteve correlacionada inversamente com os juvenis ($r_s = -0,697$; $p = 0,0050$).

Adicionalmente, foram realizados testes de correlação entre os fatores ambientais e as 10 principais espécies registradas no presente estudo, com os resultados

significativos ($p < 0,05$) em destaque na Tabela II. A turbulência não apresentou correlação significativa com nenhuma das espécies, enquanto que salinidade apresentou correlação negativa com juvenil de *Oithona plumifera* ($r_s = -0,559$; $p = 0,035$). Os resultados obtidos evidenciam a importância da temperatura (termoclina) e da concentração de clorofila-*a* na distribuição vertical das espécies no ASPSP, corroborando os resultados anteriormente apresentados.

Tabela II - Resultados dos testes de correlação de Spearman (r_s) entre os fatores ambientais e as 10 principais espécies de Copepoda coletados no Arquipélago de São Pedro e São Paulo. O símbolo (-) indica que o estágio/gênero não foi observado para a espécie durante o estudo. * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$.

Taxa		ϵ (cm ² /s ³)	Temperatura	Salinidade	Chl- <i>a</i>
<i>Nannocalanus minor</i>	♂	ns	ns	ns	0,559*
	♀	ns	ns	ns	ns
	Juvenil	-	-	-	-
	Total	ns	ns	ns	0,681**
<i>Undinula vulgaris</i>	♂	ns	ns	ns	ns
	♀	ns	ns	ns	ns
	Juvenil	ns	0,790***	ns	-0,845***
	Total	ns	0,695**	ns	ns
<i>Calocalanus pavo</i>	♂	-	-	-	-
	♀	ns	0,897***	ns	-0,815***
	Juvenil	ns	ns	ns	ns
	Total	ns	0,800***	ns	-0,681**
<i>Clausocalanus furcatus</i>	♂	ns	0,748***	ns	-0,638*
	♀	ns	ns	ns	ns
	Juvenil	ns	0,802***	ns	-0,793***
	Total	ns	ns	ns	ns
<i>Euchaeta marina</i>	♂	ns	ns	ns	ns
	♀	ns	ns	ns	ns
	Juvenil	ns	ns	ns	0,612*
	Total	ns	ns	ns	ns
<i>Oithona plumifera</i>	♂	-	-	-	-
	♀	ns	ns	ns	0,617*
	Juvenil	ns	ns	-0,559*	ns
	Total	ns	ns	ns	ns
<i>Oncaea media</i>	♂	ns	0,574*	ns	ns
	♀	ns	0,705**	ns	-0,574**
	Juvenil	-	-	-	-
	Total	ns	0,710**	ns	-0,543*
<i>Corycaeus (Corycaeus) speciosus</i>	♂	ns	ns	ns	ns
	♀	ns	ns	ns	ns
	Juvenil	-	-	-	-
	Total	ns	ns	ns	ns
<i>Farranula gracilis</i>	♂	ns	0,804***	ns	-0,770***
	♀	ns	0,896***	ns	-0,818***
	Juvenil	-	-	-	-
	Total	ns	0,897***	ns	-0,770***
<i>Macrosetella gracilis</i>	♂	ns	ns	ns	ns
	♀	ns	ns	ns	ns
	Juvenil	ns	ns	ns	ns
	Total	ns	ns	ns	ns

Através da análise de correspondência canônica foi observada uma correlação entre as variáveis ambientais e as espécies de 0,899 no eixo 1 e 0,861 no eixo 2. Os principais fatores que explicaram as variações no eixo 1 foram Chl-*a* e temperatura, os quais apresentaram valores de correlação de 0,864 e -0,318 respectivamente, enquanto turbulência apresentou uma baixa correlação (-0,028), corroborando os resultados apresentados nos testes de correlação de Spearman, que indicam a importância dos dois primeiros fatores com agentes estruturadores da comunidade (Figura 6 e Tabela III).

Tabela III – Coeficientes canônicos das variáveis ambientais nos eixos 1, 2 e 3 no Arquipélago de São Pedro e São Paulo.

	Eixo 1	Eixo 2	Eixo 3
Temperatura	0,432	-0,94	-1,272
Salinidade	0,15	-1,583	-0,265
Clorofila- <i>a</i>	1,132	0,211	-0,226
Taxa de Dissipação (ϵ)	-0,028	-0,208	0,461

