



Universidade do Estado do Rio de Janeiro

Centro de Tecnologia e Ciências

Faculdade de Oceanografia

Caio Cesar Ribeiro

Vórtices da Corrente das Agulhas e suas implicações na distribuição e ecologia do picoplâncton, nanoplâncton e microplâncton no Oceano Atlântico Sul

Rio de Janeiro

2020

Caio Cesar Ribeiro

Vórtices da Corrente das Agulhas e suas implicações na distribuição e ecologia do picoplâncton, nanoplâncton e microplâncton no Oceano Atlântico Sul

Tese apresentada, como requisito parcial para obtenção do título de Doutor, ao Programa de Pós-Graduação em Oceanografia, da Universidade do Estado do Rio de Janeiro. Área de concentração: Caracterização, diagnóstico e evolução de ambientes marinhos.

Orientadora: Prof.^a Dra. Gleyci A. O. Moser

Coorientadora: Prof.^a Dra. Letícia Cotrim da Cunha

Rio de Janeiro

2020

CATALOGAÇÃO NA FONTE
UERJ / REDE SIRIUS / BIBLIOTECA CTC/C

R484 Ribeiro, Caio Cesar.
Vórtices da Corrente das Agulhas e suas implicações na distribuição e ecologia do picoplâncton, nanoplâncton e microplâncton no Oceano Atlântico Sul / Caio Cesar Ribeiro. – 2020.
162 f.: il.

Orientadora: Gleyci Aparecida Oliveira Moser.
Coorientadora: Letícia Cotrim da Cunha.
Tese (Doutorado) – Universidade do Estado do Rio de Janeiro, Faculdade de Oceanografia.

1. Plâncton marinho – Atlântico Sul, Oceano – Teses. 2. Microbiologia marinha – Atlântico Sul, Oceano – Teses. 3. Ecologia marinha – Atlântico Sul, Oceano – Teses. 4. Oceanografia química – Atlântico Sul, Oceano – Teses. I. Moser, Gleyci Aparecida Oliveira. II. Cunha, Letícia Cotrim da. III. Universidade do Estado do Rio de Janeiro. Faculdade de Oceanografia. IV. Título.

CDU 574.583(261.6)

Bibliotecária responsável: Taciane Ferreira da Silva / CRB-7: 6337

Autorizo, apenas para fins acadêmicos e científicos, a reprodução total ou parcial desta tese, desde que citada a fonte.

Assinatura

Data

Caio Cesar Ribeiro

Vórtices da Corrente das Agulhas e suas implicações na distribuição e ecologia do picoplâncton, nanoplâncton e microplâncton no Oceano Atlântico Sul.

Tese apresentada, como requisito parcial para obtenção do título de Doutor, ao Programa de Pós-Graduação em Oceanografia, da Universidade do Estado do Rio de Janeiro. Área de concentração: Caracterização, diagnóstico e evolução de ambientes marinhos.

Aprovado em 30 de outubro de 2020

Coorientadora: Prof.^a Dra. Leticia Cotrim da Cunha

Faculdade de Oceanografia – UERJ

Banca Examinadora:

Prof.^a Dra. Gleyci Aparecida Oliveira Moser (Orientadora)
Faculdade de Oceanografia – UERJ

Prof.^a Dra. Josefa Varela Guerra
Faculdade de Oceanografia – UERJ

Prof. Dr. Marcelo Manzi Marinho
Instituto de Biologia Roberto Alcântara Gomes – UERJ

Prof.^a Dra. Aurea Maria Ciotti
Universidade de São Paulo

Prof.^a Dra. Silvia Mattos Nascimento
Universidade Federal do Estado do Rio de Janeiro

Rio de Janeiro

2020

AGRADECIMENTOS

Agradeço principalmente a Deus que tem me orientado por todos esses anos pelo melhor caminho, ajudando-me a compreender melhor o mundo e as pessoas, me dando coragem quando os estudos foram difíceis e quando eu fui tentado a desanimar. Agradeço aos meus “felinhos” Margareth e Alcides pelos 6 anos de amamentação e por terem me dado suporte e auxiliado em toda a minha vida, me ensinando a ser a pessoa que sou hoje, amo vocês e serei eternamente grato. Agradeço a minha família Dri, Erica e Nicole por terem dado suporte nos momentos que estive longe para estudar e por todo apoio e incentivo. Agradeço ao meu melhor amigo Doug, que nos momentos mais difíceis esteve ao meu lado e me ensinou a levar a vida de uma forma menos exigente. Agradeço aos meus amigos de hoje e sempre: Mari, Heleninha, Flávia e Andréa pelo auxílio e incentivo, e as minhas eternas professoras Maria Fernanda e Cintia Miyaji.

Agradeço a minha professora, amiga e orientadora Gleyci, que conheço há 14 anos, sempre fez parte da minha formação profissional e pessoal e foi uma inspiração para eu querer ser professor, você é maravilhosa e eu tenho muito orgulho, carinho e admiração por você. Agradeço as minhas coorientadoras Letícia e Fernanda pela amizade, carinho, auxílio, conversas, risadas e ideias. Vocês são pessoas incríveis e eu admiro muito vocês. Agradeço a uma taxonomista de fito incrível e grande amiga Dodô, por ter me apoiado tanto por diversos dias me ensinando a contar as algas e por toda amizade e carinho. Agradeço o Dr. Guerra pelas considerações na qualificação e seminário.

Agradeço aos meus amigos da UERJ: Mari (Européia), Doug (Marido do ano), Renan (Lacrador), “Gilberto” (Francês), Keila (Boleira), Fer (polichaetan), Lis, Marcinha, Camila, Laura, Léo, Marina, Clarisse, Natália, Raquelzinha, Raquel, Jeff, Bia, Ingrid, Vini, Melanie, Giselle, Marcela, Gil. Agradeço em especial ao amigo e técnico do lab Dig pela dedicação e enorme carinho com todos. Agradeço a uma amiga que se foi cedo, mas deixou um carinho enorme e os momentos que vivemos juntos foram inesquecíveis: Camila, obrigado por ter te conhecido.

Agradecimento especial ao querido secretário da pós André que sempre ajudou sorrindo e com muito profissionalismo. Agradeço aos professores: Josefa, Tati, Paulo, Alessandro, Cássia, Luana, pelas disciplinas e pelos papos nos corredores. Em especial ao professor Skinner pela melhor disciplina que cursei nessa pós em Ilha Grande.

O mestre da vida faz pouca distinção entre o seu trabalho e o seu lazer. Ele simplesmente persegue sua visão de excelência em tudo o que faz, deixando para os outros a decisão de saber se está trabalhando ou se divertindo. Mas ele sabe que está sempre fazendo as duas coisas simultaneamente.

Buda

RESUMO

CESAR-RIBEIRO, Caio. **Vórtices da Corrente das Agulhas e suas implicações na distribuição e ecologia do picoplâncton, nanoplâncton e microplâncton no Oceano Atlântico Sul**. 2020. 162 f. Tese (Doutorado em Oceanografia) – Faculdade de Oceanografia, Universidade do Estado do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, 2020.

Da terminação sudoeste da Corrente das Agulhas, vórtices anticiclônicos são emitidos e derivam pelo Oceano Atlântico Sul. A formação dos vórtices na retroflexão da Corrente das Agulhas desempenha um papel essencial na circulação termohalina, no clima e na dispersão e ecologia do plâncton. Este estudo é baseado no cruzeiro FORSA, que partiu da Cidade do Cabo (África do Sul), cruzando o Atlântico até Arraial do Cabo (Brasil) em Junho-Julho de 2015, onde três vórtices da Corrente das Agulhas de diferentes idades (E1, sete meses; E3, onze meses; E5, vinte e quatro meses) foram amostrados para coletas discretas de água. Nas amostras destinadas à avaliação da comunidade planctônica foram realizadas as seguintes análises: i. densidade e biomassa do picoplâncton (bacterioplâncton e piceucariotos); ii. análise da densidade, biomassa e composição dos protistas nanoplanctônicos e iii. densidade, biomassa, composição e diversidade funcional dos protistas microplanctônicos. O picoplâncton foi analisado através de citometria de fluxo, enquanto as comunidades nano e microplanctônicas foram analisadas através de microscopia de campo claro e contraste de fase. As estações foram: um ponto de coleta controle fora, e três estações dentro do vórtice (na borda, no meio e no centro). O E1, vórtice mais jovem, apresentou as menores temperaturas e salinidades e maior fluorescência, e as maiores concentrações de NID, especialmente o nitrito; e o fosfato. A densidade do picoplâncton muda nos vórtices mais antigos, que perderam vorticidade e a mistura de nutrientes altera a comunidade do picoplâncton. Quanto ao picoplâncton autotrófico, *Prochlorococcus* sp. e *Synechococcus* sp. foram abundantes nos vórtices, o primeiro apresentando as maiores densidades e o segundo as maiores biomassas. Estes dois gêneros demonstraram competição no ambiente dos vórtices, com uma correlação negativa entre densidades. Bactérias heterotróficas foram o grupo com a maior densidade e biomassa em quase todas as estações e profundidades, reforçando que as bactérias têm um papel vital na remineralização da matéria orgânica, principalmente no centro dos vórtices. A densidade dos grupos nanofitoplanctônicos demonstrou que os fitoflagelados foram dominantes em E1, mas as cianobactérias foram dominantes em todas as outras estações sobre os fitoflagelados e dinoflagelados. Em E5, a densidade celular era muito maior do que nos outros vórtices, principalmente na estação central. A maior densidade de cianobactérias no vórtice E5 (2×10^5 células.L⁻¹) reforça a importância desses organismos autotróficos para o oceano tropical oligotrófico. Na comunidade microplanctônica foi evidente o aumento na riqueza de espécies com a diminuição da intensidade dos vórtices no sentido oeste. O microplâncton continha principalmente dinoflagelados mixotróficos e cianobactérias adaptadas a condições oligotróficas. Isso se encaixa na teoria da neutralidade, uma vez que a estratégia funcional foi à mesma, onde os recursos são escassos, e há seleção das espécies que melhor utilizam a fonte de nutrientes ou utilizam de vantagens evolutivas para viver em um ambiente oligotrófico.

Palavras-Chave: Vórtices das Agulhas. Microbiologia Marinha. Variações abióticas. Diversidade Funcional. Comunidade planctônica.

ABSTRACT

CESAR-RIBEIRO, Caio. **Agulhas current rings and its implications on the distribution and ecology of the picoplankton, nanoplankton, and microplankton in the South Atlantic Ocean.** 2020. 162 f. Tese (Doutorado em Oceanografia) – Faculdade de Oceanografia, Universidade do Estado do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, 2020.

From the southwestern termination of the Agulhas current, anticyclonic eddies are emitted and drift across the South Atlantic Ocean. The rings formation of the Agulhas Current retroflection plays an essential role in the thermohaline circulation, climate, and the plankton dispersion and ecology. This study is based on FORSA cruise, from Cape Town (South Africa), crossing the Atlantic to Arraial do Cabo (Brazil) in June 2015, where three eddies from Agulhas current of different ages (E1, seven months; E3, eleven months; E5, twenty-four months). In the samples destined to the evaluation of the planktonic community the following analyzes were carried out: i. picoplankton density and biomass (bacterioplankton and picoeukaryotes); ii. analysis of density, biomass and composition of nanoplankton protists and iii. density, biomass, composition and functional diversity of microplankton protists. The picoplankton was analyzed using flow cytometry, while the nano and microplanktonic communities were analyzed using bright-field and phase contrast microscopy. The stations were: one station control outside, and three stations inside the eddy (at the border, midway, and center). The youngest eddy, E1 showed the lowest temperatures and salinities and higher fluorescence, and the highest concentration of DIN, especially nitrite, and phosphate. The communities' picoplankton changes in the older eddies who lost vorticity and a mixture of nutrients that alter the picoplankton community. As for the autotrophic picoplankton, *Prochlorococcus* sp. and *Synechococcus* sp. were abundant in the observed eddies, the first presenting the highest densities and the second the highest biomass. These two genera demonstrated competition in the eddies environment, with a negative correlation observed between densities. Heterotrophic bacteria were the group with the highest density and biomass in almost all stations and depths, reinforcing that bacteria play a vital role in the organic matter remineralization, mainly in the eddies center. The nanophytoplankton groups' density demonstrated that phytoflagellates were dominant in E1, but cyanobacteria were dominant in all the other stations over phytoflagellates and dinoflagellates. The higher densities of cyanobacteria in eddies E5 (2×10^5 cells.L⁻¹) reinforce the importance of these autotrophic organisms for the oligotrophic tropical ocean. Concerning the microplankton community, a increase in species richness was evident with a decrease in eddy intensity. The microplankton contained mainly mixotrophic dinoflagellates and cyanobacteria adapted to oligotrophic conditions. This fits the neutrality theory, once the functional strategy was the same, where resources are scarce, and the selection of species that best use the source of nutrients or use evolutionary advantages to live in an oligotrophic environment.

Keywords: Agulhas rings. Marine Microbiology. Abiotic variations. Functional Diversity. Plankton communit.

LISTA DE FIGURAS

Figura 1 –	Mapa Oceano Atlântico Sul e a formação dos vórtices da Corrente das Agulhas na região de retroflexão (ODV).....	18
Figura 2 –	Mapa de amostragem dos dados oceânicos (ODV) vórtices coletados no Atlântico Sul.....	31
Figura 3 –	Diagramas TS - Temperatura Potencial °C X Salinidade de 0 a 200 m nos vórtices E1 (a), E3 (b) e E5 (c), e para profundidades de 0 a 2500 m nos vórtices E1 (d), E3 (e) e E5 (f) (ODV).....	34
Figura 4 –	a) Vorticidade potencial Q ($10^{-12}m^{-1}.S^{-1}$); b) Fluorescência ($mg.m^{-3}$); c) salinidade; e d) Temperatura Potencial (°C) dos vórtices 1, 3 e 5, em diferentes estações (Co, B, M e C) longitudinalmente entre a profundidade de 0-2000 m (ODV).....	35
Figura 5 –	Perfis verticais de nutrientes (nitrito, nitrato, fosfato e silicato $\mu mol.L^{-1}$) dos vórtices E1, E3 e E5 (estações de controle e internas) da superfície até 200 m de profundidade (ODV)	36
Figura 6 –	Caminho dos vórtices (painéis à esquerda) e vorticidade potencial Q ($10^{-12}m^{-1}.S^{-1}$) dos vórtices E1, E3 e E5 na superfície durante o caminho percorrido no oceano Atlântico Sul (painéis à direita) (ODV).....	38
Figura 7 –	Clorofila a ($mg.m^{-3}$) dos vórtices E1, E3 e E5 em diferentes profundidades (0 – 250 m) (ODV).....	39
Figura 8 –	Citogramas da identificação de picoplâncton em citômetro de fluxo FACS Calibur a) FL3XFL2; b) FL3XSSC; c) FL3XFSC; d) FL1XFSC; e) Densidade FL3XSSC f) Densidade FLX3XFL2.....	46
Figura 9 –	Perfis verticais de densidade celular ($células.L^{-1}$) de PROC (à esquerda) e SYN (à direita) no E1 (painéis superiores), E3 (painéis intermediários) e E5 (painéis inferiores) em diferentes estações longitudinalmente (EW) entre a profundidade: 0-200 m (ODV).....	47
Figura 10 –	Perfis verticais de densidade celular ($células.L^{-1}$) de LFNANO (à esquerda) e HBACT (à direita) no E1 (painéis superiores), E3 (painéis intermediários) e E5 (painéis inferiores) em diferentes estações longitudinalmente (EW) entre a profundidade: 0-200 m (ODV).....	48

Figura 11 – Perfis verticais de densidade celular (células.L-1) de NANOEUUK (esquerda) e PICOEUUK (direita) no E1 (painéis superiores), E3 (painéis intermediários) e E5 (painéis inferiores) em diferentes estações longitudinalmente (EW) entre a profundidade: 0-200 m (ODV).....	49
Figura 12 – Análise de correspondência canônica (CCA) de picoplâncton comparando a densidade celular (células.L-1) com variáveis ambientais em todas as estações dos vórtices (E1, E3 e E5).....	50
Figura 13 – Análise de correspondência canônica (CCA) do picoplâncton comparando a densidade (células.L-1) com as variáveis ambientais nos vórtices (E1, E3 e E5) sem as estações controle.....	51
Figura 14 – Correlação de Pearson (R) entre densidades celulares (células.L-1) com as variáveis ambientais - a) sem a estação de controle; b) entre os cinco grupos de plâncton identificados neste estudo.....	52
Figura 15 – Comparação da densidade celular (células.L-1) de PROC (a, b, c), SYN (d, e, f) em relação aos nutrientes: nitrito, nitrato, fosfato ($\mu\text{mol.L-1}$) longitudinalmente (E-W). Diagrama de dispersão da densidade celular (células.L-1) de PROC e SYN (g, h, i) em relação à concentração de nutrientes.....	53
Figura 16 – Biomassa (pg C.L-1) de PROC, SYN, PICOEUUK e HBACT nos vórtices (1, 3 e 5), em diferentes profundidades.....	54
Figura 17 – Citograma das análises em citômetro de fluxo. a) FL3XFL2; b) FL3XSSC; c) FL3XFL2; d) FL3XSSC.....	72
Figura 18 – Biomassa (pgC.L-1) de NANOEUUK (nanoeucariotos - esquerda) e LFNANO (nanoplâncton de baixa fluorescência - direita) em todos os vórtices (painéis superiores), E1, E3 e E5 em diferentes estações longitudinalmente (EW) entre a profundidade: 0-200 m (painéis inferiores) (ODV).....	73
Figura 19 – Densidades do nanoplâncton (células.L-1) (painéis superiores: CIANOBACTERIA, FITOFLAGELADO, DINOFLAGELADO e DIATOMÁCEAS) em E1, E3 e E5 - nas estações de controle, borda, meio e centro, superfície (S) e DCM e Frequência (%) de autotrofia, mixotrofia e heterotrofia. Frequência (%) de nanoplâncton (painel inferior: CIANOBACTERIA, FITOFLAGELADO, DINOFLAGELADO e	

	DIATOMACEAS).....	74
Figura 20 –	Análise de correspondência canônica (CCA) do nanoplâncton comparando densidade (células.L-1) dos táxons encontrados (números, ver códigos na Tabela 5) com as variáveis ambientais em todas as estações dos vórtices.....	75
Figura 21 –	Comparação da biomassa do nanoplâncton (BN - pgC.L-1) de 2 – 5 µm (citometria de fluxo eixo esquerda) e de 5 – 20 µm (microscopia óptica eixo direita) nos vórtices E1, E3 e E5 em diferentes estações e nas profundidades (superfície – 5 m e DCM de cada estação).....	77
Figura 22 –	(a) Abundância (células.L-1) por grupo do microplâncton em E1, E3 e E5 - nas estações de controle, borda, meio e centro, superfície e DCM. (b) Frequência (%) de autotrofia, mixotrofia e heterotrofia do microplâncton..	90
Figura 23 –	Dendograma dos traços funcionais do microplâncton nos vórtices da Corrente das Agulhas, separando os grupos entre: Mixotrofia (laranja), Heterotrofia (azul) e Autotrofia (verde).....	95
Figura 24 –	Diagrama NMDS a partir dos traços funcionais do microplâncton nos vórtices da Corrente das Agulhas, separando os grupos entre: Mixotrofia (laranja), Heterotrofia (azul) e Autotrofia (verde).....	96
Figura 25 –	Análise de componentes principais (PCA) a partir dos traços funcionais do microplâncton nos vórtices da Corrente das Agulhas, separando os grupos entre: Mixotrofia (laranja), Heterotrofia (azul) e Autotrofia (verde), utilizando os seguintes traços: teca, estágios de resistência, flagelo, toxicidade potencial, formação de cadeias, vacúolos, rafe, MDL>40, S:V>0,44, sílica e trofia (mixo, hetero e autotrofia).....	97
Figura 26 –	Análise de correspondência canônica (CCA) do microplâncton comparando a densidade (células.L-1) (A) - as espécies foram numeradas e estão expressas na Tabela 9; e índices de traços funcionais (B) com as variáveis ambientais em todas as estações de vórtice.....	98
Figura 27 –	Fotografia de microscopia óptica de campo claro e contraste de fase das espécies Planktoniella sol e Tripos limulus, encontradas em vórtices jovens da Corrente das Agulhas.....	102
Figura 28 –	Comparação da biomassa (pgC.L-1) do picoplâncton (BP<2 µm), nanoplâncton (BN de 2 - 20 µm), e microplâncton (BM>20 µm) nos	

	vórtices E1, E3 e E5 em diferentes estações em superfície e DCM (*).....	110
Figura 29 –	Comparação do somatório das biomassas (pgC.L-1) do plâncton (0,2 – 200µm) nos vórtices E1, E3 e E5 em diferentes estações em superfície e DCM (*).....	111
Figura 30 –	Modelo conceitual de distribuição de picoplâncton nos 3 vórtices da Corrente das Agulhas (E1,E3 e E5), dividindo em SYN, PROC, PICOE e HBACT nas profundidades superfície e DCM, do vórtice mais jovem ao mais antigo.....	112
Figura 31 –	Modelo conceitual de distribuição de nanoplâncton nos 3 vórtices da Corrente das Agulhas (E1,E3 e E5), dividindo em cocolitoforídeos, ciano (cianobactérias), diatomáceas, mixotróficos e heterótrofos nas profundidades superfície e DCM, do vórtice mais jovem ao mais antigo....	114
Figura 32 –	Modelo conceitual de distribuição de microplâncton nos 3 vórtices da Corrente das Agulhas (E1,E3 e E5), dividindo em ciano (cianobactérias), diatomáceas, dinoflagelados mixotróficos e heterótrofos nas profundidades superfície e DCM, do vórtice mais jovem ao mais antigo.....	115
Figura 33 –	Modelo conceitual de distribuição do microplâncton pela trofia nos 3 vórtices da Corrente das Agulhas (E1,E3 e E5), dividindo em auto, mixo e heterotrofia nas profundidades superfície e DCM e na porção inferior um modelo de distribuição das biomassas: picoplâncton, nanoplâncton microplâncton com a distribuição de nutrientes e especificamente nitrito do vórtice mais jovem ao mais antigo.....	117
Figura 34 –	Teia trófica mixotrófica em vórtices da Corrente das Agulhas.....	119

LISTA DE TABELAS

Tabela 1 –	Tipos de água modal originadas da Água Central do Atlântico Sul (ACAS- SACW) com características de temperatura potencial (° C) e salinidade.....	32
Tabela 2 –	Tipos de massas d'água no Atlântico Sul com características de temperatura potencial (° C), salinidade e profundidade (m).....	33
Tabela 3 –	Dados de nutrientes (nitrito, nitrato fosfato e silicato - $\mu\text{mol.L}^{-1}$) dos vórtices E1, E3 e E5, em diferentes estações (Co, B, M e C) e profundidades (S - superfície e DCM - profundidade de clorofila máxima).....	37
Tabela 4 –	Comparação de densidade máxima encontrada de PROC e SYN (células.L-1) em diferentes regiões do mundo através de revisão bibliográfica.....	59
Tabela 5 –	As unidades taxonômicas foram numeradas conforme usado na CCA em comparação com as variáveis ambientais (Figura 20).....	76
Tabela 6–	Informações para converter o biovolume V (μm^3) em biomassa de carbono B (pgC.células^{-1})	85
Tabela 7–	Unidades taxonômicas encontradas especificamente nos vórtices 1, 3 e 5; ou 1 + 3; 3 + 5; 1 + 5; 1 + 3 + 5.....	92
Tabela 8–	Índices de traços funcionais FRic, FEve, FDiv e FDis para os vórtices 1, 3 e 5 do microplâncton (Co, B, M e C na superfície S e DCM). Correlação de Pearson de FRic, Riqueza de Margalef, diversidade de Shannon (H), FEve e Equitabilidade.....	93
Tabela 9–	As unidades taxonômicas foram numeradas conforme usado na CCA em comparação com as variáveis ambientais (Figura 26 A)	97

LISTA DE ABREVIATURAS E SIGLAS

AAF	Água Antártica de Fundo
ACAS	Água Central do Atlântico Sul
AIA	Água Intermediária Antártica
APAN	Água Profunda do Atlântico Norte
AT	Água Tropical
B	Biomassa
CW	Cordilheira de Walvis
DAPI	49,6-diamidino-2-fenilindol
DIN	Nitrogênio inorgânico dissolvido
DOM	Matéria orgânica dissolvida
E	Leste
FD	Diversidade Funcional
FD _{is}	Dispersão Funcional
FD _{iv}	Divergência Funcional
FE _{ve}	Equitatividade Funcional
FR _{ic}	Riqueza Funcional
GALD	Máxima dimensão linear axial
HABs	Floração algal potencialmente nociva
HBACT	Bactérias heterotróficas
HPLC	High performance liquid chromatography
LFNANO	Nanoecariotos de baixa fluorescência
MDL	Máxima dimensão linear
N	Norte
NANOEUK	Nanoecariotos
PICOEUK	Picoecariotos
PROC	<i>Prochlorococcus</i>
S	Sul
S:V	Razão superfície/volume
SLA	Anomalia da superfície do mar
STMW	Água Modal Subtropical

SYN *Synechococcus*

V Volume

W Oeste

LISTA DE SÍMBOLOS

%	Porcentagem
~	Aproximadamente
<	Menor
>	Maior
±	Mais ou menos
≤	Menor ou igual
≥	Menor ou igual
L	Litros
m	Metros
NO ₂ ⁻	Nitrito
NO ₃ ⁻	Nitrato
°C	Graus Celsius
pgC.L ⁻¹	Picograma de carbono por litro
PO ₄ ³⁻	Fosfato
SiO ₄ ⁴⁻	Silicato
X	Multiplicação
µg.L ⁻¹	Micrograma por litro
µmol.L ⁻¹	Micromol por litro

SUMÁRIO

	INTRODUÇÃO	17
1	OBJETIVOS	28
1.1	Objetivo Principal	28
1.2	Objetivos Específicos	28
1.3	Hipótese	28
2	METODOLOGIA E ESTRATÉGIA AMOSTRAL	30
3	RESULTADOS OCEANOGRÁFICOS	32
3.1	Estrutura física dos vórtices	32
4	CAPÍTULO 1: VARIAÇÃO ESPACIAL DO PICOPLÂNTON EM VÓRTICES DE MESOESCALA DA CORRENTE DAS AGULHAS DE DIFERENTES IDADES	40
4.1	Introdução	40
4.2	Materiais e métodos	43
4.2.1	<u>A relação entre ambiente e espécies picoplanctônicas</u>	45
4.3	Resultados	45
4.4	Discussão	55
4.4.1	<u>Distribuição espacial do picoplâncton nos vórtices observados e sua relação com outras áreas oligotróficas oceânicas</u>	55
4.4.2	<u>Picoplâncton em relação às variáveis ambientais - Fatores controladores</u>	59
4.4.3	<u>Alça microbiana</u>	63
4.5	Conclusão	64
5	CAPÍTULO 2: DISTRIBUIÇÃO DA COMUNIDADE NANOPLANCTÔNICA NOS VÓRTICES DE DISTINTAS IDADES/VORTICIDADES	66
5.1	Introdução	66
5.2	Materiais e métodos	68
5.2.1	<u>Análise do Nanoplâncton (fração entre 2 e 5 µm) – citometria de fluxo</u>	68
5.2.2	<u>Análise do Nanoplâncton (fração entre 5 e 20 µm) – Microscopia óptica</u>	69
5.2.3	<u>Relação entre espécies nanoplanctônicas e ambiente</u>	70
5.3	Resultados	71

5.3.1	<u>Nanoplâncton (fração entre 2 e 5 µm)</u>	71
5.3.2	<u>Nanoplâncton (fração entre 5 e 20 µm)</u>	73
5.4	Discussão	78
5.4.1	<u>Estrutura da comunidade nanoplanctônica</u>	78
5.4.2	<u>Densidade e Biomassa</u>	80
5.5	Conclusão	81
6	CAPÍTULO 3: MICROPLÂNCTON – DISTRIBUIÇÃO E DIVERSIDADE FUNCIONAL	83
6.1	Introdução	83
6.2	Materiais e métodos	85
6.2.1	<u>Traços funcionais</u>	86
6.2.2	<u>Análise de dados</u>	87
6.2.3	<u>Índices de diversidade funcional</u>	87
6.2.4	<u>Relação entre ambiente, espécies e índices funcionais</u>	88
6.3	Resultados	89
6.3.1	<u>Diversidade Funcional</u>	91
6.4	Discussão	98
6.4.1	<u>Transporte de espécies do Oceano Índico para o Oceano Atlântico</u>	100
6.4.2	<u>Traços funcionais</u>	103
6.5	Conclusão	107
	CONSIDERAÇÕES FINAIS	109
	REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	120
	APÊNDICE A – Tabela traços micro	140
	APÊNDICE B – Tabela traços nano	144
	APÊNDICE C – Tabela contagem microplâncton	146
	APÊNDICE D – Tabela contagem nanoplâncton	152
	APÊNDICE E – Tabela biovolume microplâncton	155
	APÊNDICE F – Tabela biovolume nanoplâncton	159
	APÊNDICE G – Tabela ANOVA densidade microplâncton	161
	APÊNDICE H – Tabela ANOVA FD microplâncton.....	162

INTRODUÇÃO

O presente estudo avaliou a distribuição e ecologia das diferentes frações do plâncton, em três vórtices da Corrente das Agulhas de diferentes idades e intensidades, em uma coleta realizada em Julho de 2015 no Oceano Atlântico Sul, utilizando técnicas de microscopia óptica e citometria de fluxo, bem como índices de ecologia básica, traços funcionais e cálculos de biomassa para compreender a teia trófica dentro dessas feições de mesoescala e compará-las com estações amostrais controle (fora dos vórtices). A seguir serão expressos: uma contextualização dos vórtices e da ecologia do plâncton, considerando o picoplâncton (0,2 - 2 μm bacterioplâncton e piceucariotos), nanoplâncton (2 - 5 μm e 5 - 20 μm protistas nanoplantônicos) e o microplâncton (20 - 200 μm protistas microplantônicos); metodologia; plano amostral e resultados oceanográficos que dão embasamento aos 3 capítulos que constituem essa tese e descrevem a ecologia e distribuição das frações de tamanho do plâncton na seguinte ordem: Capítulo 1 - Variação espacial do picoplâncton em vórtices de mesoescala da Corrente das Agulhas de diferentes idades; Capítulo 2 - Distribuição da comunidade nanoplantônica nos vórtices de distintas idades/vorticidades; Capítulo 3 – Microplâncton - distribuição e diversidade funcional; e Considerações Finais: com um fechamento dos dados obtidos com modelos conceituais da ecologia trófica da comunidade plantônica.

Vórtices das Agulhas

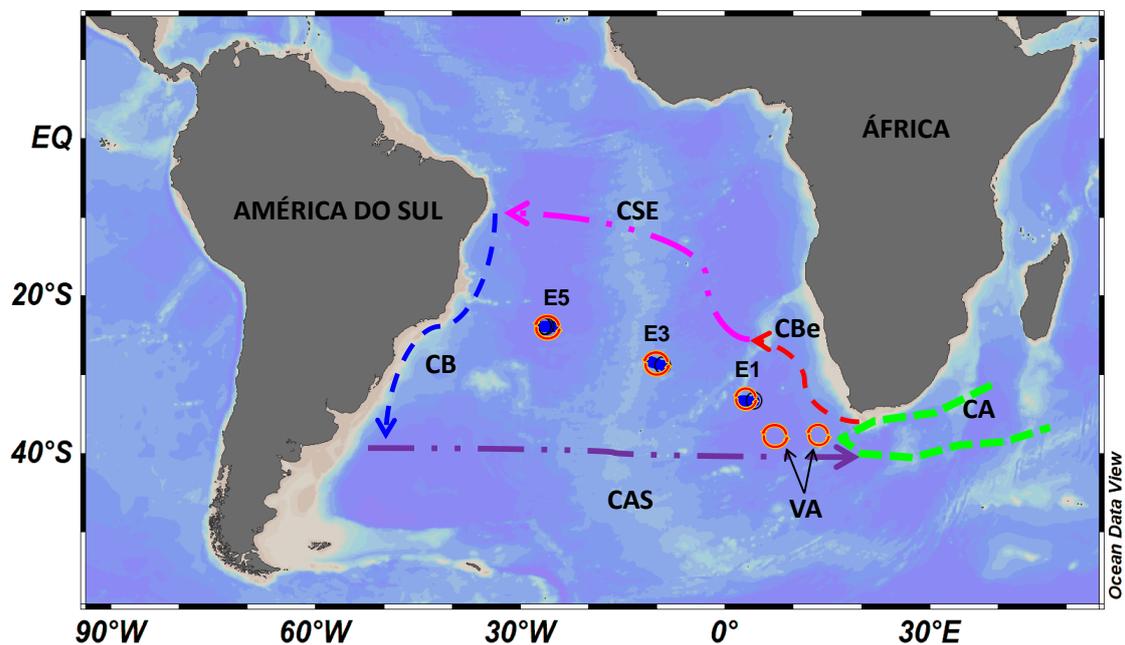
Correntes marinhas afetam a conectividade das populações, influenciando na dispersão de espécies planctônicas e nectônicas, e como partes das mudanças climáticas globais podem reformular comunidades inteiras, uma vez que trazem águas de diferentes locais alterando a produtividade primária e o sequestro de carbono atmosférico (GANOPOLSKI, 2010).

A Corrente das Agulhas faz com que o Oceano Índico, evaporativo, aumente a salinidade do Oceano Atlântico e, possivelmente, auxilie a formação de águas profundas do Atlântico Norte (GORDON *et al.*, 1992). Em seu percurso de contorno oeste, a Corrente flui para sul ao longo da costa leste africana até o extremo sul do continente. Lá, se projeta no Oceano Atlântico entre as longitudes 16°E e 20°E, para depois se retroverter no sentido anti-

horário rumo ao Oceano Índico (LUTJEHARMS & VAN BALLEGOOYEN, 1988; GORDON *et al.*, 1987).

Na região denominada Retroflexão das Agulhas (Figura 1), são emitidos vórtices quentes que derivam através do Oceano Atlântico Sul inicialmente na direção noroeste. Esse fenômeno de formação de vórtices da Corrente das Agulhas tem papel importante na circulação termohalina e no clima (LUTJEHARMS, CATZEL & VALENTINE, 1989; BIASTOCH *et al.*, 2009; BEAL *et al.*, 2011).

Figura 1 - Mapa Oceano Atlântico Sul e a formação dos vórtices da Corrente das Agulhas na região de retroflexão (ODV).



Legenda: CA – Corrente das Agulhas (linha achurada verde - região da retroflexão); VA – Vórtices das Agulhas (círculos laranja e vermelho); CAS- Corrente do Atlântico Sul (linha roxa); CBe – Corrente de Benguela (linha vermelha); CSE – Corrente Sul Equatorial (linha rosa); CB – Corrente do Brasil (linha azul); E1, E3 e E5 – vórtices avaliados nesse estudo.

Fonte: O autor, 2020.

Agulhas “rings”, do termo em inglês, são anticiclônicos, nomenclatura que foi designada após a observação de estruturas de mesoescala circundadas por uma estreita faixa de águas quentes herdada da Corrente das Agulhas, a sua estrutura está associada a eventos atmosféricos sucessivos de aquecimento, mistura e resfriamento (GARZOLI *et al.*, 1999). Progressivamente, o resfriamento e evaporação aumentam a salinidade da superfície e eliminam a camada isohalina assim como a assinatura térmica típica (LUTJEHARMS & GORDON, 1987).

Imagens de satélites e dados hidrográficos são utilizadas para ilustrar os tipos de vórtices gerados pela Corrente de Agulhas entre 25° e 30°S (GUERRA *et al.*, 2018). Alguns dos vórtices são de mesoescala e parecem estar confinados a porção costeira da Corrente, enquanto outros vórtices são maiores, mais intensos e envolvem toda a Corrente. Os vórtices grandes parecem levar a uma interrupção completa da Corrente (GRÜNDLINGH & PEARCE, 1984). A presença de vórtices anticiclônicos causa anomalias de altura em relação à superfície do mar variando aproximadamente 1 m acima ou abaixo da altura média (BYRNE, GORDON & HAXBY, 1995; VILLAR *et al.*, 2015).

Em média cerca de 6 vórtices são gerados na região da retroflexão da Corrente das Agulhas por ano. Estes derivam para noroeste através do Atlântico Sul, podendo atingir o sul do continente americano numa escala de tempo de aproximadamente 3,5 anos (BIASTOCH *et al.*, 2008). Os vórtices das Agulhas têm um diâmetro médio de 242 ± 38 km e podem atingir 4,5 km de profundidade (VAN AKEN *et al.*, 2003; GUERRA *et al.*, 2018). Após surgirem, os vórtices das Agulhas seguem para noroeste juntamente com a Corrente de Benguela rumando para oeste com velocidades de 5 a 8 cm/s entre as latitudes de 25°S e 35°S (GARZOLI *et al.*, 1999). A Corrente de Benguela é alimentada pela Corrente do Atlântico Sul e o Oceano Índico, com o qual se conecta por meio da Corrente das Agulhas (Figura 1) (GORDON *et al.*, 1992).

Sobre a plataforma, as intrusões de Corrente conduzem um forte fluxo para o oeste que favorece o transporte de partículas e peixes juvenis em direção ao ecossistema de ressurgência de Benguela. A ocorrência de vórtices promove a elevação das isotermas e pode ser fundamental na manutenção de baixas temperaturas tanto nas regiões de plataformas externas como internas (KRUG, TOURNADRE & DUFOIS, 2014).

A mistura vertical proporcionada pelos vórtices das Agulhas modifica de forma complexa o ciclo do nitrogênio local, influenciando a composição da comunidade planctônica e a presença de espécies típicas do Oceano Índico (VILLAR *et al.*, 2015). Os vórtices deslocados da Corrente das Agulhas contribuem para o aumento da produção primária por transferir fitoplâncton para diferentes massas de água no entorno da Convergência Subtropical do sul da África (FRONEMAN *et al.*, 1998).

A ressurgência em vórtices é um dos principais fatores que influenciam nas oscilações do fitoplâncton, modulando a distribuição de biomassa em diferentes profundidades durante a formação dos vórtices (CHEN *et al.*, 2007; CHANG *et al.*, 2017). As reduções na densidade de células de fitoplâncton em vórtices quentes são geralmente atribuídas ao bombeamento

induzido por vórtices anticiclônicos, que transporta nutrientes para baixo e leva a um declínio do fitoplâncton (GAUBE *et al.*, 2013).

Para entender a intensidade dos vórtices é feito o cálculo e derivação da vorticidade potencial, que é o momento angular por unidade de massa e é conservada seguindo uma parcela de fluidos em um escoamento adiabático e invíscido. Quando se ignora as forçantes externas rotacionais e os efeitos dissipativos, as partículas de fluidos movem-se conservando Vorticidade Potencial (VP), o que é equivalente a dizer que $D((\zeta+f)/H)/Dt=0$, onde ζ é a vorticidade relativa e f o parâmetro de Coriolis (invariante no tempo) e H a profundidade (SALMON, 2005). Como a profundidade é uma barreira (quando os vórtices passam pela Walvis Ridge e a Cordilheira Mesoceânica), as forçantes externas e os efeitos dissipativos fazem com que diminua a vorticidade conforme o vórtice vai seguindo em direção oeste.

As massas d'água presentes dentro dos vórtices também auxiliam na compreensão da distribuição das espécies planctônicas, uma vez que as águas modais conversam temperatura potencial, salinidade e vorticidade potencial, podendo explicar processos de dispersão do plâncton. Águas Modais são camadas de água cuja principal característica é a homogeneidade vertical adquirida durante sua formação (PROVOST *et al.*, 1999), podem ser identificadas como termostatas ou picnóstatas em seções verticais de temperatura e salinidade, como mínimos de vorticidade potencial na coluna d'água, ou ainda como máximos de volume em diagramas T-S volumétricos. Localizadas na região da piconclina permanente e com extensa distribuição geográfica, caracterizam-se por conservar as propriedades da sua região de formação (temperatura potencial, salinidade, vorticidade potencial, e etc).

No Oceano Índico, encontra-se a Água Modal Subtropical do Oceano Índico e a Água Modal Subantártica do Sudoeste do Índico (HANAWA & TALLEY, 2001). No Atlântico Sul, a ventilação da termoclina permanente em diferentes regiões de formação produz a Água Modal Subtropical (Subtropical Mode Water – STMW) e a Água Modal Subantártica (MAAMAATUAI AHUTAPU *et al.*, 1999; HANAWA & TALLEY, 2001). A STMW pode ser dividida em três tipos diferentes no Atlântico Sul que constituem a Água Central do Atlântico Sul (ACAS): a STMW18 tem densidade potencial ($\sigma\theta$) de 26,2 e temperatura potencial de ($T\theta$) 16- 18°C e se localiza a ~100 m de profundidade, a STMW14, com 26,5 $\sigma\theta$ e $T\theta$ ~ 14-16°C, entre 150 e 400 m e a STMW12, com $\sigma\theta$ igual a 26,7 e $T\theta$ ~ 12- 14°C, entre 400 e 600 m (PROVOST *et al.*, 1999). Uma vez subductadas dentro da termoclina principal, pela convergência de Ekman e pela indução lateral, as águas modais, são transportadas ao longo do

giro subtropical para norte ou nordeste no Hemisfério Sul, conservando sua baixa vorticidade potencial (HOSODA *et al.*, 2001).

Plâncton

O plâncton engloba uma variedade de organismos, que vivem em corpos d'água e são incapazes de nadar contra a Corrente. Pode ser classificado em diferentes categorias considerando o habitat que ocupa, suas dimensões e seu ciclo de vida. Em termos biológicos, estes organismos podem ser divididos em bacterioplâncton, incluindo bactérias e cianobactérias; fitoplâncton, composto pelas algas e protistas autótrofos; e zooplâncton, que inclui os metazoários e protistas heterotróficos, e alguns protistas mixotróficos (PEREIRA & SOARES-GOMES, 2002). Define-se mixotrofia em protistas como a capacidade dupla envolvendo fototrofia e fagotrofia dentro de uma única célula. As proporções variáveis de fototrofia e fagotrofia em protistas mixotróficos dependem da disponibilidade de luz, nutriente, presa ou outras partículas sobre o qual se alimentam (MITRA *et al.*, 2014). Mixotrofia não é exibida por nenhum grupo taxonômico único, mas, em vez disso, ocorre entre diferentes espécies (FLYNN *et al.*, 2013). Muitas vezes, os ecossistemas marinhos são fortemente dependentes das atividades de protistas mixotróficos (SANDERS & GAST, 2012).

O plâncton pode ser agrupado em 6 grupos distintos de tamanho (OMORI & IKEDA, 1984): ultraplâncton (< 5 μ m); nanoplâncton (5 - 60 μ m); microplâncton (60 - 500 μ m), mesoplâncton (0,5 - 1 mm); macroplâncton (1 - 10 mm); e megaplâncton (>10 mm). Porém nesse estudo foi utilizada a nomenclatura estabelecida por Sieburth (1979) onde o plâncton é agrupado em: fentoplâncton, que corresponde aos indivíduos de menor tamanho (0,02 a 0,2 μ m); picoplâncton (0,2 a 2 μ m); nanoplâncton (2 a 20 μ m); microplâncton (20 a 200 μ m); mesoplâncton (200 μ m a 20 mm); macroplâncton (2 a 20 cm); e megaplâncton, classe macroscópica composta principalmente por organismos do zooplâncton (> 20 cm). Apenas para o Capítulo 2 será utilizada a nomenclatura proposta por Omori & Ikeda (1984) - ultraplâncton (< 5 μ m), uma vez que foi o tamanho analisado no citômetro de fluxo, correspondente aos piceucariotos e nanoeucariotos de menor tamanho, segundo a classificação utilizada por Marie *et al.*, (1997) e Hamdi *et al.*, (2015).

As frações de tamanho do fitoplâncton podem mudar ao longo de gradientes de temperatura, salinidade, disponibilidade de luz, nutrientes, e turbulência. Essas variações alteram a estrutura das teias tróficas pelágicas, levando a mudanças quantitativas no fluxo de

matéria orgânica para níveis tróficos superiores (e.g. FYNKEL *et al.*, 2010) e para o fundo dos oceanos através da bomba biológica (BEHL *et al.*, 2011).

Bacterioplâncton

Bacterioplâncton refere-se às bactérias do plâncton que ficam suspensas na coluna d'água, ocupando uma série de nichos ecológicos nos ecossistemas marinhos. Elas podem ser classificadas em autotróficas e heterotróficas, e são produtoras em ecossistemas oceânicos conduzindo parte da etapa oceânica dos ciclos biogeoquímicos globais (LEGENDRE *et al.*, 2015). Muitas espécies são autotróficas (podendo fazer fotossíntese), e as que fazem fotossíntese são frequentemente classificadas como picofitoplâncton (JOHNSON & SIEBURTH, 1979). Incluem-se neste grupo as cianobactérias, como *Prochlorococcus* e *Synechococcus*. Já as bactérias heterotróficas são organismos saprotróficos e obtêm energia consumindo matéria orgânica produzida por outros organismos (MORRIS *et al.*, 2002). A abundância do bacterioplâncton depende de variáveis ambientais como temperatura, disponibilidade de nutrientes e predação (AZAM *et al.*, 1983; CAMPBELL *et al.*, 1994; FERRIER-PAGES & RASSOULZADEGAN, 1994; PARTENSKY *et al.*, 1999; VELDHUIS & KRAAY, 2000).

Prochlorococcus marinus (0,6 μm) é o menor organismo fotossintético já identificado, mas além do tamanho pode captar luz principalmente usando divinil clorofila a e b, emitindo apenas fluorescência vermelha. Já quando as células de *Synechococcus* são excitadas pelo comprimento de onda da luz azul (e em menor grau UV), as ficobilinas emitem uma fluorescência laranja forte que pode ser registrada separadamente da fluorescência vermelha de sua clorofila. Como *Synechococcus* são significativamente maiores do que *Prochlorococcus* (diâmetros: cerca de 1 e 0,6 μm , respectivamente), esses dois tipos de células podem ser discriminados por seus sinais de dispersão na citometria de fluxo que estão relacionados ao seu tamanho (MARIE *et al.*, 1997).

Prochlorococcus está entre os três clados de cianobactérias nas quais a presença de ficobilinas (ficocianina e ficoeritrina) foi quase que completamente substituída por divinil clorofila b ou variações desta (RAVEN & GIORDANO, 2014).

As espécies dos gêneros *Prochlorococcus* e *Synechococcus* estão entre as menores em tamanho (picoplâncton) e mais produtivas em atividade fotossintética das cianobactérias,

principalmente quando comparado com organismos maiores e mais dependentes de luminosidade para fotossíntese. Assim, ocupam zonas mais profundas da coluna d'água (LALLI & PARSONS, 1997; CAMPBELL *et al.*, 1997; PARTENSKY *et al.*, 1999; MITBAVKAR *et al.*, 2009).

As abundâncias globais médias anuais de *Prochlorococcus* e *Synechococcus* são $2,9 \pm 0,1 \times 10^{27}$ e $7,0 \pm 0,3 \times 10^{26}$ células, respectivamente (FLOMBAUM *et al.*, 2013). Há projeções de aumento desta abundância em um cenário de aumento da temperatura da superfície do mar em 29% e 14% para *Prochlorococcus* e *Synechococcus*, respectivamente e podem gerar grandes impactos nos ecossistemas oceânicos e nos ciclos biogeoquímicos (FLOMBAUM *et al.*, 2013).

Prochlorococcus é uma das formas de vida mais abundante no mar, está presente em toda a zona eufótica e está bem adaptada ao oceano oligotrófico além de habitar zonas de intensidades de luz reduzida aumentando a sua concentração de pigmento (VELDHUIS & KRAAY, 2000). *Synechococcus* ocorre em abundância na zona eufótica temperada e tropical e por isso tem papel fundamental na produtividade primária dos oceanos (LALLI & PARSONS, 1997).

Os genes que codificam nitrato permease e nitrato redutase são comumente encontrados nos genomas das espécies de *Synechococcus*, mas estão ausentes em todos os genomas de *Prochlorococcus* (KETTLER *et al.*, 2007). A perda aparente da via de assimilação de nitratos foi atribuída a um evento de deleção (perda total ou parcial de um segmento do cromossomo e sequência(s) nucleotídica(s) pelo genoma), provavelmente durante os estágios iniciais da evolução de *Prochlorococcus* e sua expansão em todos os oceanos oligotróficos (ROCAP *et al.*, 2003).

A maior parte do carbono orgânico excretado por *Synechococcus* consiste em polissacarídeos enquanto *Prochlorococcus*, que domina ambientes ultraoligotróficos excretam glicolato (PARTENSKY *et al.*, 1999).

O grupo procariótico mais abundante em ambientes marinhos é o de bactérias heterotróficas que geralmente dominam em termos de número de células e biomassa com tamanho de 0,2 μm a 2 μm (LI *et al.*, 1983), mas que são muito pouco caracterizados em nível taxonômico. A densidade do bacterioplâncton heterotrófico depende da concentração disponível de matéria orgânica dissolvida lábil na coluna de água, pois são saprófitos, e também desempenha um papel fundamental na alça microbiana e na remineralização de compostos orgânicos (MORRIS *et al.*, 2002). Pelagibacterales membros de um clado de alfa-proteobactérias são o bacterioplâncton mais abundante nos oceanos e são encontrados

em águas com baixa disponibilidade de nutrientes e são predados por protistas (MORRIS *et al.*, 2002). A ausência de pigmentos nesses organismos os torna menos facilmente contáveis por métodos de fluorescência do que os autotróficos. Os métodos clássicos de enumeração consistem em coloração de DNA bacteriano com corante fluorescente, como alaranjado de acridina ou 49,6-diamidino-2-fenilindol (DAPI) e contagem de células por microscopia de epifluorescência. No entanto, a epifluorescência e a microscopia não são suficientemente sensíveis para discriminar *Prochlorococcus* de bactérias heterotróficas sem a ajuda de uma câmera sofisticada de dispositivo de carga acoplada arrefecida, e para isso técnicas que utilizam citometria de fluxo associada a corantes de DNA auxiliam na diferenciação desses organismos (MARIE *et al.*, 1997).

Traços Funcionais

O fitoplâncton é composto por organismos importantes para a produção de matéria orgânica em ambientes aquáticos e para a produção de oxigênio no planeta como um todo (ODUM, 1971), demonstrando inúmeras estratégias que possibilitam a sobrevivência em diferentes condições ambientais, é composto por microorganismos fotossintéticos adaptados a viver em suspensão em águas oceânicas ou continentais (MARGALEF, 1983; REYNOLDS, 1984). Entre os grupos mais importantes estão as diatomáceas, cianobactérias, dinoflagelados e cocolitoforídeos. Já o protozooplâncton (por exemplo, crustáceos, além de ovos e larvas de peixes, crustáceos e anelídeos) que se alimentam de outro plâncton. No mixoplâncton os organismos atuam como produtores e consumidores ao mesmo tempo, ou alternando entre modos de nutrição em resposta às condições ambientais. Os mixotróficos são divididos em dois grupos; mixotróficos constitutivos, que são capazes de realizar a fotossíntese por conta própria, e mixotróficos não constitutivos, que usam a fagocitose para engolfar presas fototróficas que são mantidas vivas dentro da célula hospedeira, se beneficiando da fotossíntese da presa ou digerem as presas, com exceção dos plastídios que continuam a realizar fotossíntese (LELES *et al.*, 2018b).

Margalef (1978) propôs um dos primeiros modelos de agrupamento funcional para o fitoplâncton relacionando os tipos de estratégias de vida (r ou K estrategista), considerando as concentrações de nutrientes e a turbulência na coluna d'água, como os principais fatores determinantes da composição das espécies fitoplanctônicas. Propriedades morfológicas e

fisiológicas dos organismos (tamanho, forma, produção de mucilagem) interagem sob diferentes regimes de turbulência, sendo esse um fator principal na determinação da estratificação das populações (MARGALEF, 1997). A partir das estratégias r e K, onde r é representado por diatomáceas, favorecidas por maiores concentrações de nutrientes e K, representado por dinoflagelados, que prevalecem em condições oligotróficas e estratificadas (MARGALEF, 1978); vários agrupamentos funcionais foram sugeridos para o plâncton, utilizando características fisiológicas e morfológicas, e mais recentemente os traços funcionais (REYNOLDS, 1988, REYNOLDS *et al.*, 2002, LITCHMAN *et al.*, 2007; LITCHMAN & KLAUSMEIER, 2008; KRUK *et al.*, 2010; MOSER *et al.*, 2017; LIMA *et al.*, 2019).

As abordagens baseadas em traços funcionais estão sendo cada vez mais usadas em ecologia (WESTOBY & WRIGHT, 2006); considerando mutuamente traços morfológicos, fisiológicos e comportamentais em uma ampla diversidade de espécies, para explicar as distribuições da comunidade ao longo das variáveis ambientais e prever o funcionamento do ecossistema (LITCHMAN *et al.*, 2009). A frequência dos traços em uma comunidade reflete um status fisiológico particular da comunidade que integra o sinal ambiental. Praticamente todos os estudos de traços de fitoplâncton incluem alguma consideração do tamanho da célula/organismo. Como na maioria dos organismos, o tamanho das células afeta numerosos traços funcionais e taxas metabólicas (LITCHMAN *et al.*, 2009). O tamanho da célula abrange várias ordens de magnitude, tal diversidade de tamanhos sugere que não existe um melhor tamanho, mas que diferentes tamanhos são selecionados por diversas pressões seletivas (LITCHMAN *et al.*, 2009).

Tamanhos pequenos são vantajosos sob condições limitantes de nutrientes por causa da alta relação superfície/volume (CHISHOLM, 1992). O transporte e a absorção de nutrientes, co-limitam o fluxo destes, essa limitação de transporte relativo à absorção é mais pronunciada para células maiores. Daí, as forças hidrodinâmicas influenciam as capacidades de absorção de nutrientes e o tamanho da célula (LITCHMAN *et al.*, 2010).

Diatomáceas grandes podem adotar uma estratégia de acúmulo de nutrientes limitantes em vacúolos enormes em relação ao volume celular. Tamanhos de células grandes podem ser vantajosos por causa da maior capacidade de armazenamento (LITCHMAN *et al.*, 2009).

Flutuações ambientais do nitrato podem selecionar espécies de tamanho grande porque este nutriente é armazenado em vacúolos que aumentam rapidamente com o aumento do tamanho da célula. Por outro lado, o fosfato pode não ter uma seleção tão forte para grandes tamanhos porque o fósforo é principalmente armazenado no citoplasma (LITCHMAN *et al.*,

2010). Pequenas células também podem ser mais eficientes em baixa luminosidade, devido ao menor efeito de empacotamento, auto-sombreamento dos pigmentos e captura de luz (KIRK, 1994). As propriedades de absorção do fitoplâncton são influenciadas pelo sombreamento intracelular (empacotamento do pigmento), bem como pela composição pigmentar, e esta relacionada ao tamanho celular, influenciando na absorção de luz e na concentração de clorofila (CIOTTI *et al.*, 2002).

Outro exemplo é o traço de fixação de nitrogênio (N): em cianobactérias, o desenvolvimento de heterócitos (células especializadas onde ocorre a fixação), indica baixa disponibilidade de nitrogênio ambiental. A taxa de fixação por heterócito pode ser bastante constante e, portanto, a densidade de heterócitos pode ser usada como *proxy* para avaliação da fixação biológica de nitrogênio no ecossistema (LITCHMAN *et al.*, 2010).

Em cianobactérias, traços morfológicos (motilidade, fixação de nitrogênio, e acinetos) e outros traços fisiológicos (toxicidade e pigmentação) são fortemente utilizados (REYNOLDS, 2006). As vesículas de gás (aerótopos) são sintetizadas em várias cianobactérias (por exemplo, *Microcystis* e *Anabaena*) e permitem o controle dessa disponibilidade de nitrogênio para os organismos, influenciando diretamente o ciclo do nitrogênio localmente.

O traço funcional de formação de florações algais nocivas (HAB - *Harmful Algal Blooms*) tem um pronunciado impacto não só na qualidade da água, mas na diversidade de espécies, estrutura da comunidade e funcionamento do ecossistema. Algumas algas que produzem as HABs compartilham uma característica comum importante: eles possuem uma ampla gama de traços inovadores importantes (por exemplo, mixotrofia), e podem expressar toxicidade (PAERL & HUISMAN, 2009).

