

Mauro de Melo Júnior

Produção secundária e aspectos reprodutivos de
copépodes pelágicos ao largo de Ubatuba (SP, Brasil)

Tese apresentada ao Instituto Oceanográfico da
Universidade de São Paulo, como parte dos
requisitos para a obtenção do Título de Doutor em
Ciências, área de Oceanografia Biológica.

Orientador:
Prof. Dr. Rubens Mendes Lopes

São Paulo
2009

Universidade de São Paulo
Instituto Oceanográfico

Produção secundária e aspectos reprodutivos de
copépodes pelágicos ao largo de Ubatuba (SP, Brasil)

Mauro de Melo Júnior

Tese apresentada ao Instituto Oceanográfico da Universidade de São Paulo,
como parte dos requisitos para a obtenção do título de Doutor em Ciências,
área de Oceanografia Biológica.

Julgada em ____/____/_____.

Prof. (a) Dr. (a)

Conceito

Prof. (a) Dr. (a)

Conceito

Prof. (a) Dr. (a)

Conceito

Prof. (a) Dr. (a)

Conceito

Prof. (a) Dr. (a)

Conceito

Dedico esta tese a Deus, aos meus pais Mauro e Cristina,
ao meu irmão Márcio e à minha namorada Viviane



I think

Charles Darwin (1809-1882)

AGRADECIMENTOS

Esta tese é fruto de uma longa caminhada, a qual só foi possível com o apoio incondicional de meus familiares, minha namorada e de muitos amigos que fui cativando ao longo destes anos.

Primeiramente, gostaria de expressar meus agradecimentos à Universidade de São Paulo, ao Instituto Oceanográfico e à Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (Capes), pelo apoio logístico e financeiro cedido durante estes anos.

Ao Prof. Rubens Mendes Lopes, agradeço a fundamental orientação e todo apoio dado para a realização desta tese. Foram quatro anos de total confiança, oportunidades de crescimento profissional e de muitos ensinamentos. Reconheço que foi um enorme privilégio ter feito parte do LAPS e de ter participado de projetos durante este período.

Às Profas. Maryse Nogueira Paranaguá, Sigrid Neumann Leitão, Lucia Maria de Oliveira Gusmão, Ariadne do Nascimento Moura e aos Profs. Ralf Schwamborn e Marcos Souto Alves, agradeço toda ajuda durante estes quatro anos. Mesmo vivendo em São Paulo sempre fui agraciado por muita força, carinho e incentivo vindos desses professores de Recife. Em especial, agradeço à querida Sigrid por ter escrito a primeira página de minha trajetória rumo à Universidade de São Paulo.

A toda equipe do Projeto Antares, sou grato por todo apoio ao meu projeto de tese, à possibilidade de crescer profissionalmente e à convivência amigável. Em especial, agradeço ao Prof. Salvador Airton Gaeta pela confiança e pelo fornecimento dos dados ambientais, a Milton Kampel, por todo o apoio, e a minha querida amiga Mayza Pompeu, pelo essencial apoio, sobretudo durante meus primeiros passos como “parteiro de copépodes”.

A todos os funcionários da Base Clarimundo de Jesus, do IOUSP, gostaria de agradecer imensamente todo apoio logístico. Em especial, agradeço a Jonathan, por sempre resolver meus problemas, aos funcionários do Véliger II, Manoel, Daíco e Oziel, pelos ensinamentos e auxílios durante as coletas, e às queridas Dona Cida, Vânia e Beth, por me tratarem como um filho e irmão durante todas as etapas experimentais. Sou muito grato a Deus por ter conhecido pessoas tão especiais como vocês.

À Profa. June Ferraz Dias, agradeço por todos os conselhos, ensinamentos (sobretudo durante o meu primeiro embarque científico) e todas as palavras de incentivo. Agradeço também à Profa. Tagea Kristina Simon Björnberg, por ter me dado a honra de passar duas semanas encantadoras descobrindo os copépodes (e os pondo em decúbito dorsal!).

Aos Profs. Thais Navajas Corbisier, Paulo Sumida e Rubens Lopes, agradeço os ensinamentos durante meus estágios como bolsista PAE. Sou grato ao Prof. Mario Katsuragawa, o apoio pelo empréstimo de material de coleta, e às Profas. Luz Amélia e Suzana Sendacz, agradeço as considerações durante a etapa de qualificação.

Aos técnicos do IOUSP, agradeço imensamente todo o convívio e apoio dado durante a execução de todas as etapas do projeto. Em especial, agradeço a Marta (Martílda), a Tomás e a Luizinho, pela imensa ajuda ofertada durante as etapas experimentais e de campo. Agradeço ainda a Valter, por ter resolvido meus problemas computacionais.

Aos funcionários da Biblioteca do IOUSP, queria agradecer a eficiente contribuição às minhas pesquisas bibliográficas. Em especial, gostaria de agradecer com grande estima a Dona Rai, Cidinha, Wagner e a Claudinha, exemplos de simpatia e competência.

Às secretárias Silvana e Ana Paula, da Secretaria do PPGO, e Marlene e Mirian, da Secretaria do DOB, gostaria de agradecer por toda ajuda e por serem sempre simpáticas durante meus questionamentos.

Aos funcionários Lourdes, Arthur e Sandrinha, sou grato pelos conselhos, dicas e por todo estímulo dado nestes quatro anos. Lourdes, você é uma pessoa muito amiga e especial e possui uma força de vontade em ajudar os alunos fora do normal.

Aos companheiros do IOUSP Isa, Wellington (Frango), Thássya, Jana, Juliana, Melina, Cássia, Michel, Karen, Caia, Betina, Paula, Thais, Cláudia, Kika, Eduardo, e muitos outros que fiz durante as disciplinas e os almoços, agradeço pelas ótimas conversas construtivas, pelas dicas sobre os procedimentos burocráticos do IOUSP e, principalmente, pelos sonhos profissionais compartilhados.

Aos amigos da UFPE, agradeço de coração todo o apoio dado desde o início do doutorado. Em especial, gostaria de agradecer a Tâmara, Andréa, Pedro e minha pra sempre co-orientanda Val. Obrigado por vocês terem sempre participado de meu doutorado, mesmo estando tão distantes fisicamente.

Aos amigos do LAPS, sou eternamente grato por toda a ajuda dada e convivência desde o início do doutorado. Em especial, queria agradecer a Adriana, Andréa, Camila, Dani, Denise, Gabi, Laurence, Lilian, Luciana, Kenji, Masami, Naira, Newton, Rubens, Sabine, Thati e Zé Du, pelos momentos inesquecíveis. Sinto que foi uma honra imensa ter participado desse grupo tão especial. Em muitos de vocês eu tenho um carinho eterno e de irmão, e uma gratidão que perpetuará por toda minha vida.

Aos irmãos da República Estação 69, sou mais que grato. Eu tive o privilégio de conviver com pessoas incríveis, as quais formaram minha base familiar em São Paulo. Este doutorado não teria sido o mesmo se não tivesse o apoio emocional que encontrei nesta república. De uma forma mais que especial, agradeço a Adriana, Zé Du, Márcio (Burcio), Lucas, Robinho, Olaf, Coelho, Caio, Moniquita, Gustavo, Hermínio, Leandro e Daniel.

Às pessoas mais especiais de minha vida, agradeço por todo o amor e dedicação. À minha companheira Viviane, agradeço pelo amor incondicional e por ser parte essencial de meu viver. À minha família e familiares, sou grato pela base emocional e pela torcida durante toda minha trajetória acadêmica. E aos meus pais Mauro e Cristina e querido irmão Márcio, sou grato por ser amado de uma maneira que me faz feliz por toda a vida.

SUMÁRIO

RESUMO	xix
ABSTRACT	xx
Introdução Geral	2
Objetivos.....	9
Capítulo 1. Respostas temporais da comunidade de copépodes pelágicos frente às variações ambientais multianuais ao largo de Ubatuba (SP, Brasil)	12
Resumo	12
1.1. Introdução.....	12
1.2. Material e Métodos	14
1.3. Resultados.....	20
1.3.1. Variáveis ambientais.....	20
1.3.2. Estrutura da comunidade de copépodes.....	23
1.4. Discussão.....	46
Capítulo 2. Produção de ovos e crescimento reprodutivo de copépodes pelágicos dispersores de ovos, ao largo de Ubatuba (SP, Brasil).....	61
Resumo	61
2.1. Introdução.....	61
2.2. Material e Métodos.....	63
2.3. Resultados.....	67
2.4. Discussão.....	77
Capítulo 3. Produção de ovos e crescimento reprodutivo de copépodes pelágicos retentores de sacos ovíferos ao largo de Ubatuba (SP, Brasil)	91
Resumo	91
3.1. Introdução.....	91
3.2. Material e Métodos.....	93
3.3. Resultados.....	99
3.4. Discussão.....	107
Capítulo 4. Variação sazonal da produção secundária dos copépodes pelágicos na plataforma interna ao largo de Ubatuba (SP, Brasil).....	121
Resumo	121
4.1. Introdução.....	121
4.2. Material e Métodos.....	122
4.3. Resultados.....	124
4.4. Discussão.....	130

Capítulo 5. Produção e aspectos reprodutivos de <i>Euterpina acutifrons</i> (Dana, 1847) em uma região costeira do Sudeste brasileiro	135
Resumo	135
5.1. Introdução	135
5.2. Material e Métodos	136
5.3. Resultados	140
5.4. Discussão	145
Capítulo 6. Proporção entre os tamanhos e pesos de fêmeas e ovos de espécies de copépodes pelágicos do Atlântico Sudoeste Tropical	152
Resumo	152
6.1. Introdução	152
6.2. Material e Métodos	153
6.3. Resultados e Discussão	154
Considerações Finais	162
Referências Bibliográficas	167
Apêndices	184

ÍNDICE DE FIGURAS

- Figura 1.** Localização das estações de coleta situadas na plataforma interna ao largo de Ubatuba, litoral norte de São Paulo (Brasil). A estação fixa Antares está situada sobre a isóbata de 40 m e refere-se ao ponto de amostragem referenciado em todos os capítulos. As denominações “área aberta” e “área protegida” referem-se às estações de coleta referenciadas no *Capítulo 5*. A estação “área protegida” está situada sobre a isóbata de 15 m.9
- Figura 1.1.** Esquema representativo da estratégia amostral do zooplâncton, com a indicação das camadas amostradas e da localização do limite da zona eufótica (1% de luz), cujo cálculo foi realizado a partir dos dados do disco de Secchi (ver seção de Resultados).16
- Figura 1.2.** Variação sazonal da temperatura da água, do ΔT ($^{\circ}\text{C}$) e da salinidade, entre os meses de julho de 2005 e junho de 2008, na região ao largo de Ubatuba (SP, Brasil). As linhas tracejadas representam os limites característicos da ACAS [temperatura abaixo dos 20°C (e acima dos 4°C) e salinidade entre 34,6 e 36,2; Miranda, 1985]. As caixas cinza indicam os meses que foram influenciados pela ACAS. O ΔT foi obtido com base nas temperaturas da camada superficial e do fundo, considerando toda a coluna e a camada da zona eufótica.21
- Figura 1.3.** Diagramas TS espalhados elaborados com base nas campanhas sem (A) e com (B) influência da ACAS. A caixa azul representa os limites característicos da ACAS [T entre 4 e 20°C e S entre 34,6 e 36,2], a vermelha os limites da AC [T $> 20^{\circ}\text{C}$ e S < 34] e a cinza, os limites da AT [T $> 20^{\circ}\text{C}$ e S > 36], conforme Miranda (1985).22
- Figura 1.4.** Variação sazonal da clorofila *a* por metro cúbico (mg m^{-3}) e integrada (mg m^{-2}), entre os meses de julho de 2005 e junho de 2008, na região ao largo de Ubatuba (SP, Brasil). As caixas de cor cinza localizadas nos eixos das abscissas indicam os meses com influência da ACAS.23
- Figura 1.5.** Riqueza, diversidade específica e equitabilidade da comunidade de copépodes pelágicos registrados durante o período de julho de 2005 a junho de 2008, na plataforma interna ao largo de Ubatuba (SP, Brasil). As caixas de cor cinza localizadas nos eixos das abscissas indicam os meses com influência da ACAS.26
- Figura 1.6.** Frequência de ocorrência e distribuição sazonal da abundância relativa dos principais grupos/espécies de copépodes pelágicos, para a plataforma interna ao largo de Ubatuba (SP, Brasil). Para o grupo “espécies muito freqüentes”, foi destacada a variabilidade para *Oncaea waldemari* e copepoditos dos Clausocalanidae e Paracalanidae. As caixas de cor cinza localizadas no eixo das abscissas do gráfico de abundância relativa indicam os meses com influência da ACAS. ♀: dados apenas para fêmeas adultas; $\leq\text{CV}$: dados apenas para copepoditos imaturos.27
- Figura 1.7.** Variação sazonal da densidade de copépodes pelágicos, durante o período de julho de 2005 a junho de 2008, na plataforma interna ao largo de Ubatuba (SP, Brasil). As caixas de cor cinza localizadas nos eixos das abscissas indicam os meses com influência da ACAS.28
- Figura 1.8.** Variação sazonal da biomassa dos copépodes pelágicos, durante o período de julho de 2005 a junho de 2008, na plataforma interna ao largo de

Ubatuba (SP, Brasil). As caixas de cor cinza localizadas nos eixos das abscissas indicam os meses com influência da ACAS.....30

Figura 1.9. Variação sazonal da densidade e biomassa de *Oncaea waldemari*, durante o período de julho de 2005 a junho de 2008, na plataforma interna ao largo de Ubatuba (SP, Brasil). As caixas de cor cinza localizadas nos eixos das abscissas indicam os meses com influência da ACAS.....31

Figura 1.10. Variação sazonal da densidade e biomassa dos copepoditos imaturos ($\leq CV$) de Clausocalanidae, durante o período de julho de 2005 a junho de 2008, na plataforma interna ao largo de Ubatuba (SP, Brasil). As caixas de cor cinza localizadas nos eixos das abscissas indicam os meses com influência da ACAS.....31

Figura 1.11. Variação sazonal da densidade e biomassa dos copepoditos imaturos ($\leq CV$) de Paracalanidae, durante o período de julho de 2005 a junho de 2008, na plataforma interna ao largo de Ubatuba (SP, Brasil). As caixas de cor cinza localizadas nos eixos das abscissas indicam os meses com influência da ACAS.....32

Figura 1.12. Variação sazonal da densidade e biomassa de *Oithona plumifera*, e participação relativa dos machos e fêmeas adultos e dos copepoditos imaturos, durante o período de julho de 2005 a junho de 2008, na plataforma interna ao largo de Ubatuba (SP, Brasil). As caixas de cor cinza localizadas nos eixos das abscissas indicam os meses com influência da ACAS.....33

Figura 1.13. Variação sazonal da densidade e biomassa de *Temora stylifera*, e participação relativa dos machos e fêmeas adultos e dos copepoditos imaturos, durante o período de julho de 2005 a junho de 2008, na plataforma interna ao largo de Ubatuba (SP, Brasil). As caixas de cor cinza localizadas nos eixos das abscissas indicam os meses com influência da ACAS.....34

Figura 1.14. Variação sazonal da densidade e biomassa de *Temora turbinata*, e participação relativa dos machos e fêmeas adultos e dos copepoditos imaturos, durante o período de julho de 2005 a junho de 2008, na plataforma interna ao largo de Ubatuba (SP, Brasil). As caixas de cor cinza localizadas nos eixos das abscissas indicam os meses com influência da ACAS.....36

Figura 1.15. Variação sazonal da densidade e biomassa de *Corycaeus giesbrechti*, e participação relativa dos machos e fêmeas adultos e dos copepoditos imaturos, durante o período de julho de 2005 a junho de 2008, na plataforma interna ao largo de Ubatuba (SP, Brasil). As caixas de cor cinza localizadas nos eixos das abscissas indicam os meses com influência da ACAS.....37

Figura 1.16. Variação sazonal da densidade e biomassa de *Oncaea venusta*, e participação relativa dos machos e fêmeas adultos, durante o período de julho de 2005 a junho de 2008, na plataforma interna ao largo de Ubatuba (SP, Brasil). As caixas de cor cinza localizadas nos eixos das abscissas indicam os meses com influência da ACAS.....38

Figura 1.17. Variação sazonal da densidade e biomassa de *Paracalanus nanus*, durante o período de julho de 2005 a junho de 2008, na plataforma interna ao largo de Ubatuba (SP, Brasil). As caixas de cor cinza localizadas nos eixos das abscissas indicam os meses com influência da ACAS.....39

Figura 1.18. Variação sazonal da densidade e biomassa de *Clausocalanus furcatus*, durante o período de julho de 2005 a junho de 2008, na plataforma interna ao largo

de Ubatuba (SP, Brasil). As caixas de cor cinza localizadas nos eixos das abscissas indicam os meses com influência da ACAS.....40

Figura 1.19. Variação sazonal da densidade e biomassa das fêmeas de *Ctenocalanus vanus*, durante o período de julho de 2005 a junho de 2008, na plataforma interna ao largo de Ubatuba (SP, Brasil). As caixas de cor cinza localizadas nos eixos das abscissas indicam os meses com influência da ACAS.....41

Figura 1.20. Variação sazonal da densidade e biomassa de *Calanoides carinatus*, e participação relativa dos machos e fêmeas adultos e dos copepoditos imaturos, durante o período de julho de 2005 a junho de 2008, na plataforma interna ao largo de Ubatuba (SP, Brasil). As caixas de cor cinza localizadas nos eixos das abscissas indicam os meses com influência da ACAS.....42

Figura 2.1. Sequência dos procedimentos de acondicionamento das amostras de zooplâncton vivo, para a realização dos experimentos de produção e viabilidade dos ovos. De início, um saco preto era adaptado ao balde (A) e este era preenchido com água do mar de superfície (B). Após a coleta do zooplâncton, o material concentrado no copo coletor não-filtrante da rede de plâncton era cuidadosamente transferido para o balde (C). Em seguida, o saco plástico era fechado em forma de espiral, de modo a eliminar todo o ar de dentro do mesmo (D). Por fim, o balde era tampado (E) e colocado em uma área abrigada da luz solar direta (F).64

Figura 2.2. Variação temporal da produção (ovos fêmea⁻¹ dia⁻¹) e viabilidade (%) dos ovos de *Centropages velificatus*, entre março de 2006 e novembro de 2007, na região ao largo de Ubatuba (SP, Brasil). PO: produção de ovos média; POM: produção de ovos máxima; Razão M:F: razão entre machos e fêmeas.71

Figura 2.3. Variação temporal da produção (ovos fêmea⁻¹ dia⁻¹) e viabilidade (%) dos ovos de *Temora stylifera*, entre dezembro de 2005 e novembro de 2007, na região ao largo de Ubatuba (SP, Brasil). PO: produção de ovos média; POM: produção de ovos máxima; Razão M:F: razão entre machos e fêmeas.72

Figura 2.4. Variação temporal da produção (ovos fêmea⁻¹ dia⁻¹) e viabilidade (%) dos ovos de *Clausocalanus furcatus*, entre janeiro de 2006 e julho de 2007, na região ao largo de Ubatuba (SP, Brasil). PO: produção de ovos; POM: produção de ovos máxima.....73

Figura 2.5. Variação temporal da produção (ovos fêmea⁻¹ dia⁻¹) e viabilidade (%) dos ovos de *Subeucalanus pileatus*, entre fevereiro de 2006 e outubro de 2007, na região ao largo de Ubatuba (SP, Brasil). PO: produção de ovos; POM: produção de ovos máxima; Razão M:F: razão entre machos e fêmeas.....73

Figura 2.6. Variação temporal da produção de ovos (ovos fêmea⁻¹ dia⁻¹) de *Calanopia americana*, entre março de 2006 e novembro de 2007, na região ao largo de Ubatuba (SP, Brasil). PO: produção de ovos; POM: produção de ovos máxima; Razão M:F: razão entre machos e fêmeas.74

Figura 2.7. Variação temporal da produção (ovos fêmea⁻¹ dia⁻¹) e viabilidade dos ovos de *Temora turbinata*, entre janeiro de 2006 e novembro de 2007, na região ao largo de Ubatuba (SP, Brasil). Razão M:F: razão entre machos e fêmeas.74

Figura 2.8. Percentual cumulativo da liberação dos ovos (desova) por fêmeas *Temora turbinata*, com base em 74 fêmeas incubadas por um período de 96 horas, durante fevereiro de 2007.74

- Figura 2.9.** Comparação entre as taxas médias de crescimento das espécies de copépodes pelágicos dispersores de ovos e as estimadas a partir dos modelos globais de Hirst & Bunker (2003). Para cada espécie, são apresentadas a média e o desvio padrão (círculos maiores e barras), os valores médios mensais (círculos menores) e o crescimento médio estimado a partir do modelo de Hirst & Bunker (losangos menores). Os valores apresentados em “copepoditos maduros” (losango maior da direita) e “copepoditos imaturos” (losango maior da esquerda) são médias globais apresentadas por esses autores com base em revisão de literatura (recalculadas para 20°C, com base no Q_{10} de 1,59 e 2,19, respectivamente; Hirst & Bunker, 2003).86
- Figura 2.10.** Crescimento (dia^{-1}) das fêmeas de *Temora turbinata*, *T. stylifera*, *Centropages velificatus*, *Calanopia americana*, *Clausocalanus furcatus* e *Subeucalanus pileatus*, com base em dados obtidos no período de dezembro de 2005 a novembro de 2007, na região ao largo de Ubatuba (SP, Brasil). Os gráficos apresentam comparações entre as taxas de crescimento reprodutivo e as taxas estimadas a partir dos modelos de Hirst & Lampitt (1998) e de Hirst & Bunker (2003).88
- Figura 2.11.** Crescimento (dia^{-1}) das fêmeas de *Pontellopsis brevis* (círculos), *Acartia lilljeborgi* (quadrados) e *Paracalanus* spp. (triângulos), com base em dados obtidos no período de dezembro de 2005 a novembro de 2007, na região ao largo de Ubatuba (SP, Brasil). Os gráficos apresentam comparações entre as taxas de crescimento reprodutivo e as taxas estimadas a partir dos modelos de Hirst & Lampitt (1998) e de Hirst & Bunker (2003).89
- Figura 3.1.** Regressão do número de ovos (N_{ovos}) em função do tamanho médio do saco (TS ; μm), para a espécie *Oncaea venusta*, com base em trinta cinco sacos ovíferos. O tamanho médio dos sacos foi obtido a partir da média entre o maior comprimento e a maior largura.95
- Figura 3.2.** Variação temporal da produção de ovos (ovos fêmea-1 dia-1) de *Oncaea venusta*, entre julho de 2005 e junho de 2008, na região ao largo de Ubatuba (SP, Brasil). Razão M:F: razão entre machos e fêmeas; TE e TD: produção de ovos baseada na taxa de eclosão e no tempo de desenvolvimento dos ovos, respectivamente. As caixas de cor cinza localizadas nos eixos das abscissas indicam os meses com influência da ACAS.102
- Figura 3.3.** Variação temporal da produção de ovos (ovos fêmea-1 dia-1) de *Oncaea venusta*, entre maio de 2006 e agosto de 2007, na região ao largo de Ubatuba (SP, Brasil). Razão M:F: razão entre machos e fêmeas; Exp.Inc: produção de ovos baseada em experimentos de incubação. As caixas de cor cinza localizadas nos eixos das abscissas indicam os meses com influência da ACAS.103
- Figura 3.4.** Distribuição percentual das observações sobre o processo de cópula dos 15 casais de *Oncaea venusta*, referentes ao período total de incubação (~8,5 dias). Não foi considerado nestes cálculos o período em que as fêmeas estavam portando sacos ovíferos, ou seja, em período não potencialmente favorável à cópula. Os experimentos foram realizados em julho de 2006, na região de Ubatuba (SP, Brasil), sob temperatura de 23°C.104
- Figura 3.5.** Variação temporal da produção de ovos (ovos fêmea-1 dia-1) de *Oithona plumifera*, *Macrosetella gracilis* e *Clytemnestra scutellata*, entre julho de 2005 e junho de 2008, na região ao largo de Ubatuba (SP, Brasil). As taxas

apresentadas foram estimadas a partir do método de proporção dos ovos, considerando a taxa de eclosão (losangos) e o tempo de desenvolvimento dos ovos [quadrados: dados de Hopcroft & Roff (1996), círculos: modelo de Santos et al. (1999) e triângulos: modelo de Uye et al. (2002)]. As caixas de cor cinza localizadas nos eixos das abscissas indicam os meses com influência da ACAS.....105

Figura 3.6. Comparação entre as taxas médias de crescimento das espécies de copépodes pelágicos retentores de sacos e as estimadas a partir dos modelos globais de Hirst & Bunker (2003). Para cada espécie, são apresentadas a média e o desvio padrão (círculos maiores e barras), os valores médios mensais (círculos menores) e o crescimento médio estimado a partir do modelo de Hirst & Bunker (losangos menores). Os valores apresentados em “copepoditos maduros” (losango maior preenchido) e “copepoditos imaturos” (losango maior vazio) são médias globais apresentadas por esses autores com base em revisão de literatura (recalculadas para 20°C, com base no Q10 de 1,43 e 2,41, respectivamente).115

Figura 3.7. Crescimento das fêmeas de *Oncaea venusta* (dia-1), com base em dados obtidos no período de julho de 2005 a junho de 2008, na região ao largo de Ubatuba (SP, Brasil). Os gráficos apresentam comparações entre as taxas de crescimento reprodutivo e as taxas estimadas a partir dos modelos de Hirst & Lampitt (1998) e de Hirst & Bunker (2003). O crescimento reprodutivo foi obtido a partir dos dados de produção de ovos estimados pelos métodos de proporção dos ovos [considerando o tempo de desenvolvimento (TD) e a taxa de eclosão (TE)] e de experimentação (Exp.Inc.).....116

Figura 3.8. Crescimento das fêmeas de *Clytemnestra scutellata* (dia-1), com base em dados obtidos no período de julho de 2005 a junho de 2008, na região ao largo de Ubatuba (SP, Brasil). O gráfico apresenta uma comparação entre as taxas de crescimento reprodutivo e as taxas estimadas a partir dos modelos de Hirst & Lampitt (1998) e de Hirst & Bunker (2003). O crescimento reprodutivo foi obtido a partir dos dados de produção de ovos estimados pelo método de proporção dos ovos (considerando o tempo de desenvolvimento).117

Figura 3.9. Crescimento das fêmeas de *Macrosetella gracilis* (dia-1), com base em dados obtidos no período de julho de 2005 a junho de 2008, na região ao largo de Ubatuba (SP, Brasil). Os gráficos apresentam comparações entre as taxas de crescimento reprodutivo e as taxas estimadas a partir dos modelos de Hirst & Lampitt (1998) e de Hirst & Bunker (2003). O crescimento reprodutivo foi obtido a partir dos dados de produção de ovos estimados pelo método de proporção dos ovos [considerando o tempo de desenvolvimento (TD) e a taxa de eclosão (TE)].....117

Figura 3.10. Crescimento das fêmeas de *Oithona plumifera* (dia-1), com base em dados obtidos no período de julho de 2005 a junho de 2008, na região ao largo de Ubatuba (SP, Brasil). Os gráficos apresentam comparações entre as taxas de crescimento reprodutivo e as taxas estimadas a partir dos modelos de Hirst & Lampitt (1998) e de Hirst & Bunker (2003). O crescimento reprodutivo foi obtido a partir dos dados de produção de ovos estimados pelo método de proporção dos ovos [considerando o tempo de desenvolvimento (TD) e a taxa de eclosão (TE)].....118

Figura 3.11. Crescimento das fêmeas de *Corycaeus giesbrechti* (círculos) e *Microsetella rosea* (triângulos), com base em dados obtidos no período de julho de 2005 a junho de 2008, na região ao largo de Ubatuba (SP, Brasil). O gráfico apresenta uma comparação entre as taxas de crescimento reprodutivo e as taxas estimadas a partir dos modelos de Hirst & Lampitt (1998) e de Hirst & Bunker

(2003). O crescimento reprodutivo foi obtido a partir dos dados de produção de ovos estimados pelos métodos de proporção dos ovos (considerando o tempo de desenvolvimento e a taxa de eclosão) e de experimentação (Exp.Inc.).118

Figura 4.1. Produção secundária média dos copépodes pelágicos da região ao largo de Ubatuba (SP, Brasil), considerando as estratégias de vida e os estágios de desenvolvimento.125

Figura 4.2. Variação sazonal da produção secundária dos copépodes pelágicos na estação fixa ao largo de Ubatuba (SP, Brasil), entre os meses de julho de 2005 e junho de 2008 (A), com destaque para a participação relativa dos principais grupos de espécies quanto à frequência de ocorrência (B). Para as espécies muito frequentes foi destacada a variabilidade para os copepoditos imaturos de *Temora stylifera*, dos clausocalanídeos e dos paracalanídeos. As caixas de cor cinza localizadas no eixo das abscissas indicam os meses com influência da ACAS.126

Figura 4.3. Distribuição da densidade e produção secundária dos copépodes da região ao largo de Ubatuba (SP, Brasil), quanto ao espectro de tamanho dos indivíduos. A, distribuição referente ao período não influenciado pela ACAS; B, distribuição referente ao período influenciado pela ACAS. As barras de produção são referentes às classes indicadas no eixo inferior das abscissas. Note que os eixos das coordenadas estão em escala logarítmica.128

Figura 4.4. Distribuição da densidade e biomassa dos copépodes da região ao largo de Ubatuba (SP, Brasil), quanto ao espectro de tamanho dos indivíduos. A, distribuição referente ao período não influenciado pela ACAS; B, distribuição referente ao período influenciado pela ACAS. As barras cinza indicam o espectro de tamanho coletado eficientemente pela rede de 200 μm (450-1400 μm), conforme sugerido por Hopcroft *et al.* (2001). Note que o eixo das coordenadas está em escala logarítmica.129