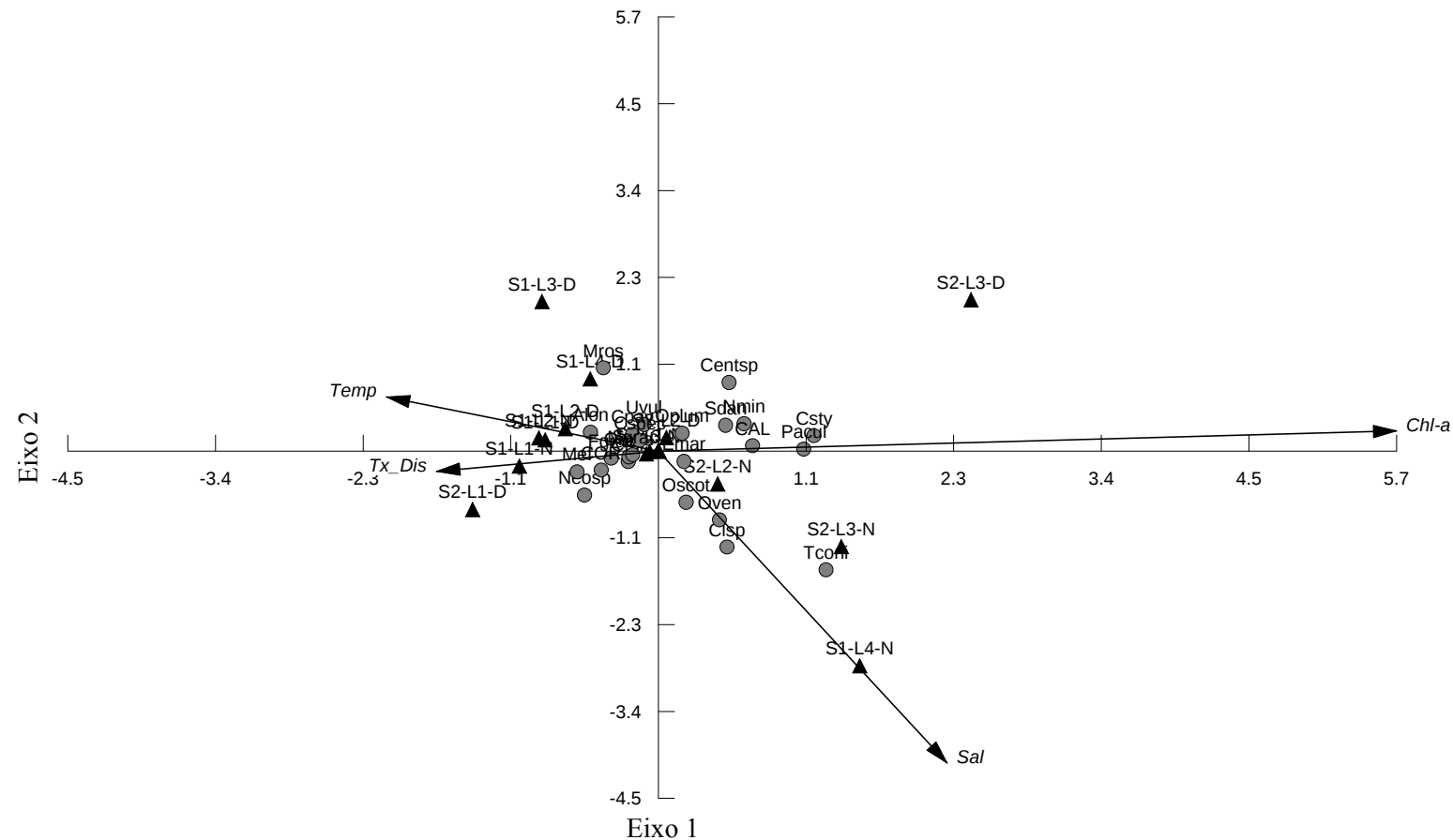


Figura 6 – Análise de correspondência canônica nos primeiros dois eixos da ordenação CCA entre os fatores ambientais, espécies e amostras coletados no Arquipélago de São Pedro e São Paulo. Temp - Temperatura, Sal - Salinidade, Chl-a - Clorofila-a, Tx_Dis - Taxa de dissipação turbulenta (ϵ), Nmin - *Nannocalanus minor*, Neosp - *Neocalanus* sp., Uvul - *Undinula vulgaris*, Cal - Calanidae, Cpav - *Calocalanus pavo*, Csty - *Calocalanus styliremis*, Pacul - *Paracalanus aculeatus*, Alon - *Acrocalanus longicornis*, Cfur - *Clausocalanus furcatus*, Clsp - *Clausocalanus* sp., Emar - *Euchaeta marina*, Sdan - *Scolecithrix danae*, Centsp - *Centropages* sp., Oplum - *Oithona plumifera*, Omed - *Oncaea media*, Oscot - *Oncaea scottodiarloei*, Oven - *Oncaea venusta*, Tconi - *Triconia conífera*, Cspec - *Corycaeus (Corycaeus) speciosus*, Fgrac - *Farranula gracilis*, Cor - Corycaeidae (outros), Mgrac - *Macrosetella gracilis*, Mros - *Microsetella rosea*, Mef - *Miracia efferata*.

DISCUSSÃO

Condições hidrológicas típicas de ambientes equatorial/tropical foram observadas no ASPSP, apresentando uma pequena variação da salinidade e a presença de uma termoclina rasa e permanente (Macedo et al., 2009; Reygondeau & Beaugrand, 2011). A presença dessa estrutura marcante na região epipelágica é de suma importância, uma vez que cria um ambiente bastante homogêneo na parte mais superficial do oceano, atuando de maneira direta sobre a distribuição vertical dos organismos (Longhurst & Pauly, 1987). As concentrações de clorofila-*a* também foram bastante típicas de ambientes oligotróficos, com valores abaixo de $0,2 \text{ mg m}^{-3}$ na superfície, apresentando um incremento com a profundidade (Marañón et al., 2001).

Acredita-se que a profundidade de máxima clorofila ou “pico de clorofila” (do inglês “*deep chlorophyll maximum*” – DCM) não tenha sido atingida em nenhum dos perfis, uma vez que nenhuma redução subsequentemente foi observada. Em ambientes tropicais essa região ocorre próxima à base da camada fótica (Cullen, 1982; McManus & Dawson, 1994).

Valores de taxa de dissipação de energia cinética turbulenta mais elevados próximo à superfície, conforme observado no ASPSP, são bastantes característicos devido à sua forte correlação com o vento (Haury et al., 1992; MacKenzie & Leggett, 1993). Esses valores, da ordem de $10^{-2} \text{ cm}^2 \text{ s}^{-3}$, podem ser considerados elevados quando comparados aos valores típicos sugeridos por MacKenzie & Leggett (1993) para a porção superior dos oceanos, as quais podem variar de 10^{-7} a $10^0 \text{ cm}^2 \text{ s}^{-3}$ ($\bar{x} = 10^{-3} \text{ cm}^2 \text{ s}^{-3}$). Diversos autores afirmam que regiões de topografia abrupta são consideradas zonas de amplificação de processos de mistura turbulenta (Navatov & Ozmidov, 1988; Lueck & Mudge, 1997). Apesar de seu tamanho bastante reduzido, o relevo do Arquipélago de São Pedro e São Paulo parece atuar dessa forma, ocasionando mudanças significativas sobre a circulação local, como sugerido por Araujo & Cintra (2009). Os valores de taxa de dissipação na região do arquipélago podem alcançar valores ainda maiores que os observados, uma vez que o ambiente estava sob condições médias de intensidade de vento durante o período de coleta (Soares et al., 2012).

Quando comparados os valores de dissipação da turbulência em ambos os lados do ASPSP, observam-se valores mais elevados em S1, os quais variam em até três ordens de grandeza em relação a S2. Cintra (2010) verificou, através de modelagem matemática, a existência de uma zona de baixa velocidade a oeste do ASPSP, e o

desenvolvimento de vórtices na porção leste, resultante da interação das correntes com o relevo, o que justifica as diferenças entre os valores de turbulência observados a leste e oeste do arquipélago. Vaske Jr. et al. (2006) destacam ainda, que a pesca no ASPSP ocorre do lado oeste, uma vez que às condições físicas são atenuadas nessa região do arquipélago.

Quanto aos Copepoda, as principais espécies observadas no presente estudo são consideradas por Björnberg (1981) como indicadoras de Água Tropical (massa d'água superficial com salinidades e temperaturas >36 e $>20^{\circ}\text{C}$, respectivamente). Dentre as demais espécies, a maior parcela foi considerada rara, característica típica de oceanos tropicais e subtropicais (Lo et al., 2004). Apesar da pouca profundidade atingida no presente estudo, uma diversidade de média a alta pôde ser observada. Diversas teorias explicam elevadas diversidades em regiões oceânicas tropicais, como por exemplo a teoria da estabilidade (Margalef, 1958) e a teoria dos distúrbios intermediários (Connell, 1978). Outra teoria bastante interessante sugere que a turbulência pode criar uma variabilidade ambiental suficiente para evitar a formação de nichos estáveis, os quais poderiam ser dominados por uma única espécie (Richerson et al., 1970), justificando assim a elevada diversidade em ambientes com relevo acidentado.

Em ambas as estações de coleta, durante o período noturno, foi possível observar a presença de diversas espécies típicas de camadas mais profundas, como as do gênero *Pleuromamma*, *Lucicutia* e *Haloptilus*, entre outras. Essas espécies que se encontram em maiores profundidades durante o período diurno são responsáveis por um aumento da densidade em camadas mais superficiais no período noturno. Apesar de ter sido bastante evidente na estação S1, esse aumento não foi constatado estatisticamente em nenhuma das estações. Melo et al. (2012) já haviam observado essa ausência de diferenças entre amostras diurnas e noturnas no ASPSP em estudos anteriores. Diversos autores afirmam que isto é um indicativo da importância dos fatores físicos em regiões de topografia abrupta (Haury et al., 2000), ou ainda, de um sinergismo entre os fatores físicos e biológicos (Tzella & Haynes, 2007).

Dentre esses fatores, destaca-se a turbulência, a qual diversos autores afirmam que pode atuar de diferentes formas sobre a comunidade planctônica. Esses efeitos podem ser positivos ou negativos, diretos ou indiretos (Alcaraz, 1997), e suas intensidades dependem diretamente do tamanho dos organismos (Alcaraz, 1997; Domenici et al., 2007). Maar et al. (2003) observaram, por exemplo, um efeito significativo da turbulência ($10^{-4} \text{ cm}^{-2}\text{s}^{-3}$) sobre a distribuição de ciliados, *Ceratium* spp.

e náuplios, enquanto que nenhum efeito foi observado sobre os Copepoda. Franks (2001), em condições experimentais, relatou que a turbulência afetava os Copepoda apenas em condições bastante superiores as que afetavam os náuplios, e justificou seus resultados devido à diferente capacidade natatória desses organismos.