A autotrofia e a heterotrofia são opostos extremos, com a maioria dos grupos protistas na zona fótica ocupando funcionalmente o nicho como mixotróficos (intermediário). Além da osmotrofia, porém Mitra *et al.*, (2014) define osmotrofia como a absorção de substratos orgânicos dissolvidos, vitaminas e outros; e parece presente em quase todos os protistas tradicionalmente identificados como fitoplâncton ou microzooplâncton e não tem um impacto direto na dinâmica trófica, assim como o ato de predação e engolir um item da presa através da fagocitose (THINGSTAD *et al.*, 1996). Portanto conforme definição expressa será utilizada o termo microplâncton e nanoplâncton neste estudo, ao invés de microfíto e nanofitoplâncton, uma vez que foram considerados para os estudos de traços funcionais heterotrofia e mixotrofia e não somente os fotoautotróficos.

Este estudo tem importância científica porque é o primeiro que avalia vórtices das Agulhas de diferentes idades e vorticidades, numa escala de Bacia Oceânica comparando a biomassa do picoplâncton e nanoplâncton dentro e fora dos vórtices de diferentes idades e em relação a ecologia de traços funcionais do microplâncton dos vórtices das Agulhas.

1 OBJETIVOS

1.1 Objetivo Principal

Compreender a distribuição espacial e ecologia de distintas frações de tamanho do plâncton (desde o picoplâncton até o microplâncton), em 3 vórtices de diferentes idades/vorticidades gerados a partir da retroflexão da Corrente das Agulhas coletados durante a Comissão FORSA (Junho-Julho 2015);

1.2 Objetivos Específicos

- a) Avaliar a diversidade e biomassa do picoplâncton dos vórtices das Agulhas de diferentes idades/vorticidades no oceano Atlântico Sul;
- b) Avaliar a diversidade de espécies nanoplanctônicas e microplanctônicas, assim como avaliar a presença de espécies comumente observadas na Corrente das Agulhas;
- c) Avaliar a diversidade funcional do microplâncton dos vórtices das Agulhas no oceano Atlântico Sul oligotrófico;
- d) Correlacionar variáveis físico-químicas e químicas com diversidade e abundância do picoplâncton, nanoplâncton e microplâncton nas áreas de vórtices das Agulhas, para avaliar possíveis fatores controladores da distribuição desses organismos.

1.3 Hipótese

Considerando os vórtices das Agulhas como ambientes oligotróficos individuais, biogeoquimicamente peculiares, avaliamos a seguinte hipótese: os vórtices das Agulhas de

diferentes idades e vorticidades aumentam a biomassa planctônica no centro dos vórtices mais jovens quando em comparação com as águas do entorno, Oceano Atlântico Sul oligotrófico, devido a turbulência e entranhamento de nutrientes, e esse aumento é reduzido nos vórtices mais antigos.

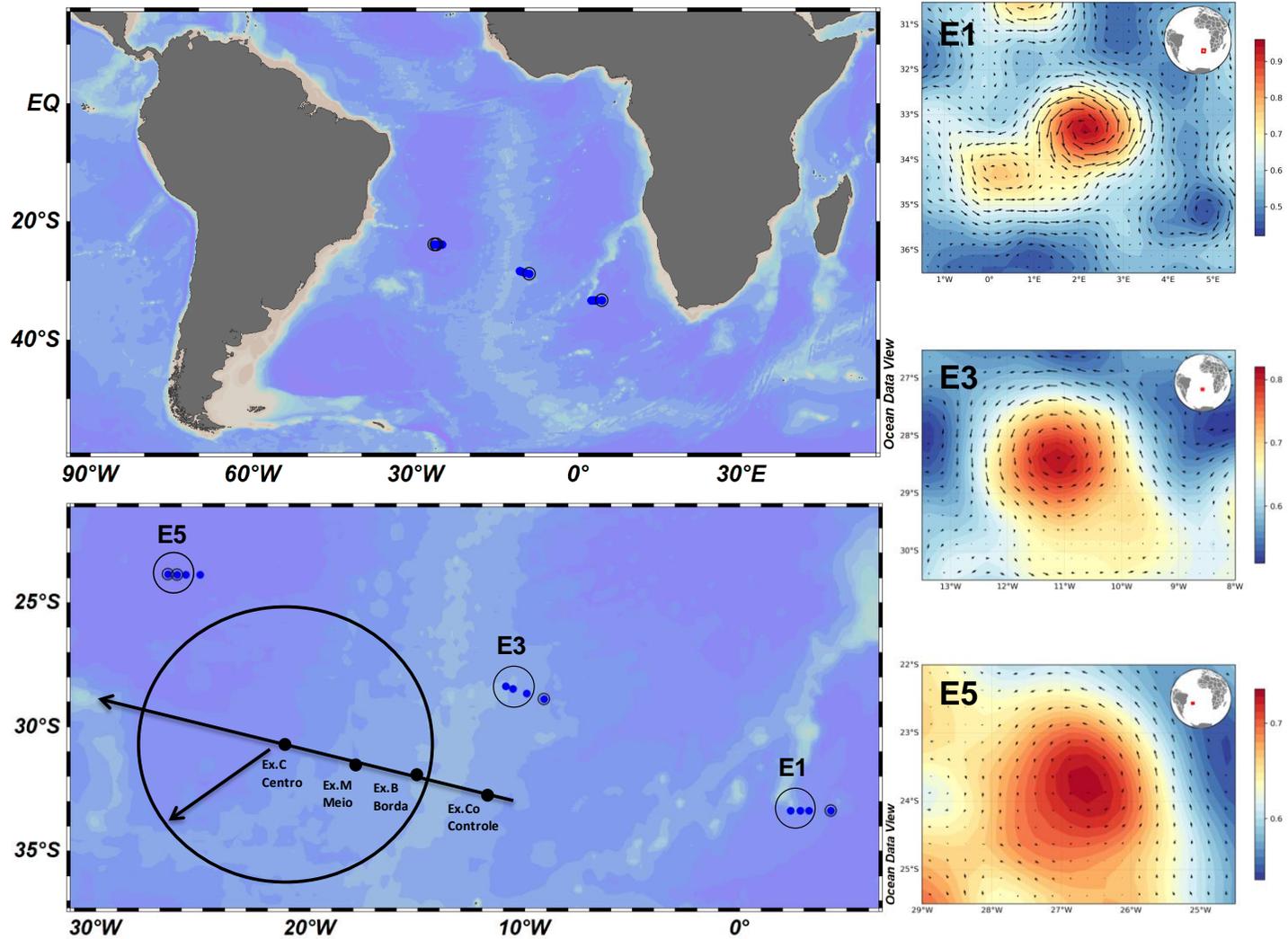
2 METODOLOGIA E ESTRATÉGIA AMOSTRAL

Este estudo baseia-se na campanha oceanográfica FORSA (*Following Ocean Rings South Atlantic*), da Cidade do Cabo (África do Sul) a Arraial do Cabo (Brasil) em Junho-Julho de 2015 (inverno austral). Esta expedição teve como objetivo estudar vórtices anticiclônicos de mesoescala oceânica, usando dados de anomalia do nível do mar por satélite (SLA) da AVISO (Arquivamento, Validação e Interpretação de Dados Oceanográficos por Satélite) para encontrar e cruzar essas estruturas ao longo do caminho do navio (Figura 2). Durante o FORSA, seis vórtices de mesoescala foram estudados, mas amostras de água para qualificação e quantificação do plâncton foram coletadas em três vórtices de diferentes idades (E1, sete meses; E3, onze meses; E5, vinte e quatro meses). As idades dos vórtices foram determinadas através de imagens de satélite (AVISO) do momento de sua formação na área de retroflexão (Guerra *et al.*, 2018; Orselli *et al.*, 2019).

Além disso, os nutrientes dissolvidos foram analisados nas amostras de água (nitrato NO_3^- , nitrito NO_2^- , fosfato PO_4^{3-} e silicato SiO_4^{4-}). As amostras foram imediatamente congeladas sem filtração e mantidas congeladas a $-20\text{ }^\circ\text{C}$ até análise por espectrofotometria de acordo com Aminot e Chaussepied (1983), na UMAA (Unidade Multiusuário de Análises Ambientais da UFRJ).

O lançamento de CTD- O_2 e a coleta de amostras de água ocorreram no lado leste dos vórtices (E1, E3 e E5); uma estação de controle (Ex. Co, considerada fora do vórtice, mas na região onde o vórtice já havia passado, sendo considerado uma referência a um momento de passagem e não como um controle para o Oceano Atlântico Sul); e três estações dentro do vórtice (na borda - Ex. B, no meio - Ex. M e no centro - Ex. C - Figura 2). Amostras de água para análise de nano e microplâncton foram coletadas em duas profundidades diferentes: próxima à superfície (5 m) e DCM (profundidade de máxima clorofila); já para picoplâncton e nutrientes foram coletadas amostras de água entre 2 e 4 profundidades de 5 até 200 m; os perfis de fluorescência das estações CTD foram usados para indicar a biomassa de clorofila - Chl *a*.

Figura 2 - Mapa de amostragem dos dados oceânicos (ODV) vórtices coletados no Atlântico Sul.



Legenda: (E1, E3 e E5, controle: Co - fora, borda: B, a meio: M e centro: C do vórtice) e mapas altimétricos (direita) - anomalia ao nível do mar (SLA) (E1, E3 e E5) através da anomalia na superfície do mar (AVISO).

Fonte: O autor (2020), Imagens AVISO cedidas pelo Dr. Luis Alexandre de Araújo Guerra.

3 RESULTADOS OCEANOGRÁFICOS

3.1 Estrutura física dos vórtices

Todos os vórtices continham Água Central do Atlântico Sul (ACAS - SACW) nas profundidades amostradas para plâncton e estão representados na Figura 3 (a, b e c), Foi observada de acordo com as faixas de temperatura potencial ($T^{\circ}\text{C}$) e salinidade a identificação de águas modais de acordo com Souza *et al.* (2018) (Tabela 1). A água modal subtropical 18 (STMW¹⁸) foi encontrada em todos os vórtices, mas a STCW¹⁴ estava presente apenas fora do vórtice E1 abaixo de 100 m de profundidade (estação de controle).

Nos diagramas TS de 0 a 2500 m (Figura 3 d, e, f) foram identificadas as massas d'água acordo Emery & Meincke, (1986) e Emery (2001) – Tabela 2; é possível observar que em todos os vórtices são encontradas as massas d'água ACAS, AIA e APAN, e somente no E1 não é encontrada a AT.

Tabela 1 - Tipos de água modal originadas da Água Central do Atlântico Sul (ACAS- SACW) com características de temperatura potencial ($^{\circ}\text{C}$) e salinidade.

Água Central do Atlântico Sul (ACAS)	Temperatura Potencial ($^{\circ}\text{C}$)	Salinidade
Água Modal Subtropical 18 STMW¹⁸	$18 \pm 0,56$	$35,80 \pm 0,11$
Água Modal Subtropical 14 STMW¹⁴	$14 \pm 0,53$	$35,40 \pm 0,01$
Água Modal Subtropical 12 STMW¹²	$12 \pm 0,50$	$35,03 \pm 0,14$

Fonte: SOUZA *et al.*, 2018.

Tabela 2 - Tipos de massas d'água no Atlântico Sul com características de temperatura potencial (° C), salinidade e profundidade (m).

Massa d'água Atlântico Sul	Temperatura Potencial (°C)	Salinidade	Profundidade (m)
Água tropical (AT)	18 °C	35,9	Até 200 m
Água Central do Atlântico Sul (ACAS)	5 a 18 °C	34,3 a 35,8	Entre 100 e 800 m
Água Intermediária Antártica (AIA)	2 a 6 °C	33,8 a 34,8	Entre 500 e 1500 m
Água Profunda do Atlântico Norte (APAN)	1,5 e 4,0 °C	34,8 a 35,0	Entre 1500 e 3500 m
Água Antártica de Fundo (AAF)	-0,9 a -1,7 °C	34,64 e 34,72	A partir de 3500 m

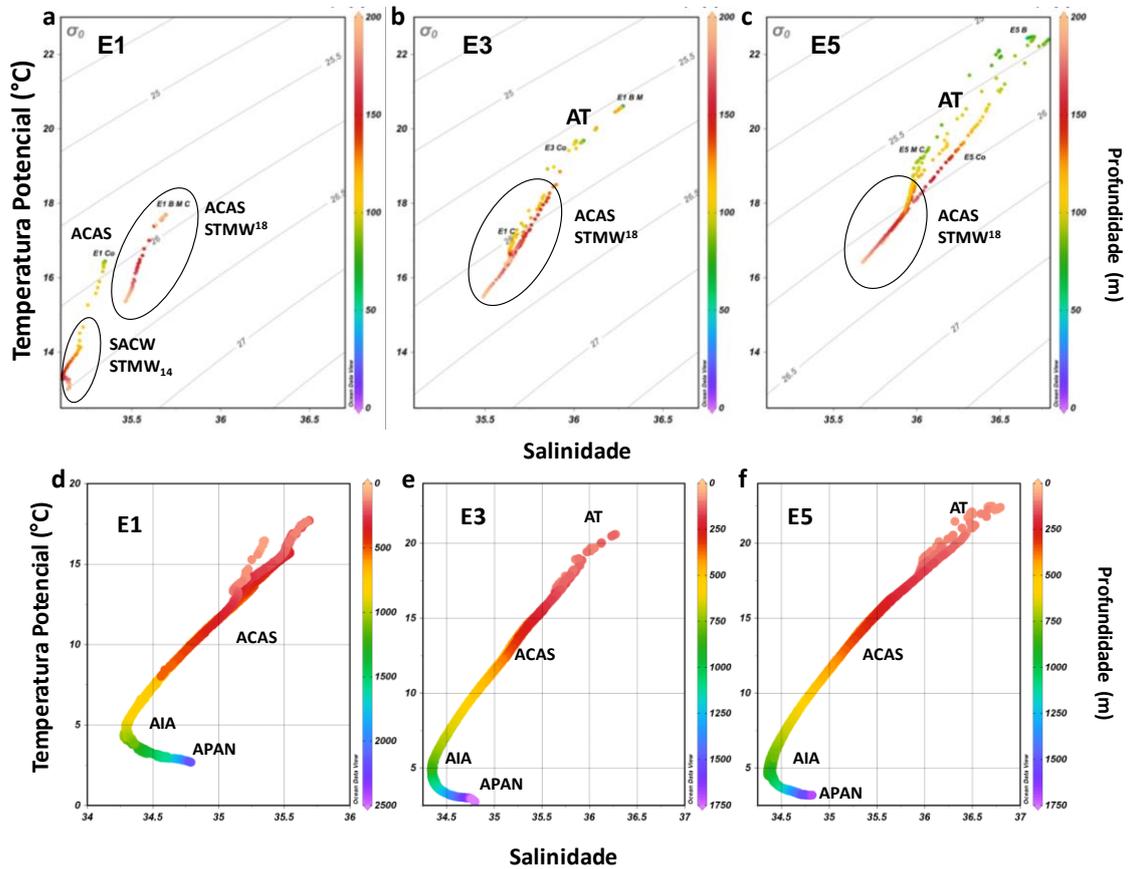
Fonte: EMERY & MEINCKE, 1986; EMERY, 2001.

Os maiores valores de vorticidade potencial Q ($10^{-12} \text{ m}^{-1} \cdot \text{s}^{-1}$) ($> 1500 \cdot 10^{-12} \text{ m}^{-1} \cdot \text{s}^{-1}$) foram encontrados na profundidade entre 75 e 200 m (Figura 4 a), Foi possível notar que E1 difere de E3 e E5; os maiores valores foram encontrados no controle fora do vórtice. Há um gradiente decrescente de vorticidade do vórtice mais jovem (E1) para o vórtice mais velho (E5). Abaixo da profundidade de maior vorticidade em todos os vórtices, é possível ver uma porção de água quase sem vorticidade e que o E3 parece ser um vórtice com maior homogeneidade na distribuição da vorticidade dentro do vórtice. O E1 apresentou as maiores fluorescências (Figura 4 b) acima de $0,6 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-3}$ no controle e valores altos em toda a dimensão do vórtice, a profundidade de maior fluorescência foi superior a 100 m, no entanto, os vórtices 3 e 5 mostraram maior similaridade, com maior fluorescência no centro e controle dos vórtices e em profundidades entre 100-150 m, o E3 apresentou valores superiores a E5.

Nos gráficos de salinidade (Figura 4 c) e temperatura potencial (° C) (Figura 4 d), observou-se que o E1, tanto na zona fótica quanto em profundidade, tem temperatura e salinidade mais baixas que E3 e E5 e que apresenta um gradiente crescente dessas variáveis em direção ao vórtice mais antigo, principalmente na superfície. Os maiores valores de salinidade foram encontrados em E5 (maior que 36,5) e os menores em E1 (menor que 34), em relação à temperatura, os maiores valores estão acima de 20°C em E5 e menor que $2,5^\circ\text{C}$ em todos os vórtices até 2000 m de profundidade. Os dados físico-químicos mostram que o E1 formado recentemente ainda está se estabilizando em relação às suas características e difere dos outros vórtices E3 e E5 que parecem ser mais estabilizados e com características mais semelhantes,

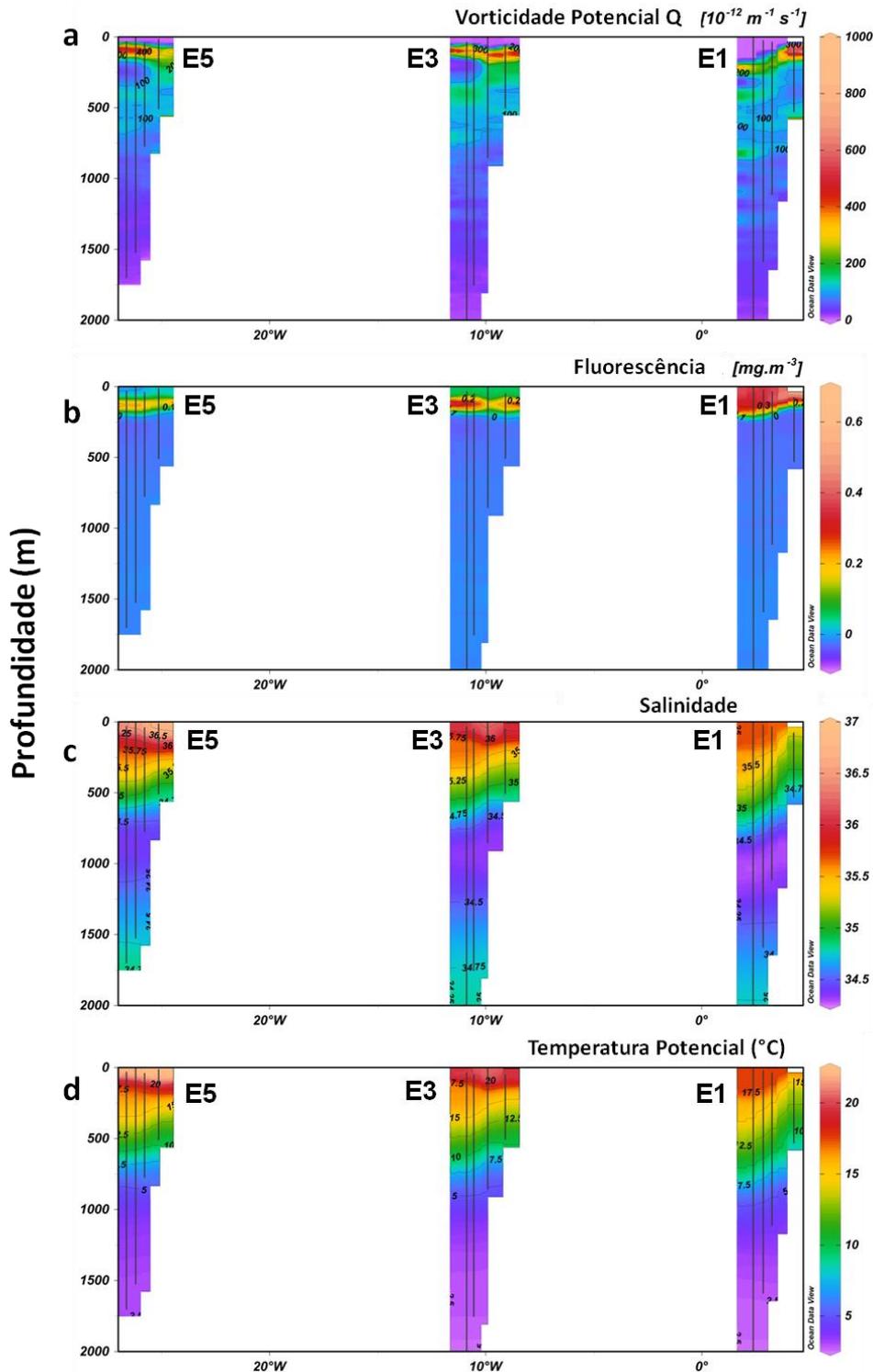
embora E5 demonstre através da vorticidade potencial, fluorescência, salinidade e temperatura que esta se dissipando e esta mais influenciado pela água ao redor.

Figura 3 - Diagramas TS - Temperatura Potencial °C X Salinidade de 0 a 200 m nos vórtices E1 (a), E3 (b) e E5 (c), e para profundidades de 0 a 2500 m nos vórtices E1 (d), E3 (e) e E5 (f) (ODV).



Legenda: As elipses denotam as águas modais encontradas em cada vórtice.
Fonte: O autor, 2020.

Figura 4 - a) Vorticidade potencial Q ($10^{-12} \text{m}^{-1} \cdot \text{S}^{-1}$); b) Fluorescência ($\text{mg} \cdot \text{m}^{-3}$); c) salinidade; e d) Temperatura Potencial ($^{\circ}\text{C}$) dos vórtices 1, 3 e 5, em diferentes estações (Co, B, M e C) longitudinalmente entre a profundidade de 0-2000 m (ODV).



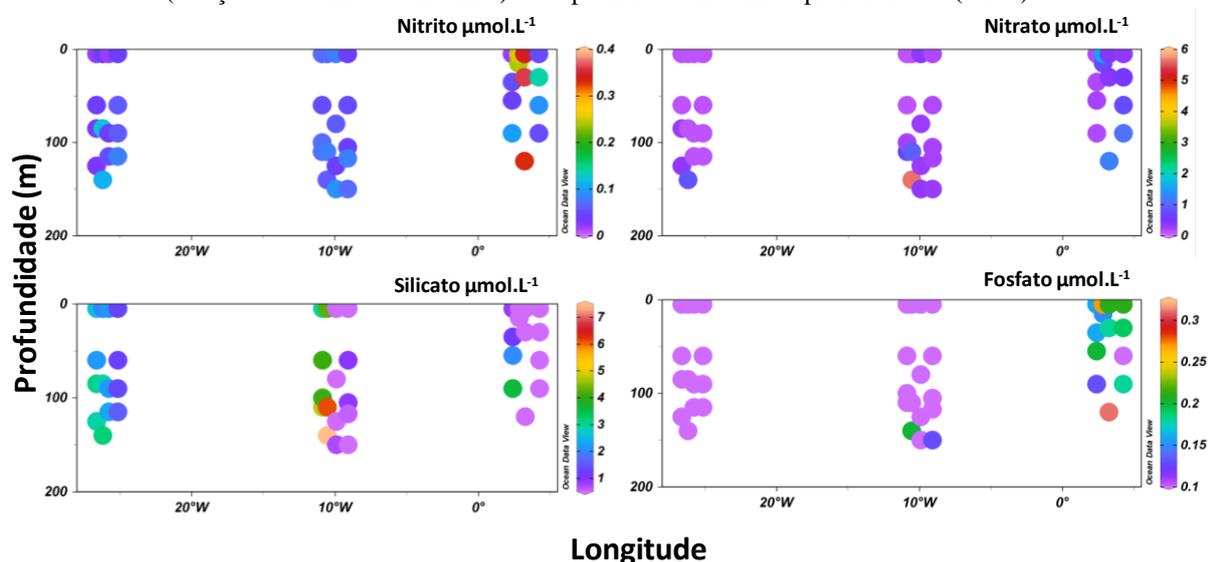
Legenda: Os pontos pretos que formam linhas indicam a posição e profundidade das medidas do CTD-O₂.
Fonte: O autor, 2020.

Com relação à distribuição de nutrientes ao longo da coluna d'água (Tabela 3 e Figura 5), observou-se maior concentração de nitrito na borda E1 (Superfície: $0,34 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ e DCM:

0,36 $\mu\text{mol.L}^{-1}$). As concentrações relativamente maiores de nitrato foram encontradas no meio do E3 (DCM: 5,61 $\mu\text{mol.L}^{-1}$). O fosfato apresentou concentrações mais elevadas em E1: superfície do controle 0,21 $\mu\text{mol.L}^{-1}$, borda (profundidade de 120 m) 0,31 $\mu\text{mol.L}^{-1}$ e superfície do meio do vórtice 0,27 $\mu\text{mol.L}^{-1}$. As maiores concentrações de silicato foram observadas no centro de todos os vórtices DCM.

Os caminhos percorridos pelos vórtices da Corrente das Agulhas (E1, E3 e E5) até Novembro de 2016 estão expressos na Figura 6. Os dados utilizados foram cedidos pelo Dr. Luiz Alexandre de Araujo Guerra (GUERRA *et al.*, 2018).

Figura 5 - Perfis verticais de nutrientes (nitrito, nitrato, fosfato e silicato $\mu\text{mol.L}^{-1}$) dos vórtices E1, E3 e E5 (estações de controle e internas) da superfície até 200 m de profundidade (ODV).



Nota: (Limites de detecção para análises de nutrientes: nitrito 0,02 $\mu\text{mol.L}^{-1}$, nitrato 0,11 $\mu\text{mol.L}^{-1}$, fosfato 0,10 $\mu\text{mol.L}^{-1}$ e silicato 0,50 $\mu\text{mol.L}^{-1}$)

Fonte: O autor, 2020.

A biomassa fitoplanctônica em clorofila *a* (Chl *a* - mg.m^{-3}) dos vórtices E1, E3 e E5 está expressa na Figura 7, onde os pontos amarelos representam a DCM, E1 apresentou as maiores biomassas em todas as estações inclusive o controle sendo o maior valor registrado de 0,6 mg.m^{-3} e teve as DCM menos profundas sendo 60 m no controle e 35 m no centro (embora nos pontos borda e meio a DCM não tenha sido muito bem representada, uma vez que a Chl *a* foi quase que contínua até quase 150 m); E3 e E5 apresentaram valores similares, porém E3 foi maior que o vórtice mais antigo, no entanto as DCM estiveram quase na mesma profundidade entre 110 e 140 m.

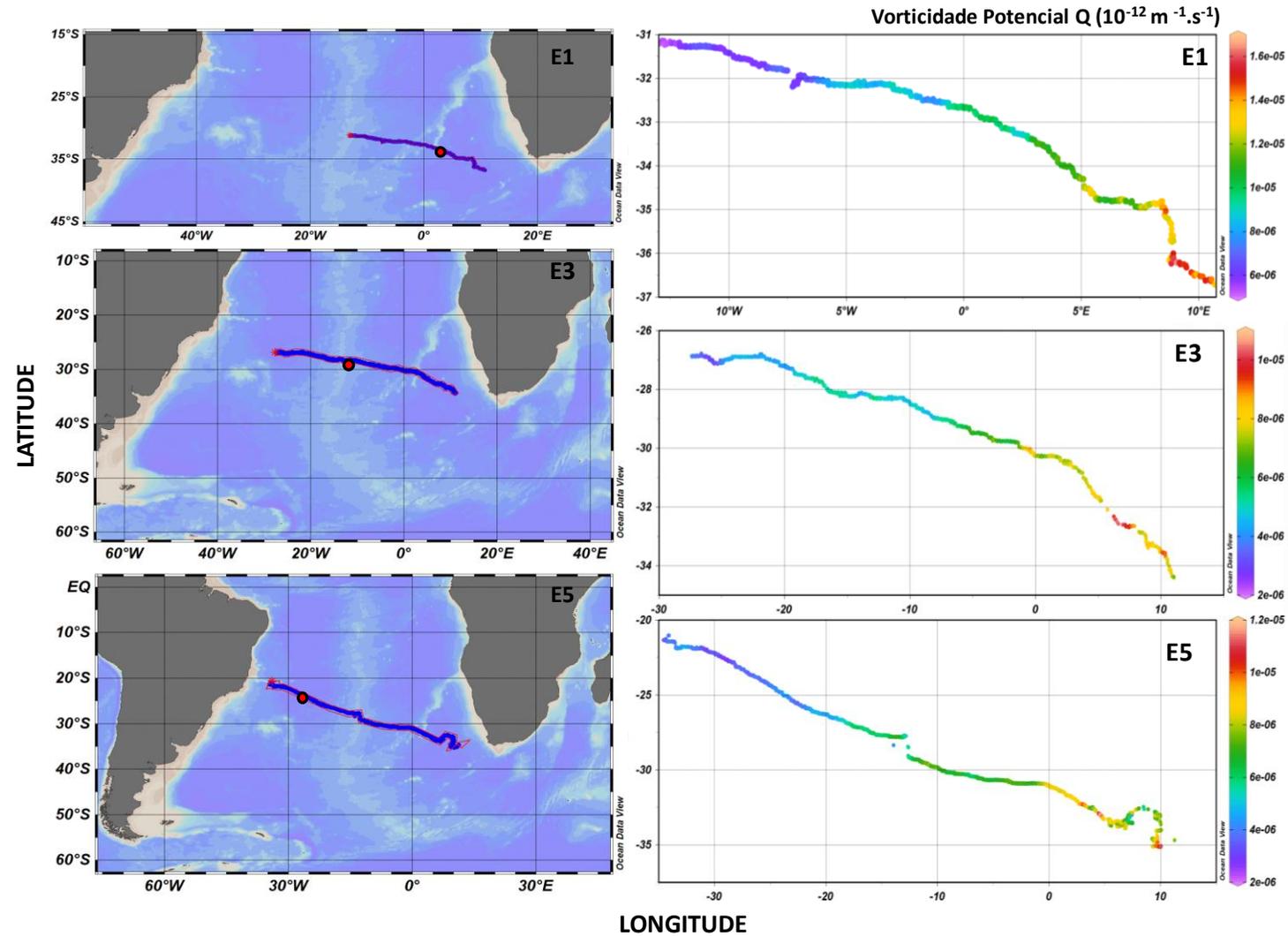
Tabela 3 - Dados de nutrientes (nitrito, nitrato, fosfato e silicato - $\mu\text{mol.L}^{-1}$) dos vórtices E1, E3 e E5, em diferentes estações (Co, B, M e C) e profundidades (S - superfície e DCM - profundidade de clorofila máxima).

Vórtice	Estação	Prof.	(m)	Nitrito $\mu\text{mol.L}^{-1}$	Nitrato $\mu\text{mol.L}^{-1}$	Fosfato $\mu\text{mol.L}^{-1}$	Silicato $\mu\text{mol.L}^{-1}$
E1	Co	S	5	0,05	0,34	0,21	<LD
		DCM	60	0,09	0,76	0,10	<LD
	B	S	5	0,34	0,38	0,21	<LD
		DCM	30	0,36	0,40	0,18	<LD
	M	S	5	0,25	1,52	0,27	<LD
		DCM	15	0,24	0,78	0,15	<LD
	C	S	5	0,02	0,18	0,16	0,82
		DCM	35	0,05	0,16	0,16	1,11
E3	Co	S	5	0,04	0,145	<LD	0,53
		DCM	117	0,08	0,198	<LD	0,55
	B	S	5	0,08	0,313	<LD	<LD
		DCM	125	0,04	0,286	<LD	<LD
	M	S	5	0,07	<LD	<LD	4,22
		DCM	110	0,08	0,96	<LD	6,12
	C	S	5	0,07	<LD	<LD	3,01
		DCM	110	0,07	0,69	<LD	4,74
E5	Co	S	5	0,04	<LD	<LD	1,30
		DCM	115	0,08	<LD	<LD	1,61
	B	S	5	<LD	<LD	<LD	2,16
		DCM	115	0,05	<LD	<LD	2,36
	M	S	5	0,04	<LD	<LD	1,97
		DCM	140	0,11	0,83	<LD	3,20
	C	S	5	<LD	<LD	<LD	2,58
		DCM	125	0,03	0,34	<LD	2,93

Nota: (Limites de detecção para análises de nutrientes: nitrito $0,02 \mu\text{mol.L}^{-1}$, nitrato $0,11 \mu\text{mol.L}^{-1}$, fosfato $0,10 \mu\text{mol.L}^{-1}$ e silicato $0,50 \mu\text{mol.L}^{-1}$)

Fonte: O autor, 2020.

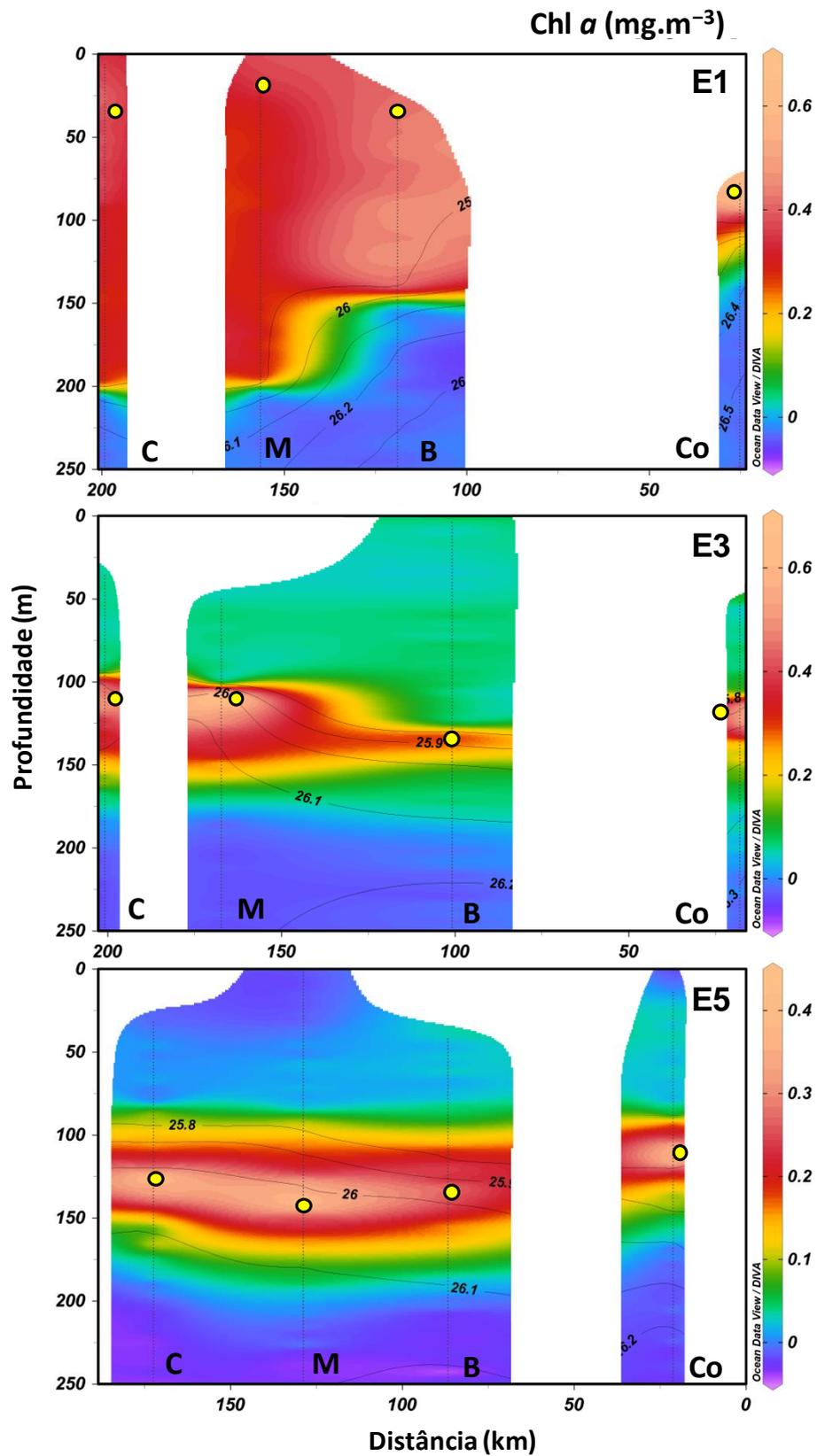
Figura 6 - Caminho dos vórtices (painéis à esquerda) e vorticidade potencial Q ($10^{-12} \text{m}^{-1} \cdot \text{s}^{-1}$) dos vórtices E1, E3 e E5 na superfície durante o caminho percorrido no oceano Atlântico Sul (painéis à direita) (ODV).



Legenda: Os pontos vermelhos representam o local do vórtice no momento da coleta.

Fonte: O autor, 2020.

Figura 7. Clorofila a ($\text{mg}\cdot\text{m}^{-3}$) dos vórtices E1, E3 e E5 em diferentes profundidades (0 – 250 m) (ODV).



Legenda: Os pontos amarelos representam as DCM. A anomalia de densidade (σ) está representada em linhas pretas

Fonte: O autor, 2020.

4 CAPÍTULO 1: VARIAÇÃO ESPACIAL DO PICOPLÂNTON EM VÓRTICES DE MESOESCALA DA CORRENTE DAS AGULHAS DE DIFERENTES IDADES

4.1 Introdução

A estrutura das teias tróficas planctônicas dos ecossistemas marinhos é complexa. Formada por organismos autotróficos, heterotróficos e mixotróficos, a dinâmica e as interdependências tróficas determinam variações na produtividade primária e nos ciclos biogeoquímicos (KARSENTI *et al.*, 2011). Vírus, bactérias, protistas e metazoários são reguladores essenciais dos ciclos biogeoquímicos nos oceanos (KARL, 2007; FALKOWSKI *et al.*, 2008).

Segundo Villar *et al.* (2015), a estrutura trófica planctônica e as interações com os nutrientes nos vórtices da Corrente das Agulhas são singulares e distintas das águas do Atlântico Sul. Os vórtices contribuem para o aumento da produção primária, transportando diferentes espécies planctônicas em torno da convergência subtropical da África Austral (FRONEMAN *et al.*, 1995). Condições oligotróficas tropicais caracterizam o Oceano Índico, favorecendo a abundância relativa de cianobactérias (LONGHURST, 2007). A mistura vertical produzida pelos vórtices das Agulhas gera um complexo ciclo do nitrogênio que afeta a comunidade e a presença de espécies típicas do Oceano Índico (VILLAR *et al.*, 2015), de acordo com esses autores a presença do nitrito está relacionada às bactérias oportunistas e cianobactérias como *Synechococcus*. Portanto, ao estudar a comunidade picoplânctônica marinha de sistemas oligotróficos, como os vórtices da Corrente das Agulhas, deve-se considerar o papel das bactérias heterótrofas e das cianobactérias nesse ecossistema, assim como a sua importância para a teia trófica local e ciclos biogeoquímicos.

A alça microbiana (termo cunhado por AZAM *et al.*, 1983) é uma via trófica na teia alimentar planctônica marinha, na qual o carbono orgânico dissolvido lábil (DOC) é incorporado na biomassa bacteriana e, em seguida, devolvido a níveis tróficos mais elevados através da teia alimentar formada pelo protozooplâncton, metazooplâncton e metazoários. Dessa forma, não só o DOC, mas também os nutrientes retornam para os níveis tróficos superiores, através da biomassa bacteriana, influenciando tanto no ciclo do carbono como dos demais nutrientes no meio marinho (HÜNEKE & HENRICH, 2011). Em ambientes

oligotróficos essa dinâmica de ciclagem de nutrientes e a teia trófica associada (AZAM & MALFATTI, 2007) são bastante eficientes, por exemplo, nos giros subtropicais, a produtividade primária é regenerada e através da alça microbiana o carbono orgânico dissolvido é mantido na zona eufótica, na camada de mistura, quando a matéria orgânica lábil é degradada (JIAO *et al.*, 2010). Nesses ambientes extremamente oligotróficos, os produtores primários, representados principalmente por cianobactérias cocóides picoplanctônicas, como *Prochlorococcus* e *Synechococcus* não são diretamente consumidos por copépodes, mas por organismos protistas (AZAM & MALFATTI, 2007).

Prochlorococcus é uma das formas de vida mais abundantes nos oceanos; está presente em toda a zona eufótica. É bem adaptado ao oceano oligotrófico e habita áreas com intensidades de luz reduzidas, aumentando sua concentração de pigmentos (VELDHUIS & KRAAY, 2000). Possui o mecanismo de concentração de carbono mais eficiente (HOPKINSON *et al.*, 2014) e a maior taxa de fixação de CO₂ conhecida (HARTMANN *et al.*, 2014). A cianobactéria *Prochlorococcus marinus* é um produtor primário mais abundante e significativo em mar aberto, atingindo mais de 82% da produtividade primária bruta no oceano subtropical do Pacífico Norte (LIU *et al.*, 1997).

Synechococcus diferem dos procariontes típicos, pois passa por todas as fases do ciclo celular, embora a duração dessas fases dependa da taxa de crescimento e do ambiente. As condições ambientais, como a presença de nitrogênio, podem afetar o tempo de duplicação das colônias, bem como a duração de cada fase do ciclo celular (LI *et al.*, 1992). O que, por sua vez, difere de *Prochlorococcus* por apresentar maiores taxas de crescimento. *Synechococcus* ocorre em abundância no ambiente temperado e tropical na zona eufótica e, por conseguinte, tem um papel fundamental na produtividade primária dos oceanos (LALLI & PARSONS, 1997; FLOMBAUM *et al.*, 2013). Um inventário de sua distribuição global revela que é a cianobactéria mais abundante em todos os oceanos subtropicais, sendo dominante em termos de biomassa e produtividade no Atlântico Norte (OLSON *et al.*, 1990; VELDHUIS & KRAAY, 2000)

Synechococcus produz um composto alelopático durante o crescimento (estratégias competitivas) que afeta algumas espécies fitoplanctônicas (ŚLIWIŃSKA-WILCZEWSKA *et al.*, 2017). Esta alelopatia tem um efeito inibidor em toda a comunidade fitoplanctônica, exceto em cianobactérias dos gêneros *Nodularia* sp. e *Gloeocapsa* sp., mas com efeitos inibidores de crescimento em diatomáceas dos gêneros *Navicula*, *Chaetoceros*, *Amphora*, *Coscinodiscus*,

Grammatophora e *Nitzschia*, causando uma mudança na abundância e no domínio do fitoplâncton (ŚLIWIŃSKA-WILCZEWSKA *et al.*, 2017).

As espécies dos gêneros *Prochlorococcus* e *Synechococcus* geralmente co-ocorrem; suas distribuições de profundidade diferem em concentrações absolutas e extensão vertical, exceto quando a coluna d'água é homogênea (LI *et al.*, 1992; CAMPBELL & VAULOT, 1993; VELDHUIS & KRAAY, 1993; VELDHUIS & KRAAY, 2000).

Outro grupo procariótico abundante em ambientes marinhos são as bactérias heterotróficas que geralmente dominam os níveis de tamanho de 0,2 µm a 2 µm em termos de número de células e biomassa, são responsáveis pela remineralização da matéria orgânica (LI *et al.*, 1983), e desempenham um papel fundamental na alça microbiana (MORRIS *et al.*, 2002), e na fixação de nitrogênio, nitrificação e desnitrificação (AGNIHOTRI, 2014).

Prochlorococcus depende da disponibilidade de amônio, enquanto *Synechococcus* depende de nitrato e preferencialmente prospera na camada de mistura, muitas vezes acima da nitroclina (PARTENSKY *et al.*, 1999; ELLWOOD *et al.*, 2013).

No banco de dados proposto por Buitenhuis *et al.* (2012) apenas 15% dos dados do picoplâncton são do hemisfério sul, 33% são dos trópicos (43% da superfície do oceano), enquanto 13% são provenientes dos oceanos polares (5% da superfície do oceano). Portanto são poucos dados *in situ* sobre picoplâncton no Oceano Atlântico Sul, e menos ainda sobre esses organismos nos vórtices das Agulhas. O ambiente dentro dos vórtices das Agulhas pode fornecer um mecanismo seletivo, com concentrações mais altas de nitrito dentro dos vórtices e associar florações de fitoplâncton, dominadas por organismos oportunistas como *Synechococcus* (VILLAR *et al.*, 2015).

Os vórtices das Agulhas são a principal rota para a circulação de águas oceânicas do Oceano Índico para o Oceano Atlântico, influenciando a circulação global do oceano (LUTJEHARMS & VAN BALLEGOOYEN, 1988; BIASTOCH *et al.*, 2008) e, como discutido recentemente, o transporte de plâncton (VILLAR *et al.*, 2015); fitoplâncton identificado por HPLC (CARVALHO *et al.*, 2019); diversidade funcional de micropilâncton (CESAR- RIBEIRO *et al.*, no prelo), mas a comparação entre a abundância de picoplâncton em diferentes vórtices de idades distintas é desconhecida.

Considerando os vórtices das Agulhas como ambientes oligotróficos individuais, biogeoquimicamente peculiares, atuando como um mecanismo seletivo para a diversidade de espécies de picoplâncton e a produtividade primária, avaliamos duas hipóteses neste estudo: i. a abundância de picoplâncton dentro dos vórtices das Agulhas aumenta com

a consequente mistura e entranhamento de nutrientes; ii. Os vórtices das Agulhas favorecem o aumento na densidade de *Prochlorococcus* e *Synechococcus*.

4.2 Materiais e métodos

Para análise da diversidade do picoplâncton por citometria de fluxo (composição, densidade e biomassa), foi seguido o protocolo de acordo com a metodologia descrita em Marie *et al.* (1999) as amostras foram filtradas através de um filtro de porosidade de 5 µm, armazenadas em eppendorfs de 2,5 ml, todas as amostras foram fixadas por 15 min com glutaraldeído a 0,1% (concentração final), rapidamente congeladas em nitrogênio líquido e armazenadas. No laboratório, a análise por citometria de fluxo foi realizada em um citômetro FACS CALIBUR (Becton Dickinson & Company, EUA), com laser azul (488 nm). Foram coletadas 3 réplicas de cada estação e analisadas no citômetro 3 vezes cada réplica à temperatura ambiente, homogêneas e algumas amostras foram suplementadas com solução de esferas de trabalho (*Beads Beckman Coulter Flow Set*™ ø 2 e 6 µm). A análise ocorreu após agitar a amostra no *vortex* por 15 s. Cada célula foi caracterizada por 5 parâmetros ópticos gerados pelo feixe de laser de 488 nm: 2 parâmetros de dispersão: dispersão de luz em ângulo direto FSC (relacionada ao tamanho da partícula) e dispersão de luz em ângulo reto SSC (relacionada à estrutura e forma da célula), e 3 parâmetros de fluorescência: fluorescência laranja FL2 (λ 580 ± 30 nm) relacionada à emissão de fitoeritrina e fluorescência vermelha FL3 (λ 640 nm) relacionada à emissão de clorofila; fluorescência verde FL1 (λ 530 ± 20 nm) relacionada à emissão de fluorescência nas amostras marcadas com SYBR-GREEN. As amostras foram analisadas com e sem a adição de SYBR-GREEN, de acordo com Marie *et al.* (1997), para diferenciar *Prochlorococcus* de bactérias heterotróficas.

As amostras passaram através do citômetro com baixa velocidade de $12 \pm 3 \mu\text{l}\cdot\text{min}^{-1}$ para uma melhor identificação dos grupos. Foi estabelecido um tempo mínimo de 120 segundos para obter um *n* significativo para os diferentes grupos. No programa FCS EXPRESS (versão 7.0), foram gerados citogramas e extraídas as densidades das células identificadas e classificadas de acordo com Hamdi *et al.* (2015): PROC (*Prochlorococcus* spp - like cells), SYN (*Synechococcus* spp - like cells), PICOEUK (picoeucariotos < 2 µm), NANOEUK (nanoecariotos 2 - 5 µm), LFNANO (nanoecariotos de baixa fluorescência 2 - 5 µm) e HBAC

(bactérias heterotróficas). Foi usado o termo células semelhantes (frequentemente utilizado em inglês como *like cells*) para PROC e SYN, uma vez que a citometria não consegue identificar a nível específico ou de gênero, mas sim por características de tamanho, complexidade celular e pigmentos e pode haver erros associados, então o termo foi usado para descrever células que tinham similaridade aos sinais observados no citômetro para PROC e SYN. Entretanto, esses dados foram comparados ao estudo de Carvalho *et al.* (2019), que, utilizando o mesmo conjunto de dados, caracterizaram estes organismos através de seus pigmentos (CHEMTAX), e podemos afirmar que os gêneros *Prochlorococcus* e *Synechococcus* dominaram essas frações de tamanho/ fluorescência identificadas como PROC e SYN no presente estudo.

Na superfície, as células de *Prochlorococcus* são mais difíceis de serem detectadas, porque sua fluorescência é muito fraca; essa perda de fluorescência ocorre entre o meio da noite e o nascer do sol, mas aumenta drasticamente depois disso. Essa perda induzida pela luz ocorre apenas nos 20 m superiores (HEYWOODA *et al.*, 2006). Provavelmente, isso pode ser atribuído, em parte, a uma subestimação da concentração de *Prochlorococcus* porque o decréscimo do meio-dia de sua fluorescência de clorofila empurra uma fração das células abaixo do limite de detecção do citômetro de fluxo (HEYWOODA *et al.*, 2006).

Em águas mais oligotróficas, a fluorescência muito mais fraca do vermelho de *Prochlorococcus* nas águas superficiais seria indistinguível de bactérias heterotróficas (MARIE *et al.*, 1997). O fluorocromo SYBR-Green permite a determinação das concentrações de células de quatro populações dentro do picoplâncton (picoeucariotos, *Synechococcus*, *Prochlorococcus*, e bactérias heterotróficas durante uma única análise) (MARIE *et al.*, 1997).

A abundância de *Synechococcus* foi convertida em biomassa usando a estimativa de 0,2 pg C.célula⁻¹ e de 0,049 pg C.célula⁻¹ foi aplicado a *Prochlorococcus*. O tamanho das bactérias foi convertido em biomassa usando a relação carbono-volume derivada de Norland (1993): 0,12 pg C.célula⁻¹. Para picoeucariotos e nanoeucariotos, foram aplicados biovolumes médios de 4.48 e 113.10 μm³, respectivamente (HAMDI *et al.*, 2015). Estes valores foram obtidos a partir da curva construída utilizando o coeficiente de tamanho de célula de acordo com Verity *et al.* (1992) equação:

$$C = a \cdot V^{0,8866} \quad (1)$$

Onde C é a biomassa expressos em pg C, V é biovolume (μm³), e a é um coeficiente, onde foram utilizados 0,405 e 0,239 para picoeucariotos e nanoeucariotos, respectivamente, de acordo com a Verity *et al.* (1992) e Hamdi *et al.* (2015).

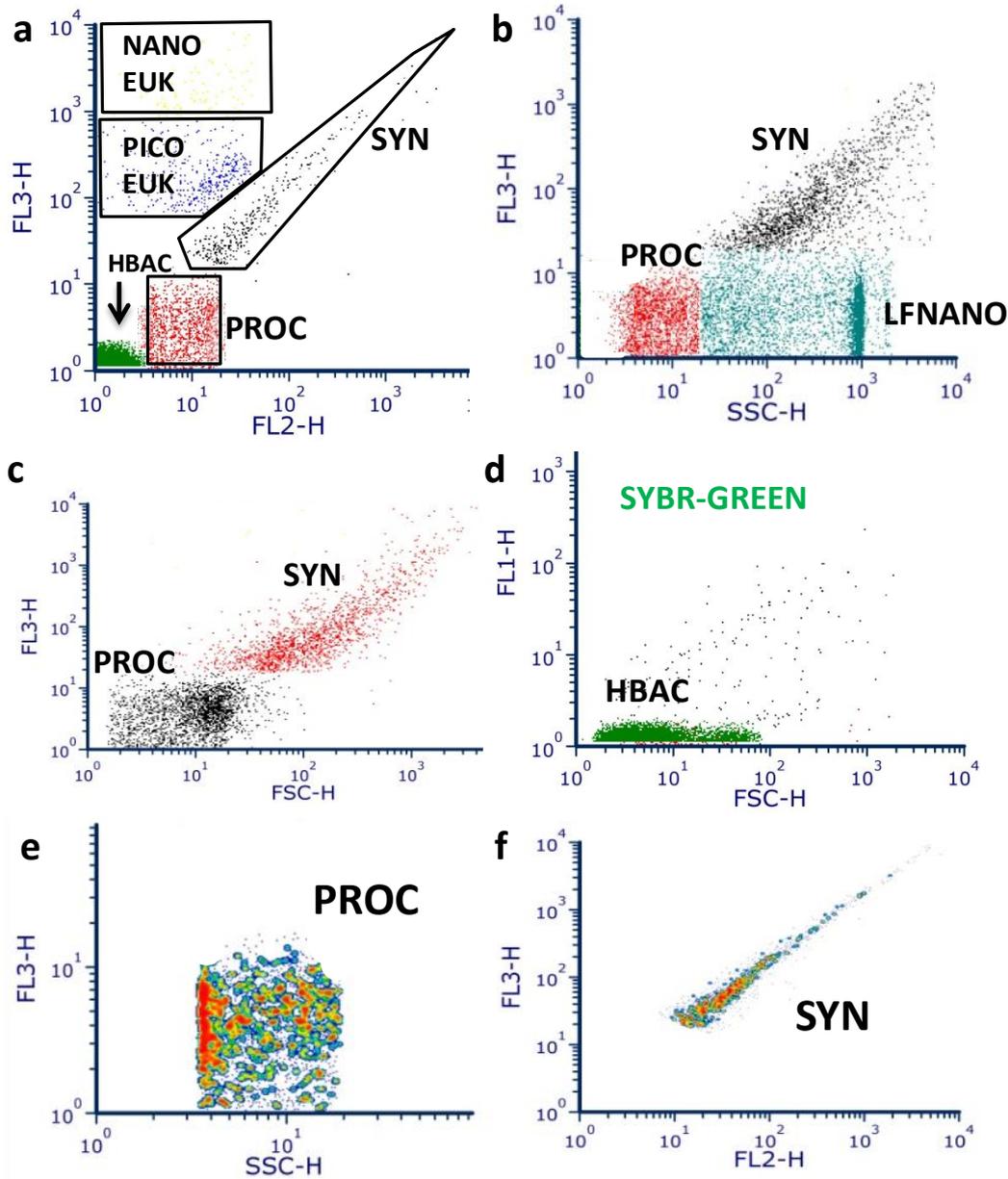
4.2.1 A relação entre ambiente e espécies picoplanctônicas

Para determinar quais variáveis ambientais estão correlacionadas com as assembleias picoplanctônicas, análises de correspondência canônica (CCA), PERMANOVA e Pearson foram aplicadas às matrizes transformadas através da logaritimização das densidades de picoplâncton e variáveis ambientais (temperatura, salinidade, nitrito, nitrato, fosfato, silicato e fluorescência). A normalidade das variáveis foi testada pelo teste Shapiro-Wilk (software Paleontological Statistical 3 - PAST, HAMMER *et al.*, 2001).

4.3 Resultados

Através da citometria foram identificados 4 grupos de organismos picoplanctônicos (SYN, PROC, PICOEUK e HBACT) e 2 grupos de organismos nanoplanctônicos (NANOEUK e LFNANO) entre 2 e 5 μm (Figura 8). A densidade média de SYN foi de $1,17 \times 10^8$, e seu valor máximo de $6,35 \times 10^8$ células.L⁻¹ (coeficiente de variação CV: 98,6%). A densidade média de PROC foi de $1,98 \times 10^8$ células.L⁻¹ com um valor máximo de $9,46 \times 10^8$ células.L⁻¹ (CV: 76,2%), enquanto HBACT tiveram a maior densidade média de $9,20 \times 10^8$ células.L⁻¹ e máximo $2,93 \times 10^9$ células.L⁻¹ (CV: 59%). As células eucarióticas foram menos abundantes, com valores médios e máximos de $2,10 \times 10^7$ células.L⁻¹ e $3,94 \times 10^6$ células.L⁻¹, respectivamente, para PICOEUK (CV: 122,4%) e $7,52 \times 10^6$ células.L⁻¹ e $9,50 \times 10^5$ células.L⁻¹, respectivamente, para NANOEUK (CV: 153,4%), e LFNANO tinha densidade média de $3,40 \times 10^8$ células.L⁻¹ e máximo de $1,39 \times 10^9$ células.L⁻¹ (CV: 81,5 %). Os elevados CV nas análises de PICOEUK e NANOEUK, foram devido esses grupos serem representados por uma variedade de espécies, de tamanhos, formas e fluorescências diferentes em comparação aos outros grupos analisados, causando num elevado desvio padrão em relação à média.

Figura 8 - Citogramas da identificação de picoplâncton em citômetro de fluxo FACS Calibur a) FL3XFL2; b) FL3XSSC; c) FL3XFSC; d) FL1XFSC; e) Densidade FL3XSSC f) Densidade FLX3XFL2.