Figura 5.1. Esquema representativo dos experimentos realizados com *Euterpina acutifrons*. A primeira série experimental foi destinada à obtenção das taxas de viabilidade dos ovos. As fêmeas foram incubadas por um período necessário para atingir 100% de eclosão dos náuplios. Quando esse período foi alcançado até 24 horas após o início do experimento de viabilidade, as fêmeas foram incubadas por mais 24 horas. Esta segunda série foi realizada para obter a taxa de produção de ovos. Em cinco ocasiões, o período necessário para obter 100% de eclosão dos náuplios foi maior que 24 horas. Devido a limitações logísticas, não foi possível continuar a série experimental destinada à obtenção das taxas de produção de ovos nestas situações.138

Figura 5.2. Tamanho médio do prossomo das fêmeas e diâmetro médio dos ovos de *Euterpina acutifrons* da região ao largo de Ubatuba (SP, Brasil), referente ao período entre 13 de julho de 2006 e 04 de junho de 2007. Círculos pretos, área protegida; círculos brancos, área aberta. Os números indicados na região superior dos gráficos indicam o número de fêmeas e ovos mensurados.141

Figura 5.3. Distribuição das classes de diâmetro dos ovos de *Euterpina acutifrons* da região ao largo de Ubatuba (SP, Brasil). (n = 471).142

Figura 5.4. Relação entre o comprimento médio do prossomo (μm) das fêmeas e o diâmetro médio dos ovos (μm) de *Euterpina acutifrons* da região ao largo de Ubatuba (SP, Brasil). rs: coeficiente de correlação de Spearman.143

- Figura 5.5.** Variação do tempo necessário, em horas, para a eclosão de 100% das ninhadas de *Euterpina acutifrons* da região ao largo de Ubatuba (SP, Brasil), durante o período de 13 de julho de 2006 a 04 de junho de 2007, em relação às temperaturas de 22, 23 e 24 °C.144
- Figura 5.6.** Produção média de ovos (fêmea⁻¹ dia⁻¹) e crescimento médio peso-específico (dia⁻¹) de *Euterpina acutifrons* da região ao largo de Ubatuba (SP, Brasil), referente ao período entre 13 de julho e 22 de novembro de 2006. Os traços associados aos valores médios indicam os desvios padrão. Círculos e triângulos pretos, área protegida; círculos e triângulos brancos, área aberta.144
- Figura 5.7.** Viabilidade média dos ovos (%) de *Euterpina acutifrons* da região ao largo de Ubatuba (SP, Brasil), durante o período compreendido entre 13 de julho de 2006 e 04 de junho de 2007. Os traços associados aos valores médios indicam os desvios padrão. Barras pretas, área protegida; barras brancas, área aberta.145
- Figura 6.1.** Tamanho e peso em carbono dos ovos como função do comprimento do prossomo e do peso em carbono das fêmeas, respectivamente, de copépodes do Atlântico Sudoeste tropical. A, relação entre os tamanhos dos ovos e das fêmeas [espécies retentoras: $D_{ovos} = 0,0745P_{fêmeas} + 11,158$ ($r^2 = 0,55$) e espécies dispersoras: $D_{ovos} = 0,0658 P_{fêmeas} + 22,193$ ($r^2 = 0,68$)] e B, relação entre os pesos dos ovos e das fêmeas [espécies retentoras: $P_{ovos} = 0.0166P_{fêmeas} + 0.0008$ ($r^2 = 0,97$) e espécies dispersoras: $P_{ovos} = 0.0057P_{fêmeas} + 0.0139$ ($r^2 = 0.71$)]. Os dados referentes às espécies *Microsetella rosea* e *M. norvegica* não foram incluídos nas equações.....158

ÍNDICE DE TABELAS

Tabela 1. Relação das principais famílias de copépodes pelágicos, em termos de abundância na zona epipelágica, com a indicação da presença ou não de receptáculo seminal (Huys & Boxshall, 1991) e da estratégia reprodutiva.	6
Tabela 1.1. Dados gerais sobre as campanhas realizadas durante o período de julho de 2005 e junho de 2008, como parte do Projeto Antares, com destaque para a amostragem do zooplâncton (camadas coletadas e hora da coleta).....	14
Tabela 1.2. Equações de regressão utilizadas para a obtenção do peso seco (μg) a partir do comprimento do prossomo (μm) das espécies de copépodes pelágicos coletados ao largo de Ubatuba (SP, Brasil).	19
Tabela 1.3. Calanóides pelágicos registrados durante o período de julho de 2005 a junho de 2008, na plataforma interna ao largo de Ubatuba (SP, Brasil).	24
Tabela 1.4. Ciclopóides e harpacticóides pelágicos registrados durante o período de julho de 2005 a junho de 2008, na plataforma interna ao largo de Ubatuba (SP, Brasil).	25
Tabela 1.5. Coeficientes de correlação de Spearman entre a densidade e biomassa dos táxons mais freqüentes e abundantes de copépodes e os ciliados e grandes grupos do fitoplâncton, considerando os meses sem a influência da ACAS. Valores significativos em destaque: em negrito , para $p < 0,05$ e em negrito e itálico , para $p < 0,01$	44
Tabela 1.6. Coeficientes de correlação de Spearman entre a densidade e biomassa dos táxons mais freqüentes e abundantes de copépodes e os ciliados e grandes grupos do fitoplâncton, considerando os meses com a influência da ACAS. Valores significativos em destaque: em negrito , para $p < 0,05$ e em negrito e itálico , para $p < 0,01$	45
Tabela 1.7. Comparação entre a biomassa média dos copépodes pelágicos da região ao largo de Ubatuba e a de alguns ecossistemas tropicais e subtropicais de outras partes do mundo. Alguns valores de biomassa em peso seco (mg PS m^{-3}) foram convertidos para conteúdo de carbono (mg C m^{-3}), considerando que $\text{mg C} = 40\% \text{ mg PS}$	48
Tabela 2.1. Espécies de copépodes pelágicos utilizadas nos experimentos mensais de produção de ovos na região ao largo de Ubatuba (SP, Brasil), no período de dezembro de 2005 a novembro de 2008, com a indicação do número de experimentos realizados e de fêmeas utilizadas.	63
Tabela 2.2. Tamanhos médios, mínimos e máximos das ninhadas (ovos fêmea ⁻¹) das espécies <i>Temora turbinata</i> , <i>T. stylifera</i> , <i>Centropages velificatus</i> , <i>Calanopia americana</i> , <i>Acartia lilljeborgi</i> , <i>Paracalanus</i> spp., <i>Clausocalanus furcatus</i> , <i>Subeucalanus pileatus</i> e <i>Pontellopsis brevis</i>	69
Tabela 2.3. Tamanhos médios, mínimos e máximos do prossomo das fêmeas (μm) e do diâmetro dos ovos (μm) das espécies de copépodes dispersores de ovos analisadas no presente trabalho.	70
Tabela 2.4. Estimativas médias, mínimas e máximas das taxas de produção e viabilidade dos ovos das espécies de copépodes dispersores de ovos analisadas no presente trabalho, obtidas para a região ao largo de Ubatuba, entre os meses de dezembro de 2005 e novembro de 2007.	70

Tabela 2.5. Estimativas médias (média ± DP), mínimas e máximas do crescimento reprodutivo e do peso seco e do conteúdo de carbono de fêmeas e ovos de <i>Temora turbinata</i> , <i>T. stylifera</i> , <i>Centropages velificatus</i> , <i>Calanopia americana</i> , <i>Acartia lilljeborgi</i> , <i>Paracalanus</i> spp., <i>Clausocalanus furcatus</i> , <i>Subeucalanus pileatus</i> e <i>Pontellopsis brevis</i> , obtidas para a região ao largo de Ubatuba, entre os meses de dezembro de 2005 e novembro de 2007.....	75
Tabela 2.6. Coeficientes de correlação de Spearman entre algumas variáveis dependentes dos copépodes pelágicos e as principais variáveis independentes. Apenas valores significativos foram incluídos na tabela. * p < 0,05; ** p < 0,01; *** p < 0,001.....	76
Tabela 2.7. Comparação entre as taxas de produção de ovos das espécies estudadas no presente trabalho e algumas espécies dispersoras de ovos típicas de outras regiões tropicais e subtropicais do mundo. DP: desvio padrão; EP: erro padrão; Máx.: produção de ovos máxima da população; Temp. temperatura.....	81
Tabela 2.8. Estimativas médias da produção esperada (ovos fêmea ⁻¹ dia ⁻¹) que uma fêmea das espécies analisadas no presente trabalho precisaria para atingir as taxas média e máxima globais de crescimento reprodutivo (0,190 e 0,723 dia ⁻¹ , respectivamente), já registradas para copépodes pelágicos dispersores de ovos (recalculadas para 20°C, considerando um Q ₁₀ de 1,59; Hirst & Bunker, 2003). TMedG: taxa média global; TMaxG: taxa máxima global.....	87
Tabela 3.1. Espécies de copépodes pelágicos retentores de sacos ovíferos da região ao largo de Ubatuba (SP, Brasil), cujas taxas de produção de ovos foram estimadas durante o período de julho de 2005 a novembro de 2008. TD, tempo de desenvolvimento e TE, taxa de eclosão dos ovos.....	93
Tabela 3.2. Características dos sacos ovíferos e dos ovos das cinco espécies de copépodes pelágicos selecionadas para os cálculos de produção de ovos a partir do método da proporção dos ovos. Os valores referentes à quantidade e ao tamanho dos sacos e ovos são médias baseadas nas amostras analisadas. Para o tamanho dos ovos e/ou sacos ovais, são apresentadas médias entre o maior comprimento e a maior largura (ver Böttger-Schnack & Schnack, 2005).	95
Tabela 3.3. Estimativas médias, máximas e mínimas do tempo de desenvolvimento dos ovos, em dias, para as espécies retentoras de sacos ovíferos, realizadas com base em diversas fontes. DP: desvio padrão. *Considerando um Q ₁₀ igual a 3.....	100
Tabela 3.4. Modelos de regressão exponencial entre as taxas de eclosão dos ovos (TE _{ovos}) e a temperatura (T) para as espécies <i>Oncaea venusta</i> , <i>Oithona plumifera</i> e <i>Macrosetella gracilis</i> . n: número de experimentos executados.	100
Tabela 3.5. Tamanhos médios, mínimos e máximos das ninhadas (ovos fêmea ⁻¹) das espécies <i>Oncaea venusta</i> , <i>Oithona plumifera</i> , <i>Corycaeus giesbrechti</i> , <i>Microsetella rosea</i> , <i>Macrosetella gracilis</i> e <i>Clytemnestra scutellata</i>	101
Tabela 3.6. Tamanhos médios, mínimos e máximos do prossom das fêmeas e do diâmetro dos ovos das espécies <i>Oncaea venusta</i> , <i>Oithona plumifera</i> , <i>Corycaeus giesbrechti</i> , <i>Microsetella rosea</i> , <i>Macrosetella gracilis</i> e <i>Clytemnestra scutellata</i>	102
Tabela 3.7. Estimativas médias, mínimas e máximas das taxas de produção e viabilidade dos ovos de seis espécies retentoras de sacos ovíferos, a partir de diversos métodos, obtidas para a região ao largo de Ubatuba, entre os meses de julho de 2005 e junho de 2008.	103

- Tabela 3.8.** Estimativas do conteúdo de carbono de fêmeas e de ovos e do crescimento reprodutivo de *Oncaea venusta*, *Oithona plumifera*, *Corycaeus giesbrechti*, *Microsetella rosea*, *Macrosetella gracilis* e *Clytemnestra scutellata*, com base em três métodos de produção de ovos, obtidas para a região ao largo de Ubatuba, entre os meses de julho de 2005 e junho de 2008. Os valores mínimo e máximo das taxas de crescimento estão também indicados.106
- Tabela 3.9.** Comparação entre as taxas de produção de ovos das espécies estudadas no presente trabalho e algumas espécies retentoras de sacos ovíferos típicas de outras regiões. DP: desvio padrão; EP: erro padrão; Máx.: produção de ovos máxima da população; Temp. temperatura média registrada em todo o período de estudo. TE: Taxa de eclosão; TD: Tempo de desenvolvimento a partir dos modelos de 1Santos et al. (1999) e de 2Uye et al. (2002), e dos dados de 3Hirakawa (1995) e 4Hopcroft & Roff (1996; considerando um Q10 igual a 3); Exp.Inc.: experimentos de incubação.108
- Tabela 4.1.** Relação das classes de tamanho utilizadas no presente estudo, com a indicação dos principais táxons representativos de cada classe. A inclusão dos táxons nas respectivas classes foi estabelecida pelos valores médios de tamanho.127
- Tabela 4.2.** Comparação entre as taxas de produção secundária de várias espécies de copépodes pelágicos da região ao largo de Ubatuba, estimadas pelos modelos de Hirst & Bunker (2003) (H&B) e pelo crescimento reprodutivo (CR).....130
- Tabela 4.3.** Comparação entre a produção secundária média dos copépodes pelágicos da região ao largo de Ubatuba e a de alguns ecossistemas tropicais e subtropicais do mundo.....131
- Tabela 5.1.** Número de séries experimentais realizadas com o copépode *Euterpina acutifrons* na região costeira adjacente à Ubatuba (São Paulo, Brasil). EXP, experimento; *n*, número de fêmeas incubadas.....137
- Tabela 5.2.** Valores de temperatura (°C) e clorofila *a* (mg m⁻³) obtidos durante as 13 séries experimentais com o copépode *Euterpina acutifrons* na região costeira adjacente à Ubatuba (São Paulo, Brasil).140
- Tabela 5.3.** Valores mínimos, máximos e médios de algumas características morfométricas e reprodutivas de fêmeas e ovos de *Euterpina acutifrons* da região costeira adjacente à Ubatuba (São Paulo, Brasil). DP, desvio padrão.....141
- Tabela 6.1.** Comprimento médio do prossomo (µm) e diâmetro médio dos ovos (µm) de 32 espécies de copépodes pelágicos marinhos da região costeira adjacente a Ubatuba (SP, Brasil). *Valores baseados em uma única fêmea; PF: prossomo da fêmea; DO: diâmetro dos ovos; DP: desvio padrão; CV: coeficiente de variação (%).155
- Tabela 6.2.** Peso médio das fêmeas e dos ovos (µg C) de 32 espécies de copépodes pelágicos da região ao largo de Ubatuba (SP, Brasil). *Valores baseados em uma única fêmea; PF: prossomo da fêmea; DO: diâmetro dos ovos; DP: desvio padrão; CV: coeficiente de variação (%).157

RESUMO

O presente estudo avalia como a estrutura e a produção da comunidade de copépodes pelágicos da plataforma interna ao largo de Ubatuba (SP, Brasil) responderam às variações ambientais durante o período de julho de 2005 a junho de 2008. Durante estes três anos, a produção secundária dos copépodes foi estudada por meio da aplicação de modelos empíricos de crescimento e de estimativas de crescimento peso-específico obtidas através de experimentos de produção de ovos. Aspectos reprodutivos de 16 espécies de copépodes (9 calanóides, 3 ciclopóides e 4 harpacticóides) foram analisados neste período, através de experimentos de incubação e de métodos indiretos de obtenção de taxas de produção e viabilidade dos ovos. A comunidade de copépodes esteve representada por 70 espécies e foi caracterizada por altos valores de riqueza, diversidade e equitabilidade. Os copépodes apresentaram grande variabilidade nos valores médios de densidade (4726 ± 3711 ind. m^{-3}) e de biomassa ($7,42 \pm 5,64$ mg C m^{-3}) e foram dominados por espécies de pequeno porte ($< 1000 \mu m$), destacando-se as fêmeas adultas de *Oncaea waldemari* e os copepoditos imaturos de paracalanídeos e clausocalanídeos. Quando comparada com outros ambientes tropicais e subtropicais, a região estudada apresentou valores elevados de densidade e biomassa. Da mesma maneira, a produção secundária média apresentou variabilidade temporal elevada ($1,13 \pm 1,11$ mg C $m^{-3} \text{ dia}^{-1}$), com uma importante contribuição dos copepoditos imaturos de espécies dispersoras de ovos. No geral, os valores médios registrados foram considerados altos quando comparado com outros ambientes tropicais e subtropicais, embora a razão Produção/Biomassa média tenha sido similar às registradas nestes locais. A intrusão periódica da ACAS parece ter sido a principal responsável pelas alterações observadas na estrutura e produção da comunidade. A maioria dos meses não influenciados pela ACAS apresentou valores de densidade, biomassa e produção inferiores às respectivas médias. Entretanto, os resultados observados sugerem que as flutuações da comunidade de copépodes podem responder não apenas à intrusão da ACAS, mas também a uma complexa conjunção de fatores, incluindo as próprias relações inter e intra-específicas. Com relação à reprodução, as espécies dispersoras de ovos apresentaram taxas médias de produção de ovos similares às obtidas em outras regiões tropicais e subtropicais, enquanto que as retentoras apresentaram valores levemente inferiores. Entretanto, foram registrados picos ocasionais de produção destas últimas espécies, sugerindo que estes copépodes possuem estratégias que compensam os meses de baixa produtividade. A reprodução de algumas espécies analisadas parece ser associada a fatores intra-específicos, tais como o tamanho dos ovos e a razão entre machos e fêmeas. Além disso, as espécies dispersoras analisadas são provavelmente influenciadas pela temperatura e pelo alimento. A relação entre os tamanhos e pesos de fêmeas e ovos de 32 espécies de copépodes pelágicos mostrou que a variabilidade interespecífica observada nessas proporções é similar à tendência observada para espécies de altas latitudes. Comparando as taxas de produção estimadas a partir das equações empíricas com as obtidas experimentalmente, observa-se diferenças expressivas nas estimativas de produção secundária, o que sugere a influência de outras variáveis além daquelas consideradas pelos modelos.

Descritores: Produção secundária, copépodes pelágicos, produção e viabilidade de ovos, crescimento peso-específico, modelos globais de crescimento, tropical/subtropical, Brasil

ABSTRACT

The present study evaluates how the pelagic copepod community structure and production from the inner shelf off Ubatuba (SP, Brazil) responded to environmental variability from July 2005 to June 2008. During these three years copepod secondary production was studied by the application of growth empirical models and weight-specific growth estimates obtained through egg production experiments. Reproductive aspects of 17 copepod species (10 calanoid, 3 cyclopoid and 4 harpacticoid) were analyzed through incubation experiments and indirect methods to obtain production and egg hatching success rates. Copepod community was represented by 70 species and was characterized by high values of richness, diversity and evenness. Copepods had great variability in mean abundance values ($4,726 \pm 3,711$ ind. m^{-3}) and biomass (7.42 ± 5.64 mg C m^{-3}) and were dominated by small size species ($< 1,000$ μm), especially *Oncaea waldemari* adult females and immature copepodites of paracalanids and clausocalanids. When compared to other tropical and subtropical environments, the copepod community in the study area had high average abundance and biomass. Mean secondary production rates had high temporal variability (1.13 ± 1.11 mg C m^{-3} day $^{-1}$), with an important contribution from immature copepodites of broadcast spawner species. Production values were also high but mean Production/Biomass ratios were similar when compared to other tropical and subtropical environments. The periodic SACW (South Atlantic Central Water) intrusions seem to be the main responsible for the variability in community structure and production. Most months non-influenced by SACW had abundance, biomass and production values lower than the annual average. However, copepod community fluctuations may not have responded only to SACW intrusions, but also to inter- and intra-specific relations. Broadcast spawner species had mean egg production rates similar to the ones obtained in other tropical and subtropical regions, while sac spawners showed slightly lower values. Nevertheless, occasional production peaks were recorded for the latter, suggesting that these copepods have reproductive strategies to compensate for low productivity periods. Some species reproduction traits seem to be related to intra-specific factors, such as egg size and the male/female ratio. Besides, broadcast spawners were probably influenced by temperature and food. The relationship between female and egg size and weight from 32 pelagic copepod species showed that inter-specific variability observed in these proportions was similar to those observed for high-latitude species. When reproduction rates estimated from empirical equations with those obtained experimentally are compared, expressive differences in secondary production estimates emerge, which suggests the influence of other variables in addition to those accounted for by empirical models.

Descriptors: Secondary production, pelagic copepods, egg production and hatching success rates, weight-specific growth, growth empirical models, tropical/subtropical, Brazil

Introdução Geral

Introdução Geral

A produção secundária do zooplâncton marinho

A produção secundária no ambiente pelágico marinho inclui desde a produção de bactérias planctônicas até vertebrados. Diferentemente do que é observado para a produção primária do fitoplâncton, não existe nenhum método atualmente que permita estimar a produção secundária total do zooplâncton considerando a grande diversidade de espécies e o amplo espectro de tamanho observado na comunidade zooplancônica marinha (Poulet *et al.*, 1995; Runge & Roff, 2000). Enquanto não se dispõe de uma técnica que permita englobar a produção de todos os componentes do zooplâncton marinho, a única abordagem viável envolve a análise das taxas de produção secundária de espécies numericamente importantes.

A avaliação da produção secundária em ecossistemas pelágicos foi considerada como um assunto principal na oceanografia biológica pela ausência de um maior conhecimento e até hoje permanece como um grande desafio (Kimmerer, 1987; Harris *et al.*, 2000; Hirst & McKinnon, 2001; Miller, 2004), sobretudo em áreas tropicais e subtropicais (Lopes, 2007). O estudo da produção secundária em uma dada região permite não apenas agregar conhecimento sobre o estado nutricional e fisiológico das comunidades, mas também elaborar modelos sobre o funcionamento do ecossistema (Kimmerer, 1987; Huntley & Lopez, 1992; Runge & Roff, 2000). No geral, a maioria dos estudos sobre a produção secundária do zooplâncton marinho refere-se exclusivamente aos copépodes, já que eles são os organismos numericamente dominantes do metazooplâncton (Mauchline, 1998; Turner, 2004; Schminke, 2007). O levantamento da produção secundária destes organismos permite conhecer o papel do zooplâncton na transferência de energia e matéria para os níveis tróficos superiores da teia alimentar marinha (Hirst & Bunker, 2003). A produção de um organismo heterotrófico em um dado intervalo de tempo equivale à taxa de síntese de biomassa, independentemente do destino dessa nova matéria. No caso dos copépodes, a produção pode ser descrita pela fórmula simplificada $P = [(B_t - B_0) + B_r + B_s]t^{-1}$, onde B_t e B_0 são a massa corporal do somatório de indivíduos da população no tempo t e 0, respectivamente, B_r e B_s correspondem à biomassa derivada dos gastos reprodutivos (produção de ovos e espermatóforos) e somáticos (por exemplo, exúvias), respectivamente, no mesmo intervalo de tempo, em uma dada população (Hirst & McKinnon, 2001). A biomassa do zooplâncton pode ser obtida a partir de métodos

geralmente simples e rápidos (Beers, 1981), entretanto as estimativas das taxas de crescimento são bem mais difíceis de se estimar (Miller, 2004; Lopes, 2007). Ainda assim, são poucos os métodos capazes de fornecer dados de biomassa por espécie; por este motivo equações morfométricas empíricas que relacionam o peso dos organismos com o tamanho do prossomo têm sido frequentemente aplicadas em estudos sobre o zooplâncton marinho (Chisholm & Roff, 1990; Webber & Roff, 1995a; Hopcroft *et al.*, 1998; Ara, 2004; Jiménez-Pérez & Lavaniegos, 2004; Satapoomin *et al.*, 2004; Miyashita *et al.*, 2009).

Existe uma grande variedade de métodos para a avaliação das taxas de crescimento do zooplâncton marinho. Dentre estas técnicas, destacam-se as análises de coortes (Greze, 1978; Uye, 1982) e de coortes artificiais (Kimmerer & McKinnon, 1987; McKinnon & Duggan, 2003; Liu & Hopcroft, 2006a e b; 2007), os métodos baseados na estimativa das taxas de produção de ovos (Poulet *et al.*, 1995; mas ver Hirst & McKinnon, 2001), a medição de taxas metabólicas (Ikeda *et al.*, 2000), o uso de enzimas como o grupo das aminoacil-tRNA sintetases (AARS; Yebra & Hernández-León, 2004) e conteúdo de RNA e DNA (Saiz *et al.*, 1998; Ikeda *et al.*, 2007; Speekmann *et al.*, 2007). Estes métodos apresentam algumas limitações, como: (i) impossibilidade de agregar mais de uma espécie ou mesmo mais de uma fase de desenvolvimento (mas ver Kimmerer & McKinnon, 1987), o que conduz a uma estimativa parcial da produção zooplancônica; (ii) efeitos negativos das condições laboratoriais, não permitindo que as incubações durem geralmente mais que um dia; e (iii) incapacidade de aplicar a mesma técnica aos diversos grupos taxonômicos. A aplicação de modelos empíricos para o cálculo das taxas de crescimento e, conseqüentemente, de produção secundária a partir de variáveis ambientais, particularmente a temperatura da água, o peso corporal dos organismos e o alimento, tem sido uma alternativa para o estudo da produção secundária de copépodes pelágicos (Huntley & Lopez, 1992; Hirst & Sheader, 1997; Hirst & Lampitt, 1998; Hirst & Bunker, 2003).

A relação entre a produção secundária e a biomassa de uma determinada população zooplancônica varia sazonalmente em função do suprimento alimentar e das condições oceanográficas. A razão entre estas duas variáveis é um importante índice para a compreensão da dinâmica populacional e indica a taxa de conversão (“*turnover*”) da matéria orgânica relacionada à massa corporal dos organismos (Lenz, 2000). Estudos têm mostrado que geralmente as maiores razões entre produção e biomassa (P:B) no

zooplâncton marinho são observadas para as espécies de menor porte de ecossistemas tropicais, (Longhurst & Pauly, 2007) e as razões mais baixas são verificadas em espécies polares de maior porte (Lenz, 2000).

Muitos fatores físicos, químicos e biológicos influenciam a abundância e a distribuição do zooplâncton marinho, com consequência direta sobre a produção secundária (Miller, 2004). Geralmente, quanto maior o impacto das variações sazonais, maiores serão as mudanças na estrutura da comunidade zooplanctônica (Lenz, 2000). A distribuição temporal dos organismos que integram os vários grupos do zooplâncton é influenciada diretamente pelos processos físicos, tais como a advecção induzida por ventos, marés e vórtices (Fernandez, *et al.*, 1993; Färber-Lorda *et al.*, 1994; Flagg *et al.*, 1994; Wiafe & Frid, 1996). Em águas costeiras bem misturadas, estes fatores são tidos como os mais importantes nas mudanças de curto a médio prazo nas comunidades zooplanctônicas (Mann & Lazier, 1991). A penetração de águas ricas em nutrientes na região costeira estimula uma variedade de efeitos ecológicos através de sua influência nos processos metabólicos dos produtores primários (Longhurst & Pauly, 2007).

Os maiores desafios atuais nos estudos de produção secundária do zooplâncton marinho têm sido associados a duas vertentes principais: (i) a validação dos modelos globais de crescimento, e (ii) a busca por métodos mais acessíveis e universais para estimar a taxa de crescimento. Modelos empíricos podem ser validados com base em experimentos de incubação. Os poucos estudos realizados neste sentido têm mostrado resultados variáveis (Hay, 1995; Peterson *et al.*, 2002; Rey-Rassat *et al.*, 2004; Liu & Hopcroft, 2006a e b; 2007), enfatizando a necessidade de mais comparações. A segunda vertente é bem mais complexa e envolve muitos aspectos biológicos dos organismos. Neste caso, existe uma tendência natural de que os métodos sejam consolidados na medida em que mais estudos confirmem (ou não) a sua aplicação, como tem sido o caso recente do uso das enzimas AARS para a avaliação das taxas de crescimento do zooplâncton (Yebra *et al.*, 2006; 2009).

A maioria das pesquisas sobre o zooplâncton marinho no Brasil aborda a análise da estrutura da comunidade e assuntos relacionados (Lopes, 2007). Estudos sobre a produção secundária do zooplâncton marinho são ainda escassos e destacam-se dentro da temática da produção secundária de copépodes pelágicos os trabalhos de De La Rocha (1994; 1998), Vale (1999), Ara (2001a, b, c, 2004), Rocha *et al.* (2003), Creté (2006), Gorri (2006), Magalhães *et al.* (2006), Gomes (2007), Lopes *et al.* (2007) e Miyashita *et al.* (2009).

Os copépodes pelágicos marinhos

Os copépodes são pequenos crustáceos dominantes no ambiente pelágico de vários ecossistemas marinhos, compreendendo de 55 a 95% da densidade e até 80% da biomassa total do mesozooplâncton (Longhurst, 1985; Kiørboe, 1998). Eles são considerados como os animais mais abundantes do planeta (Mauchline, 1998; Turner, 2004; Schminke, 2007), mesmo considerando as densas populações de nemátodes e insetos. Em uma recente publicação, Boxshall & Halsey (2004) estimaram em $1,37 \times 10^{21}$ o número total de copépodes planctônicos em todos os oceanos.

Existem dez ordens de copépodes (Calanoida, Cyclopoida, Gelyelloida, Harpacticoida, Misophrioida, Monstrilloida, Mormonilloida, Platycopioida, Poecilostomatoida, Siphonostomatoida), embora Boxshall & Halsey (2004) entendam que os poecilostomatóides devam ser incorporados aos ciclopóides. Destas, as de maior importância em termos de densidade e biomassa no plâncton marinho são os calanóides, os ciclopóides (incluindo os poecilostomatóides) e os harpacticóides. Existem aproximadamente 12500 espécies de copépodes de vida livre e parasitas descritas (Schminke, 2007). No Atlântico Sul foram referenciadas mais de 500 espécies, sendo um pouco mais de 70 aparentemente endêmicas para essa região (Bradford-Grieve *et al.*, 1999).