Incze et al. (2001), estudando o microzooplâncton, observaram que a maioria dos estágios de Copepoda se localizava entre 10-15 m de profundidade sob condições de baixa turbulência ($\epsilon \sim 10^{-8}$ a $10^{-9} \text{ cm}^{-2} \text{ s}^{-3}$) e que mudavam de posição (20-25 m) quando havia um incremento de turbulência (10^{-6} - $10^{-5} \text{ cm}^{-2} \text{ s}^{-3}$), efeito também observado por Visser et al. (2001). Contudo, no presente estudo, o qual se deteve aos Copepoda do mesozooplâncton, a turbulência (ϵ) apresentou correlações significativas apenas com os copepoditos juvenis, indicando uma forte relação com o tamanho dos indivíduos desse estágio. Para as dez principais espécies observadas, as quais representam 88% da comunidade, o tamanho médio dos copepoditos adultos varia entre 650 a 3040 μm para os machos, e entre 790 a 3520 μm para as fêmeas (Bradford-Grieve et al., 1999). Haury et al. (1990) observaram que os efeitos da turbulência sobre a distribuição de *Oithona* spp. foram importantes apenas em condições de altíssima turbulência ($\epsilon \sim 1$ - $10 \text{ cm}^{-2} \text{ s}^{-3}$), observados durante uma forte tempestade. O tamanho médio dos machos e fêmeas adultos *Oithona* spp. é de 608 e 789 μm , respectivamente (Razouls et al., 2005-2012).

Estes resultados indicam que os níveis de turbulência observados no ASPSP não são suficientes para causar efeitos significativos diretos sobre a distribuição dos copepoditos adultos do mesoplâncton. Entretanto, efeitos sobre a estrutura da comunidade provavelmente estão ocorrendo, uma vez que os copepoditos juvenis estão sendo afetados. Além disso, não existe nenhum conhecimento sobre como os efeitos indiretos da turbulência podem estar afetando essa comunidade, uma vez que os níveis de turbulência observados no presente estudo são capazes de causar alterações nas taxas de encontro (predador-presa), mudanças comportamentais, reprodutivas e metabólicas, como por exemplo, um aumento da atividade natatória, a qual gera um aumento dos custos energéticos, afetando as taxas de respiração e excreção (Marrasé et al., 1990; Saiz & Alcaraz, 1992; Alcaraz, 1997; Sundby, 1997; Irigoien et al., 2000). Igualmente, as relações entre a turbulência e o micro- e protozooplâncton do ASPSP precisam ser investigados, uma vez que em ambientes tropicais oligotróficos, estes componentes são a principal fração da dieta disponível para os Copepoda mesozooplanctônicos

(Satapoomin et al., 2004), que por serem de menor tamanho, podem estar susceptíveis a efeitos diretos da turbulência.

Apesar da relação entre os Copepoda e a turbulência não ser determinante para o mesozooplâncton do ASPSP, a termoclina e a concentração de clorofila-*a* se mostraram os principais fatores estruturadores da comunidade. Essa importância foi evidenciada tanto quando considerada a comunidade total, quanto para algumas das principais espécies testadas separadamente. Woodd-Walker et al. (2001) destacam esses mesmos fatores como determinantes para a comunidade planctônica no Atlântico equatorial. López & Anadón (2008), estudando a mesma região, observaram um efeito significativo da clorofila-*a* sobre a comunidade, e destacam a temperatura, que apesar de não ter um efeito significativo, os autores sugerem que este efeito tenha sido mascarado pelo efeito predominante da clorofila-*a*.

Dessa forma, em ambientes oceânicos oligotróficos tropicais, mesmo aqueles considerados como áreas de amplificação de processos turbulentos, a elevada estratificação térmica e os níveis de clorofila-*a* são os principais agentes ambientais atuando diretamente sobre a distribuição da comunidade mesozooplânctônica, enquanto que a turbulência pode atuar sobre a comunidade de maneira indireta.

AGRADECIMENTOS

Ao CNPq, pelo financiamento do projeto “Efeito da Turbulência sob a Migração Vertical do Plâncton no Arquipélago de São Pedro e São Paulo – Brasil” (CNPq 557150/2009-4) e pela bolsa de doutorado concedida ao autor PAMCM (#140219/2009-9). À Marinha do Brasil, pelo apoio logístico.

REFERÊNCIAS

- ALCARAZ, M. 1997. Copepods under turbulence: grazing, behavior and metabolic rates. *Scientia Marina*, v. 61, p. 177-195.
- ALCARAZ, M.; SAIZ, E.; MARRASÉ, C.; VAQUÉ, D. 1988. Effects of turbulence on the development of phytoplankton biomass and copepod populations in marine microcosms. *Marine Ecology Progress Series*, v. 49, p. 119-204.
- ARAUJO, M.; CINTRA, M. 2009. *Modelagem matemática da circulação oceânica na região equatorial do Arquipélago de São Pedro e São Paulo*. In: Hazin, F.H.V. (Ed.). O Arquipélago de São Pedro e São Paulo: 10 anos de Estação Científica. Brasília: SECIRM p. 107-114.
- ARAUJO, M.; LHERITIER, D.; SILVA, M.A.; CÉSAR LUNA, M.; MEDEIROS, C. 2005. Tidal Turbulence and Eddy-Viscosity in Coastal Waters at Northeastern Brazil. *Journal of Coastal Research*, v. 21, p. 18-27.

- BJÖRNBERG, T.K.S. 1981. *Copepoda*. In: Boltovskoy, D. (Ed.). Atlas del zooplankton del Atlántico Sudoccidental y métodos de trabajo con el zooplankton marino. Mar del Plata: INIDEP p. 587-680.
- BRADFORD-GRIEVE, J.M.; MARKHASEVA, E.L.; ROCHA, C.E.F.; ABIAHY, B. 1999. *Copepoda*. In: Boltovskoy, D. (Ed.). South Atlantic Zooplankton. Leiden: Backhuys Publishers, v. 2. p. 869-1098.
- CINTRA, M.M. 2010. *Modelagem matemática da circulação, transporte e dispersão de nutrientes e plâncton no Arquipélago de São Pedro e São Paulo*. Dissertação de mestrado Departamento de Oceanografia, Universidade Federal de Pernambuco, Recife. 86 p.
- CONNELL, J.H. 1978. Diversity in tropical rain forest and coral reefs. *Science*, v. 199, p. 1302-1310.
- CULLEN, J.J. 1982. The deep chlorophyll maximum: comparing vertical profiles of chlorophyll a. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, v. 39, p. 791-803.
- DOMENICI, P.; CLAIREAUX, G.; MCKENZIE, D.J. 2007. Environmental constraints upon locomotion and predator-prey interactions in aquatic organisms: an introduction. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, v. 362, p. 1929-1936.
- FEITOZA, B.M.; ROCHA, L.A.; LUIZ-JUNIOR, O.J.; FLOETER, S.R.; GASPARINI, J.L. 2003. Reef fishes of St. Paul's Rocks: new records and notes on biology and zoogeography. *Aqua, Journal of Ichthyology and Aquatic Biology*, v. 7, p. 61-82.
- FERNÁNDEZ, F. 1977. Efecto de la intensidad de luz natural en la actividad metabólica y en la alimentación de varias especies de copépodos planctónicos. *Investigación Pesquera*, v. 41, p. 575-602.
- FRANKS, P.J.S. 2001. Turbulence avoidance: An alternate explanation of turbulence-enhanced ingestion rates in the field. *Limnology and Oceanography*, v. 46, p. 959-963.
- FROST, B.W.; BOLLENS, S.M. 1992. Variability of diel vertical migration in the marine planktonic copepod *Pseudocalanus newmani* in relation to its predators. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, v. 49, p. 1137-1141.
- GENIN, A. 2004. Bio-physical coupling in the formation of zooplankton and fish aggregations over abrupt topographies. *Journal of Marine Systems*, v. 50, p. 3-20.
- HAURY, L.; FEY, C.; NEWLAND, C.; GENIN, A. 2000. Zooplankton distribution around four eastern North Pacific seamounts. *Progress In Oceanography*, v. 45, p. 69-105.
- HAURY, L.R.; YAMAZAKI, H.; FEY, C.L. 1992. Simultaneous measurements of small-scale physical dynamics and zooplankton distributions. *Journal of Plankton Research*, v. 14, p. 513-530.
- HAURY, L.R.; YAMAZAKI, H.; ITSWEIRE, E.C. 1990. Effects of turbulent shear flow on zooplankton distribution. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, v. 37, p. 447-461.
- INCZE, L.S.; HEBERT, D.; WOLFF, N.; OAKLEY, N.; DYE, D. 2001. Changes in copepod distributions associated with increased turbulence from wind stress. *Marine Ecology Progress Series*, v. 213, p. 229-240.
- IRIGOIEN, X.; HARRIS, R.P.; HEAD, R.N. 2000. Does turbulence play a role in feeding and reproduction of *Calanus finmarchicus*? *Journal of Plankton Research*, v. 22, p. 399-407.
- KEMP, W.M.; MITSCH, W.J. 1979. Turbulence and phytoplankton diversity: A general model of the "paradox of plankton". *Ecological Modelling*, v. 7, p. 201-222.
- LO, W.-T.; SHIH, C.-T.; HWANG, J.-S. 2004. Diel vertical migration of the planktonic copepods at an upwelling station north of Taiwan, western North Pacific. *Journal of Plankton Research*, v. 26, p. 89-97.
- LONGHURST, A.R.; PAULY, D. 1987. *Ecology of Tropical Oceans*. San Diego: Academic Press, 407 p.
- LÓPEZ, E.; ANADÓN, R. 2008. Copepod communities along an Atlantic Meridional Transect: Abundance, size structure, and grazing rates. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, v. 55, p. 1375-1391.
- LUECK, R.G.; MUDGE, T.D. 1997. Topographically induced mixing around a shallow seamount. *Science*, v. 276, p. 1831-1833.