Legenda: PROC (*Prochlorococcus* spp – like cells), SYN (*Synechococcus* spp – like cells), PICOEUK (picoeucariotos), NANOEUK (nanoeucariotos), LFNANO (nanoeucariotos de baixa fluorescência) e HBAC (bactérias heterotróficas); FSC -dispersão de luz em ângulo direto; SSC - dispersão de luz em ângulo reto; FL2 (λ 580 \pm 30 nm) - fluorescência laranja; FL3 (λ 640 nm) - fluorescência vermelha; FL1 (λ 530 \pm 20 nm) - fluorescência verde.

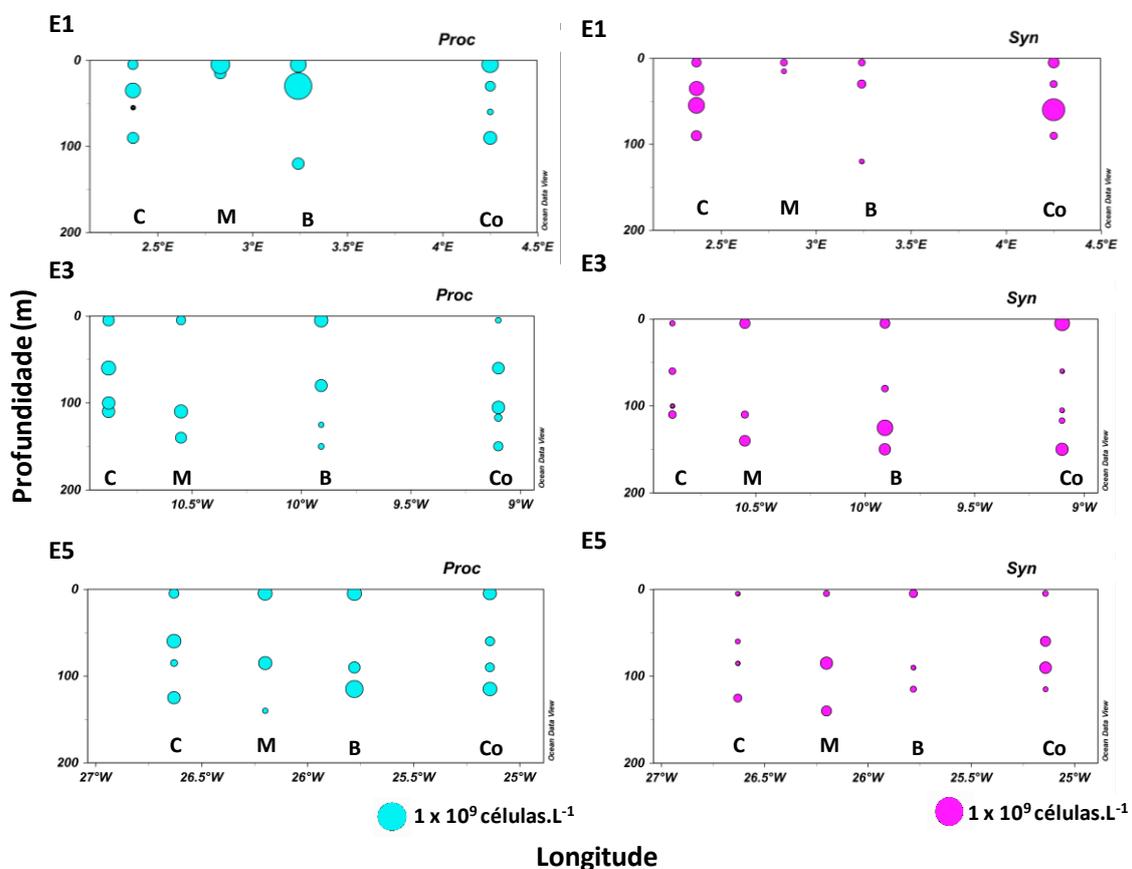
Nota: Programa FCS Express (Versão 7.0).

Fonte: O autor, 2020.

É possível observar que a densidade de SYN foi maior no E1 na profundidade de 60 m, ainda em E1 os maiores valores foram encontrados no controle $6,35 \times 10^8$ células.L⁻¹ e menor densidade no centro, as maiores densidades encontradas no E3 estavam no controle e na borda e no E5 no controle e no meio, portanto os valores mais altos de SYN não estavam associados

ao DCM (Figura 9). Em relação à PROC, a maior densidade também foi encontrada em E1, mas neste caso, na borda e a 30 m (DCM) $9,46 \times 10^8$ células.L⁻¹. No E3 em quase todas as estações, as densidades mais altas de PROC foram encontradas na superfície ou no DCM, mostrando preferências de profundidade. Comparando SYN e PROC foi possível observar uma relação inversa entre as densidades desses gêneros, porque nos valores mais altos de SYN há baixas densidades de PROC e vice versa.

Figura 9 - Perfis verticais de densidade celular (células.L⁻¹) de PROC (à esquerda) e SYN (à direita) no E1 (painéis superiores), E3 (painéis intermediários) e E5 (painéis inferiores) em diferentes estações longitudinalmente (EW) entre a profundidade: 0-200 m (ODV).

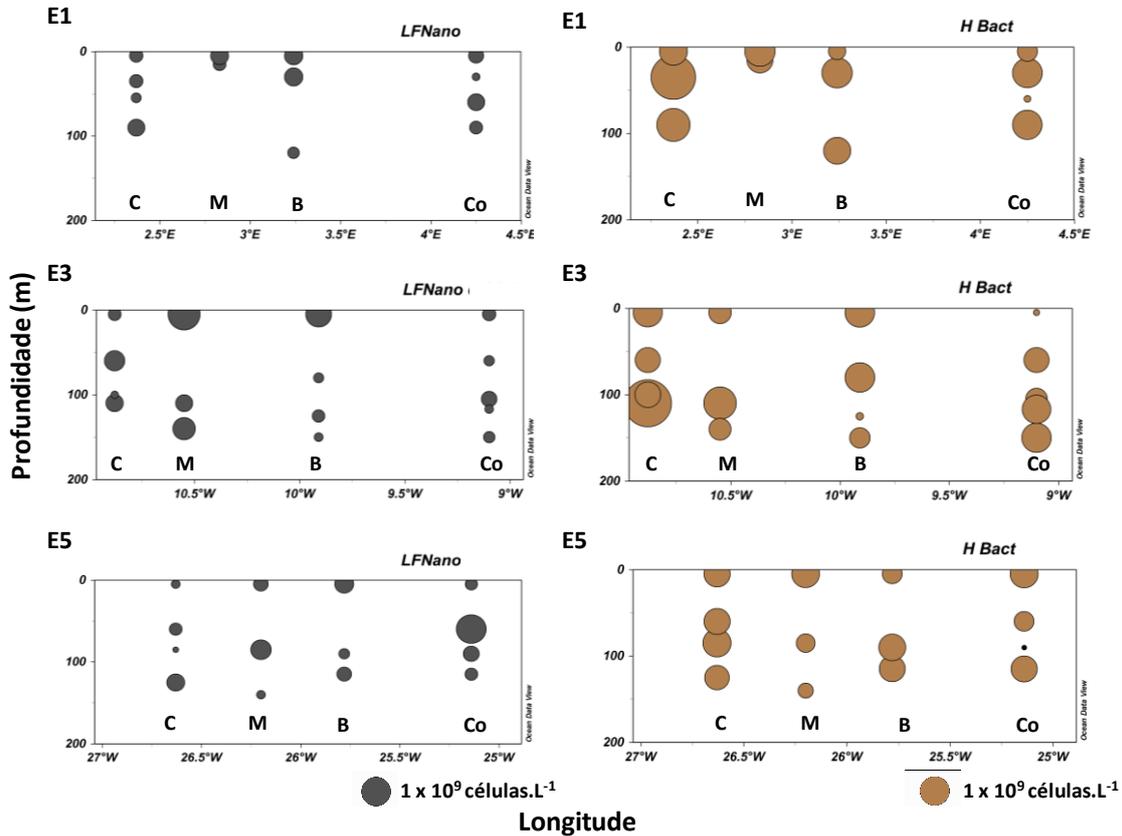


Fonte: O autor, 2020.

Comparando a densidade celular de HBACT e LFNANO entre os três vórtices, observamos que as HBACT geralmente foi mais abundante nas estações centrais no DCM. Uma densidade celular mais alta foi encontrada no centro E1 e E3 - $2,93 \times 10^9$ células.L⁻¹ e $2,58 \times 10^9$ células.L⁻¹, respectivamente (Figura 10). Comparado ao nanoplâncton de baixa fluorescência (LFNANO), a abundância de células era, em média, duas ordens de magnitude menores. As maiores densidades celulares do LFNANO foram encontradas no E3 (meio

superfície $1,4 \times 10^9$ células.L⁻¹). Os vórtices E3 e E5 apresentaram densidades mais altas que E1.

Figura 10 - Perfis verticais de densidade celular (células.L⁻¹) de LFNANO (à esquerda) e HBACT (à direita) no E1 (painéis superiores), E3 (painéis intermediários) e E5 (painéis inferiores) em diferentes estações longitudinalmente (EW) entre a profundidade: 0-200 m (ODV).

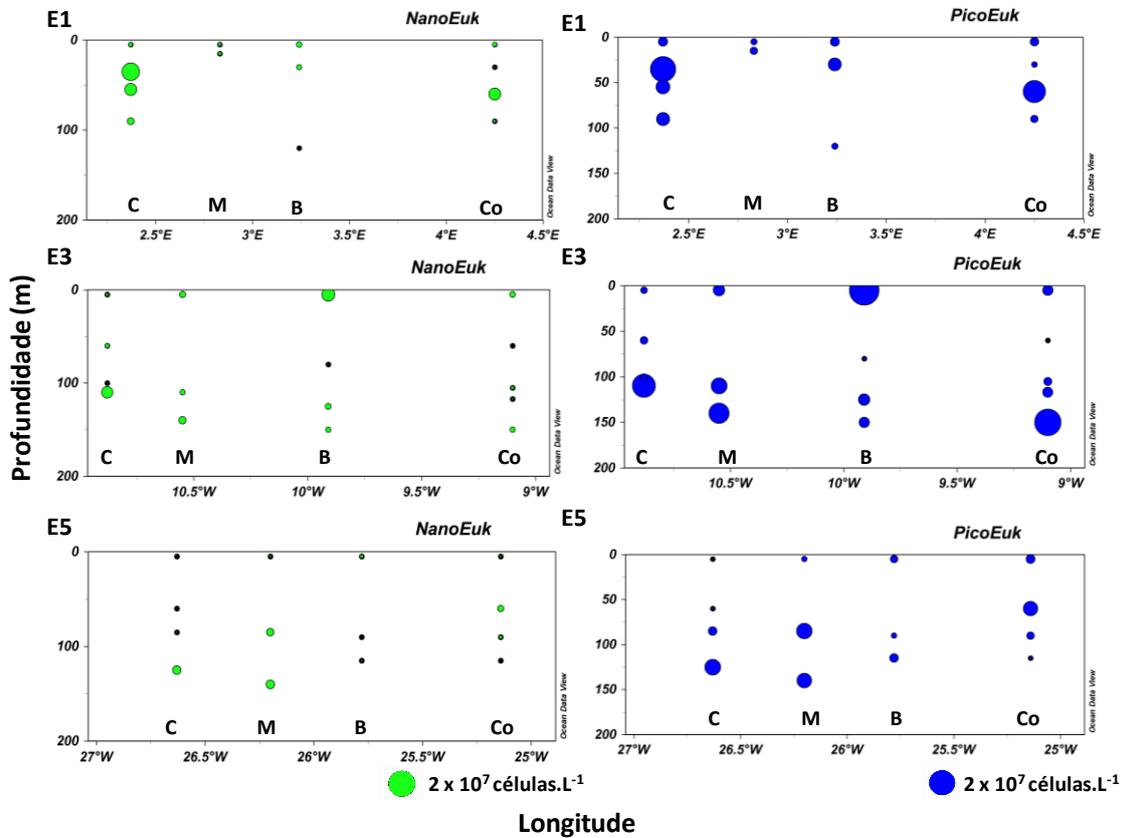


Fonte: O autor, 2020.

A densidade celular NANOEUK foi maior em E1, na estação central DCM ($7,52 \times 10^6$ células.L⁻¹), e foi menos abundante em E5. No E3, os maiores valores foram encontrados na borda superfície e no centro DCM. O PICOEUK era geralmente mais abundante no DCM ou abaixo dele em E1 e E5, tanto nas estações de controle quanto dentro do vórtice (Figura 11).

Ao analisar as amostras de nanoplâncton em microscopia de campo claro, os principais grupos identificados foram cianobactérias (*Anabaena* sp.), seguidos por fitoflagelados e, em densidades menores, dinoflagelados e diatomáceas.

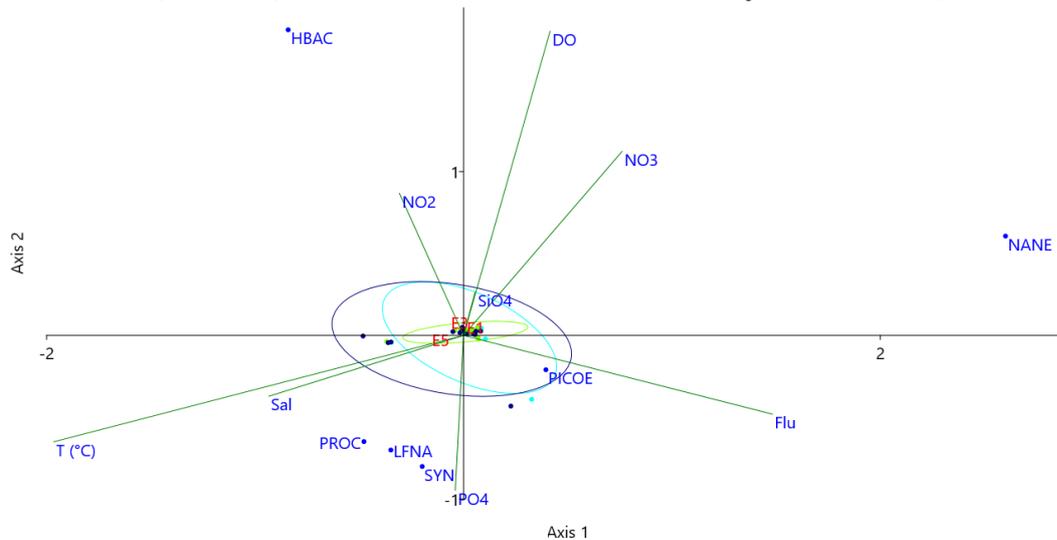
Figura 11 - Perfis verticais de densidade celular (células.L⁻¹) de NANOEUK (esquerda) e PICOEUK (direita) no E1 (painéis superiores), E3 (painéis intermediários) e E5 (painéis inferiores) em diferentes estações longitudinalmente (EW) entre a profundidade: 0-200 m (ODV).



Fonte: O autor, 2020.

Os resultados da análise de correspondência canônica (CCA) incluindo os controles, comparando a densidade das células do picoplâncton, e as variáveis ambientais indicam que todos os vórtices foram semelhantes (Figura 12). O eixo 1 explicou 74,25% e estava relacionado à HBAC, nitrito, nitrato e DO na porção positiva; e SYN, LFNA, PROC e fosfato na negativa relacionado aos 3 vórtices; o eixo 2 explicou 22,66% relacionados à NANEUK e PICOEUK, fluorescência, nitrato e DO na porção positiva e PROC, HBAC, temperatura, salinidade, nitrito na porção negativa. De acordo com o teste PERMANOVA, ao comparar todos os vórtices com todas as estações, incluindo o controle, não houve diferença significativa entre eles.

Figura 12 - Análise de correspondência canônica (CCA) de picoplâncton comparando a densidade celular (células.L⁻¹) com variáveis ambientais em todas as estações dos vórtices (E1, E3 e E5).

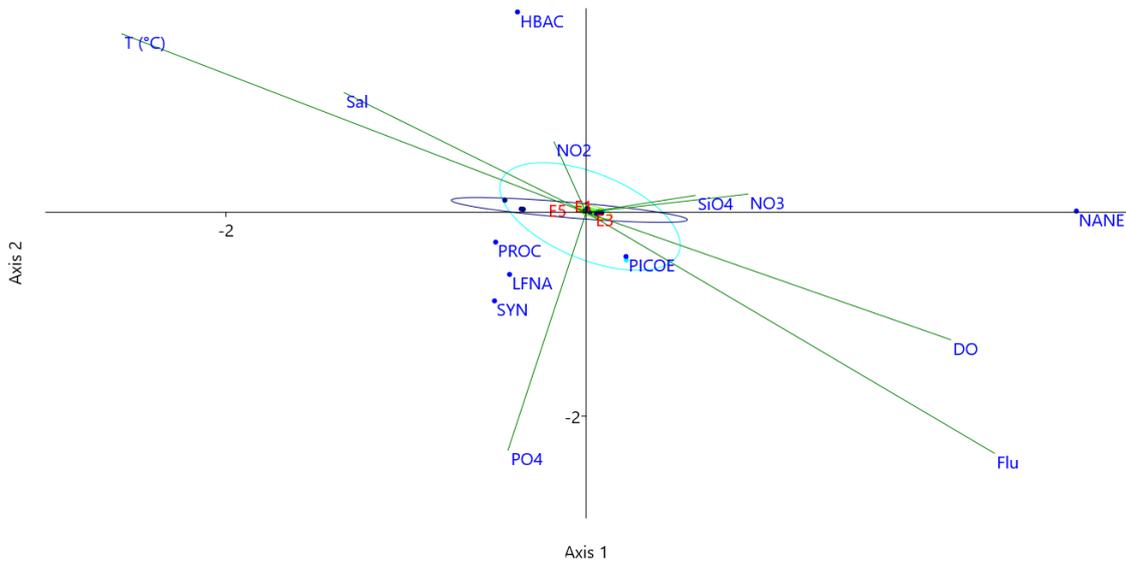


Legenda: PROC (*Prochlorococcus*), SYN (*Synechococcus*), PICOE (picoeucariotos), NANE (nanoeucariotos), LFNA (nanoeucariotos de baixa fluorescência), HBAC (bactérias heterotróficas), Sal - Salinidade, T (°C) - temperatura, Flu - fluorescência, NO₂ - nitrito, NO₃ - nitrato, PO₄ - fosfato, SiO₄ - silicato e DO - oxigênio dissolvido.

Fonte: O autor, 2020.

Foi repetida a CCA comparando a densidade celular e as variáveis ambientais sem as estações controle, ou seja, fora do vórtice (Figura 13). Os resultados mostram que os três vórtices foram diferentes entre si. O eixo 1 explicou 67,76% representado por HBAC, temperatura, salinidade e nitrito na porção positiva e PROC, SYN, LFNANO, PICOE, fluorescência, fosfato e DO na negativa. O eixo 2 explicou 26,28% relacionado a NANE, PICOE, fluorescência, DO, nitrato e silicato na porção positiva e temperatura, salinidade, PROC, SYN, LFNANO, HBAC na porção negativa. De acordo com o teste PERMANOVA aplicado a esta análise, E3 e E5 foram significativamente diferentes ($p = 0,044$).

Figura 13 - Análise de correspondência canônica (CCA) do picoplâncton comparando a densidade (células.L⁻¹) com as variáveis ambientais nos vórtices (E1, E3 e E5) sem as estações controle.

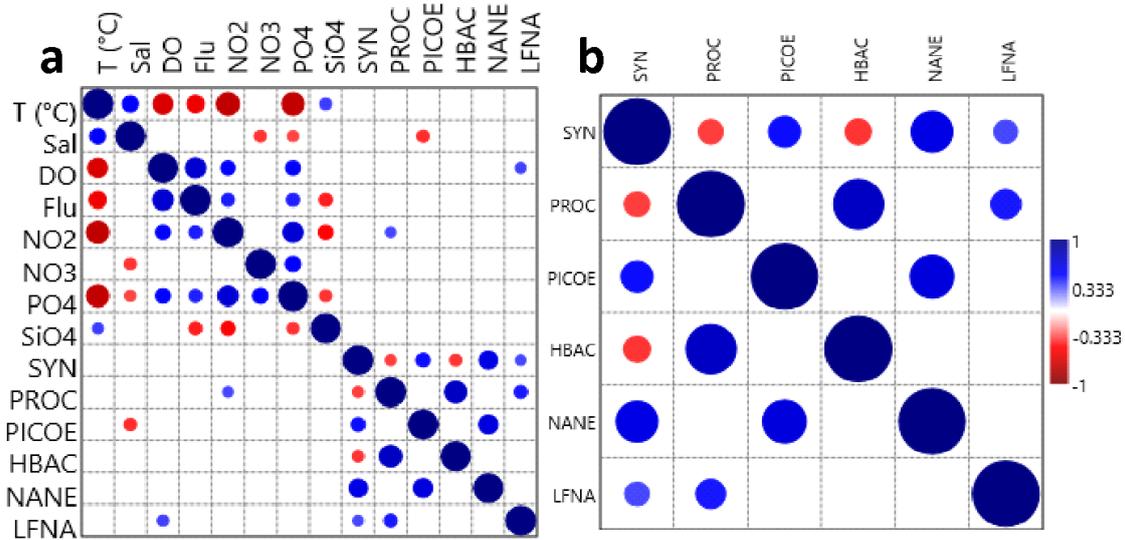


Legenda: PROC (*Prochlorococcus*), SYN (*Synechococcus*), PICOE (picoeucariotos), NANE (nanoeucariotos), LFNA (nanoeucariotos de baixa fluorescência), HBAC (bactérias heterotróficas), Sal - Salinidade, T (°C) - temperatura, Flu - fluorescência, NO₂⁻ - nitrito, NO₃⁻ - nitrato, PO₄³⁻ - fosfato, SiO₄⁴⁻ - silicato e DO - oxigênio dissolvido.

Fonte: O autor, 2020.

Foi aplicada correlação de Pearson (R) entre as densidades celulares dos cinco grupos de plâncton e as variáveis ambientais (Sal - Salinidade, T ° C - temperatura, Flu - fluorescência, NO₂⁻ - nitrito, NO₃⁻ - nitrato, PO₄³⁻ - fosfato, SiO₄⁴⁻ - silicato e DO - oxigênio dissolvido) excluindo a estação controle e considerando apenas a densidade de células planctônicas entre os três vórtices, onde todos os círculos representados demonstram correlações significativas (Figura 14). Os resultados mostram que a fluorescência apresentou uma correlação positiva com nitrito e fosfato. Entre os cinco grupos de plâncton (Figura 14 a), apenas o PROC teve correlação positiva significativa com o nitrito, PICOE teve correlação negativa significativa com a salinidade, podendo indicar que nas maiores salinidades (E5) houve menor densidade de PICOE, que pode estar associado a perda de vorticidade em vórtices mais velhos; o LFNANO apresentou correlação positiva significativa com o oxigênio dissolvido. Ao comparar apenas os cinco grupos de plâncton (Figura 14 b), observamos que o SYN teve uma correlação positiva com PICOE, NANE e LFNA, e uma correlação negativa com PROC e HBAC; PROC teve uma correlação positiva com HBAC e LFNANO; O PICOE teve uma correlação positiva com o NANE.

Figura 14 - Correlação de Pearson (R) entre densidades celulares (células.L⁻¹) com as variáveis ambientais - a) sem a estação de controle; b) entre os cinco grupos de plâncton identificados neste estudo.



Legenda: PROC (*Prochlorococcus*), SYN (*Synechococcus*), PICOE (picoeucariotos), NANE (nanoeucariotos), LFNA (nanoeucariotos de baixa fluorescência), HBAC (bactérias heterotróficas), Sal - Salinidade, T (°C) - temperatura, Flu - fluorescência, NO₂ - nitrito, NO₃ - nitrato, PO₄ - fosfato, SiO₄ - silicato e DO - oxigênio dissolvido.

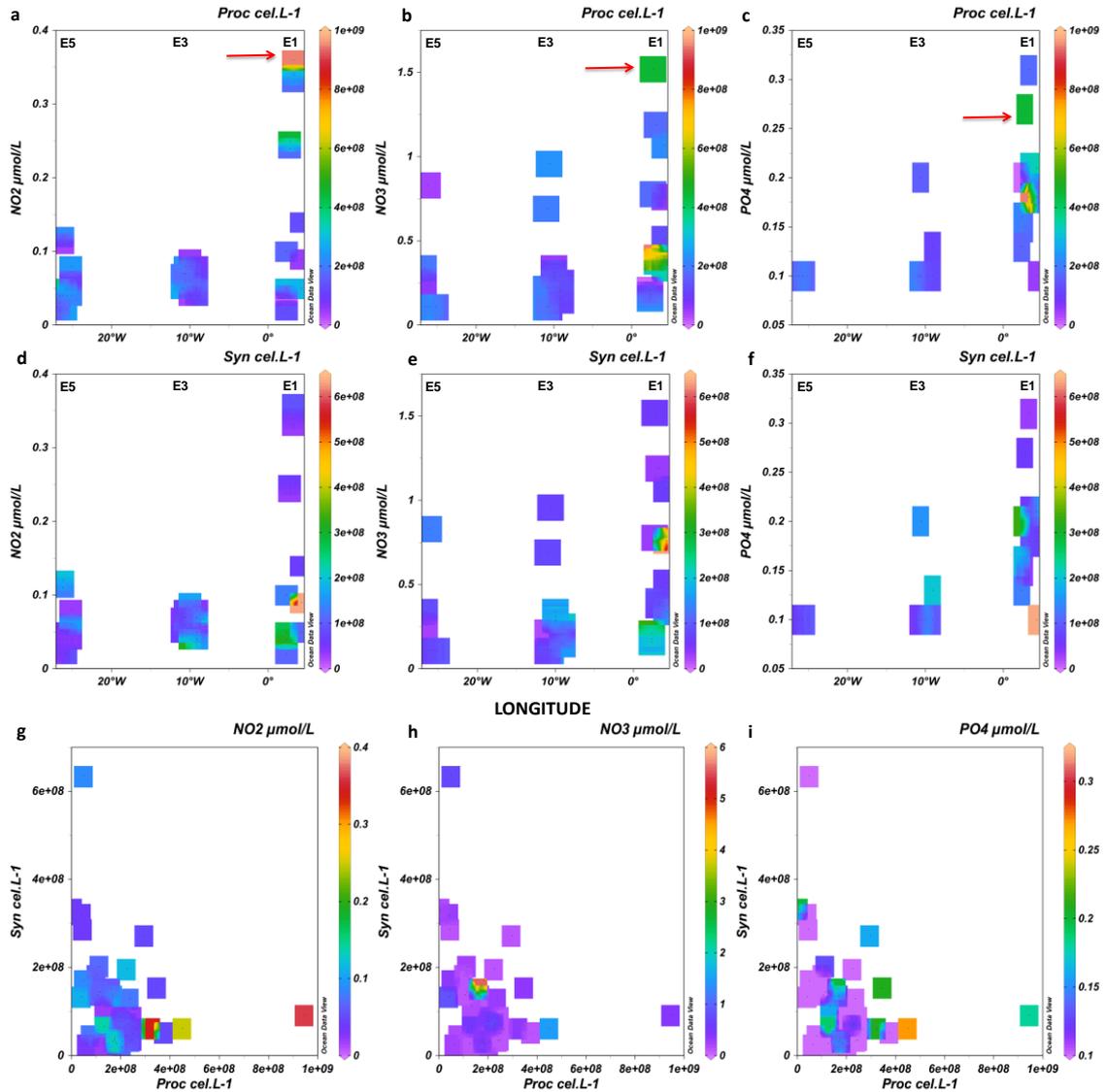
Nota: Todos os casos com pontos vermelhos ou azuis correspondem a um valor significativo de correlação de Pearson ($p < 0,05$).

Fonte: O autor, 2020.

As concentrações relativamente maiores de nitrito, fosfato e nitrato estão relacionadas às maiores densidades de PROC, o que não ocorre para SYN, demonstrando que PROC está mais relacionado à presença de nutrientes que SYN, nas observações aqui realizadas (Figura 15 - a, b, c, d, e, f); também é possível observar que o vórtice mais jovem E1 apresentou as concentrações relativamente maiores de nutrientes e consequentemente as maiores densidades de SYN e PROC. No diagrama de dispersão da densidade celular (células.L⁻¹) de PROC e SYN (Figura - 15 g, h, i) em relação à concentração de nutrientes é possível observar que as maiores densidades de PROC ocorrem nas menores densidades de SYN e vice versa, e novamente os nutrientes estão correlacionados principalmente à densidade de PROC.

HBACT foi o grupo com maior biomassa, com média de $0,08 \times 10^8$ pg C.L⁻¹, seguido de SYN com média de $2,34 \times 10^7$ pg C.L⁻¹ e máximo de $1,27 \times 10^8$ pg C.L⁻¹ no controle E1 DCM; PROC teve média de $9,72 \times 10^6$ pg C.L⁻¹ e máximo de $4,64 \times 10^7$ pg C.L⁻¹ na borda E1 DCM e o PICOEUK teve média de $5,85 \times 10^6$ pg C.L⁻¹ e máximo de $3,12 \times 10^7$ pg C.L⁻¹ na borda DCM em E3 (Figura 16), os valores máximos de biomassa foram encontrados no centro dos vórtices e, em todos eles, os maiores valores foram observados no DCM.

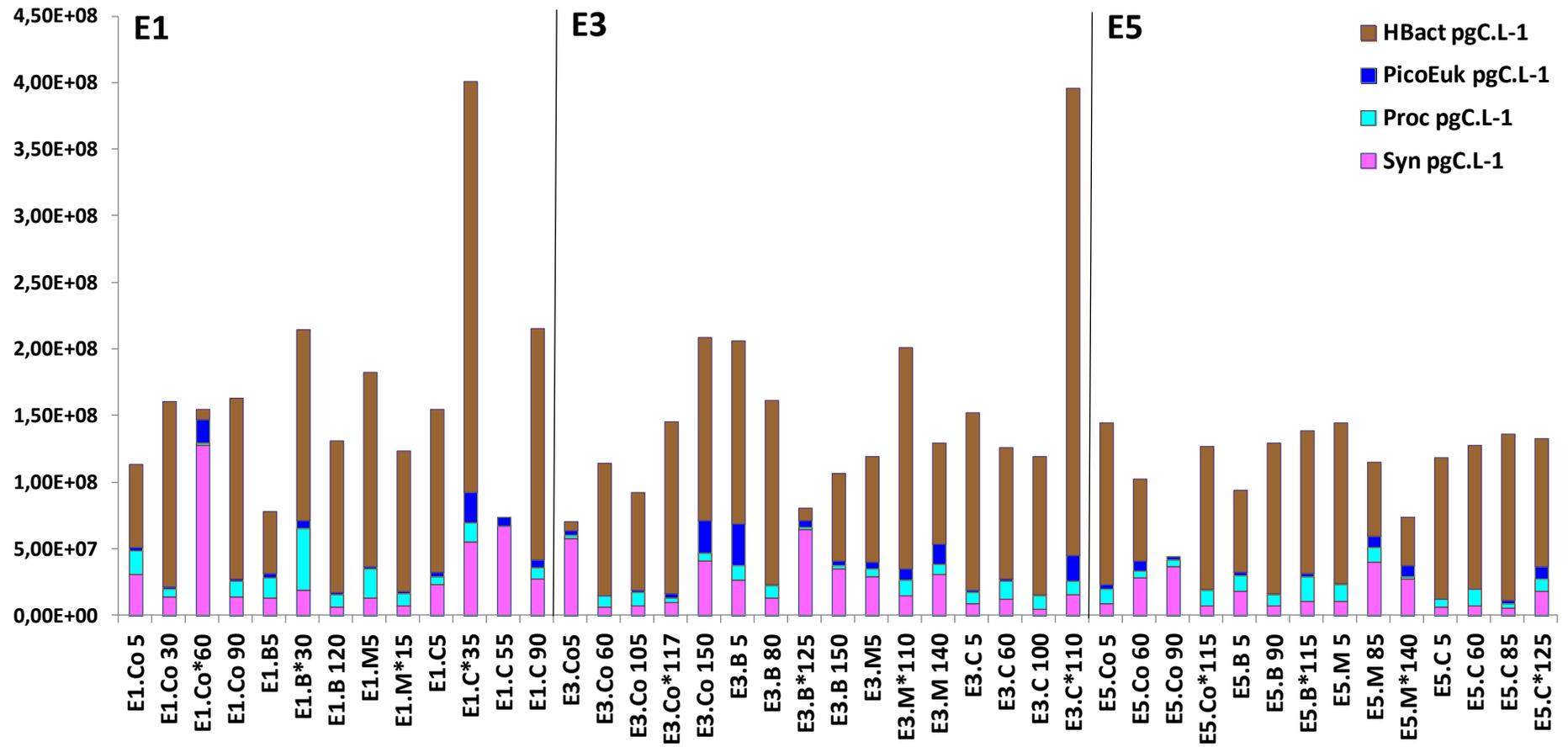
Figura 15 - Comparação da densidade celular (células.L⁻¹) de PROC (a, b, c), SYN (d, e, f) em relação aos nutrientes: nitrito, nitrato, fosfato (μmol.L⁻¹) longitudinalmente (E-W). Diagrama de dispersão da densidade celular (células.L⁻¹) de PROC e SYN (g, h, i) em relação à concentração de nutrientes.



Nota: (Limites de detecção para análises de nutrientes: nitrito 0,02 μmol.L⁻¹, nitrato 0,11 μmol.L⁻¹, fosfato 0,10 μmol.L⁻¹ e silicato 0,50 μmol.L⁻¹).

Fonte: O autor, 2020.

Figura 16 - Biomassa (pg C.L⁻¹) de PROC, SYN, PICOEUK e HBACT nos vórtices (1, 3 e 5), em diferentes profundidades.



Nota: (profundidade: numeração ao lado da estação. O DCM está assinalado por *).

Fonte: O autor, 2020.

4.4 Discussão

4.4.1 Distribuição espacial do picoplâncton nos vórtices observados e sua relação com outras áreas oligotróficas oceânicas

O vórtice mais jovem (E1) apresentou as menores temperaturas e salinidades; maior fluorescência, e maior concentração de nutrientes: nitrito e fosfato, densidades mais altas de PROC na borda da superfície, SYN esteve presente em toda a extensão do vórtice a uma profundidade de 60 m e NANOEUK no centro DCM. E3 apresentou todos as variáveis ambientais e nutrientes em concentrações intermediárias; no entanto, o silicato apresentou as concentrações relativamente maiores e as maiores densidades de HBACT no centro do vórtice DCM e PICOEUK na borda superfície; PROC esteve presente nos pontos centrais e meio e SYN no controle e borda. O vórtice mais velho (E5) apresentou maior temperatura e salinidade e, conseqüentemente, menores concentrações de nutrientes e densidades de picoplâncton; somente no LFNANO, houve maior densidade no controle, PROC esteve presente nos pontos de borda e meio e SYN no controle. Sendo possível observar que as maiores concentrações de PROC ocorreram no meio e centro dos vórtices e SYN na área externa: controle e borda, demonstrando que os vórtices das Agulhas podem favorecer a predominância em densidade de PROC, principalmente no E1 com maiores densidades. No estudo com pigmentos em HPLC de Carvalho *et al.* (2019) *Prochlorococcus* mostrou uma contribuição moderada para as águas superficiais ao redor de E1, mas aumentou em direção ao centro do vórtice, já no vórtices mais antigos (E3 e E5), quase metade da comunidade fitoplanctônica era composta por *Prochlorococcus* (CARVALHO *et al.*, 2019). Já em Villar *et al.* (2015) as amostras foram dominadas pelo fitoplâncton oportunista *Synechococcus*, e por *Prochlorococcus*, compreendendo os dois gêneros de cianobactérias picoplanctônicas dominantes no giro central do Atlântico Sul (VILLAR *et al.*, 2015).

Geralmente, os vórtices anticiclônicos apresentam baixas concentrações de nutrientes devido à subsidência da água. No entanto, essa situação diferente em E1 pode ter sido promovida pela ressurgência induzida pelo vento no transporte de Ekman, como observado por Martin e Richards (2001). Em Villar *et al.* (2015) a coluna d'água superior do vórtice mais jovem mostrou uma alta concentração de nitrito, e os autores sugeriram que, à medida que os

vórtices das Agulhas prosseguem para oeste na Bacia do Cabo, a mistura profunda e vigorosa de suas águas fracamente estratificadas pode ter trazido DIN do fundo e estimulado a proliferação de fitoplâncton.

As comunidades de picoplâncton mudam com o tempo no centro dos vórtices mais velhos que perdem a vorticidade e, conseqüentemente, perdem nutrientes que alteram a comunidade picoplanctônica. Quando analisamos as CCAs, com controle: PROC e SYN estavam relacionados intimamente à temperatura. *Synechococcus* é encontrado em baixas concentrações nos oceanos oligotróficos tropicais (CAMPBELL & VAULOT, 1993), e podem suportar temperaturas de até 12°C; já *Prochlorococcus* no Oceano Atlântico tem distribuição latitudinal limitada pela temperatura da água do mar abaixo de 17°C na parte noroeste, e de 14 a 22°C (entre superfície e 90 m) (OLSON *et al.*, 1990). Em outros estudos as células de *Prochlorococcus* também foram detectadas em temperaturas tão baixas quanto 12,5°C (VELDHUIS & KRAAY, 2000). No presente estudo SYN e PROC estiveram presentes em temperaturas de até 13-22,5°C.

De acordo com Partensky *et al.* (1999), diferenças nas distribuições de *Synechococcus* e *Prochlorococcus* mostram que elas respondem a diferentes graus de interferência biológica (mortalidade, *grazing*, vírus, taxa de crescimento específico, e variabilidade genética) e fatores físico-químicos (temperatura, oxigênio, nutrientes, e outros). A temperatura é o principal fator que controla a abundância de células de cianobactérias (PARTENSKY *et al.*, 1999), como observado em nossas análises estatísticas.

Synechococcus parece ser um organismo euritérmico, uma vez que foi relatado em temperaturas entre 6-8°C (NEUER, 1992) e é abundante mesmo a 2°C (SHAPIRO & HAUGEN, 1988). No entanto, é quase ausente no Ártico em águas polares de baixa salinidade e temperaturas abaixo de -1,5°C (GRADINGER & LENZ, 1989; PARTENSKY *et al.*, 1999). O padrão de distribuição geográfica de baixas temperaturas é desfavorável para *Prochlorococcus*, com sua presença registrada na temperatura superficial mais baixa (~ 10°C) e densidades máximas integradas ocorrendo a ~ 2 – 5°C, em contraste, *Synechococcus*, foi registrada a temperaturas tão baixas quanto 2°C em baixas concentrações (PARTENSKY *et al.*, 1999).

Bactérias heterotróficas, diatomáceas e coccolitoforídeos produzem TEP (exsudação de partículas exopoliméricas transparentes) (CRUZ & NEUER, 2019), e esses autores sugerem que as bactérias heterotróficas aumentam a agregação de *Prochlorococcus* e *Synechococcus* ao influenciar a produção de TEP. As bactérias heterotróficas desempenham um papel

significativo na produção e agregação de TEP em *Prochlorococcus*, também demonstra que *Synechococcus* produz TEP e forma agregados independentes das interações com bactérias heterotróficas (CRUZ & NEUER, 2019). Portanto a dinâmica do picoplâncton nos vórtices não é só influenciada pela vorticidade e turbulência, mas também a interação com consumidores, competidores, bactérias heterotróficas e sua disponibilização de nutrientes na coluna d'água.

Quando não consideramos as estações controle nas análises CCA, PROC, SYN e LFNANO relacionaram se positivamente com fosfato; HBACT foi relacionado à temperatura, salinidade e nitrito. Alguns pesquisadores mencionaram uma correlação entre a ocorrência de bactérias heterotróficas com o aumento da temperatura da água do mar (HAGSTROM & LARSSON, 1984; EDWARDS & MEYER, 1986; SCAVIA & LAIRD 1987).

Na PERMANOVA foi possível observar que E3 e E5 diferem significativamente, provavelmente por E5 ter apresentado as menores densidades e biomassas picoplanctônicas em quase todos os grupos de células avaliadas, por ser um vórtice mais antigo, ter perdido parte da sua força com o passar do tempo e estar mais similar com as águas do Oceano Atlântico Sul oligotrófico.

Alguns autores afirmam que *Synechococcus* são organismos mais abundantes em áreas mesotróficas; em contraste, *Prochlorococcus* é o que mais contribui em biomassa em áreas oligotróficas (OLSON *et al.*, 1990; CAMPBELL *et al.*, 1994). Entretanto, a literatura atual mostra que *Synechococcus* é frequentemente dominante em oceanos estratificados empobrecidos em nutrientes, como nas regiões tropicais (MITBAVKAR *et al.*, 2009), e apesar de *Prochlorococcus* ser abundante nas águas oceânicas oligotróficas, esse gênero também é observado em áreas costeiras (VELDHUIS *et al.*, 1990; AUGUSTI, 2004). Quanto à distribuição vertical, *Synechococcus* não se desenvolve abaixo da zona eufótica, em contraste com *Prochlorococcus*, que pode ser encontrado em 150 m de profundidade ou mais; isto indica que *Synechococcus* é limitado por baixa irradiância (PARTENSKY *et al.*, 1999). A distribuição vertical de *Synechococcus* é limitada pela profundidade da nitraclina; enquanto a densidade de *Prochlorococcus* aumenta com a profundidade da nitraclina (CAMPBELL & VAULOT, 1993). Nossos resultados mostram que a distribuição vertical de PROC esteve associada ao centro do vórtice, e as maiores concentrações de nutrientes, enquanto SYN foi geralmente mais abundante nas amostras acima do DCM (OLSON *et al.*, 1990; VELDHUIS *et al.*, 1990; CAMPBELL & VAULOT, 1993; CAMPBELL *et al.*, 1994; PARTENSKY *et al.*, 1999; AUGUSTI, 2004; MITBAVKAR *et al.*, 2009).

As densidades máximas de PROC e SYN nos vórtices das Agulhas observadas no presente estudo, são comparáveis com diferentes regiões do mundo (LI *et al.*, 1983; GRADINGER *et al.*, 1992; PARTENSKY *et al.*, 1996; MARIE *et al.*, 1997; CHARPY & BLANCHOT, 1998; PARTENSKY *et al.*, 1999; AUGUSTI, 2004), sendo o valor máximo de PROC encontrado nesse estudo no E1 borda DCM, vórtice mais novo, com maior vorticidade e justamente na maior concentração de nitrito (Tabela 4). Em relação ao valor máximo de SYN (encontrado no E1 controle DCM – ligado a uma concentração mais elevada de nitrato) foi menor que o encontrado por Li *et al.* (1983) para o Oceano Pacífico Leste no Domo da Costa Rica, sendo assim um valor bem alto. Segundo Augusti (2004) que avaliou a densidade de PROC e SYN no oceano Atlântico em um transecto que se estendia do Norte até o Sul, a abundância de *Synechococcus* variou muito ao longo do oceano, sendo menor nas águas do Atlântico Sul e maior nas águas do Atlântico Norte, principalmente na área influenciada pela ressurgência equatorial; já *Prochlorococcus* também foi mais abundante no Atlântico Norte, embora a variabilidade tenha sido menor do que a observada para *Synechococcus*, indicando uma resposta importante ao aumento do suprimento de nutrientes inorgânicos.

Quando comparamos os nossos dados com a bibliografia global, tanto para PROC, quanto para SYN, os vórtices da Corrente das Agulhas favorecem o desenvolvimento dessas cianobactérias (Tabela 4), como apontado por Longhurst, (2007), para condições oligotróficas tropicais no Oceano Índico, e que se aplicam para os vórtices das Agulhas, uma vez que foram os organismos fitoplanctônicos mais abundantes dos vórtices, devido ao tamanho celular pequeno e a alta razão superfície:volume, esses organismos são favorecidos pois aproveitam mais rapidamente e melhor os nutrientes disponíveis, o que foi observado notadamente no E1, vórtice mais jovem, com maior vorticidade, turbulência e entrada de nutrientes.

Tabela 4 - Comparação de densidade máxima encontrada de PROC e SYN (células.L⁻¹) em diferentes regiões do mundo através de revisão bibliográfica.

Região	PROC células.L ⁻¹	SYN células.L ⁻¹	Referência
Costa da Arábia		3,7 x 10 ⁸	GRADINGER <i>et al.</i> , 1992
Oceano Atlântico - oligotrófico	2,0 x 10 ⁸		MARIE <i>et al.</i> , 1997
Oceano Atlântico Norte	1,0 x 10 ⁸	5,0 x 10 ⁶	AUGUSTI, 2004
Oceano Atlântico Sul	1,1 x 10 ⁸	1,0 x 10 ⁶	AUGUSTI, 2004
Oceano Índico - giros subtropicais	2,5 x 10 ⁸	3,4 x 10 ⁷	PARTENSKY <i>et al.</i> , 1999
Oceano Pacífico - Atol de Haraiki		3,7 x 10 ⁸	CHARPY & BLANCHOT, 1998
Oceano Pacífico - Atol de Hiti	2,8 x 10 ⁸		CHARPY & BLANCHOT, 1998
Oceano Pacífico equatorial	4,4 x 10 ⁸		BLANCHOT <i>et al.</i> , 1992
Oceano Pacífico- giros subtropicais		4,0 x 10 ⁷	PARTENSKY <i>et al.</i> , 1999
Pacífico Leste Domo da Costa Rica		1,5 x 10 ⁹	LI <i>et al.</i> , 1983
Ressurgência Costa da Mauritània		4,0 x 10 ⁸	PARTENSKY <i>et al.</i> , 1996
Vórtices das Correntes das Agulhas	9,4 x 10⁸	6,3 x 10⁸	Este estudo

Fonte: O autor, 2020.

4.4.2 Picoplâncton em relação às variáveis ambientais - Fatores controladores

Com as correlações de Pearson e as comparações entre a densidade de PROC e SYN com os nutrientes, nossos resultados mostraram que PROC teve uma correlação positiva significativa com o nitrito e fosfato.

Prochlorococcus está, em geral, localizado acima da nitraclina (PARTENSKY *et al.*, 1999). Além disso, altas densidades integradas desse organismo foram relatadas em diferentes concentrações de nitrato, sugerindo uma indiferença relativa às formas inorgânicas de nitrogênio (PARTENSKY *et al.*, 1999).

Moore *et al.* (2002) observaram correlação positiva entre *Prochlorococcus* e nitrito, nitrato e fosfato, no entanto, este relação pode não ser causal, uma vez que a nutriclina é geralmente observada na base da zona eufótica, e essas cianobactérias são conhecidas por utilizarem o nitrito, uma vez que nenhum dos clados conhecidos pode utilizar nitrato, devido à ausência de genes de nitrato redutase (KETTLER *et al.*, 2007).

PICOEUK teve uma correlação negativa significativa com a salinidade; no trabalho de Mitbavkar *et al.* (2009), a abundância de picoeucariotos não mostrou qualquer relação significativa com a temperatura e salinidade. Portanto nosso estudo demonstra que as maiores salinidades reduzem a densidade de PICOEUK e uma vez que as maiores salinidades estão ligadas ao vórtice mais velho, demonstra que E5 reduz as densidades de picoeucariotos com a redução dos nutrientes e perda de turbulência ligada a vorticidade.

SYN apresentou correlação positiva com NANOEUUK, PICOEUK e LFNANO, e negativa com PROC; e segundo Campbell & Vaultot (1993) há uma relação inversa entre as concentrações de *Synechococcus* e *Prochlorococcus*, demonstrando uma possível competição.

PROC apresentou correlação positiva com HBACT e LFNANO, o que pode sugerir que a produção de compostos nitrogenados pela nitrificação de bactérias heterotróficas aumenta a densidade do PROC e que o LFNANO está aproveitando esse aumento consumindo essas pequenas cianobactérias.

Hamdi *et al.* (2015) reportam a correlação de fósforo total, temperatura e salinidade com NANOEUUK, LFNANO, PICOEUK, *Prochlorococcus* e *Synechococcus* no mar Mediterrâneo. Assim como observado nos vórtices oceânicos analisados no presente estudo, alguns autores também reportam que *Prochlorococcus* se correlaciona aos fatores abióticos como fosfato, nitrito e abundância de bactérias heterotróficas (FERRIER-PAGES & RASSOULZADEGAN, 1994). Além do que picoflagelados autotróficos foram associados à abundância de ciliados, flagelados heterotróficos e fosfato (FERRIER-PAGES & RASSOULZADEGAN, 1994).

SYN não apresentou correlação significativa com nenhum nutriente. Mitbavkar *et al.* (2009) sugerem que *Synechococcus* não se correlaciona significativamente com os nutrientes, porque sob privação de nitrogênio, *Synechococcus* degrada o pigmento-proteína ficoeritrina como fonte interna desse nutriente. *Synechococcus* pode crescer em áreas altamente oligotróficas em densidades maiores que *Prochlorococcus* (LIU *et al.*, 1995). Entretanto, de acordo com Blanchot *et al.* (1992) há relação positiva entre as concentrações de nitrogênio e *Synechococcus*, o que pode estar relacionado a outros fatores e a fisiologia destes organismos. Como os vórtices são feições que aumentam a turbulência e o entranhamento de nutrientes, pode ter favorecido o desenvolvimento de maiores biomassas de SYN, principalmente no E1.

A principal distinção entre ecotipos em *Prochlorococcus* refere-se a adaptações à luz baixa e alta (luz baixa LL e luz alta - HL) evidenciadas por citometria de fluxo no sinal de

fluorescência vermelho (Chl) (CAMPBELL & VAULOT, 1993), confirmado por um exame físico, triagem de células e crescimento de cada subpopulação (MOORE *et al.*, 1998) e apoiada no nível genético, agrupando HL em 16s rRNA ou 16s 23s rDNA em oposição aos arranjos variáveis de linhagens de LL (WEST & SCANLAN, 1999). A diferenciação-fisiológica em dois clados de HL e 4 clados de LL lhes permite ocupar uma vasta gama do espectro de luminosidade e a disponibilidade de nutrientes em latitudes baixas e médias (PARTENSKY *et al.*, 1999; KETTLER *et al.*, 2007).

A biogeografia da diversidade genética de *Synechococcus* é menos clara. A noção atual é que vários ecotipos (I, IV e talvez vários outros) são abundantes em águas mais frias e ricas em nutrientes. Da mesma forma, vários ecotipos (classes II, III, V, VI e VII) são frequentes, mas variáveis em águas tropicais e subtropicais (KENT *et al.*, 2019).

Kent *et al.*, (2019) sugerem que, como *Prochlorococcus* e *Synechococcus* co-ocorrem em regiões com condições específicas de estresse ambiental, isso leva a uma diversificação evolutiva paralela e biogeografia em escalas filogenéticas.

O papel limitante dos nutrientes está de acordo com a presença de ecotipos de *Prochlorococcus* e *Synechococcus* que são adaptados a diferentes concentrações de nutrientes e, portanto, permitem que cada linhagem se desenvolva em uma ampla faixa de concentrações (PARTENSKY *et al.*, 1999). Enquanto a maioria das cepas de *Synechococcus* são capazes de assimilar nitrato, nitrito e amônio, apenas os *Prochlorococcus* LLI e LLIV e algumas populações de clados HL, são capazes de assimilar nitrito (VILLAR *et al.*, 2015). Nos vórtices das Agulhas a capacidade de assimilar nitrito neste ecotipo reflete a disponibilidade do nutriente no ambiente, indicando que a perturbação do ciclo do nitrogênio que ocorre no vórtice jovem exerce pressão seletiva em toda a comunidade planctônica (VILLAR *et al.*, 2015). Uma vez que o valor máximo de PROC estava ligado ao valor máximo de nitrito, e pelas observações realizadas por Villar *et al.* (2015) em vórtices da Corrente das Agulhas, sugerimos que LL (I e IV) e algumas populações de clados HL foram os ecotipos de *Prochlorococcus* que estavam presentes nas amostras de E1, uma vez que estavam intimamente ligadas ao DCM e a concentração de nitrito e por sua capacidade de assimilar esse nutriente em comparação aos outros ecotipos.

No estudo de Villar *et al.* (2015), realizado no mesma área de estudo do presente trabalho, os vários ecotipos de *Prochlorococcus* e *Synechococcus* foram identificados com base em sua diversidade genética e fisiologia, os clados dominantes na camada de mistura do Oceano Índico foram *Prochlorococcus* HL II e *Synechococcus* clado II, sendo que ambos os clados

desapareceram quase completamente (correspondem a menos de 5%) nas águas frias dos vórtices jovens. A água do vórtice mais jovem, no estudo de Villar *et al.* (2015), foi caracterizada por uma grande proporção de *Prochlorococcus* HLI e LLI e *Synechococcus* clado IV, dois clados típicos de águas temperadas, segundo estes autores.

Em relação ao comportamento do picoplâncton na coluna d'água dos vórtices, PROC esteve mais presente nas estações de borda e meio. Preferencialmente em duas profundidades, em torno de 30 m e entre 100 e 120 m. A existência de ecotipos de PROC poderia explicar isso. A frequente bimodalidade (presença em duas profundidades) do sinal na base da zona eufótica sugere a coocorrência de dois ecotipos de *Prochlorococcus*. Veldhuis & Kraay (2000) sugeriram que, em maior profundidade em um oceano oligotrófico, as densidades celulares das cianobactérias diminuem rapidamente, levando à baixa abundância de células no DCM. SYN é mais abundante no exterior dos vórtices (controle) e nas bordas, a profundidades variando entre 50 e 100 m. HBACT apresentou densidades mais altas no centro dos vórtices e em profundidades variadas. Em comparação, o PICOEUK apresentou densidades mais altas no centro e controle em diferentes profundidades, tanto para o NANOEUK quanto para o LFNANO, ambos variaram em profundidade, no entanto, o primeiro foi mais frequente no centro dos vórtices. Veldhuis & Kraay (2000) sugerem que *Synechococcus* é encontrado em profundidades mais rasas, seguido pelos picoeucariotos, enquanto a biomassa de *Prochlorococcus* diminui mais lentamente com a profundidade, o que corrobora parcialmente com os resultados observados neste estudo. *Synechococcus* mostra uma maior resistência à alta irradiância e uma menor capacidade de sobreviver à irradiância baixa do que *Prochlorococcus*. A abundância máxima de *Prochlorococcus* está frequentemente localizada em águas mais profundas do que a de *Synechococcus*, onde a abundância de *Synechococcus* é fortemente reduzida (AUGUSTI, 2004).

Em relação à densidade, os grupos com os valores mais altos foram: HBACT, PROC e SYN, respectivamente. Ao comparar a biomassa, houve uma inversão, pois SYN teve maior biomassa média do picofitoplâncton, estando em ordem: HBACT, SYN e PROC, mas é possível observar que sempre que PROC apresentava um alto valor de densidade ou biomassa, o valor de SYN era menor, demonstrando uma possível competição por nutrientes e carbono entre esses organismos, como sugerido na literatura (CAMPBELL & VAULOT, 1993).

4.4.3 Alça microbiana

Neste estudo as bactérias heterotróficas representam em média 72% da biomassa total do picoplâncton e um valor máximo de 92%; seguido de SYN com média de 17% e máximo de 82,5%; PROC média 7,3% e máximo de 21,6% e PICOEUK média 3,8% e máximo de 15,2%. Foi possível observar que o centro dos vórtices é o local com maior mistura e possível entranhamento dos nutrientes apresentando maiores densidades e biomassas nos grupos de picoplâncton.

Buitenhuis *et al.* (2012) estimou que em latitudes tropicais a biomassa global do picofitoplâncton de 0,74 pg C é constituída por 17% *Prochlorococcus*, 15% *Synechococcus*, e 69% picoeucariotos. Em latitudes de 10° é de 0,53 pg C (39% de *Prochlorococcus*, 12% de *Synechococcus*, 49% de picoeucariotos). No entanto quando analisamos bactérias heterotróficas, HBACT demonstra ter as maiores biomassas principalmente no centro dos vórtices o que demonstra serem organismos importantes em regiões de vórtices oceânicos e que favorecem a degradação da matéria orgânica, podendo ser responsável pela anomalia do nitrito encontrada por Villar *et al.* (2015).

A alça microbiana assume grande importância na transferência de carbono, onde as bactérias são responsáveis pela entrada de carbono na teia alimentar. No entanto, as relações tróficas relacionadas à alça microbiana ocorrem entre organismos menores que 100 µm. A ciclagem de nutrientes é afetada principalmente nessa interação, sendo acelerada devido aos mecanismos de predação e excreção de nutrientes orgânicos e inorgânicos (VELDHUIS & KRAAY, 2000). O conceito de alça microbiana foi desenvolvido inicialmente para ambientes marinhos onde a predação do bacterioplâncton é predominantemente realizada por microorganismos (AZAM *et al.*, 1983).