Os copépodes são caracterizados como um grupo chave no sistema pelagial marinho, não apenas por sua capacidade de transferir energia dos produtores primários para os níveis tróficos superiores, mas também devido a sua atuação como predadores de outros consumidores do plâncton (Gismervik, 2006). Por esta razão, eles são importantes membros tanto da teia alimentar clássica quanto da chamada alça microbiana (Kiørboe, 2008). A atividade metabólica destes organismos é de importância fundamental nos ciclos biogeoquímicos e no fluxo de energia nos ecossistemas marinhos (Miller, 2004; Longhurst & Pauly, 2007). A maioria das espécies possui hábito onívoro, com predominância herbívora, carnívora ou detritívora, embora muitos dos hábitos descritos para várias espécies tenham sido interpretações errôneas derivadas do emprego de métodos inapropriados (Calbet, 2001; Turner, 2004; Wu *et al.*, 2004; Calbet, 2008; Kiørboe, 2008).

Todos os copépodes pelágicos apresentam dimorfismo sexual. A fertilização ocorre por meio de cópula, com transferência de um ou mais espermatóforos para o somito genital das fêmeas. Neste caso, o esperma pode ser estocado no receptáculo

seminal das fêmeas (as que possuem tal estrutura) ou ser mantido nos próprios espermatóforos que ficam presos às fêmeas (Bradford-Grieve *et al.*, 1999). Espécies que não possuem receptáculo seminal necessitam copular várias vezes durante sua fase reprodutiva, como forma de fertilizar os ovos. Já as espécies que possuem esta estrutura, copulam apenas uma ou duas vezes durante seu ciclo de vida. Kiørboe (2006) mostrou, através de um modelo demográfico, que as espécies que não têm receptáculo seminal possuem densidades similares entre machos e fêmeas, fato este não observado entre as espécies que possuem esta estrutura. A Tabela 1 apresenta um resumo com a indicação das principais famílias de copépodes planctônicos em relação à presença ou não de receptáculo seminal e à estratégia reprodutiva.

Tabela 1. Relação das principais famílias de copépodes pelágicos, em termos de abundância na zona epipelágica, com a indicação da presença ou não de receptáculo seminal (Huys & Boxshall, 1991) e da estratégia reprodutiva.

Família	Receptáculo seminal	Estratégia reprodutiva
Calanidae Dana, 1849	Ausente	Dispensor
Paracalanidae Giesbrecht, 1892	Presente	Dispensor
Eucalanidae Giesbrecht, 1892	Ausente	Dispensor
Clausocalanidae Giesbrecht, 1892	Presente	Dispensor*
Euchaetidae Giesbrecht, 1892	Ausente	Retentor
Centropagidae Giesbrecht, 1892	Ausente	Dispensor
Temoridae Giesbrecht, 1892	Ausente	Dispensor e Retentor
Pontellidae Dana, 1852	Ausente	Dispensor
Acartiidae Sars, 1900	Ausente	Dispensor
Oithonidae Dana, 1853	Presente	Retentor
Oncaeidae Giesbrecht, 1892	Ausente	Retentor
Corycaeidae Dana, 1852	Ausente	Retentor
Ectinosomatidae Oloffson, 1917	Ausente	Retentor
Miraciidae Dana, 1846	Ausente	Retentor
Euterpinidae Brian, 1921	Ausente	Retentor
Clytemnestridae Scott, 1909	?	Retentor

*Existem espécies que retêm temporariamente os ovos em “pseudo-sacos”.

A temperatura, o peso da fêmea e o alimento são freqüentemente apontados como os fatores mais importantes na regulação da produção de ovos (Mauchline, 1998; Bunker & Hirt, 2004). Existem duas estratégias reprodutivas para liberação dos ovos: (1) as que liberam os ovos diretamente na água, sendo conhecidas como *espécies dispersoras*, e (2) as que retêm os ovos em sacos ovígeros, chamadas de *espécies retentoras*. Os copépodes podem produzir dois tipos básicos de ovos: os normais, caracterizados por apresentar película envoltória fina, e os de resistência, os quais possuem película espessa e freqüentemente com espinhos. Estes últimos são observados principalmente em copépodes de regiões temperadas e raramente têm sido descritos em ambientes tropicais (Mauchline, 1998). O desenvolvimento dos ovos pode ocorrer em um período que vai de poucas horas até vários dias. As espécies dispersoras geralmente apresentam períodos mais curtos de desenvolvimento dos ovos, quando comparadas com as retentoras (Kiørboe & Sabatini, 1994, 1995). Em regiões tropicais, o desenvolvimento geralmente é mais rápido, devido às temperaturas elevadas (Kiørboe & Sabatini, 1995; Mauchline, 1998). A ocorrência de ovos estéreis em copépodes tem sido associada à falha na realização de novas cópulas (Mauchline, 1998), a uma combinação entre o tempo de vida relativamente curto dos machos e uma produção limitada de espermatóforos (Kiørboe, 2008) e também ao consumo de determinados grupos de algas (Ianora *et al.*, 1995; Ianora *et al.*, 1999; Miralto *et al.*, 1995; 1999; mas ver Irigoien *et al.*, 2002).

O comportamento pré-copulatório é bem comum e geralmente os machos utilizam as antenas geniculadas para agarrar as fêmeas (Huys & Boxshall, 1991), com requintes diversificados de corte por parte dos machos (Kiørboe, 2006; Titelman *et al.*, 2007). Dependendo da espécie, os machos podem não se alimentar após o alcance da maturidade sexual, ou mesmo agarrar as fêmeas por períodos prolongados, como forma de assegurar a sua parceira (Titelman *et al.*, 2007). Muitos desses comportamentos pré-copulatórios podem ter efeitos diretos sobre a dinâmica populacional de várias espécies, sobretudo às que não possuem receptáculo seminal (Kiørboe, 2006). Neste caso, Kiørboe (2006) mostrou que espécies portadoras de receptáculo seminal geralmente possuem taxas de crescimento mais baixas e conseguem manter suas populações mesmo em situações desfavoráveis, ao passo que as espécies que não possuem esta estrutura possuem taxas de crescimento mais altas e produzem ovos de resistência, como forma de compensar as elevadas taxas de mortalidade dos adultos.

Contextualização do projeto de tese

A presente tese está inserida no Projeto Antares, que consiste em uma rede formada por laboratórios de pesquisa localizados em vários países da América do Sul. O principal objetivo desta rede é estudar as variações multianuais nas condições oceanográficas em relação às flutuações das condições climáticas, em larga escala temporal. A rede Antares foi criada em 2003 e contou com o apoio do IOCCG (*International Ocean-Colour Coordinating Group*) e do POGO (*Partnership for the Observation of the Global Oceans*).

No Brasil, as séries amostrais mensais do Projeto Antares foram iniciadas em dezembro de 2004, e conta com a participação dos seguintes grupos de pesquisa: Laboratório de Produção Primária (IOUSP), Divisão de Sensoriamento Remoto (INPE), Laboratório de Sistemas Planctônicos (IOUSP) e o Laboratório de Dinâmica Bêntica (IOUSP). A inserção da presente tese na rede Antares foi estabelecida em julho de 2005, com o início das coletas de zooplâncton, e em dezembro deste mesmo ano foi dado início à série experimental para o estudo da produção de ovos.

O trabalho foi feito em uma estação fixa (23°36,79S - 44°53,46W), localizada na plataforma interna ao largo de Ubatuba (SP, Brasil) (Figura 1). A estação fixa (referenciada na Figura 1 como “área aberta”) está situada a aproximadamente 10 milhas náuticas do continente, sobre a isóbata de 40 m, sendo caracterizada por um regime oceanográfico de transição entre águas costeiras e águas de plataforma externa. Segundo Castro Filho *et al.* (1987), existem dois domínios com características físicas diferentes sobre a plataforma continental: um *interior*, limitado pela costa e pelas isóbatas de 40 e 50 m, e outro, *exterior*, que se estende dessas isóbatas até a quebra da plataforma. A principal diferença entre estas duas regiões reside no fato de que a plataforma interna tem sua dinâmica em escala sinótica controlada pelo vento, enquanto a plataforma externa, além da influência do vento, é influenciada pela Corrente do Brasil. A plataforma interna, ainda segundo Castro Filho *et al.* (1987), é influenciada basicamente por dois tipos de massas de água: Água Costeira (AC), com salinidade inferior a 34 e temperatura acima de 20°C e Água Central do Atlântico Sul (ACAS), com temperatura menor que 20 °C e salinidade variando de 34,6 e 36,2. Detalhes sobre a área ao largo de Ubatuba e sobre como ocorre a intrusão periódica da ACAS na plataforma interna adjacente ao Sudeste brasileiro podem ser obtidos nos trabalhos de Castro Filho *et al.* (1987), Pires-Vanin *et al.* (1993) e Castro *et al.* (2006).

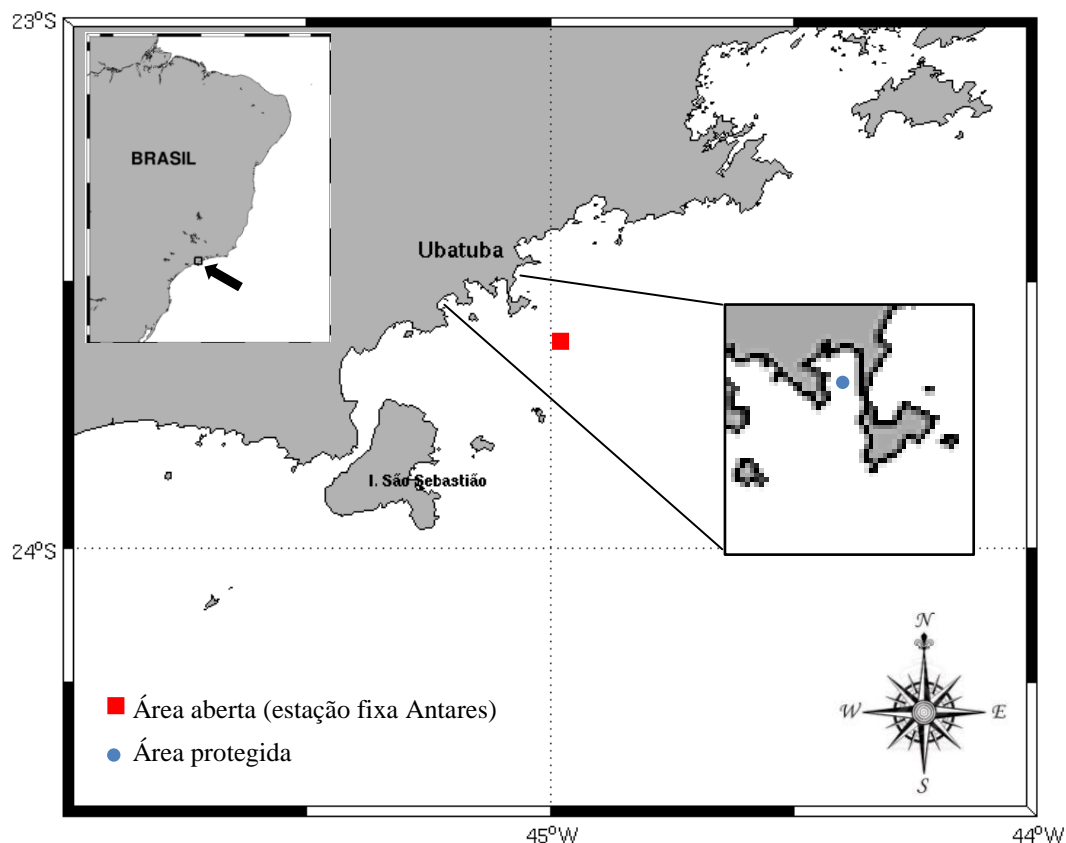


Figura 1. Localização das estações de coleta situadas na plataforma interna ao largo de Ubatuba, litoral norte de São Paulo (Brasil). A estação fixa Antares está situada sobre a isóbata de 40 m e refere-se ao ponto de amostragem referenciado em todos os capítulos. As denominações “área aberta” e “área protegida” referem-se às estações de coleta referenciadas no *Capítulo 5*. A estação “área protegida” está situada sobre a isóbata de 15 m.

Objetivos

O principal objetivo desta tese foi caracterizar a produção secundária e os aspectos reprodutivos da comunidade de copépodes pelágicos na plataforma interna ao largo de Ubatuba (SP, Brasil). As hipóteses formuladas foram baseadas nas informações disponíveis sobre o papel dos copépodes pelágicos na estrutura do sistema pelágico de ambientes marinhos tropicais/subtropicais. Estudos reportam uma pequena variação sazonal na dinâmica das populações de copépodes pelágicos em tais regiões, constatada não apenas na estrutura da comunidade, mas também na reprodução e na produtividade secundária. Sobre estes aspectos, os copépodes pelágicos dessas regiões são, na maior parte das vezes, caracterizados por baixos valores de densidade, biomassa e produção, sendo as taxas reprodutivas também bastante reduzidas quando comparadas com altas latitudes. Desta forma, foram formuladas as seguintes questões norteadoras para os estudos descritivos e experimentais executados no âmbito desta tese:

- (i) “*Como a estrutura e a produção da comunidade de copépodes pelágicos da região ao largo de Ubatuba respondem à intrusão sazonal de águas ricas em nutrientes?*” – Capítulos 1 e 4.
- (ii) “*Os copépodes pelágicos dispersores de ovos mostram variação nas taxas reprodutivas em associação com as principais variáveis ambientais (temperatura, clorofila a e fitoplâncton) e populacionais?*” – Capítulo 2.
- (iii) “*Os copépodes marinhos retentores de sacos ovígeros mostram variação nas taxas reprodutivas associada às variáveis ambientais (temperatura, clorofila a e fitoplâncton) e populacionais?*” – Capítulos 3 e 5.
- (iv) “*As taxas de crescimento reprodutivo dos copépodes pelágicos marinhos da região ao largo de Ubatuba são compatíveis com as estimadas a partir dos modelos globais de crescimento?*” – Capítulo 2, 3 e 4.
- (v) “*As espécies de copépodes pelágicos ocorrentes na região ao largo de Ubatuba apresentam padrões similares às espécies de altas latitudes em relação às proporções entre ovos e fêmeas?*” – Capítulo 6

Com base nestas questões, foram propostos os seguintes objetivos específicos:

1. Determinar as alterações na estrutura da comunidade de copépodes pelágicos da plataforma interna ao largo de Ubatuba, em relação ao regime hidrográfico e à disponibilidade de alimento (densidade e biomassa do fitoplâncton), ao longo de três anos consecutivos;
2. Avaliar as mudanças sazonais nas taxas de produção e viabilidade de ovos de espécies dispersoras e retentoras;
3. Apontar as potenciais variáveis influenciadoras das taxas reprodutivas dos copépodes pelágicos dispersores e retentores de ovos;
4. Analisar as mudanças sazonais da taxa de crescimento reprodutivo de espécies dispersoras e retentoras de ovos;
5. Estimar o crescimento e a produção secundária dos copépodes pelágicos da região;
6. Comparar as taxas de crescimento e a produção secundária obtidas a partir dos métodos de produção de ovos e dos modelos globais de crescimento;
7. Determinar as proporções entre o tamanho e o peso dos ovos e fêmeas de copépodes pelágicos da região estudada.

Capítulo 1

Respostas temporais da comunidade de copépodes
pelágicos frente às variações ambientais
multianuais ao largo de Ubatuba (SP, Brasil)

Capítulo 1. Respostas temporais da comunidade de copépodes pelágicos frente às variações ambientais multianuais ao largo de Ubatuba (SP, Brasil)

Resumo

As principais alterações na estrutura da comunidade de copépodes da região ao largo de Ubatuba foram analisadas ao longo de 3 anos consecutivos, através de amostragens mensais. Durante o período de estudo, a ACAS (Água Central do Atlântico Sul) esteve presente em 19 das 35 campanhas. A comunidade de copépodes esteve representada por 70 espécies e caracterizada por altos valores de riqueza, diversidade e equitabilidade. Quando comparada com outros ambientes tropicais e subtropicais, a região estudada apresentou valores elevados de densidade e biomassa. A comunidade foi dominada por espécies de pequeno porte ($< 1000 \mu\text{m}$), com destaque para as fêmeas adultas de *Oncaea waldemari* e os copepoditos imaturos de paracalanídeos e clausocalanídeos. A intrusão periódica da ACAS parece ter sido a principal responsável pelas alterações observadas na estrutura da comunidade. Neste período, foram constatados aumentos significativos de densidade e biomassa para as principais espécies. Nos meses mais oligotróficos, a região foi caracterizada por reduções na densidade e biomassa totais, embora tenham sido observados picos similares aos observados durante os meses influenciados pela ACAS. Os resultados apresentados sugerem que as flutuações da comunidade de copépodes podem responder não apenas à intrusão da ACAS, mas também a uma complexa conjunção de fatores, incluindo as próprias relações inter e intra-específicas.

Palavras-chave: copépodes pelágicos, distribuição temporal, plataforma continental, ACAS, região tropical/subtropical, Brasil

1.1. Introdução

A dinâmica populacional dos copépodes pelágicos é controlada por fatores intrínsecos (por ex.: fatores genéticos, fecundidade e metabolismo) e extrínsecos aos organismos (por ex.: disponibilidade de alimento, temperatura e salinidade). Entretanto, os efeitos diretos de algumas dessas variáveis são muito difíceis de se quantificar em populações naturais e, freqüentemente, envolvem um efeito tardio nos períodos de resposta (Mauchline, 1998). Variações sazonais em comunidades de copépodes tropicais e subtropicais são geralmente discretas (Moore & Sander, 1979; Chisholm & Roff, 1990; Webber & Roff, 1995a e b; Roman *et al.*, 2000; Satapoomin *et al.*, 2005), embora mudanças na estrutura das comunidades possam ocorrer devido a fatores de pequena ou meso-escala, tais como descargas de águas continentais (por ex.:

Satapoomin, 1999; Schwamborn *et al.*, 2001; Morgan *et al.*, 2005) e de intrusões ocasionais de águas ricas em nutrientes (por ex.: Lopes *et al.*, 1999; McKinnon *et al.*, 2008; Miyashita *et al.*, 2009), ambas consideradas como forçantes potenciais de incremento de densidade e biomassa.

Tanto as pequenas espécies de copépodes quanto as formas juvenis e larvais de várias espécies podem se tornar extremamente abundantes e, presumivelmente, podem exercer um impacto substancial sobre suas presas (Turner, 2004). Particularmente para regiões oligotróficas tropicais, a significativa participação dos pequenos copépodes é tida como crucial nas teias alimentares pelágicas (por ex.: Hopcroft *et al.*, 2001), as quais são dominadas por flagelados do pico e nanoplâncton (Aidar *et al.*, 1993; Brandini *et al.*, 1997). Cerca da metade do suprimento de carbono diário dos copépodes destas regiões pode ser devida ao consumo de ciliados (Calbet, 2008) ou dinoflagelados heterotróficos (Suzuki *et al.*, 1999).

As águas oligotróficas ao largo de Ubatuba (Aidar *et al.*, 1993; Gaeta *et al.*, 1995) são enriquecidas periodicamente pela Água Central do Atlântico Sul (ACAS), geralmente entre os meses de dezembro a março, devido às mudanças no regime de ventos (Castro Filho *et al.*, 1987; Castro *et al.*, 2006). Além dessa massa de água, ainda são características a Água Costeira (AC), mais predominante na plataforma interna, e a Água Tropical (AT), mais predominante na camada mais superficial da plataforma externa. O movimento da ACAS influencia não apenas a estrutura oceanográfica, mas também a distribuição sazonal dos organismos e a dinâmica do ecossistema da região (Pires-Vanin *et al.*, 1993). Essa massa de água afeta a estrutura da comunidade de copépodes pelágicos na plataforma continental ao largo da região Sudeste do Brasil (Björnberg, 1963; Vega-Pérez, 1993; Lopes *et al.*, 1999; Eskinazi-Sant'Anna & Björnberg, 2006; Miyashita *et al.*, 2009). Todos os estudos realizados até o momento na região consideram uma escala temporal associada às estações sazonais mais características (por exemplo: verão e inverno, ou primavera e verão). Até o momento não foi realizado nenhuma pesquisa em maior frequência de amostragem e com duração total superior a um ano.

O objetivo do presente trabalho é identificar as alterações multianuais na estrutura da comunidade de copépodes pelágicos da região de plataforma interna ao largo de Ubatuba, em relação às variações na hidrografia local, ao longo de 3 anos consecutivos.

1.2. Material e Métodos

O presente estudo foi conduzido em uma estação fixa localizada na plataforma interna ao largo de Ubatuba (23°36'S e 044°58'W), litoral norte de São Paulo (Figura 1; ver *Introdução Geral*). Foram feitas coletas mensais entre julho de 2005 e junho de 2008, totalizando 35 campanhas (Tabela 1.1).

Tabela 1.1. Dados gerais sobre as campanhas realizadas durante o período de julho de 2005 e junho de 2008, como parte do Projeto Antares, com destaque para a amostragem do zooplâncton (camadas coletadas e hora da coleta).

Campanha	Data	Sigla Antares	Prof. Local	Camadas coletadas	Hora da coleta
1	13.07.2005	UBA 08	44 m	0-20 e 20-40 m	12h00
2	11.08.2005	UBA 09	44 m	0-20 e 20-40 m	12h00
3	16.10.2005	UBA 11	44,5 m	0-20 e 20-40 m	13h10
4	11.11.2005	UBA 12	44 m	0-20 e 20-40 m	12h30
5	06.12.2005	UBA 13	44 m	0-5 e 10-40 m	11h30
6	24.01.2006	UBA 14	45 m	0-25 e 25-40 m	12h00
7	07.02.2006	UBA 15	44,8 m	0-25 e 25-40 m	12h00
8	21.03.2006	UBA 16	40 m	0-5 e 8-40 m	12h00
9	11.04.2006	UBA 17	44 m	0-30 e 30-40 m	11h50
10	05.05.2006	UBA 18	44 m	0-40 m	12h00
11	06.06.2006	UBA 19	44 m	0-40 m	12h30
12	18.07.2006	UBA 20	41 m	0-40 m	12h30
13	30.08.2006	UBA 21	40 m	0-40 m	14h30
14	28.09.2006	UBA 22	40 m	0-40 m	10h50
15	31.10.2006	UBA 23	41 m	0-12, 12-30 e 30-40 m	12h20
16	22.11.2006	UBA 24	41 m	0-31 e 31-37 m	12h00
17	12.12.2006	UBA 25	41 m	0-10 e 10-38 m	11h45
18	24.01.2007	UBA 26	40 m	0-23, 20-25 e 25-38 m	12h30
19	13.02.2007	UBA 27	40 m	0-20, 20-35 e 35-40 m	12h00
20	13.03.2007	UBA 28	41 m	0-10, 10-20 e 20-40 m	12h30
21	17.04.2007	UBA 29	40,5 m	0-10, 10-25 e 25-38 m	12h30
22	04.06.2007	UBA 30	40,5 m	0-20 e 20-38 m	12h30
23	28.06.2007	UBA 31	41 m	0-20 e 20-37 m	12h00
24	21.07.2007	UBA 32	41,5 m	0-20 e 20-38 m	14h40
25	30.08.2007	UBA 33	40 m	0-30 e 30-37 m	13h00
26	20.09.2007	UBA 34	37 m	0-10, 10-20 e 20-38 m	12h30
27	17.10.2007	UBA 35	40 m	0-5, 5-24 e 24-37 m	12h00
28	08.11.2007	UBA 36	40 m	0-20, 20-30 e 30-38 m	12h10
29	17.12.2007	UBA 37	40 m	0-20 e 20-38 m	12h00
30	24.01.2008	UBA 38	40 m	0-8, 8-15 e 15-38 m	13h00
31	26.02.2008	UBA 39	40 m	0-15 e 15-38 m	10h30
32	18.03.2008	UBA 40	40 m	0-8, 8-25 e 25-40 m	10h45
33	23.04.2008	UBA 41	40 m	0-30 e 30-38 m	12h00
34	06.05.2008	UBA 42	40 m	0-20 e 20-37 m	12h20
35	18.06.2008	UBA 43	40 m	0-20 e 20-38 m	11h55

Obtenção das variáveis ambientais

Dados de temperatura e salinidade foram obtidos a partir de perfis verticais contínuos de CTD (Falmouth Scientific Inc.), cujo lançamento foi realizado cerca de 20 minutos antes das coletas de plâncton. O limite da zona eufótica foi obtido a partir do lançamento de um disco de Secchi (ver Apêndice A). Para a obtenção da clorofila *a*, amostras de água foram coletadas com garrafas de Niskin de capacidade de 11 L, em cinco níveis de profundidade: 0,5 m, 5 m, 10 m, 25 m e 38 m. Em seguida, aproximadamente 2 L de água foram filtrados para retenção do material particulado, através de filtros Whatman GF/F. A concentração de clorofila *a* foi obtida a partir da extração dos pigmentos em acetona a 90%, por 24 h, seguida da leitura por fluorimetria (Welschmeyer, 1994).

Amostragem do zooplâncton

O zooplâncton foi coletado com uma rede de fechamento, do tipo Nansen (Boltovskoy, 1981), com 50 cm de abertura de boca, 1,5 m de comprimento e 200 μ m de abertura de malha, a bordo do *B/Pq Véliger II*. As amostras foram obtidas por meio de arrastos verticais, em dois ou três níveis de profundidade, sendo um acima da termoclina e outro logo abaixo. Em alguns meses, foram realizadas coletas adicionais ao longo da termoclina. Os intervalos de arrasto vertical foram determinados com base nos perfis de CTD. Assim que a etapa de obtenção dos perfis de CTD era finalizada, os dados eram imediatamente processados a bordo do *B/Pq Véliger II* e as camadas eram delimitadas visualmente a partir dos gráficos de temperatura. Na ausência da termoclina os arrastos foram feitos acima e abaixo dos 20 metros. Devido a problemas logísticos, entre maio e setembro de 2006 foram feitos arrastos únicos do fundo à superfície. A Figura 1.1 mostra um esquema representativo da estratégia amostral do presente trabalho. Após os arrastos, o material coletado foi imediatamente transferido para recipientes plásticos etiquetados e fixado em solução salina de formaldeído a 4%, neutralizado com Tetraborato de Sódio.

Análise e processamento das amostras de zooplâncton

As amostras de zooplâncton foram analisadas através de contagem e medição de todos os copépodes presentes nas subamostras (> 400 indivíduos). Para isto, cada amostra foi fracionada com um subamostrador do tipo Motoda (Omori & Ikeda, 1984). Para cada amostra, foram analisadas de duas a quatro frações no intuito de se registrar

os estágios e/ou espécies raras. Após a obtenção das alíquotas, cujos fracionamentos variaram de 1/2 a 1/256, todos os copépodes presentes na subamostra foram contados e medidos sob microscópio estereoscópico. Para a identificação dos copépodes pelágicos foram utilizados, principalmente, os trabalhos de Björnberg (1963; 1972; 1981), Vega-Perez & Bowman (1992), Bersano & Boxshall (1994) e Bradford-Grieve *et al.* (1999). A contagem e identificação dos espécimes foram realizadas considerando o estágio de maturação (copepoditos ou adultos) e sexo (apenas para os adultos).

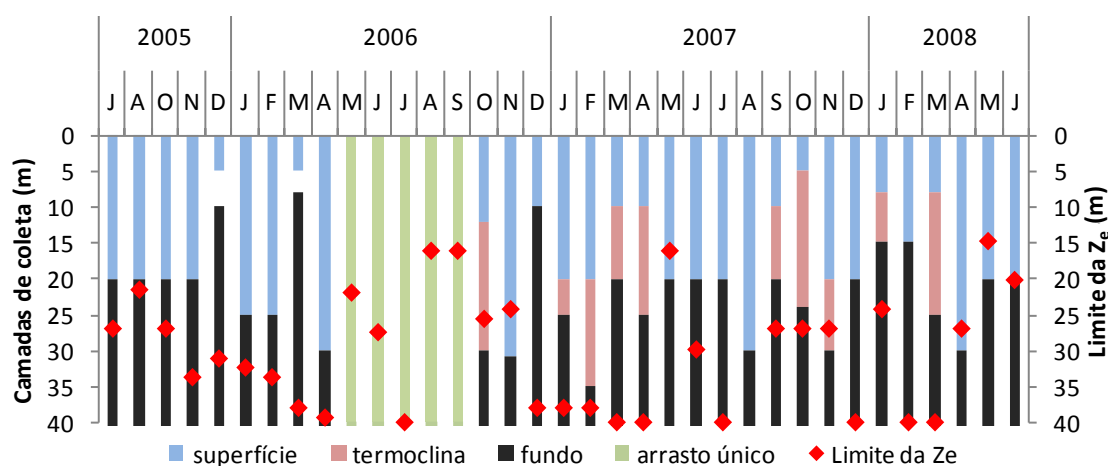


Figura 1.1. Esquema representativo da estratégia amostral do zooplâncton, com a indicação das camadas amostradas e da localização do limite da zona eufótica (1% de luz), cujo cálculo foi realizado a partir dos dados do disco de Secchi (ver seção de Resultados).