- MAAR, M.; NIELSEN, T.G.; STIPS, A.; VISSER, A.W. 2003. Title Microscale distribution of zooplankton in relation to turbulent diffusion. *Journal Limnology and Oceanography*, v. 48, p. 1312-1325.
- MACEDO, S.J.; FLORES-MONTES, M.J.; COSTA, C.M.P. 2009. *Hidrologia*. In: Hazin, F.H.V. (Ed.). O arquipélago de São Pedro e São Paulo: 10 anos de estação científica. Brasília: SECIRM p. 100-105.
- MACKENZIE, B.R.; LEGGETT, W.C. 1993. Wind-based models for estimating the dissipation rates of turbulent energy in aquatic environments: empirical comparisons. *Marine Ecology Progress Series*, v. 94, p. 207-216.
- MARAÑÓN, E.; HOLLIGAN, P.M.; BARCIELA, R.; GONZÁLEZ, N.; MOURIÑO, B.; PAZÓ, M.J.; VARELA, M. 2001. Patterns of phytoplankton size structure and productivity in contrasting open-ocean environments. *Marine Ecology Progress Series*, v. 216, p. 43-56.
- MARGALEF, R. 1958. Information theory in ecology. *General Systems*, v. 3, p. 36-71.
- MARGALEF, R. 1997. Turbulence and marine life. *Scientia Marina*, v. 61, p. 109-123.
- MARRASÉ, C.; COSTELLO, J.H.; GRANATA, T.; STRICKLER, J.R. 1990. Grazing in a turbulent environment: energy dissipation, encounter rates, and efficacy of feeding currents in *Centropages hamatus*. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, v. 87, p. 1653-1657.
- MARSHALL, S.M. 1973. Respiration and feeding in copepods. *Advances in Marine Biology*, v. 11, p. 57-120.
- MCGOWAN, J.A.; WALKER, P.W. 1979. Structure in the Copepod Community of the North Pacific Central Gyre. *Ecological Monographs*, v. 49, p. 195-226.
- MCLAREN, I.A. 1963. Effects of temperature on growth of zooplankton, and the adaptive value of vertical migration. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, v. 26, p. 199-220.
- MCMANUS, G.B.; DAWSON, R. 1994. Phytoplankton pigments in the deep chlorophyll maximum of the Caribbean Sea and the western tropical Atlantic Ocean. *Marine Ecology Progress Series*, v. 113, p. 199-206.
- MELO, P.A.M.C.; DIAZ, X.F.G.; MACEDO, S.J.D.; NEUMANN-LEITÃO, S. 2012. Diurnal and spatial variation of the mesozooplankton community in the Saint Peter and Saint Paul Archipelago, Equatorial Atlantic. *Marine Biodiversity Records*, v. 5, p. 1-14.
- METCALFE, A.M.; PEDLEY, T.J.; THINGSTAD, T.F. 2004. Incorporating turbulence into a plankton foodweb model. *Journal of Marine Systems*, v. 49, p. 105-122.
- NAVATOV, U.N.; OZMIDOV, R.V. 1988. A study of turbulence over underwater mounts in the Atlantic Ocean. *Oceanology*, v. 28, p. 210-217.
- PETERS, F.; MARRASÉ, C. 2000. Effects of turbulence on plankton: an overview of experimental evidence and some theoretical considerations. *Marine Ecology Progress Series*, v. 205, p. 291-306.
- PINHEIRO, P.B. 2004. *Biologia do peixe-rei, Elagatis bipinnulatus (Quoy e Gaimard, 1824) capturado na zona econômica exclusiva (ZEE) do nordeste do Brasil*. Dissertação de Mestrado Oceanografia, Universidade Federal de Pernambuco, Recife. 62 p.
- PRANDKE, H.; HOLTSCH, K.; STIPS, A. 2000. MITEC technology development: The microstructure/turbulence measuring system MSS. MITEC Hardware Report, EUR 19733 EN, European Commission, p. 64
- RAZOULS, C.; DE BOVÉE, F.; KOUWENBERG, J.; DESREUMAUX, N. 2005-2012. Diversity and Geographic Distribution of Marine Planktonic Copepods. <http://copepodes.obs-banyuls.fr/en>
- REYGONDEAU, G.; BEAUGRAND, G. 2011. Water column stability and *Calanus finmarchicus*. *Journal of Plankton Research*, v. 33, p. 119-136.
- RICHERSON, P.; ARMSTRONG, R.; GOLDMAN, C.R. 1970. Contemporaneous Disequilibrium, a New Hypothesis to Explain the "Paradox of the Plankton". *Proceedings of the National Academy of Sciences*, v. 67, p. 1710-1714.
- SAIZ, E. 1994. Observations of the free-swimming behavior of *Acartia tonsa*: Effects of food concentration and turbulent water motion. *Limnology and Oceanography*, v. 39, p. 1566-1578.