O carbono incorporado pelas bactérias seria totalmente absorvido pelo protozooplâncton (ciliados e flagelados). O papel da alça microbiana estaria predominantemente associado à ciclagem de nutrientes. No segundo caso, o carbono incorporado pela bactéria alcançando níveis tróficos mais altos (metazooplâncton e demais metazoários). Então, o papel na transferência de carbono no ecossistema aquático pela via microbiana assumiria maior importância (VELDHUIS & KRAAY, 2000). Embora não tenham sido apresentados nessa tese, estiveram presentes nas amostras os tintinídeos (*Tintinnopsis* sp. e *T. rotundata*) no meio e centro de E3 e o ciliado mixotrófico *Mesodinium rubrum* no centro de E5. No presente estudo, os flagelados dominaram em frequência a fração nanoplânctônica

entre 5 e 20 μm , no vórtice mais jovem E1, mas E5 teve a maior abundância de flagelados (Capítulo 2 deste trabalho), entretanto, a densidade de ciliados foi baixa nessa fração de tamanho, provavelmente devido à metodologia de coleta empregada.

As bactérias heterotróficas constituem uma parte essencial na teia alimentar pelágica ao remineralizar o carbono orgânico dissolvido e converter a matéria dissolvida em biomassa particulada disponível para níveis tróficos mais altos através da alça microbiana (MITBAVKAR *et al.*, 2009). As altas densidades observadas e biomassa em carbono desses organismos no ecossistema oligotrófico dos vórtices da Corrente das Agulhas, assim como a importância dos flagelados no presente estudo, reforçam a importância da alça microbiana para a manutenção da ciclagem de matéria (carbono) e fluxo de energia na camada de mistura desse sistema.

4.5 Conclusão

O picoplâncton em escala mesoceânica como vórtices da Corrente das Agulhas é fortemente influenciado por fatores ambientais, tais como temperatura, salinidade, e profundidade, uma vez que estas variáveis estão relacionados com a disponibilidade de nutrientes e a penetração da luz na coluna d'água. A vorticidade gera distúrbios nesse ambiente oligotrófico estratificado, e essa mistura na base da zona eufótica associada ao entranhamento de nutrientes e o bombeamento de Ekman, causa o aumento de nutrientes nos vórtices.

Os nutrientes, principalmente nitrito, mostraram-se importantes na densidade e biomassa de *Prochlorococcus*, o menor organismo fitoplanctônico observado. Embora a análise molecular não tenha sido possível, por observações realizadas nestas feições por outros autores (Villar *et al.*, 2015), sugerimos dois ecotipos de *Prochlorococcus* na coluna d'água, pela distribuição vertical respondendo às menores irradiâncias na zona eufótica e a concentração de nitrito.

Embora *Prochlorococcus* tenha representado a maior densidade dentre os organismos fitoplanctônicos, não foi o grupo com maior biomassa, sendo de *Synechococcus*. Esses dois gêneros provavelmente competem por nutrientes no ambiente dos vórtices, com correlação negativa entre suas densidades.

Picoeucariotos, embora com menor densidade, apresentaram biomassa relativamente alta ($5,85 \times 10^6$ pg C.L⁻¹), entretanto, as bactérias heterotróficas foram o grupo com a maior densidade e biomassa em quase todas as estações e profundidades, corroborando o importante papel na remineralização da matéria orgânica e no processo de disponibilização de nutrientes para a produção primária.

Embora não houvesse diferença significativa entre as profundidades e o controle, a maior densidade e biomassa de bactérias heterótrofas ocorreram no centro dos vórtices e no DCM. A diferença entre o vórtice mais antigo e o intermediário deve ter ocorrido porque o mais antigo perdeu vorticidade ao longo do trajeto, e foi o mais semelhante quando comparado ao controle e portanto ao Oceano Atlântico Sul oligotrófico, no entanto, possuía altas densidades e biomassa do picoplâncton. Portanto o centro dos vórtices demonstrou ser um ambiente que favorece a predominância de bactérias heterotróficas, importantes para a alça microbiana no ambiente oligotrófico.

Em relação às hipóteses levantadas: i. a abundância de picoplâncton dentro dos vórtices das Agulhas aumenta com a consequente mistura e entranhamento de nutrientes? A resposta é sim, a abundância e a biomassa picoplânctônica é influenciada pelos vórtices principalmente nas porções centrais e nos vórtices mais jovens E1 e E3; ii. Os vórtices de Agulhas favorecem a abundância de *Prochlorococcus* e *Synechococcus*? A resposta é sim, favorecem principalmente quando falamos de *Prochlorococcus* que esteve presente no centro dos vórtices e isso pode estar associado não somente as características físicas, físico-químicas e químicas do vórtices, mas também com a interação biológica com outras espécies, como bactérias heterotróficas e a competição com *Synechococcus*, que embora tivesse menor densidade, por seu tamanho maior teve maior biomassa que *Prochlorococcus*.

5 CAPÍTULO 2: DISTRIBUIÇÃO DA COMUNIDADE NANOPLANCTÔNICA NOS VÓRTICES DE DISTINTAS IDADES/VORTICIDADES

5.1 Introdução

O oceano Atlântico Sul apesar de pertencer a um dos maiores biomas da Terra, o bioma de Ventos Alísios (LONGHURST, 2007), ainda é pouco conhecido, sobretudo quanto à distribuição e ecologia das comunidades microbianas (BUITENHUIS *et al.*, 2012; GÉRIKAS-RIBEIRO, 2016). Quanto aos protistas nanoplanctônicos, os estudos nesse bioma ainda são incipientes (DE VARGAS *et al.*, 2015; GÉRIKAS-RIBEIRO, 2016), apesar de sua importância ecológica nos ambientes oceânicos oligotróficos, como componentes estruturais da alça microbiana (AZAM *et al.*, 1983), transferindo a energia da matéria orgânica dissolvida através da bacterivoria até o metazooplâncton e níveis tróficos superiores (PAFFENHOFER *et al.*, 2003).

Nesse contexto, o presente estudo avaliou a distribuição, densidade e biomassa do nanoplâncton em três vórtices da Corrente das Agulhas. As características específicas dos vórtices das Agulhas afetam a distribuição das comunidades inter-oceânicas planctônicas, sendo considerado um gargalo para a dispersão desses organismos (VILLAR *et al.*, 2015). A importância desses vórtices de mesoescala inclui sua influência na dinâmica da circulação de revolvimento, na caracterização do clima (interação oceano-atmosfera) e ciclos biogeoquímicos.

A abundância relativa do nanoplâncton em águas oceânicas quentes é relatada na literatura como baixa (VERITY *et al.*, 1992 e CALBET *et al.*, 2001 no Pacífico Equatorial; PAFFENHOFER *et al.*, 2003, no Atlântico Tropical), entretanto, nessas regiões há o predomínio de espécies de copépodos pequenos (menores que 1 mm), tanto em densidade quanto em biomassa (ROMAN *et al.*, 1995; WEBBER & ROFF, 1995), que se alimentam de organismos nanoplanctônicos (2 μm e 20 μm), e apesar da baixa densidade, quando comparados ao picoplâncton, a biomassa nanoplanctônica é capaz de sustentar o metabolismo basal dessas espécies (PAFFENHOFER *et al.*, 2003). Além da importância no fluxo de energia através dos níveis tróficos, na zona eufótica dos oceanos oligotróficos, um dos fatores mais importantes para os produtores primários é a disponibilidade de nutrientes e os protistas nanoplanctônicos

são provavelmente o principal grupo de organismos responsáveis pela reciclagem desses nutrientes, excretados pelo metazooplâncton (e.g. FERRIER-PAGES & RASSOULZADEGAN, 1994).

A estrutura de tamanho da comunidade planctônica, assim como a biomassa em carbono de cada fração, é uma característica intrínseca dessas populações. A contribuição da biomassa do nanoplâncton fotoautotrófico, notadamente das menores frações, pode variar entre 50% e 70% do carbono produzido em ambientes costeiros temperados (PEDROTTI *et al.*, 2017). A biomassa desses organismos fitoplanctônicos é um parâmetro fundamental nos modelos de ecossistemas e balanço biogeoquímico do carbono. A variabilidade espacial na produção primária total e produção exportada podem ser quantificadas e previstas apenas se o conteúdo de carbono dos principais organismos planctônicos for conhecido (PARTENSKY *et al.*, 1999).

A variação da densidade, biomassa e diversidade do plâncton estão sob o controle de vários fatores, como sedimentação, predação, temperatura, luz, disponibilidade de nutrientes ou abundância de fitoplâncton (CRISMAN *et al.*, 1984, SOMMER *et al.*, 1986; MITRA *et al.*, 2014). Quando o suprimento de nutrientes inorgânicos limita o desenvolvimento dos organismos fotoautotróficos, a mixotrofia entre o plâncton fotossintético, faz com que a produção primária na base da cadeia alimentar pode ser aprimorada (MITRA *et al.*, 2014). A energia solar é diretamente transferida para microzooplâncton de tamanho relativamente grande (os ciliados mixotróficos), bem como para diatomáceas e fitoflagelados. Stoecker & Lavrentyev (2018) sugerem que as interações mixotróficas têm o potencial de sustentar temporariamente o mesozoplâncton sob condições de baixa biomassa de fitoplâncton. De forma geral, a abundância de nanoflagelados mixotróficos tende a aumentar quando há a disponibilidade de recursos para seu desenvolvimento, incluindo a disponibilidade de luz e as baixas concentrações de nutrientes em latitudes médias e baixas (EDWARDS, 2019). Pelagophyceae e Haptophyceae foram os grupos taxonômicos nanoplanctônicos de maior frequência nos vórtices da Corrente das Agulhas (CARVALHO *et al.*, 2019, mesmo conjunto de dados do presente estudo), a mixotrofia já foi observada e reportada na literatura para esses taxa (HU *et al.*, 2018).

Portanto, considerando os vórtices das Agulhas como ambientes oligotróficos e peculiares, nesse capítulo discutiremos a distribuição da densidade, biomassa e estrutura da comunidade nanoplanctônica em três vórtices de diferentes idades. Nossa hipótese é que há maior densidade e biomassa do nanoplâncton, representado principalmente pela menor fração de organismos (2 a 5 μm - ultraplâncton), no vórtice mais novo, na profundidade de máxima

clorofila (DCM) e que há maior contribuição de dinoflagelados ($> 5 \mu\text{m}$) nos vórtices mais antigos.

5.2 Materiais e métodos

5.2.1 Análise do Nanoplâncton (fração entre 2 e 5 μm) – citometria de fluxo

Alguns autores adotam a classificação das frações de tamanho proposta por Omori & Ikeda (1994) (e.g. PEDROTTI *et al.*, 2017): ultraplâncton ($< 5 \mu\text{m}$); nanoplâncton (5 - 60 μm); microplâncton (60 - 500 μm), mesoplâncton (0,5 -1 mm); macroplâncton (1 - 10 mm); e megaplâncton (>10 mm).de fato, devido à densidade desses organismos, o ultraplâncton pode ser quantificado através de citometria de fluxo com maior facilidade, enquanto o nanoplâncton é avaliado, geralmente, através de técnicas de microscopia (e.g. VILLAR *et al.*, 2015; PEDROTTI *et al.*, 2017).

A análise da diversidade do ultraplâncton ($< 5 \mu\text{m}$) foi realizada por citometria de fluxo (composição, densidade e biomassa), de acordo com a metodologia descrita em Marie *et al.* (1999), as amostras foram filtradas através de um filtro Milipore de porosidade de 5 μm , armazenadas em eppendorfs de 2,5 ml, todas as amostras foram fixadas por 15 min com glutaraldeído a 0,1% (concentração final), rapidamente congeladas em nitrogênio líquido e armazenadas. No laboratório, a análise por citometria de fluxo foi realizada no FACS CALIBUR (Becton Dickinson & Company, EUA), com laser azul (488 nm). Foram coletadas 3 réplicas de cada amostra e analisadas no citômetro 3 vezes cada réplica à temperatura ambiente, homogeneizadas e cada amostra foi suplementada com solução de esferas de trabalho (*Beads* Beckman Coulter Flow Set TM \varnothing 2 and 6 μm). A análise ocorreu após agitar a amostra no *vortex* por 15 s. Cada célula foi caracterizada por 5 parâmetros ópticos gerados pelo feixe de laser de 488 nm: 2 parâmetros de dispersão, dispersão de luz em ângulo direto FSC (relacionada ao tamanho da partícula) e dispersão de luz em ângulo reto SSC (relacionada à estrutura e forma da célula), e 3 parâmetros de fluorescência, fluorescência laranja FL2 (λ 580 \pm 30 nm) relacionada à emissão de ficoeritrina e fluorescência vermelha FL3 (λ 640 nm) relacionada à emissão de clorofila.

As amostras passaram através do citômetro com baixa velocidade ($12 \pm 3 \mu\text{l}\cdot\text{min}^{-1}$) para uma melhor identificação dos grupos. Ao final, foi estabelecido um tempo mínimo de 120 segundos para obter um n significativo para os diferentes grupos. No programa FCS EXPRESS (versão 7.0), foram gerados citogramas e extraídas as densidades das células identificadas, classificadas de acordo com Hamdi *et al.* (2015): NANOEUUK (nanoeucariotos 2 e 5 μm) e LFNANO (nanoeucariotos de baixa fluorescência 2 e 5 μm).

Abundâncias foram convertidas em biomassa para nanoeucariotos, biovolumes médios de $113,10 \mu\text{m}^3$ (Hamdi *et al.*, 2015). Estes valores foram derivados da curva construída usando o coeficiente de tamanho de célula de acordo com Verity *et al.* (1992) equação:

$$C = a \cdot V^{0.8866} \quad (2)$$

Onde C é a biomassa expressa em pg C, V é o biovolume (μm^3) e a é um coeficiente, foi utilizado valor de $a = 0,239$ para os nanoeucariotos, conforme Verity *et al.* (1992) e Hamdi *et al.* (2015).

5.2.2 Análise do Nanoplâncton (fração entre 5 e 20 μm) – Microscopia óptica

Amostras de água do mar (garrafas de $\sim 1,5$ L) foram coletadas para análises de nanoplâncton (5 - 20 μm) e fixadas com lugol a 1%. As densidades celulares (células. L^{-1}) foram determinadas de acordo com Utermöhl (1958). Os organismos (células, colônias e filamentos) foram quantificados em toda a câmara em um microscópio óptico invertido de campo claro e contraste de fase. Diatomáceas e dinoflagelados foram identificados usando bibliografia específica (HASLE & FRYXELL, 1970; TOMAS, 1997; GUIRY & GUIRY, 2020).

O cálculo da densidade nanoplânctônica (células. L^{-1}) foi realizado conforme descrito em Ros (1979). Para a análise morfométrica foram fotografados no mínimo cinco organismos de cada espécie ou grupo em cada faixa de tamanho (câmara acoplada ao microscópio, resolução de 3,0 megapixels) ou, em alguns casos, todos os organismos em uma faixa de tamanho específica. As medidas lineares foram realizadas nas fotografias obtidas, sendo realizadas as escalas das imagens ajustadas em régua milimétrica (ocular e calibradas no software). As principais medidas obtidas para cada organismo foram comprimento, largura,

tamanho da cadeia/colônia/filamentos, comprimento dos apêndices, diâmetro da epiteca, hipoteca, tamanho dos espinhos, etc. A identificação das formas das espécies e o cálculo do biovolume foram baseados no trabalho de Sun & Liu (2003).

Segundo Fonseca *et al.* (2014) o cálculo do biovolume geralmente é feito tomando como base os sólidos geométricos que mais se aproximam, isolam ou combinam, da forma da célula. Trabalhos como os de Edler (1979), Rott (1981), Hillebrand *et al.* (1999) e Sun e Liu (2003) apresentaram fórmulas a serem utilizadas para vários táxons. Algumas obras, por vezes, trazem propostas de novos modelos geométricos para o cálculo do biovolume de espécies em particular (KONOPLYA & SOARES, 2011), destacando a necessidade de aprimoramento constante dos cálculos. Outros ainda sugerem a necessidade de padronização de cálculos devido à influência de fixadores na redução do biovolume de algas (HAWKINS *et al.*, 2005). Para transformar o biovolume em biomassa pgC.L^{-1} , foram usadas as fórmulas de Davies *et al.* (2016).

O esforço necessário para processar amostras de acordo com a técnica de microscopia óptica a torna uma tarefa demorada e especializada, embora essa técnica seja considerada a mais confiável e usada como referência para a avaliação de novas técnicas de estimativa de plâncton e biovolume (ÁLVAREZ *et al.*, 2012).

5.2.3 Relação entre espécies nanoplanctônicas e ambiente

Para determinar quais variáveis ambientais foram correlacionadas com as assembleias nanoplanctônicas, a Análise de Correspondência Canônica (CCA) foi aplicada às matrizes transformadas em log de abundância de espécies, e variáveis ambientais (temperatura, salinidade, nitrito, nitrato, fosfato, silicato e fluorescência). A normalidade foi testada pelo teste de Shapiro – Wilk (Software Paleontological Statistical 3 - PAST, HAMMER *et al.*, 2001).

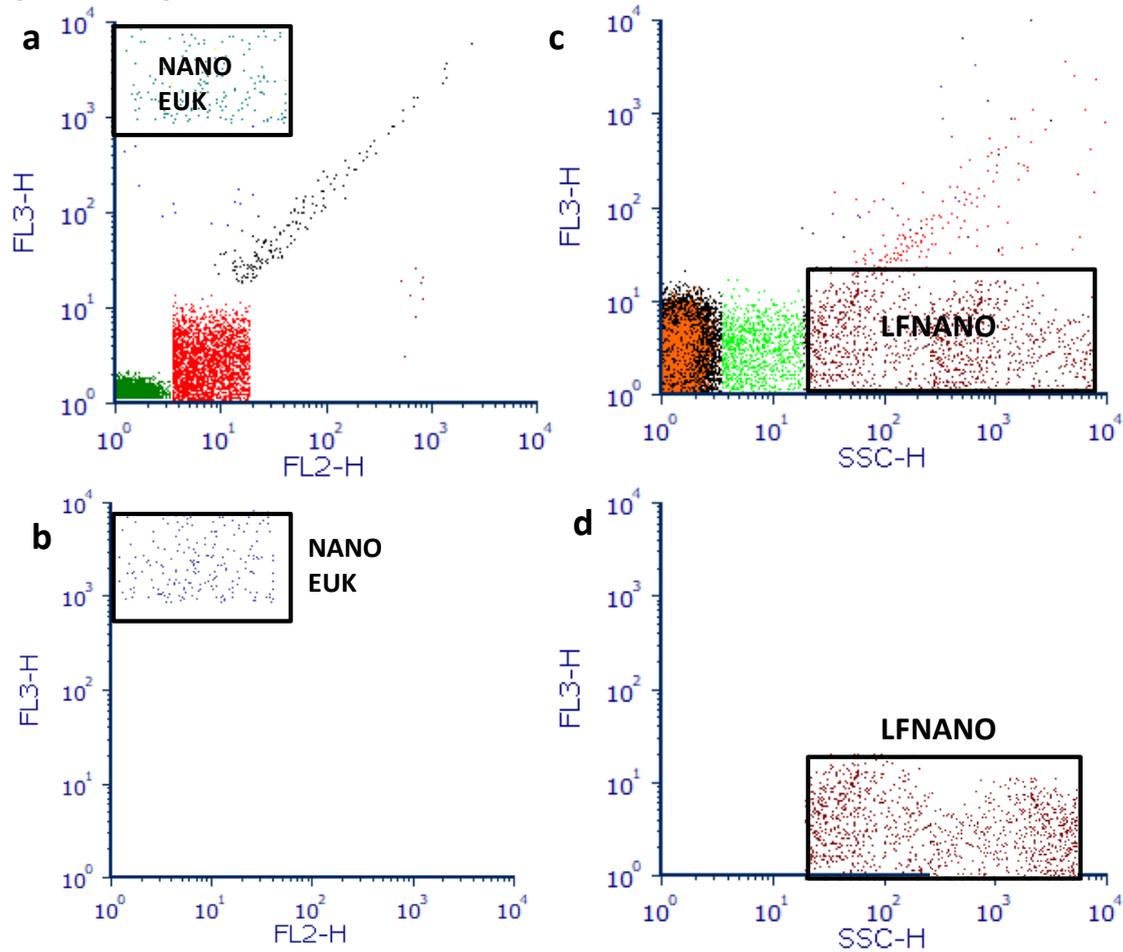
O teste ANOVA de Mann-Whitney em pares foi aplicado às matrizes de dados comparando todos os vórtices, em toda a profundidade entre si. ANOSIM também foi aplicada a matrizes de dados de abundância e variáveis ambientais, comparando os três grupos observados. Todas as análises estatísticas foram realizadas no software PAST 3,22 (HAMMER, HARPER & RYAN, 2001). Os gráficos físico-químicos foram feitos no programa Ocean Data View.

5.3 Resultados

5.3.1 Nanoplâncton (fração entre 2 e 5 µm)

Nos citogramas produzidos com o programa FCS Express estão expressos os grupos identificados com os *clusters* ultraplancctônicos (2 - 5 µm) da citometria de fluxo: NANOEUUK (nanoeucariotos) e um cluster de células desconhecidas definidas como LFNANO (nanoeucariotos de baixa fluorescência) – Figura 17. Eles foram caracterizados por um sinal de tamanho, complexidade das células, sinais de fluorescência vermelho e laranja. A abundância máxima e média foram de $7,52 \times 10^6$ células.L⁻¹ e $9,50 \times 10^5$ células.L⁻¹, respectivamente, para NANOEUUK (coeficiente de variação CV: 153,4%) e para LFNANO apresentaram média de $3,40 \times 10^8$ células.L⁻¹ e máximo $1,39 \times 10^9$ células.L⁻¹ (CV: 81,5%).

Figura 17 - Citograma das análises em citômetro de fluxo. a) FL3XFL2; b) FL3XSSC; c) FL3XFL2; d) FL3XSSC.



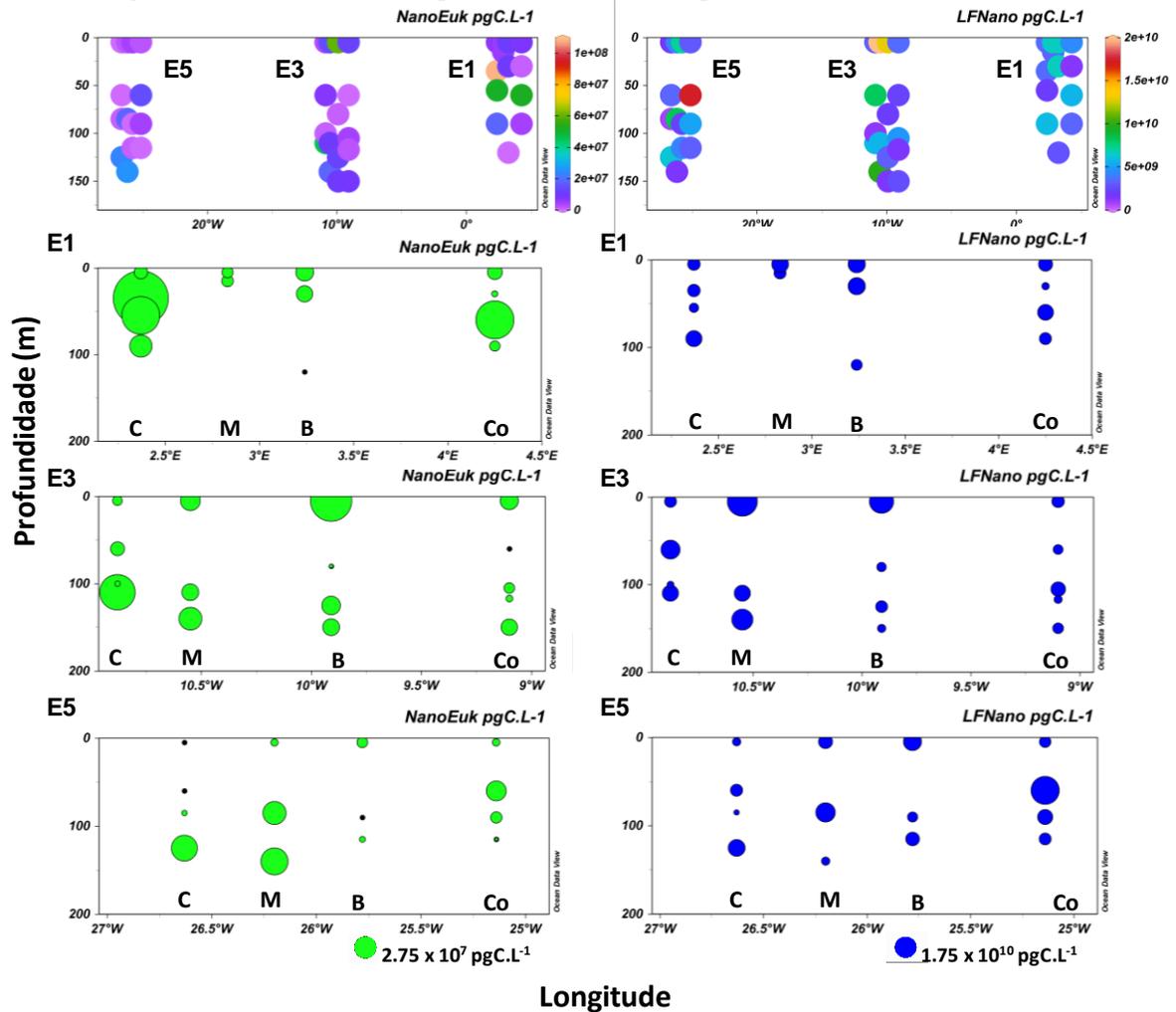
Legenda: NANOEUK (nanoeucariotos) e LFNANO (nanoeucariotos de baixa fluorescência). FSC - dispersão de luz em ângulo direto; SSC - dispersão de luz em ângulo reto; FL2 (λ 580 \pm 30 nm) - fluorescência laranja; FL3 (λ 640 nm) - fluorescência vermelha.

Nota: Programa FCS Express (Versão 7.0).

Fonte: O autor, 2020.

A maior biomassa de NANOEUK foi observada no centro E1 DCM $1,08 \times 10^8$ pgC.L⁻¹, as menores biomassas estavam em E5. No vórtice 3, os valores mais altos foram encontrados na superfície da borda e no DCM centro. Em relação ao LFNANO, as maiores biomassas foram encontradas no E3, meio (superfície) $2,0 \times 10^{10}$ pgC.L⁻¹; borda (superfície) e controle (60 m) de E5, os vórtices 3 e 5 apresentaram biomassas maiores que o E1 (Figura 18).

Figura 18 -Biomassa (pgC.L^{-1}) de NANOEUK (nanoeucariotos - esquerda) e LFNANO (nanoplâncton de baixa fluorescência - direita) em todos os vórtices (painéis superiores), E1, E3 e E5 em diferentes estações longitudinalmente (EW) entre a profundidade: 0-200 m (painéis inferiores) (ODV).



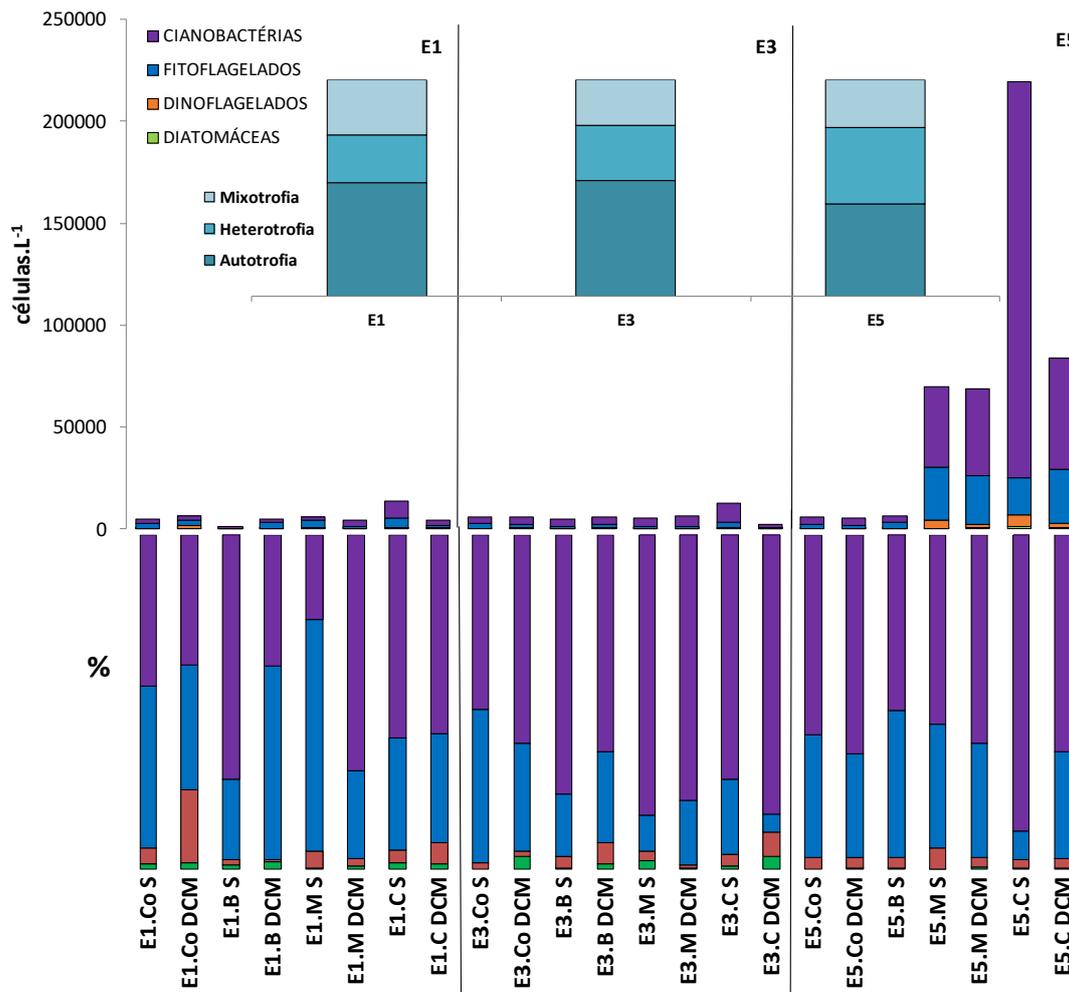
Fonte: O autor, 2020.

5.3.2 Nanoplâncton (fração entre 5 e 20 μm)

A densidade (células.L^{-1}) dos grupos do nanoplâncton (5 - 20 μm) (Figura 19) demonstrou que os fitoflagelados foram dominantes em E1 Co, B e M (S), mas em todas as outras estações as cianobactérias foram dominantes sobre os fitoflagelados e dinoflagelados. Em E5, a densidade celular foi maior que nos outros vórtices, atingindo $2 \times 10^5 \text{ células.L}^{-1}$ de cianobactérias na estação central. As espécies mais abundantes foram a cianobactéria *Anabaena* sp.; o dinoflagelado: *Oxytoxum globosum*; cocolitoforídeos; e a diatomácea: *Thalassiosira* spp. A principal estratégia trófica (Figura 19) foi à autotrofia, devido

ao tamanho e densidade celular das cianobactérias e fitoflagelados, seguida pela heterotrofia e em menor frequência a mixotrofia. Em E1 e E3, observou-se frequência de autotrofia semelhante, enquanto no E5 o percentual de heterotróficos foi de 35%, superior ao dos demais vórtices, reduzindo a frequência dos autotróficos no vórtice mais antigo. A frequência dos mixotróficos foi semelhante em todos os vórtices. No teste ANOVA de Mann-Whitney, comparando os vórtices (E1, E3 e E5) nas profundidades (S e DCM) com densidades e variáveis ambientais, observou-se diferença mínima significativa ($p < 0,05$) entre a borda superfície E1 e o meio superfície E3, entre controle superfície de E3 e o meio superfície de E3 e E5 e entre meio e controle superfície de E3 e E5.

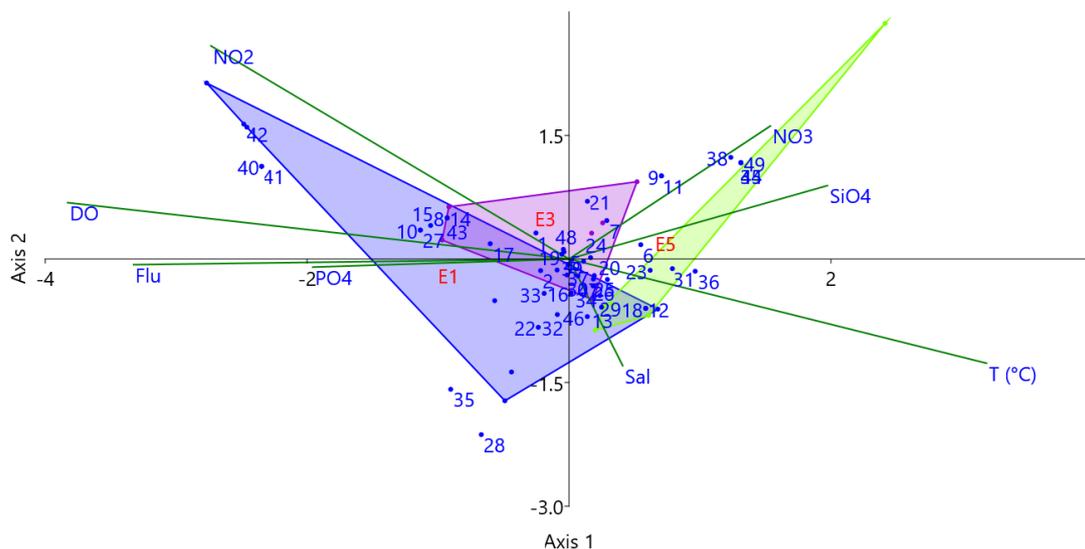
Figura 19 – Densidades do nanoplâncton (células.L⁻¹) (painéis superiores: CIANOBACTERIA, FITOFLAGELADOS, DINOFLAGELADO e DIATOMÁCEAS) em E1, E3 e E5 - nas estações de controle, borda, meio e centro, superfície (S) e DCM e Frequência (%) de autotrofia, mixotrofia e heterotrofia. Frequência (%) de nanoplâncton (painel inferior: CIANOBACTERIA, FITOFLAGELADO, DINOFLAGELADO e DIATOMACEAS).



Fonte: O autor, 2020.

Na análise de correspondência canônica (CCA) (50,56% da explicação ambiental) (Figura 20, Tabela 5), o eixo 1 (27,48%), em sua porção positiva, apresentou como descritores as variáveis nitrato, e as espécies *Pterosperma* sp.; *Mesodinium rubrum* e flagelados não identificados bem como algumas estações dos vórtices E1 e E5, em sua porção negativa o vetor salinidade, algumas estações de E1; o silicoflagelado: *Dictyocha* sp. e o dinoflagelado: *Prorocentrum* sp. O eixo 2 explicou 23,08% com vetores de temperatura, silicato e nitrato em sua porção positiva com as espécies de flagelados não identificados, a clorófito *Pterosperma* sp., ciliado: *Mesodinium rubrum*, silicoflagelado: *Dictyocha fibula* e dinoflagelado: *Protoceratium reticulatum*; já a porção negativa estava relacionada aos vetores nitrito e oxigênio dissolvido, além de flagelados não identificados e dinoflagelados: *Dinophysis* sp. e *Polykrikos* sp. Comparando as variáveis ambientais e a densidade das células, foi possível observar que o eixo 1 foi correlacionado com nutrientes (fosfato e nitrito), oxigênio dissolvido e fluorescência, enquanto o eixo 2 foi correlacionado com temperatura, nitrato e silicato. E3 esteve no meio do plano fatorial. De acordo com o teste ANOSIM, o E5 diferiu significativamente dos demais, E5 e E1 ($p = 0,008$) e E5 e E3 ($p = 0,0148$).

Figura 20 - Análise de correspondência canônica (CCA) do nanoplâncton comparando densidade (células.L⁻¹) dos táxons encontrados (números, ver códigos na Tabela 5) com as variáveis ambientais em todas as estações dos vórtices.



Legenda: Sal - Salinidade, Temp (° C) - temperatura, FLU - fluorescente, NO₂ - nitrito, NO₃ - nitrato, PO₄- fosfato, SiO₄- silicato e DO – oxigênio dissolvido; Convex Hull azul: E1; lilás: E3 e verde: E5.

Fonte: O autor, 2020.

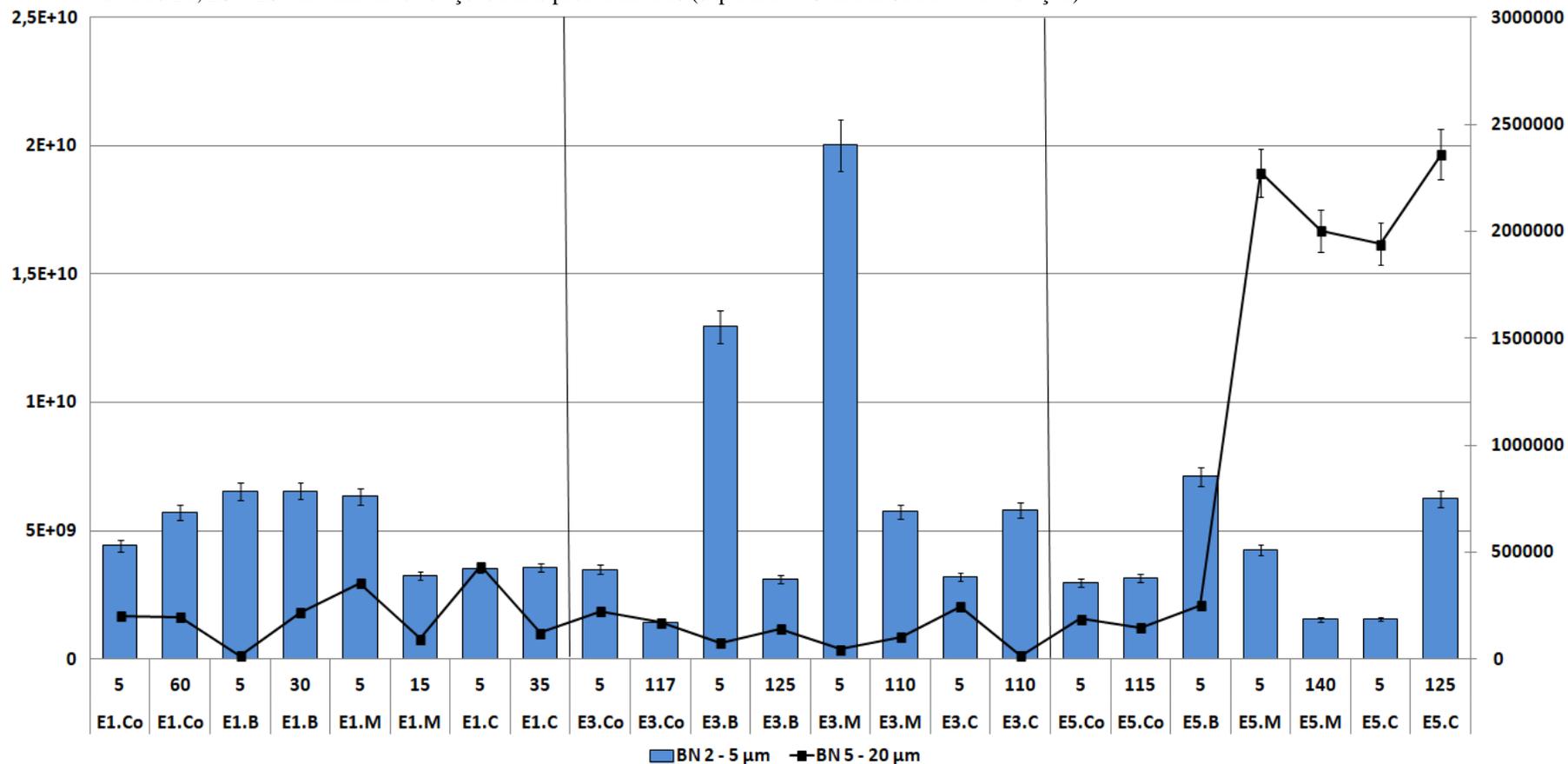
Tabela 5 - As unidades taxonômicas foram numeradas conforme usado na CCA em comparação com as variáveis ambientais (Figura 20).

N°	Táxon	N°	Táxon	N°	Táxon	N°	Táxon
1	Bacillariophyta - Cêntrica NI	13	<i>Cladopyxis hemibrachiata</i>	25	<i>Phalacroma</i> sp.	37	<i>Dictyocha messanensis</i>
2	<i>Thalassiosira</i> sp.	14	<i>Dinophysis</i> sp.	26	<i>Phalacroma rotundatum</i>	38	<i>Pterosperma</i> sp.
3	<i>Triceratium</i> sp.	15	<i>Gymnodinium</i> sp.	27	<i>Polykrikos</i> sp.	39	Fitoflagelado 1
4	Bacillariophyta - Penata NI	16	<i>Gyrodinium</i> sp.	28	<i>Prorocentrum</i> sp.1	40	Fitoflagelado 3
5	Dinoflagelados Tecados NI	17	<i>Gyrodinium spirale</i>	29	<i>Prorocentrum</i> sp.2	41	Fitoflagelado 4
6	Dinoflagelados Atecados NI	18	<i>Heterocapsa</i> sp.	30	<i>Prorocentrum cordatum</i>	42	Fitoflagelado 5
7	Dinoflagelado 1	19	<i>Heterocapsa rotundata</i>	31	<i>Protoceratium reticulatum</i>	43	Fitoflagelado 6
8	Dinoflagelado 3	20	<i>Histioneis</i> sp.	32	<i>Protoperidinium steinii</i>	44	Fitoflagelado 7
9	Dinoflagelado 6	21	<i>Oxytoxum</i> sp.	33	<i>Scrippsiella</i> sp.	45	Fitoflagelado 8
10	<i>Alexandrium</i> sp.	22	<i>Oxytoxum crassum</i>	34	<i>Scrippsiella spinifera</i>	46	Silicoflagelado
11	<i>Alexandrium</i> - Cisto	23	<i>Oxytoxum globosum</i>	35	<i>Dictyocha</i> sp.	47	Cocolitoforídeo
12	Cisto NI	24	<i>Oxytoxum laticeps</i>	36	<i>Dictyocha fibula</i>	48	Cianobactéria (<i>Anabaena</i> sp.)
						49	<i>Mesodinium rubrum</i>

Fonte: O autor, 2020.

Quanto à biomassa, a menor fração do nanoplâncton (ultraplâncton entre 2 e 5 µm) apresentou os maiores valores no centro do vórtice E3 (superfície) e borda (superfície), 2×10^{10} pgC.L⁻¹ e $1,29 \times 10^{10}$ pgC.L⁻¹, respectivamente. Em relação à biomassa de nanoplâncton (5 – 20 µm) os maiores valores encontrados foram no E5 centro (DCM) de $2,36 \times 10^6$ pgC.L⁻¹ e meio (superfície) de $2,27 \times 10^6$ pgC.L⁻¹, considerando separadamente a menor fração (ultraplâncton de 2 a 5 µm) e a maior fração do nanoplâncton (5 – 20 µm) (Figura 21).

Figura 21 - Comparação da biomassa do nanoplâncton (BN - pgC.L^{-1}) de 2 – 5 μm (citometria de fluxo eixo esquerda) e de 5 – 20 μm (microscopia óptica eixo direita) nos vórtices E1, E3 e E5 em diferentes estações e nas profundidades (superfície – 5 m e DCM de cada estação).



Fonte: O autor, 2020.

5.4 Discussão

5.4.1 Estrutura da comunidade nanoplanctônica

A estrutura, densidade e biomassa das duas frações nanoplanctônicas analisadas variaram ao longo dos três vórtices, a perda de vorticidade dessas estruturas de mesoescala foi latente desde o vórtice mais jovem E1 até o mais antigo E5 (Figura 21). Os fitoflagelados foram dominantes no vórtice mais jovem, mas em todas as outras estações as cianobactérias foram dominantes sobre os fitoflagelados e dinoflagelados. Houve diferença significativa entre a borda superfície de E1 e o meio superfície de E3, entre controle superfície de E3 e o meio superfície de E3 e E5 e entre meio e controle superfície de E3 e E5. No estudo de Carvalho *et al.* (2019) com os mesmos vórtices avaliados em relação a pigmentos analisados por HPLC, os autores mostraram que houve principalmente uma mudança entre haptófitas no E1 para a dominância de *Prochlorococcus* e pelagofíceas nos vórtices E3 e E5 mais antigos, com a diminuição de vorticidade. Por outro lado, uma maior porcentagem de outros grupos de fitoflagelados (crisofíceas, clorófitas e prasinofíceas), foi observada em E3 e E5, e esta dominância pode ser atribuída principalmente às baixas concentrações de NO_3^- . Liu *et al.* (2009) acreditam que o sucesso dos haptófitas pode ser parcialmente atribuído à sua capacidade de usar nutrientes de forma eficiente em baixas concentrações, onde grupos maiores são geralmente inibidos, mas também porque eles se beneficiam de uma forte mistura. Outros estudos anteriores que amostraram dentro de vórtices anticiclônicos, também identificaram a dominância de flagelados e dinoflagelados (HUANG *et al.*, 2010).

A comunidade fitoplanctônica em E1 foi representada por flagelados nanoplanctônicos, com as diatomáceas desempenhando um papel muito pequeno na comunidade e foi provavelmente superado pelos flagelados menores e móveis e pelas picocianobactérias. Os vórtices anticiclônicos têm favorecido o fitoplâncton móvel transportado para cima (flagelados, dinoflagelados e cocolitoforídeos) (CONDIE & CONDIE, 2016). Os maiores valores de fluorescência da clorofila-a foram observados no vórtice E1, mais jovem (análise CCA, Figura 20), enquanto o vórtice mais antigo apresentou os menores valores de fluorescência. Embora essa fluorescência corresponda a todas as frações fitoplanctônicas, dinoflagelados e fitoflagelados nanoplanctônicos foram mais abundantes no vórtice mais jovem E1, enquanto a

proporção de cianobactérias aumentou no vórtice E5. Muitos nanoflagelados são mixotróficos (COLOMBAN *et al.*, 2015; GÉRIKAS-RIBEIRO, 2016), e são estruturalmente importantes na estrutura da alça microbiana, o nanoplâncton serve de alimento para o metazooplâncton, e dessa forma a mixotrofia fortaleceria a ligação entre as redes microbianas, aumentando a eficiência da teia trófica planctônica (SANDERS, 1991; PAFFENHOFER *et al.*, 2003).

O plâncton mixotrófico é funcionalmente diverso, neste grupo encontramos organismos originalmente classificados como fitoplâncton que fagocitam presas (mixotróficos obrigatórios), ou zooplâncton que faz fotossíntese por possuir endossimbiontes ou por ser cleptoplastídico (mixotróficos facultativos), também podem ser predadores específicos ou generalistas (MITRA *et al.*, 2016; STOECKER *et al.*, 2017), e todas estas estratégias foram observadas nos organismos nanoplanctônicos de maior tamanho, que foram identificados até ao nível de gênero ou espécie, como as espécies do gênero *Prorocentrum*, por exemplo, que são mixotróficas obrigatórias, e as espécies do gênero *Dinophysis* e o ciliado *Mesodinium rubrum* que são heterótrofos que retêm os cloroplastos de suas presas (mixotróficos facultativos). Na menor fração do nanoplâncton (2 a 5 µm) houve o predomínio de haptófitas e pelagófitas (Carvalho *et al.*, 2019), que possuem representantes autotróficos e mixotróficos, entretanto, sem uma identificação em nível taxonômico menor não foi possível atribuir uma estratégia predominante.

No CCA, *Dictyocha* sp. (autotrófico) e *Prorocentrum* sp. (mixotrófico) se relacionaram com a salinidade; *Pterosperma* sp., (autotrófico), *Mesodinium rubrum* que (mixotróficos facultativos por cleptoplastídeo), *Dictyocha fibula* (autotrófico) e *Protoceratium reticulatum* (mixotrófico) e as espécies de flagelados não identificados tiveram correspondência com temperatura, silicato e nitrato. *Dinophysis* sp. (mixotrófico), *Polykrikos* sp. (mixotrófico) e alguns flagelados não identificados se relacionaram com nitrito e oxigênio dissolvido e os maiores valores de fluorescência total; e o vórtice mais antigo E5 diferiu significativamente dos outros vórtices. A maioria dos flagelados (haptófitas, pelagófitas e prasinófitas) foi positivamente correlacionada com a concentração de fosfato no vórtice mais jovem.

5.4.2 Densidade e Biomassa

Considerando a menor fração de tamanho, 2 a 5 μm , os nanoeucariotos apresentaram as maiores densidades. NANOEUUK (nanoeucariotos) são organismos do nanoplâncton que fazem fotossíntese por apresentarem sinais de clorofila no citômetro, mas devido à alta frequência de mixotróficos em fitoflagelados, não consideramos os mesmos como autotróficos estritamente, mas sim como fotossintetizantes; em relação ao LFNANO que são nanoplâncton que possuem baixa fluorescência possivelmente engloba os organismos mixotróficos. Foi observada maior densidade de NANOEUUK no E1 centro e LFNANO no E3 meio e E5 controle. Arenovski *et al.* (1995) encontrou abundância do nanoplâncton heterotrófico de $1,2$ a $3,6 \times 10^6$ células. L^{-1} em Georges Bank e de $2,2$ a $6,8 \times 10^5$ células. L^{-1} no Mar dos Sargaços; as faixas de abundância do nanoplâncton fototrófico nesses ecossistemas foram de $1,9$ a $6,0 \times 10^6$ células. L^{-1} e $1,3$ a $4,7 \times 10^5$ células. L^{-1} , respectivamente. No presente estudo foram encontrados valores de densidade máxima de NANOEUUK de $7,52 \times 10^6$ células. L^{-1} no centro do vórtice mais jovem e média de $9,50 \times 10^5$ células. L^{-1} , comparáveis com a densidade máxima e média de NANOEUUK encontrada no oceano Atlântico Sudoeste de 5×10^6 células. L^{-1} e 1×10^6 células. L^{-1} , respectivamente, onde foi observado que a distribuição de NANOEUUK variou muito em superfície (GÉRIKAS-RIBEIRO, 2016), e com estimativas anteriores para AT no Atlântico Sul próximo à região de Cabo Frio, Brasil (10^5 a 10^6 células. L^{-1}) (MOSER *et al.*, 2014). Para Gérikas-Ribeiro (2016) no Atlântico Sudoeste NANOEUUK foi principalmente dominado por Haptophyceae, Coscinodiscophyceae e Dinophyceae, e foi reportada uma relação estreita com DCM, uma vez que foi abundante desde superfície até 200 m de profundidade, como também observado para os vórtices das Agulhas neste estudo, o que pode refletir em preferências distintas de habitat, em relação à disponibilidade de luz e nutrientes (MOSER *et al.*, 2014; GÉRIKAS-RIBEIRO, 2016).

Quanto a maior fração nanoplanctônica, entre 5 e 20 μm , foi possível observar que a densidade de cianobactérias que formam filamentos (e.g. *Anabaena*) foi mais elevada em E5 vórtice mais antigo, na área central (superfície). Os fitoflagelados também tiveram as maiores densidades no vórtice mais velho. Porém no E1 meio (superfície) fitoflagelados foi o grupo com maior frequência. A maior frequência e densidade de dinoflagelados foram encontradas no controle (DCM) de E1 e as diatomáceas no E3 controle e centro ambos no DCM. Em relação à biomassa do ultraplâncton (de 2 – 5 μm) o vórtice intermediário apresentou as maiores biomassas na borda e meio superfície, já em relação ao nanoplâncton de maior tamanho (5 – 20

μm) as maiores biomassas foram encontradas no meio e centro do E5 tanto em superfície quanto em DCM. Carvalho *et al.* (2019) identificaram através de quimiotaxonomia as prasinofíceas na superfície e pelagofíceas em profundidade em todas as estações dos vórtices avaliados; já as diatomáceas (3–4%) e dinoflagelados (3–3,5%) apareceram nas estações intermediárias e centrais. Tanto as pelagofíceas quanto as haptofíceas aumentaram suas densidades, enquanto os proclorófitas reduziram em direção ao centro. Em ambos os vórtices mais a oeste (E3 e E5), haptofíceas contribuíram com abundância relativa > 25% nas estações dentro do vórtice.

5.5 Conclusão

Os vórtices das Agulhas cruzam diferentes ambientes biogeoquímicos e partem de águas relativamente produtivas perto da costa africana em direção às águas oligotróficas do giro subtropical do Atlântico Sul. Os três vórtices avaliados nesse estudo apresentaram estruturas anticiclônicas bem definidas, com diferentes tempos de formação. Os vórtices das Agulhas seguiram trajetórias para o noroeste no Oceano Atlântico Sul, e uma decadência no SLA em direção ao oeste. No entanto, E1 vórtice mais jovem manteve SLA por um período mais longo do que nos outros vórtices, uma vez que vórtices mais jovens promovem um forte transporte vertical e horizontal de calor e nutrientes próximo à sua área de formação, o que contribuiu para anomalia do nitrito apontada no cruzeiro Tara Oceans, e isso pode estar relacionado com a desnitrificação e menor teor de oxigênio dissolvido. O vórtice mais antigo E5 foi considerado um vórtice mais “estável”, já o E3 intermediário estava mais similar ao E5, uma vez que sua vorticidade e variáveis físico-químicas se diferenciavam mais dos controles. No momento da amostragem em E3 e E5, esses vórtices estavam em estágios mais avançados e longe de seus locais de surgimento. Os fitoflagelados (crisófitas, clorófitas e prasinófitas) foram a fração nanoplânctônica dominante no vórtice mais jovem, mas em todas as outras estações as cianobactérias foram dominantes sobre os fitoflagelados e dinoflagelados. A comunidade fitoplanctônica em E1 era dominada por pequenos flagelados. A densidade celular de nanoplâncton de maior tamanho (5 a 20 μm) no vórtice mais antigo (E5) foi maior. A principal estratégia trófica foi à autotrofia, seguido de heterotrofia (principalmente em E5) e mixotrofia que foi mais importante em E1 (mais jovem).

Diferentes espécies tanto de silicoflagelados, fitoflagelados, dinoflagelados e até ciliados, com diferentes estratégias tróficas (auto, hetero, mixotrofia e até cleptoplastídeos) se relacionaram com as variáveis ambientais: temperatura, silicato, nitrato, nitrito e oxigênio dissolvido; e o vórtice mais antigo E5 diferiu significativamente dos outros vórtices. Em tal situação, a mixotrofia entre nanoflagelados pode se tornar uma estratégia trófica dominante, desempenhando um papel como bacterívoros.

A densidade de cianobactérias foi mais elevada no centro do vórtice mais antigo, bem como os fitoflagelados que tiveram as maiores densidades no vórtice mais velho, porém foi no meio do vórtice mais jovem que apareceu a maior densidade. Em relação à biomassa do nanoplâncton, o vórtice intermediário favorece o ultraplâncton principalmente os de baixa fluorescência e no nanoplâncton o vórtice mais antigo favorece a biomassa de cianobactérias e fitoflagelados.

Em relação à hipótese levantada não há maior densidade de nanoplâncton no vórtice mais novo (DCM) e não há maior contribuição de dinoflagelados nos vórtices mais antigos. Os vórtices mais antigos favoreceram a densidade e biomassa do nanoplâncton e o vórtice mais jovem favoreceu a abundância de dinoflagelados que estiveram correlacionados com nutrientes (principalmente nitrito, nitrato e fosfato) e temperatura.

6 CAPÍTULO 3: MICROPLÂNCTON – DISTRIBUIÇÃO E DIVERSIDADE FUNCIONAL

6.1 Introdução

A estrutura das comunidades planctônicas pode ser afetada por processos determinísticos e estocásticos, onde em um modelo de comunidade orientada por nichos, os processos determinísticos podem afetar a frequência de características (por exemplo, colonialidade, modo nutricional). A estrutura da comunidade depende das habilidades das espécies, representadas por suas características, refletindo na frequência de características encontradas em toda a comunidade (VIOLLE *et al.*, 2007; LITCHMAN & KLAUSMEIER, 2008). Alta riqueza de espécies nem sempre é traduzida como alta riqueza funcional, pois a neutralidade pode ocorrer quando as espécies são equivalentes ecológicas (VERGNON *et al.*, 2009).

Baseado no paradoxo do plâncton (HUTCHINSON, 1961) a competição por recursos levaria a um número de espécies coexistentes inferiores aos recursos limitantes, no entanto, a riqueza do fitoplâncton é maior que o número de recursos existentes. Uma solução para esse paradoxo ocorre devido às flutuações ambientais, evitando uma condição de estado estacionário, minimizando a exclusão competitiva (TILMAN, 1977; TILMAN, 1981; TILMAN, 1982) e uma flutuação da comunidade orientada por nichos (VERGNON *et al.*, 2009). Outros mecanismos, que não envolvem flutuações ambientais, podem levar à alta riqueza de espécies (NARWANI *et al.*, 2009), incluindo dinâmica populacional neutra.