Tratamento dos dados e análise estatística

Variáveis ambientais

A partir dos dados obtidos pelo CTD, foram extraídas médias de temperatura e salinidade para as camadas amostradas pela rede de zooplâncton. Para efeito comparativo, foi calculada para cada mês a estratificação da coluna de água por meio do ΔT , considerando duas situações: (i) *coluna total*, tomando-se por base as temperaturas da superfície (Z_0) e do fundo (Z_{fundo}), e (ii) *coluna da camada eufótica*, considerando a diferença entre a temperatura superficial (Z_0) e a do fundo da zona eufótica (1%) (Z_e). Quanto à clorofila *a*, além dos cálculos médios para toda a coluna de água e para as camadas amostradas para o zooplâncton (mg m^{-3}), foram feitos cálculos para estimar a clorofila *a* integrada para toda a coluna e para os intervalos de arrasto (mg m^{-2}), por meio do ‘*método do trapézio*’, segundo a equação $A = (b + B) \cdot h / 2$; onde *A*, representa a clorofila *a* por m^2 ; *b* e *B*, os valores de clorofila em duas profundidades consecutivas; e

h , a diferença em metros entre uma profundidade e outra. Os dados de identificação e contagem da comunidade fitoplanctônica foram cedidos pelo Laboratório de Produção Primária do IOUSP.

Densidade dos copépodes e análises qualitativas dependentes

A densidade de copépodes (ind. m^{-3}) foi obtida através do número de indivíduos presentes por amostra (estimado a partir das subamostras), dividido pelo volume de água filtrado pela rede (m^3). Tal volume foi estimado a partir da fórmula: $V(m^3) = A \cdot D$; onde A representa a área da boca da rede; e D , a distância percorrida durante o arrasto (obtida a partir do cabo mecânico que sustentava a rede). Além dos cálculos por camada amostrada, foram feitas estimativas mensais de densidade dos indivíduos considerando toda a coluna de água. Neste caso, as amostras para cada mês foram consideradas hipoteticamente como pertencentes a uma mesma amostra e a densidade foi então calculada com base no volume de água que seria filtrado do fundo à superfície.

Em seguida, a partir dos dados de densidade foram feitas estimativas dos índices de diversidade específica e de equitabilidade. A diversidade específica (H' ; bits ind. $^{-1}$) foi calculada através do índice de Shannon-Wiener: $H' = \sum p_i \cdot \log_2 p_i$; onde p_i representa a abundância relativa do táxon i na amostra. Valores de H' acima de 3 bits ind. $^{-1}$ foram considerados elevados, entre 1 e 3 foram tidos como moderados e, abaixo de 1 bit ind. $^{-1}$, a amostra foi considerada de baixa diversidade (Shannon, 1948). Com relação à equitabilidade (J'), foi aplicada a fórmula proposta por Pielou (1977): $J' = H' \cdot \log_2 N_E^{-1}$; onde N_E representa o número de espécies identificadas na amostra. Este último índice varia entre 0 e 1, e indica como está a repartição de indivíduos entre as espécies na amostra.

Para a frequência de ocorrência, cada táxon identificado foi submetido à fórmula $F_O = N_A \cdot 100 / N_T$ (onde N_A é o número de amostras em que o táxon ocorreu e N_T , o total de amostras analisadas) e classificado como raro ($F_O \leq 25\%$), pouco freqüente ($25\% > F_O \leq 50\%$), freqüente ($50\% > F_O \leq 75\%$) ou muito freqüente ($F_O > 75\%$). A abundância relativa foi calculada através da fórmula $A_R = N \cdot 100 / N_T$, onde N é o número total de organismos de cada táxon na amostra e N_T , o número total de organismos na amostra.

Determinação do peso seco e da biomassa dos copépodes

O peso seco dos copépodes foi obtido a partir de regressões lineares entre o comprimento do prossomo e o peso dos organismos. As equações foram obtidas da

literatura sobre copépodes pelágicos tropicais (Tabela 1.2) e, com exceção das regressões disponíveis para a espécie *Temora stylifera* e para os náuplios, as demais equações apresentam relações diretas entre o comprimento e o peso seco dos animais. No caso de *T. stylifera*, foi utilizada a equação proposta por Shmeleva (1965), a qual relaciona o tamanho com o peso úmido. Neste caso, foi aplicado o fator de conversão de 0,2 (Mauchline, 1998), considerando que o peso seco representa 20% do peso úmido para copépodes calanóides. Quanto aos náuplios, foi utilizada a equação formulada por Bâmstedt (1986), cuja regressão relaciona o comprimento total dos náuplios com o seu respectivo peso seco livre de cinzas (PSLC). Assim, o PSLC foi convertido em peso seco, assumindo que este representa 89% do peso seco (Bâmstedt, 1986).

Medidas de comprimento dos copépodes foram obtidas através de observações com um estereomicroscópio dotado de uma câmara clara e mesa digitalizadora, utilizando o software ZooBiom (Roff & Hopcroft, 1986). Este software permite o cálculo do peso seco a partir das medidas morfométricas, com alta precisão, através das regressões e, em associação com os dados de densidade, o software permite também o cálculo da biomassa dos copépodes. Neste caso, a biomassa foi estimada a partir da seguinte fórmula: $B \text{ (mg PS m}^{-3}\text{)} = (D_i * PS_i) / 0,001$; onde D_i representa a densidade dos organismos pertencentes ao grupo i , em ind. m^{-3} , e PS_i , o peso seco médio do grupo i , em $\mu\text{g PS}$.

Análise estatística

Todos os dados foram submetidos a análises de normalidade, a partir do teste de Kolmogorov-Smirnov (Lilliefors) e os resultados apontaram que a maioria trata-se de dados não-paramétricos. Desta forma, para verificar a influência da intrusão da ACAS e o efeito da distribuição vertical (superfície e fundo) sobre as variáveis ambientais e a comunidade de copépodes, foi aplicado o Teste U de Mann-Whitney, para o nível de 5% de significância. Este teste foi acompanhado pelo método de Student-Newman-Keuls para comparação entre os blocos, quando constatada diferença significativa na análise. Foi aplicado o teste de Kruskal-Wallis para os blocos de dados relacionados às estações sazonais (primavera, verão, outono e inverno), considerando os valores médios mensais para toda a coluna de água, ao nível de significância $\alpha = 0,05$. Análises de correlação de Spearman foram aplicadas para verificar possíveis associações entre as principais características da comunidade de copépodes e as variáveis ambientais.

Tabela 1.2. Equações de regressão utilizadas para a obtenção do peso seco (μg) a partir do comprimento do prossomo (μm) das espécies de copépodes pelágicos coletados ao largo de Ubatuba (SP, Brasil).

<i>Elaborada para...</i>	<i>Equação de regressão</i>	<i>Aplicada para...</i>	<i>Ref.</i>
<i>Acartia</i> spp.	$\text{Ln PS} = 3,09 \ln P - 19,19$	Acartidae	1
<i>Calanopia americana</i>	$\text{Ln PS} = 2,67 \ln P - 15,47$	<i>Calanopia americana</i>	1
<i>Calanoides carinatus</i>	$\text{Log PS} = 3,01 \log P - 7,989$	<i>Calanoides carinatus</i>	2
<i>Candacia</i> spp.	$\text{Ln PS} = 3,38 \ln P - 20,48$	Candacidae	3
<i>Centropages velificatus</i>	$\text{Ln PS} = 3,68 \ln P - 22,86$	<i>Centropages velificatus</i>	1
<i>Clausocalanus</i> spp.	$\text{Ln PS} = 2,78 \ln P - 16,52$	Clausocalanidae/Mecynoceridae	3
<i>Clausocalanus furcatus</i>	$\text{Ln PS} = 3,25 \ln P - 19,65$	<i>Clausocalanus furcatus</i>	1
<i>Corycaeus</i> spp.	$\text{Ln PS} = 1,70 \ln P - 9,92$	Corycaeidae	1
<i>Euchaeta marina</i>	$\text{Ln PS} = 3,00 \ln P - 17,82$	Euchaetidae	3
<i>Euterpina acutifrons</i> *	$\text{Log PS} = 2,736 \log P - 7,088$	<i>E. acutifrons</i> e <i>Clytemenstra scutellata</i>	4
<i>Farranula gracilis</i>	$\text{Ln PS} = 2,72 \ln P - 16,19$	<i>Farranula gracilis</i>	3
<i>Macrosetella</i> spp.	$\text{Ln PS} = 2,52 \ln P - 16,03$	<i>M. gracilis</i> e Ectinosomatidae	3
<i>Paracalanus aculeatus</i>	$\text{Ln PS} = 3,25 \ln P - 19,65$	<i>Paracalanus aculeatus</i>	1
<i>Paracalanus quasimodo</i>	$\text{PS} = 6,829 \times 10^{-11} P^{3,871}$	<i>Paracalanus quasimodo</i>	4
<i>Paracalanus</i> spp.	$\text{Ln PS} = 2,78 \ln P - 16,52$	Paracalanidae (outros)	3
<i>Pseudodiaptomus acutus</i>	$\text{PS} = 1,306 \times 10^{-9} P^{3,361}$	<i>Pseudodiaptomus acutus</i>	4
<i>Oithona hebes</i>	$\text{PS} = 3,405 \times 10^{-10} P^{3,643}$	<i>Oithona hebes</i>	4
<i>Oithona plumifera</i>	$\text{Ln PS} = 1,68 \ln P - 10,20$	<i>Oithona plumifera</i>	3
<i>Oithona nana</i>	$\text{Log PS} = 3,16 \log P - 8,18$	<i>Oithona nana</i>	5
<i>Oithona</i> spp.	$\text{Ln PS} = 1,10 \ln P - 7,07$	Oithonidae (outros) e <i>Hemicyclops</i>	1
<i>Oncaea</i> spp.	$\text{Ln PS} = 2,10 \ln P - 11,63$	Oncaeidae	3
<i>Scolecithrix danae</i>	$\text{Ln PS} = 3,57 \ln P - 21,36$	Scolecitrichidae	3
<i>Temora turbinata</i>	$\text{Ln PS} = 3,34 \ln P - 19,59$	<i>Temora turbinata</i>	1
<i>Temora stylifera</i>	$\text{Log PU} = 2,057 \log P - 4,042$	<i>Temora stylifera</i> (PS = 20%PU)	6
<i>Undinula vulgaris</i>	$\text{Ln PS} = 3,99 \ln P - 25,02$	<i>U. vulgaris</i> e <i>Nannocalanus minor</i>	3
Náuplios	$\text{Ln PSLC} = 2,48 \ln \text{CT} - 15,7$	Náuplios (PSLC = 89%PS)	7
Calanoida combinados	$\text{Ln PS} = 2,73 \ln P - 15,93$	Calanoida (outros)	3
Cyclopoida combinados	$\text{Ln PS} = 1,53 \ln P - 8,70$	Cyclopoida (outros) e Monstrilloida	3

*Modificada da equação original. Ref.: 1. Chisholm & Roff (1990); 2. Verheye (1991); 3. Webber & Roff (1995a); 4. Ara (2001b); 5. Hopcroft et al. (1998); 6. Shmeleva (1965); 7. Bámstedt (1986). P: Prossomo; PS: Peso Seco; PU: Peso Úmido; PSLC: Peso Seco Livre de Cinzas; CT: Comprimento Total.

1.3. Resultados

1.3.1. Variáveis ambientais

Transparência da água, temperatura e salinidade

A região ao largo de Ubatuba apresentou grande variabilidade na distribuição dos dados de transparência da água, com valores de Secchi variando entre 5,5 m (maio de 2008) a 19 m (fevereiro e março de 2008) (Apêndice A). Em 24 dos 35 meses de estudo foram registrados valores superiores a 10 m.

A temperatura da água mostrou expressiva variação sazonal, com valores mais baixos registrados no fundo, sobretudo, durante os meses de primavera e verão (Figura 1.2). Estes dois períodos sazonais apresentaram valores significativamente inferiores ao outono (Teste de Kruskal-Wallis; $p < 0,05$ e $< 0,001$, respectivamente). Considerando toda a coluna de água, esta variável apresentou média de $20,63 \pm 2,12$ °C, com amplitude mensal oscilando entre 16,11 e 24,85 °C (setembro de 2007 e maio de 2006, respectivamente). O valor mínimo registrado para esta variável foi de 14,78 °C, em setembro de 2007 (camada de fundo), e o máximo de 27,43 °C, em março do mesmo ano (camada superficial). As campanhas com influência da ACAS apresentaram valores médios ($19,49 \pm 2,05$ °C) significativamente inferiores aos demais meses ($21,97 \pm 1,26$ °C) (Teste de Mann-Whitney; $p < 0,001$), sendo este padrão mais acentuado quando consideramos as camadas de fundo (Teste de Mann-Whitney; $p < 0,0001$).

Considerando a estabilidade da coluna de água (ΔT), observa-se uma nítida variação temporal (Figura 1.2). A estratificação foi mais intensa nos meses de verão, no final da primavera e no início do outono, quando foram registradas temperaturas abaixo dos 20 °C na camada de fundo. Este padrão esteve fortemente associado à intrusão da ACAS (Teste de Mann-Whitney; $p < 0,0001$). Analisando a variabilidade sazonal do ΔT para a camada da zona eufótica, observa-se um padrão similar, com exceção dos meses de novembro de 2006 e abril de 2008. O verão apresentou valores significativamente superiores às demais estações (Teste de Mann-Whitney; $p < 0,001$).

A salinidade apresentou média de $34,98 \pm 0,75$, com pouca variação mensal (Figura 1.2). Com exceção dos meses de outubro de 2005, maio de 2006 e agosto de 2007, a salinidade média para toda a coluna de água esteve sempre acima de 34. O valor mínimo registrado para esta variável foi de 31,44, em agosto de 2007 (camada superficial). Este valor esteve, provavelmente, associado às fortes chuvas registradas nos dias anteriores à coleta. Com relação às estações sazonais, foi registrado valor

médio superior apenas para o verão, quando comparado com o outono (Teste de Mann-Whitney; $p < 0,005$). As campanhas com influência da ACAS apresentaram valores médios ($35,24 \pm 0,30$) significativamente superiores aos demais meses ($34,63 \pm 1,01$) (Teste de Mann-Whitney; $p < 0,01$).

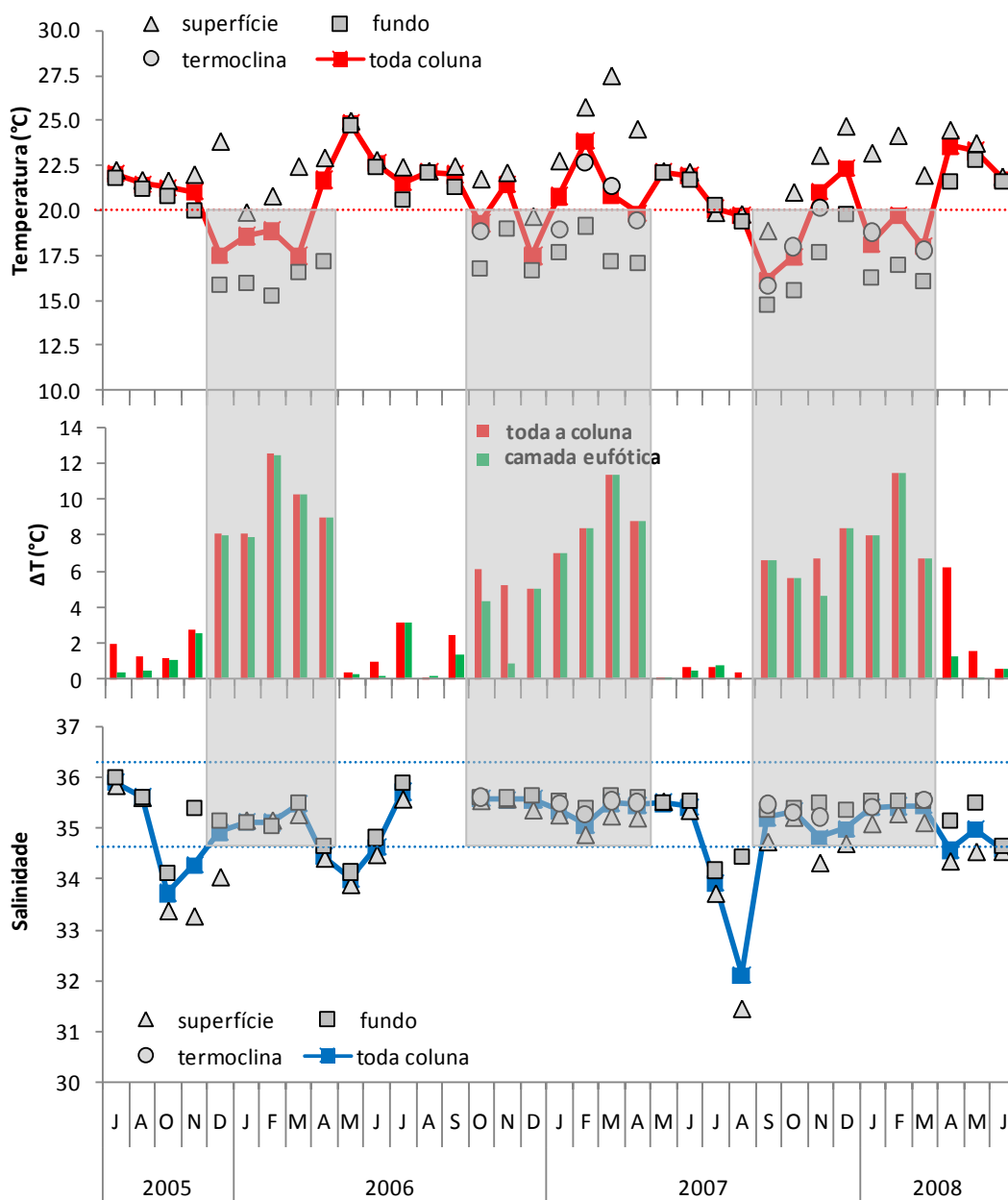


Figura 1.2. Variação sazonal da temperatura da água, do ΔT ($^{\circ}\text{C}$) e da salinidade, entre os meses de julho de 2005 e junho de 2008, na região ao largo de Ubatuba (SP, Brasil). As linhas tracejadas representam os limites característicos da ACAS [temperatura abaixo dos 20°C (e acima dos 4°C) e salinidade entre 34,6 e 36,2; Miranda, 1985]. As caixas cinza indicam os meses que foram influenciados pela ACAS. O ΔT foi obtido com base nas temperaturas da camada superficial e do fundo, considerando toda a coluna e a camada da zona eufótica.

A partir dos diagramas apresentados na Figura 1.3, é possível verificar que a área estuda foi caracterizada pela presença da AC e da ACAS, com predominância desta última. Durante os meses não influenciados pela ACAS, houve provavelmente uma maior mistura entre a AC e a AT, ao passo que nos demais meses, a influência da ACAS foi mais evidente.

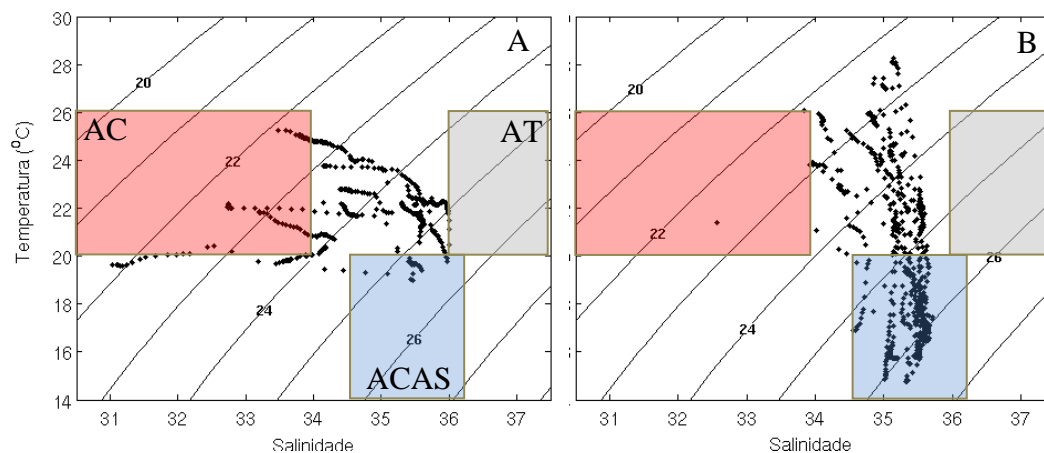


Figura 1.3. Diagramas TS espalhados elaborados com base nas campanhas sem (A) e com (B) influência da ACAS. A caixa azul representa os limites característicos da ACAS [T entre 4 e 20 °C e S entre 34,6 e 36,2], a vermelha os limites da AC [T > 20 °C e S < 34] e a cinza, os limites da AT [T > 20 °C e S > 36], conforme Miranda (1985).

Clorofila a

A distribuição sazonal da clorofila *a* apresentou valores médios para toda coluna de água entre 0,442 e 4,121 mg m⁻³ (Figura 1.4). Esta variável apresentou média de 1,07 ± 0,76 mg m⁻³, com picos superiores a 2,5 mg m⁻³ registrados em outubro de 2006 e em março e setembro de 2007. Durante as campanhas com influência da ACAS, foram observados valores médios (1,29 ± 0,79 mg m⁻³) significativamente superiores aos outros meses (0,74 ± 0,17 mg m⁻³) (Teste de Mann-Whitney; p < 0,05), sobretudo considerando as camadas de fundo (Teste de Mann-Whitney; p < 0,01). O maior valor médio foi de 7,74 mg m⁻³ e foi registrado na camada de fundo, em março de 2007.

Com relação à clorofila *a* integrada, foi registrada uma média mensal de 45,93 ± 36,37 mg m⁻², com um valor máximo registrado em março de 2007 (209,50 mg m⁻²). Da mesma forma, foram registrados valores significativamente superiores durante as campanhas com influência da ACAS (56,18 ± 46,21 mg m⁻²) (Teste de Mann-Whitney; p < 0,05). Não foram registradas variações significativas entre as estações sazonais (Teste de Kruskal-Wallis; p > 0,05).

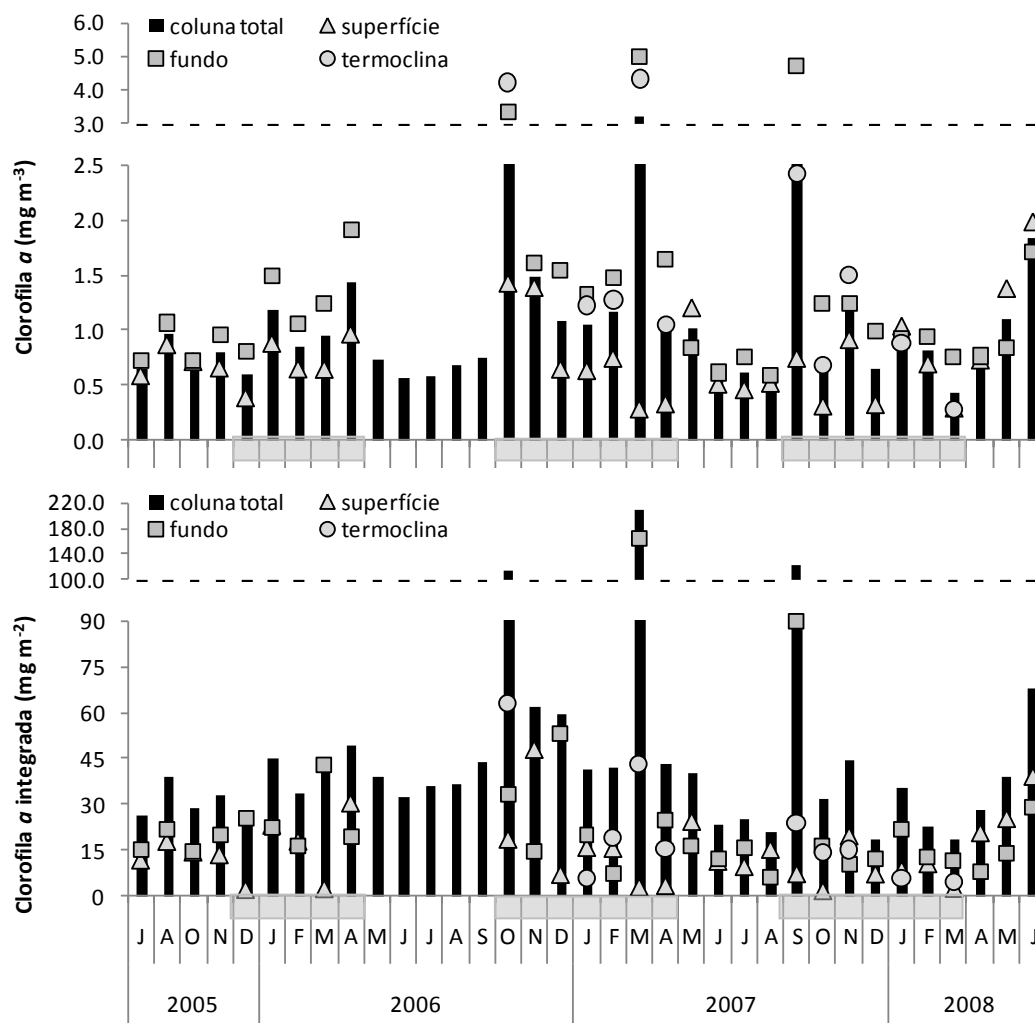


Figura 1.4. Variação sazonal da clorofila *a* por metro cúbico (mg m^{-3}) e integrada (mg m^{-2}), entre os meses de julho de 2005 e junho de 2008, na região ao largo de Ubatuba (SP, Brasil). As caixas de cor cinza localizadas nos eixos das abscissas indicam os meses com influência da ACAS.

1.3.2. Estrutura da comunidade de copépodes

Composição, diversidade e equitabilidade

Os copépodes pelágicos foram representados por 71 espécies, sendo 44 calanóides, 21 ciclopóides e 6 harpacticóides (Tabelas 1.2 e 1.3). O maior número de espécies foi observado durante os meses de primavera e verão, totalizando 59 e 56 táxons, respectivamente (Apêndice A). Durante os meses de outono a comunidade esteve representada por 49 espécies de copépodes. A riqueza apresentou uma média de 30 ± 4 espécie por mês, com pouca variação entre as camadas. Não foram registradas diferenças significativas entre as estações sazonais (Teste de Kruskal-Wallis; $p > 0,05$), porém as campanhas com influência da ACAS apresentaram riqueza de espécies (32 ± 4

táxons) significativamente superior às demais campanhas (29 ± 4 táxons) (Teste de Mann-Whitney; $p < 0,05$). Também não foram observadas variações sazonais acentuadas quanto à diversidade específica e equitabilidade (Figura 1.5) (Teste de Kruskal-Wallis; $p > 0,05$). A diversidade específica de Shannon-Weaver apontou um índice médio de $2,91 \pm 0,38$ bits ind.⁻¹, com valores oscilando entre 1,83 e 3,63 bits ind.⁻¹, indicando diversidade de moderada a alta durante quase todos os meses. Os valores de equitabilidade também foram relativamente altos, com média de $0,64 \pm 0,09$. Em vários meses foram observados valores acima de 0,7, indicando que os indivíduos estiveram bem distribuídos entre as espécies.

Tabela 1.3. Calanóides pelágicos registrados durante o período de julho de 2005 a junho de 2008, na plataforma interna ao largo de Ubatuba (SP, Brasil).

Calanoida	<i>E. marina</i> (Prestandrea, 1833)
Calanidae Dana, 1849	Scolecitrichidae Giesbrecht, 1892
<i>Calanoides carinatus</i> (Krøyer, 1849)	<i>Scolecithrix danae</i> (Lubbock, 1856)
<i>Mesocalanus tenuicornis</i> (Dana, 1849)	<i>Scolecithrix bradyi</i> Giesbrecht, 1888
<i>Nannocalanus minor</i> (Claus, 1863)	Augaptilidae Sars, 1905
<i>Undinula vulgaris</i> (Dana, 1849)	<i>Haloptilus</i> spp.*
<i>Neocalanus gracilis</i> (Dana, 1852)	Lucicutiidae Sars, 1902
<i>Neocalanus</i> sp.*	<i>Lucicutia flavicornis</i> (Claus, 1863)
Paracalanidae Giesbrecht, 1892	<i>L. clausii</i> (Giesbrecht, 1889)
<i>Acrocalanus longicornis</i> Giesbrecht, 1888	Metridinidae Sars, 1902
<i>Calocalanus pavo</i> (Dana, 1848)	<i>Pleuromamma gracilis gracilis</i> (Claus, 1863)
<i>C. pavoninus</i> Farran, 1936	<i>P. abdominalis</i> (Lubbock, 1856)
<i>C. tenuis</i> Farran, 1926	Centropagidae Giesbrecht, 1892
<i>Paracalanus aculeatus</i> Giesbrecht, 1888	<i>Centropages velificatus</i> (Oliveira, 1947)
<i>P. nanus</i> Sars, 1925	Pseudodiaptomidae Sars, 1902
<i>P. parvus</i> (Claus, 1863)	<i>Pseudodiaptomus acutus</i> (Dahl, 1894)
<i>P. quasimodo</i> Bowman, 1971	Temoridae Giesbrecht, 1892
<i>Parvocalanus crassirostris</i> (Dahl, 1894)	<i>Temora stylifera</i> (Dana, 1849)
Mecynoceridae Andronov, 1973	<i>T. turbinata</i> (Dana, 1849)
<i>Mecynocera clausi</i> Thompson, 1888	Candaciidae Giesbrecht, 1892
Eucalanidae Giesbrecht, 1892	<i>Candacia curta</i> (Dana, 1849)
<i>Subeucalanus pileatus</i> (Giesbrecht, 1888)	<i>C. pachydactyla</i> (Dana, 1849)
<i>Subeucalanus crassus</i> (Giesbrecht, 1888)	<i>C. bipinnata</i> (Giesbrecht, 1889)
<i>Pareucalanus sewelli</i> (Fleminger, 1973)	Pontellidae Dana, 1852
Clausocalanidae Giesbrecht, 1892	<i>Calanopia americana</i> Dahl, 1894
<i>Clausocalanus furcatus</i> (Brady, 1883)	<i>Labidocera acutifrons</i> (Dana, 1849)
<i>Ctenocalanus heronae</i> Vega-Pérez e Bowman, 1992	<i>Labidocera fluviatilis</i> Dahl, 1894
<i>C. citer</i> Heron e Bowman, 1971	<i>Pontellopsis brevis</i> (Giesbrecht, 1889)
<i>C. vanus</i> Giesbrecht, 1888	Acartiidae Sars, 1900
Euchaetidae Giesbrecht, 1892	<i>Acartia danae</i> Giesbrecht, 1889
<i>Euchaeta paraconcinna</i> Fleminger, 1957	<i>A. lilljeborgii</i> Giesbrecht, 1889

*Registro apenas de copepoditos.