- SAIZ, E.; ALCARAZ, M. 1992. Enhanced excretion rates induced by small-scale turbulence in *Acartia* (Copepoda: Calanoida). *Journal of Plankton Research*, v. 14, p. 681-689.
- SAIZ, E.; KIOERBOE, T. 1995. Predatory and suspension feeding of the copepod *Acartia tonsa* in turbulent environments. *Marine Ecology Progress Series*, v. 122, p. 147-158.
- SATAPOOMIN, S.; NIELSEN, T.G.; HANSEN, P.J. 2004. Andaman Sea copepods: spatio-temporal variations in biomass and production, and role in the pelagic food web. *Marine Ecology Progress Series*, v. 274, p. 99-122.
- SCHMITT, F.G.; SEURONT, L. 2008. Intermittent turbulence and copepod dynamics: Increase in encounter rates through preferential concentration. *Journal of Marine Systems*, v. 70, p. 263-272.
- SCHNACK-SCHIEL, S.B.; MIZDALSKI, E.; CORNILS, A. 2010. Copepod abundance and species composition in the Eastern subtropical/tropical Atlantic. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, v. 57, p. 2064-2075.
- SHANNON, C.E. 1948. A mathematical theory of communication. *Bell System Technical Journal*, v. 27, p. 379-423.
- SOARES, J.; OLIVEIRA, A.P.D.; CODATO, G.; ESCOBEDO, J.F. 2012. Local and Regional Features of Surface Radiation Fluxes Over the Tropical Atlantic Ocean Near São Pedro and São Paulo Archipelago: Evidence of Small Scale Upwelling. *Nature Environment and Pollution Technology*, v. 11, p. 541-548.
- STRAMMA, L. 1991. Geostrophic transport of the South Equatorial Current in the Atlantic. *Journal of Marine Research*, v. 49, p. 281-294.
- SUNDBY, S. 1997. Turbulence and ichthyoplankton: influence on vertical distributions and encounter rates. *Scientia Marina*, v. 61, p. 159-176.
- SVENDSEN, H. 1997. Physical oceanography and marine ecosystems: some illustrative examples. *Scientia Marina*, v. 61, p. 93-108.
- TZELLA, A.; HAYNES, P.H. 2007. Small-scale spatial structure in plankton distributions. *Biogeosciences*, v. 4, p. 173-179.
- VASKE JR., T.; HAZIN, F.H.V.; LESSA, R.P. 2006. Pesca e hábitos alimentares do peixe-rei, *Elagatis bipinnulata* (Quoy & Gaimard, 1825) (Pisces: Carangidae) no Arquipélago de São Pedro e São Paulo, Brasil. *Arquivo de Ciências do Mar*, v. 39, p. 61-65.
- VASKE JR., T.; LESSA, R.P.; NÓBREGA, M.; MONTEALEGRE-QUIJANO, S.; MARCANTE SANTANA, F.; BEZERRA JR., J.L. 2005. A checklist of fishes from Saint Peter and Saint Paul Archipelago, Brazil. *Journal of Applied Ichthyology*, v. 21, p. 75-79.
- VISSER, A.W.; SAITO, H.; SAIZ, E.; KIØRBOE, T. 2001. Observations of copepod feeding and vertical distribution under natural turbulent conditions in the North Sea. *Marine Biology*, v. 138, p. 1011-1019.
- WOODD-WALKER, R.S.; KINGSTON, K.S.; GALLIENNE, C.P. 2001. Using neural networks to predict surface zooplankton biomass along a 50°N to 50°S transect of the Atlantic. *Journal of Plankton Research*, v. 23, p. 875-888.

Manuscrito IIII

**ANOMALIA MORFOLÓGICA EM *Clausocalanus mastigophorus* (CLAUS, 1863)
(COPEPODA, CALANOIDA) NO ARQUIPÉLAGO DE SÃO PEDRO E SÃO
PAULO**

*Morphological anomaly in Clausocalanus mastigophorus (CLAUS, 1863) (COPEPODA,
CALANOIDA) in Saint Peter and Saint Paul archipelago*

RESUMO

Foi observada uma anomalia morfológica em uma fêmea de *C. mastigophorus*. O espécime, proveniente do Arquipélago de São Pedro e São Paulo (Atlântico Equatorial), apresentou um espinho mediano adicional no basípodo da P3 direita. Alguns autores sugerem que a presença de anomalias pode estar relacionada à infestação por parasitas, entretanto nenhum indício de infestação foi observado. A anomalia observada pode estar relacionada a mutações genéticas espontâneas, uma vez que o ASPSP é uma área oceânica isolada e sem influência de poluição significativa ou de outros agentes mutagênicos, ou ainda, a algum erro de desenvolvimento do indivíduo.

Palavras chave: Morfologia, Crustacea, trópico, ilhas oceânicas.

SHORT NOTE

Os Copepoda são identificados como grupos chave do ambiente pelágico marinho, não apenas por atuarem como elo entre os produtores primários e peixes, mas também como predadores de outros importantes consumidores (Gismervik, 2006). Esses organismos são considerados os componentes mais abundantes e diversos do mesozooplâncton marinho e os principais produtores secundários em teias tróficas marinhas (Gallienne & Robins, 2001; Shimode et al., 2006), podendo representar até 80% da biomassa dos metazoários planctônicos nesses ambientes (Kiørboe, 1998).

Dentre os Copepoda, destacam-se os Calanoida como um dos mais diversos (Stephen, 1984), sendo o gênero *Clausocalanus* um dos mais comuns e numerosos nos oceanos, principalmente nas regiões tropicais e subtropicais (Frost & Fleminger, 1968; Webber & Roff, 1995). Em águas do Atlântico Sul, este gênero é representado por 12 espécies (Boltovskoy, 1999), com destaque para *Clausocalanus furcatus* (Brady, 1883), com elevada abundância e frequência. Dentre as demais espécies que ocorrem no Atlântico Sul, encontra-se ainda *Clausocalanus mastigophorus* (Claus, 1863), comumente encontrada em águas quentes superficiais (Bjornberg, 1980; Peralba & Mazzocchi, 2004).

Uma característica taxonômica importante das espécies de *Clausocalanus* é a presença de processos espiniformes na borda posterodistal da base da P2 e P3 (Frost & Fleminger, 1968; Bradford-Grieve et al., 1999). Apesar de apresentarem pequenas variações na ornamentação, as fêmeas de todas as espécies de *Clausocalanus* possuem apenas três espinhos na base da P3, os quais variam em seu tamanho relativo, largura e distribuição na base (Frost & Fleminger, 1968).

Anomalias morfológicas são observadas em diversos Crustacea planctônicos, com os Copepoda sendo bastante suscetíveis a essas anomalias, como observado por Pombo and Martinelli-Fillho (2011), Gusmão & McKinnon (2009), Bayly & Shiel (2008), dentre outros. Diversas causas estão associadas a essas malformações, como, por exemplo, presença de ecto- e endoparasitas, limitações alimentares, radiação UVB e poluição (Lacuna & Uye, 2001; Gusmão & McKinnon, 2009).

No presente estudo, foi observada uma malformação em uma fêmea de *C. mastigophorus* coletada entre 40 e 60 m de profundidade no entorno do Arquipélago de São Pedro e São Paulo (referenciado a seguir por ASPSP), localizado no Atlântico Equatorial. Essa malformação consiste na presença de um espinho mediano adicional no

basípodo da P3 direita do espécime (Figura 1). Essa anomalia causou uma assimetria da P3 do indivíduo, que apresentou 3 e 4 espinhos no basípodo da P3 esquerda (normal) e direita (anômala), respectivamente.

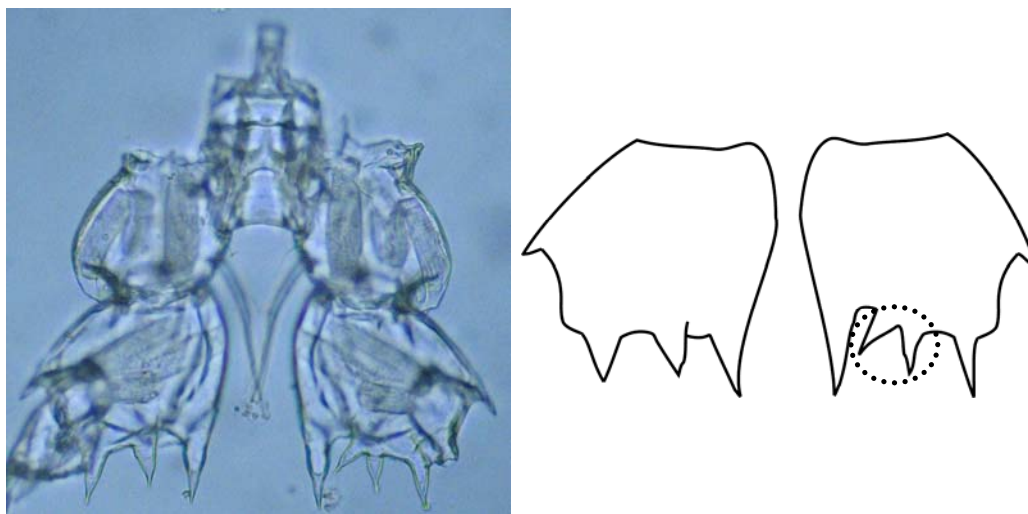


Figura 1 - Foto e esquema da anomalia observada no basípodo da P3 de uma fêmea de *Clausocalanus mastigophorus* em amostra coletada no Arquipélago de São Pedro e São Paulo. Destaque para a presença de um processo adicional na P3 direita.