A neutralidade refere-se à coocorrência de espécies ecologicamente equivalentes (HUBBELL, 2001) em suas habilidades competitivas. Devido a essa funcionalidade semelhante, várias espécies podem coexistir ao longo do tempo em escalas relevantes para a ecologia, permitindo maior biodiversidade. No fitoplâncton, a neutralidade foi observada como um mecanismo impulsionado por alta riqueza de espécies (VERGNON *et al.*, 2009).

A hipótese de neutralidade de Hubbell (HUBBELL, 2001) afirma que “toda a comunidade é composta por espécies idênticas, levando à expectativa de distribuições uniformes e independentes de características das espécies no nicho espacial”. Mas estudos

teóricos e empíricos explicaram a coexistência de espécies concorrentes em termos de processos baseados em nichos ou neutros (GASTON & CHOWN, 2005).

Modelos baseados em nichos assumem diferenças no uso de recursos entre as espécies; assim, as espécies evitam a competição e são capazes de coexistir. Em contraste, modelos neutros assumem que todas as espécies são idênticas: conseqüentemente, nenhuma espécie está em vantagem ou desvantagem competitiva e a exclusão não ocorre (HUBBELL 2001; 2005; ADLER *et al.*, 2007).

A coexistência depende da magnitude da diferença de capacidade ou desigualdade entre espécies (ADLER *et al.*, 2007). Os nichos de espécies individuais e as conseqüências da forma que eles assumem para onde e quando essas espécies ocorrem, provêm de como eles interagem com outras espécies (como concorrentes, provedores de recursos, predadores, etc.) (GASTON & CHOWN, 2005)

A diversidade baseada em características funcionais do microplâncton, incluindo o fitoplâncton e o mixoplâncton, é pouco explorada no Atlântico Sul; essa abordagem (diversidade de características funcionais) fornece informações ecológicas sobre espécies que se desenvolvem em ambientes sujeitos às mudanças espaciais e temporais (como estratificação, disponibilidade de nutrientes, tamanho de célula e estrutura da comunidade) (LORRAIN *et al.*, 2019; TUERENA *et al.*, 2019). O conhecimento dos papéis ecológicos do microplâncton pode ajudar a explicar como as mudanças globais podem influenciar na dinâmica das comunidades, uma vez que as espécies podem mudar, mas os traços funcionais permanecem.

Os vórtices oceânicos de mesoescala formam ambientes parcialmente isolados com condições ambientais, físicas e químicas específicas, para o desenvolvimento do plâncton, transportando comunidades inteiras desses organismos (CONDIE & CONDIE, 2016; BARLOW *et al.*, 2017). Os vórtices das Agulhas, caracterizados como vórtices de mesoescala, fornecem a principal rota para a circulação das águas oceânicas do Índico para o Oceano Atlântico, influenciando a circulação oceânica global (LUTJEHARMS & VAN BALLEGOOYEN, 1988; BIASTOCH *et al.*, 2008) e, como discutido recentemente, transporte do plâncton (por exemplo, VILLAR *et al.*, 2015; CARVALHO *et al.*, 2019). O ambiente dentro dos vórtices das Agulhas, foi caracterizado com maiores concentrações de nitrito e maiores densidades de organismos fitoplanctônicos, com dominância de *Synechococcus*, metabolizadoras de nitrato (VILLAR *et al.*, 2015).

A menor diversidade de microplâncton observada no Oceano Atlântico Sul está associada à limitação de nutrientes (OLSON, 1981), e para frações de tamanho planctônico

acima de 20 μm , os vórtices das Agulhas funcionam como um filtro ambiental (VILLAR *et al.*, 2015), limitando a diversidade de espécies. Nesse cenário, ainda não existem estudos que se concentrem na diversidade funcional desses organismos, e uma melhor contribuição da dinâmica dos traços funcionais do microplâncton, incluindo o fitoplâncton e traços como modo de nutrição, permite avaliar conjuntamente o microplâncton mixotrófico e heterótrofo. Esse conhecimento pode ser aplicado em modelos tróficos, que auxiliem na previsão da resiliência dos ecossistemas às mudanças climáticas.

Portanto como os vórtices podem alterar biogeoquimicamente as águas oligotróficas do Oceano Atlântico Sul, e conseqüentemente a distribuição da comunidade microplanctônica, nossa hipótese é: a riqueza específica aumenta dentro dos vórtices, mas não é traduzida como riqueza funcional, porque as espécies são equivalentes ecológicas (neutralidade).

6.2 Materiais e métodos

Amostras de água do mar (garrafas de $\sim 1,5$ L) foram coletadas em superfície (5 m) e DCM para cada estação amostral nos 3 vórtices (E1, E3 e E5), para análises de microplâncton (20 - 200 μm), fixadas com lugol a 1%. As densidades celulares (células.L⁻¹) foram determinadas de acordo com Utermöhl (1958). Os organismos (células, colônias e filamentos) foram quantificados em toda a amostra e em toda câmara no microscópio óptico invertido de campo claro e contraste de fase. Diatomáceas e dinoflagelados foram identificados usando bibliografia específica (HASLE & FRYXELL, 1970; TOMAS, 1997; GUIRY & GUIRY, 2020).

O cálculo da densidade microplanctônica (células. L⁻¹) foi realizado conforme descrito em Ros (1979). Em média, foram fotografados cinco organismos de cada espécie ou grupo em cada faixa de tamanho (câmera acoplada ao microscópio, resolução de 3,0 megapixels) ou, em alguns casos, todos os organismos em uma faixa de tamanho específica. As medidas lineares foram realizadas nas fotografias obtidas, sendo realizadas as escalas das imagens ajustadas em régua milimétrica. As principais medidas obtidas para cada organismo foram comprimento, largura, tamanho da cadeia/colônia /filamentos, comprimento dos apêndices, diâmetro da epiteca e hipoteca, tamanho dos espinhos, etc. A identificação das formas das espécies para

cálculo de biovolume celular foi realizado acordo com Sun & Liu (2003). Para calcular o biovolume em pgC.L^{-1} , foram usadas as fórmulas de Davies *et al.* (2016) – Tabela 6.

Tabela 6 - Informações para converter o biovolume V (μm^3) em biomassa de carbono B (pgC.células^{-1}).

Grupos	Equações
Diatomáceas e Silicoflagelados	$B=0,288 \times V^{0,811}$
Dinoflagelados	$B=0,76 \times V^{0,819}$
Ciliados	$B=0,22 \times V^{0,939}$
Outros protistas (excluindo diatomáceas)	$B=0,216 \times V^{0,939}$

Fonte: Davies *et al.* (2016).

6.2.1 Traços funcionais

Os traços funcionais foram selecionados com base em observações microscópicas e consulta da literatura, especialmente Lichtman & Klausmeier (2008) e Litchman *et al.* (2010), considerando apenas táxons microplanctônicos (20 - 200 μm). A classificação foi realizada considerando os traços funcionais morfológicos, como: tamanho - representado pela máxima dimensão linear (MDL) obtida pela medida de 5 células de cada táxon, adaptado de Litchman *et al.* (2010) como $\text{MDL} < 40 \mu\text{m}$ - vulnerável a predadores e $> 40 \mu\text{m}$ menos vulnerável a predadores. Além dessa característica morfológica, outras características morfológicas foram determinadas a partir de análises microscópicas, incluindo: S:V - (razão superfície/volume) $> 0,44$, a superfície e o volume celular foram calculados a partir das fórmulas disponíveis em (DAVIES *et al.*, 2016); a presença de grandes vacúolos e colonialidade (filamentos e cadeias); traços fisiológicos representados pela potencial toxicidade e capacidade de formação de HAB (Florações algais nocivas – *Harmful Algal Blooms*) (KOFOID & SWEZY, 1921; ROUND *et al.*, 1990; BRANDT, 2001; HORNER, 2002; HÄLLFORS, 2004; MOESTRUP *et al.*, 2009; STEIDINGER, 2009; <http://www.marinespecies.org/hab>); traços comportamentais, representados pela motilidade, determinados a partir da presença de flagelos e cílios, como observado durante análises microscópicas e da literatura (TOMAS, 1997); características do ciclo de vida, representadas por estágios de resistência, avaliadas pela literatura (IMAI & YAMAGUCHI, 2012; PATIL & ANIL, 2008; TOMAS, 1997) e estratégias tróficas: autotrofia, heterotrofia e mixotrofia (TOMAS, 1997; THRONDSSEN, HASLE, & TANGEN, 2007; LELES *et al.*, 2017; MOSER *et al.*, 2017; LIMA *et al.*, 2019).

6.2.2 Análise de dados

Dados bióticos e abióticos foram submetidos à análise de variância (ANOVA) e teste Mann-Whitney (Software Estatístico Paleontológico 3 - Past, MARTELO *et al.*, 2001). Testamos a variação entre os três vórtices analisados (E1 x E3 x E5) e considerando a profundidade (superfície x DCM).

6.2.3 Índices de diversidade funcional

Os traços funcionais utilizados para avaliar o índice de diversidade funcional (DF) da comunidade (PETCHEY & GASTON, 2006; 2007) foram: (i) traços morfológicos, (ii) traços fisiológicos e (iii) traços comportamentais. Os índices de diversidade funcional têm como objetivo descrever quanto do espaço multifuncional é preenchido e como a abundância de uma comunidade é distribuída nesse espaço funcional. Esses índices têm valores positivos, sendo que valores mais altos representam maior diversidade funcional do componente (VILLÉGER *et al.*, 2008) e são calculados a partir de análises estatísticas multifatoriais, como a análise de escala multidimensional não paramétrica (NMDS) (CORNWELL *et al.*, 2006; VILLÉGER *et al.*, 2008).

A riqueza funcional (FRic) representa uma medida multidimensional da quantidade de espaço funcional preenchido pela comunidade e corresponde ao volume de um *convex hull* no espaço funcional do NMDS (CORNWELL *et al.*, 2006; VILLÉGER *et al.*, 2008). Não há limite, pois quantifica um volume absoluto (VILLÉGER *et al.*, 2008). A equitatividade funcional (FEve) descreve a uniformidade da distribuição da abundância no espaço das características funcionais; corresponde a uma medida de regularidade do espaço entre as espécies ao longo do gradiente das características funcionais e da regularidade na distribuição ponderada de sua abundância. Essa medida diminui quando a abundância é distribuída de maneira menos uniforme entre as espécies ou quando as distâncias funcionais entre as espécies não são consistentes, valores são restritos entre 0 e 1 (VILLÉGER *et al.*, 2008). FDis (diversidade funcional) é a média ponderada, no espaço multidimensional de características, da distância que cada espécie está para o centróide de todas as espécies dentro de uma comunidade.

Esse índice considera características e abundância de cada espécie, onde os pesos correspondem à abundância relativa de cada espécie e não há limite superior ao seu valor (LALIBERTÉ & LEGENDRE, 2010).

Os grupos funcionais foram testados através da aplicação de uma análise de agrupamento (Distância Euclidiana combinada com *Unweighted Pair-Groups Method - UPGMA*), para uma matriz de dados (dados binários: ausência 0 e presença 1). A diferença entre os grupos foi testada aplicando ANOSIM à matriz de distância resultante, com valores de p menores que 0,05 indicando diferenças significativas. Todos esses procedimentos foram realizados com o pacote Vegan do software R (versão 3.5.1 - R Core Team, 2018) (OKSANEN *et al.*, 2017).

A matriz de traços funcionais (dados binários) e a abundância de espécies foram usadas para avaliar a diversidade funcional da comunidade (DF) nos grupos resultantes, usando índices multidimensionais baseados na distância euclidiana e escala multidimensional não paramétrica (NMDS) de características para medir diferentes aspectos da diversidade, FRic, FEve e FDis. Essas métricas foram calculadas usando a função dbFD do pacote FD (LALIBERTÉ & LEGENDRE, 2010) (software R, versão 3.5.1 - R Core Team, 2018). Posteriormente foi realizada uma análise de componentes principais (PCA) para evidenciar os principais traços funcionais que estiveram ligados à estratégia trófica.

6.2.4 Relação entre ambiente, espécies e índices funcionais

Para determinar quais variáveis ambientais estão correlacionadas com as comunidades microplanctônicas, Análises de Correlação Canônica (CCA) foram aplicadas as matrizes (transformadas em log) de abundância de espécies e índices de diversidade funcional em relação às variáveis ambientais (temperatura, salinidade, nitrito, nitrato, fosfato, silicato e fluorescência). Foi feita uma correlação de Pearson entre os índices de diversidade funcional (FRic e FEve) com os índices ecológicos: Riqueza de Margalef, Shannon H e Equitabilidade, para comparar ecologia de traços funcionais com índices de ecologia básica. A normalidade de cada variável foi testada pelo teste de Shapiro-Wilk (Software Paleontological Statistical 3 - PAST, HAMMER *et al.*, 2001). O ANOSIM também foi aplicado às matrizes de dados de abundância e variáveis ambientais, constituindo o agrupamento de três vórtices observados.

ANOVA de pares do teste Mann-Whitney foi aplicada a dados matriciais comparando todos os vórtices, em todas as profundidades.

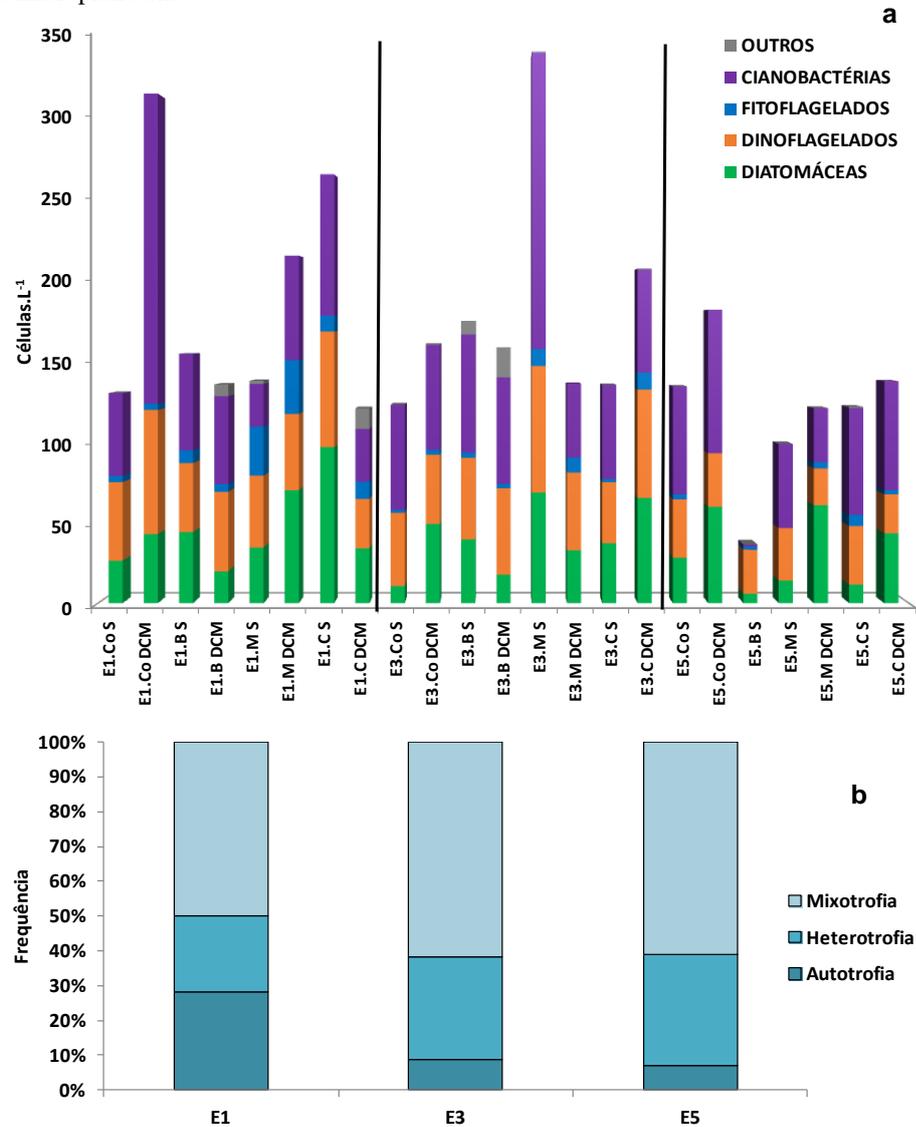
6.3 Resultados

As maiores densidades do microplâncton (células.L⁻¹) em E1 - controle e borda foram representadas principalmente por cianobactérias e dinoflagelados, tanto na superfície quanto no DCM. Nas estações mais centrais do vórtice (meio e centro), há um aumento na abundância de diatomáceas nas duas profundidades (Figura 22 a). No E3 (E3.Co, E3.B e E3.M), houve um aumento na abundância das cianobactérias, seguidas pelos dinoflagelados na superfície e no DCM. No E5 foram encontradas as menores concentrações de células microplanctônicas por litro entre os vórtices, nos pontos Co (S e DCM); M (S) e C (S e DCM) apresentaram maiores densidades de cianobactérias seguidas por dinoflagelados nas amostras de superfície e diatomáceas nas amostras de DCM. É possível observar que no centro DCM de todos os vórtices há um equilíbrio entre a distribuição de dinoflagelados, cianobactérias e diatomáceas, provavelmente pela maior concentração de nutrientes e por ser uma profundidade com ótimo de penetração da luz. Os taxa mais frequentes foram: cianobactérias filamentosas; *Thalassiosira* spp e *Gymnodinium* spp. As diatomáceas mais frequentemente encontradas foram *Thalassiosira* spp e *Thalassionema* sp. As espécies mais frequentes de dinoflagelados foram, em ordem: *Gymnodinium* spp; *Prorocentrum cordatum*; *Heterocapsa* spp; *Triplos teres* e *Prorocentrum* spp. E5, vórtice mais velho, apresentou menor número de indivíduos e diversidade de microplâncton, bem como uma abundância relativamente alta de cianobactérias *Anabaena* sp.

Através das características analisadas, observou-se que o estado trófico (Figura 22 b) foi à característica mais importante para diferenciar as espécies e as suas estratégias funcionais. A frequência (%) de autotrofia, mixotrofia e heterotrofia do microplâncton no E3 e E5 foram semelhantes: a maioria das espécies foram mixotróficas (>60%), devido à grande diversidade de dinoflagelados seguida de heterotróficos (aproximadamente 30%) e em percentuais menores: autotróficos (<10%), mas no E1 havia uma situação diferente, a frequência de mixotrofia foi menor do que os outros vórtices (<50%), seguida por autotróficos 28% (mais alta frequência em todos os vórtices) e heterotróficos 22%, mostrando que a autotrofia é uma estratégia funcional importante no vórtice mais jovem (E1) em comparação com os demais (E3

e E5). No entanto a mixotrofia é a estratégia mais comumente utilizada pelo microplâncton em todos os vórtices observados.

Figura 22 - (a) Abundância (células.L⁻¹) por grupo do microplâncton em E1, E3 e E5 - nas estações de controle, borda, meio e centro, superfície e DCM. (b) Frequência (%) de autotrofia, mixotrofia e heterotrofia do microplâncton.



Fonte: O autor, 2020.

A maioria dos táxons específicos nas estações de amostragem dentro dos vórtices, excluindo a estação controle, foi de dinoflagelados, e o E3 teve mais espécies únicas que nos outros vórtices (Tabela 7). Sendo as espécies a seguir encontradas nos três vórtices avaliados: *Asteromphalus sp.*; *Dictyocha fibula*; *Gymnodinium sp.*; *Gyrodinium spirale*; *Heterocapsa sp.*; *Oxytoxum scolopax*; *Phalacroma rotundatum*; *Podolampas palmipes*; *Prorocentrum*

cordatum; *Protoperidinium steinii*; *Pyrocystis lunula*; *Scrippsiella* sp.; *Scrippsiella spinifera*; *Tripes teres*.

6.3.1 Diversidade funcional

Considerando os índices de traços funcionais do microplâncton, o E1 possui os valores mais altos de todos os índices, principalmente no DCM, mostrando que esse vórtice tem maior diversidade funcional do que os outros. Na ANOSIM, não houve diferença significativa entre os vórtices ($p > 0,05$). Assim, a diversidade funcional é quase a mesma em todos os vórtices. Na correlação de Pearson, houve alta correlação entre FRic e riqueza de Margalef ($R^2 = 0,79$), e diversidade de Shannon ($R^2 = 0,54$), ambos com $p < 0,05$. Por outro lado, a equitabilidade e FEve não apresentaram correlação significativa ($R^2 = 0,13$; $p > 0,05$) (Tabela 8).

No dendrograma (Figura 23) foram identificados três grandes grupos principais de acordo com o modo nutricional: mixotrofia, heterotrofia e autotrofia. Havia mais espécies mixotróficas que heterotróficas e autotróficas. No NMDS os *convex hulls* com os agrupamentos foram separados em dois lados, o lado esquerdo foi representado pelos autotróficos: diatomáceas, cianobactérias e alguns fitoflagelados, o lado direito foi representado pelos mixotróficos e heterotróficos: dinoflagelados (Figura 24). Identificou-se uma variedade de tamanhos e formas, principalmente nos dinoflagelados, as características morfológicas foram também importantes para identificar os diferentes grupos. A PCA diferenciou os grupos segundo estratégia de trofia (Figura 25) sendo que os mixotróficos estiveram ligados à formação de estágios de resistência, teca, flagelo, toxicidade potencial no componente 2, e no componente 1 a vacúolos e formação de cadeias, embora em menor proporção os heterotróficos estiveram ligados a traços semelhantes por serem dinoflagelados, no grupo dos autotróficos estavam relacionados no componente 2 a sílica e rafe, característica de diatomáceas e no componente 1 a vacúolos, formação de cadeia e tamanho celular ligado a MDL e razão SV.

Tabela 7 - Unidades taxonômicas encontradas especificamente nos vórtices 1, 3 e 5; ou 1 + 3; 3 + 5; 1 + 5; 1 + 3 + 5.

E1	E1+E3	E3	E3+E5	E5	E1+E5	E1+E3+E5
<i>Tripos pentagonus</i>	<i>Coscinodiscus</i> sp.	<i>Amphidinium sphenoides</i>	<i>Ornithocercus</i> sp.	<i>Diploneis</i> sp.	<i>Histioneis</i> sp.	<i>Asteromphalus</i> sp.
<i>Gymnodinium lyra</i>	<i>Gyrodinium</i> sp.	<i>Asteromphalus marylandica</i>	<i>Oxytoxum globosum</i>	<i>Nitzschia longissima</i>	<i>Polykrikos</i> sp.	<i>Dictyocha fibula</i>
<i>Oxytoxum obliquum</i>	<i>Planktoniella sol</i>	<i>Corythodinium</i> sp.	<i>Oxytoxum</i> sp.	<i>Oxytoxum longum</i>	<i>Tripos lineatus</i>	<i>Gymnodinium</i> sp.
<i>Prorocentrum cf. micans</i>	<i>Prorocentrum</i> sp.	<i>Protoceratium reticulatum</i>	<i>Prorocentrum rostratum</i>	<i>Trichodesmium</i> sp.	<i>Tripos setaceum</i>	<i>Heterocapsa</i> sp.
<i>Prorocentrum rostratum</i>	<i>Pterosperma</i> sp.	<i>Diplopsalis</i> sp.		<i>Tripos declinatum</i>	<i>Pseudo-nitzschia</i> sp.	<i>Oxytoxum scolopax</i>
<i>Rhizosolenia setigera</i>	<i>Thalassionema</i> sp.	<i>Gyrodinium fusiforme</i>				<i>Phalacroma rotundatum</i>
<i>Tripos limulus</i>	<i>Alexandrium</i> sp.	<i>Heterocapsa triqueta</i>				<i>Podolampas palmipes</i>
<i>Dictyocha</i> sp.		<i>Histioneis hyalina</i>				<i>Prorocentrum cordatum</i>
<i>Triceratium</i> sp.		<i>Histioneis karstenii</i>				<i>Protoperidinium steinii</i>
		<i>Phalacroma</i> sp.				<i>Pyrocystis lunula</i>
		<i>Prorocentrum compressum</i>				<i>Scrippsiella</i> sp.
		<i>Prorocentrum triestinum</i>				<i>Scrippsiella spinifera</i>
		<i>Dinophysis</i> sp.				<i>Tripos teres</i>
						<i>Gyrodinium spirale</i>

Fonte: O autor, 2020.

Tabela 8 - Índices de traços funcionais FRic, FEve, FDiv e FDis para os vórtices 1, 3 e 5 do microplâncton (Co, B, M e C na superfície S e DCM). Correlação de Pearson de FRic, Riqueza de Margalef, diversidade de Shannon (H), FEve e Equitabilidade.

FD	FRic		FEve		FDiv		FDis		
	S	DCM	S	DCM	S	DCM	S	DCM	
E1Co	0,373	0,573	0,678	0,541	0,816	0,866	3,125	3,684	
E1B	0,369	0,383	0,655	0,631	0,839	0,882	3,655	3,674	
E1M	0,314	0,507	0,615	0,690	0,842	0,895	3,432	3,848	
E1C	0,369	0,266	0,536	0,690	0,867	0,823	3,340	3,464	
E3Co	0,157	0,344	0,620	0,546	0,806	0,839	3,029	3,250	
E3B	0,200	0,298	0,541	0,664	0,825	0,841	2,924	3,562	
E3M	0,521	0,224	0,517	0,690	0,833	0,820	3,265	3,313	
E3C	0,123	0,505	0,675	0,492	0,786	0,848	3,056	3,241	
E5Co	0,200	0,189	0,654	0,595	0,854	0,787	3,442	3,313	
E5B	0,197		0,636		0,812		3,491		
E5M	0,142	0,233	0,522	0,781	0,725	0,857	2,661	3,680	
E5C	0,568	0,021	0,588	0,648	0,792	0,828	3,193	3,393	
Pearson		FRic		Shannon_H		Margalef		FEve	
FRic		-		0,00747		0,000		0,122	0,320
Shannon H		0,543		-		0,000		0,405	0,010
Margalef		0,789		0,723		-		0,004	0,700
FEve		-0,332		-0,182		-0,577		-	0,130
Equitabilidade		-0,215		0,551		-0,084		0,327	-

Legenda: Os registros em azul são correlações de Pearson e p significativos.

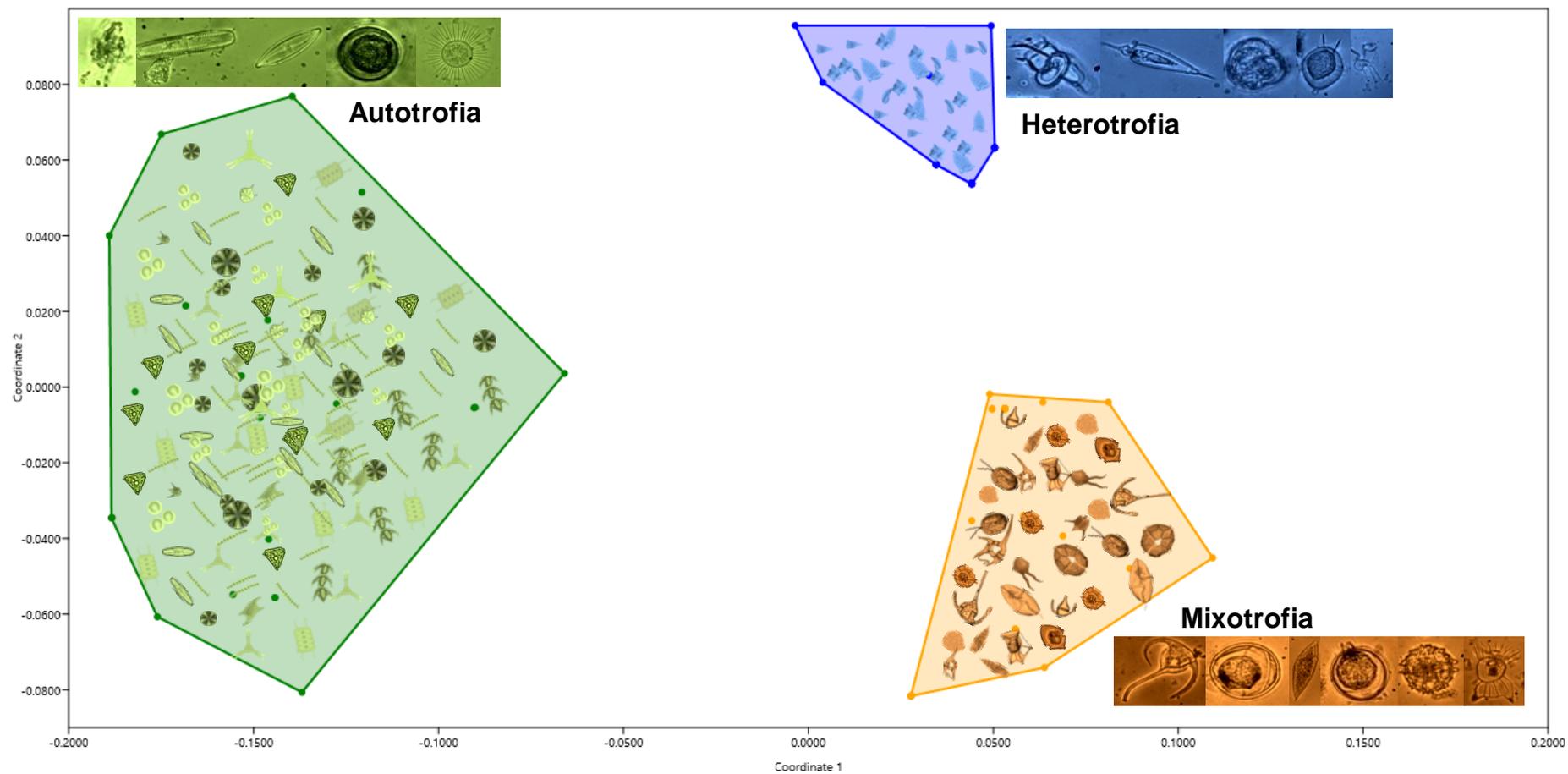
Fonte: O autor, 2020.

A CCA (Figura 26 A – Tabela 9) aplicada à comunidade (densidade celular), e as variáveis ambientais, permitiu observar a diferença entre os vórtices, onde o E1 estava correlacionado aos nutrientes (fosfato, nitrito e nitrato), oxigênio dissolvido e fluorescência, já o E5 estava correlacionado à temperatura e salinidade, o E3 estava no centro do plano fatorial, como esperado, porque esse vórtice tem idade intermediária. O Eixo 1 explicou 32,62% com compostos nitrogenados, salinidade, temperatura e oxigênio dissolvido em sua porção positiva; e apresentou o vetor silicato e dinoflagelados: *Amphisolenia globifera*, *Ornithocercus* sp., *Oxytoxum curvatum*, *Oxytoxum milneri*, *Prorocentrum compressum*, *Prorocentrum triestinum*, *Protoceratium reticulatum* bem como as estações E3 em sua porção negativa; os vetores fosfato, fluorescência e compostos de nitrogênio, as estações de amostragem de E5 também foram plotadas neste eixo com diatomácea: *Synedra* sp. e os dinoflagelados: *Heterocapsa rotundata*, *Histioneis dolon*, *Oxytoxum crassum*, *Oxytoxum longum*, *Oxytoxum sceptrum*.

O Eixo 2 da CCA explicou 25,95% com compostos nitrogenados, oxigênio dissolvido (OD) em sua porção positiva, com diatomáceas: *Amphora* sp., *Asteromphalus marylandica*, *Nitzschia* sp., e os dinoflagelados: *Dinophysis acuminata*, *Histioneis hyalina*, *Noctiluca*, *Oxytoxum laticeps*, *Pyrocystis hamulus*, *Tripes declinatum*, temperatura e salinidade em sua porção negativa, assim como diatomáceas: *Diploneis* sp., *Plagiogramma* sp., *Rhizosolenia setigera*, *Thalassionema* sp., *Triceratium* sp., dinoflagelados: *Oxytoxum obliquum*, *Podolampas spinifera*, *Polykrikos schwartzii*, *Protoperidinium* sp., *Scrippsiella spinifera*, *Tripes limulus* e o silicoflagelado *Dictyocha fibula*.

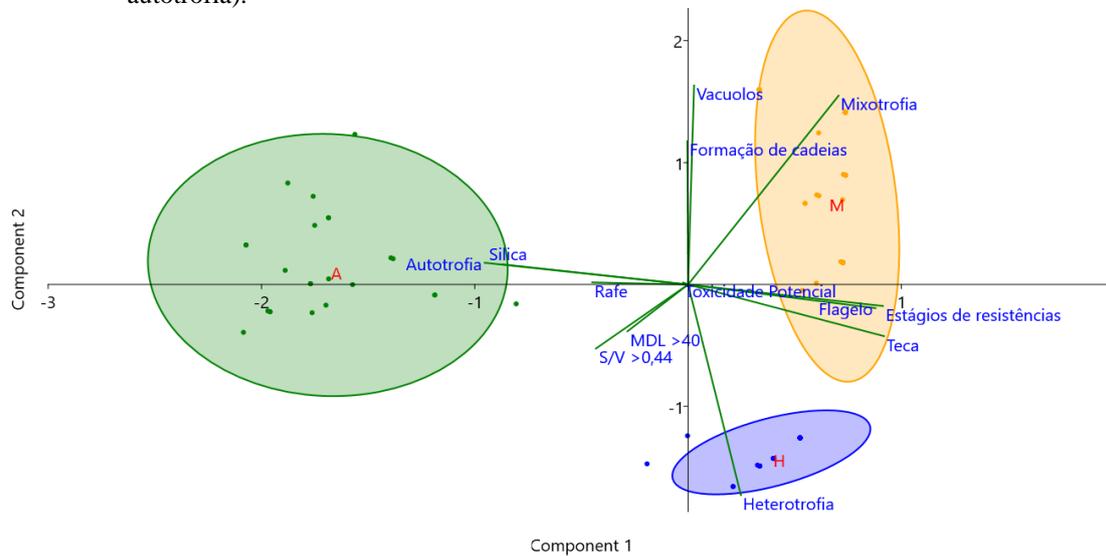
Por outro lado, na CCA aplicada aos índices de traços funcionais (Figura 26 B), os vórtices se tornaram mais semelhantes e os *convex hulls* se sobreporam, demonstrando que os traços funcionais se distribuíram de forma semelhante nos 3 vórtices. O Eixo 1 explicou 96,94% com salinidade e compostos nitrogenados. O Eixo 2 explicou 2,27% com temperatura, oxigênio dissolvido, fosfato, fluorescência e silicato. De acordo com o teste ANOSIM *test one way pairwise*, as espécies estavam mudando nos três vórtices quando se analisou a densidade dos organismos, diferindo significativamente entre si, E1 e E5 ($p = 0,0073$), E3 e E5 ($p = 0,0189$) e E1 e E3 ($p = 0,0416$), mas no ANOSIM com os traços funcionais os vórtices E3 e E5 não foram significativamente diferentes ($p = 0,1295$), apenas E1 foi diferente de E3 ($p = 0,0012$) e E5 ($p = 0,0002$). Ao realizar o teste ANOVA de Mann-Whitney em pares entre as estações para densidade de espécies de microplâncton (Apêndice G), o controle E1 DCM difere significativamente das estações dos vórtices E1, E3 e E5 e o controle do E3. No controle superfície de E1, não há diferença significativa com o interior dos vórtices, tanto na superfície quanto no DCM. O controle do E3 DCM difere pouco das estações do vórtice. No entanto, no meio superfície e o centro do DCM diferem de todas as outras estações no E1, E3 e E5, principalmente no centro dos vórtices. O vórtice mais antigo: E5 DCM difere de todas as outras estações no E1 e no E3. No entanto, não difere do controle em si e não há diferenças entre as bordas, o meio e o centro do vórtice. Na ANOVA comparando os índices de traços funcionais (Apêndice H) nenhuma estação amostral e profundidade diferiu da outra significativamente.

Figura 24 - Diagrama NMDS a partir dos traços funcionais do microplâncton nos vórtices da Corrente das Agulhas, separando os grupos entre: Mixotrofia (laranja), Heterotrofia (azul) e Autotrofia (verde).



Fonte: O autor, 2020.

Figura 25 - Análise de componentes principais (PCA) a partir dos traços funcionais do microplâncton nos vórtices da Corrente das Agulhas, separando os grupos entre: Mixotrofia (laranja), Heterotrofia (azul) e Autotrofia (verde), utilizando os seguintes traços: teca, estágios de resistência, flagelo, toxicidade potencial, formação de cadeias, vacúolos, rafe, MDL>40, S:V>0,44, sílica e trofia (mixo, hetero e autotrofia).



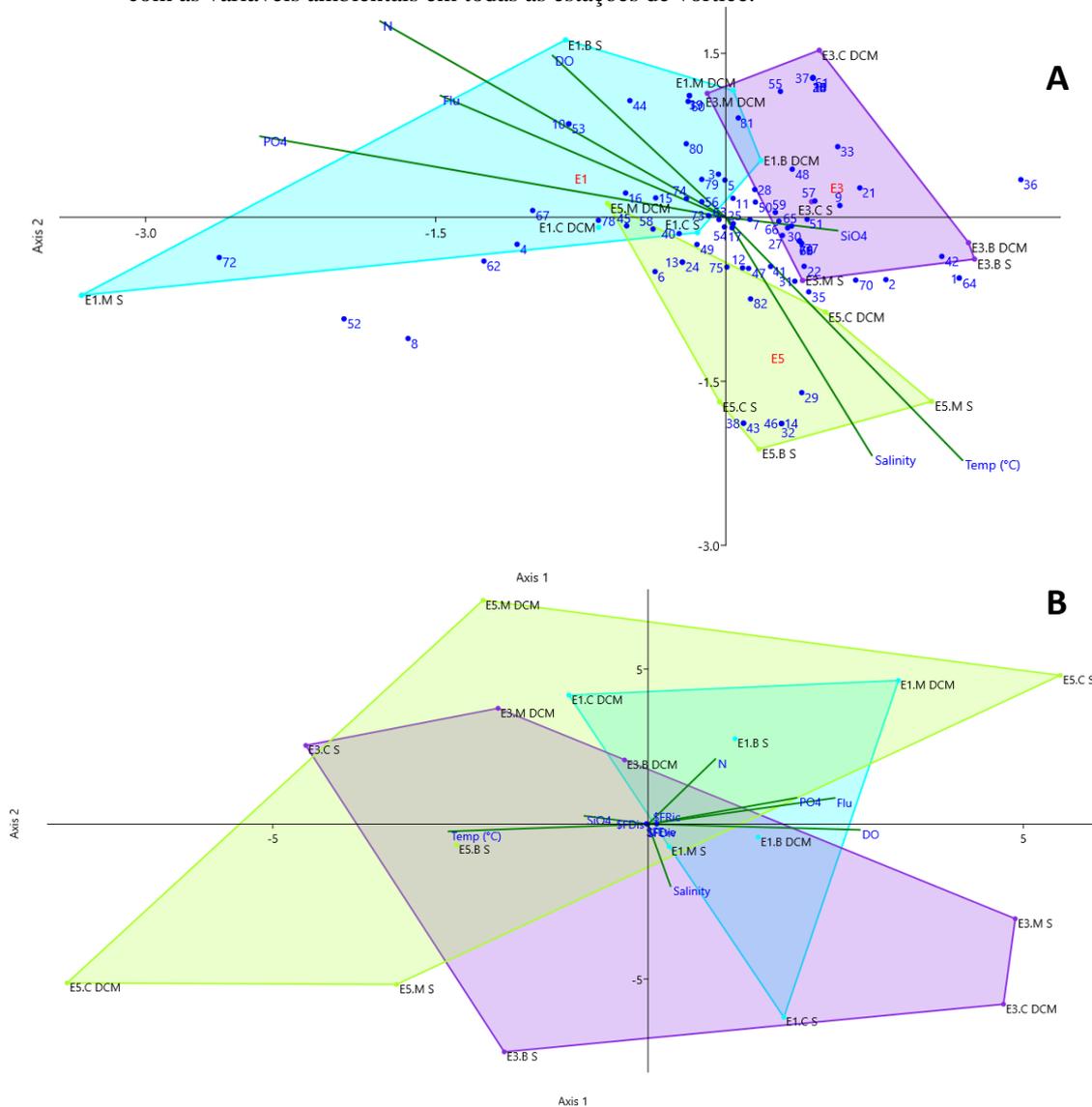
Fonte: O autor, 2020.

Tabela 9 - As unidades taxonômicas foram numeradas conforme usado na CCA em comparação com as variáveis ambientais (Figura 26 A).

Nº	Táxon	Nº	Táxon	Nº	Táxon
1	<i>Amphora</i> sp.	29	<i>Heterocapsa rotundata</i>	56	<i>Prorocentrum cordatum</i>
2	<i>Asteromphalus marylandica</i>	30	<i>Heterocapsa</i> sp.	57	<i>Prorocentrum micans</i>
3	<i>Asteromphalus</i> sp.	31	<i>Heterocapsa triqueta</i>	58	<i>Prorocentrum rostratum</i>
4	<i>Coscinodiscus granii</i>	32	<i>Histioneis dolon</i>	59	<i>Prorocentrum</i> sp.
5	<i>Coscinodiscus</i> sp.	33	<i>Histioneis hyalina</i>	60	<i>Prorocentrum triestinum</i>
6	<i>Diploneis</i> sp.	34	<i>Histoneis karstenii</i>	61	<i>Protoceratium reticulatum</i>
7	<i>Naviculaceae</i>	35	<i>Histioneis</i> sp.	62	<i>Protoperidinium</i> sp.
8	<i>Nitzschia longissima</i>	36	<i>Noctiluca</i>	63	<i>Protoperidinium steinii</i>
9	<i>Nitzschia</i> sp.	37	<i>Ornithocercus</i> sp.	64	<i>Pyrocystis hamulus</i>
10	<i>Plagiogramma</i> sp.	38	<i>Oxytoxum crassum</i>	65	<i>Pyrocystis lunula</i>
11	<i>Plaktoniella sol</i>	39	<i>Oxytoxum curvatum</i>	66	<i>Scrippsiella</i> sp.
12	<i>Pseudo-nitzschia</i> sp.	40	<i>Oxytoxum elegans</i>	67	<i>Scrippsiella spinifera</i>
13	<i>Rhizosolenia setigera</i>	41	<i>Oxytoxum globosum</i>	68	<i>Scrippsiella trochoidea</i>
14	<i>Synedra</i> sp.	42	<i>Oxytoxum laticeps</i>	69	<i>Tripes arietinum</i>
15	<i>Thalassionema</i> sp.	43	<i>Oxytoxum longum</i>	70	<i>Tripes declinatum</i>
16	<i>Triceratium</i> sp.	44	<i>Oxytoxum milneri</i>	71	<i>Tripes euarcuatum</i>
17	<i>Alexandrium</i> sp.	45	<i>Oxytoxum obliquum</i>	72	<i>Tripes limulus</i>
18	<i>Amphidinium sphenoides</i>	46	<i>Oxytoxum sceptrum</i>	73	<i>Tripes lineatus</i>
19	<i>Amphisolenia globifera</i>	47	<i>Oxytoxum scolopax</i>	74	<i>Tripes pentagonus</i>
20	<i>Corythodinium</i> sp.	48	<i>Oxytoxum</i> sp.	75	<i>Tripes setaceum</i>
21	<i>Dinophysis acuminata</i>	49	<i>Phalacroma rotundatum</i>	76	<i>Tripes</i> sp.
22	<i>Dinophysis</i> sp.	50	<i>Phalacroma</i> sp.	77	<i>Tripes teres</i>
23	<i>Diplopsalis</i> sp.	51	<i>Podolampas palmipes</i>	78	<i>Dictyocha fibula</i>
24	<i>Gymnodinium lyra</i>	52	<i>Podolampas spinifera</i>	79	<i>Dictyocha</i> sp.
25	<i>Gymnodinium</i> sp.	53	<i>Polykrikos schwartzii</i>	80	<i>Pterosperma</i> sp.
26	<i>Gyrodinium fusiforme</i>	54	<i>Polykrikos</i> sp.	81	<i>Anabaena</i> sp.
27	<i>Gyrodinium spirale</i>	55	<i>Prorocentrum compressum</i>	82	<i>Trichodesmium</i> sp.
28	<i>Gyrodinium</i> sp.				

Fonte: O autor, 2020.

Figura 26 - Análise de correspondência canônica (CCA) do microplâncton comparando a densidade (células.L⁻¹) (A) - as espécies foram numeradas e estão expressas na Tabela 9; e índices de traços funcionais (B) com as variáveis ambientais em todas as estações de vórtice.



Legenda: (Salinidade, Temp (° C) - temperatura, Flu - fluorescência, N – compostos nitrogenados (NO₂⁻ + NO₃⁻), PO₄³⁻ fosfato, SiO₄⁴⁻ - silicato e DO - oxigênio dissolvido)

Fonte: O autor, 2020.

6.4 Discussão

As águas oligotróficas do giro subtropical do Atlântico Sul são relativamente bem estudadas no aspecto ecológico (por exemplo, LEE & WILLIAMS, 2000; OSCHLIES, 2002; LEVY, 2003) quando comparadas a retroflexão das Agulhas. Mas não há estudos que focam na diversidade funcional do microplâncton ainda. Este estudo avalia os vórtices das Agulhas

observados durante o cruzeiro FORSA no Oceano Atlântico Sul, em relação à diversidade funcional do microplâncton presente em vórtices de diferentes tempos de formação (idades) e intensidade (vorticidade).

Observou-se um decaimento de vorticidade evidente nos vórtices das Agulhas para o oeste em relação à anomalia do nível do mar (SLA), também observado e descrito em outras publicações realizadas sobre o mesmo conjunto de dados (CARVALHO *et al.*, 2019; ORSELLI *et al.*, 2019). Cada vórtice provou ser diferente, com diferentes características físicas e químicas e diferentes espécies encontradas, E1 foi o mais divergente, que é o vórtice mais jovem com a maior vorticidade, elevadas concentrações de nutrientes e densidade de organismos, e o único com a água modal STMW¹⁴, demonstrando o entranhamento de ACAS na zona eufótica. Em Orselli *et al.* (2019) os autores representaram em um vídeo a formação dos vórtices deste estudo e é possível observar a formação do E1 iniciada com uma alta SLA. Carvalho *et al.* (2019) sugerem que o E1 localizado na bacia oriental do Oceano Atlântico Sul, representou uma estrutura mais jovem e mais intensa, revelando uma comunidade fitoplanctônica mais diversa em comparação ao E3 e E5.

Os outros vórtices E3 e E5 que eram semelhantes em relação às características físico-químicas e ecológicas e quase idênticos nas estratégias funcionais do microplâncton demonstraram que, embora as espécies fossem diferentes, a estratégia nutricional usada por eles era a mesma. Outro ponto observado foi que os vórtices mais velhos não diferiram da estação de controle, demonstrando que enquanto os vórtices derivaram foram misturando características para a água circundante, uma vez que estes vórtices já haviam passado pela cordilheira de Walvis e interagiram com esta feição geomorfológica, perdendo força. Segundo Schouten *et al.* (2000) vórtices das Agulhas normalmente atravessam a Walvis nas suas partes mais profundas e depois de cruzarem apresentam velocidades translacionais inferiores.

A possibilidade de mudanças sazonais é excluída, uma vez que Machu e Garçon (2001) sugeriram, com base em dados hidrográficos *in situ*, que não houve variações sazonais significativas na intensidade média do fluxo da Corrente de Agulhas a montante. Mas Matano *et al.* (1998) concluíram que variações sazonais ocorrem na região de retroflexão de Agulhas e estão relacionadas às interações locais da Corrente com a força do vento e a topografia do fundo. Biastoch *et al.* (1999) mostraram que a contribuição das Águas Tropicais de Superfície para as águas da Corrente de Agulhas influencia a variabilidade do volume da Corrente de Agulhas (via Canal de Moçambique).

Em Villar *et al.* (2015) a coluna d'água superior do vórtice mais jovem analisado mostrou uma alta concentração de nitrito, sugerindo que, à medida que os vórtices das Agulhas prosseguem para o oeste na Bacia do Cabo, a mistura profunda e vigorosa de suas águas fracamente estratificadas pode ter trazido nitrato e estimulado o florescimento de fitoplâncton. A proliferação do fitoplâncton gerou nitrito de superfície, que persistiu porque o fitoplâncton era limitado pela luz em profundidade e porque a nitrificação foi suprimida pela luz na superfície. Carvalho *et al.* (2019), ao analisar pigmentos por HPLC, sugerem que perturbações na coluna d'água associadas à passagem de E1 resultaram em uma mistura mais forte e profunda (até 200 m) na camada superficial, contribuindo para o entranhamento de nitrogênio e fosfato e uma biomassa fitoplanctônica relativamente alta em relação à estação de controle.

Normalmente, o material orgânico lábil é exportado como partículas afundadas ou reciclado, sustentando a produção heterotrófica de amônio que seria consumida por autotróficos na zona eufótica. O nitrito remanescente, afinal oxidado em nitrato, foi observado por Villar *et al.* (2015) pois pode permanecer evidente na superfície na anomalia de nitrito do vórtice jovem. Normalmente vórtices anticiclônicos tem uma diminuição de nutrientes por conta da subsidência, mas esta situação difere em E1 podendo ter sido promovida por ressurgência pelo vento no bombeamento de Ekman (MARTIN & RICHARDS, 2001).

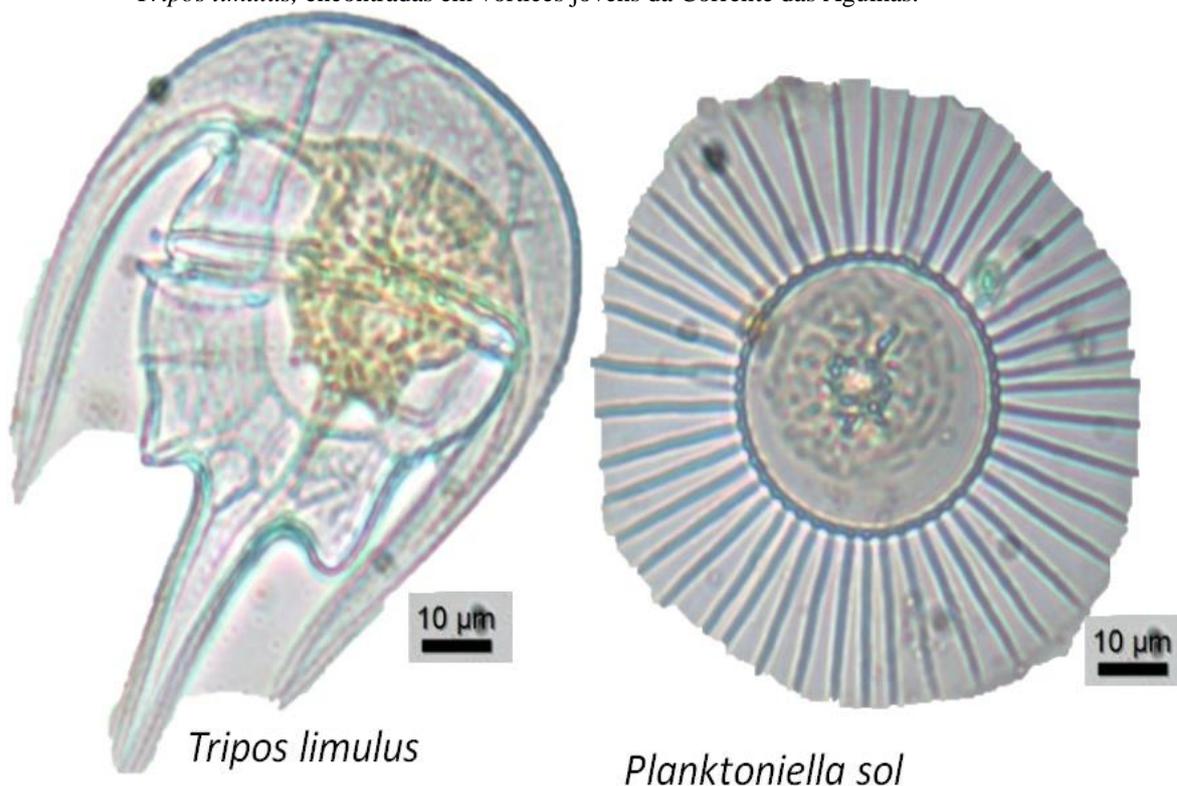
6.4.1 Transporte de espécies do Oceano Índico para o Oceano Atlântico

No estudo de Schluter *et al.* (2011) no Oceano Índico o fitoplâncton foi representado principalmente por diatomáceas penadas e dinoflagelados de trofia desconhecida. Os dinoflagelados de traço autotrófico constituíram uma biomassa insignificante, exceto onde foram observadas espécies dos gêneros *Gonyaulax*, *Heterocapsa*, *Prorocentrum* e *Torodinium*. Nas medições por HPLC com o mesmo conjunto de observações deste estudo (CARVALHO *et al.*, 2019), as haptofíceas e as pelagofíceas foram apontadas como os organismos mais abundantes dentre os eucariotos, de fato, os fitoflagelados foram dominantes, sobretudo na fração nanoplanctônica (capítulo 2 do presente estudo). O predomínio de cianobactérias, como também indicado pelas análises pigmentares (CARVALHO *et al.*, 2019) ocorreu na fração picoplanctônica. Quanto ao microplâncton Froneman *et al.* (1998) identificaram a dominância do gênero *Chaetoceros* em suas análises entre Cape Town e Prince Edwards, destacando

Chaetoceros peruvianus, e outros: *Pseudoeunotia doliolus*, *Rhizosolenia stolterfothii*, *Cylindrotheca closterium*, *Nitzschia* spp.; *Thalassiosira* spp e *Thalassiothrix* spp. Os autores não identificaram tendências sazonais na composição das espécies ou no zoneamento biogeográfico. Froneman *et al.* (1995) concluíram que a distribuição de diatomáceas na Corrente das Agulhas está associada à disponibilidade de sílica, que por sua vez interfere na distribuição do zooplâncton. Além disso, os autores reiteraram que a dependência de silicato e a correlação de fosfato e temperatura com a abundância de microplâncton referem-se às espécies *Chaetoceros* spp. e *Thalassiosira* spp. Neste estudo as únicas diatomáceas que estiveram ligadas a silicato na CCA foram: *Asteromphalus marylandica* e *Nitzschia* sp. e ao vórtice E3 intermediário e ao fosfato *Coscinodiscus granii* e *Nitzschia longissima* associadas ao vórtice E1 mais jovem.

Villar *et al.* (2015) identificaram, através de análises microscópicas, alguns grupos de plâncton específicos para o vórtice jovem de Agulhas, como *Pseudo-nitzschia* spp. Outras espécies planctônicas potencialmente circunstanciais dos vórtices das Agulhas jovens incluíram a diatomácea *Corethron pennatum* e o dinoflagelado *Tripos limulus*. No Oceano Índico, nas proximidades da Corrente das Agulhas, o gênero *Chaetoceros* e *Thalassiosira* spp. foram os mais abundantes, segundo Lasbleiz *et al.* (2016). Neste estudo, identificou-se *Planktoniella sol*, um indicador da Corrente das Agulhas como observado por Boden *et al.* (1988), no controle de E1 e nas estações centrais e de controle E3, *Tripos limulus* foi encontrado nas estações de meio e centrais E1 (Figura 27). *Pseudo-nitzschia* spp. foi encontrada nas estações centrais de E1 e E5 na profundidade máxima da clorofila (DCM). *Rhizosolenia setigera* foi encontrada em E1 na estação central e no controle, na superfície, como encontrado por Perissinotto (1992) durante os períodos de floração. O silicoflagelado *Dictyocha* spp. foi encontrado em todos os vórtices, com maior densidade no E1. *Thalassiosira* spp. ocorreu principalmente em E1 e E3, como encontrado por Boden *et al.* (1988). Comparando, portanto a estes estudos, sugerimos que a ocorrência de espécies de microplâncton do Oceano Índico mostra que esses organismos são transportados pelos vórtices desde o Oceano Índico para o Oceano Atlântico Sul.

Figura 27 - Fotografia de microscopia óptica de campo claro e contraste de fase das espécies *Planktoniella sol* e *Tripos limulus*, encontradas em vórtices jovens da Corrente das Agulhas.



Fonte: O autor, 2020.