Tabela 1.4. Ciclopóides e harpacticóides pelágicos registrados durante o período de julho de 2005 a junho de 2008, na plataforma interna ao largo de Ubatuba (SP, Brasil).

Cyclopoida	Corycaeidae Dana, 1852
Oithonidae Dana, 1853	<i>Corycaeus speciosus</i> Dana, 1849
<i>Oithona hebes</i> Giesbrecht, 1891	<i>Ditrichocorycaeus amazonicus</i> (F. Dahl, 1894)
<i>O. nana</i> Giesbrecht, 1892	<i>Farranula gracilis</i> (Dana, 1849)
<i>O. plumifera</i> Baird, 1843	<i>Onychocorycaeus giesbrechti</i> (F. Dahl, 1894)
<i>O. oculata</i> Farran, 1913	Clausidiidae Embleton, 1901
Oncaeidae Giesbrecht, 1892	<i>Hemicyclops thalassius</i> Vervoort e Ramírez, 1966
<i>Oncaea media</i> Giesbrecht, 1891	Harpacticoida
<i>O. mediterranea</i> (Claus, 1863)	Ectinosomatidae Oloffson, 1917
<i>O. venusta</i> Philippi, 1843	<i>Microsetella norvegica</i> (Dana, 1847)
<i>O. waldemari</i> Bersano e Boxshall, 1996*	<i>M. rosea</i> (Dana, 1847)
<i>Oncaea</i> sp. 1	Miraciidae Dana, 1846
<i>Monothula subtilis</i> (Giesbrecht, 1892)	<i>Macrosetella gracilis</i> (Dana, 1848)
<i>Triconia conifera</i> (Giesbrecht, 1891)	Euterpinidae Brian, 1921
Sapphirinidae Thorell, 1859	<i>Euterpina acutifrons</i> (Dana, 1852)
<i>Copilia mirabilis</i> Dana, 1849	Clytemnestridae Scott, 1909
<i>Sapphirina nigromaculata</i> Claus, 1863	<i>Clytemnestra scutellata</i> Dana, 1849
<i>Sapphirina scarlata</i> Giesbrecht, 1891	Longipediidae Sars, 1903
<i>Sapphirina opalina</i> Dana, 1849	<i>Longipedia americana</i> Wells, 1980
<i>Sapphirina ovatolanceolata</i> Dana, 1849	Monstrilloida

*[“1994”] – como sugerido por Ruth Böttger-Schnack em <http://www.marinespecies.org/>

Frequência de ocorrência e abundância relativa

Os táxons mais frequentes e abundantes foram *Oncaea waldemari*, *Oithona plumifera*, *Temora stylifera*, *T. turbinata*, copepoditos imaturos de clausocalanídeos e paracalanídeos, *O. venusta*, *Corycaeus giesbrechti* e adultos de *Clausocalanus furcatus* e *Paracalanus nanus* (Figura 1.6). *Subeucalanus pileatus*, adultos de *Ctenocalanus vanus*, *Clytemnestra scutellata* e adultos de *Paracalanus quasimodo* também apresentaram elevadas frequências, mas mostraram abundâncias relativas abaixo de 3%. Foram ainda classificadas como frequentes outras 6 espécies e, como pouco frequentes, 13 espécies (Figura 1.6). A maior parte dos táxons apresentou frequência abaixo dos 25% e foi considerada rara (39 táxons).

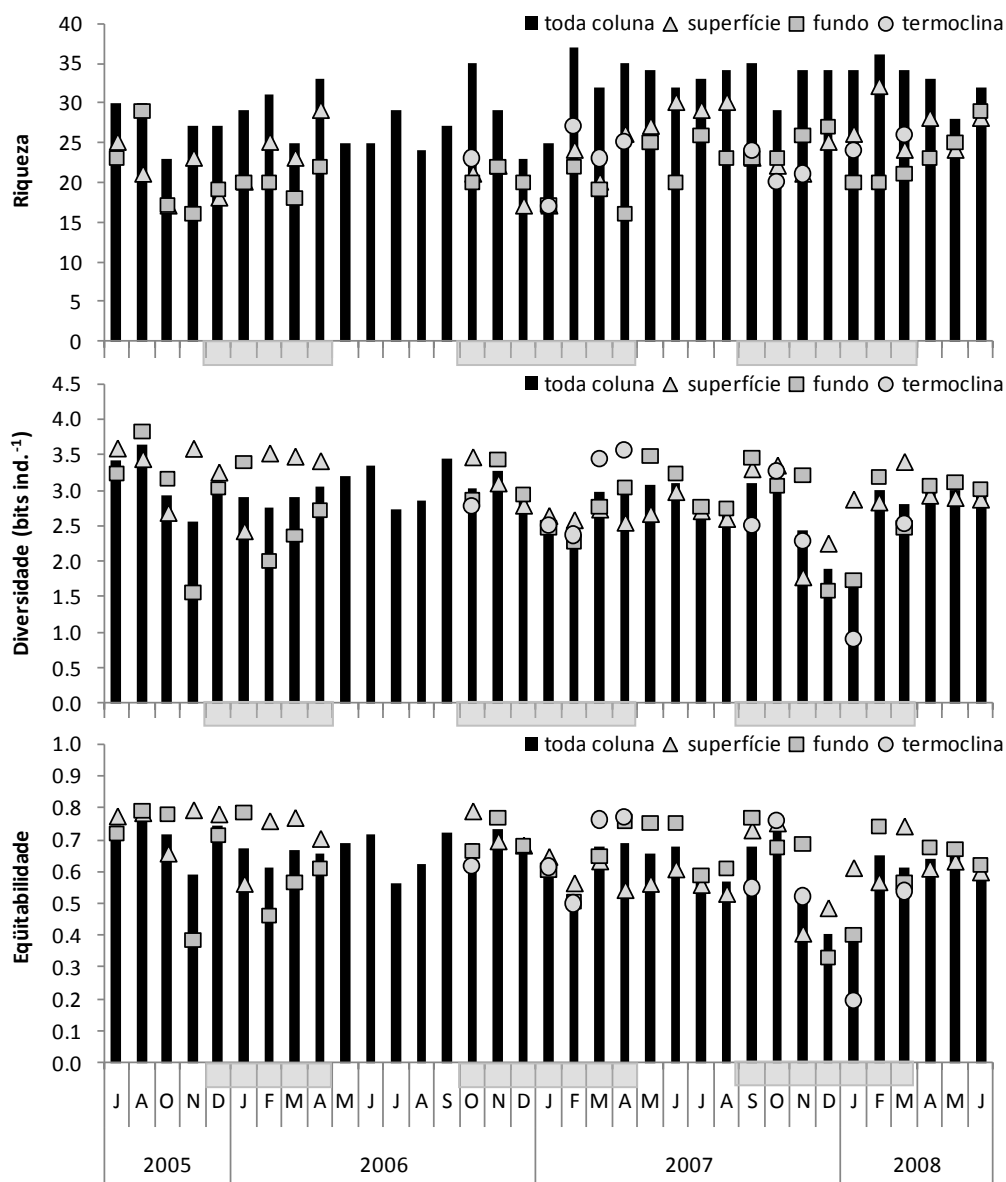


Figura 1.5. Riqueza, diversidade específica e equitabilidade da comunidade de copépodes pelágicos registrados durante o período de julho de 2005 a junho de 2008, na plataforma interna ao largo de Ubatuba (SP, Brasil). As caixas de cor cinza localizadas nos eixos das abscissas indicam os meses com influência da ACAS.

A espécie de maior abundância relativa mensal foi *Oncaea waldemari* ($25,16 \pm 19,48\%$), representada quase que exclusivamente por fêmeas adultas, seguida pelos copepoditos imaturos ($\leq CV$) de clausocalanídeos ($16,26 \pm 13,10\%$) e de paracalanídeos ($9,04 \pm 7,86\%$) (Figura 1.6). Durante todo o período, esses três grupos corresponderam a aproximadamente 50% da comunidade total de copépodes. Os demais táxons apresentaram abundância abaixo de 6%, destacando-se *Oithona plumifera* ($5,97 \pm 4,83\%$), *Temora stylifera* ($5,76 \pm 6,45\%$), *T. turbinata* ($5,76 \pm 5,82\%$), *Corycaeus*

giesbrechti ($3,89 \pm 3,10\%$), adultos de *Oncaea venusta* ($3,83 \pm 5,49\%$) e fêmeas de *Paracalanus nanus* ($3,81 \pm 7,26\%$) e *Clausocalanus furcatus* ($3,46 \pm 5,62\%$). Essas espécies apresentaram acentuada alternância sazonal, com predomínio significativo de *O. waldemari* sobre as demais em praticamente todos os meses (Teste de Kruskal-Wallis; $p < 0,01$) (Figura 1.6). Entretanto, não foram observados padrões claros quanto à distribuição sazonal das contribuições relativas dessas espécies.

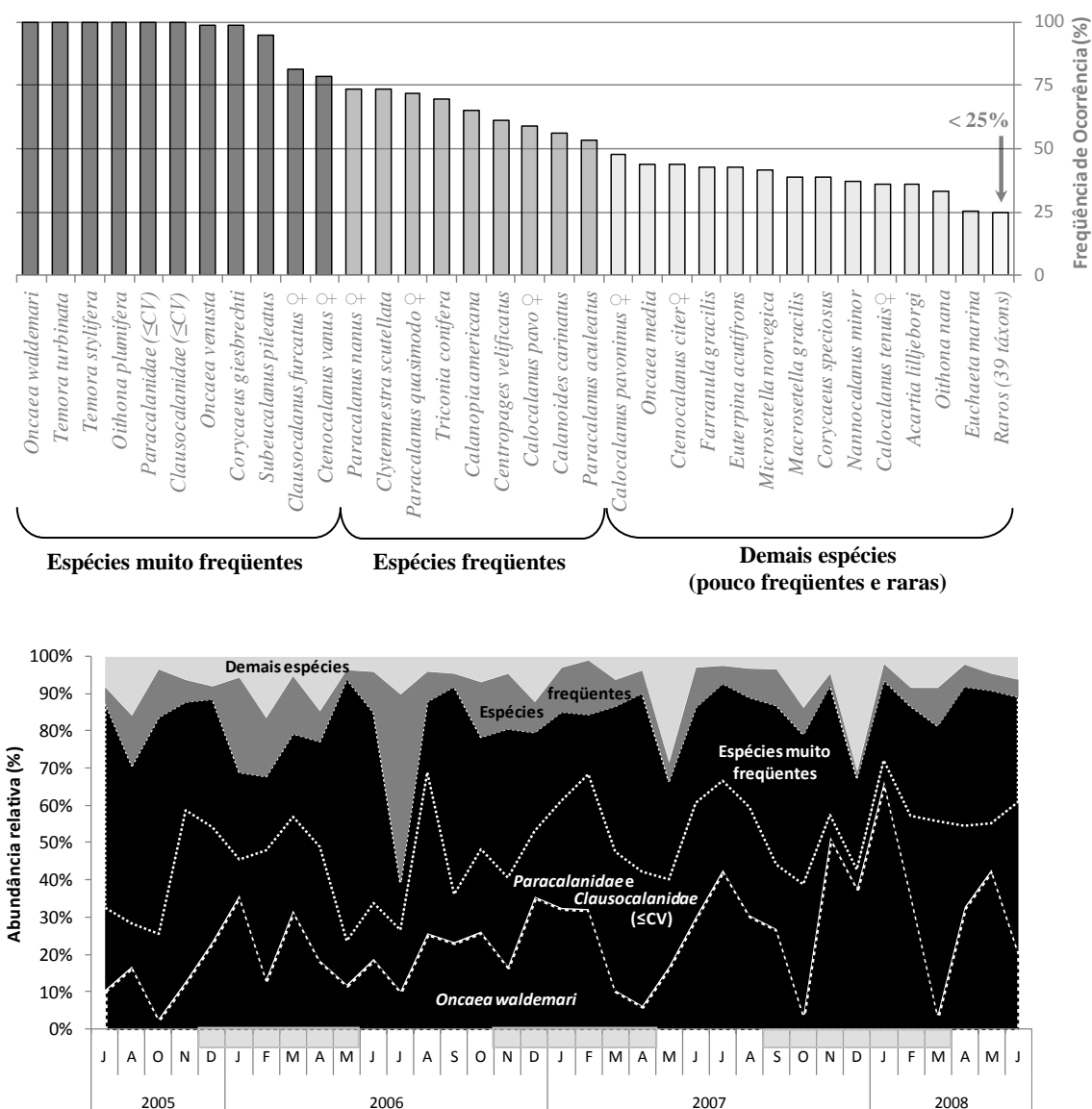


Figura 1.6. Frequência de ocorrência e distribuição sazonal da abundância relativa dos principais grupos/espécies de copépodes pelágicos, para a plataforma interna ao largo de Ubatuba (SP, Brasil). Para o grupo “espécies muito frequentes”, foi destacada a variabilidade para *Oncaea waldemari* e copepoditos dos Clausocalanidae e Paracalanidae. As caixas de cor cinza localizadas no eixo das abscissas do gráfico de abundância relativa indicam os meses com influência da ACAS. ♀: dados apenas para fêmeas adultas; ≤CV: dados apenas para copepoditos imaturos.

Densidade e Biomassa

Os copépodes pelágicos apresentaram densidade média de 4726 ± 3711 ind. m^{-3} e não apresentaram variação sazonal significativa (Teste de Kruskal-Wallis; $p > 0,05$) (Figura 1.7). Considerando toda a coluna, picos superiores a 10000 ind. m^{-3} foram registrados nos meses de fevereiro e novembro de 2007 e em janeiro e junho de 2008, sendo os três primeiros representantes de campanhas com influência da ACAS. Mesmo assim, não foram registradas diferenças significativas entre meses com e sem a intrusão da ACAS (Teste de Mann-Whitney; $p > 0,05$). No mês de junho de 2008 foi registrado um pico na densidade de 17089 ind. m^{-3} , o que pode ter ocasionado essa ausência de variação significativa. Quando este valor foi retirado da análise, foram registradas densidades superiores durante as campanhas com influência da ACAS (Teste de Mann-Whitney; $p < 0,05$), principalmente se levarmos em consideração as camadas de fundo (Teste de Mann-Whitney; $p < 0,05$).

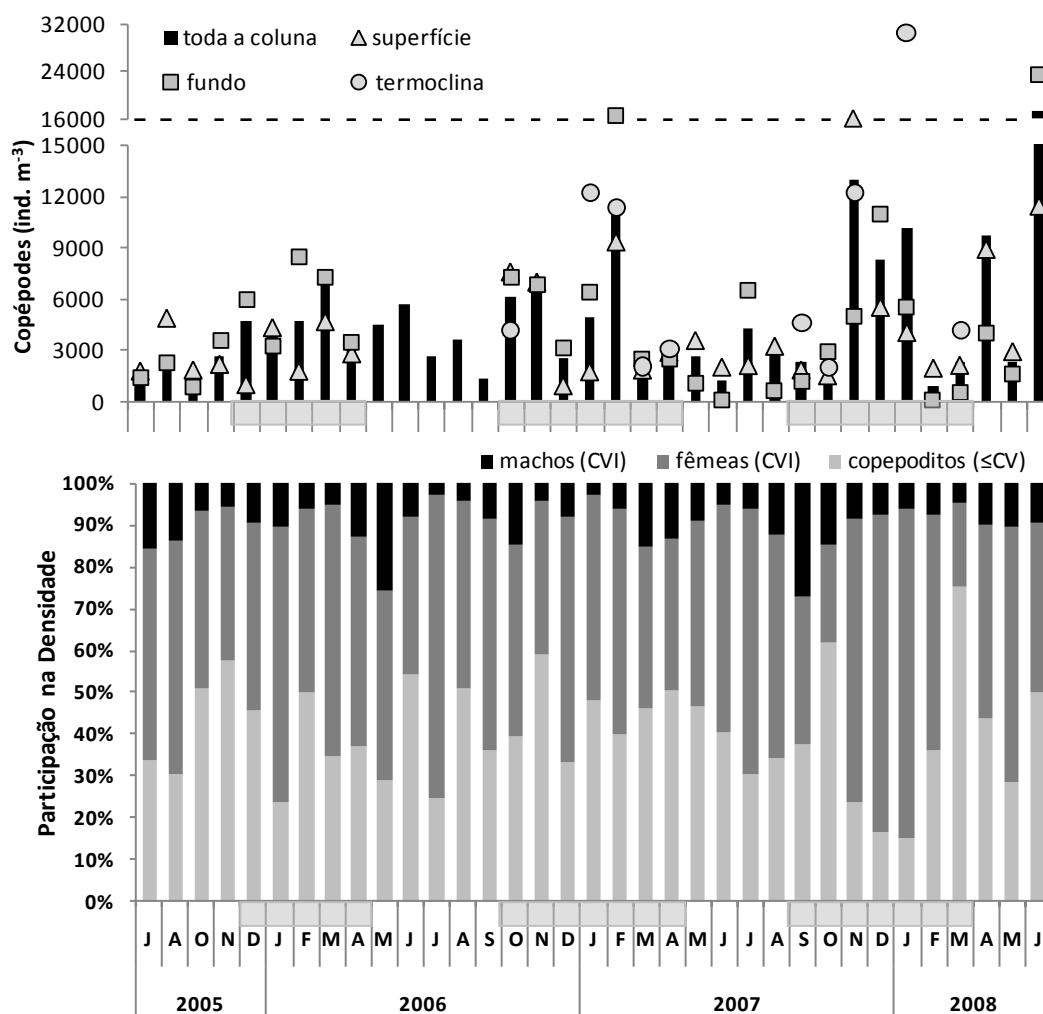


Figura 1.7. Variação sazonal da densidade média de copépodes pelágicos, entre julho de 2005 e junho de 2008, na plataforma interna ao largo de Ubatuba (SP, Brasil). As caixas de cor cinza localizadas nos eixos das abscissas indicam os meses com influência da ACAS.

Considerando a participação dos estágios de desenvolvimento e sexo dos adultos na distribuição sazonal da densidade, houve predominância significativa das fêmeas adultas (CVI) durante todo o período (Teste de Kyuskal-Wallis; $p < 0,0001$), com $49,04 \pm 17,05\%$, contra $41,01 \pm 16,23\%$ dos copepoditos imaturos ($\leq CV$) e $9,95 \pm 6,76\%$ dos machos adultos (CVI).

Com relação à biomassa, a comunidade de copépodes apresentou média de $18,57 \pm 14,10 \text{ mg m}^{-3}$, com valores médios significativamente superiores durante as campanhas com influência da ACAS (Teste de Mann-Whitney; $p < 0,05$) (Figura 1.8). Durante estes meses, os copépodes apresentaram uma biomassa média de $20,43 \pm 12,53 \text{ mg m}^{-3}$, ao passo que nos demais meses a média foi de $16,36 \pm 15,90 \text{ mg m}^{-3}$. Da mesma forma que a densidade, os copépodes não apresentaram variação sazonal significativa para os dados de biomassa (Teste de Kruskal-Wallis; $p > 0,05$), mesmo retirando o mês de junho de 2008 da análise. Assim como foi observado para a densidade, a biomassa dos copépodes apresentou uma maior contribuição relativa das fêmeas adultas (CVI), na ordem de $51,96 \pm 10,83\%$ (Teste de Kyuskal-Wallis; $p < 0,0001$). Os copepoditos imaturos ($\leq CV$) e os machos adultos (CVI) apresentaram participações médias de $35,46 \pm 12,5$ e $12,57 \pm 5,38\%$, respectivamente.

As espécies mais freqüentes e abundantes apresentaram variação temporal acentuada quanto à densidade e à biomassa (Figuras 1.9 a 1.18), porém a influência da ACAS foi evidenciada positivamente somente para a variação na densidade de *Temora turbinata*, *Oithona plumifera* e *Paracalanus nanus* (Teste de Mann-Whitney; $p < 0,05$). Por outro lado, *Clausocalanus furcatus* apresentou maiores densidades durante as campanhas sem a intrusão da ACAS (Teste de Mann-Whitney; $p < 0,002$). Quanto à sazonalidade, foram registradas diferenças significativas entre algumas estações do ano para *Oncaea venusta*, *Corycaeus giesbrechti*, *Temora turbinata*, *Clausocalanus furcatus* e *Paracalanus nanus* (Teste de Kruskal-Wallis; com p variando entre $< 0,01$ e $< 0,05$).

Oncaea waldemari apresentou uma grande variabilidade quanto à distribuição da densidade e biomassa e a ocorrência de picos não esteve totalmente relacionada à intrusão da ACAS (Figura 1.9), já que elevadas densidades e biomassas também foram observadas em meses sem tal influência. Considerando toda a coluna, esta espécie apresentou densidade média mensal de $1537 \pm 1990 \text{ ind. m}^{-3}$, e valores variando entre 41 e 8012 ind. m^{-3} . A biomassa variou entre 0,091 e $17,095 \text{ mg m}^{-3}$, com média de $3,199 \pm 4,136 \text{ mg m}^{-3}$. Com relação aos estágios de desenvolvimento e o sexo, as fêmeas adultas desta espécie predominaram durante todo o período de estudo ($>98\%$).

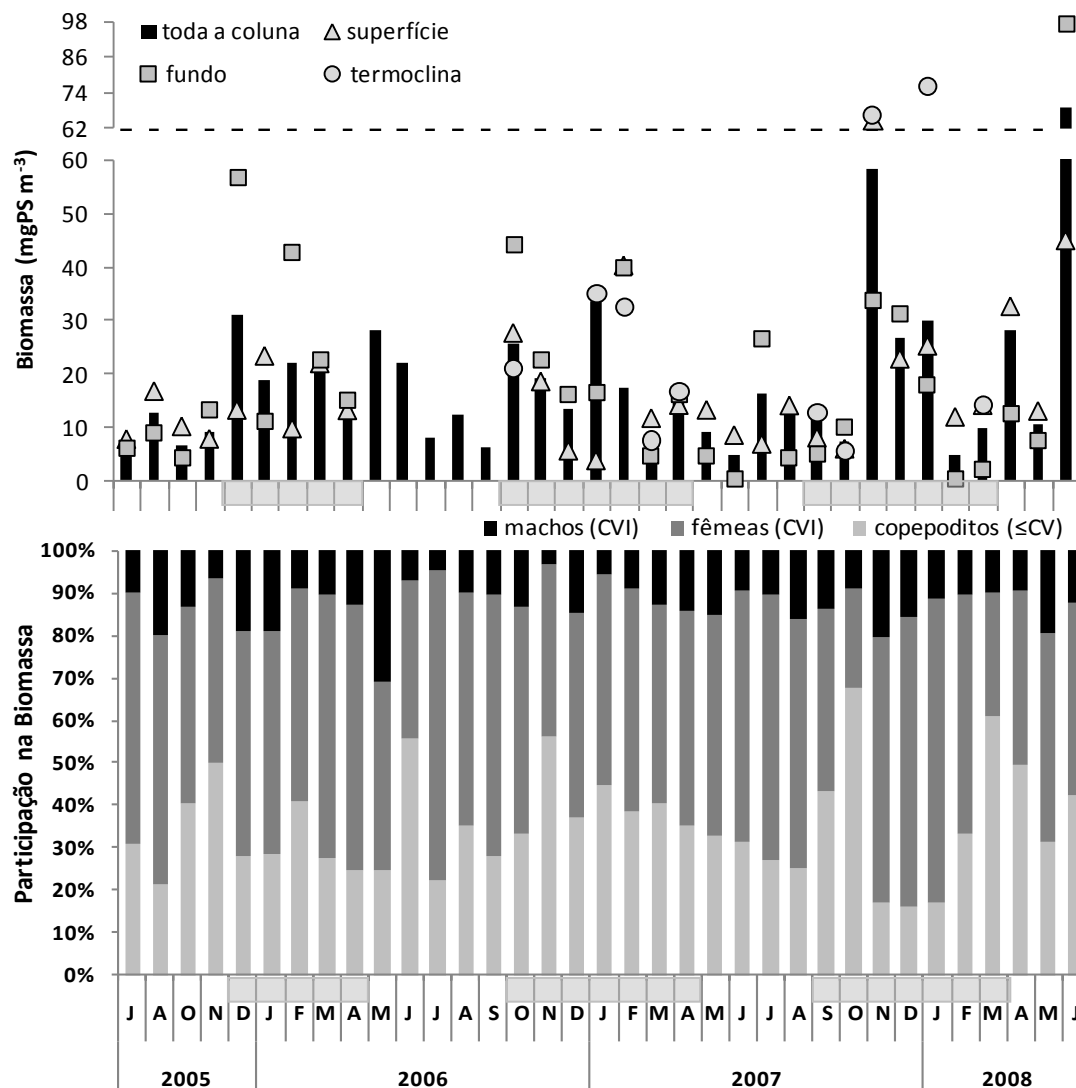


Figura 1.8. Variação sazonal da biomassa dos copépodes pelágicos, durante o período de julho de 2005 a junho de 2008, na plataforma interna ao largo de Ubatuba (SP, Brasil). As caixas de cor cinza localizadas nos eixos das abscissas indicam os meses com influência da ACAS.

Para os copepoditos imaturos de clausocalanídeos, não foram registradas diferenças sazonais significativas (Teste de Kruskal-Wallis; $p > 0,05$) nem influência acentuada da ACAS sobre a distribuição da densidade e biomassa (Teste de Mann-Whitney; $p > 0,05$). Mesmo assim, com exceção de junho de 2008, os valores foram relativamente elevados durante as campanhas com a intrusão da ACAS (Figura 1.10). A densidade variou entre 47 e 5721 ind. m^{-3} , com média 679 ± 956 ind. m^{-3} , enquanto que a amplitude para a biomassa foi 0,112 a 14,169 $mg\ m^{-3}$ e média de $2,028 \pm 2,492$ $mg\ m^{-3}$.

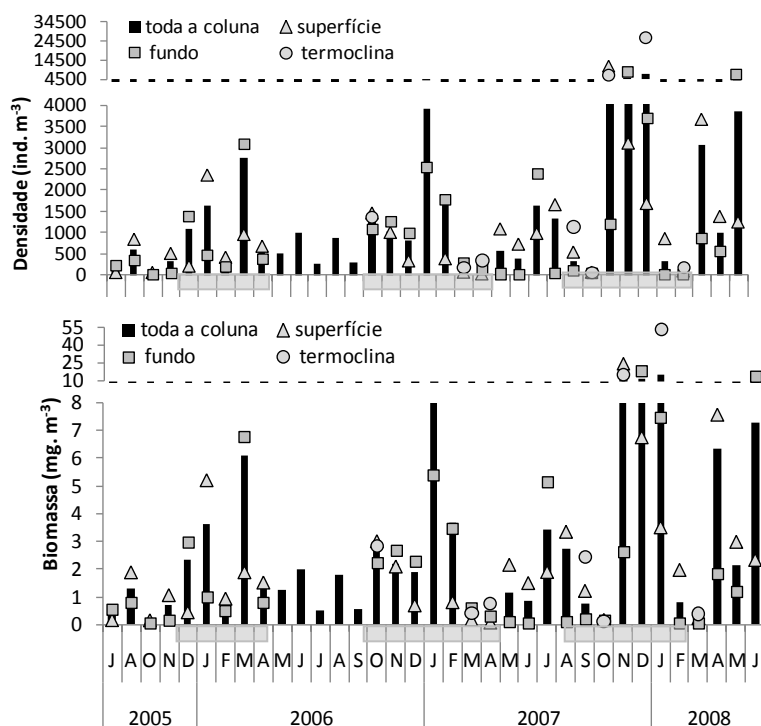


Figura 1.9. Variação sazonal da densidade e biomassa de *Oncaea waldemari*, durante o período de julho de 2005 a junho de 2008, na plataforma interna ao largo de Ubatuba (SP, Brasil). As caixas de cor cinza localizadas nos eixos das abscissas indicam os meses com influência da ACAS.