Cornils et al. (2007), estudando os Clausocalanidae do Mar Vermelho, registraram o desenvolvimento de 1 ou 2 artículos adicionais no quinto par de patas (P5) em diversas espécies do gênero. Os autores sugerem que essa anomalia pode estar relacionada à infestação por parasitas. Entretanto, no presente estudo, nenhum indício de infestação pôde ser observado, tanto no indivíduo anômalo, quanto em nenhum outro indivíduo do gênero presente nas amostras estudadas. Destaca-se ainda, que nenhuma evidência de qualquer tipo de anomalia em outra espécie de Copepoda foi observada.

A causa da anomalia observada no indivíduo de *C. mastigophorus* está provavelmente relacionada a mutações genéticas espontâneas, uma vez que os principais agentes antrópicos causadores de anomalias não são observados no ASPSP, uma área oceânica isolada e sem influência de poluição significativa, ou ainda a algum erro de desenvolvimento do indivíduo, uma vez que a anomalia foi observada em uma frequência muito baixa. Dessa forma, o presente estudo descreve um tipo de anomalia morfológica que ainda não havia sido relatado para os Clausocalanidae, destacando a importância de estudos para investigar suas possíveis causas.

AGRADECIMENTOS

Ao CNPq, pelo financiamento do projeto desenvolvido no ASPSP (CNPq 557150/2009-4) e pela bolsa de doutorado concedida ao autor PAMCM (#140219/2009-9). À Marinha do Brasil, pelo apoio para as coletas no ASPSP.

REFERÊNCIAS

- BAYLY, I.A.E.; SHIEL, R.J. 2008. Intersexuality in *Boeckella triarticulata* (Thomson, 1883) (Copepoda, Calanoida): a trap for unwary taxonomists. *Crustaceana*, v. 81, p. 299-304.
- BJORNBERG, T.K.S. 1980. Revisão da distribuição dos generos *Paracalanus*, *Clausocalanus* e *Ctenocalanus* (Copepoda, Crustacea) ao largo do Brasil. *Boletim do Instituto Oceanográfico*, v. 29, p. 65-68.
- BOLTOVSKOY, D. 1999. *South Atlantic Zooplankton*. Leiden: Backhuys Publishers, 1706 p.
- BRADFORD-GRIEVE, J.M.; MARKHASEVA, E.L.; ROCHA, C.E.F.; ABIAHY, B. 1999. *Copepoda*. In: Boltovskoy, D. (Ed.). *South Atlantic Zooplankton*. Leiden: Backhuys Publishers, v. 2. p. 869-1098.
- CORNILS, A.; NIEHOFF, B.; RICHTER, C.; AL-NAJJAR, T.; SCHNACK-SCHIEL, S.B. 2007. Seasonal abundance and reproduction of clausocalanid copepods in the northern Gulf of Aqaba (Red Sea). *Journal of Plankton Research*, v. 29, p. 57-70.
- FROST, B.; FLEMINGER, A. 1968. *A revision of the genus Clausocalanus (Copepoda: Calanoida) with remarks on distributional patterns in diagnostic characters*. Berkeley: University of California Press, 235 p.
- GALLIENNE, C.P.; ROBINS, D.B. 2001. Is *Oithona* the most important copepod in the world's oceans? *Journal of Plankton Research*, v. 23, p. 1421-1432.
- GISMERVIK, I. 2006. Top-down impact by copepods on ciliate numbers and persistence depends on copepod and ciliate species composition. *Journal of Plankton Research*, v. 28, p. 499-507.
- GUSMÃO, L.F.M.; MCKINNON, A.D. 2009. Sex ratios, intersexuality and sex change in copepods. *Journal of Plankton Research*, v. 31, p. 1101-1117.
- KIØRBOE, T. 1998. Population regulation and role of mesozooplankton in shaping marine pelagic food webs. *Hydrobiologia*, v. 363, p. 13-27.
- LACUNA, D.G.; UYE, S.-I. 2001. Influence of mid-ultraviolet (UVB) radiation on the physiology of the marine planktonic copepod *Acartia omorii* and the potential role of photoreactivation. *Journal of Plankton Research*, v. 23, p. 143-155.
- PERALBA, À.; MAZZOCCHI, M.G. 2004. Vertical and seasonal distribution of eight *Clausocalanus* species (Copepoda: Calanoida) in oligotrophic waters. *ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil*, v. 61, p. 645-653.
- POMBO, M.; MARTINELLI-FILLHO, J.E. 2011. New non-sexual skeletal abnormalities in *Acartia Lilljeborgii* Giesbrecht, 1889 (Copepoda, Calanoida). *Crustaceana*, v. 85, p. 249-255.
- SHIMODE, S.; TODA, T.; KIKUCHI, T. 2006. Spatio-temporal changes in diversity and community structure of planktonic copepods in Sagami Bay, Japan. *Marine Biology*, v. 148, p. 581-597.
- STEPHEN, R. 1984. Distribution of Calanoid copepods in the Arabian Sea and Bay of Bengal. *Mahasagar: Bulletin of the National Institute of Oceanography*, v. 17, p. 161-171.
- WEBBER, M.K.; ROFF, J.C. 1995. Annual biomass and production of the oceanic copepod community off Discovery Bay, Jamaica. *Marine Biology*, v. 123, p. 481-495.

Manuscrifo IV

**THE FIRST OCCURRENCE OF *Mormonilla phasma* GIESBRECHT, 1891
(MORMONILLOIDA: MORMONILLIDAE) IN THE SOUTHWEST ATLANTIC
OCEAN**

*Primeira ocorrência de *Mormonilla phasma* Giesbrecht, 1891 no sudoeste do oceano
Atlântico*

ABSTRACT

This communication is the first report of the occurrence of *Mormonilla phasma* (Copepoda) in the Southwestern Atlantic Ocean. Females individuals were found at surface waters from the shelf break of Rio Grande do Norte State (Northeastern Brazil) and between 60 and 100 m, in the epipelagic layer around the St. Peter and St. Paul Archipelago (Atlantic equatorial). This finding extends the vertical limits for this specie worldwide.

Key words: Planktonic, Copepod, equatorial.

INTRODUCTION

The genus *Mormonilla* was initially described by Giesbrecht in 1891 and placed in a separate family, Mormonillidae. Due to the combination of the characters of superorders Podoplea and Gymnoplea that the group presented, its position in the classification of Copepoda long remained uncertain (Boxshall, 1979). After several attempts to define the best classification, Boxshall (1979) proposed the elevation of the family to ordinal level, creating the order Mormonilloida.

The order Mormonilloida includes two genera, *Mormonilla* and *Neomormonilla*, with a total of five species. The genus *Mormonilla* has two species, *M. minor* Giesbrecht, 1891 and *M. phasma* Giesbrecht, 1891, which are widely distributed in oceanic waters between depths of 400 and 4000 m (Boxshall, 2001). Boxshall & Halsey (2004) emphasize that approximately 90% of the population is concentrated between 400 and 700 m in the shallow zone of the mesopelagic environment. These authors suggest that specimens may occasionally occur in shallow hauls from a depth of 300 m.

Scott (1893) first recorded the species for the Equatorial Atlantic in the Gulf of Guinea. In the database created by Razouls et al. (2005-2012), the species is cited for the Brazil-Argentina geographical area. However, the papers listed in this database suggest occurrence of the species just off the coast of Africa and in the North Atlantic (Table I).