A maioria das espécies deste estudo era de dinoflagelados de diferentes tamanhos, formas e características. O fitoplâncton dominante nas águas superficiais ricas em nutrientes da província africana é composto por flagelados (principalmente dinoflagelados) (BARLOW *et al.*, 2017). Em Carvalho *et al.* (2019) esse grupo não foi destacado, exceto por uma pequena porcentagem encontrada nas superfícies dos três vórtices e os autores atribuem que essa ocorrência às baixas concentrações de nitrato e estes autores não encontraram altas concentrações de peridininina, um biomarcador de dinoflagelados, enquanto fucoxantina e 19-hexanoiloxifucoxantina, também associadas a esse grupo, foram mais abundantes. Barlow *et al.* (2017) também descobriram por meio de análise de pigmento (CHEMTAX) que principalmente dinoflagelados eram o grupo fitoplanctônico dominante nas águas superficiais influenciadas pela ressurgência ricas em nutrientes em um redemoinho ciclônico no setor do Oceano Índico da Corrente das Agulhas. Já Higgins *et al.* (2011) afirmam que as condições ambientais, como a disponibilidade de nitrogênio, afetam a clorofila e outras proporções de pigmentos, levando à imprecisão na estimativa da composição do plâncton ao usar métodos quimiotaxonômicos.

6.4.2 Traços funcionais

Em termos de funcionalidade, o E1 com maior abundância de autótrofos, especialmente no centro, é distinto dos demais centros de vórtices observados. O que também foi descrito por Villar *et al.* (2015), maior produtividade primária no centro dos vórtices mais novos. Dentro e fora dos vórtices também foi possível observar diferenças; em todos os controles havia uma predominância de cianobactérias, que mudou nas estações centrais, onde era possível encontrar mais diatomáceas. O aumento das diatomáceas parece estar associado às concentrações de compostos nitrogenados no DCM. No E5, vórtice mais antigo, observou-se menor abundância do micoplâncton, especialmente autótrofos, e estão associados à mistura de algumas características com o oceano oligotrófico, e a disponibilidade de nutrientes promovidas pelo entranhamento no centro do vórtice pode já não ser mais tão expressiva nos vórtices mais antigos. Após alguns meses de formação, as diferenças dos vórtices na estrutura da comunidade fitoplanctônica tornam-se menos claras (E3 e E5), fato também descrito em outra publicação sobre estas feições de mesoescala (CARVALHO *et al.*, 2019).

A característica ecológica mais importante para o micoplâncton foi o modo de nutrição: mixotrofia, heterotrofia e autotrofia, o que ajuda a separar grandes grupos de diatomáceas e os dinoflagelados. Por outro lado, características como presença de teca, formação de cadeia, flagelo, vacúolos e cistos de resistência também ajudaram na separação de grupos funcionais. Um importante modo trófico entre protistas planctônicos (dinoflagelados) no oceano global é a mixotrofia: a combinação de fagotrofia e autotrofia em uma célula individual (MITRA *et al.*, 2014; LELES *et al.*, 2017; STOECKER *et al.*, 2017). Sendo que dinoflagelados mixotróficos associadas com a motilidade tem vantagens, sob condições de baixas concentrações de nutrientes em um oceano oligotrófico (MARGALEF, 1997; LITCHMAN & KLAUSMEIER, 2008; BELLINGER & SIGEE, 2011; ROSELLI *et al.*, 2017; LELES *et al.*, 2018; LIMA *et al.*, 2019).

A diversidade de tamanhos e formas sugere que tamanhos diferentes são selecionados por várias pressões seletivas (LITCHMAN *et al.*, 2009). Embora células autotróficas maiores sejam menos eficientes na aquisição de nutrientes em relação a células menores, várias características podem atenuar as limitações de transporte e absorção (CHISHOLM, 1992). Quando as células nadam ou afundam, a camada limite difusa é distorcida pelo fluxo uniforme ao redor da célula, criando uma parte mais fina na frente. Na água estratificada, células

alongadas, como os dinoflagelados, podem absorver mais nutrientes do que as células esféricas (cianobactérias), devido relação superfície-volume. Nos fluxos de cisalhamento, as células alongadas giram intermitentemente (órbitas de Jeffery), o que pode melhorar o transporte de nutrientes (PAHLOW *et al.*, 1997).

No grupo dos autotróficos, as cianobactérias e as diatomáceas têm a capacidade de formar colônias modificando seu tamanho (formando colônias e filamentos), alterando sua interação com o ambiente e reduzindo a palatabilidade dos *grazers*, reduzindo a sedimentação e favorecendo a migração para profundidades com irradiância e nutrientes (BROOKES & GANF, 2001; BRASIL & HUSZAR, 2011; BARTON *et al.*, 2013).

As espécies da comunidade de micoplâncton mudaram entre os vórtices, mas as estratégias funcionais permaneceram as mesmas, a maioria das espécies era mixotrófica. Quando a mixotrofia é incluída nos modelos de ecossistema como um modo trófico, há efeitos no ciclo biogeoquímico do carbono, incluindo aumento da fixação de carbono, diminuição da perda de carbono orgânico dissolvido e aumento do fluxo vertical de carbono (MITRA *et al.*, 2014).

Estes dados de diversidade funcional do micoplâncton podem se encaixar na teoria neutra, porque as espécies foram mudando em diferentes estações no mesmo vórtice, e em vórtices diferentes, mas as estratégias funcionais persistiram independentes do ambiente, onde as condições eram oligotróficos. A neutralidade pode ocorrer quando as espécies são equivalentes ecológicas (VERGNON *et al.*, 2009). Uma alta riqueza de espécies e baixa diversidade funcional nesse ambiente indicam que a comunidade era composta por espécies funcionalmente semelhantes, uma vez que a diversidade taxonômica nem sempre reflete a DF (VALLINA *et al.* 2017; ROSELLI *et al.*, 2017; LIMA *et al.*, 2019), isso foi destacado pela CCA aplicada aos índices de traços funcionais e as densidades das espécies.

Segundo Caswell (1975), as diferenças entre as espécies têm mais importância ecológica do que a teoria neutra poderia sugerir. Para este autor a neutralidade em si não é suficiente para determinar os mecanismos pelos quais as mudanças em domínio ocorrem em uma comunidade, e interações competitivas podem ter sucesso excluindo para fora um conjunto de espécies; ou condições estáveis podem permitir a invasão da comunidade por novas espécies de fora ou ao redor do espaço. Normalmente, o fitoplâncton marinho dá evidência de não neutralidade, mas isso não implica que a deriva ecológica não seja importante nesses organismos (SCHABHUTTL *et al.*, 2013). Hutchinson (1961) propõem no paradoxo do plâncton, que é complexo para o fitoplâncton coexistir em um ambiente desestruturado, todos competindo pelos

mesmos recursos. A diversidade do fitoplâncton é difícil de explicar apenas pela segregação de nicho, o que sugere que a sobreposição de nicho deve ser alta. Se for esse o caso, a deriva será um fator chave para a abundância (SCHABHUTTL *et al.*, 2013).

Os vórtices de mesoescala foram influenciados pela disponibilidade de nutrientes e pela competição entre as espécies, que acabam favorecendo os mixotróficos e podem interferir na composição da comunidade fitoplanctônica. Em um ambiente oligotrófico como o oceano aberto, onde as fontes de nutrientes são limitadas e há predominância de espécies de dinoflagelados e cianobactérias, a maioria das espécies encontradas foi mixotrófica, o que favoreceu sua existência em um ambiente oligotrófico.

Não houve alteração da riqueza específica e funcional dentro dos vórtices, mas a diversidade de Shannon (H) e a riqueza de Margalef tiveram uma alta correlação de Pearson com a riqueza funcional. Por outro lado, a equitabilidade e a FEve não apresentaram correlação significativa. As alterações nos padrões de estratificação influenciam a dinâmica populacional dos autotróficos devido à necessidade de mistura contínua da coluna d'água, onde as diatomáceas estão principalmente associados a águas mistas, enquanto os dinoflagelados são geralmente encontrados em águas estratificadas e têm sido atribuídos a estágios finais de sucessão (MARGALEF, 1978). A sobreposição de nicho pode ser mais ampla em diatomáceas do que em dinoflagelados (PUEYO, 2006).

A riqueza de espécies e a relação de FRic variaram entre locais com diferentes intensidades de perturbação. Segundo Grime (2001), espécies com características generalistas, tolerantes a perturbações e competitivas poderiam coexistir em habitat perturbados. A mixotrofia é uma vantagem para o plâncton marinho, porque a combinação de estratégias tróficas é simplesmente aditiva e deve ser compensada com quaisquer custos adicionais associados ao generalismo (WARD, 2019). Para as relações entre equitabilidade de espécies e FEve, os padrões não foram tão claros quanto às relações de riqueza de espécies e FRic. Demonstrou-se que comunidades fitoplanctônicas de alta riqueza de espécies e FRic levaram a maior produtividade e eficiência no uso de recursos (CARDINALE, 2011). Schabhutt *et al.* (2013) sugerem que existem dois modelos de distribuição: complementaridade em que a partição e/ou facilitação de recursos entre espécies leva a um maior uso e produtividade de recursos em comunidades mais diversas; e seleção que ocorre quando determinadas espécies em uma mistura se tornam dominantes devido a combinações benéficas de traços. As vantagens da mixotrofia podem ser atribuídas à complementaridade da autotrofia limitada por nutrientes e da heterotrofia limitada por carbono (WARD, 2019).

Modelos indicam que mixotrofia tem o potencial para aumentar o tamanho do organismo significativamente, resultando potencialmente num aumento de produção em níveis superiores com maior eficiência energética, ajudando a reter nutrientes inorgânicos (azoto e fósforo) na coluna d'água superior, e melhorar a transferência de carbono para organismos de maior tamanho (MITRA *et al.*, 2014; WARD & FOLLOWS, 2016). Ward (2019) acredita que em um ambiente limitado tanto por carbono quanto por nutrientes, o modo de nutrição mixotrófica é selecionado como a principal maneira de obter energia, mais do que em ambientes limitados apenas por nutrientes.

Na literatura, vários artigos discutem a consequência da predominância de mixotróficos considerando os ciclos biogeoquímicos de nutrientes e de carbono (MITRA *et al.*, 2014; WARD & FOLLOWS, 2016; WARD, 2019), incluindo as consequências sobre a alça microbiana, considerando que o papel da mixotrofia no funcionamento das redes alimentares ainda não está totalmente esclarecido, devido à falta de uma técnica bem estabelecida para estimar o pastoreio mixotrófico (FERREIRA & CALBET, 2020). Na alça microbiana mixotrófica, as bactérias são consumidas por nanoflagelados mixotróficos e heterotróficos. Os flagelados tornam-se alimento para os ciliados, que além da fagotrofia também usam cloroplastos funcionais adquiridos de suas presas fotossintéticas (STOECKER & LAVRENTYEV, 2018). Quando o suprimento de nutrientes inorgânicos limita a produção primária, a mixotrofia entre o plâncton fotossintético, aprimora a produção primária na base da teia trófica (MITRA *et al.*, 2014). A energia do sol é diretamente transferida para microzooplâncton de tamanho relativamente grande (os ciliados mixotróficos), bem como para diatomáceas e fitoflagelados. Stoecker & Lavrentyev (2018) sugerem que as interações mixotróficas têm o potencial de sustentar temporariamente o mesozooplâncton sob condições de baixa biomassa de fitoplâncton.

As consequências sobre o ciclo do carbono e variações no modo de alimentação que podem ocorrer com as alterações climáticas, continuam a ser um assunto que deve ser mais bem explorado pela comunidade científica (SCHENONE *et al.*, 2020). Nossos resultados sugerem que a mixotrofia pode ser uma característica funcional predominante da comunidade microplanctônica nos vórtices das Agulhas.

6.5 Conclusão

Através dos dados analisados foi possível concluir que os vórtices oceânicos são feições de mesoescala extremamente complexas, que podem introduzir espécies do oceano Índico ou da região dos vórtices para o oceano Atlântico Sul.

Vórtices das Agulhas são anticiclônicos, ou seja, geram subsidência de água, mas devido à vorticidade, a turbulência no centro, bem como o entranhamento de água, favorece a mistura de águas mais ricas em nutrientes e, conseqüentemente, aumento da produtividade primária na porção superficial. Como o Oceano Atlântico é um ambiente oligotrófico, sabe-se que as espécies fitoplancônicas são adaptadas a baixas concentrações de nutrientes. O microplâncton encontrado era composto principalmente por dinoflagelados mixotróficos, adaptado às condições oligotróficas, uma vez que eles podem fazer fotossíntese e fagotrofia; e cianobactérias que devido ao tamanho pequeno e maior razão S:V são capazes de assimilar nutrientes em ambientes oligotróficos.

Embora as espécies tenham mudado entre os vórtices, ocorreram poucas mudanças na estratégia funcional do microplâncton. O que aproxima nossos resultados à teoria da neutralidade de Hubbell, na qual as espécies exercem funções ecológicas semelhantes no ambiente. A ecologia do microplâncton dos vórtices é influenciada diretamente pela mistura de águas mais ricas em nutrientes dentro dos vórtices, associada ao bombeamento de Ekman, causado por ventos em grande escala e estratificação da coluna d'água. Embora as espécies tenham mudado entre os vórtices, os mixotróficos estavam presentes em todas as condições, espécies que vivem em um oceano oligotrófico são mais adaptadas a usar nutrientes e sob condições limitantes a fazer mixotrofia. Foi possível observar que as diferentes estratégias funcionais não estão apenas ligadas à mixotrofia, porque autotróficos como cianobactérias e diatomáceas apareceram em condições de mistura profunda e relacionadas à disponibilidade de silicato e fosfato, mas os dinoflagelados apresentaram formas e tamanhos diferentes, que propiciam motilidade, o que é uma vantagem na zona eufótica e adaptação ao ambiente estratificado.

Em relação à hipótese levantada: A riqueza específica aumenta dentro dos vórtices, mas não é traduzida como riqueza funcional, porque as espécies são equivalentes ecológicas (neutralidade). De fato os vórtices favoreceram a diversidade microplancônica através do aumento da concentração de nutrientes e turbulência, porém, mesmo sendo as espécies

diferentes nas estações e vórtices, a estratégia funcional foi mantida, sendo a mixotrofia a estratégia principal utilizada pelo microplâncton nesse ambiente oligotrófico.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

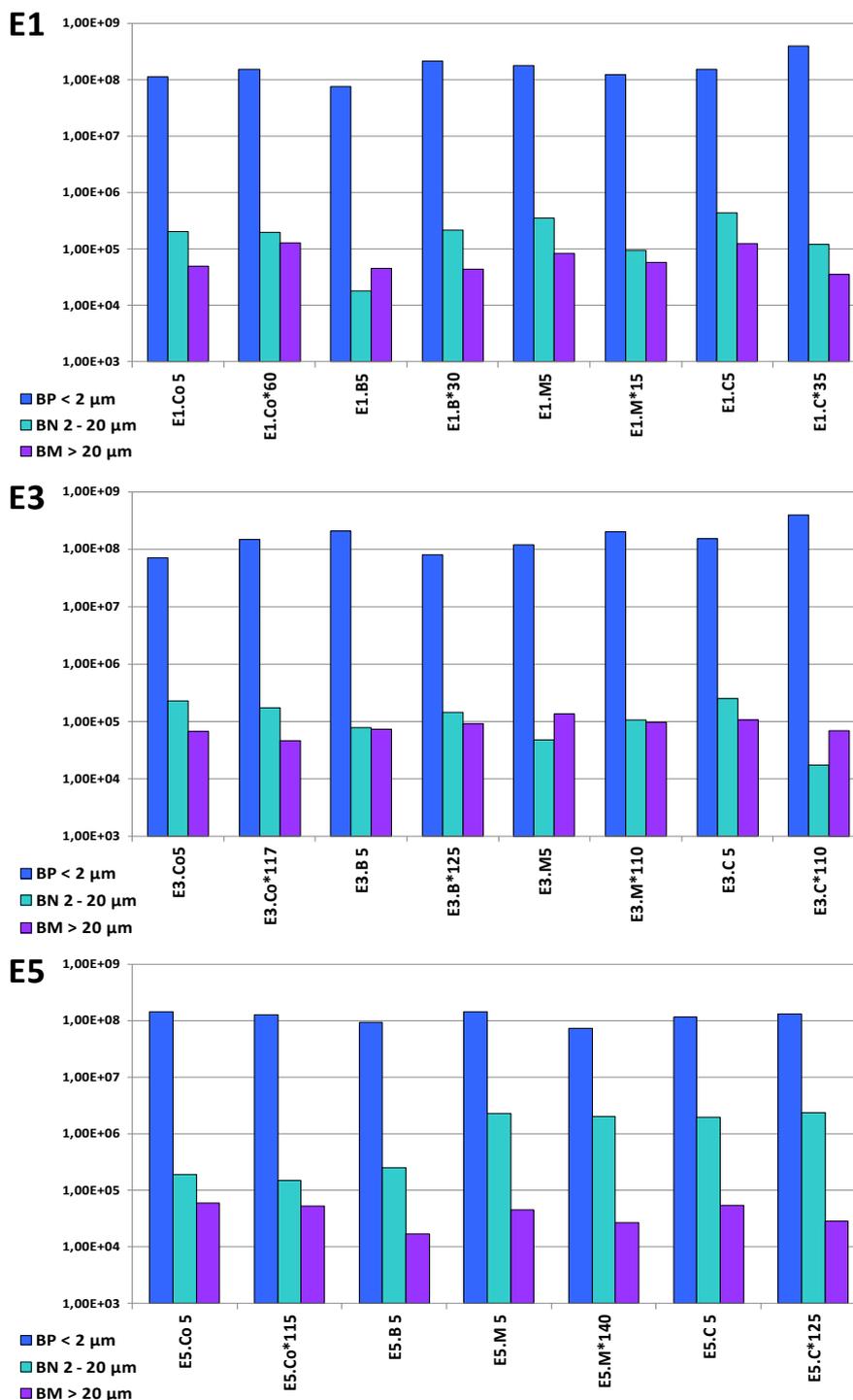
Os vórtices oceânicos de mesoescala são feições onipresentes dos oceanos do mundo. Formam ambientes parcialmente isolados com condições físicas e químicas distintas, capazes de sustentar e transportar comunidades planctônicas. Com o tempo eles trocam quantidades significativas de água e matéria orgânica com as águas circundantes por meio de processos físicos, químicos e biológicos. Os vórtices das Agulhas cruzam diferentes ambientes biogeoquímicos e partem de águas relativamente produtivas perto da costa africana em direção às águas oligotróficas do giro subtropical do Atlântico Sul. Os três vórtices avaliados nesse estudo apresentaram estruturas anticiclônicas bem definidas, apesar dos diferentes tempos de formação, os vórtices das Agulhas seguiram trajetórias para o noroeste durante suas trajetórias no Oceano Atlântico Sul, e uma decadência no SLA em direção ao oeste. No entanto, E1 vórtice mais jovem manteve SLA por um período mais longo do que nos outros vórtices; E3 e E5, eram mais parecidos, com semelhanças físicas, químicas, e ecológicas.

A fim de comparar a importância das frações de tamanho analisadas nos capítulos 1, 2 e 3, aqui apresentamos diagramas conceituais baseados na variação de biomassa (pgC.L^{-1} – Figura 28 e 29) assim como diagramas das densidades do picoplâncton (Figura 30), nanoplâncton (Figura 31) e micropoplâncton (Figura 32).

A biomassa do picoplâncton nos vórtices das Agulhas foi maior que a de nanoplâncton e micropoplâncton; os vórtices mais jovens E1 e E3 tiveram as maiores biomassas de picoplâncton. Já em relação à biomassa de nanoplâncton o E5 teve as maiores biomassas, principalmente no meio e centro do vórtice, e em relação à biomassa do micropoplâncton E1 Co (DCM) e C (Superfície) e E3 M (DCM e Superfície) e E3 C (S) tiveram os maiores valores (Figura 28). Na comparação da somatória das biomassas (pgC.L^{-1}) do plâncton ($0,2 - 200 \mu\text{m}$) é possível observar que o centro dos vórtices E1 e E3 (DCM) foram expressivamente maiores do que nas demais estações amostrais; E1 apresentou as maiores biomassas do plâncton incluindo os diferentes tamanhos, seguido por E3 e em menor biomassa E5, vórtice mais antigo (Figura 29). As estações no DCM nem sempre apresentaram as maiores biomassas, todavia as duas maiores biomassas foram encontradas nessa profundidade. Em E1 e E3 é possível perceber uma tendência de aumento de biomassa no sentido do centro do vórtice em relação aos controles, e o vórtice mais velho E5 apresentou biomassas similares ao controle, o que demonstra que o decréscimo na vorticidade com o passar do tempo faz com que as águas do

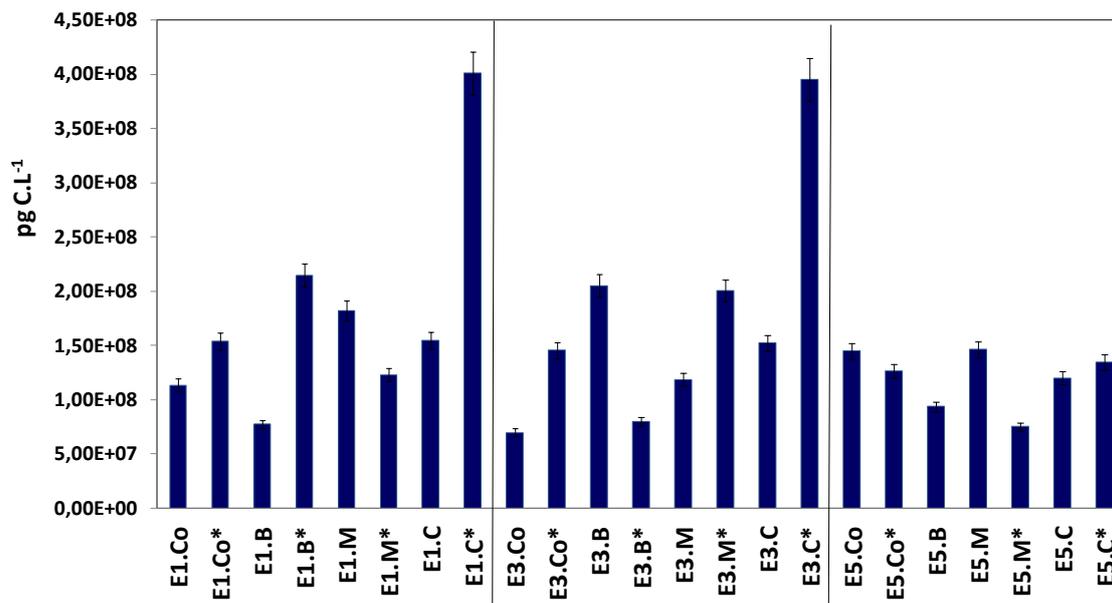
vórtice tenham maiores similaridades com a água circundante. O centro dos vórtices jovens (DCM) favorece a maior biomassa planctônica, por possuir maior vorticidade, turbulência e entranhamento de nutrientes.

Figura 28 - Comparação da biomassa (pgC.L^{-1}) do picoplâncton ($\text{BP} < 2 \mu\text{m}$), nanoplâncton (BN de $2 - 20 \mu\text{m}$), e microplâncton ($\text{BM} > 20 \mu\text{m}$) nos vórtices E1, E3 e E5 em diferentes estações em superfície e DCM (*).



Fonte: O autor, 2020.

Figura 29 - Comparação do somatório das biomassas (pg C.L^{-1}) do plâncton ($0,2 - 200 \mu\text{m}$) nos vórtices E1, E3 e E5 em diferentes estações em superfície e DCM (*).

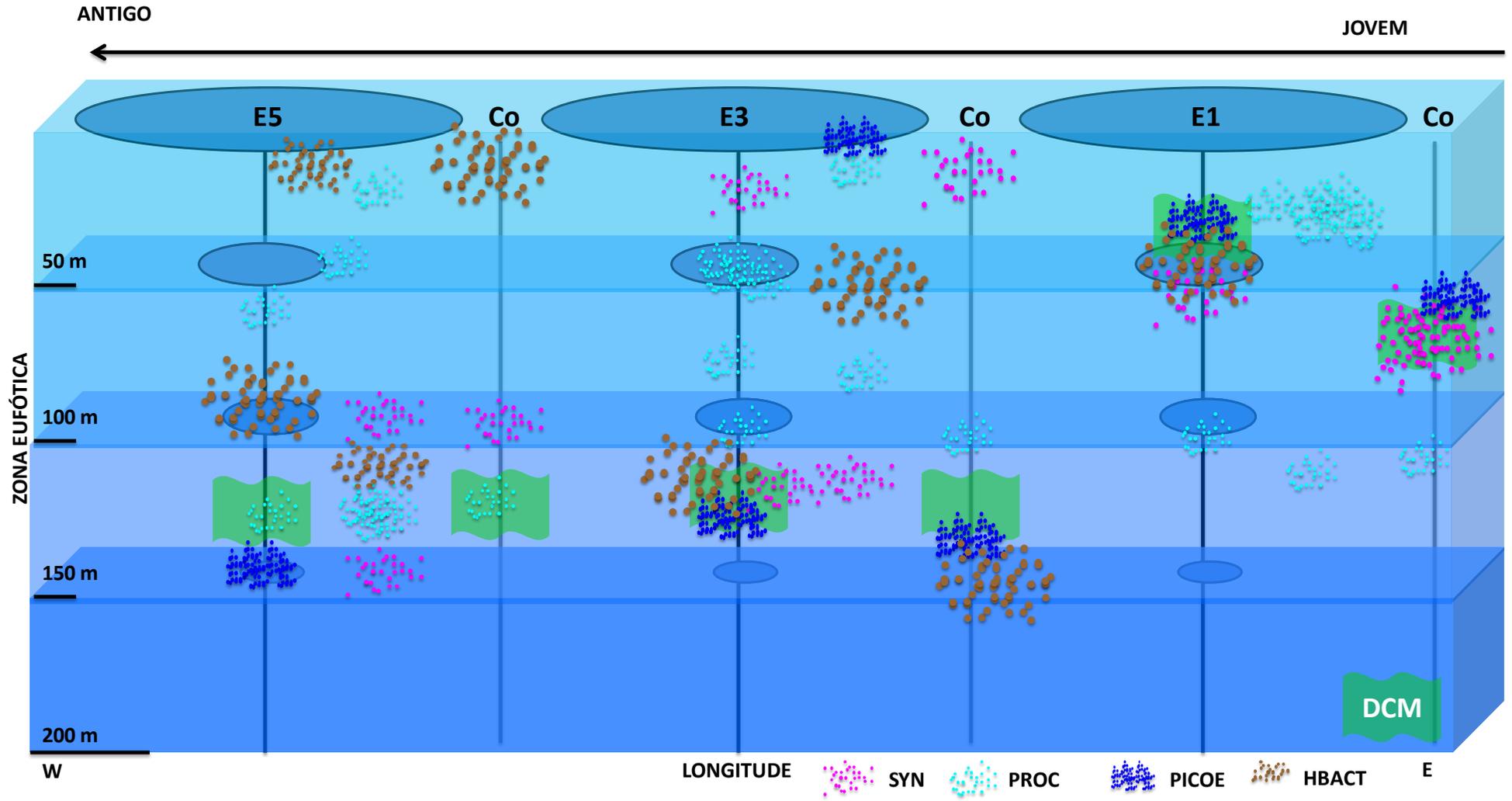


Fonte: O autor, 2020.

A densidade do picoplâncton mudou com o tempo nos vórtices mais antigos que perderam vorticidade e a mistura de nutrientes alterou a comunidade picoplanctônica. As diferentes profundidades de DCM, o predomínio de HBACT no centro dos vórtices e a diferença de densidade de PROC e SYN na coluna d'água estão representadas na figura 30. *Prochlorococcus* foi o fitoplâncton com a mais alta densidade, e *Synechococcus* teve a mais elevada biomassa. Estes dois gêneros demonstraram competição no ambiente dos vórtices, exibindo correlação negativa entre suas densidades. Bactérias heterotróficas foram o grupo com a maior densidade e biomassa em quase todas as estações e profundidades, refletindo que as bactérias têm um papel importante na remineralização da matéria orgânica, principalmente no centro dos vórtices (onde há maior produção de matéria). Os nutrientes, principalmente nitrato e fosfato, mostraram-se importantes na manutenção da densidade e biomassa de *Prochlorococcus*.

O picoplâncton em escala mesoceânica como nos vórtices da Corrente das Agulhas é fortemente influenciado por fatores ambientais, tais como temperatura, salinidade, e profundidade uma vez que estas variáveis estão relacionadas à disponibilidade de nutrientes e a penetração da luz na coluna d'água. O centro dos vórtices demonstrou ser um ambiente que favorece a predominância de bactérias heterotróficas, importantes para a alça microbiana no ambiente oligotrófico.

Figura 30 - Modelo conceitual de distribuição de picoplâncton nos 3 vórtices da Corrente das Agulhas (E1,E3 e E5), dividindo em SYN, PROC, PICOE e HBACT nas profundidades superfície e DCM, do vórtice mais jovem ao mais antigo.

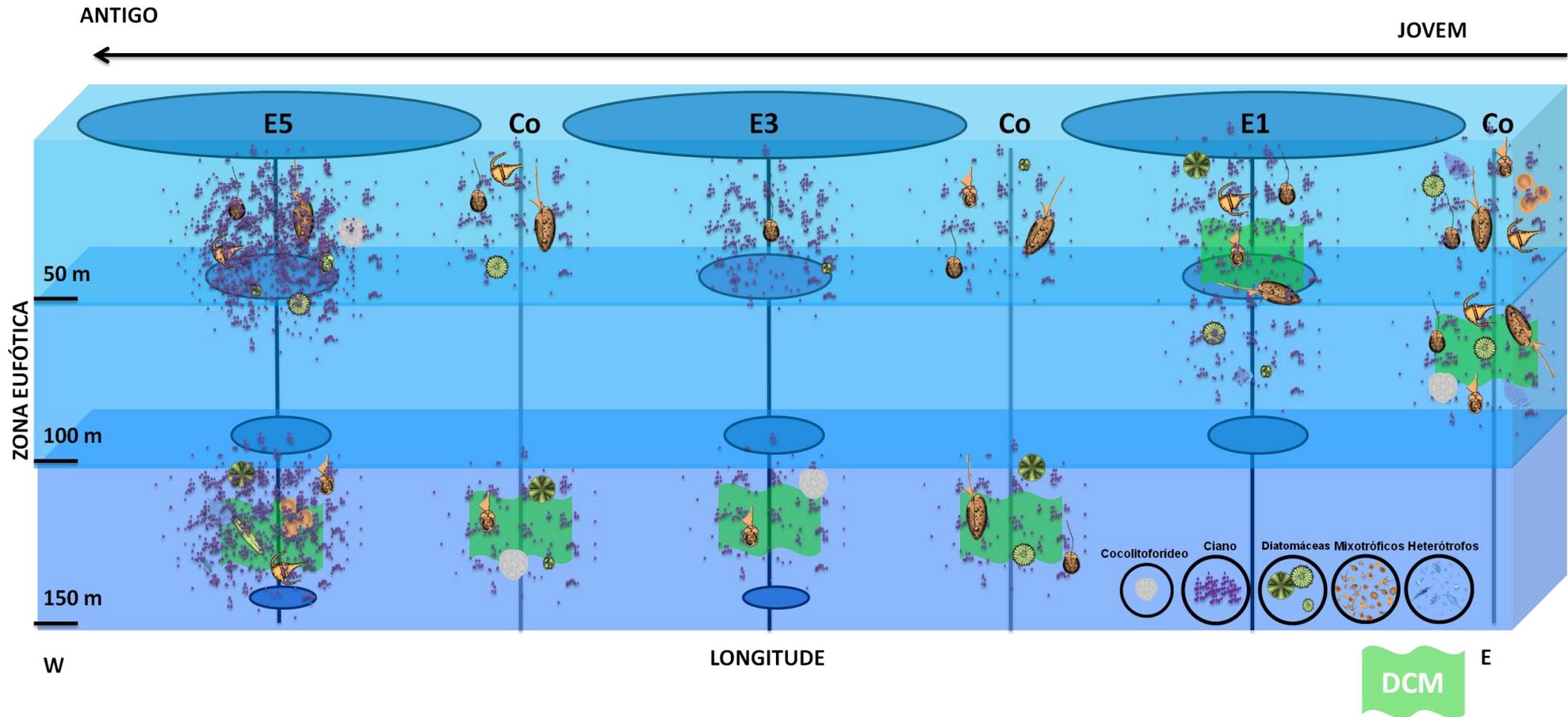


Fonte: O autor, 2020.

As análises de densidade do nanoplâncton demonstraram que os fitoflagelados (haptófitas e pelagofíceas) foram dominantes em vórtices mais jovens, mas as cianobactérias foram dominantes em todas as outras estações sobre os fitoflagelados e dinoflagelados, conforme observado na figura 31 onde há o predomínio de autotróficos, principalmente de cianobactérias em E5 e a presença de mixotróficos nos vórtices mais jovens. A densidade do nanoplâncton foi maior no vórtice mais antigo, principalmente na estação central.

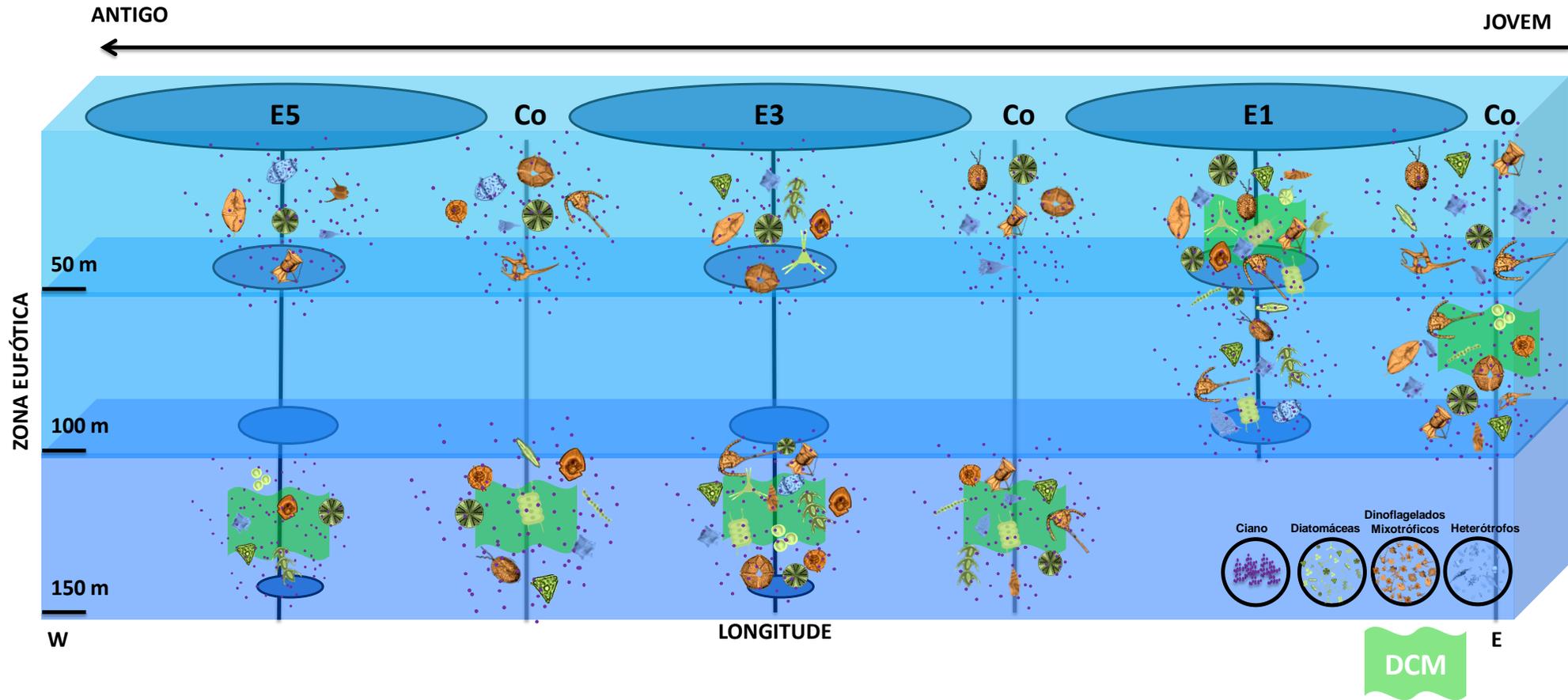
No microplâncton, uma evidente deterioração nos vórtices das Agulhas no sentido oeste foi observada, e cada vórtice provou ser diferente. A diversidade de espécies com predomínio de mixotróficas, sendo esta a estratégia funcional preponderante nos vórtices das Agulhas pode ser observada no resumo gráfico (Figura 32), embora as espécies tivessem mudado entre os vórtices, não houve mudanças na estratégia funcional do microplâncton, uma vez que as espécies desempenham papéis semelhantes, com predomínio de mixotrofia, sobretudo associada à oligotrofia nesse ambiente.

Figura 31 - Modelo conceitual de distribuição de nanoplâncton nos 3 vórtices da Corrente das Agulhas (E1,E3 e E5), dividindo em coccolitofóridos, ciano (cianobactérias), diatomáceas, mixotróficos e heterótrofos nas profundidades superfície e DCM, do vórtice mais jovem ao mais antigo.



Fonte: O autor, 2020.

Figura 32 - Modelo conceitual de distribuição de micoplâncton nos 3 vórtices da Corrente das Agulhas (E1,E3 e E5), dividindo em ciano (cianobactérias), diatomáceas, dinoflagelados mixotróficos e heterótrofos nas profundidades superfície e DCM, do vórtice mais jovem ao mais antigo.

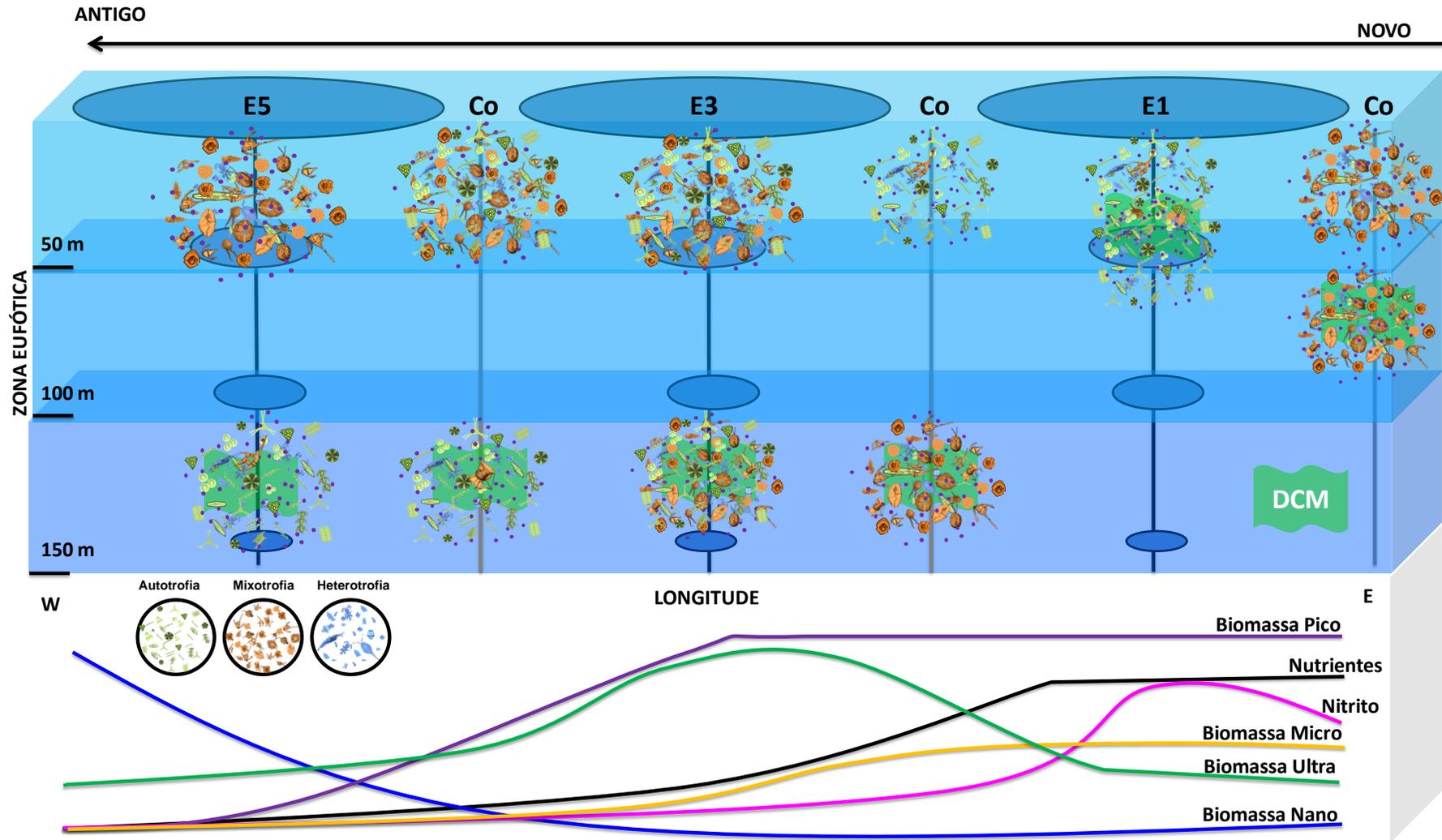


Fonte: O autor, 2020.

A ecologia do plâncton dos vórtices é influenciada diretamente pela mistura de águas mais ricas em nutrientes, associado ao bombeamento de Ekman, causada por ventos em grande escala e estratificação da coluna d'água. Os mixotróficos estavam presentes em todas as condições, espécies que vivem em um oceano oligotrófico são mais adaptadas às baixas concentrações de nutrientes. A aquisição de nitrogênio e fósforo, quando as concentrações de nutrientes dissolvidos são baixas, é uma vantagem potencial da mixotrofia, e quando há muitos nutrientes dissolvidos, a fagotrofia é reduzida ou interrompida. Houve predominância de mixotrofia no microplâncton (dinoflagelados), autotrofia no nanoplâncton (cianobactérias) e heterotrofia no picoplâncton (bactérias heterotróficas) nos vórtices das Agulhas de diferentes idades e intensidade. Um resumo das biomassas dos diferentes tamanhos e das concentrações de nutrientes está expresso na Figura 33; onde foi possível observar que o nitrito foi de extrema importância na densidade e biomassa de cianobactérias e dinoflagelados do microplâncton.

Como a biomassa é particularmente representada por picoplâncton e nanoplâncton, deve haver uma alta eficiência de reciclagem e produção primária sustentada por nutrientes regenerados. Mudanças climáticas e antropogênicas no ecossistema marinho alteram a biogeoquímica do ambiente marinho, ambos eventos podem favorecer a expansão do plâncton mixotrófico, incluindo espécies potencialmente perigosas formadoras de HABs (dominadas por formas mixotróficas).

Figura 33 - Modelo conceitual de distribuição do microplâncton pela trofia nos 3 vórtices da Corrente das Agulhas (E1,E3 e E5), dividindo em auto, mixo e heterotrofia nas profundidades superfície e DCM e na porção inferior um modelo de distribuição das biomassas: picoplâncton, nanoplâncton microplâncton com a distribuição de nutrientes e especificamente nitrito do vórtice mais jovem ao mais antigo.



Fonte: O autor, 2020.

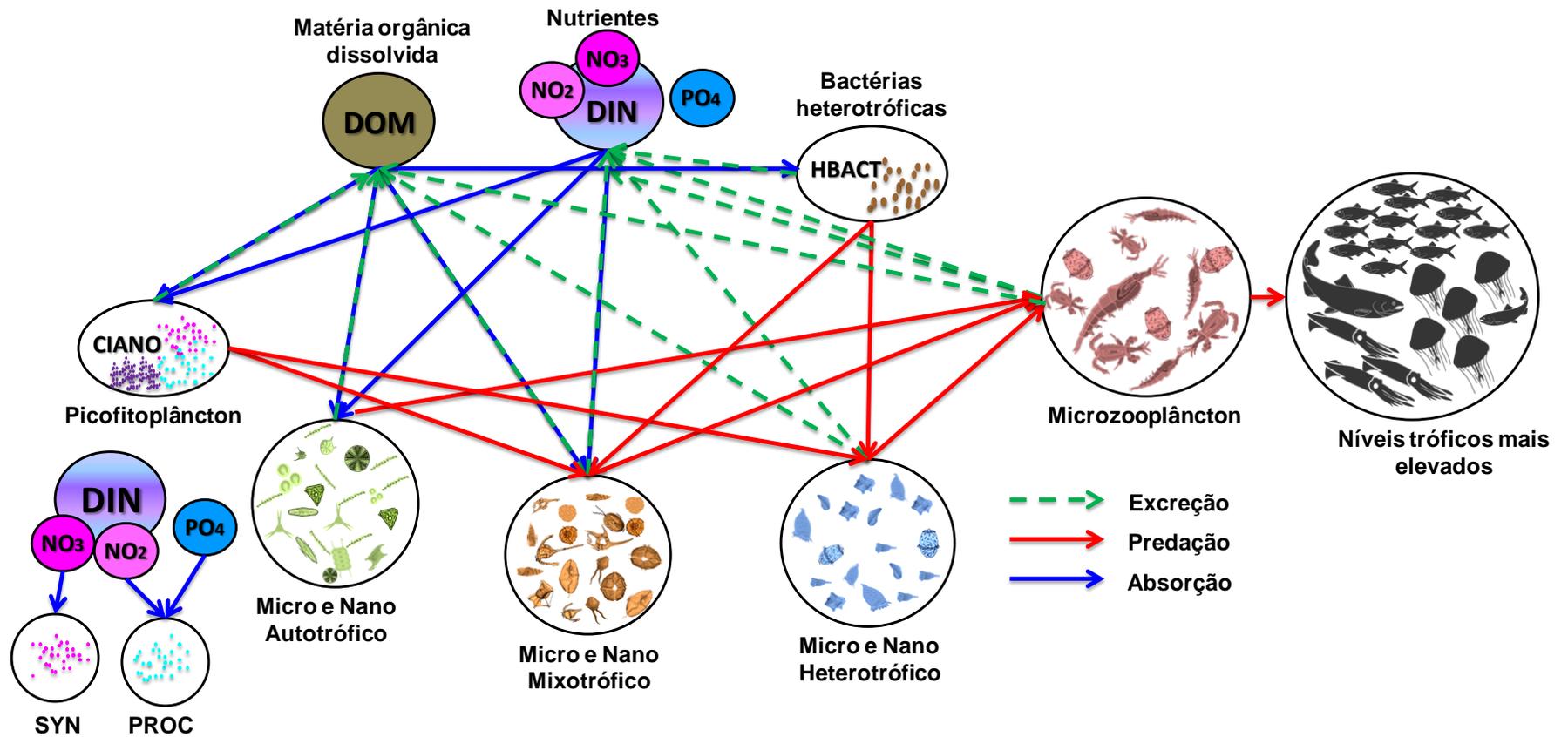
A teia trófica mixotrófica em vórtices da Corrente das Agulhas representada na figura 34 inclui as observações realizadas nesse estudo e observações de DOM e metazooplâncton descritas em Villar *et al.* (2015) para vórtices das Agulhas e conceitos modificados de Michael & Silver (1988), e adaptado de Mitra *et al.* (2014). As bactérias heterotróficas fazem a remineralização de DOM e disponibilização de DIN, sendo rapidamente aproveitado por cianobactérias, principalmente NO_2^- e PO_4^{3-} por PROC e em menor proporção NO_3^- por SYN. e por nanoplâncton e microplâncton autotrófico (diatomáceas) e mixotrófico (fitoflagelados e dinoflagelados).

As relações de predação também estão expressas pelo microplâncton e nanoplâncton heterotrófico (dinoflagelados, ciliados), mixotrófico (dinoflagelados e ciliados, alguns cleptoplastídeos); microzooplâncton e consumidores de níveis tróficos mais elevados; que por sua vez excretam DIN e DOM completando a alça microbiana mixotrófica.

Essa alça é sustentada pela alta representatividade das bactérias heterotróficas que remineralizam rapidamente a matéria orgânica, as cianobactérias PROC e SYN que rapidamente utilizam de forma eficiente o nutriente disponível principalmente nitrito em vórtices jovens, e uma alça que engloba muitas espécies mixotróficas (dinoflagelados, flagelados, haptófitas e ciliados) que são adaptados a viver em um ambiente oligotrófico como o Oceano Atlântico Sul e que em condições de vorticidade, turbulência e aumento da concentração de nutrientes, mesmo que em concentrações baixas são rapidamente absorvidos.

Portanto os vórtices das Agulhas são extremamente complexos e importantes para a biomassa planctônica do Atlântico Sul, como também observado por Villar *et al.* (2015) transferindo águas mais produtivas com espécies típicas do Oceano Índico para o Oceano Atlântico. Estudos futuros que pudessem, de certa forma, acompanhar vórtices em sua trajetória, com coletas em diferentes tempos, auxiliaria no entendimento da evolução dessas feições de mesoescala, para que se possa calcular tempos de perda de vorticidade e até que ponto os vórtices sustentam ou transportam comunidades planctônicas inteiras, bem como se a funcionalidade ecológica dessas comunidades é alterada com o tempo e se há alteração na biomassa planctônica.

Figura 34 - Teia trófica mixotrófica em vórtices da Corrente das Agulhas.



Fonte: O autor, 2020; modificado de MICHAEL & SILVER (1988), e adaptado de MITRA *et al.* (2014) e VILLAR *et al.* (2015).

REFERÊNCIAS

- ADLER, P. B.; HILLERISLAMBERS, J.; LEVINE, J. M. A niche for neutrality. **Ecology Letters**, [S.L.], v. 10, n. 2, p. 95-104, fev. 2007.
- AGNIHOTRI, V. K. *Anabaena flos-aquae*. **Critical Reviews in Environmental Science and Technology**. 44 (18): 1995–2037, 2014.
- AGUSTÍ, S. Viability and niche segregation of *Prochlorococcus* and *Synechococcus* cells across the Central Atlantic Ocean. **Aquatic Microbial Ecology**. vol. 36: 53–59, 2004.
- ÁLVAREZ, E.; LÓPEZ-URRUTIA, Á.; NOGUEIRA, E. Improvement of plankton biovolume estimates derived from image-based automatic sampling devices: application to flowcam. **Journal Of Plankton Research**, [S.L.], v. 34, n. 6, p. 454-469, 16 mar. 2012.
- AMINOT, A.; CHAUSSEPIED, M. **Manuel des Analyses Chimiques en Milieu Marin**. Brest: CNEXO, 1983. 395 p.
- ARENOVSKI, A. L., LIM, E. L., CARON, D. A. Mixotrophic nanoplankton in oligotrophic surface waters of the Sargasso Sea may employ phagotrophy to obtain major nutrients. **Journal Of Plankton Research**, 17, 801–820, 1995. doi: 10.1093/plankt/17.4.80
- AZAM, F.; FENCHEL, T.; FIELD, J. G.; GRAY, J. S.; MEYER-REIL, L. A.; THINGSTAD, F. The Ecological Role of Water-Column Microbes in the Sea. **Marine Ecology Progress Series**, [S.L.], v. 10, p. 257-263, 1983.
- AZAM, F.; MALFATTI, F. Microbial structuring of marine ecosystems. **Nature Reviews Microbiology**, [S.L.], v. 5, n. 10, p. 782-791, out. 2007.
- BARLOW, R.; LAMONT, T.; GIBBERD, M.-J.; AIRS, R.; JACOBS, L.; BRITZ, K. Phytoplankton communities and acclimation in a cyclonic eddy in the southwest Indian Ocean. **Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers**, [S.L.], v. 124, p. 18-30, jun. 2017.
- BARTON, A. D.; PERSHING, A. J.; LITCHMAN, E.; RECORD, N. R.; EDWARDS, K. F.; FINKEL, Z. V.; KIØRBOE, T.; WARD, B. A. The biogeography of marine plankton traits. **Ecology Letters**, [S.L.], v. 16, n. 4, p. 522-534, 30 jan. 2013.
- BEAL, L. M.; RUIJTER, W. P. M. de; BIASTOCH, A.; ZAHN, R. On the role of the Agulhas system in ocean circulation and climate. **Nature**, [S.L.], v. 472, n. 7344, p. 429-436, abr. 2011.
- BEHL, S.; DONVAL, A.; STIBOR, H. The relative importance of species diversity and functional group diversity on carbon uptake in phytoplankton communities. **Limnology And Oceanography**, [S.L.], v. 56, n. 2, p. 683-694, 26 fev. 2011.

BELLINGER, E. G.; SIGEE, D. C. **Freshwater Algae: Identification and Use as Bioindicators**. Chichester: Wiley-Blackwell, 2011. 284 p.

BERGMAN, B.; SANDH, G.; LIN, S.; LARSSON, J.; CARPENTER, E. J. Trichodesmium – a widespread marine cyanobacterium with unusual nitrogen fixation properties. **FEMS Microbiology Reviews**. 37 (3): 286–302, 2013.

BIASTOCH, A.; BÖNING, C. W.; LUTJEHARMS, J. R. E. Agulhas leakage dynamics affects decadal variability in Atlantic overturning circulation. **Nature**, [S.L.], v. 456, n. 7221, p. 489-492, nov. 2008.

BIASTOCH, A.; BÖNING, C. W.; SCHWARZKOPF, F. U.; LUTJEHARMS, J. R. E. Increase in Agulhas leakage due to poleward shift of Southern Hemisphere westerlies. **Nature**, [S.L.], v. 462, n. 7272, p. 495-498, nov. 2009.

BLANCHOT, J.; RODIER, M.; BOUTEILLER, A. L. Effect of El Niño Southern Oscillation events on the distribution and abundance of phytoplankton in the Western Pacific Tropical Ocean along 165°E. **Journal Of Plankton Research**, [S.L.], v. 14, n. 1, p. 137-156, 1992.

BODEN, J. R. E.; DUNCOMBE RAE, C. M.; LUTJEHARMS, J. R. E. The distribution of diatoms of the south-west Indian Ocean surface waters between Cape Town and the Prince Edward Islands archipelago. **South African Journal Of Science**, S.L., v. 10, n. 84, p. 811-818, out. 1988.

BORCARD, D.; LEGENDRE, P.; DRAPEAU, P. Partialling out the Spatial Component of Ecological Variation. **Ecology**, [S.L.], v. 73, n. 3, p. 1045-1055, jun. 1992.

BRASIL, J.; HUSZAR, V. L. de M. O papel dos traços funcionais na ecologia do fitoplâncton continental. **Oecologia Australis**, [S.L.], v. 15, n. 04, p. 799-834, dez. 2011.

BROOKES, J. D.; GANF, G. G. Variations in the buoyancy response of *Microcystis aeruginosa* to nitrogen, phosphorus and light. **Journal Of Plankton Research**, [S.L.], v. 23, n. 12, p. 1399-1411, 1 dez. 2001.

BUITENHUIS, E. T.; LI, W. K. W.; VAULOT, D.; LOMAS, M. W.; LANDRY, M. R.; PARTENSKY, F.; KARL, D. M.; ULLOA, O.; CAMPBELL, L.; JACQUET, S. Picophytoplankton biomass distribution in the global ocean. **Earth System Science Data**, [S.L.], v. 4, n. 1, p. 37-46, 29 ago. 2012.

BURKHOLDER, J., GLIBERT, P., SKELTON, H. Mixotrophy, a Major Mode of Nutrition for Harmful Algal Species in Eutrophic Waters. **Harmful Algae**. 8. 77-93, 2008. 10.1016/j.hal.2008.08.010.

BYRNE, D.A.; GORDON, A.L.; HAXBY, W.F. Agulhas eddies: A synoptic view using Geosat ERM data. **Journal of Physical Oceanography**, v. 25, n. 5, p. 902-917, 1995.

CALBET A.; GARRIDO S.; SAIZ E.; ALCARAZ M.; DUARTE M. Annual zooplankton succession in coastal NW Mediterranean waters: the importance of the smaller size fractions. **Journal Of Plankton Research**, 23, 319–331, 2001.

CAMPBELL, L.; LIU, H.; NOLLA, H. A.; VAULOT, D. Annual variability of phytoplankton and bacteria in the subtropical North Pacific Ocean at Station ALOHA during the 1991–1994 ENSO event. **Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers**, [S.L.], v. 44, n. 2, p. 167-192, fev. 1997.

CAMPBELL, L.; NOLLA, H. A.; VAULOT, D. The importance of *Prochlorococcus* community structure in the central North Pacific Ocean. **Limnology And Oceanography**, [S.L.], v. 39, n. 4, p. 954-961, jun. 1994.

CAMPBELL, L.; VAULOT, D. Photosynthetic picoplankton community structure in the subtropical North Pacific Ocean near Hawaii (station ALOHA). **Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers**, [S.L.], v. 40, n. 10, p. 2043-2060, out. 1993.

CARDINALE, B. J. Biodiversity improves water quality through niche partitioning. **Nature**, [S.L.], v. 472, n. 7341, p. 86-89, abr. 2011.