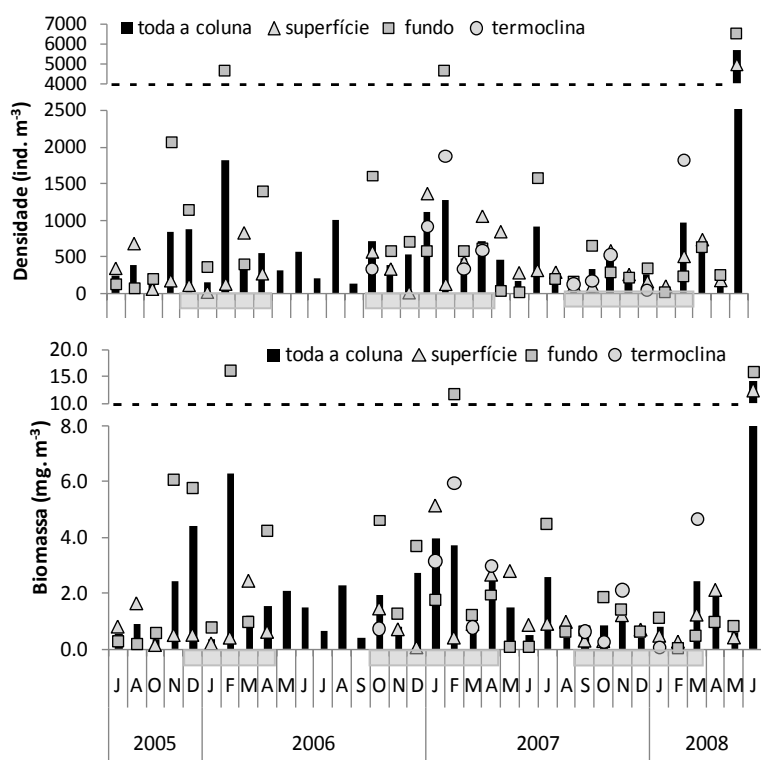


Figura 1.10. Variação sazonal da densidade e biomassa dos copepoditos imaturos ($\leq CV$) de Clausocalanidae, durante o período de julho de 2005 a junho de 2008, na plataforma interna ao largo de Ubatuba (SP, Brasil). As caixas de cor cinza localizadas nos eixos das abscissas indicam os meses com influência da ACAS.

Durante a penetração da ACAS, a densidade dos copepoditos imaturos de paracalanídeos foi significativamente mais elevada nas camadas de fundo (Figura 1.11) (Teste de Mann-Whitney; $p < 0,05$). Porém, considerando toda a coluna e as camadas superficiais, não foi registrada variação nas densidades com relação à ACAS. Também não foram registradas diferenças significativas quanto às estações sazonais (Teste de Kruskal-Wallis; $p > 0,05$). Este grupo apresentou densidade média de 146 ± 268 ind. m^{-3} , com valor máximo de 1595 ind. m^{-3} . A biomassa apresentou um pico de $9,577$ mg m^{-3} e média de $0,973 \pm 1,621$ mg m^{-3} .

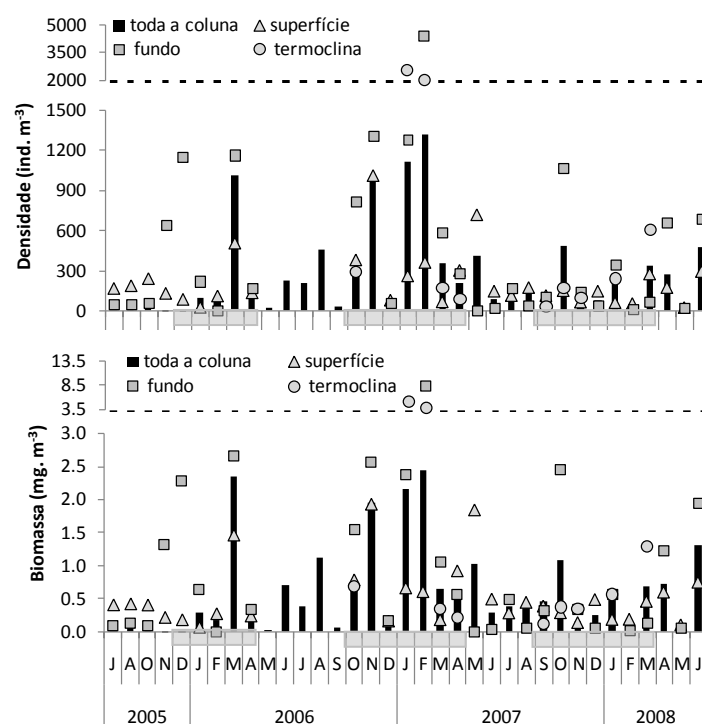


Figura 1.11. Variação sazonal da densidade e biomassa dos copepoditos imaturos ($\leq CV$) de Paracalanidae, durante o período de julho de 2005 a junho de 2008, na plataforma interna ao largo de Ubatuba (SP, Brasil). As caixas de cor cinza localizadas nos eixos das abcissas indicam os meses com influência da ACAS.

Oithona plumifera apresentou valores de densidade significativamente superiores durante os meses influenciados pela ACAS (Teste de Mann-Whitney; $p < 0,05$) (Figura 1.12). Não foram registradas diferenças significativas quanto às estações sazonais (Teste de Kruskal-Wallis; $p > 0,05$). Foram observadas densidade e biomassa médias para toda a coluna de 160 ± 126 ind. m^{-3} e $0,224 \pm 0,168$ mg m^{-3} . Houve predomínio significativo (Teste de Kruskal-Wallis; $p < 0,01$) dos copepoditos imaturos na distribuição sazonal da densidade e biomassa, com médias de $74,92 \pm 12,77\%$ e $62,49 \pm 16,54$, respectivamente.

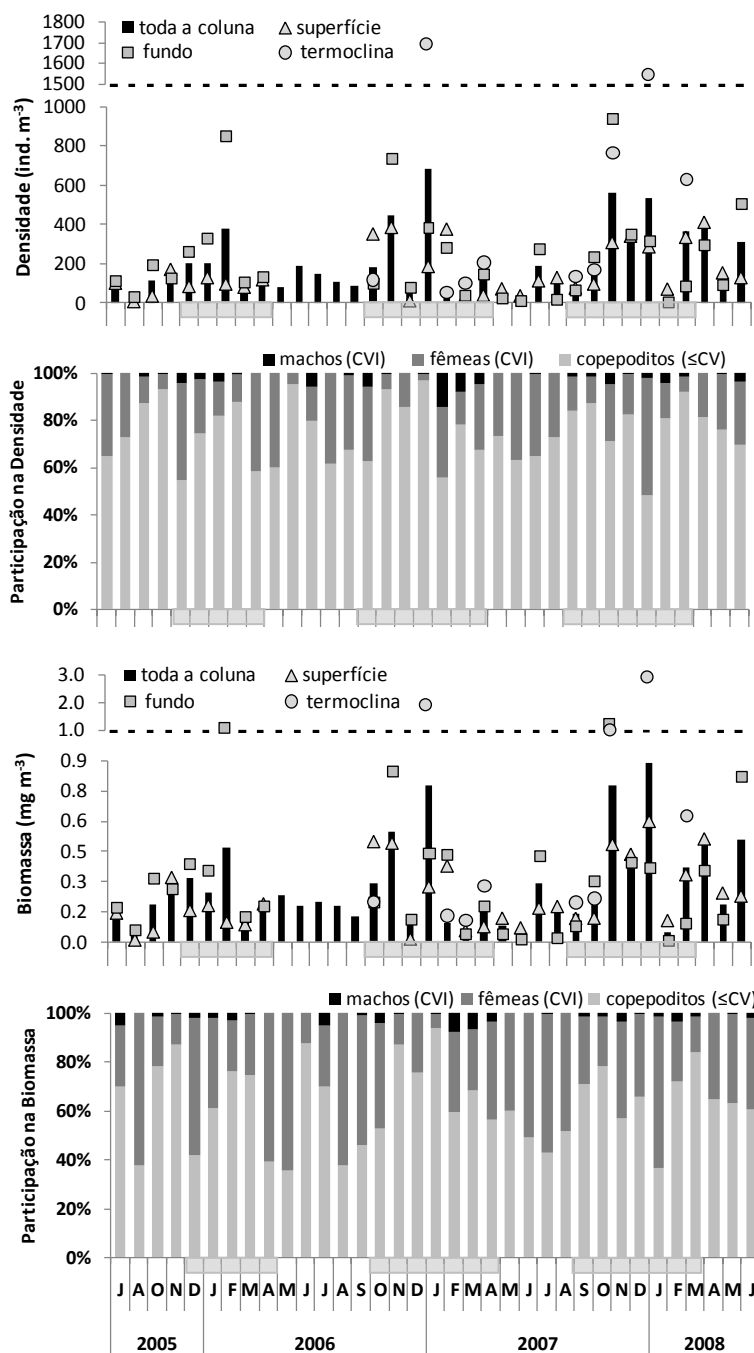


Figura 1.12. Variação sazonal da densidade e biomassa de *Oithona plumifera*, e participação relativa dos machos e fêmeas adultos e dos copepoditos imaturos, durante o período de julho de 2005 a junho de 2008, na plataforma interna ao largo de Ubatuba (SP, Brasil). As caixas de cor cinza localizadas nos eixos das abscissas indicam os meses com influência da ACAS.

Considerando a influência da ACAS, foi detectada variação significativa na distribuição da densidade e biomassa de *Temora stylifera* (Teste de Mann-Whitney; $p > 0,05$) (Figura 1.13). Também foram registrados valores significativamente mais baixos durante o inverno e verão (Teste de Kruskal-Wallis; $p < 0,01$ e $< 0,05$, respectivamente), tanto para a densidade quanto para a biomassa. Picos acima de 800 ind. m^{-3} para toda a coluna foram obtidos em junho e novembro de 2006 e junho de

2008. Durante estes meses, a participação relativa dos copepoditos imaturos ficou entre 80 e 98%, na densidade, e entre 60 e 95%, na biomassa. No geral, os copepoditos imaturos representaram $75,33 \pm 17,72\%$ da densidade total ($252 \pm 334 \text{ ind. m}^{-3}$) e $52,2 \pm 22,01\%$ da biomassa da espécie ($2,719 \pm 3,283 \text{ mg m}^{-3}$).

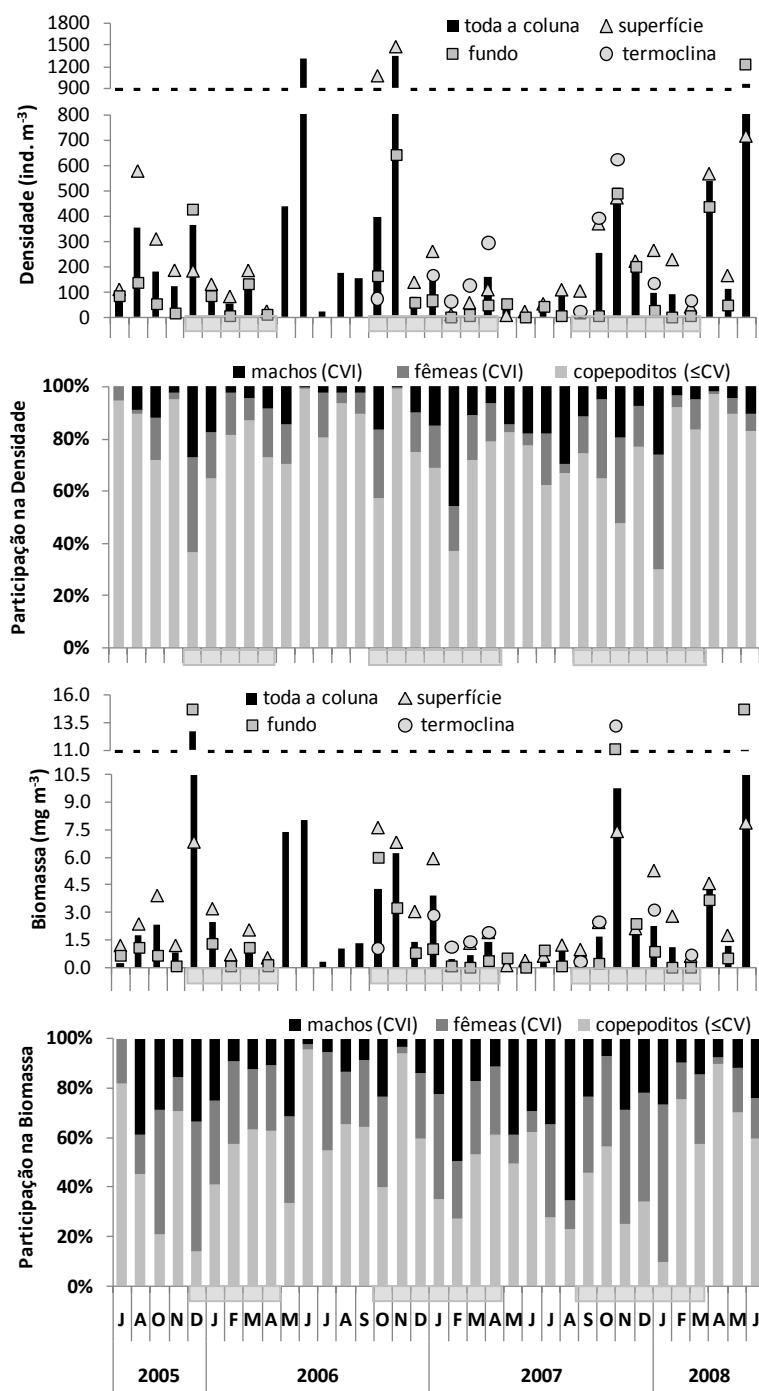


Figura 1.13. Variação sazonal da densidade e biomassa de *Temora stylifera*, e participação relativa dos machos e fêmeas adultos e dos copepoditos imaturos, durante o período de julho de 2005 a junho de 2008, na plataforma interna ao largo de Ubatuba (SP, Brasil). As caixas de cor cinza localizadas nos eixos das abscissas indicam os meses com influência da ACAS.

Temora turbinata mostrou densidade média significativamente superior durante as campanhas com influência da ACAS (Teste de Mann-Whitney; $p < 0,05$) (Figura 1.14). Mesmo assim, valores superiores a 300 ind. m^{-3} foram registrados em algumas campanhas sem a influência da ACAS. Não foram registradas diferenças significativas para a biomassa (Teste de Mann-Whitney; $p > 0,05$), nem para as estações sazonais (Teste de Kruskal-Wallis; $p > 0,05$). A média para a densidade para toda a coluna foi de 242 ± 275 ind. m^{-3} e, para a biomassa, $1,533 \pm 2,290$ mg m^{-3} , variando entre 0,038 e 12,172 mg m^{-3} . Em termos de densidade, os copepoditos imaturos dominaram a população ($63,23 \pm 25,80\%$), sendo seguidos pelas fêmeas ($21,62 \pm 19,52\%$) e machos adultos ($15,14 \pm 12,67\%$). Quanto à biomassa, houve um maior equilíbrio entre estes três grupos, com uma redução na participação relativa dos copepoditos imaturos ($42,64 \pm 26,26\%$) e um aumento na contribuição das fêmeas ($35,73 \pm 19,41\%$) e dos machos adultos ($21,62 \pm 14,14\%$) para a população.

A variação sazonal da densidade de *Corycaeus giesbrechti* mostrou valores significativamente elevados no outono e na primavera (Teste de Kruskal-Wallis; $p < 0,05$). Durante o verão, esta espécie apresentou densidades cerca de 4 vezes inferiores às obtidas durante o outono (Figura 1.15), cujo pico ultrapassou 800 ind. m^{-3} . Não foi registrada influência acentuada da ACAS sobre a distribuição desta espécie (Teste de Mann-Whitney; $p > 0,05$). Considerando cálculos para toda a coluna, a densidade média foi de 161 ± 169 ind. m^{-3} , com valores variando entre 17 e 823 ind. m^{-3} . A biomassa apresentou média de $0,324 \pm 0,337$ mg m^{-3} , com um máximo de 1,732 mg m^{-3} . A participação de copepoditos imaturos e adultos para a densidade total esteve bem equilibrada ao longo dos meses, com valores médios acima de 30% para os três grupos (Figura 1.15). Já considerando a contribuição para a biomassa, as fêmeas apresentaram dominância média significativa de $44,31 \pm 17,15\%$ (Teste de Kruskal-Wallis; $p < 0,05$) sobre os dois outros grupos.

A espécie *Oncaea venusta* apresentou valores de densidade e biomassa significativamente elevados durante o outono (Teste de Kruskal-Wallis; $p < 0,01$, para a densidade, e $< 0,05$, para a biomassa) (Figura 1.16). No geral, este ciclopóide mostrou aumentos populacionais nos meses após o período de influência da ACAS. Apesar disso, esses valores não promoveram a ocorrência de diferenças significativas entre as campanhas com e sem a intrusão da ACAS (Teste de Mann-Whitney; $p > 0,05$). Esta espécie apresentou densidade média de 159 ± 253 ind. m^{-3} , com picos superiores a 300 ind. m^{-3} . Já para a biomassa, esta espécie apresentou média de $0,706 \pm 1,141$ mg m^{-3} . A

participação relativa entre machos e fêmeas foi mais equilibrada quando consideramos a biomassa, ao passo que os machos dominaram na maior parte dos meses a densidade populacional, com percentual médio de $61,28 \pm 19,93\%$.

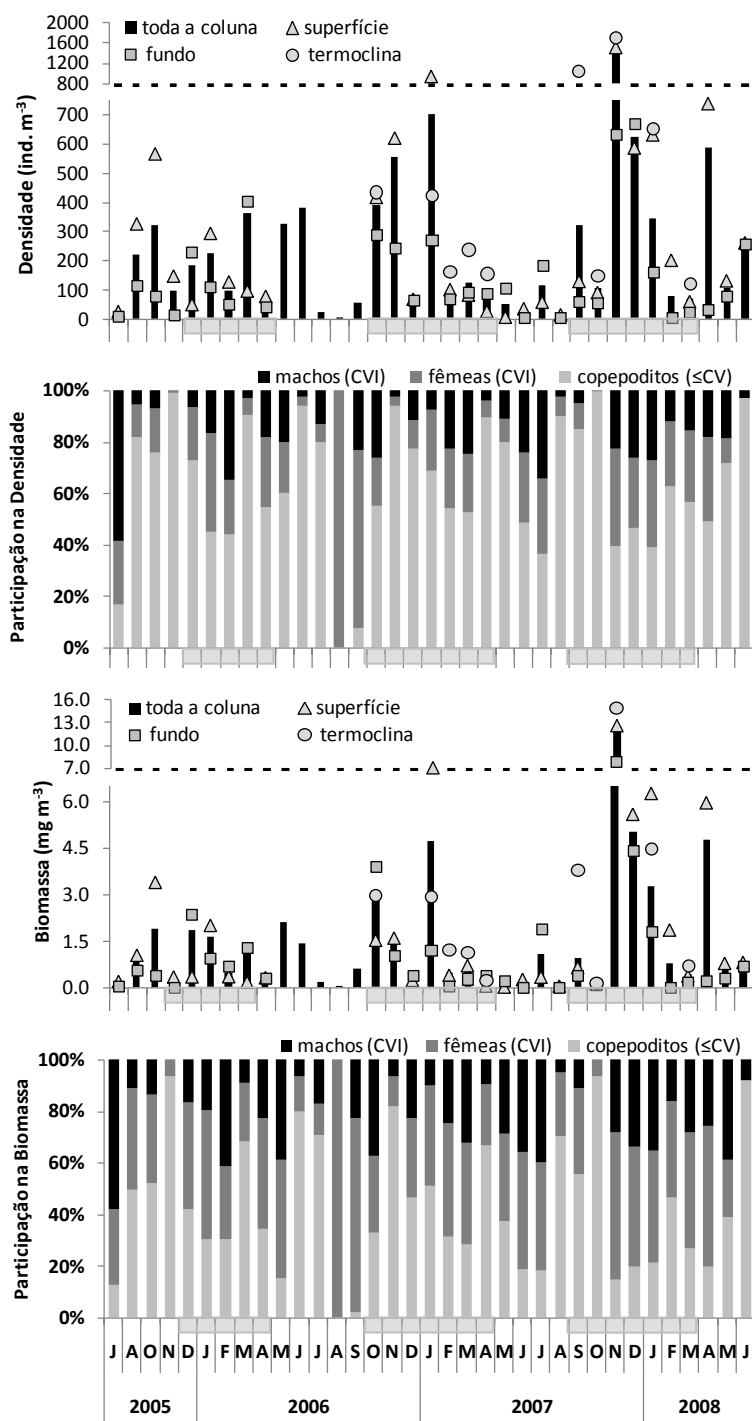


Figura 1.14. Variação sazonal da densidade e biomassa de *Temora turbinata*, e participação relativa dos machos e fêmeas adultos e dos coepoditos imaturos, durante o período de julho de 2005 a junho de 2008, na plataforma interna ao largo de Ubatuba (SP, Brasil). As caixas de cor cinza localizadas nos eixos das abscissas indicam os meses com influência da ACAS.

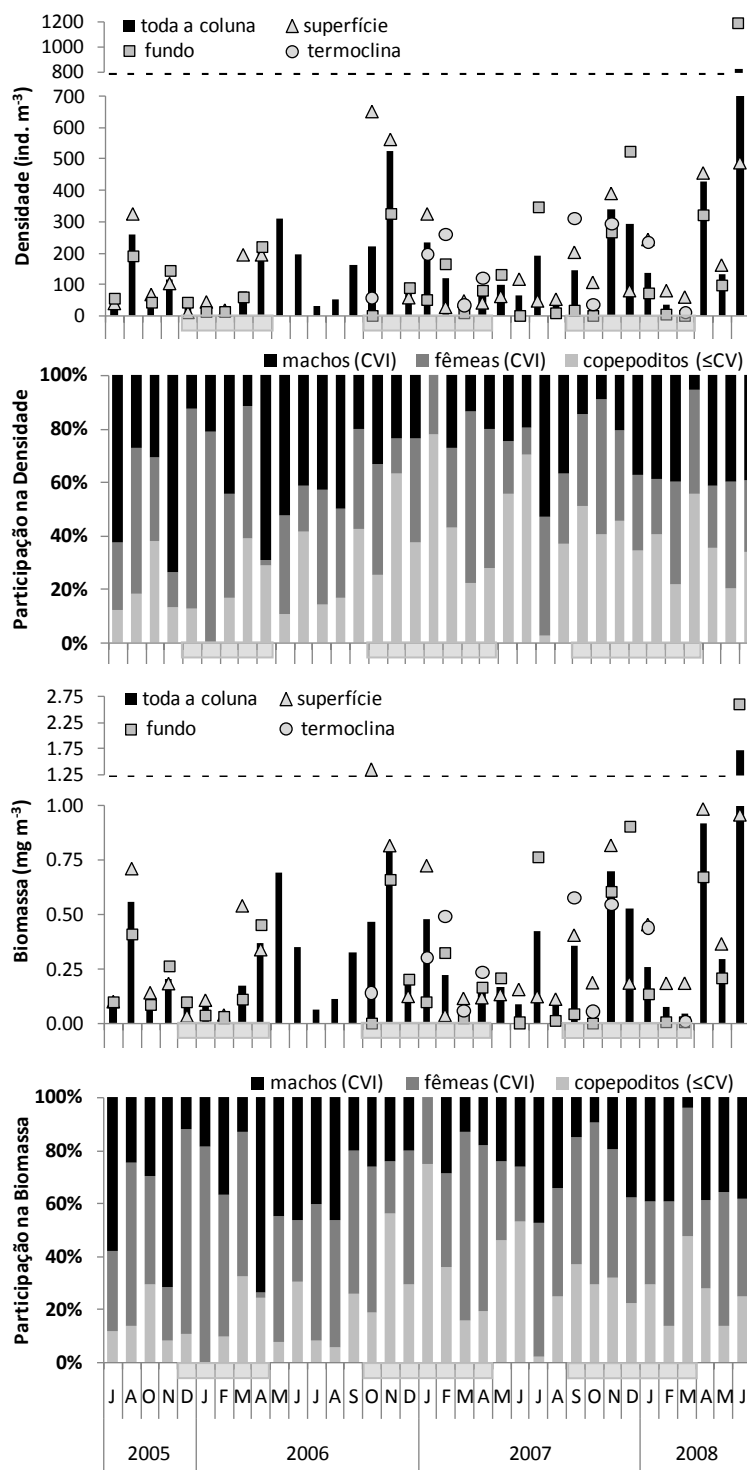


Figura 1.15. Variação sazonal da densidade e biomassa de *Corycaeus giesbrechti*, e participação relativa dos machos e fêmeas adultos e dos copepoditos imaturos, durante o período de julho de 2005 a junho de 2008, na plataforma interna ao largo de Ubatuba (SP, Brasil). As caixas de cor cinza localizadas nos eixos das abscissas indicam os meses com influência da ACAS.

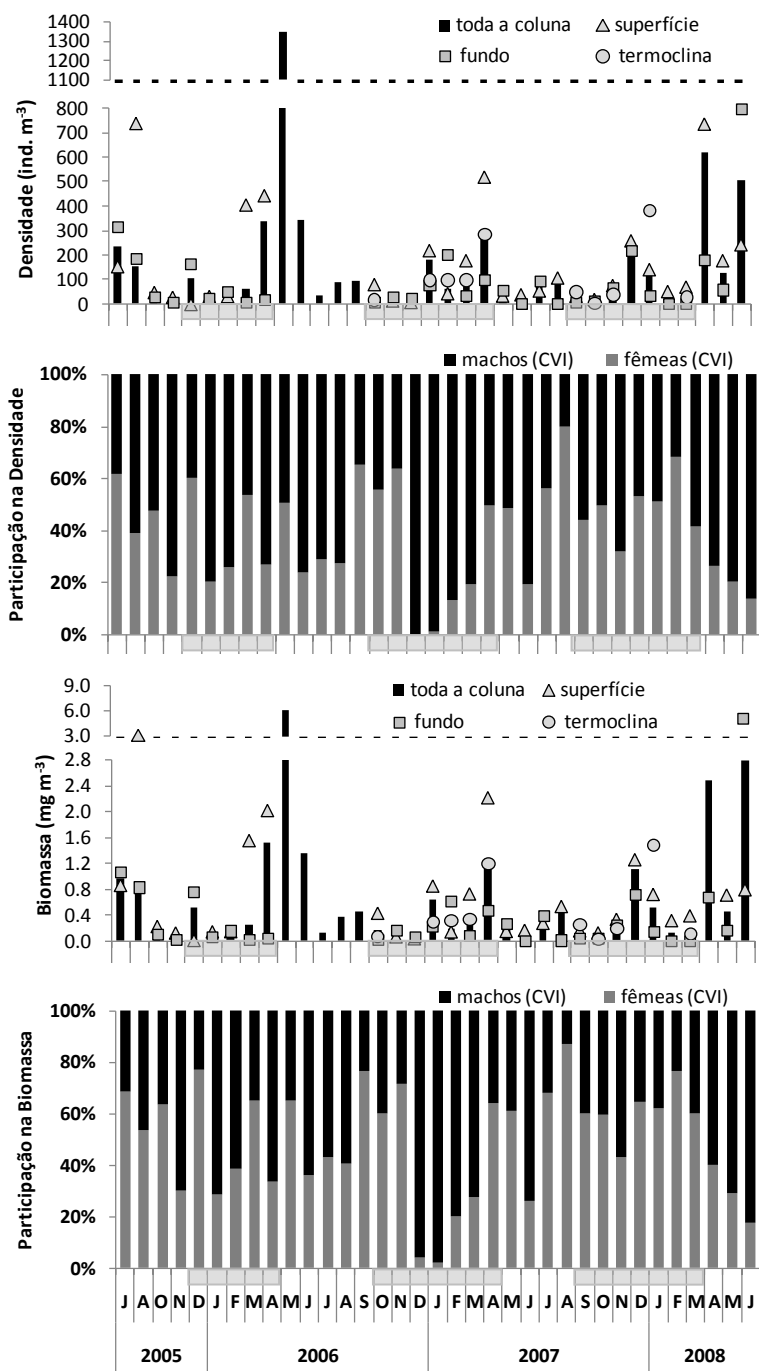


Figura 1.16. Variação sazonal da densidade e biomassa de *Oncaea venusta*, e participação relativa dos machos e fêmeas adultos, durante o período de julho de 2005 a junho de 2008, na plataforma interna ao largo de Ubatuba (SP, Brasil). As caixas de cor cinza localizadas nos eixos das abscissas indicam os meses com influência da ACAS.

As fêmeas adultas de *Paracalanus nanus* foram significativamente menos abundantes durante o outono (Teste de Kruskal-Wallis; $p < 0,05$) e apresentaram elevadas densidades durante as campanhas com influência da ACAS (Teste de Mann-Whitney; $p < 0,05$) (Figura 1.17). Considerando toda a coluna, as fêmeas desta espécie

apresentaram densidade média mensal de 186 ± 292 ind. m^{-3} , e um máximo de 1163 ind. m^{-3} . A biomassa média foi de $0,474 \pm 0,746$ mg m^{-3} , com pico de 2,776 mg m^{-3} , registrado em julho de 2006. Com exceção desse mês, os cinco maiores picos de densidade e biomassa foram registrados durante os meses com ocorrência de intrusão da ACAS.

Padrão oposto ao registrado para as fêmeas de *P. nanus* foi observado para as fêmeas de *Clausocalanus furcatus* (Figura 1.18). Esta espécie apresentou densidades significativamente superiores no outono (Teste de Kruskal-Wallis; $p < 0,05$) e nos meses sem a influência da ACAS (Teste de Mann-Whitney; $p < 0,001$). Para esta última condição, *C. furcatus* apresentou média de 232 ± 370 ind. m^{-3} , ao passo que durante os meses nos quais foi detectada a presença da ACAS, a densidade média foi de apenas 72 ± 98 ind. m^{-3} . A média para todo o período foi de 146 ± 268 ind. m^{-3} , com máximo de 1595 ind. m^{-3} . Já para a biomassa, foi observado valor médio de $0,973 \pm 1,621$ mg m^{-3} , com pico superior a 9 mg m^{-3} . Vale ressaltar que os elevados valores médios de densidade e biomassa registrados durante as campanhas com influência da ACAS foram ocasionados pelas camadas localizadas acima da termoclina.