The purpose of this communication is to furnish the first report of the occurrence of *Mormonilla phasma* Giesbrecht, 1891 in the Southwest Atlantic Ocean and extend its vertical limits to epipelagic waters.

Tabela I - Studies that recorded *Mormonilla phasma* from the Atlantic Ocean, compiled from Razouls et al. (2005-2012).

<i>Authority</i>	<i>Study Area</i>
Scott (1893)	Equatorial Atlantic (Gulf of Guinea)
Grice (1963)	NW Atlantic
Deevey & Brooks (1977)	NW Atlantic (off Bermuda)
Vives (1982)	NE Atlantic (Morocco, Mauritania)
Lozano Soldevilla et al. (1988)	NE Atlantic (Canary Is.)
Holmes (2001)	N Atlantic (Ireland)
Huys et al. (1992)	NW African Coast
Sameoto et al. (2002)	NW Atlantic (off E Nova Scotia)
Ivanenko & Defaye (2006)	NW Atlantic
Morales-Ramirez & Suarez-Morales (2008)	Caribbean Sea
Medellín-Mora & Navas S. (2010)	NW Atlantic (Colombian Caribbean)

MATERIAL AND METHODS

The specimens were collected in two regions of the Brazilian waters: (i) the St. Peter and St. Paul archipelago (hereafter SPSPA) and (ii) the shelf break of the State of Rio Grande do Norte (Potiguar Basin). At the SPSPA, vertical hauls were carried out from 100 m up to surface, layered 20 m, with an opening-closing plankton net of mesh size 200 μm . In the Potiguar Basin, transects were delimited perpendicular to the coastline, with stations located on the 150, 400, 1000 and 2500 m isobaths. At these stations, horizontal hauls were conducted in the nuclei of the main water masses (Tropical Water, South Atlantic Central Waters, Antarctic Intermediary Water, North Atlantic Deep Water) using a multinet with 300 μm mesh. Specimens have been deposited in the Crustacea collections of the Museu Oceanográfico Petrônio Alves Coelho (MOUFPE), Federal University of Pernambuco (MOUFPE No. 15123 - 15133).

RESULTS AND DISCUSSION

At the SPSPA, a total of 60 samples were analyzed, with individuals of *M. phasma* observed only in three of these samples. Five individuals of *M. phasma* were recorded during the dry season (Sep-Oct 2011), with an average density of 0.98 ± 0.71 ind. m^{-3} (Table II). The individuals were observed in the 60-80 m and 80-100 m layers, in East and West of the SPSPA, respectively (Table II).

At Potiguar Basin, from amount of 28 samples analyzed, eight samples present *M. phasma*, totalizing 105 individuals. All specimens collected were females, with a density varying between 0.05 and 0.32 ind. m^{-3} (0.16 ± 0.10 ind. m^{-3}) (Table II). The individuals were collected between 260 and 1600 m, with a higher concentration from 365 to 925 m (Table II). The females of this species are considered to be small particle-feeders, possessing filter baskets formed by the feeding appendages (Boxshall, 1985). The males, characterized by reduced feeding appendages and modified antennules, are interpreted as nonfeeding (Huys et al., 1992) and are extremely rare (Böttger-Schnack, 1996).

Although *Mormonilla phasma* is considered to be restricted to the bathypelagic (Böttger-Schnack, 1996) or mesopelagic zones (Boxshall & Halsey, 2004), the specimens collected at the SPSPA were found between 60 and 100 m. This record represent as far as we know the first time these species were obtained at such a shallow

depth. Shimode et al. (2006) have observed that *M. phasma* had not been collected in layers above 100 m and that the species most often occurs between 200 and 1000 m. Longhurst (1985) studying the tropical Pacific Ocean, noted the occurrence of *Mormonilla* just under 100 m. In Potiguar Basin, the specimens in certain cases were observed just above the maximum limit of 300 m suggested by Boxshall & Halsey (2004).

Tabela II - Samples in which *Mormonilla phasma* occurred at the Saint Peter and Saint Paul Archipelago and Potiguar Basin (RN).

Study Area	Station	Water Mass	Depth	Time	Date	No. specimens	Abundance (ind.m ⁻³)
SPSPA	East	TW	80-100m	Day	Sep/2011	2	1.44
	West	TW	60-80m	Day	Sep/2011	1	0.16
	East	TW	80-100m	Night	Oct/2011	2	1.33
Potiguar Basin (RN)	MT 61	SACW	260±2m	Day	Nov/2009	1	0.06
	MT 71	SACW	365±2m	Day	Dec/2009	10	0.32
	MT 71	AIW	810±2m	Day	Dec/2009	7	0.27
	MT 73	SACW	350±2m	Day	Nov/2009	5	0.05
	MT 81	SACW	410±2m	Day	Nov/2009	3	0.07
	MT 81	AIW	925±2m	Day	Nov/2009	46	0.21
	MT 81	NADW	1600±2m	Day	Nov/2009	22	0.17
	MT 83	NADW	1600±2m	Day	Nov/2009	11	0.10

The presence of this species above 100 m at the SPSPA may be associated to "pulses" of resurgence in the area. In fact, Araújo & Cintra (2009) emphasize that the interaction between the Equatorial Undercurrent (EUC) and the abrupt topography of the SPSPA may generate lee waves and eddies, inducing thermohalina disturbances and local upwelling. The first record of *M. phasma* in Chilean waters corroborated the assumption that the species was restricted to deep water (Hidalgo et al., 2010). These results indicate that factors other than physical factors (behavior or ontogenetic) may be related to the shallow distribution of the species at the SPSPA.

Thus, besides extending the record of the occurrence of *M. phasma* for the Southwest Atlantic Ocean, this study highlights an increase in the amplitude of their vertical distribution to above 100 m, another important factor for the ecology of the species. In addition, the low densities observed in both regions ($< 2 \text{ ind. m}^{-3}$) demonstrate that *M. phasma* occurs in small populations in the Southwest Atlantic Ocean, even in deeper water ($\sim 1600 \text{ m}$).

ACKNOWLEDGMENTS

We thank the CNPq for funding the project developed in the SPSPA (CNPq 557150/2009-4) and for a PhD scholarship granted to PAMCM. We thank the Brazilian Navy for all the support furnished for the collections made in the SPSPA and PETROBRAS S.A. for financing the project developed in the Potiguar Basin, RN. We thank Dr. Rony Huys and Dr. Eduardo Suarez-Morales for contributing to this work with collaboration and suggestions.