CARVALHO, A. C. O.; MENDES, C. R. B.; KERR, R.; AZEVEDO, J. L. L. de; GALDINO, F.; TAVANO, V. M. The impact of mesoscale eddies on the phytoplankton community in the South Atlantic Ocean: HPLC-chemtax approach. **Marine Environmental Research**, [S.L.], v. 144, p. 154-165, fev. 2019.

CASWELL, H. Community Structure: a neutral model analysis. **Ecological Monographs**, [S.L.], v. 46, n. 3, p. 327-354, fev. 1976.

CERMENO, P.; FALKOWSKI, P. G. Controls on Diatom Biogeography in the Ocean. **Science**, [S.L.], v. 325, n. 5947, p. 1539-1541, 17 set. 2009.

CHABHÜTTL, S.; HINGSAMER, P.; WEIGELHOFER, G.; HEIN, T.; WEIGERT, A.; STRIEBEL, M. Temperature and species richness effects in phytoplankton communities. **Oecologia**, [S.L.], v. 171, n. 2, p. 527-536, 1 ago. 2012.

CHANG, Y.L., MIYAZAWA, Y., OEY, L.Y., KODAIRA, T., HUANG, S. The formation processes of phytoplankton growth and decline in mesoscale eddies in the western North Pacific Ocean. **Journal Geophysical Research Ocean**. 122, 4444–4455, 2017. <https://doi.org/10.1002/2017JC012722>.

CHARPY, L., BLANCHOT, L. Photosynthetic picoplankton in French Polynesia atoll lagoon: Estimation of taxa contribution to biomass and production by flow cytometry. **Marine Ecology Progress Ser.**, 162, 57-70. 1998.

CHEN, Y.L.L., CHEN, H.Y., LIN, I.I., LEE, M.A., CHANG, J. Effects of cold eddy on phytoplankton production and assemblages in Luzon strait bordering the South China Sea. **Journal Oceanographic**. 63, 671–683, 2007. <https://doi.org/10.1007/s10872-007-0059-9>.

CHISHOLM, S. W. Phytoplankton Size. In: FALKOWSKI, P. G.; WOODHEAD, A. D.; VIVIRITO, K. **Primary Productivity and Biogeochemical Cycles in the Sea**. Boston: Springer, 1992. p. 213-237.

CIOTTI, Á., LEWIS, M. R., CULLEN, J. J. Assessment of the relationships between dominant cell size in natural phytoplankton communities and the spectral shape of the

absorption coefficient, **Limnology and Oceanography**, 2, 2002. doi: 10.4319/lo.2002.47.2.0404.

COLYER, C. L.; KINKADE, C. S.; VISKARI, P. J.; LANDERS, J. P. Analysis of cyanobacterial pigments and proteins by electrophoretic and chromatographic methods. **Analytical and Bioanalytical Chemistry**. 382 (3): 559–569, 2005.

CONDIE, S.; CONDIE, R. Retention of plankton within ocean eddies. **Global Ecology And Biogeography**, [S.L.], v. 25, n. 10, p. 1264-1277, 22 jun. 2016.

CORNWELL, W. K.; SCHWILK, D. W.; ACKERLY, D. D. A trait-based test for habitat filtering: convex hull volume. **Ecology**, [S.L.], v. 87, n. 6, p. 1465-1471, jun. 2006.

CRISMAN, T. L.; SCHEUERMAN, P.; BIENERT, R. W.; BEAVER, J. R.; BAYS, J. S. A preliminary characterization of bacterioplankton seasonality in subtropical Florida lakes. **Sil Proceedings**, 1922-2010, [S.L.], v. 22, n. 1, p. 620-626, jul. 1984.

CRUZ, B. N.; NEUER, S. Heterotrophic Bacteria Enhance the Aggregation of the Marine Picocyanobacteria *Prochlorococcus* and *Synechococcus*. **Frontiers in Microbiology**, [S.L.], v. 10, p. 1-11, 13 ago. 2019.

DAVIES, C. H.; COUGHLAN, A.; HALLEGRAEFF, G.; AJANI, P.; ARMBRECHT, L.; ATKINS, N.; BONHAM, P.; BRETT, S.; BRINKMAN, R.; BURFORD, M. A database of marine phytoplankton abundance, biomass and species composition in Australian waters. **Scientific Data**, [S.L.], v. 3, n. 1, p. 1-9, 21 jun. 2016.

DE VARGAS, C.; AUDIC, S.; HENRY, N.; DECELLE, J.; MAHÉ, F.; LOGARES, R.; LARA, E.; BERNEY, C.; LE BESCOT, N.; PROBERT, I.; CARMICHAEL, M.; POULAIN, J.; ROMAC, S.; COLIN, S.; AURY, J.; BITTNER, L.; CHAFFRON, S.; DUNTHORN, M.; ENGELN, S.; KARSENTI, E. Ocean plankton. Eukaryotic plankton diversity in the sunlit ocean. **Science**. 171314, 2015.

DENCAUSSE, G.; ARHAN, M.; SPEICH, S. Spatio-temporal characteristics of the Agulhas Current retroflection. **Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers**, [S.L.], v. 57, n. 11, p. 1392-1405, nov. 2010.

DONEY, S., FABRY, V, FEELY, R., KLEYPAS, J. Ocean Acidification: the Other CO₂ Problem. **Annual review of marine science**. 1. 169-92, 2009. 10.1146/annurev.marine.010908.163834.

DUNCOMBE RAE, C. M. Agulhas retroflection rings in the South Atlantic Ocean: an overview. **South African Journal Of Marine Science**, [S.L.], v. 11, n. 1, p. 327-344, dez. 1991.

EDLER, R. J. Cephalometric Parameters in Hypopituitary Patients. **British Journal Of Orthodontics**, [S.L.], v. 6, n. 1, p. 19-22, jan. 1979.

EDWARDS, R.T.; MEYER, J.L. Production and turnover of planktonic bacteria in two Southl'astern blackwater rivers. **Appl. environ. Microbiol.** 52: 1317-1323, 1986.

- EDWARDS, K. F. Mixotrophy in nanoflagellates across environmental gradients in the ocean. **Proceedings of the National Academy of Sciences Mar**, 116 (13) 6211-6220, 2019.
- ELLWOOD, M. J.; LAW, C. S.; HALL, J.; WOODWARD, E. M. S.; STRZEPEK, R.; KUPARINEN, J.; THOMPSON, K.; PICKMERE, S.; SUTTON, P.; BOYD, P. W. Relationships between nutrient stocks and inventories and phytoplankton physiological status along an oligotrophic meridional transect in the Tasman Sea. **Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers**, [S.L.], v. 72, p. 102-120, fev. 2013.
- EMERY, W.J. Water types And water masses. **Encyclopedia of Ocean Sciences**: 3179-3187. doi:10.1006/rwos.2001.0108, 2001.
- EMERY, W.J.; MEINCKE, J. Global water masses: summary and review. **Oceanologica Acta**. 9 (4): 383-391, 1986.
- FALKOWSKI, P. G.; FENCHEL, T.; DELONG, E. F. The Microbial Engines That Drive Earth's Biogeochemical Cycles. **Science**, [S.L.], v. 320, n. 5879, p. 1034-1039, 23 maio 2008.
- FERREIRA, G. D.; CALBET, A. Caveats on the use of rotenone to estimate mixotrophic grazing in the oceans. **Scientific Reports**, [S.L.], v. 10, n. 1, 3899, 3 mar. 2020.
- FERRIER-PAGES, C.; RASSOULZADEGAN, F. Seasonal impact of the microzooplankton on pico-and nanoplankton growth rates in the northwest Mediterranean Sea. **Marine Ecology Progress Series**, [S.L.], v. 108, p. 283-294, 1994.
- FERRIS, M. J.; PALENIK, B. Niche adaptation in ocean cyanobacteria. **Nature**, [S.L.], v. 396, n. 6708, p. 226-228, nov. 1998.
- FIGUEIRAS, F. G.; ARBONES, B.; CASTRO, C. G.; FROJÁN, M.; TEIXEIRA, I. G. About Pigmented Nanoflagellates and the Importance of Mixotrophy in a Coastal Upwelling System. **Frontiers in Marine Science**. V.7, p. 144, 2020.
- FINKEL, Z. V., MATHESON, K. A., REGAN, K. S.; IRWIN, A. J. Genotypic and phenotypic variation in diatom silicification under paleo-oceanographic conditions. **Geobiology**, 8: 433-445, 2010.
- FLOMBAUM, P.; GALLEGOS, J.L.; GORDILLO, R.A.; RINCON, J.; ZABALA, L.L.; JIAO, N. Present and future global distributions of the marine Cyanobacteria *Prochlorococcus* and *Synechococcus*. **Proc Natl Acad Sci USA** 110 p.9824–9829, 2013.
- FLYNN, K. J., STOECKER, D. K., MITRA, A., RAVEN, J. A., GLIBERT, P. M., HANSEN, P. J., GRANÉLI, E., AND BURKHOLDER, J. M.: A case of mistaken identification: the importance of mixotrophy and the clarification of plankton functional-classification, **Journal Of Plankton Research**, 35, 3–11, 2013.
- FONSECA, B. M.; FERRAGUT, C.; TUCCI, A.; CROSSETTI, L. O.; FERRARI, F.; BICUDO, D. de C.; SANT'ANNA, C. L.; BICUDO, C. E. de M. Biovolume de cianobactérias e algas de reservatórios tropicais do Brasil com diferentes estados tróficos. **Hoehnea**, [S.L.], v. 41, n. 1, p. 9-30, mar. 2014.

FRONEMAN, P. W.; MCQUAID, C. D.; PERISSINOTTO, R. Biogeographic structure of the microphytoplankton assemblages of the south Atlantic and Southern Ocean during austral summer. **Journal Of Plankton Research**, [S.L.], v. 17, n. 9, p. 1791-1802, 1995.

FRONEMAN, P. W.; PARKHOMOV, E. A.; MEATON, V. Surface distribution of microphytoplankton of the south-west Indian Ocean along a repeat transect between Cape Town and the Prince Edward Islands. **South African Journal Of Science**, [S.L.], v. 94, n. 3, p. 124-129, mar. 1998.

GANOPOLSKI, A. Ocean Currents and Their Role in the Biosphere. **Global Ecology**, p. 298, 2010.

GARZOLI, S.L.; RICHARDSON, P.L.; DUNCOMBE RAE, C.M., *et al.* Three Agulhas rings observed during the Benguela Current experiment. **Journal of Geophysical Research: Oceans**, v. 104, n. C9, p. 20971-20985, 1999.

GASTON, K. J.; CHOWN, S. L. Neutrality and the niche. **Functional Ecology**, [S.L.], v. 19, n. 1, p. 1-6, fev. 2005.

GAUBE, P., CHELTON, D.B., STRUTTON, P.G., BEHRENFELD, M.J. Satellite observations of chlorophyll, phytoplankton biomass, and Ekman pumping in nonlinear mesoscale eddies. **Journal of Geophysical Research: Oceans**. 118, 6349–6370, 2013. <https://doi.org/10.1002/>

GÉRIKAS-RIBEIRO, C. Pico- and nanoplankton abundance and biomass in the Southwest Atlantic Ocean off Brazil. **Tese de Doutorado** – IO USP, São Paulo, 2016.

GIOVANNONI, S. J.; DELONG, E. F.; SCHMIDT, T. M.; PACE, N. R. Tangential flow filtration and preliminary phylogenetic analysis of marine picoplankton. **Applied And Environmental Microbiology**, [S.L.], v. 56, n. 8, p. 2572-2575, 1990.

GORDON, A.L. *et al.* Thermocline and intermediate water communication between the South Atlantic and Indian Oceans. **Journal of Geophysical Research: Oceans**, v. 97, n. C5, p. 7223-7240, 1992.

GORDON, A.L., LUTJEHARMS, J.R., GRÜNDLINGH, E., MARTEN L. Stratification and circulation at the Agulhas Retroflexion. **Deep Sea Research Part A. Oceanographic Research Papers**, v. 34, n. 4, p. 565-599, 1987.

GORDON, A.L., LUTJEHARMS, J.R., GRÜNDLINGH, E., MARTEN L. Stratification and circulation at the Agulhas Retroflexion. **Deep Sea Research Part A. Oceanographic Research Papers**, v. 34, n. 4, p. 565-599, 1987.

GRADINGER, R., WEISSE, T., PILLEN, T. Significance of picocyanobacteria in the Red Sea and the Gulf of Aden. **Bot. Mar.**, 35, 245-250, 1992.

GRADINGER, R.; LENZ, J. Picocyanobacteria in the high Arctic. **Marine Ecology Progress Series**, S.L., v. 52, n. 1, p. 99-101, fev. 1989.

GRIME, J. P. **Plant Strategies, Vegetation Processes, and Ecosystem Properties**. Chichester: John Wiley & Sons, 2001. 456 p.

GRÜNDLINGH, M.L., PEARCE A.F. Large vortices in the northern Agulhas Current. **Deep Sea Research Part A**. Oceanographic Research Papers, v. 31, n. 9, p. 1149-1156, 1984.

GUERRA, L. A. A.; PAIVA, A. M.; CHASSIGNET, E. P. On the translation of Agulhas rings to the western South Atlantic Ocean. **Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers**, [S.L.], v. 139, p. 104-113, set. 2018.

GUIDI, L.; CHAFFRON, S.; BITTNER, L.; EVEILLARD, D.; LARHLIMI, A.; ROUX, S.; DARZI, Y.; AUDIC, S.; BERLINE, L. Plankton networks driving carbon export in the oligotrophic ocean. **Nature**, [S.L.], v. 532, n. 7600, p. 465-470, 10 fev. 2016.

GUIRY, M.D. & GUIRY, G.M. *AlgaeBase*. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway. <https://www.algaebase.org>; 2020.

HAGSTROM, A.; LARSSON, U. Diel and seasonal variation in growth rates of pelagic bacteria. In: HOBBI, J. E., WIIJLAMS, P. J. (eds) *Heterotrophic activity in the sea*. Plenum Press, New York, 1984, p. 249-262.

HÄLLFORS, G. **Checklist of Baltic Sea Phytoplankton Species (including some heterotrophic protistan groups)**. Helsinki: Baltic Sea Environment Proceedings, 2004. 210 p.

HAMDI, I.; DENIS, M.; BELLAJ-ZOUARI, A.; KHEMAKHEM, H.; HASSEN, M. B.; HAMZA, A.; BARANI, A.; BEZAC, C.; MAALEJ, S. The characterisation and summer distribution of ultraphytoplankton in the Gulf of Gabès (Eastern Mediterranean Sea, Tunisia) by using flow cytometry. **Continental Shelf Research**, [S.L.], v. 93, p. 27-38, fev. 2015.

HANAWA, K., & TALLEY, L. D. Mode waters. **International Geophysics Series**, 77, 373-386, 2001.

HAMMER, Ø.; HARPER, D. A.T.; RYAN, P. D. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. **Paleontologia Electronica**, S.L., v. 1, n. 4, p. 1-9, jun. 2001.

HARTMANN, M.; GOMEZ-PEREIRA, P.; GROB, C.; OSTROWSKI, M.; SCANLAN, D. J.; ZUBKOV, M. V. Efficient CO₂ fixation by surface *Prochlorococcus* in the Atlantic Ocean. **The ISME Journal**, [S.L.], v. 8, n. 11, p. 2280-2289, 24 abr. 2014.

HASLE, G. R.; FRYXELL, G. A. Diatoms: cleaning and mounting for light and electron microscopy. **Transactions Of The American Microscopical Society**, [S.L.], v. 89, n. 4, p. 469, out. 1970.

HAWKINS, P. R.; HOLLIDAY, J.; KATHURIA, A.; BOWLING, L. Change in cyanobacterial biovolume due to preservation by Lugol's Iodine. **Harmful Algae**, [S.L.], v. 4, n. 6, p. 1033-1043, nov. 2005.

HERNÁNDEZ-GUERRA, A.; ESPINO-FALCÓN, E.; VÉLEZ-BELCHÍ, P.; PÉREZ-HERNÁNDEZ, M. D.; MARTÍNEZ-MARRERO, A.; CANA, L. Recirculation of the Canary Current in fall 2014. **Journal Of Marine Systems**, [S.L.], v. 174, p. 25-39, out. 2017.

HESS, W. R.; PARTENSKY, F.; STAAY, G. W. van D.; GARCIA-FERNANDEZ, J. M.; BORNER, T.; VAULOT, D. Coexistence of phycoerythrin and a chlorophyll a/b antenna in a marine prokaryote. **Proceedings Of The National Academy Of Sciences**, [S.L.], v. 93, n. 20, p. 11126-11130, 1 out. 1996.

HEYWOOD, J. L.; ZUBKOV, M. V.; TARRAN, G. A.; FUCHS, B. M.; HOLLIGAN, P. M. Prokaryoplankton standing stocks in oligotrophic gyre and equatorial provinces of the Atlantic Ocean: evaluation of inter-annual variability. **Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography**, [S.L.], v. 53, n. 14-16, p. 1530-1547, jul. 2006.

HIGGINS, H., WRIGHT, S., & SCHLÜTER, L. (2011). Quantitative interpretation of chemotaxonomic pigment data. In S. Roy, C. Llewellyn, E. Egeland, & G. Johnsen (Eds.), **Phytoplankton Pigments: Characterization, Chemotaxonomy and Applications in Oceanography** (Cambridge Environmental Chemistry Series, pp. 257-313). Cambridge: Cambridge University Press. doi:10.1017/CBO9780511732263.010

HILLEBRAND, H.; DÜRSELEN, C. D.; KIRSCHTEL, D.; POLLINGHER, U.; ZOHARY, T. Biovolume calculation for pelagic and benthic microalgae. **Journal Of Phycology**, [S.L.], v. 35, n. 2, p. 403-424, abr. 1999.

HOPKINSON, B. M.; YOUNG, J. N.; TANSIK, A. L.; BINDER, B. J. The Minimal CO₂-Concentrating Mechanism of *Prochlorococcus* spp. MED4 Is Effective and Efficient. **Plant Physiology**, [S.L.], v. 166, n. 4, p. 2205-2217, 14 out. 2014.

HORNER, D. S.; HEIL, B.; HAPPE, T.; EMBLEY, T. M. Iron hydrogenases – ancient enzymes in modern eukaryotes. **Trends In Biochemical Sciences**, [S.L.], v. 27, n. 3, p. 148-153, mar. 2002.

HOSODA, S., XIE, S. P., TAKEUCHI, K., & NONAKA, M. Eastern North Pacific Subtropical Mode Water in a general circulation model: Formation mechanism and salinity effects. **Journal of Geophysical Research: Oceans**, 106(C9), 19671-19681, 2001.

HU, S. K.; CONNELL, P. E.; MESROP, L. Y.; CARON, D. A. A Hard Day's Night: Diel Shifts in Microbial Eukaryotic Activity in the North Pacific Subtropical Gyre. **Frontiers in Marine Science**. V.5, p. 351, 2018.

HUANG, J., LIANG, S., SUI, Z. *et al.* Cloning and characterization of proliferating cell nuclear antigen gene of *Alexandrium catenella* (Dinoflagellate) with respect to cell growth. **Acta Oceanol. Sin.** 29, 90–96, 2010. <https://doi.org/10.1007/s13131-010-0040-0>

HUBBELL, S. P. Neutral theory in community ecology and the hypothesis of functional equivalence. **Functional Ecology**, [S.L.], v. 19, n. 1, p. 166-172, fev. 2005.

HUBBELL, S. P. **The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography**. Princeton: Princeton University Press, 2001.

HÜNEKE, H.; HENRICH, R. Pelagic Sedimentation in Modern and Ancient Oceans. **Deep-Sea Sediments**, [S.L.], p. 215-351, 2011.

HUTCHINSON, G. E. The Paradox of the Plankton. **The American Naturalist**, [S.L.], v. 95, n. 882, p. 137-145, maio 1961.

IMAI, I.; YAMAGUCHI, M. Life cycle, physiology, ecology and red tide occurrences of the fish-killing raphidophyte *Chattonella*. **Harmful Algae**, [S.L.], v. 14, p. 46-70, fev. 2012.

JIAO, N.; HERNDL, G. J.; HANSELL, D. A.; BENNER, R.; KATTNER, G.; WILHELM, S. W.; KIRCHMAN, D. L.; WEINBAUER, M. G.; LUO, T.; CHEN, F. Microbial production of recalcitrant dissolved organic matter: long-term carbon storage in the global ocean. **Nature Reviews Microbiology**, [S.L.], v. 8, n. 8, p. 593-599, 5 jul. 2010.

JOHNSON, P. W. & SIEBURTH, J. Chroococcoid cyanobacteria in the sea: A ubiquitous and diverse phototrophic biomass. **Limnology and Oceanography**. 24 (5): 928–935, 1979.

KARL, D. M. Microbial oceanography: paradigms, processes and promise. **Nature Reviews Microbiology**, [S.L.], v. 5, n. 10, p. 759-769, out. 2007.

KARSENTI, E.; ACINAS, S. G.; BORK, P.; BOWLER, C.; VARGAS, C. de; RAES, J.; SULLIVAN, M.; ARENDT, D.; BENZONI, F.; CLAVERIE, J.-M. A Holistic Approach to Marine Eco-Systems Biology. **Plos Biology**, [S.L.], v. 9, n. 10, p. 1-5, 18 out. 2011.

KENT, A. G.; BAER, S. E.; MOUGINOT, C.; HUANG, J. S.; LARKIN, A. A.; LOMAS, M. W.; MARTINY, A. C. Parallel phylogeography of *Prochlorococcus* and *Synechococcus*. **The ISME Journal**, [S.L.], v. 13, n. 2, p. 430-441, 3 out. 2018.

KETTLER, G. C.; MARTINY, A. C.; HUANG, K.; ZUCKER, J.; COLEMAN, M. L.; RODRIGUE, S.; CHEN, F.; LAPIDUS, A.; FERRIERA, S.; JOHNSON, J. Patterns and Implications of Gene Gain and Loss in the Evolution of *Prochlorococcus*. **Plos Genetics**, [S.L.], v. 3, n. 12, p. 2515-2528, 21 dez. 2007.

KIRK, J.T.O. Light and Photosynthesis in Aquatic Ecosystems. Cambridge University Press, Cambridge: 509, 1994.

KOFOID, C. A.; SWEZY, O. **The free-living unarmored dinoflagellata**. Berkeley: University Of California Press, 1921. 562 p.

KONOPLYA, B. I.; SOARES, F. S. New geometric models for calculation of microalgal biovolume. **Brazilian Archives Of Biology And Technology**, [S.L.], v. 54, n. 3, p. 527-534, jun. 2011.

KRUG, M., TOURNADRE, J., DUFOIS, F., Interactions between the Agulhas Current and the eastern margin of the Agulhas Bank. **Continental Shelf Research**, v. 81, p. 67-79, 2014.

KRUK, C., HUSZAR, V.L.M., PEETERS, E., BONILLA, S., COSTA, L., LURLING, M., REYNOLDS, C.S. & SCHEFFER, M. Morphological classification capturing functional variation in phytoplankton. **Freshwater Biology** 55: 614–627, 2010.

KRUK, C.; HUSZAR, V. L. M.; PEETERS, E. T. H. M.; BONILLA, S.; COSTA, L.; LÜRLING, M.; REYNOLDS, C. S.; SCHEFFER, M. A morphological classification capturing functional variation in phytoplankton. **Freshwater Biology**, [S.L.], v. 55, n. 3, p. 614-627, mar. 2010.

LALIBERTÉ, E.; LEGENDRE, P. A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. **Ecology**, [S.L.], v. 91, n. 1, p. 299-305, jan. 2010.

LALLI, C. M.; PARSONS, T. R. **Biological Oceanography: An Introduction**. Oxford: Butterworth-Heinemann, 1997. 320 p.

LASBLEIZ, M.; LEBLANC, K.; ARMAND, L. K.; CHRISTAKI, U.; GEORGES, C.; OBERNOSTERER, I.; QUÉGUINER, B. Composition of diatom communities and their contribution to plankton biomass in the naturally iron-fertilized region of Kerguelen in the Southern Ocean. **Fems Microbiology Ecology**, [S.L.], v. 92, n. 11, pii: fiw171, 10 ago. 2016.

LEE, M-M.; WILLIAMS, R. G. The role of eddies in the isopycnic transfer of nutrients and their impact on biological production. **Journal Of Marine Research**, [S.L.], v. 58, n. 6, p. 895-917, 1 nov. 2000.

LEGENDRE, P.; GALLAGHER, E. D. Ecologically meaningful transformations for ordination of species data. **Oecologia**, [S.L.], v. 129, n. 2, p. 271-280, out. 2001.

LEGENDRE, L.; RIVKIN, R. B.; WEINBAUER, M. G.; GUIDI, L.; UITZ, J. The microbial carbon pump concept: Potential biogeochemical significance in the globally changing ocean. **Progress in Oceanography**. 134: 432–450, 2015.

LELES, S. G.; MITRA, A.; FLYNN, K. J.; STOECKER, D. K.; HANSEN, P. J.; CALBET, A.; MCMANUS, G. B.; SANDERS, R. W.; CARON, D. A.; NOT, F. Oceanic protists with different forms of acquired phototrophy display contrasting biogeographies and abundance. **Proceedings Of The Royal Society B: Biological Sciences**, [S.L.], v. 284, n. 1860, p. 20170664, 2 ago. 2017.

LELES, S. G.; MOSER, G. A. O.; VALENTIN, J. L.; FIGUEIREDO, G. M. A. Lagrangian study of plankton trophodynamics over a diel cycle in a eutrophic estuary under upwelling influence. **Journal Of The Marine Biological Association Of The United Kingdom**, [S.L.], v. 98, n. 7, p. 1547-1558, nov. 2018a.

LELES, S. G.; POLIMENE, L.; BRUGGEMAN, J.; BLACKFORD, J.; CIAVATTA, S.; MITRA, A.; FLYNN, K. J. Modelling mixotrophic functional diversity and implications for ecosystem function, **Journal of Plankton Research**, Volume 40, Issue 6, Pages 627–642, 2018b.

LÉVY, M. Mesoscale variability of phytoplankton and of new production: impact of the large-scale nutrient distribution. **Journal Of Geophysical Research**, [S.L.], v. 108, n. 11, p. 1-15, 2003.

LI, W. K. W.; LEWIS, M. R.; LISTER, A. Low cytometric detection of prochlorophytes and cyanobacteria in the Gulf of Policastro. **Archiv Für Hydrobiologie**, S.L., v. 42, p. 1-8, jul. 1992.

LI, W.K.W., SUBBA, RAO, D.V., HARRISON, W.G., SMITH, J.C., CULLEN, L.L., IRWIN, B., PLATT, T. Autotrophic picoplankton in the tropical ocean. **Science**, 219,292-295 1983.

LIMA, D. T. de; MOSER, G. A. O.; PIEDRAS, F.R.; CUNHA, L. C. da; TENENBAUM, D. R.; TENÓRIO, M. M. B.; CAMPOS, M. V. P. B. de; CORNEJO, T. de O.; BARRERA-ALBA, J. J. Abiotic Changes Driving Microphytoplankton Functional Diversity in Admiralty Bay, King George Island (Antarctica). **Frontiers In Marine Science**, [S.L.], v. 6, p. 1-17, 17 out. 2019.

LITCHMAN, E.; KLAUSMEIER, C. A. Trait-Based Community Ecology of Phytoplankton. **Annual Review Of Ecology, Evolution, And Systematics**, [S.L.], v. 39, n. 1, p. 615-639, dez. 2008.

LITCHMAN, E.; KLAUSMEIER, C. A.; SCHOFIELD, O. M.; FALKOWSKI, P. G. The role of functional traits and trade-offs in structuring phytoplankton communities: scaling from cellular to ecosystem level. **Ecology Letters**, [S.L.], v. 10, n. 12, p. 1170-1181, dez. 2007.

LITCHMAN, E.; KLAUSMEIER, C. A.; YOSHIYAMA, K. Contrasting size evolution in marine and freshwater diatoms. **Proceedings Of The National Academy Of Sciences**, [S.L.], v. 106, n. 8, p. 2665-2670, 6 fev. 2009.

LITCHMAN, E.; PINTO, P. de T.; KLAUSMEIER, C. A.; THOMAS, M. K.; YOSHIYAMA, K. Linking traits to species diversity and community structure in phytoplankton. **Hydrobiologia**, [S.L.], v. 653, n. 1, p. 15-28, 11 jul. 2010.

LIU, H.; CAMPBELL, L.; LANDRY, M. R. Growth and mortality rates of *Prochlorococcus* and *Synechococcus* measured with a selective inhibitor technique. **Marine Ecology Progress Series**, [S.L.], v. 116, p. 277-287, 1995.

LIU, H; NOLLA, Ha; CAMPBELL, L. *Prochlorococcus* growth rate and contribution to primary production in the equatorial and subtropical North Pacific Ocean. **Aquatic Microbial Ecology**, [S.L.], v. 12, p. 39-47, 1997.

LIU, H., PROBERT, I., UITZ, J., CLAUSTRE, H., ARIS-BROUSO, S., FRADA, M., NOT, F., DE VARGAS, C. Extreme diversity in noncalcifying haptophytes explains a major pigment paradox in open oceans. **Proc. Natl. Acad. Sci. Unit. States Am.** 106, 12803–12808, 2009. <https://doi.org/10.1073/pnas.0905841106>.

LIU, X; CHANG, P.; KURIAN, J.; SARAVANAN, R.; LIN, X. Satellite-Observed Precipitation Response to Ocean Mesoscale Eddies. **Journal Of Climate**, [S.L.], v. 31, n. 17, p. 6879-6895, set. 2018.

LONGHURST, A.. **Ecological Geography of the Sea**. 2. ed. Cambridge: Academic Press, 2007. 560 p.

LORRAIN, A.; PETHYBRIDGE, H.; CASSAR, N.; RECEVEUR, A.; ALLAIN, V.; BODIN, N.; BOPP, L.; CHOY, C. A.; DUFFY, L.; FRY, B. Trends in tuna carbon isotopes suggest global changes in pelagic phytoplankton communities. **Global Change Biology**, [S.L.], v. 26, n. 2, p. 458-470, 11 nov. 2019.

- LUTJEHARMS, J. R. E.; COOPER, J. Interbasin leakage through Agulhas current filaments. **Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers**, [S.L.], v. 43, n. 2, p. 213-238, fev. 1996.
- LUTJEHARMS, J. R. E.; GORDON, A. L. Shedding of an Agulhas ring observed at sea. **Nature**, [S.L.], v. 325, n. 6100, p. 138-140, jan. 1987.
- LUTJEHARMS, J. R. E.; VAN BALLEGOOYEN, R. C. The Retroflection of the Agulhas Current. **Journal Of Physical Oceanography**, American Meteorological Society. [S.L.], v. 18, n. 11, p. 1570-1583, nov. 1988.
- LUTJEHARMS, J., R.E.; CATZEL, R., VALENTINE, H.R. Eddies and other boundary phenomena of the Agulhas Current. **Continental Shelf Research**, v. 9, n. 7, p. 597-616, 1989.
- MAAMAATUAI AHUTAPU, K., PROVOST, C., ANDRIÉ, C., & VIGAN, X. Origin and ages of mode waters in the Brazil-Malvinas Confluence region during austral winter 1994. **Journal of Geophysical Research: Oceans**, 104(C9), 21051-21061, 1999.
- MACHU, E.; GARÇON, V. Phytoplankton seasonal distribution from SeaWiFS data in the Agulhas Current system. **Journal Of Marine Research**, [S.L.], v. 59, n. 5, p. 795-812, 1 set. 2001.
- MARGALEF, R. Life forms of phytoplankton as survival alternatives in an unstable environment. **Oceanologica Acta**, S.L., v. 1, n. 4, p. 493-509, jan. 1978.
- MARGALEF, R. *Limnologia*. Barcelona: Ed. Omega. 1983, 1010p.
- MARGALEF, R. Turbulence and marine life. **Sci. Mar.**, 61 (Supl. 1): 109-123, 1997.
- MARIE, D.; BRUSSAARD, C.; PARTENSKY, F.; VAULOT, D. Flow cytometric analysis phytoplankton, bacteria and viruses. In: ROBINSON, J. P.; DARZYNKIEWICZ, Z.; DEAN, P.; ORFAO, A.; RABINOVITCH, P.; STEWART, C. C.; TANKE, H.; WHEELLESS, L. **Current Protocols in Cytometry**. New York: John Wiley & Sons, 1999.
- MARIE, D.; PARTENSKY, F.; JACQUET, S.; VAULOT, D. Enumeration and Cell Cycle Analysis of Natural Populations of Marine Picoplankton by Flow Cytometry Using the Nucleic Acid Stain SYBR Green I. **Applied And Environmental Microbiology**, [S.L.], v. 63, n. 1, p. 186-193, 1997.
- MARTIN, A. P.; RICHARDS, K. J. Mechanisms for vertical nutrient transport within a North Atlantic mesoscale eddy. **Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography**, [S.L.], v. 48, n. 4-5, p. 757-773, jan. 2001.
- MATANO, R. P.; SIMIONATO, C. G.; RUIJTER, W. P. de; VAN LEEUWEEN, P. J.; STRUB, P. T.; CHELTON, D. B.; SCHLAX, M. G. Seasonal variability in the Agulhas Retroflection Region. **Geophysical Research Letters**, [S.L.], v. 25, n. 23, p. 4361-4364, 1 dez. 1998.

MICHAEL, A F. & SILVER, M. W. Primary production, sinking fluxes and the microbial food web. **Deep-Sea Res.**, 35:473-490. 1988.

MITBAVKAR, S.; SAINO, T.; HORIMOTO, N.; KANDA, J.; ISHIMARU, T. Role of environment and hydrography in determining the picoplankton community structure of Sagami Bay, Japan. **Journal Of Oceanography**, [S.L.], v. 65, n. 2, p. 195-208, 7 mar. 2009.

MITRA, A.; FLYNN, K. J.; BURKHOLDER, J. M.; BERGE, T.; CALBET, A.; RAVEN, J. A.; GRANÉLI, E.; GLIBERT, P. M.; HANSEN, P. J.; STOECKER, D. K. The role of mixotrophic protists in the biological carbon pump. **Biogeosciences**, [S.L.], v. 11, n. 4, p. 995-1005, 20 fev. 2014.

MOESTRUP, Ø.; AKSELMANN-CARDELLA, R.; CHURRO, C.; FRAGA, S.; HOPPENRATH, M.; IWATAKI, M.; LARSEN, J.; LUNDHOLM, N.; ZINGONE, A. **IOC-UNESCO Taxonomic Reference List of Harmful Microplâncton Algae**. Disponível em: <http://www.marinespecies.org/hab>. Acesso em: 28 jul. 2020.

MOORE, L. R.; POST, A. F.; ROCAP, G.; CHISHOLM, S. W. Utilization of different nitrogen sources by the marine cyanobacteria *Prochlorococcus* and *Synechococcus*. **Limnology And Oceanography**, [S.L.], v. 47, n. 4, p. 989-996, jul. 2002.

MOORE, L. R.; ROCAP, G.; CHISHOLM, S. W. Physiology and molecular phylogeny of coexisting *Prochlorococcus* ecotypes. **Nature**, [S.L.], v. 393, n. 6684, p. 464-467, jun. 1998.

MORRIS, R. M.; RAPPÉ, M. S.; CONNON, S. A.; VERGIN, K. L.; SIEBOLD, W. A.; CARLSON, C. A.; GIOVANNONI, S. J. SAR11 clade dominates ocean surface bacterioplankton communities. **Nature**. 420 (6917): 806–810, 2002.

MOSER, G.A.O.; TAKANOHASHI, R.A.; CHAGAS BRAZ, M. de; LIMA, D.T. de; KIRSTEN, F.V.; GUERRA, J.V.; FERNANDES, A.M.; POLLERY, R.A. Phytoplankton spatial distribution on the continental shelf off Rio de Janeiro, from Paraíba do Sul river to Cabo Frio. **Hydrobiol.**, v. 728, p.1-21, 2014.

MOSER, G. A. O.; PIEDRAS, F. R.; OAQUIM, A. B. J.; SOUZA, D. S.; LELES, S. G.; LIMA, D. T. de; RAMOS, A. B. A.; FARIAS, C. de O.; FERNANDES, A. M. Tidal effects on phytoplankton assemblages in a near-pristine estuary: a trait-based approach for the case of a shallow tropical ecosystem in brazil. **Marine Ecology**, [S.L.], v. 38, n. 4, e12450, ago. 2017.

NARWANI, A.; BERTHIN, J.; MAZUMDER, A. Relative importance of endogenous and exogenous mechanisms in maintaining phytoplankton species diversity. **Ecoscience**, [S.L.], v. 16, n. 4, p. 429-440, dez. 2009.

NEUER, S. Growth dynamics of marine *Synechococcus* spp. in the Gulf of Alaska. **Marine Ecology Progress Series**, S.L., v. 83, n. 2-3, p. 251-262, fev. 1992.

NING, X.; PENG, X.; LE, F.; HAO, Q.; SUN, J.; LIU, C.; CAI, Y. Nutrient limitation of phytoplankton in anticyclonic eddies of the northern South China Sea. **Biogeosciences Discussions**, [S.L.], v. 5, n. 6, p. 4591-4619, 2 dez. 2008.

ODUM, E. P. Fundamentos de Ecologia. Lisboa: Fundação Calouste Gulbenkian. 1971, p. 927.

OKSANEN, J.; BLANCHET, F. G.; FRIENDLY, M.; KINDT, R.; LEGENDRE, P.; McGLINN, D.; MINCHIN, P. R.; O'HARA, R. B.; SIMPSON, G. L.; SOLYMOS, P.; STEVENS, M. H. H.; SZOECS, E.; WAGNER, H. **Vegan: Community ecology package**. 2017. Disponível em: <https://cran.ism.ac.jp/web/packages/vegan/vegan.pdf>. Acesso em: 28 jul. 2020.

OLSON, R. J. Differential photoinhibition of marine nitrifying bacteria: a possible mechanism for the formation of the primary nitrite maximum. **Journal Of Marine Research**, [S.L.], v. 39, n. 02, p. 227-238, 1981.

OLSON, R. J.; CHISHOLM, S. W.; ZETTLER, E. R.; ALTABET, M. A.; DUSENBERRY, J. A. Spatial and temporal distributions of prochlorophyte picoplankton in the North Atlantic Ocean. **Deep Sea Research Part A**. Oceanographic Research Papers, [S.L.], v. 37, n. 6, p. 1033-1051, jun. 1990.

OMORI, M.; IKEDA, T. Methods in marine zooplankton ecology. John Wiley & Sons, New York: 1984, 332 pp.

ORSELLI, I. B. M.; GOYET, C.; KERR, R.; AZEVEDO, J. L. L. de; ARAUJO, M.; GALDINO, F.; TOURATIER, F.; GARCIA, C. A. E. The Effect of Agulhas Eddies on Absorption and Transport of Anthropogenic Carbon in the South Atlantic Ocean. **Climate**, [S.L.], v. 7, n. 6, p. 84, 18 jun. 2019.

ORSELLI, I. B.M.; KERR, R.; ITO, R. G.; TAVANO, V. M.; MENDES, C. R. B.; GARCIA, C. A.E. How fast is the Patagonian shelf-break acidifying? **Journal Of Marine Systems**, [S.L.], v. 178, p. 1-14, fev. 2018.

OSCHLIES, A. Can eddies make ocean deserts bloom? **Global Biogeochemical Cycles**, [S.L.], v. 16, n. 4, p. 53-1, dez. 2002.

PAERL HW, HUISMAN J. Climate change: a catalyst for global expansion of harmful cyanobacterial blooms. **Environ Microbiol Rep.**, 1(1):27-37, 2009.

PAHLOW, M.; RIEBESELL, U.; WOLF-GLADROW, D. A. Impact of cell shape and chain formation on nutrient acquisition by marine diatoms. **Limnology And Oceanography**, [S.L.], v. 42, n. 8, p. 1660-1672, dez. 1997.

PALENIK, B. Cyanobacterial community structure as seen from RNA polymerase gene sequence analysis. **Applied And Environmental Microbiology**, [S.L.], v. 60, n. 9, p. 3212-3219, 1994.

PALENIK, B.; HASELKORN, R. Multiple evolutionary origins of prochlorophytes, the chlorophyllb-containing prokaryotes. **Nature**, [S.L.], v. 355, n. 6357, p. 265-267, jan. 1992.

PAFFENHOFER, G.; SHERR, B.; SHERR, E. From small scales to the big picture: Persistence mechanisms of planktonic grazers in the oligotrophic ocean. **Marine Ecology**. V.28. 243-253, 2007.

PARTENSKY, F.; BLANCHOT, J.; VAULOT, D. Differential distribution and ecology of *Prochlorococcus* and *Synechococcus* in oceanic waters: a review. In: LOÏC, C.; LARKUM, A. W. D. **Marine cyanobacteria**: Bulletin de l'institut Océanographique de Monaco. Paris: Colloque Ird/université de Sydney, p. 457-475, 1999.

PARTENSKY, P., BLANCHOT, L., LANTOINE, P., NEVEUX, J., MARIE, O. Vertical structure of picophytoplankton at different trophic sites of the tropical northeastern Atlantic Ocean. **Deep-Sea Res. J.** 43, 1191-1213, 1996.

PATIL, J. S.; ANIL, A. C. Temporal variation of diatom benthic propagules in a monsoon-influenced tropical estuary. **Continental Shelf Research**, [S.L.], v. 28, n. 17, p. 2404-2416, out. 2008.

PEDROTTI, M. L.; MOUSSEAU, L.; MARRO, S.; PASSAFIUME, O.; GOSSAERT, M.; LABAT, J. P. Variability of ultraplankton composition and distribution in an oligotrophic coastal ecosystem of the NW Mediterranean Sea derived from a two-year survey at the single cell level. **PLoS ONE** 12(12), 2017.

PEETERS, F. J. C.; ACHESON, R.; BRUMMER, G.-J. A.; RUIJTER, W. P. M. de; SCHNEIDER, R. R.; GANSSSEN, G. M.; UFKES, E.; KROON, D. Vigorous exchange between the Indian and Atlantic oceans at the end of the past five glacial periods. **Nature**, [S.L.], v. 430, n. 7000, p. 661-665, ago. 2004.

PEREIRA, R. C., & SOARES-GOMES, A. **Biologia Marinha**. Rio de Janeiro: Interciência, 2, 2002, p. 608.

PERISSINOTTO, R. Mesozooplankton size-selectivity and grazing impact on the phytoplankton community of the Prince Edward Archipelago (Southern Ocean). **Marine Ecology Progress Series**, [S.L.], v. 79, p. 243-258, jan. 1992.

PETCHEY, O. L.; GASTON, K. J. Dendrograms and measuring functional diversity. **Oikos**, [S.L.], v. 116, n. 8, p. 1422-1426, ago. 2007.

PROVOST, C., ESCOFFIER, C., MAAMAATUAIHUTAPU, K., KARTAVTSEFF, A., & GARÇON, V. Subtropical mode waters in the South Atlantic Ocean. **Journal of Geophysical Research: Oceans**, 104(C9), 21033-21049, 1999.

PUEYO, S. Diversity: between neutrality and structure. **Oikos**, [S.L.], v. 112, n. 2, p. 392-405, fev. 2006.

R CORE TEAM. **A Language and Environment for Statistical Computing**. 2018. Disponível em: <https://www.R-project.org/>. Acesso em: 30 jul. 2020.

RAE, C. M. D. Agulhas retroflection rings in the South Atlantic Ocean: an overview. **South African Journal Of Marine Science**, [S.L.], v. 11, n. 1, p. 327-344, dez. 1991.

REYNOLDS, C. S. Functional morphology and the adaptive strategies of freshwater phytoplankton. In: SANDGREN, C. D. (Ed.). *Growth and Reproductive Strategies of Freshwater Phytoplankton*. Cambridge, UK: Cambridge Univ. Press, 1988. p. 388 á 433.

REYNOLDS, C. S. Phytoplankton periodicity: the interactions of form, function and environmental variability. **Freshwater Biology**, v. 14, p. 111-142, 1984.

REYNOLDS, C. S. **The Ecology of Phytoplankton**. Cambridge: Cambridge University Press, 2006, p. 550.

REYNOLDS, C. S.; HUSZAR, V.; KRUK, C.; NASELLI-FLORES, L.; MELO, S. Towards a functional classification of the freshwater phytoplankton. **Journal Of Plankton Research**, [S.L.], v. 24, n. 5, p. 417-428, 1 maio 2002.

ROCAP, G. *et al.* Genome divergence in two *Prochlorococcus* ecotypes reflects oceanic niche differentiation. **Nature**, v. 424, n. 6952, p. 1042-1047, 2003.

ROMAN, M. R.; DAM, H. G.; GAUZENS, A. L.; URBAN-RICH, J.; FOLEY, D. G.; DICKEY, T. D. Zooplankton variability on the equator at 140°W during the JGOFS EqPac study, **Deep Sea Res., Part II**, 42, 673– 693, 1995.

ROSELLI, L.; LITCHMAN, E.; STANCA, E.; COZZOLI, F.; BASSET, A. Individual trait variation in phytoplankton communities across multiple spatial scales. **Journal Of Plankton Research**, [S.L.], v. 39, n. 3, p. 577-588, 4 fev. 2017.

ROTT, E. Some results from phytoplankton counting intercalibrations. **Schweizerische Zeitschrift Für Hydrologie**, [S.L.], v. 43, n. 1, p. 34-62, mar. 1981

ROUND, F.E.; CROWFORD, R.M.; MANN, D.G. **Diatoms: Biology and Morphology of the Genera**. Cambridge: Cambridge University Press, 1990. 747 p.

SALMON, R. A general method for conserving quantities related to potential vorticity in numerical models. **Nonlinearity**, 18(5), 2005.

SANDERS, R.W. Mixotrophic Protists In Marine and Freshwater Ecosystems. **The Journal of Protozoology**, 38: 76-81, 1991. doi:10.1111/j.1550-7408.1991.tb04805.x

SANDERS, R. W. & GAST, R. J.: Bacterivory by phototrophic picoplankton and nanoplankton in Arctic waters, **FEMS Microbiol. Ecol.**, 82, 242–253, 2012.

SCAVIA, D.; LAIRD, G.A. Bacterioplankton in Lake Michigan: dynamics, controls and significance to carbon flux. **Limnol. Oceanogr.** 32: 1017-1033, 1987.

SCHABHÜTTL, S.; HINGSAMER, P.; WEIGELHOFER, G.; HEIN, T.; WEIGERT, A.; STRIEBEL, M. Temperature and species richness effects in phytoplankton communities. **Oecologia**, [S.L.], v. 171, n. 2, p. 527-536, 1 ago. 2013.

SCHENONE, L.; BALSEIRO, E. G.; NAVARRO, M. B.; MODENUTTI, B. E. Modelling the consequence of glacier retreat on mixotrophic nanoflagellate bacterivory: a Bayesian approach. **Oikos**, [S.L.], early view, abr. 2020.

SCHLÜTER, L.; HENRIKSEN, P.; NIELSEN, T. G.; JAKOBSEN, H. H. Phytoplankton composition and biomass across the southern Indian Ocean. **Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers**, [S.L.], v. 58, n. 5, p. 546-556, maio 2011.

SCHOUTEN, M. W.; RUIJTER, W. P. M. de; VAN LEEUWEN, P. J.; LUTJEHARMS, J. R. E. Translation, decay and splitting of Agulhas rings in the southeastern Atlantic Ocean. **Journal Of Geophysical Research: Oceans**, [S.L.], v. 105, n. 9, p. 21913-21925, 15 set. 2000.

SHALAPYONOK, A.; OLSON, R. J.; SHALAPYONOK, L. S. Arabian Sea phytoplankton during Southwest and Northeast Monsoons 1995: composition, size structure and biomass from individual cell properties measured by flow cytometry. **Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography**, [S.L.], v. 48, n. 6-7, p. 1231-1261, jan. 2001.

SHAPIRO, L. P.; HAUGEN, E. M. Seasonal distribution and temperature tolerance of *Synechococcus* in Boothbay Harbor, Maine. **Estuarine, Coastal And Shelf Science**, [S.L.], v. 26, n. 5, p. 517-525, maio 1988.

SIEBURTH, J.M.S. Sea microbes. Oxford University Press, New York: 1979, 491pp.

ŚLIWIŃSKA-WILCZEWSKA, S.; MACULEWICZ, J.; TUSZER, J.; DOBOSZ, K.; KULASA, D.; LATAŁA, A. First record of allelopathic activity of the picocyanobacterium *Synechococcus* sp. on a natural plankton community. **Ecohydrology & Hydrobiology**, [S.L.], v. 17, n. 3, p. 227-234, jul. 2017.

SOMMER, U.; GLIWICZ, Z. M.; LAMPERT, W.; DUNCAN, A. The PEG-model of seasonal succession of planktonic events in fresh waters. **Archiv für Hydrobiologie**, Stuttgart, v. 106, n. 4, p. 433-471, jun.1986.

SOUZA, A.G.Q.; KERR, R.; AZEVEDO, J.L.L. On the influence of Subtropical Mode Water on the South Atlantic Ocean, **Journal of Marine Systems**, Volume 185, p. 13-24. 2018. <https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2018.04.006>.

STEIDINGER, K. A. Historical perspective on *Karenia brevis* red tide research in the Gulf of Mexico. **Harmful Algae**, [S.L.], v. 8, n. 4, p. 549-561, mar. 2009.

STOECKER, D.K., LI, A., COATS, D.W., GUSTAFSON, D.E., NANNEN, M.K. Mixotrophy in the dinoflagellate *Prorocentrum minimum*. **MEPS** 152:1-12, 1997. doi:10.3354/meps152001

STOECKER, D. K.; HANSEN, P. J.; CARON, D. A.; MITRA, A. Mixotrophy in the Marine Plankton. **Annual Review Of Marine Science**, [S.L.], v. 9, n. 1, p. 311-335, 3 jan. 2017.

STOECKER, D. K.; LAVRENTYEV, P. J. Mixotrophic Plankton in the Polar Seas: a pan-arctic review. **Frontiers In Marine Science**, [S.L.], v. 5, n. 292, p. 1-12, 22 ago. 2018.

SUN, J.; LIU, D. Geometric models for calculating cell biovolume and surface area for phytoplankton. **Journal Of Plankton Research**, [S.L.], v. 25, n. 11, p. 1331-1346, 1 nov. 2003.

THINGSTAD, T.F., HAVSKUM, H., GARDE, K., RIEMANN, B. On the Strategy of "Eating Your Competitor": A Mathematical Analysis of Algal Mixotrophy. **Ecology**, 77: 2108-2118, 1996. doi:10.2307/2265705

THRONDSSEN, J.; HASLE, G. R.; TANGEN, K. **Phytoplankton of Norwegian Coastal Waters**. Oslo: Almatel Forlag, 2007. 341 p.

TILMAN, D. Resource Competition between Plankton Algae: an experimental and theoretical approach. **Ecology**, [S.L.], v. 58, n. 2, p. 338-348, mar. 1977.

TILMAN, D. **Resource Competition and Community Structure**. Princeton: Princeton University Press, 1982.

TOMAS, C. R. **Identifying Marine Phytoplankton**. San Diego: Academic Press, 1997. 385p.

TUERENA, R. E.; WILLIAMS, R. G.; MAHAFFEY, C.; VIC, C.; GREEN, J. A. M.; NAVEIRA-GARABATO, A.; FORRYAN, A.; SHARPLES, J. Internal Tides Drive Nutrient Fluxes Into the Deep Chlorophyll Maximum Over Mid-ocean Ridges. **Global Biogeochemical Cycles**, [S.L.], v. 33, n. 8, p. 995-1009, ago. 2019.

URBACH, E.; SCANLAN, D. J.; DISTEL, D. L.; WATERBURY, J. B.; CHISHOLM, S. W. Rapid Diversification of Marine Picophytoplankton with Dissimilar Light-Harvesting Structures Inferred from Sequences of *Prochlorococcus* and *Synechococcus* (Cyanobacteria). **Journal Of Molecular Evolution**, [S.L.], v. 46, n. 2, p. 188-201, fev. 1998.

UTERMÖHL, H. Zur Vervollkommnung der quantitativen Phytoplankton-Methodik. **Sil Communications, 1953-1996**, [S.L.], v. 9, n. 1, p. 1-38, jan. 1958.

VALLINA, S.M.; CERMENO, P.; DUTKIEWICZ, S.; LOREAU, M.; MONTROYA, J.M. Phytoplankton functional diversity increases ecosystem productivity and stability. **Ecological Modelling**, [S.L.], v. 361, p. 184-196, out. 2017.

VAN AKEN, H. M.; VAN VELDHoven, A. K.; VETH, C.; RUIJTER, W. P. M. de; VAN LEEUWEN, P. J.; DRIJFHOUT, S. S.; WHITTLE, C. P.; ROUAULT, M. Observations of a young Agulhas ring, Astrid, during MARE in March 2000. **Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography**, [S.L.], v. 50, n. 1, p. 167-195, jan. 2003.

VAN BALLEGOOYEN, R. C.; G., M. L.; LUTJEHARMS, J. R. E. Eddy fluxes of heat and salt from the southwest Indian Ocean into the southeast Atlantic Ocean: a case study. **Journal Of Geophysical Research**, [S.L.], v. 99, n. 7, p. 14053, 1994.

VAULOT, D. *et al.* The diversity of small eukaryotic phytoplankton ($\leq 3 \mu\text{m}$) in marine ecosystems. **FEMS Microbiology Reviews**, v. 32, n. 5, p. 795-820, 2008.

VAULOT, D.; PARTENSKY, F. Cell cycle distributions of prochlorophytes in the north western Mediterranean Sea. **Deep Sea Research Part A. Oceanographic Research Papers**, [S.L.], v. 39, n. 5, p. 727-742, maio 1992.

VELDHUIS, M. J. W.; CUCCI, T. L.; SIERACKI, M. E. Cellular dna content of marine phytoplankton using two new fluorochromes: taxonomic and ecological implications1. **Journal Of Phycology**, [S.L.], v. 33, n. 3, p. 527-541, jun. 1997.

VELDHUIS, M. J. W.; KRAAY, G. W. Application of flow cytometry in marine phytoplankton research: current applications and future perspectives. **Scientia Marina**, [S.L.], v. 64, n. 2, p. 121-134, 30 jun. 2000.

VELDHUIS, M. J. W.; KRAAY, G. W. Cell abundance and fluorescence of picoplankton in relation to growth irradiance and nitrogen availability in the red sea. **Netherlands Journal Of Sea Research**, [S.L.], v. 31, n. 2, p. 135-145, jul. 1993.

VELDHUIS, M.; KRAAY, G. Vertical distribution and pigment composition of a picoplanktonic prochlorophyte in the subtropical North Atlantic: a combined study of hplc-analysis of pigments and flow cytometry. **Marine Ecology Progress Series**, [S.L.], v. 68, p. 121-127, 1990.

VERGNON, R.; DULVY, N. K.; FRECKLETON, R. P. Niches versus neutrality: uncovering the drivers of diversity in a species-rich community. **Ecology Letters**, [S.L.], v. 12, n. 10, p. 1079-1090, out. 2009.

VERITY, P. G.; ROBERTSON, C. Y.; TRONZO, C. R.; ANDREWS, M. G.; NELSON, J. R.; SIERACKI, M. E. Relationships between cell volume and the carbon and nitrogen content of marine photosynthetic nanoplankton. **Limnology And Oceanography**, [S.L.], v. 37, n. 7, p. 1434-1446, nov. 1992.

VILLAR, E.; FARRANT, G. K.; FOLLOWS, M.; GARCZAREK, L.; SPEICH, S.; AUDIC, S.; BITTNER, L.; BLANKE, B.; BRUM, J. R.; BRUNET, C. Environmental characteristics of Agulhas rings affect interocean plankton transport. **Science**, [S.L.], v. 348, n. 6237, p. 1261447-1261447, 21 maio 2015.

VILLAR-ARGAIZ, M.; MEDINA-SÁNCHEZ, J. M.; CARRILLO, P. Microbial carbon production and transfer across trophic levels is affected by solar UVA and phosphorus. **Hydrobiologia**, [S.L.], v. 776, n. 1, p. 221-235, 13 abr. 2016.

VILLÉGER, S.; MASON, N. W. H.; MOUILLOT, D. New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. **Ecology**, [S.L.], v. 89, n. 8, p. 2290-2301, ago. 2008.

VINCENT, W.F.; ROY, S. Solar ultraviolet-B radiation and aquatic primary production: damage, protection and recovery. **Environ Rev** 1:1–13, 1993.

VIOLLE, C.; NAVAS, M.-L.; VILE, D.; KAZAKOU, E.; FORTUNEL, C.; HUMMEL, I.; GARNIER, E. Let the concept of trait be functional! **Oikos**, [S.L.], v. 116, n. 5, p. 882-892, maio 2007.