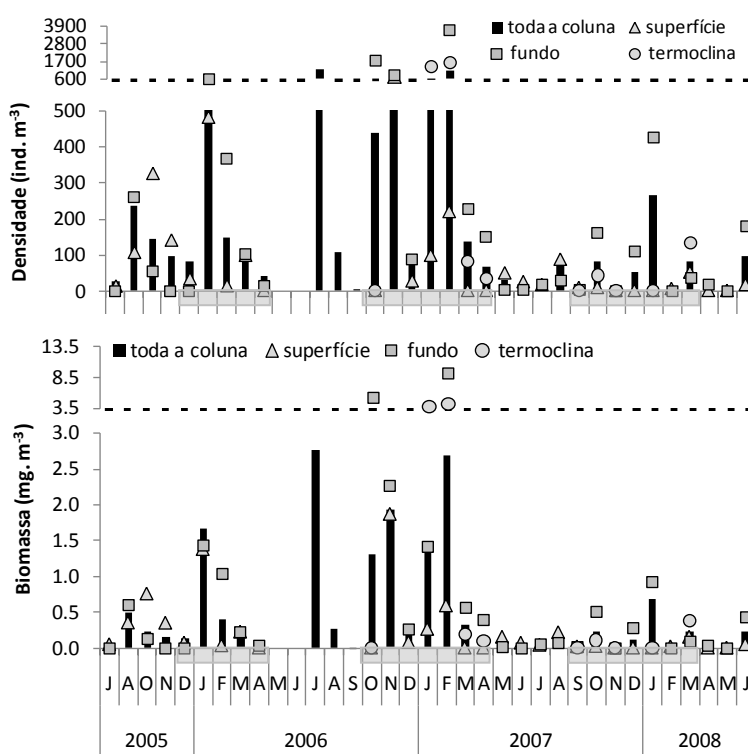


Figura 1.17. Variação sazonal da densidade e biomassa de *Paracalanus nanus*, durante o período de julho de 2005 a junho de 2008, na plataforma interna ao largo de Ubatuba (SP, Brasil). As caixas de cor cinza localizadas nos eixos das abscissas indicam os meses com influência da ACAS.

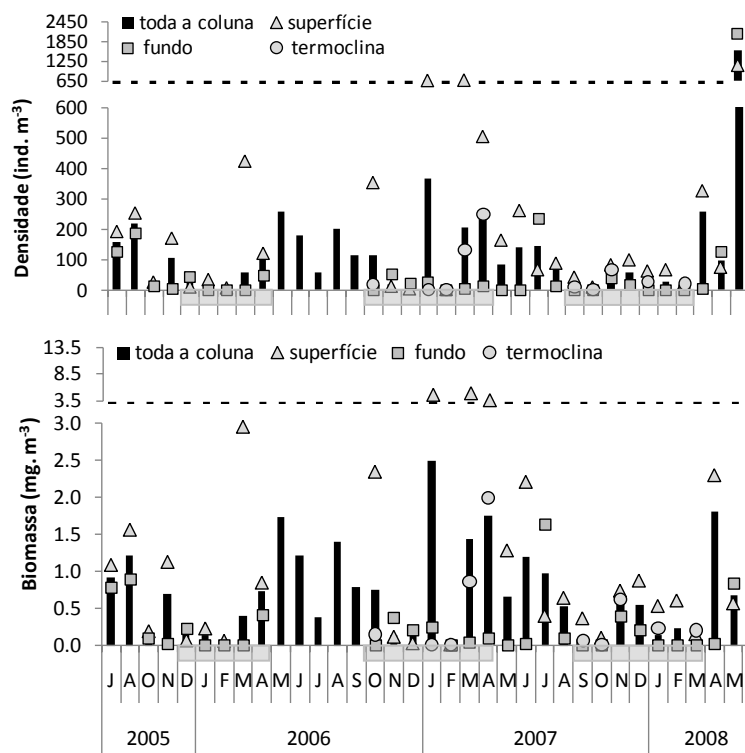


Figura 1.18. Variação sazonal da densidade e biomassa de *Clausocalanus furcatus*, durante o período de julho de 2005 a junho de 2008, na plataforma interna ao largo de Ubatuba (SP, Brasil). As caixas de cor cinza localizadas nos eixos das abscissas indicam os meses com influência da ACAS.

Além das espécies descritas anteriormente, duas outras merecem destaque devido às suas ocorrências estarem associadas à intrusão da ACAS: *Ctenocalanus vanus* e *Calanoides carinatus*. A variação sazonal da densidade e biomassa das fêmeas de *C. vanus* não mostrou valores significativamente diferentes ao longo das estações (Teste de Kruskal-Wallis; $p > 0,05$), nem tão pouco considerando os períodos de intrusão da ACAS (Teste de Mann-Whitney; $p > 0,05$) (Figura 1.19). Porém, foram registrados picos de densidade e biomassa durante uma campanha influenciada pela ACAS (fevereiro de 2006). Durante todo o período, este calanóide apresentou densidade média de $84 \pm 112 \text{ ind. m}^{-3}$, com picos superiores a 500 ind. m^{-3} . Considerando ainda cálculos para toda a coluna, a biomassa média foi de $0,796 \pm 1,202 \text{ mg m}^{-3}$, com um máximo de $6,266 \text{ mg m}^{-3}$.

Calanoides carinatus ocorreu quase que exclusivamente durante os meses influenciados pela ACAS, com valores de densidade e biomassa significativamente superiores nestas ocasiões (Teste de Mann-Whitney; $p < 0,0001$ e $< 0,05$, respectivamente) (Figura 1.20). Durante este período, foram registradas densidades

médias de $36 \pm 38 \text{ ind. m}^{-3}$, ao passo que durante os períodos sem a ocorrência da ACAS, foi obtida uma densidade média de apenas $1 \pm 4 \text{ ind. m}^{-3}$. A contribuição média dos copepoditos imaturos à densidade populacional foi de $45 \pm 46,04\%$ e foi significativamente superior aos percentuais registrados para as fêmeas e os machos (Teste de Kruskal-Wallis; $p < 0,01$). A biomassa apresentou picos superiores a 3 mg m^{-3} e valor médio de $0,543 \pm 0,857 \text{ mg m}^{-3}$, com participação mais acentuada ainda dos copepoditos imaturos ($38,88 \pm 43,55\%$) e um incremento na contribuição relativa das fêmeas ($17,21 \pm 30,07\%$) para a biomassa total. Tanto para a densidade, quanto para a biomassa, os machos apresentaram menos de 2% de contribuição relativa.

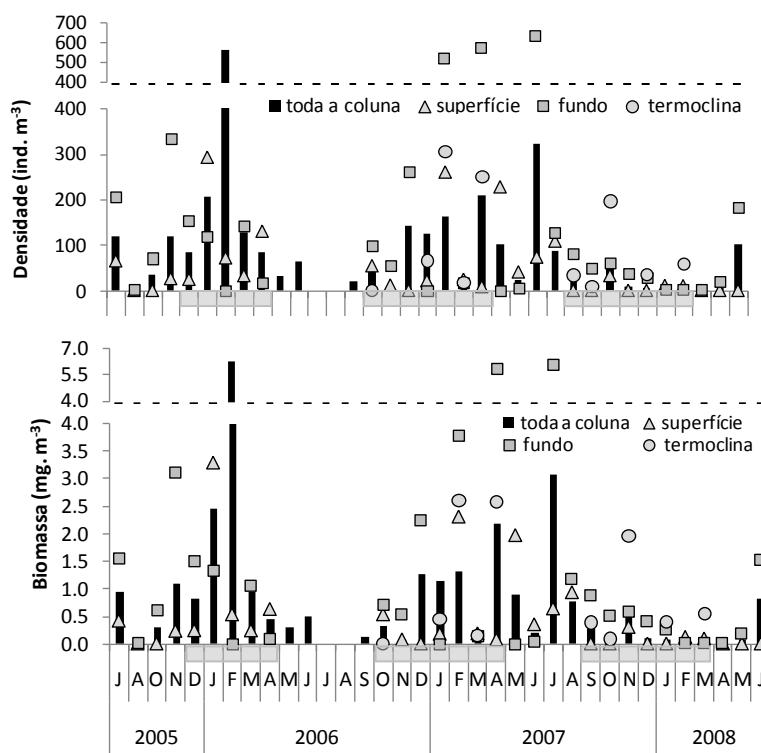


Figura 1.19. Variação sazonal da densidade e biomassa das fêmeas de *Ctenocalanus vanus*, durante o período de julho de 2005 a junho de 2008, na plataforma interna ao largo de Ubatuba (SP, Brasil). As caixas de cor cinza localizadas nos eixos das abscissas indicam os meses com influência da ACAS.

Outras espécies frequentes, porém menos abundantes, apresentaram contribuições alternadas durante os meses e, muitas vezes, participaram de forma expressiva para a densidade e/ou biomassa total dos copépodes pelágicos. Dentre as espécies que foram mais abundantes ou que apresentaram biomassa elevada durante os meses sem a influência da ACAS, destacam-se *Paracalanus quasimodo*, *Clytemnestra scutellata*, *Subeucalanus pileatus*, *Centropages velificatus*, *Oithona hebes*, *Calanopia americana*, *Calocalanus pavo*, *C. pavoninus*, *P. aculeatus*, *Pontellopsis brevis*,

Euchaeta marina e *Corycaeus amazonicus*. Entretanto, algumas apresentaram maiores densidades e/ou biomassas durante as campanhas com influência da ACAS, tais como *Ctenocalanus citer*, *Subecalanus crassus*, *Paracalanus parvus* e o gênero *Haloptilus*. Apesar disso, essas espécies apresentaram densidades muito baixas e ocorrências esporádicas, quando comparadas com as espécies mais abundantes e frequentes.

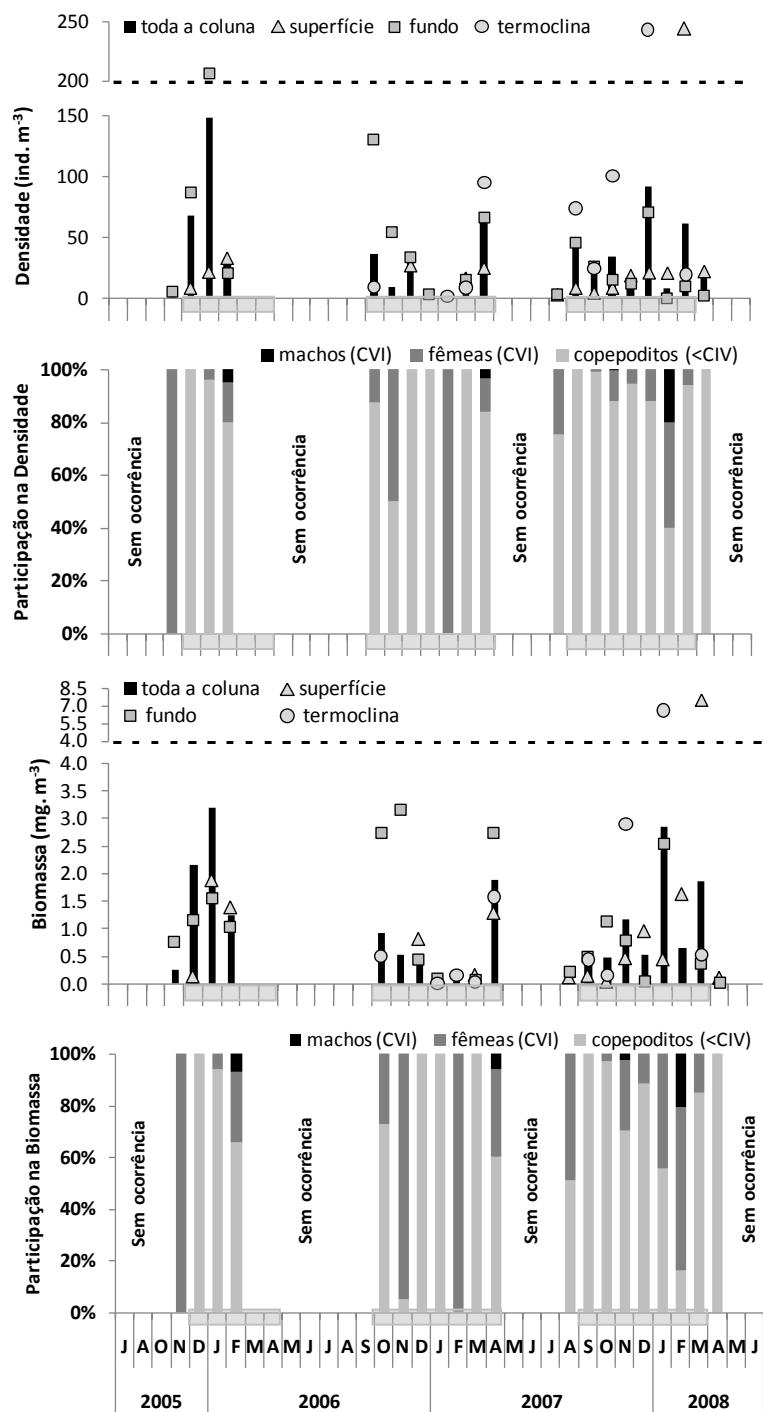


Figura 1.20. Variação sazonal da densidade e biomassa de *Calanoides carinatus*, e participação relativa dos machos e fêmeas adultos e dos copepoditos imaturos, durante o período de julho de 2005 a junho de 2008, na plataforma interna ao largo de Ubatuba (SP, Brasil). As caixas de cor cinza localizadas nos eixos das abscissas indicam os meses com influência da ACAS.

Correlações entre as variáveis ambientais e a comunidade de copépodes

Os copépodes apresentaram algumas correlações significativas com a temperatura da água, o índice de penetração da luz na coluna de água, a clorofila *a* e com a densidade total e/ou de alguns grupos do fitoplâncton. Considerando todo o período, os dinoflagelados menores que 20 μm foram os que mais se correlacionaram com as flutuações na densidade e biomassa dos copépodes [Spearman; $r_s = 0,50$ ($p < 0,01$) e $0,42$ ($p < 0,05$), respectivamente]. Os demais grupos apresentaram correlações abaixo de 0,35 e não foram significativas. A comunidade total de copépodes não foi correlacionada com a temperatura, mas a distribuição da densidade e biomassa das espécies *Oncaea venusta* [Spearman; $r_s = 0,41$ ($p < 0,05$) e $0,38$ ($p < 0,05$), respectivamente] e *Corycaeus giesbrechti* [Spearman; $r_s = 0,50$ ($p < 0,01$) e $0,42$ ($p < 0,05$), respectivamente] e a variação da biomassa de *Clausocalanus furcatus* (Spearman; $r_s = 0,46$; $p < 0,05$) foram correlacionadas positivamente com esta variável. Foram observadas também correlações positivas entre os copepoditos imaturos de paracalanídeos (densidade e biomassa) e o fitoplâncton total [Spearman; $r = 0,45$ ($p < 0,05$) e $0,43$ ($p < 0,05$), respectivamente] e os fitoflagelados menores que 2,5 μm [Spearman; $r = 0,44$ ($p < 0,05$) e $0,45$ ($p < 0,05$), respectivamente] e entre a biomassa de *Temora turbinata* e as diatomáceas maiores que 20 μm (Spearman; $r = 0,46$; $p < 0,05$).

A comunidade total de copépodes não apresentou correlação significativa com a concentração de clorofila *a*, mas, quando foram considerados os meses sem a influência da ACAS separadamente, foram registradas correlações positivas entre a densidade e biomassa dos copépodes [Spearman; $r_s = 0,48$ ($p < 0,05$) e $0,53$ ($p < 0,05$), respectivamente] e a clorofila *a*. Neste mesmo período, foram registradas correlações significativas entre os copépodes e algumas variáveis. Além da comunidade total de copépodes, a variação da densidade e biomassa das espécies *Corycaeus giesbrechti* [Spearman; $r_s = 0,61$ ($p < 0,05$) e $0,69$ ($p < 0,05$), respectivamente] e *Clausocalanus furcatus* [Spearman; $r_s = 0,56$ ($p < 0,05$) e $0,68$ ($p < 0,01$), respectivamente] e a flutuação da biomassa dos copepoditos de clausocalanídeos (Spearman; $r_s = 0,65$; $p < 0,01$) foram correlacionadas positivamente com a flutuação sazonal da clorofila *a*. A variação temporal da densidade e biomassa da comunidade de copépodes foi correlacionada negativamente com os cocolitoforídeos menores que 20 μm [Spearman; $r_s = -0,69$ ($p < 0,05$) e $-0,43$ ($p < 0,05$), respectivamente] e com os dinoflagelados maiores que 20 μm [Spearman; $r_s = -0,61$ ($p < 0,05$) e $-0,62$ ($p < 0,05$),

respectivamente]. Foi registrada correlação positiva entre a distribuição sazonal da densidade e biomassa de *Oncaea venusta* [Spearman; $r_s = 0,61$ ($p < 0,05$) e $0,56$ ($p < 0,01$), respectivamente] e da biomassa de *Temora turbinata* (Spearman; $r_s = 0,61$; $p < 0,05$) com a temperatura e, de maneira inversa, esta variável foi correlacionada negativamente com a distribuição da biomassa de *Paracalanus nanus* (Spearman; $r_s = -0,64$; $p < 0,05$). Alguns dos principais táxons de copépodes foram correlacionados significativamente com diversos grupos do fitoplâncton (Tabela 1.5), com destaque para os coeficientes negativos observados entre *Oncaea venusta* e os cocolitoforídeos e fitoflagelados menores que 20 μm .

Tabela 1.5. Coeficientes de correlação de Spearman entre a densidade e biomassa dos táxons mais freqüentes e abundantes de copépodes e os ciliados e grandes grupos do fitoplâncton, considerando os meses sem a influência da ACAS. Valores significativos em destaque: em **negrito**, para $p < 0,05$ e em **negrito e itálico**, para $p < 0,01$.

	<i>O. waldemari</i>	<i>O. venusta</i>	<i>O. plumifera</i>	<i>T. stylifera</i>	<i>T. turbinata</i>	<i>C. giesbrechti</i>	Clausocalanídeos (\leq CV)	<i>C. furcatus</i>	Paracalanídeos (\leq CV)	<i>P. nanus</i>
Densidade										
Diatomáceas (>20 μm)	0,40	0,51	0,12	0,62	0,60	0,58	0,56	0,71	0,15	-0,68
Diatomáceas (<20 μm)	-0,63	0,02	-0,28	0,13	0,03	-0,07	-0,13	0,16	0,16	-0,06
Dinoflagelados (<20 μm)	0,50	-0,03	0,14	-0,08	-0,04	-0,27	0,58	0,04	0,56	0,26
Cocolitoforídeos (<20 μm)	0,08	-0,85	-0,17	-0,51	-0,53	-0,52	0,05	-0,48	0,67	0,45
Fitoflagelados (<20 μm)	0,41	-0,68	-0,34	-0,64	-0,38	-0,41	0,20	-0,40	0,59	0,37
Fitoflagelados (<2,5 μm)	0,41	-0,67	-0,32	-0,64	-0,35	-0,41	0,12	-0,45	0,52	0,36
Fitoflagelados (2,5-5,0 μm)	0,36	-0,70	-0,38	-0,62	-0,39	-0,39	0,28	-0,30	0,67	0,35
Fitoflagelados (5,0-7,5 μm)	0,49	-0,46	-0,32	-0,55	-0,25	-0,27	0,42	-0,14	0,54	0,29
Fitoflagelados (7,5-10 μm)	-0,52	-0,24	-0,51	-0,44	-0,32	-0,40	-0,07	-0,03	0,19	0,40
Cianofíceas (<20 μm)	-0,46	0,26	0,42	0,37	-0,03	-0,14	-0,03	0,12	-0,03	0,17
Dinoflagelados (>20 μm)	-0,18	-0,45	-0,71	-0,36	-0,73	-0,43	-0,14	-0,01	0,20	0,23
Outros	0,14	-0,71	0,07	-0,72	-0,63	-0,72	0,27	-0,49	0,60	0,88
Fitoplâncton total	0,42	-0,67	-0,33	-0,62	-0,37	-0,41	0,22	-0,39	0,61	0,36
Biomassa										
Diatomáceas (>20 μm)	0,37	0,42	0,09	0,65	0,57	0,45	0,56	0,69	0,35	-0,55
Diatomáceas (<20 μm)	-0,68	0,07	-0,39	0,14	-0,05	-0,11	-0,17	0,22	0,29	0,21
Dinoflagelados (<20 μm)	0,49	0,00	0,23	0,00	-0,07	-0,19	0,52	0,09	0,52	0,21
Cocolitoforídeos (<20 μm)	0,00	-0,95	-0,50	-0,70	-0,70	-0,76	-0,32	-0,47	0,54	0,08
Fitoflagelados (<20 μm)	0,36	-0,66	-0,39	-0,65	-0,56	-0,57	0,00	-0,35	0,47	-0,08
Fitoflagelados (<2,5 μm)	0,37	-0,64	-0,37	-0,64	-0,54	-0,56	-0,06	-0,40	0,38	-0,07
Fitoflagelados (2,5-5,0 μm)	0,29	-0,69	-0,43	-0,66	-0,57	-0,57	0,06	-0,25	0,59	-0,10
Fitoflagelados (5,0-7,5 μm)	0,45	-0,40	-0,18	-0,50	-0,37	-0,35	0,33	-0,07	0,50	-0,11
Fitoflagelados (7,5-10 μm)	-0,54	-0,03	-0,28	-0,32	-0,34	-0,28	0,00	0,08	0,25	0,43
Cianofíceas (<20 μm)	-0,44	0,23	0,33	0,31	0,12	0,05	-0,04	0,09	-0,01	0,56
Dinoflagelados (>20 μm)	-0,25	-0,41	-0,72	-0,51	-0,69	-0,53	-0,25	0,06	0,31	-0,22
Outros	0,13	-0,66	0,13	-0,77	-0,63	-0,63	0,09	-0,46	0,40	0,60
Fitoplâncton total	0,37	-0,66	-0,38	-0,63	-0,55	-0,57	0,01	-0,34	0,49	-0,08

Durante os meses com a ocorrência da ACAS, não foram registradas correlações significativas entre os copépodes e a clorofila *a*. Por outro lado, foi

observada correlação negativa entre a densidade e biomassa dos copépodes e a transparência da água [Spearman; $r_s = -0,51$ ($p < 0,05$) e $-0,48$ ($p < 0,05$), respectivamente] e também entre as espécies *Oithona plumifera* [Spearman; $r_s = -0,44$ ($p < 0,05$) e $-0,48$ ($p < 0,05$), respectivamente] e *Temora stylifera* [Spearman; $r_s = -0,51$ ($p < 0,05$) e $-0,51$ ($p < 0,05$), respectivamente] e esta variável. A biomassa de *T. turbinata* foi correlacionada positivamente com a transparência da água (Spearman; $r_s = -0,54$; $p < 0,05$). Neste período, a distribuição da densidade de *Oncaea venusta* foi correlacionada significativamente apenas com a temperatura (Spearman; $r_s = 0,46$; $p < 0,05$). Foram registradas poucas correlações entre os principais táxons de copépodes e os grupos do fitoplâncton (Tabela 1.6) e, no geral, os coeficientes foram mais baixos que os registrados durante os demais meses (Tabela 1.5), sugerindo que o fitoplâncton não foi limitante aos copépodes durante o período de intrusão da ACAS.

Tabela 1.6. Coeficientes de correlação de Spearman entre a densidade e biomassa dos táxons mais freqüentes e abundantes de copépodes e os ciliados e grandes grupos do fitoplâncton, considerando os meses com a influência da ACAS. Valores significativos em destaque: em **negrito**, para $p < 0,05$ e em **negrito e itálico**, para $p < 0,01$.

	<i>O. waldemari</i>	<i>O. venusta</i>	<i>O. plumifera</i>	<i>T. stylifera</i>	<i>T. turbinata</i>	<i>C. giesbrechii</i>	Clausocalanídeos (\leq CV)	<i>C. furcatus</i>	Paracalanídeos (\leq CV)	<i>P. nanus</i>
Densidade										
Diatomáceas (>20 μ m)	0,24	-0,38	0,04	0,17	0,30	0,09	-0,49	0,10	-0,06	-0,26
Diatomáceas (<20 μ m)	0,15	-0,12	-0,31	-0,16	-0,12	-0,17	-0,33	0,17	0,01	0,16
Dinoflagelados (<20 μ m)	0,54	-0,24	0,49	0,30	0,55	0,35	-0,18	-0,07	-0,02	-0,50
Cocolitoforídeos (<20 μ m)	0,05	0,46	0,18	0,05	0,15	0,27	-0,19	0,21	0,07	-0,02
Fitoflagelados (<20 μ m)	0,28	0,26	0,30	0,04	0,26	0,44	0,35	-0,06	0,43	-0,16
Fitoflagelados (<2,5 μ m)	0,21	0,22	0,22	-0,01	0,17	0,46	0,43	-0,09	0,46	-0,08
Fitoflagelados (2,5-5,0 μ m)	0,35	0,35	0,41	0,18	0,43	0,35	0,18	0,06	0,29	-0,31
Fitoflagelados (5,0-7,5 μ m)	0,25	0,06	0,50	0,26	0,42	0,58	0,41	0,09	0,33	-0,40
Fitoflagelados (7,5-10 μ m)	-0,41	0,16	0,06	-0,15	-0,25	-0,43	-0,15	0,19	-0,13	0,17
Cianofíceas (<20 μ m)	0,40	-0,12	-0,31	-0,12	0,15	0,17	-0,64	0,04	0,26	0,07
Dinoflagelados (>20 μ m)	0,08	-0,34	0,35	0,42	0,28	0,03	-0,47	-0,21	-0,15	0,27
Outros	0,51	0,34	0,30	-0,10	0,25	0,65	0,23	-0,04	0,37	-0,07
Fitoplâncton total	0,42	0,17	0,39	0,10	0,39	0,47	0,18	-0,07	0,42	-0,20
Biomassa										
Diatomáceas (>20 μ m)	0,28	-0,39	0,09	0,21	0,45	0,19	-0,47	0,02	-0,35	0,09
Diatomáceas (<20 μ m)	0,14	-0,14	-0,30	-0,08	-0,03	-0,28	-0,11	0,18	-0,03	0,08
Dinoflagelados (<20 μ m)	0,59	-0,28	0,61	0,36	0,58	0,49	-0,19	-0,14	0,01	-0,13
Cocolitoforídeos (<20 μ m)	0,09	0,45	0,24	0,21	0,18	0,27	-0,24	0,34	0,13	0,19
Fitoflagelados (<20 μ m)	0,34	0,15	0,44	-0,01	0,21	0,44	0,21	0,21	0,54	0,08
Fitoflagelados (<2,5 μ m)	0,25	0,12	0,39	-0,06	0,13	0,45	0,28	0,21	0,56	0,13
Fitoflagelados (2,5-5,0 μ m)	0,44	0,22	0,50	0,15	0,36	0,37	0,06	0,24	0,44	-0,05
Fitoflagelados (5,0-7,5 μ m)	0,32	0,03	0,62	0,10	0,38	0,66	0,24	0,23	0,24	-0,12
Fitoflagelados (7,5-10 μ m)	-0,42	0,25	-0,08	-0,22	-0,43	-0,42	-0,02	0,08	-0,08	-0,26
Cianofíceas (<20 μ m)	0,34	-0,14	-0,30	-0,05	0,06	0,11	-0,69	-0,15	0,33	0,11
Dinoflagelados (>20 μ m)	0,03	-0,27	0,29	0,45	0,22	0,14	-0,43	-0,31	-0,08	0,48
Outros	0,51	0,28	0,45	0,05	0,36	0,62	0,10	0,19	0,42	0,28
Fitoplâncton total	0,49	0,07	0,53	0,08	0,36	0,50	0,06	0,18	0,50	0,15

1.4. Discussão

Estrutura da comunidade de copépodes: caracterização geral e mudanças temporais

A região de Ubatuba apresentou uma comunidade de copépodes pelágicos composta por 71 espécies costeiras e oceânicas, comumente encontrada em águas tropicais e subtropicais ao largo do Brasil (ver, dentre outros, Björnberg, 1963 e 1980; Campaner, 1985; Vega-Pérez, 1993; Lopes *et al.*, 1999; Sartori & Lopes, 2000; Lopes *et al.*, 2006b; Neumann-Leitão *et al.*, 2008; Miyashita *et al.*, 2009). Apesar de a região estudada ser considerada costeira, devido à sua localização e profundidade (isóbata de 40 m), em muitos meses foram registradas espécies tipicamente oceânicas. Durante os meses de primavera e verão, a região esteve habitada por um maior número de espécies típicas da plataforma externa e/ou de águas mais frias, tais como *Calanoides carinatus*, *Ctenocalanus citer*, *Subeucalanus crassus*, *Paraeucalanus sewelli* e algumas espécies das famílias Scolecitrichidae, Augaptilidae, Lucicutiidae, Metridinidae e Sapphirinidae. O presente estudo apontou uma diversidade específica média próxima a 3 bits. ind⁻¹, sendo considerada de moderada a alta e típica de regiões com características predominantemente oceânicas (Neumann-Leitão *et al.*, 1999; 2008).

A presença frequente de espécies de hábitos oceânicos na região estudada mostra que a influência das águas mais externas é marcante durante quase todo o ano. Na maior parte dos meses a área foi influenciada pela ACAS (Água Central do Atlântico Sul), acarretando em um aumento significativo da riqueza de espécies, quando comparados com os demais meses. Durante o período de baixa incidência da ACAS, a comunidade esteve representada, sobretudo, por espécies relacionadas à Água Costeira (AC), tais como alguns paracalanídeos, clausocalanídeos, onceídeos, oitonídeos e coriceídeos. Apesar disso, a AC não foi visualizada nos diagramas TS espalhados da mesma forma que a ACAS, tanto que em poucas ocasiões foram registradas algumas das principais espécies mais representativas da AC como, por exemplo, *Euterpina acutifrons*, *Acartia lilljeborgi* e *Oithona hebes* (Björnberg, 1981; Sartori & Lopes, 2000; Lopes *et al.*, 2006b). Estas espécies são mais comuns em regiões mais protegidas, como ocorre com as enseadas e baías da região (Eskinazi-Sant'Anna & Björnberg, 2006; Capítulo 5). Além disso, a região é caracterizada pela presença de alguns pequenos rios, os quais parecem afetar apenas os ambientes mais próximos da costa, apresentando pouca influência estuarina sobre a plataforma interna (Castro Filho *et al.*, 1987).