REFERENCES

- ARAÚJO, M.; CINTRA, M. 2009. *Modelagem matemática da circulação oceânica na região equatorial do Arquipélago de São Pedro e São Paulo*. In: Hazin, F.H.V. (Ed.). *O Arquipélago de São Pedro e São Paulo: 10 anos de Estação Científica*. Brasília: SECIRM p. 107-114.
- BÖTTGER-SCHNACK, R. 1996. Vertical structure of small metazoan plankton, especially noncalanoid copepods. I. Deep Arabian Sea. *Journal of Plankton Research*, v. 18, p. 1073-1101.
- BOXSHALL, G. 2001. *Copepoda (excl. Harpacticoida)*. In: Costello, M.J.; Embrow, C.; White, R.J. (Ed.). *European register of marine species: a check-list of the marine species in Europe and a bibliography of guides to their identification*. Collection Patrimoines Naturels, v. 50. p. 252-268.
- BOXSHALL, G.A. 1979. The planktonic copepods of the northeastern Atlantic Ocean: Harpacticoida, Siphonostomatoida and Mormonilloida. *Bulletin of the British Museum (Natural History) Zoology*, v. 35, p. 201-264.
- BOXSHALL, G.A.; HALSEY, S.H. 2004. *An introduction to copepod diversity* The Ray Society, 966 p.
- DEEVEY, G.B.; BROOKS, A.L. 1977. Copepods of the Sargasso Sea off Bermuda: species composition, and vertical and seasonal distribution between the surface and 2000 m. *Bulletin of Marine Science*, v. 27, p. 256-291.
- GRICE, G.D. 1963. Deep water copepods from the western North Atlantic with notes on five species. *Bulletin of Marine Science of the Gulf and Caribbean*, v. 13, p. 493-501.
- HIDALGO, P.; ESCRIBANO, R.; VERGARA, O.; JORQUERA, E.; DONOSO, K.; MENDOZA, P. 2010. Patterns of copepod diversity in the Chilean coastal upwelling system. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, v. 57, p. 2089-2097.
- HOLMES, J.M.C. 2001. A checklist of the Calanoida and the smaller copepod orders (Crustacea: Copepoda) of Ireland. *Bulletin of the Irish Biogeographical Society*, v. 25, p. 7-73.
- HUYS, R.; BOXSHALL, G.A.; BÖTTGER-SCHNACK, R. 1992. On the discovery of the male of *Mormonilla* Giesbrecht, 1891 (Copepoda: Mormonilloida). *Bulletin of the British Museum (Natural History) Zoology*, v. 58, p. 157 - 170.
- IVANENKO, V.N.; DEFAYE, D. 2006. Planktonic Deep-water Copepods of the Family Mormonillidae Giesbrecht, 1893 from the East Pacific Rise (13N), the Northeastern Atlantic, and Near the North Pole (Copepoda, Mormonilloida). *Crustaceana*, v. 79, p. 707-726.
- LONGHURST, A.R. 1985. Relationship between diversity and the vertical structure of the upper ocean. *Deep Sea Research Part A. Oceanographic Research Papers*, v. 32, p. 1535-1570.
- LOZANO SOLDEVILLA, F.; HERNANDEZ, F.; ROS, M.M.; JIMENEZ, S.; MINGORANCE, M.C.; PEREZ, A.; CONSUELO DE LORENZO, M. 1988. Preliminary list of zooplankton of the Canary Islands. I. Cladocera, Copepoda, Euphausiacea, Chetognatha and Salps. *Boletim do Museu Municipal do Funchal*, v. 40, p. 55-64.

- MEDELLÍN-MORA, J.; NAVAS S., G.R. 2010. Listado taxonómico de copépodos (Arthropoda: Crustacea) del mar Caribe Colombiano. *Boletín de Investigaciones Marinas y Costeras - INVEMAR*, v. 39, p. 265-306.
- MORALES-RAMIREZ, A.; SUAREZ-MORALES, E. 2008. *Copepods*. In: (Ed.). *Marine Biodiversity of Costa Rica, Central America*, v. 85. p. 291-305.
- RAZOULS, C.; DE BOVÉE, F.; KOUWENBERG, J.; DESREUMAUX, N. 2005-2012. Diversity and Geographic Distribution of Marine Planktonic Copepods. <http://copepodes.obs-banyuls.fr/en>
- SAMEOTO, D.D.; OCEANOGRAPHY, B.I.O.; COCHRANE, N.A.; FISHERIES, C.D.O.; OCEANS. 2002. *Seasonal Abundance, Vertical and Geographic Distribution of Mesozooplankton, Macrozooplankton and Micronekton in the Gully and Western Scotian Shelf (1999-2000)*. Ocean Sciences Division, Maritimes Region, Department of Fisheries and Oceans, Bedford Institute of Oceanography, p.
- SCOTT, T. 1893. Report on Entomostraca from the Gulf of Guinea, collected by John Rattray, B.Sc. *Transactions of the Linnean Society of London (Zoology)*, v. 6, p. 1-161.
- SHIMODE, S.; TODA, T.; KIKUCHI, T. 2006. Spatio-temporal changes in diversity and community structure of planktonic copepods in Sagami Bay, Japan. *Marine Biology*, v. 148, p. 581-597.
- VIVES, F. 1982. *Sur les copépodes de la région CINECA (parties nord et centrale)*. In: Hempel, G. (Ed.). *The Canary Current: studies of an upwelling system: Rapports et Proces-verbaux des Réunions. Conseil International pour l'Exploration de la Mer*, v. 180. p. 289-296.

Considerações Finais

O presente estudo foi desenvolvido com o objetivo original de testar os efeitos da turbulência sobre a distribuição vertical dos Copepoda mesozooplancônicos da camada epipelágica do Arquipélago de São Pedro e São Paulo (ASPSP). Entretanto, os métodos utilizados para testar esses possíveis efeitos geraram uma grande quantidade de informações novas, que foram apresentadas e debatidas ao longo dessa Tese.

Destaca-se, inicialmente, o elevado número de espécies que foram identificadas no presente estudo (107), dentre as quais um total de 57 espécies não havia sido registrado para a área. Em especial, a espécie *Mormonilla phasma* teve seu primeiro registro (e primeiro da Ordem Mormonilloida) no Atlântico Sudoeste. O registro de *M. phasma* em profundidades inferiores às já registradas para a espécie, além da marcante variabilidade temporal observada na estrutura da comunidade entre as três campanhas (em curta e longa escala de tempo), são fortes indicativos da importância dos processos hidrodinâmicos locais sobre os Copepoda.

Com relação à interação entre os processos físicos e biológicos, os elevados valores de turbulência observados a partir das medidas obtidas *in situ* indicam uma amplificação de processos de mistura turbulenta induzidos pela interação das correntes com a topografia abrupta do ASPSP, mesmo o arquipélago apresentando um tamanho tão reduzido (cerca de 17.000 m²). Diferenças significativas foram verificadas entre os valores de turbulência medidos nos lados leste e oeste do arquipélago. Esta assimetria sugere que a geração/quebra de ondas internas e o desenvolvimento de vórtices na área oceânica a oeste do arquipélago, resultantes da interação entre a Sub-corrente Equatorial e o relevo, são capazes de incrementar a turbulência local e induzir mecanismos de ressurgência localizados. Estes resultados corroboram as análises prévias obtidas com o emprego de técnicas de modelagem matemática e simulação numérica (Araújo & Cintra, 2009, Cintra, 2010).

Apesar desses elevados valores de turbulência, correlações significativas foram verificadas apenas para os copepoditos juvenis, indicando que os efeitos diretos da turbulência sobre os Copepoda estão fortemente relacionados ao tamanho dos organismos. Entretanto, tanto os efeitos indiretos sobre o mesozooplâncton, quanto os efeitos sobre o microzooplâncton, precisam ser investigados no ASPSP. Dessa forma, a hipótese do estudo, de que “A turbulência é o principal agente estruturador da distribuição vertical dos Copepoda no Arquipélago de São Pedro e São Paulo, uma vez que ocorre uma intensificação dos processos turbulentos devido a sua topografia” foi rejeitada. Os resultados demonstram que a termoclina e os níveis de clorofila-*a* são os

principais fatores ambientais estruturadores que atuam sobre a distribuição vertical da comunidade mesozooplancônica, enquanto a turbulência atua possivelmente de maneira indireta sobre essa comunidade.

Por fim, destaca-se que, apesar do estudo ter se concentrado apenas na região epipelágica, esse aumento significativo da diversidade de espécies de Copepoda reforça a carência de estudos básicos sobre a biodiversidade planctônica no ASPSP, bem como a necessidade de investigação em águas mais profundas no entorno do arquipélago. Em particular, a descrição da anomalia morfológica observada em *C. mastigophorus*, nessa região oceânica isolada e de baixa poluição antrópica reforça o potencial do ASPSP como um laboratório natural, uma vez que os motivos dessas mutações são desconhecidos, sugerindo alterações espontâneas, ou ainda, algum erro de desenvolvimento do indivíduo, uma vez que a anomalia foi observada em uma frequência muito baixa.