WANG, Q.; DANILOV, S.; SCHRÖTER, J. Finite element ocean circulation model based on triangular prismatic elements, with application in studying the effect of topography representation. **Journal Of Geophysical Research**, [S.L.], v. 113, C05015, p. 1-21, 10 maio 2008.

WARD, B. A. Mixotroph ecology: more than the sum of its parts. **Proceedings Of The National Academy Of Sciences**, [S.L.], v. 116, n. 13, p. 5846-5848, 12 mar. 2019.

WARD, B. A.; FOLLOWS, M. J. Marine mixotrophy increases trophic transfer efficiency, mean organism size, and vertical carbon flux. **Proceedings Of The National Academy Of Sciences**, [S.L.], v. 113, n. 11, p. 2958-2963, 1 fev. 2016.

WEBBER, M. K.; ROFF, J. C. Annual structure of the copepod community, and its associated pelagic environment, of Discovery Bay, Jamaica. **Mar Biol** 123: p. 467. 1995.

WEST, N. J.; SCANLAN, D. Niche-Partitioning of *Prochlorococcus* Populations in a Stratified Water Column in the Eastern North Atlantic Ocean. **Applied And Environmental Microbiology**, [S.L.], v. 65, n. 6, p. 2585-2591, 1 jun. 1999.

WESTOBY, M.; WRIGHT, I. J. Land-plant ecology on the basis of functional traits. **Trends In Ecology & Evolution**, [S.L.], v. 21, n. 5, p. 261-268, maio 2006.

WOOD, A.M. *et al.* Discrimination between types of pigments in marine *Synechococcus* spp. by scanning spectroscopy, epifluorescence microscopy, and flow cytometry. **Limnology and Oceanography**, v. 30, n. 6, p. 1303-1315, 1985.

APÊNDICE A – Tabela traços micro

ESPÉCIES MICRO	Silic	Rafe	Flagella	Vacuoles	Auto	Hetero	Mixo	Teca	Chains	Resist. Stages	S:V >0,44	MDL >40	Pot. Toxicity
<i>Amphora</i> sp.	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	1
<i>Asteromphalus marylandica</i>	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Asteromphalus</i> sp.	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Coscinodiscus granii</i>	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0
<i>Coscinodiscus</i> sp.	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Diploneis</i> sp.	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Guinardia</i> sp.	1	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0
<i>Leptocylindrus</i> sp.	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	1	1	0
<i>Naviculaceae</i>	1	1	0	1	1	0	0	0	0	0	1	1	0
<i>Nitzschia longissima</i>	1	1	0	1	1	0	0	0	0	0	1	1	0
<i>Nitzschia</i> sp.	1	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Plagiogramma</i> sp.	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Plaktoniella sol</i>	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Pleurosigma</i> sp.	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0
<i>Pseudo-nitzschia</i> sp.	1	1	0	0	1	0	0	0	1	1	1	1	0
<i>Rhizosolenia setigera</i>	1	0	0	1	1	0	0	0	1	0	1	1	0
<i>Synedra</i> sp.	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0
<i>Thalassionema</i> sp.	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0
<i>Triceratium</i> sp.	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0
<i>Alexandrium</i> sp.	0	0	1	0	0	0	1	1	1	1	0	0	0
<i>Amphidinium</i> sp.	0	0	1	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0
<i>Amphidinium sphenoides</i>	0	0	1	0	0	0	1	1	0	1	1	0	0
<i>Amphisolenia globifera</i>	0	0	1	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0
<i>Ceratoperidinium</i>	0	0	1	0	0	0	1	1	0	1	0	1	0

<i>Corythodinium belgicae</i>	0	0	1	1	0	0	1	1	0	1	0	1	0
<i>Corythodinium</i> sp.	0	0	1	1	0	0	1	1	0	1	0	0	0
<i>Dinophysis acuminata</i>	0	0	1	1	0	0	1	1	0	1	0	0	1
<i>Dinophysis</i> sp.	0	0	1	1	0	0	1	1	0	1	0	0	0
<i>Diplopsalis</i> sp.	0	0	1	0	0	1	0	1	0	1	0	1	0
<i>Gymnodinium amphora</i>	0	0	1	1	0	0	1	0	1	1	0	0	0
<i>Gymnodinium lyra</i>	0	0	1	1	0	0	1	0	1	1	0	0	0
<i>Gymnodinium</i> sp. 2	0	0	1	1	0	0	1	0	1	1	0	0	0
<i>Gymnodinium</i> sp. 3	0	0	1	1	0	0	1	0	1	1	0	0	0
<i>Gymnodinium</i> sp.	0	0	1	1	0	0	1	0	1	1	0	0	0
<i>Gyrodinium fusiforme</i>	0	0	1	1	0	0	1	1	0	1	1	0	0
<i>Gyrodinium lachryma</i>	0	0	1	1	0	0	1	1	0	1	0	0	0
<i>Gyrodinium spirale</i>	0	0	1	1	0	0	1	1	0	1	0	0	0
<i>Gyrodinium</i> sp.	0	0	1	1	0	0	1	1	0	1	0	1	1
<i>Heterocapsa rotundata</i>	0	0	1	1	0	0	1	1	0	1	1	0	0
<i>Heterocapsa</i> sp.	0	0	1	0	0	0	1	1	0	1	1	0	0
<i>Heterocapsa triqueta</i>	0	0	1	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0
<i>Histioneis dolon</i>	0	0	1	0	0	1	0	1	0	1	0	1	0
<i>Histioneis hyalina</i>	0	0	1	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0
<i>Histioneis karstenii</i>	0	0	1	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0
<i>Histioneis minuscula</i>	0	0	1	0	0	1	0	1	0	1	1	0	0
<i>Histioneis</i> sp.	0	0	1	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0
<i>Noctiluca</i>	0	0	1	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0
<i>Ornithocercus</i> sp.	0	0	1	1	0	0	1	1	0	1	0	0	0
<i>Oxytoxum chalengeroides</i>	0	0	1	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0
<i>Oxytoxum crassum</i>	0	0	1	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0
<i>Oxytoxum curvatum</i>	0	0	1	0	0	1	0	1	0	1	1	0	0
<i>Oxytoxum elegans</i>	0	0	1	0	0	1	0	1	0	1	0	1	0

<i>Oxytoxum globosum</i>	0	0	1	0	0	1	0	1	0	1	1	0	0
<i>Oxytoxum laticeps</i>	0	0	1	0	0	1	0	1	0	1	0	1	0
<i>Oxytoxum longum</i>	0	0	1	0	0	1	0	1	0	1	1	0	0
<i>Oxytoxum milneri</i>	0	0	1	0	0	1	0	1	0	1	1	1	0
<i>Oxytoxum obliquum</i>	0	0	1	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0
<i>Oxytoxum sceptrum</i>	0	0	1	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0
<i>Oxytoxum scolopax</i>	0	0	1	0	0	1	0	1	0	1	1	0	0
<i>Oxytoxum</i> sp.	0	0	1	0	0	1	0	1	0	1	1	1	0
<i>Phalacroma rotundatum</i>	0	0	1	0	0	1	0	1	0	1	1	0	1
<i>Phalacroma</i> sp.	0	0	1	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0
<i>Podolampas palmipes</i>	0	0	1	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0
<i>Podolampas spinifera</i>	0	0	1	0	0	1	0	1	0	1	0	1	0
<i>Polykrikos schwartzii</i>	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1	1	1	0
<i>Polykrikos</i> sp.	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0	1	0
<i>Prorocentrum compressum</i>	0	0	1	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0
<i>Prorocentrum cordatum</i>	0	0	1	0	0	0	1	1	0	1	0	0	1
<i>Prorocentrum dentatum</i>	0	0	1	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0
<i>Prorocentrum micans</i>	0	0	1	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0
<i>Prorocentrum rostratum</i>	0	0	1	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0
<i>Prorocentrum</i> sp.	0	0	1	0	0	0	1	1	0	1	1	0	0
<i>Prorocentrum triestinum</i>	0	0	1	0	0	0	1	1	0	1	1	0	0
<i>Protoceratium reticulatum</i>	0	0	1	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0
<i>Protoperidinium</i> sp.	0	0	1	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0
<i>Protoperidinium steinii</i>	0	0	1	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0
<i>Protoperidinium subinermis</i>	0	0	1	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0
<i>Pyrocystis hamulus</i>	0	0	1	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0
<i>Pyrocystis lunula</i>	0	0	1	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0
<i>Scrippsiella</i> sp.	0	0	1	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0

<i>Scrippsiella spinifera</i>	0	0	1	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0
<i>Scrippsiella trochoidea</i>	0	0	1	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0
<i>Tripes arietinum</i>	0	0	1	1	0	0	1	1	1	1	0	0	0
<i>Tripes declinatum</i>	0	0	1	1	0	0	1	1	1	1	0	1	0
<i>Tripes euarquatium</i>	0	0	1	1	0	0	1	1	1	1	0	0	0
<i>Tripes limulus</i>	0	0	1	1	0	0	1	1	1	1	0	0	0
<i>Tripes lineatus</i>	0	0	1	1	0	0	1	1	1	1	0	0	0
<i>Tripes pentagonum</i>	0	0	1	1	0	0	1	1	1	1	0	0	0
<i>Tripes pentagonus</i>	0	0	1	1	0	0	1	1	1	1	0	0	0
<i>Tripes setaceum</i>	0	0	1	1	0	0	1	1	1	1	0	0	0
<i>Tripes</i> sp.	0	0	1	1	0	0	1	1	1	1	0	0	0
<i>Tripes teres</i>	0	0	1	1	0	0	1	1	1	1	0	0	0
<i>Dictyocha fibula</i>	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Dictyocha</i> sp.	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Pterosperma</i> sp.	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Anabaena</i> sp.	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	1	0	1
<i>Trichodesmium</i> sp.	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	1	0	0

APÊNDICE B – Tabela traços nano

ESPÉCIES NANO	Silic	Rafe	Flagella	Vacuoles	Auto	Hetero	Mixo	Teca	Chains	Resist. Stages	S:V>0,44	MDL>40	Toxicity
<i>Thalassiosira</i> spp	1	0	0	1	1	0	0	0	1	0	1	0	0
<i>Triceratium</i> sp.	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0
<i>Alexandrium</i> sp.	0	0	1	0	1	0	0	1	1	1	0	1	0
<i>Cladopyxis hemibrachiata</i>	0	0	1	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0
<i>Corythodinium</i> sp.	0	0	1	1	0	0	1	1	0	1	1	1	0
<i>Dinophysis</i> sp.	0	0	1	1	0	0	1	1	1	1	1	0	0
<i>Gymnodinium</i> sp.	0	0	1	1	0	0	1	0	1	1	1	0	0
<i>Gyrodinium spirale</i>	0	0	1	1	0	0	1	1	0	1	1	1	0
<i>Gyrodinium</i> sp.	0	0	1	1	0	0	1	1	0	1	1	1	0
<i>Heterocapsa rotundata</i>	0	0	1	1	0	0	1	1	0	1	1	0	0
<i>Heterocapsa</i> sp.	0	0	1	0	0	0	1	1	0	1	1	1	0
<i>Histioneis karstenii</i>	0	0	1	0	0	1	0	1	0	1	1	1	0
<i>Histioneis</i> sp.	0	0	1	0	0	1	0	1	0	1	1	1	0
<i>Oxytoxum globosum</i>	0	0	1	0	0	1	0	1	0	1	1	0	0
<i>Oxytoxum laticeps</i>	0	0	1	0	0	1	0	1	0	1	1	1	0
<i>Oxytoxum</i> sp.	0	0	1	0	0	1	0	1	0	1	1	0	0
<i>Phalacroma</i> sp.	0	0	1	0	0	1	0	1	0	1	0	1	0
<i>Phalacroma rotundatum</i>	0	0	1	0	0	1	0	1	0	1	0	1	0
<i>Prorocentrum cordatum</i>	0	0	1	0	0	0	1	1	0	1	0	1	1
<i>Prorocentrum</i> sp.	0	0	1	0	0	0	1	1	0	1	0	1	0
<i>Protoceratium reticulatum</i>	0	0	1	0	0	0	1	1	0	1	0	1	0
<i>Protoperidinium steinii</i>	0	0	1	0	0	1	0	1	0	1	1	0	0
<i>Pyrocystis lunula</i>	0	0	1	0	0	1	0	1	0	1	0	1	0
<i>Scrippsiella</i> sp.	0	0	1	0	0	0	1	1	0	1	1	0	0
<i>Scrippsiella spinifera</i>	0	0	1	0	0	0	1	1	0	1	0	1	0

<i>Dictyocha</i> sp.	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0
<i>Dictyocha fibula</i>	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0
<i>Dictyocha messanensis</i>	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0
<i>Pterosperma</i> sp.	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0
<i>Cianobactéria Cocóide</i> (<i>Anabaena</i> sp.)	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	1	0	1

APÊNDICE C – Tabela contagem microplâncton

MICROPLÂNCTON - DADOS BRUTOS

AMOSTRA	E1. Co S	E1. Co *	E1. B S	E1. B *	E1. M S	E1. M *	E1. C S	E1. C *	E3. Co S	E3. Co *	E3. B S	E3. B *	E3. M S	E3. M *	E3. C S	E3. C *	E5. Co S	E5. Co *	E5. B S	E5. M S	E5. M *	E5. C S	E5. C *	
<i>Amphora</i> sp.													7											
<i>Asteromphalus marylandica</i>										2		2					3			1				
<i>Asteromphalus</i> spp		1		1			1	1						1	1	1	2							1
<i>Bacillariophyta - Cêntrica N.I</i>	2	8	5	5		17	11	3	2		6		8	1	11	8		5		5	2			
<i>Bacillariophyta - Penata N.I</i>	33	7	18	3	18	29	58	10	6	12	21	2	25	15	9	7	33	65		11	66	15	29	
<i>Coscinodiscus granii</i>		1			1								1								1			
<i>Coscinodiscus</i> spp		3	6				1				2		1		1						4			
<i>Diploneis</i> sp.			1						1									1				1		
<i>Guinardia</i> sp.		4																						
<i>Leptocylindrus</i> spp																9								
<i>Naviculaceae</i>		1	1	3		2							3		1				6					1
<i>Nitzschia longissima</i>					1				1													1		
<i>Nitzschia</i> spp						1						1	1				1							
<i>Plagiogramma</i> sp.			1																					
<i>Plaktoniella sol</i>				1			2			1														
<i>Pleurosigma</i> sp.		1																						
<i>Pseudo- nitzschia</i> sp.								1																4
<i>Rhizosolenia setigera</i>	1						1																	
<i>Synedra</i> sp.																	2		1					
<i>Thalassionema</i> sp.	1	3		4	5		3	2	1			5	3	8	1		2	14			2			
<i>Thalassionemat aceae</i>		1	6		3	2	1			2	2					3	3							1

<i>Thalassiosira</i> spp	3	35	28	13	23	54	68	34	5	41	29	10	63	25	78	51	2	7	2	5	21	1	32
<i>Triceratium</i> sp.			1				1																
<i>Alexandrium - Cisto</i>			2	1											2	1			5			2	
<i>Alexandrium</i> spp	2	1	2	1			1	2				1			3	1	5		4		1		
<i>Alexandrium/Gonyaulax</i>	2		1	1				3			2					4	2		1				
<i>Amphidinium</i> sp.																3							
<i>Amphidinium sphenoides</i>																1							
<i>Amphisolenia globifera</i>													1										
<i>Ceratoperidinium (Cisto)</i>																	1						
<i>Cisto (N.I)</i>		10									3		1		2	6	2			2	1		2
<i>Corythodinium belgicæ</i>		1							4														
<i>Corythodinium</i> sp.	1															4							
<i>Dinophyceae (Dinoflagelados Ateados N.I)</i>		5	7	1		1		1					4		2	1		2					4
<i>Dinophyceae (Dinoflagelados Tecados N.I)</i>	4	2	16	8	11	15	19	7	9	5	12	15	13	11	4	5	8	6	1	5	5		7
<i>Dinophysis acuminata</i>						1						1						3					
<i>Dinophysis</i> sp.	1												1		1	1					2		
<i>Diplopsalis</i> sp.																1							
<i>Gymnodinium amphora</i>																	1						
<i>Gymnodinium lyra</i>							1																
<i>Gymnodinium</i> sp. 2		2																					
<i>Gymnodinium</i> sp. 3		21																					
<i>Gymnodinium</i> spp	31	23	12	28	18	26	35	11	25	23	32	21	31	16	13	2	7	7	10	12	15	11	19
<i>Gyrodinium fusiforme</i>																1							
<i>Gyrodinium lachryma</i>																	1						

<i>Gyrodinium spirale</i>	2	2		1		3	2	3	5	1		2	2	1			
<i>Gyrodinium</i> spp	7	3	7	1	2		1	7		1	5	4	3	1	4		
<i>Heterocapsa rotundata</i>														4			
<i>Heterocapsa</i> spp	1	1	1	1	4	1	2	3	6	2	9	4	4	6	9	6	
<i>Heterocapsa triquetra</i>									1		1			2			
<i>Histioneis dolon</i>														1			
<i>Histioneis hyalina</i>							1				1	1					
<i>Histioneis karstenii</i>	1										1						
<i>Histioneis minuscula</i>												1					
<i>Histioneis</i> spp	1			1	2		1	2			1			1	1		
<i>Noctiluca</i>								1									
<i>Ornithocercus</i> sp.	1										1						
<i>Oxytoxum chalengeroides</i>												1					
<i>Oxytoxum crassum</i>																1	
<i>Oxytoxum curvatum</i>	1								3								
<i>Oxytoxum elegans</i>																1	
<i>Oxytoxum globosum</i>	1	1							2	1			2		1		
<i>Oxytoxum laticeps</i>							5							2			
<i>Oxytoxum longum</i>																2	
<i>Oxytoxum milneri</i>		1	1														
<i>Oxytoxum obliquum</i>	1	2	7	3	7	1	2	2	1			4	6	1	5		
<i>Oxytoxum sceptrum</i>												6		1			
<i>Oxytoxum scolopax</i>	4	3	1		1	4	1		6	4	1		4	3	1	6	1
<i>Oxytoxum</i> spp	2	2	4		4		4	1	8	1	3	5	14			1	

<i>Tintinídeo NI</i>					1	
<i>Tintinnopsis rotundata</i>						1
<i>Scenedesmus</i> sp.	11	19	12	28		

APÊNDICE D – Tabela contagem nanoplâncton

NANOPLÂNCTON - DADOS BRUTOS																							
AMOSTRA	E1.Co S	E1.Co *	E1.B S	E1.B *	E1.M S	E1.M *	E1.C S	E1.C *	E3.Co S	E3.Co *	E3.B S	E3.B *	E3.M S	E3.M *	E3.C S	E3.C *	E5.Co S	E5.Co *	E5.B S	E5.M S	E5.M *	E5.C S	E5.C *
<i>Bacillariophyta - Cêntrica N.I</i>		4	18	6		5	15			5	6		23	2	6	14			1		2	8	
<i>Bacillariophyta - Penata N.I</i>	1	1					1	1		2			2		1	2			1		1		
<i>Thalassiosira spp</i>	7	9		6	1	5	12	7		10		8	8		4	7		1	1	1			3
<i>Triceratium sp.</i>																						1	
<i>Alexandrium - Cisto</i>																			2				
<i>Alexandrium spp</i>	1	2														1	1						
<i>Cisto (NI)</i>								1															1
<i>Cladopyxis hemibrachiata</i>													1										
<i>Corythodinium sp.</i>	1																						
<i>Dinoflagelado NI 1</i>		120									15					13							
<i>Dinoflagelado NI 2</i>													1										
<i>Dinoflagelado NI 3</i>																1							
<i>Dinoflagelado NI 4</i>		1																					
<i>Dinoflagelado NI 5</i>		1																					
<i>Dinoflagelado NI 6</i>															2								
<i>Dinophyceae (Dinoflagelados Atecados N.I)</i>	4	1	2		4						1	3	1	1		1				9	4	4	
<i>Dinophyceae (Dinoflagelados Tecados N.I)</i>	1	18	13		3	5	18	1	3	2	7	19	24		14	18	1			3	8	14	11
<i>Dinophysis sp.</i>													1		1								
<i>Gymnodinium spp</i>		5			12	1	8	2		3	1		3		1		1	1	1	2			2

APÊNDICE E – Tabela biovolume microplâncton

	FORMA	SUN & LIU (2003)	CLASSE DE TAMANHO	d	l	w	ÁREA (μm^2)	BIOVOLUME (μm^3)	S:V	MDL S:V	CARBONO (pg/cél)
<i>Amphora</i> sp.	Prisma c/ elipse base	11-H	D	37,81	7,55	2,51	627	563	1,11460947	42,14338408	48,96657891
<i>Asteromphalus marylandica</i>	Esférica	1-H	C	30,87	23,83		2992,284666	15395,30461	0,19436346	6	716,744531
<i>Asteromphalus</i> spp.	Esférica	1-H	D	50,86			8120,765419	68830,25423	0,117982499	6	2414,524185
<i>Bacillariophyta - Cêntrica N.I</i>	Cilindro	28-H	D	34,12	14,30		1854	5480	0,338336927	11,54405594	310,1242675
<i>Coscinodiscus granii</i>	Cilindro	28-H	E	55,12	28,29		6156	34647	0,177677189	9,793566631	1383,760058
<i>Coscinodiscus</i> spp.	Cilindro	28-H	C	30,00	13,20		1518	4105	0,36969697	11,09090909	245,3729225
<i>Diploneis</i> sp.	Prisma c/ elipse base	11-H	B	17,73	16,89	10,48	1040	2465	0,422056115	7,483054927	162,2309877
<i>Leptocylindrus</i> spp.	Cilindro	28-H	E	93,33	4,72		1417	1630	0,869785646	81,17709438	115,9804904
<i>Naviculaceae</i>	Prisma c/ elipse base	11-H	D	48,51	8,20	2,50	847	781	1,085135302	52,6344878	63,872751
<i>Nitzschia</i> spp.	Prisma c/ elipse base	11-H	E	60,52	10,45	3,20	1350	1589	0,849434486	51,40777512	113,6607059
<i>Plaktoniella sol</i>	Cilindro	28-H	D	39,64	36,80	17,06	6710	42162	0,159149739	6,308695652	1622,564352
<i>Rhizolenia setigera</i>	Cilindro	28-H	F	173,66	11,68		6587	18607	0,35398251	61,47260274	835,7939202
<i>Scenedesmus</i> sp.	Cilindro	28-H	B	19,24	5,86		408	519	0,786543961	15,1331058	45,8490799
<i>Synedra</i> sp.	Cilindro	28-H	E	88,39	2,57	4,30	724	459	1,579047227	139,5719844	41,47198752
<i>Thalassionema</i> sp.	Prisma c/ elipse base	11-H	F	102,20	4,69	5,10	1610	1921	0,837983411	85,64358056	132,5234411
<i>Thalassionemataceae</i>	Prisma c/ elipse base	11-H	F	126,78	9,00	6,20	3114	5553	0,560701752	71,08576808	313,4794996
<i>Thalassiosira</i> spp.	Cilindro	28-H	C	21,23	5,31		398	470	0,847488329	17,99478488	42,32736015
<i>Triceratium</i> sp.	Prisma retangulo base	13-H	B	16,24	15,03	3,53	264	431	0,611899844	9,937253459	39,42770031
<i>Alexandrium - Cisto</i>	Esférica	1-H	D	40,73	37,58		5209,049306	35360,76304	0,147311564	6	4036,944749
<i>Alexandrium</i> spp.	Esférica	1-H	D	23,25	21,28		1697,992065	6580,932103	0,258016955	6	1018,570235
<i>Alexandrium/Gonyaulax</i>	Esférica	1-H	C	21,62	20,32		1467,938914	5289,880981	0,277499422	6	851,7571444
<i>Amphidinium</i> sp.	Bicônico	8-H	C	23,25	11,02		446	740	0,602362565	14,00693751	170,0551882
<i>Amphidinium sphenoides</i>	Bicônico	8-H	E	82,08	27,38		3721	16109	0,231008685	18,96119286	2120,34371
<i>Amphisolenia globifera</i>	Cilindro	28-H	E	6,24	95,62		16237	44810	0,362345073	2,261033257	4901,0284
<i>Ceratoperidinium (Cisto)</i>	Bicônico	8-H	E	44,53	28,28		2343	9324	0,251333702	11,19188977	1354,876532

<i>Cisto (N.I)</i>	Esférica	1-H	C	27,85	24,92			2434,871692	11300,51006	0,215465645	6	1585,991634
<i>Corythodinium belgicæ</i>	Cilindro	28-H	C	15,15	22,61			1879	6081	0,308969655	4,679345422	954,7222954
<i>Corythodinium</i> sp.	Cilindro	28-H	C	15,40	23,64			2021	6757	0,299110663	4,60630421	1040,772382
<i>Dinophysis acuminata</i>	Elipsóide	3-H	C	23,04	18,86	13,16	9,74	1050	2994	0,350659286	8,079189953	534,4238445
<i>Dinophysis</i> sp.	Elipsóide	3-H	C	21,27	17,35	18,26	5,37	1127	3527	0,31956363	6,79791731	611,1721903
<i>Diplopsalis</i> sp.	Esférica	1-H	E	33,29	40,87			3479,823674	19307,22168	0,180234305	6	2459,337289
<i>Gymnodinium amphora</i>	Cilindro	28-H	C	13,12	27,99			2384	8073	0,295347206	3,874955341	1204,122755
<i>Gymnodinium lyra</i>	Bicônico	8-H	E	32,00	63,23			7039	33494	0,210144422	6,724621508	3861,534342
<i>Gymnodinium</i> sp. 2	Cilindro	28-H	C	19,38	29,97			3236	13673	0,236657068	4,586413986	1853,938404
<i>Gymnodinium</i> sp. 3	Cilindro	28-H	C	17,80	21,32			1906	6353	0,300008382	5,338649156	989,5544474
<i>Gymnodinium</i> spp.	Cilindro	28-H	B	13,67	19,42			1427	4050	0,352266887	4,814245049	684,4147568
<i>Gyrodinium fusiforme</i>	Bicônico	8-H	E	99,65	24,19	26,38		3896	15266	0,255239844	25,43465047	2028,982779
<i>Gyrodinium lachryma</i>	Bicônico	8-H	E	27,81	52,12			4836	19778	0,24454104	6,800686321	2508,324535
<i>Gyrodinium spirale</i>	Bicônico	8-H	C	25,84	8,88			381	533	0,714762926	18,4659002	129,9895852
<i>Gyrodinium</i> spp.	Bicônico	8-H	C	27,32	11,88	10,63	9,04	556	1009	0,550924335	15,05217104	219,2194842
<i>Heterocapsa rotundata</i>	Elipsóide	3-H	B	6,57	14,06	6,37		241	308	0,783555611	5,147960366	82,99456908
<i>Heterocapsa</i> spp.	Elipsóide	3-H	C	24,75	18,41	14,01	15,46	1128	3342	0,337471418	8,351351886	584,7527721
<i>Heterocapsa triquetra</i>	Elipsóide	3-H	D	21,25	33,72	12,64	9,63	1547	4744	0,326048877	6,929625472	779,0084169
<i>Histioneis dolon</i>	Eclipsóide + 2 cones + 1 cilindro	25-SL	D	15,67	41,44			2884	7045	0,409357754	6,414636003	1077,022933
<i>Histioneis hyalina</i>	Eclipsóide + 2 cones + 1 cilindro	25-SL	D	18,26	44,52			3365	9474	0,355155429	6,485138141	1372,710992
<i>Histioneis karstenii</i>	Eclipsóide + 2 cones + 1 cilindro	25-SL	B	15,47	18,57			705	1396	0,504893736	7,808181623	286,1023229
<i>Histioneis minuscula</i>	Eclipsóide + 2 cones + 1 cilindro	25-SL	D	42,33	20,76			1537	4776	0,321904066	13,6261991	783,3813487
<i>Histioneis</i> spp.	Eclipsóide + 2 cones + 1 cilindro	25-SL	C	20,32	27,67			1492	4072	0,366359351	7,444422007	687,4556899
<i>Noctiluca</i>	Esférica	1-H	B	20,70	20,60			1345,4586	4641,83217	0,289855072	6	765,3009259
<i>Ornithocercus</i> sp.	Esférica	1-H	C	22,93				1650,964586	6309,436326	0,26166594	6	984,0243888
<i>Oxytoxum challengeroides</i>	Elipsóide	3-H	E	66,64	13,17	12,55		2138	5767	0,370777418	24,70860715	914,2024495
<i>Oxytoxum crassum</i>	Cilindro	28-H	B	13,95	10,92			666	1306	0,509669542	7,10989011	270,9612348
<i>Oxytoxum curvatum</i>	Elipsóide	3-H	D	46,95	8,49	22,14	2,86	1921	4623	0,415538978	19,51094013	762,7527075
<i>Oxytoxum elegans</i>	Elipsóide	3-H	D	34,45	11,23	9,01		890	1825	0,487585775	16,79732996	356,296917

<i>Oxytoxum globosum</i>	Cilindro	28-H	C	21,14	15,88			1451	4187	0,346496548	7,324937028	703,3092058
<i>Oxytoxum laticeps</i>	Elipsóide	3-H	B	18,55	11,48	6,67		455	744	0,610942893	11,33299066	170,844836
<i>Oxytoxum longum</i>	Cilindro	28-H	E	51,19	8,60			1499	2974	0,50418641	25,80930233	531,4021282
<i>Oxytoxum milneri</i>	Elipsóide	3-H	D	32,91	13,95	12,29		1128	2953	0,381900471	12,566435	528,3633863
<i>Oxytoxum obliquum</i>	Cilindro	28-H	D	38,24	17,18			2526	8858	0,285204747	10,90480349	1299,23799
<i>Oxytoxum sceptrum</i>	Cilindro	28-H	C	29,35	6,91			712	1099	0,64743347	19,00217234	235,1870237
<i>Oxytoxum scolopax</i>	Elipsóide	3-H	E	61,65	10,08	6,32		1267	2056	0,61644868	38,005294	392,7365158
<i>Oxytoxum spp.</i>	Elipsóide	3-H	C	30,71	16,97	7,97		1024	2175	0,470893228	14,46113103	411,3006802
<i>Phalacroma rotundatum</i>	Esférica	1-H	C	22,65	20,16			1611,364825	6083,797417	0,264861683	6	955,1084948
<i>Phalacroma sp.</i>	Esférica	1-H	D	33,36	34,88			3494,473344	19429,27179	0,179856115	6	2472,062719
<i>Podolampas palmipes</i>	Eclipsóide + 2 conos + 1 cilindro	25-SL	E	64,96	19,85	20,48	10,36	2118	6700	0,316066229	20,5300819	1033,692401
<i>Podolampas spinifera</i>	Eclipsóide + 2 conos + 1 cilindro	25-SL	E	72,28	10,22		20,99	1172	1976	0,592924529	42,85362031	380,2959663
<i>Polykrikos schwartzii</i>	Cilindro	28-H	D	41,36	19,22			3078	12000	0,256472445	10,60770031	1665,941324
<i>Polykrikos spp.</i>	Cilindro	28-H	D	33,79	16,05			2108	6836	0,308410293	10,4211838	1050,843021
<i>Prorocentrum compressum</i>	Cilindro	28-H	D	39,75	37,66			6930	44272	0,156534284	6,221455125	4852,846236
<i>Prorocentrum cordatum</i>	Cilindro	28-H	B	18,92	17,21			1489	4403	0,338091425	6,398192382	732,8737185
<i>Prorocentrum dentatum</i>	Cilindro	28-H	D	39,61	14,29			2099	6353	0,330408325	13,08747376	989,5486754
<i>Prorocentrum micans</i>	Cilindro	28-H	C	23,05	11,68			1060	2469	0,429252475	9,892123288	456,3666597
<i>Prorocentrum rostratum</i>	Cilindro	28-H	D	34,61	6,08			719	1005	0,715681504	24,76973684	218,5407241
<i>Prorocentrum spp.</i>	Cilindro	28-H	C	27,71	18,25			2112	7246	0,291392727	8,075220936	1102,163437
<i>Prorocentrum triestinum</i>	Cilindro	28-H	D	49,07	13,82			2431	7361	0,330190933	16,20356971	1116,469574
<i>Protoceratium reticulatum</i>	Esférica	1-H	C	27,35	23,79			2348,79065	10706,57071	0,219378428	6	1517,390153
<i>Protoperidinium sp.</i>	Cone + 1/2 esfera	9-H	D	33,85	32,16	22,45	18,10	2359	19315,8861	0,122105669	4,132869863	2460,241154
<i>Protoperidinium steinii</i>	Cone + 1/2 esfera	9-H	C	27,57	24,67	3,73	6,88	1434	9880,028416	0,145127841	4,001174569	1420,759448
<i>Protoperidinium subinerme</i>	Cone + 1/2 esfera	9-H	B	17,55	16,27			612	2631,39245	0,232429494	4,079137616	480,7791425
<i>Pyrocystis hamulus</i>	Cilindro	28-H	C	26,17	11,97			1209	2945	0,410592141	10,74519632	527,2197518
<i>Pyrocystis lunula</i>	Prisma c/ elipse base	11-H	B	17,66	9,36	18,46	18,94	1043	2395	0,435329285	7,685738525	445,1426389
<i>Scrippsiella sp.</i>	Elipsóide	3-H	B	19,84	15,62	11,18	11,28	752	1813	0,414771344	8,227178148	354,3720674
<i>Scrippsiella spinifera</i>	Cilindro	28-H	C	22,80	17,60			1747	5548	0,314961816	7,18007953	885,6727997

<i>Scrippsiella trochoidea</i>	Elipsóide	3-H	C	25,14	19,09	18,56	16,91	1369	4664	0,293594366	7,380962356	768,2773632	
<i>Tripes arietinum</i>	Eclipsóide + 2 conos + 1 cilindro	25-SL	E	57,79	83,48	47,70		13314	105435	0,126274554	7,297406484	9877,323812	
<i>Tripes declinatum</i>	Eclipsóide + 2 conos + 1 cilindro	25-SL	C	21,81	96,86	68,32	26,87	15105	53572	0,281950724	6,15028513	5672,978732	
<i>Tripes euarquatium</i>	Eclipsóide + 2 conos + 1 cilindro	25-SL	C	30,20	37,87	129,73		2881	11339	0,254114461	7,674256708	1590,388745	
<i>Tripes limulus</i>	Eclipsóide + 2 conos + 1 cilindro	25-SL	D	33,71	65,98	43,60	37,66	7679	38420	0,199873612	6,737739473	4320,7753	
<i>Tripes lineatum</i>	Eclipsóide + 2 conos + 1 cilindro	25-SL	C	22,44	67,29	26,92	11,84	5,82	7497	0,281857174	6,324874976	3197,115241	
<i>Tripes pentagonum</i>	Eclipsóide + 2 conos + 1 cilindro	25-SL	C	30,83	97,90			7,34	15782	0,204068657	6,290416345	7663,148488	
<i>Tripes pentagonus</i>	Eclipsóide + 2 conos + 1 cilindro	25-SL	C	25,61	99,12		57,15	9,13	15938	0,241999837	6,19701082	6718,47792	
<i>Tripes setaceum</i>	Eclipsóide + 2 conos + 1 cilindro	25-SL	B	20,89	154,36			10,16	37769	0,289837039	6,054695751	11748,41916	
<i>Tripes spp.</i>	Eclipsóide + 2 conos + 1 cilindro	25-SL	B	19,50	76,17	49,93		30,97	9406	0,317555411	6,19360074	3491,858362	
<i>Tripes teres</i>	Eclipsóide + 2 conos + 1 cilindro	25-SL	C	30,20	82,12		32,01	12,13	11287	0,211656004	6,392973382	5651,778621	
<i>Cocolitoforídeo</i>	Esférica	1-H	C	25,81	23,03				2091,1899	8994,440112	0,232498063	6	1114,89884
<i>Dictyocha fibula</i>	Esférica	1-H	B	18,91					1122,351665	3536,530097	0,317359568	6	217,4146103
<i>Dictyocha</i> sp.	Esférica	1-H	B	15,33					737,927946	1885,405902	0,391389432	6	130,5406681
<i>Pterosperma</i> sp.	Esférica	1-H	D	31,98					3210,672643	17111,10148	0,187636819	6	780,8739212
<i>Silicoflagelado</i>	Esférica	1-H	C	22,89					1645,209594	6276,474601	0,262123198	6	346,2102981
<i>Mesodinium rubrum</i>	Esférica	1-H	A	10,57					350,4843665	617,1445553	0,56791292	6	91,74786812

APÊNDICE F – Tabela biovolume nanoplâncton

	FORMA	SUN & LIU (2003)	CLASSE DE TAMANHO	d	l	w	ÁREA (um ²)	BIOVOLUME (um ³)	S:V	MDL S:V	CARBONO (pg/cél)
<i>Bacillariophyta - Cêntrica N.I</i>	Cilindro	28-H	B	13,46	13,5		854	1915	0,445765	6	132,2138684
<i>Bacillariophyta - Penata N.I</i>	Prisma retangulo base	13-H	B	17,99	3	1,7	62	46	1,345439	24,20444	6,411015805
<i>Thalassiosira spp.</i>	Cilindro	28-H	A	9,29	9,29		407	630	0,645856	6	53,64047484
<i>Triceratium sp.</i>	Prisma retangulo base	13-H	B	16,24	15	2,5	258	305	0,845311	13,72786	29,82083294
<i>Alexandrium - Cisto</i>	Esférica	1-H	B	17,2	16,2		929	2663	0,348837	6	5,005823419
<i>Alexandrium spp.</i>	Esférica	1-H	B	17,81	15,8		996	2958	0,336814	6	5,133311129
<i>Cisto (NI)</i>	Esférica	1-H	B	17,08	16,5		916	2608	0,351288	6	4,980757866
<i>Cladopyxis hemibrachiata</i>	Esférica	1-H	B	13,69	11,5		588	1343	0,438276	6	4,250136728
<i>Corythodinium sp.</i>	Elipsóide	3-H	B	18,45	12,6	11,85	635	1442	0,440346	8,124383	4,323491819
<i>Dinophyceae (Dinoflagelados Atecados N.I)</i>	Esférica	1-H	B	18,94	12,9		1126	3556	0,31679	6	5,363929624
<i>Dinophyceae (Dinoflagelados Tecados N.I)</i>	Esférica	1-H	B	14,1	12,7		624	1466	0,425599	6	4,340528908
<i>Dinophysis sp.</i>	Elipsóide	3-H	B	12,89	12,1	8,97	400	730	0,548351	7,068246	3,674211149
<i>Gymnodinium spp.</i>	Elipsóide	3-H	B	13,96	9,83	7,603	339	546	0,620425	8,661133	3,428376634
<i>Gyrodinium spirale</i>	Bicônico	8-H	B	19,86	5,62		182	164	1,109539	22,03544	2,572166586
<i>Gyrodinium spp.</i>	Bicônico	8-H	B	17,51	7,98		241	292	0,826567	14,47318	2,950693725
<i>Heterocapsa rotundata</i>	Elipsóide	3-H	B	14,06	6,57	6,37	241	308	0,783556	11,01679	2,989580157
<i>Heterocapsa sp.</i>	Elipsóide	3-H	B	16,5	13,5	11,6	601	1353	0,444482	7,333958	4,257828413
<i>Histioneis karstenii</i>	Eclipsóide + 2 cones + 1 cilindro	25-SL	B	18,57	11,3	7,81	385	617	0,62276	11,56466	3,529992404
<i>Histioneis sp.</i>	Eclipsóide + 2 cones + 1 cilindro	25-SL	B	18,2	12	10,66	411	686	0,598901	10,9	3,620043518
<i>Oxytoxum globosum</i>	Elipsóide	3-H	B	12,74	9,27	5,407	258	334	0,771543	9,829461	3,048540619
<i>Oxytoxum laticeps</i>	Elipsóide	3-H	B	16,07	10,1	5,615	342	478	0,714852	11,48768	3,321054961
<i>Oxytoxum sp.</i>	Elipsóide	3-H	B	11,34	4,5	4,46	133	119	1,112009	12,61018	2,382405072
<i>Phalacroma</i>	Esférica	1-H	B	18,86	16,7	70,3	1117	3511	0,318134	6	5,347675177

<i>Phalacroma rotundatum</i>	Esférica	1-H	B	15,5	13,4	10,83	754	1949	0,387097	6	4,645895713
<i>Prorocentrum</i>	Esférica	1-H	B	18,73	14,1		1102	3439	0,320342	6	5,321220012
<i>Prorocentrum cordatum</i>	Elipsóide	3-H	B	18,73	14,4	16,06	844	2273	0,371168	6,951986	4,819795693
<i>Prorocentrum</i> sp.	Esférica	1-H	B	16,11	14,8		815	2188	0,372439	6	4,776272888
<i>Protoceratium reticulatum</i>	Esférica	1-H	B	19,12	18,5		1148	3658	0,313808	6	5,400431291
<i>Protoperdinium steinii</i>	Esférica	1-H	B	12,38	12,1	3,4	481	993	0,484653	6	3,95441579
<i>Pyrocystis lunula</i>	Prisma c/ elipse base	11-H	B	18,99	18,3	16,18	1491	4404	0,338517	6,428438	5,645406667
<i>Scrippsiella</i> sp.	Elipsóide	3-H	B	14,38	11,7	10,73	470	943	0,499012	7,175793	3,905727188
<i>Scrippsiella spinifera</i>	Elipsóide	3-H	B	18,99	15,2	12	739	1812	0,407906	7,746132	4,566025739
<i>Dictyocha</i> sp.	Elipsóide	3-H	B	15,35	7,7	6,18	283	382	0,738818	11,34086	35,79891778
<i>Dictyocha fibula</i>	Elipsóide	3-H	B	20,71	13,2	9,93	656	1426	0,460198	9,53071	104,0637393
<i>Dictyocha messanensis</i>	Elipsóide	3-H	B	13,85	12,3	8,615	419	766	0,546779	7,572892	62,87441272
<i>Fitoflagelado</i>	Elipsóide	3-H	B	13,02	6,58		136	1155	0,117643	1,531711	87,73447728
<i>Fitoflagelado2</i>	Elipsóide	3-H	B	7,9	7,1		89	258	0,344799	2,723913	26,01647669
<i>Fitoflagelado 3</i>	Elipsóide	3-H	B	6,28	5,28		53	130	0,405767	2,548216	14,88529964
<i>Fitoflagelado 4</i>	Elipsóide	3-H	B	9,62	7,68		117	466	0,25152	2,419625	42,01329258
<i>Fitoflagelado 5</i>	Elipsóide	3-H	B	11,04	9,06		159	704	0,225295	2,48726	58,73074689
<i>Fitoflagelado 6</i>	Elipsóide	3-H	B	7,46	7,29		86	217	0,39702	2,961766	22,63056181
<i>Fitoflagelado 8</i>	Elipsóide	3-H	B	4,13	4,13		27	37	0,733858	3,030833	5,36943073
<i>Pterosperma</i> sp.	Elipsóide	3-H	B	13,49	7,46		160	1285	0,124244	1,676057	95,64028065
<i>Slicoflagelado</i>	Elipsóide	3-H	B	27,9	22,9	19,95	1739	11366	0,153047	4,27002	560,3724748
<i>Cocolitoforídeo</i>	Esférica	1-H	B	10,35			336	580	0,57971	6	85,01070776
<i>Cianobactéria Cocóide</i> (<i>Anabaena</i> sp.)	Esférica	1-H	A	1,43			6	2	4,195804	6	0,322083357
<i>Mesodinium rubrum</i>	Esférica	1-H	A	7,92			197	260	0,757576	6	40,7440722

APÊNDICE G – Tabela ANOVA densidade microplâncton

ANOVA Densidade	E1.Co S	E1.Co *	E1.B S	E1.B *	E1.M S	E1.M *	E1.C S	E1.C *	E3.Co S	E3.Co *	E3.B S	E3.B *	E3.M S	E3.M *	E3.C S	E3.C *	E5.Co S	E5.Co *	E5.B S	E5.M S	E5.M *	E5.C S	E5.C *
E1.Co S		0,0062	0,7132	0,6217	0,7718	0,6584	0,0812	0,9792	0,8695	0,2356	0,7170	0,9706	0,0330	0,7571	0,2398	0,0508	0,8415	0,4799	0,3979	0,5844	0,2039	0,6073	0,0292
E1.Co *	0,0062		0,0165	0,0219	0,0047	0,0303	0,2704	0,0096	0,0039	0,0627	0,0019	0,0081	0,4433	0,0029	0,0001	0,3461	0,0051	0,0008	0,0003	0,0008	0,0710	0,0148	0,0018
E1.B S	0,7132	0,0165		0,9019	0,5259	0,9315	0,1772	0,7533	0,5883	0,4243	0,4588	0,7695	0,0805	0,5040	0,1254	0,1147	0,5647	0,2978	0,2188	0,3522	0,1009	0,9036	0,0113
E1.B *	0,6217	0,0219	0,9019		0,4547	0,9958	0,2094	0,6681	0,5097	0,5278	0,3910	0,6542	0,1038	0,4193	0,0932	0,1529	0,5036	0,2339	0,1744	0,2810	0,0741	0,9740	0,0071
E1.M S	0,7718	0,0047	0,5259	0,4547		0,5883	0,0575	0,8849	0,8940	0,0926	0,9470	0,6554	0,0112	0,9129	0,4680	0,0159	0,8696	0,7851	0,7092	0,9501	0,4334	0,3083	0,0995
E1.M *	0,6584	0,0303	0,9315	0,9958	0,5883		0,2487	0,6845	0,5436	0,3512	0,4246	0,8436	0,0628	0,5808	0,1584	0,0881	0,6330	0,3519	0,2769	0,4246	0,1315	0,7922	0,0177
E1.C S	0,0812	0,2704	0,1772	0,2094	0,0575	0,2487		0,1096	0,0576	0,4392	0,0361	0,0910	0,7794	0,0417	0,0037	0,9509	0,0602	0,0151	0,0089	0,0178	0,0023	0,1621	0,0846
E1.C *	0,9792	0,0096	0,7533	0,6681	0,8849	0,6845	0,1096		0,8489	0,1721	0,6915	0,8345	0,0211	0,8847	0,3065	0,0309	0,9604	0,6033	0,4892	0,6915	0,2684	0,4942	0,0462
E3.Co S	0,8695	0,0039	0,5883	0,5097	0,8940	0,5436	0,0576	0,8489		0,1668	0,8471	0,8258	0,0208	0,8968	0,3180	0,0322	0,9604	0,6005	0,5040	0,7056	0,2701	0,4853	0,0448
E3.Co *	0,2356	0,0627	0,4243	0,5278	0,0926	0,3512	0,4392	0,1721	0,1668		0,1097	0,2872	0,1285	0,1418	0,0173	0,4080	0,1543	0,0590	0,0478	0,1089	0,0154	0,7691	0,0008
E3.B S	0,7170	0,0019	0,4588	0,3910	0,9470	0,4246	0,0361	0,6915	0,8471	0,1097		0,6617	0,0112	0,9538	0,4185	0,0181	0,8682	0,7696	0,6405	0,8590	0,3646	0,3626	0,0703
E3.B *	0,9706	0,0081	0,7695	0,6542	0,6554	0,8436	0,0910	0,8345	0,8258	0,2872	0,6617		0,0307	0,7328	0,1957	0,0627	0,7145	0,4066	0,3384	0,5116	0,1772	0,6805	0,0283
E3.M S	0,0330	0,4433	0,0805	0,1038	0,0112	0,0628	0,7794	0,0211	0,0208	0,1285	0,0112	0,0307		0,0124	0,0004	0,5302	0,0109	0,0022	0,0011	0,0023	0,0002	0,0354	0,0067
E3.M *	0,7571	0,0029	0,5040	0,4193	0,9129	0,5808	0,0417	0,8847	0,8968	0,1418	0,9538	0,7328	0,0124		0,3583	0,0269	0,9631	0,6405	0,5581	0,7811	0,3233	0,4241	0,0664
E3.C S	0,2398	0,0001	0,1254	0,0932	0,4680	0,1584	0,0037	0,3065	0,3180	0,0173	0,4185	0,1957	0,0004	0,3583		0,0019	0,3978	0,5922	0,6513	0,5556	0,8969	0,0902	0,3090
E3.C *	0,0508	0,3461	0,1147	0,1529	0,0159	0,0881	0,9509	0,0309	0,0322	0,4080	0,0181	0,0627	0,5302	0,0269	0,0019		0,0262	0,0084	0,0066	0,0179	0,0017	0,2712	0,0692
E5.Co S	0,8415	0,0051	0,5647	0,5036	0,8696	0,6330	0,0602	0,9604	0,9604	0,1543	0,8682	0,7145	0,0109	0,9631	0,3978	0,0262		0,7158	0,6377	0,8773	0,3734	0,3349	0,0787
E5.Co *	0,4799	0,0008	0,2978	0,2339	0,7851	0,3519	0,0151	0,6033	0,6005	0,0590	0,7696	0,4066	0,0022	0,6405	0,5922	0,0084	0,7158		0,9158	0,8867	0,5693	0,2194	0,1499
E5.B S	0,3979	0,0003	0,2188	0,1744	0,7092	0,2769	0,0089	0,4892	0,5040	0,0478	0,6405	0,3384	0,0011	0,5581	0,6513	0,0066	0,6377	0,9158		0,8431	0,5951	0,1970	0,1524
E5.M S	0,5844	0,0008	0,3522	0,2810	0,9501	0,4246	0,0178	0,6915	0,7056	0,1089	0,8590	0,5116	0,0023	0,7811	0,5556	0,0179	0,8773	0,8867	0,8431		0,3668	0,2494	0,0886
E5.M *	0,2039	0,0710	0,1009	0,0741	0,4334	0,1315	0,0023	0,2684	0,2701	0,0154	0,3646	0,1772	0,0002	0,3233	0,8969	0,0017	0,3734	0,5693	0,5951	0,3668		0,0353	0,4030
E5.C S	0,6073	0,0148	0,9036	0,9740	0,3083	0,7922	0,1621	0,4942	0,4853	0,7691	0,3626	0,6805	0,0354	0,4241	0,0902	0,2712	0,3349	0,2194	0,1970	0,2494	0,0353		0,0044
E5.C *	0,0292	0,0018	0,0113	0,0071	0,0995	0,0177	0,0846	0,0462	0,0448	0,0008	0,0703	0,0283	0,0067	0,0664	0,3090	0,0692	0,0787	0,1499	0,1524	0,0886	0,4030	0,0044	

APÊNDICE H – Tabela A nova FD microplâncton

ANOV A FD	E1.Co S	E1.Co *	E1.B S	E1.B *	E1.M S	E1.M *	E1.C S	E1.C *	E3.Co S	E3.Co *	E3.B S	E3.B *	E3.M S	E3.M *	E3.C S	E3.C *	E5.Co S	E5.Co *	E5.B S	E5.M S	E5.M *	E5.C S	E5.C *
E1.Co S		0,8852	0,8852	0,8852	0,8852	0,665	0,8852	0,8852	0,665	0,8852	0,8852	0,8852	0,8852	0,8852	0,665	0,8852	0,8852	0,8852	0,8852	0,665	0,8852	0,8852	0,8852
E1.Co *	0,8852		0,8852	0,8852	0,8852	0,8852	0,665	0,8852	0,8852	0,665	0,665	0,8852	0,4705	0,8852	0,8852	0,4705	0,8852	0,8852	0,8852	0,4705	0,8852	0,8852	0,8852
E1.B S	0,8852	0,8852		0,8852	0,8852	0,665	0,8852	0,8852	0,665	0,8852	0,665	0,8852	0,8852	0,8852	0,8852	0,8852	0,8852	0,665	0,665	0,665	0,8852	0,8852	0,665
E1.B *	0,8852	0,8852	0,8852		0,665	0,665	0,665	0,8852	0,665	0,665	0,665	0,8852	0,8852	0,8852	0,8852	0,8852	0,8852	0,665	0,8852	0,665	0,8852	0,8852	0,8852
E1.M S	0,8852	0,8852	0,8852	0,665		0,665	0,8852	0,8852	0,8852	0,8852	0,665	0,8852	0,8852	0,8852	0,8852	0,8852	0,8852	0,665	0,8852	0,665	0,8852	0,8852	0,8852
E1.M *	0,665	0,8852	0,665	0,665	0,665		0,665	0,665	0,665	0,665	0,665	0,665	0,8852	0,665	0,665	0,4705	0,665	0,665	0,665	0,665	0,8852	0,8852	0,665
E1.C S	0,8852	0,665	0,8852	0,665	0,8852	0,665		0,8852	0,8852	0,8852	0,8852	0,8852	0,8852	0,8852	0,8852	0,8852	0,8852	0,8852	0,8852	0,665	0,8852	0,8852	0,8852
E1.C *	0,8852	0,8852	0,8852	0,8852	0,8852	0,665	0,8852		0,665	0,8852	0,8852	0,8852	0,8852	0,665	0,665	0,8852	0,8852	0,665	0,8852	0,665	0,8852	0,8852	0,8852
E3.Co S	0,665	0,8852	0,665	0,665	0,8852	0,665	0,8852	0,665		0,8852	0,8852	0,665	0,8852	0,665	0,8852	0,8852	0,665	0,8852	0,665	0,665	0,665	0,8852	0,8852
E3.Co *	0,8852	0,665	0,8852	0,665	0,8852	0,665	0,8852	0,8852	0,8852		0,665	0,8852	0,8852	0,8852	0,8852	0,8852	0,8852	0,8852	0,8852	0,665	0,8852	0,8852	0,8852
E3.B S	0,8852	0,665	0,665	0,665	0,665	0,665	0,8852	0,8852	0,8852	0,665		0,665	0,8852	0,8852	0,8852	0,8852	0,665	0,8852	0,8852	0,665	0,665	0,665	0,8852
E3.B *	0,8852	0,8852	0,8852	0,8852	0,8852	0,665	0,8852	0,8852	0,665	0,8852	0,665		0,8852	0,8852	0,8852	0,8852	0,8852	0,665	0,665	0,665	0,8852	0,8852	0,665
E3.M S	0,8852	0,4705	0,8852	0,8852	0,8852	0,8852	0,8852	0,8852	0,8852	0,8852	0,8852	0,8852		0,8852	0,8852	0,665	0,8852	0,8852	0,8852	0,8852	0,8852	0,8852	0,8852
E3.M *	0,8852	0,8852	0,8852	0,8852	0,8852	0,665	0,8852	0,665	0,665	0,8852	0,8852	0,8852	0,8852		0,665	0,8852	0,8852	0,8852	0,8852	0,665	0,665	0,8852	0,8852
E3.C S	0,665	0,8852	0,8852	0,8852	0,8852	0,665	0,8852	0,665	0,8852	0,8852	0,8852	0,8852	0,8852	0,665		0,8852	0,8852	0,8852	0,8852	0,8852	0,665	0,8852	0,8852
E3.C *	0,8852	0,4705	0,8852	0,8852	0,8852	0,4705	0,8852	0,8852	0,8852	0,8852	0,8852	0,8852	0,665	0,8852	0,8852		0,8852	0,8852	0,8852	0,8852	0,8852	0,8852	0,8852
E5.Co S	0,8852	0,8852	0,8852	0,8852	0,8852	0,665	0,8852	0,8852	0,665	0,8852	0,665	0,8852	0,8852	0,8852	0,8852	0,8852		0,665	0,8852	0,665	0,665	0,8852	0,665
E5.Co *	0,8852	0,8852	0,665	0,665	0,665	0,665	0,8852	0,665	0,8852	0,8852	0,665	0,8852	0,8852	0,8852	0,8852	0,8852	0,665		0,665	0,665	0,665	0,8852	0,8852
E5.B S	0,8852	0,8852	0,665	0,8852	0,8852	0,665	0,8852	0,8852	0,665	0,8852	0,8852	0,665	0,8852	0,8852	0,8852	0,8852	0,8852	0,665		0,665	0,665	0,8852	0,8852
E5.M S	0,665	0,4705	0,665	0,665	0,665	0,665	0,665	0,665	0,665	0,665	0,665	0,665	0,8852	0,665	0,8852	0,8852	0,665	0,665	0,665		0,4705	0,4705	0,8852
E5.M *	0,8852	0,8852	0,8852	0,8852	0,8852	0,8852	0,8852	0,8852	0,665	0,8852	0,665	0,8852	0,8852	0,665	0,665	0,8852	0,665	0,665	0,665	0,4705		0,8852	0,665
E5.C S	0,8852	0,8852	0,8852	0,8852	0,8852	0,8852	0,8852	0,8852	0,8852	0,8852	0,665	0,8852	0,8852	0,8852	0,8852	0,8852	0,8852	0,8852	0,8852	0,8852	0,4705		0,8852
E5.C *	0,8852	0,8852	0,665	0,8852	0,8852	0,665	0,8852	0,8852	0,8852	0,8852	0,8852	0,665	0,8852	0,8852	0,8852	0,8852	0,665	0,8852	0,8852	0,8852	0,665	0,8852	