Das 71 espécies registradas, 8 estiveram presentes em praticamente todos os meses ($> 75\%$ de frequência de ocorrência) e apresentaram as maiores abundâncias relativas médias: *Oncaea waldemari*, *Oithona plumifera*, *Temora stylifera*, *Temora turbinata*, *Oncaea venusta*, *Corycaeus giesbrechti* e adultos de *Clausocalanus furcatus* e *Paracalanus nanus*, além dos copepoditos imaturos ($\leq CV$) de clausocalanídeos e paracalanídeos. Este fato parece ser comum em regiões tropicais e subtropicais, já que outros estudos também mostram um número próximo de táxons e os mesmos gêneros/espécies como sendo os mais representativos (Moore & Sander, 1977; Vega-Pérez, 1993; Webber & Roff, 1995a e b; Sartori & Lopes, 2000; Eskinazi-Sant'Anna & Björnberg, 2006; McKinnon *et al.*, 2008; Ávila *et al.*, 2009; Miyashita *et al.*, 2009).

A falta de padrões claros quanto à variação sazonal da comunidade de copépodes foi ocasionada pela expressiva alternância das principais espécies durante os 3 anos, o que acarretou no registro de densidades máximas destas espécies em meses distintos e independentemente dos períodos sazonais. A região estudada apresentou uma densidade média de copépodes de 4726 ± 3711 ind. m^{-3} , sendo este valor médio bem próximo dos registrados em outros estudos já realizados ao largo das regiões Sudeste e Sul do Brasil (Vega-Pérez, 1993; Sartori, 2000; Eskinazi-Sant'Anna & Björnberg, 2006). Foram registrados picos superiores a 10000 ind. m^{-3} , quase sempre associados à intrusão da ACAS. O maior pico de densidade, entretanto, foi registrado em junho de 2008 (17089 ind. m^{-3}), mês em que não foi registrada a entrada da ACAS. Este fato parece estar associado a outros processos físicos, tais como entradas de ventos de S-SW, os quais promovem entradas de frentes-frias e, conseqüentemente, variações na hidrodinâmica local (Castro Filho *et al.*, 1987; Castro *et al.*, 2006). Durante estes momentos, o ambiente pelágico geralmente recebe grande aporte de material do bentos (Alves, 2009), possivelmente afetando a estrutura da comunidade de copépodes. Mesmo assim, a ACAS é uma das principais forçantes das variações temporais da comunidade de copépodes na plataforma interna, conforme demonstrado pelas análises estatísticas reportadas.

A oscilação temporal da biomassa acompanhou a variação da densidade dos copépodes em quase todo o período estudado, com exceção de alguns meses quando ocorreram mudanças na estrutura da comunidade. A biomassa média da comunidade foi de $18,57 \pm 14,10$ mg PS m^{-3} (ou $7,42 \pm 5,64$ mg C m^{-3}), um valor alto quando comparado com outros ambientes tropicais e subtropicais do Brasil e do mundo (Tabela 1.7). Mesmo durante os meses sem a influência da ACAS, a biomassa média da região

ao largo de Ubatuba foi superior a muitos dos ecossistemas listados na Tabela 1.7, mostrando que a área possui um importante estoque de biomassa de copépodes pelágicos.

Tabela 1.7. Comparação entre a biomassa média dos copépodes pelágicos da região ao largo de Ubatuba e a de alguns ecossistemas tropicais e subtropicais de outras partes do mundo. Alguns valores de biomassa em peso seco (mg PS m^{-3}) foram convertidos para conteúdo de carbono (mg C m^{-3}), considerando que $\text{mg C} = 40\% \text{ mg PS}$.

Local	Biomassa (mg C m^{-3})	Malha da rede (μm)	Fonte
Mar da Arábia, Omã e Índia	6,60	153	Roman <i>et al.</i> (2000)
Mar do Haváí, EUA	1,90	200	Roman <i>et al.</i> (2002)
Mar das Bermudas, Reino Unido	0,91	200	
Mar de Andaman, Tailândia	3,81	200	Satapoomin <i>et al.</i> (2004)
North West Cape, Austrália	0,33-5,05 0,10-1,33	73	McKinnon & Dungan (2003)
Mar da Jamaica	0,22*	64 e 200	Webber & Roff (1995a)
Mar de Barbados, Caribe	0,95	239	Moore & Sander (1979)
	0,87	239	Moore & Sander (1977)
Baía de Santos, Brasil	2,52-7,37	64	Miyashita <i>et al.</i> (2009)
	2,55-3,45	300	
Estuário de Cananéia, Brasil <i>com ACAS</i>	10,37-30,65	150	Ara (2004)
	8,17		
Ubatuba <i>sem ACAS</i>	6,54	200	Presente estudo
	<i>período total</i>	7,42	

*Valor combinado considerando as duas redes.

A expressiva contribuição dos pequenos copépodes e a inserção das grandes espécies

Durante os três anos de estudo foi registrada a dominância de copepoditos imaturos e de adultos pertencentes às espécies de pequeno porte ($< 1000 \mu\text{m}$) pertencentes aos gêneros *Oncaea*, *Temora*, *Paracalanus*, *Clausocalanus*, *Oithona* e *Corycaeus*. Este padrão não tem sido constatado apenas para regiões tropicais e subtropicais (Paffenhöfer, 1993; Webber & Roff 1995a; Hopcroft *et al.*, 1998; Lopes *et al.*, 1999; Neumann-Leitão *et al.*, 1999; Satapoomin *et al.*, 2006), mas também para regiões de altas latitudes (Hopcroft *et al.*, 2001; Madsen *et al.*, 2008; Zervoudaki *et al.*, 2007). Para comunidades planctônicas de águas oligotróficas, em particular – tais como as da região estudada (ver, dentre outros, Aidar *et al.*, 1993; Gaeta *et al.*, 1995 e 1999; Brandini *et al.*, 1997), a predominância de copépodes de pequeno porte é explicada, principalmente, pelo seu maior eficiência de captura sobre o pingo e nanoplâncton quando comparadas com as espécies de maior porte (Turner, 2004; Zervoudaki *et al.*, 2007). Em Ubatuba, essa predominância foi observada durante todo o período estudado,

independentemente da sazonalidade e da intrusão periódica da ACAS. Nos meses influenciados por essa massa de água foram registrados incrementos significativos não apenas de espécies de maior tamanho ($> 2000 \mu\text{m}$), mas também de pequenas espécies, tais como *Ctenocalanus vanus*, *C. citer*, *Temora turbinata*, *Oithona plumifera*, *Paracalanus parvus* e *P. nanus*.

Oncaea waldemari apresentou densidade média acima de 1500 ind. m^{-3} , o que corresponde a uma média aproximada de 25% da comunidade total durante todo o período. Esta espécie tem sido apontada como uma das espécies mais abundantes em estudos realizados na costa sul-sudeste do Brasil (Sartori & Lopes, 2000, Miyashita *et al.*, 2009). As elevadas densidades registradas indicam que esta espécie possui um papel ecológico central na região. Além da conhecida capacidade dos onceídeos de forragear alimento associado a superfícies (ver, dentre outros, Huys & Boxshall, 1991; Ohtsuka & Kubo, 1991), seu reduzido tamanho sugere que esta espécie também pode ser uma importante consumidora de recursos da teia microbiana pelágica (Paffenhöfer, 1993). A região estudada apresentou uma comunidade fitoplanctônica com predomínio significativo de pico e nanoplâncton ($> 95\%$; A. S. Gaeta & M. Pompeu, dados não publicados). A correlação entre esta espécie e os dinoflagelados menores que $20 \mu\text{m}$ pode ser explicada pela preferência dos onceídeos por presas que possuem movimentos natatórios (Paffenhöfer, 1993; Metz, 1998; Böttger-Schnack & Schnack, 2005).

Apesar de não terem sido realizados estudos sobre o hábito alimentar de *Oncaea waldemari*, a falta de correlação significativa com os outros grupos do fitoplâncton suporta a idéia de que esta espécie explora uma ampla variedade de recursos alimentares, assim como outras espécies da família (Paffenhöfer, 1993 e Go *et al.*, 1998). O amplo espectro alimentar dos onceídeos, incluindo flagelados, diatomáceas, cocolitoforídeos e alguns organismos do zooplâncton (ver, dentre outros, Pasternack, 1994; Turner, 1986; Ohtsuka & Kubo, 1991; Go *et al.*, 1998), associado às baixas taxas metabólicas e reprodutivas (ver *Capítulo 3* e Paffenhöfer, 1993; Böttger-Schnack & Schnack, 2005), mostram que as espécies desta família possuem um importante papel em águas oligotróficas (Paffenhöfer, 1988 e 1993).

Os copepoditos imaturos de paracalanídeos e clausocalanídeos foram também abundantes na área de estudo. Com base apenas nas fêmeas adultas, destacam-se, em termos numéricos, as espécies *Paracalanus nanus*, *P. quasimodo*, *Clausocalanus furcatus* e *Ctenocalanus vanus*. Diversos estudos apontam os gêneros *Paracalanus* e *Clausocalanus* como uns dos mais numerosos consumidores do mesozoplâncton nos

oceanos tropicais e subtropicais (Björnberg, 1980; Turner, 1984; Webber & Roff, 1995a e b; Mazzocchi & Paffenhöfer, 1998; Lopes *et al.*, 1999; McKinnon *et al.*, 2008; Miyashita *et al.*, 2009), enquanto que o gênero *Ctenocalanus* frequentemente substitui os *Clausocalanus* em certas regiões com intrusão periódica de águas frias ricas em nutrientes (Björnberg, 1980; Valentin, 1989; Lopes *et al.*, 1999; Lopes *et al.*, 2006a e b; Miyashita *et al.*, 2009). Em boa parte desses estudos, *Ctenocalanus vanus* apresentou densidades bastante elevadas. Na região de ressurgência de Cabo Frio (RJ), por exemplo, Lopes *et al.* (1999) relataram um pico próximo a 2000 ind. m⁻³. Apesar dos picos de *C. vanus* não terem ultrapassado os 1000 ind. m⁻³, vale ressaltar que os valores apresentados são referentes à contagem apenas de fêmeas adultas.

Considerando que a área estudada apresentou predomínio significativo de fitoflagelados menores que 5 µm (> 90%; S. A. Gaeta & M. Pompeu, dados não publicados), ou seja, padrão típico de águas oligotróficas, a elevada contribuição de paracalanídeos e clausocalanídeos na região estudada pode ser explicada, em parte, pela associação das seguintes características particulares a esses dois grupos: (i) predominância de hábitos alimentares primariamente herbívoros (Checkley, 1980a e b; Turner, 1984), (ii) ocorrência de comportamentos natatórios diferentes dos demais copépodes de tamanhos próximos (Checkley, 1980a; Turner, 1984; Mazzocchi & Paffenhöfer, 1998 e 1999), permitindo que algumas destas espécies explorem eficientemente espécies pequenas do fitoplâncton, e (iii) levando-se em consideração que se tratam de espécies de pequeno tamanho, existe uma preferência teórica por células fitoplanctônicas do pico e nanoplâncton (Hopcroft *et al.*, 2001 e Turner, 2004). Esta última característica coincide com os resultados da análise de correlação, já que foram registradas associações positivas entre alguns paracalanídeos e os fitoflagelados menores que 5 µm.

A maior parte das espécies de paracalanídeos e clausocalanídeos esteve presente em altas densidades durante todo o ano e apresentou aumento populacional em resposta à intrusão periódica da ACAS. Os paracalanídeos, em particular, apresentaram uma importante alternância populacional das três principais espécies. *Paracalanus nanus* foi a espécie mais numerosa desta família e apresentou correlação negativa com a distribuição da temperatura, sendo este um reflexo das elevadas densidades registradas para essa espécie durante os meses influenciados pela ACAS. Nesse período, também foram observados aumentos expressivos na densidade e biomassa de *P. parvus*. A ocorrência desta última espécie em áreas sob influência da ACAS, em conjunto com de

outros herbívoros oportunistas, tais como *Calanoides carinatus*, tem sido associada a períodos de máxima concentração de fitoplâncton (Valentin, 1988). Para a região de Ubatuba, essa situação foi observada em dois dos três meses de maiores picos de clorofila *a* (março e setembro de 2007), sugerindo que, pelo menos, nestas duas ocasiões encontramos fases iniciais do processo de ascensão da ACAS para as camadas superficiais. Por outro lado, *Paracalanus quasimodo* apresentou maiores densidades e biomassas nos meses sem a influência dessa massa de água, apesar de ter ocorrido em praticamente todo o período estudado.

Clausocalanus furcatus também apresentou maior abundância durante os meses sem a influência da ACAS. A biomassa deste copépode foi correlacionada positivamente com a temperatura, confirmando a preferência desta espécie por águas mais quentes (Björnberg, 1981; Bradford-Grieve *et al.*, 1999). Além dessa associação, esta espécie parece apresentar vantagem em situações com concentrações de clorofila *a* inferiores à média observada ($1,07 \pm 0,76 \text{ mg m}^{-3}$), já que durante os meses sem influência da ACAS foi registrado um valor médio de $0,74 \pm 0,17 \text{ mg m}^{-3}$, ao passo que durante os demais meses a média foi de $1,29 \pm 0,79 \text{ mg m}^{-3}$. Apesar disso, durante os meses sem a ocorrência dessa massa de água, foram registradas correlações positivas com a concentração de clorofila *a*, sugerindo que este parâmetro pode apresentar alguma influência sobre este calanóide em certas situações.

Elevadas abundâncias de *Clausocalanus furcatus* em águas oligotróficas também já foram relatadas em estudos realizados nos EUA (Bowman, 1971), na Jamaica (Webber & Roff, 1995b) e em outras partes do Brasil (Lopes *et al.*, 1999; Eskinazi-Sant'Anna & Björnberg, 2006; Neumann-Leitão *et al.*, 2008; Miyashita *et al.*, 2009). Alguns estudos sugerem que um dos principais fatores que contribuem para o sucesso desta espécie em águas oligotróficas advém de seu comportamento natatório que difere significativamente de outros pequenos calanóides (Mazzocchi & Paffenhöfer, 1998), permitindo que este calanóide explore rapidamente pequenos volumes de água enquanto nada continuamente realizando “piruetas” (Mazzocchi & Paffenhöfer, 1999). Vale ressaltar que em alguns meses quando a ACAS esteve presente, foram também registradas altas densidades deste calanóide, mas sempre na camada acima da termoclina, onde as concentrações de clorofila também foram mais baixas quando comparadas com as de fundo.

As contribuições de *O. waldemari* e de algumas espécies de paracalanídeos e clausocalanídeos para a comunidade total de copépodes da região ao largo de Ubatuba

foram, às vezes, suplantadas por picos ocasionais de outras pequenas espécies, tais como *Oithona plumifera*, *Temora stylifera*, *T. turbinata*, *Oncaea venusta* e *Corycaeus giesbrechti*. Estes copépodes apresentaram densidades médias baixas (entre 150 e 400 ind. m⁻³), quando comparadas com *O. waldemari*, mas algumas delas mostraram picos superiores a 1000 ind. m⁻³. Quase sempre estas espécies apresentaram os máximos em meses diferentes e contribuíram de forma significativa para o incremento da biomassa total dos copépodes. Assim como *Paracalanus nanus* e *P. parvus*, *O. plumifera* e *T. turbinata* apresentaram densidades e biomassas significativamente superiores durante os meses influenciados pela ACAS. Outros estudos também relatam algumas espécies tropicais e subtropicais como oportunistas de regiões influenciadas pela intrusão periódica de águas ricas em nutrientes (Valentin, 1988; Peterson, 1998; Lopes *et al.*, 1999). Mesmo as demais espécies não tendo apresentado aumentos significativos durante a intrusão da ACAS, foram registrados picos que podem estar associados aos períodos pós-máximos de produção primária. Segundo Valentin (1988), esses períodos são dominados por carnívoros, onívoros e detritívoros, a exemplo dos copépodes *Ctenocalanus vanus*, *Clausocalanus furcatus*, *Temora stylifera*, *Oithona plumifera* e, muito provavelmente, *Corycaeus giesbrechti* e *Oncaea venusta*.

Outras espécies frequentes, porém menos abundantes, apresentaram contribuições alternadas durante os meses, destacando-se os calanóides de maior porte *Subeucalanus pileatus*, *Centropages velificatus*, *Calanopia americana*, *Pontellopsis brevis* e *Euchaeta marina*, cujas participações elevaram de forma expressiva para a biomassa total dos copépodes pelágicos, sobretudo, nos meses sem a influência da ACAS. Entretanto, outras espécies raras apresentaram maiores contribuições durante as campanhas com influência da ACAS, tais como *Ctenocalanus citer*, *Calanoides carinatus*, *Subeucalanus crassus*, *Paraeucalanus sewelli* e o gênero *Haloptilus*. Mesmo essas espécies tendo apresentado densidades muito mais baixas e ocorrências esporádicas, quando comparadas com as espécies mais abundantes e frequentes, o elevado peso individual médio desses copépodes elevaram a biomassa total, como ocorreu com *Subeucalanus pileatus*, *S. crassus*, *Paraeucalanus sewelli* e *Calanoides carinatus*. Essas três últimas espécies foram algumas das principais responsáveis pelo aumento significativo da biomassa total registrado durante as campanhas com influência da ACAS. O peso seco individual de uma única fêmea de *C. carinatus* (107,2 µg), por exemplo, equivale ao somatório de aproximadamente 51 fêmeas de *Oncaea waldemari* (2,1 µg), 49 de *Oithona plumifera* (2,2 µg) ou 40 de *Paracalanus nanus* (2,7 µg), cujas

densidades não promoveram aumentos expressivos na biomassa total em determinadas situações.

Muitos dos expressivos aumentos tanto das espécies de pequeno porte quanto dos grandes calanóides foram provavelmente ocasionados por uma combinação de condições ótimas de algumas variáveis ambientais. Dentre estas, incluem-se a temperatura, a transparência da água e a disponibilidade de alimento (clorofila *a* e/ou a densidade de alguns grupos de fitoplâncton), já que correlações significativas foram registradas entre algumas espécies de copépodes e esses parâmetros. Obviamente, estas influências locais se somam a influências remotas, relacionadas à importação e à exportação dos organismos por processos advectivos, assim como aos diferentes meios de natação e captura de alimento destas espécies (Paffenhöfer & Knowles, 1978; Paffenhöfer, 1994; Mazzocchi & Paffenhöfer, 1998, 1999; Paffenhöfer & Mazzocchi, 2002). As respostas dos copépodes a estas diversas forçantes levam a um equilíbrio dinâmico não linear das populações, em consonância com a rápida sucessão dos recursos alimentares registrada para a área estudada (Aidar *et al.*, 1993; Mesquita, 1993; Pires-Vanin *et al.*, 1993; Gaeta *et al.*, 1999).

A real contribuição dos pequenos copépodes para a comunidade

Recentes estudos têm apontado que a falta de um conhecimento maior sobre os copépodes pelágicos marinhos é consequência do uso de redes com abertura de malha superior a 200 μm , acima da recomendação feita pela UNESCO, em 1968 (Gallienne & Robins, 2001; Turner, 2004; Satapoomin *et al.*, 2005). Desta forma, apesar de *Oncaea waldemari* ter sido a espécie mais importante numericamente e de ter apresentado densidades que acompanharam as flutuações da comunidade total, os valores podem ter sido subestimados. Com base no tamanho médio do prossomo dos copepoditos imaturos e dos machos adultos deste ciclopoide (< 340 e 250 μm em média, respectivamente) e considerando que a rede de 200 μm não é eficiente na captura de indivíduos com prossomo abaixo dos 450 μm (Hopcroft *et al.*, 1998), os valores de densidade e biomassa certamente seriam maiores caso uma rede mais fina tivesse sido utilizada. Cálculos realizados a partir da Figura 5A de Hopcroft *et al.* (1998) demonstram que os copepoditos imaturos e os machos de *O. waldemari* foram subestimados em, aproximadamente, três ordens de grandeza. Além disso, as próprias fêmeas também foram subestimadas na escala de uma ordem de grandeza, considerando que elas

possuem um prossomo médio em torno dos 350 μm .

O exemplo de *Oncaea waldemari* pode não ter sido um caso isolado, já que os copepoditos iniciais de algumas espécies, de acordo com as descrições de Björnberg (1972), possuem tamanho inferior ao limite mínimo de comprimento de prossomo de 450 μm sugerido por Hopcroft *et al.* (1998). Dentre estas espécies, destacam-se às pertencentes aos numerosos grupos de oitonídeos, paracalanídeos, clausocalanídeos, temoridaes, coriceídeos, arcatídeos, além de outras espécies de onceídeos. Desta forma, uma considerável parcela de copepoditos imaturos foi subamostrada. Considerando uma rede de 200 μm , a perda estimada para ecossistemas tropicais seria entre 25 e 50% da biomassa total de copépodes (Hopcroft *et al.*, 2001), podendo variar de ambiente para ambiente.

Apesar da provável subamostragem de pequenos copépodes ter ocorrido no presente estudo, a participação relativa destes táxons para a comunidade total de copépodes de Ubatuba está bem próxima da verificada em outros ambientes tropicais (Webber & Roff, 1995a e b; Hopcroft *et al.*, 1998; Hopcroft *et al.*, 2001; Satapoomin *et al.*, 2004). Considerando a parcela correspondente à soma de todos os copépodes pertencentes às espécies com comprimento total abaixo de 1200 μm (ver Tabela 1 de Bradford-Grieve *et al.*, 1999), a contribuição destes organismos em termos de densidade é superior a 50%, assim como observados por Satapoomin *et al.* (2004) para as águas ao largo da Tailândia, cujas amostras foram coletadas com redes de 50 e 200 μm .

Além do problema de evasão das espécies pequenas pela malha da rede, a contribuição real de algumas espécies de paracalanídeos e clausocalanídeos é maior do que a apresentada no presente estudo, pois não foi possível a identificação dos copepoditos imaturos dessas famílias. Neste caso, considerando as dificuldades na identificação, é de se supor que as espécies *Paracalanus nanus*, *Paracalanus quasimodo*, *Clausocalanus furcatus*, *Ctenocalanus vanus* e *Ctenocalanus citer*, além das espécies do gênero *Calocalanus*, apresentem maiores densidades médias, já que esses estágios não foram incluídos na totalização dos indivíduos destes táxons.

O efeito das variáveis ambientais sobre a sazonalidade dos copépodes

Assim como em alguns estudos realizados em regiões tropicais e subtropicais (por ex.: Webber & Roff, 1995a), a temperatura foi fracamente correlacionada com a variação temporal dos copépodes e das principais espécies. A falta de padrões claros em

relação aos efeitos da temperatura sobre a densidade e biomassa totais dos copépodes é esperada, já que a influência desta variável seria mais visível em estudos que contemplam aspectos ligados à auto-ecologia das espécies (por ex.: metabolismo e crescimento (Mauchline, 1998). Entretanto, as flutuações populacionais de *O. venusta*, *C. giesbrechti* e *T. turbinata* foram correlacionadas positivamente com a temperatura, confirmando a preferência destas espécies por águas mais quentes (Björnberg, 1981; Bradford-Grieve *et al.*, 1999).

Com base nos dados de todo o período, a clorofila *a* não apresentou correlação significativa com os copépodes, mas foi observada correlação positiva quando foram considerados apenas os meses sem a influência da ACAS, mostrando que o alimento pode ser limitante aos copépodes nesse período. Diferentemente do que foi observado por Lopes *et al.* (1999) para a região de Cabo Frio (RJ), onde pelo menos três espécies apresentaram aumentos expressivos de densidade em associação a um pico de clorofila em torno de 6 mg m^{-3} , nenhuma espécie respondeu positivamente, na região de Ubatuba, aos valores de clorofila *a* superiores a 3 mg m^{-3} . A única espécie que apresentou densidades acima da média nos meses com elevadas concentrações de clorofila *a* foi *Clausocalanus furcatus*, embora esses aumentos tenham sido registrados na camada acima da termoclina, onde as concentrações foram bem mais baixas (em geral, menores que $0,4 \text{ mg m}^{-3}$). Como esta espécie apresentou valores significativamente superiores nos meses sem a influência da ACAS, a presença de *C. furcatus* em altas densidades nesses meses pode ser um indicativo de que a área estava com condições mais oligotróficas e os picos de clorofila *a* tenham sido ocasionados antes dos dias das coletas.

Mesmo que alguns estudos tenham mostrado que os copépodes pelágicos apresentam elevadas densidades em condições naturais de altas concentrações de alimento (ver, dentre outros, Valentin, 1988; Chisholm & Roff, 1990; Lopes *et al.*, 1999; Mauchline, 1998), nem sempre esse padrão foi observado em Ubatuba. A falta de padrões claros no presente estudo pode ser explicada com base no período mínimo de resposta que uma dada situação de alta disponibilidade de alimento poderia ser refletida na estrutura populacional dos copépodes. Um repentino aumento na concentração de alimento não acarreta, teoricamente, em um acréscimo dos valores de densidade e biomassa de copépodes de um espectro de tamanho que seja capturado por uma rede de $200 \mu\text{m}$. Além disso, considerando que o período de geração (do ovo ao adulto) de espécies tropicais varia, em média, de 15 a 28 dias (por ex.: Chisholm & Roff, 1990 e

Mauchline, 1998), a maior parte dos indivíduos coletados pela rede de 200 μm corresponde a uma comunidade que vinha respondendo às condições ambientais há, aproximadamente, 8 a 22 dias antecedentes ao momento da coleta.

Considerando que a ocorrência ocasional de frentes-frias e a intrusão periódica da ACAS são responsáveis por mudanças significativas e rápidas na composição fitoplanctônica (Valentin, 1988, 2001; Gonzalez-Rodrigues *et al.*, 1992; Aidar *et al.*, 1993; Mesquita, 1993; Pires-Vanin *et al.*, 1993; Gaeta *et al.*, 1999), é de se esperar que a dinâmica temporal das populações de copépodes na região de Ubatuba responda às mesmas forçantes. De fato, as principais espécies de copépodes apresentaram correlações significativas com determinados grupos do fitoplâncton, sobretudo durante os meses não influenciados pela ACAS, sugerindo que o alimento é mais limitante durante esses meses. Nesse período, algumas espécies, tais como *Temora stylifera*, *T. turbinata* e *Clausocalanus furcatus* foram correlacionadas com as diatomáceas maiores que 20 μm , sugerindo que estes calanóides podem ter respondido positivamente a situações de entradas ocasionais de frentes frias, cuja hidrodinâmica resultante favorece, principalmente, o desenvolvimento dessas algas (Gaeta *et al.*, 1999). Durante o período influenciado pela ACAS, as correlações com as algas foram mais baixas ($< 0,5$), sugerindo que outros fatores ambientais também atuam sobre a dinâmica dos copépodes nestes meses.

Entretanto, as duas espécies de Temoridae e ainda *Oncaea venusta*, *Corycaeus giesbrechti* e *Oithona plumifera*, apresentaram correlações negativas com vários grupos de algas (fitoflagelados, coccolitoforídeos e dinoflagelados) e fracas com outros grupos, mostrando que, provavelmente, existe uma preferência destas espécies por outros recursos alimentares nos meses mais oligotróficos, tais como os protozoários heterotróficos ou até mesmo outros metazoários. Considerando que a densidade dos copépodes, em muitas situações, não acompanha as expressivas flutuações de seus recursos alimentares (Calbet, 2008), uma relação inversa entre alguns grupos do fitoplâncton e espécies de copépodes de hábitos onívoros ou carnívoros poderia ser esperada. Estas correlações negativas poderiam ser um indicativo, por exemplo, de que estas espécies de copépodes se alimentam de protistas heterotróficos e/ou de outros metazoários consumidores destes três grupos de algas. Estudos mostram que, em águas oligotróficas de regiões tropicais e subtropicais, o microzooplâncton pode consumir cerca de 50% da biomassa do fitoplâncton em um único dia (Calbet & Landry, 2004) e que o suprimento de carbono para os copépodes obtidos a partir dos ciliados equivale

aquele adquirido por meio do consumo de células do fitoplâncton (Calbet, 2008). Adiciona-se ainda o fato de que, em certas circunstâncias, alguns grupos do microzooplâncton, tais como os ciliados, podem apresentar concentrações inversamente proporcionais às do fitoplâncton total (ver, por exemplo, Umani & Beran, 2003).

Recentes estudos têm mostrado que grande parte dos copépodes se alimenta como onívoros, ingerindo uma grande variedade de organismos autotróficos e heterotróficos, sejam eles vivos ou mortos (Turner, 2004), embora algumas espécies apresentem preferência alimentar. As espécies *Temora stylifera* e *T. turbinata* são onívoras, mas apresentam hábito herbívoro oportunista (Turner, 1984), justificando as correlações positivas com as diatomáceas registradas durante os meses que não foram influenciados pela ACAS, mesmo este período tendo apresentado cerca de 10 vezes menos diatomáceas que os demais meses (S. A. Gaeta & M. Pompeu, dados não publicados). Outros copépodes onívoros se alimentam também de outros metazoários, macro-agregados orgânicos e detritos (Turner, 2004), principalmente durante períodos posteriores a elevadas produções do fitoplâncton (Valentin, 1988). Exemplos desses copépodes são os ciclopóides *Oithona plumifera*, cujos hábitos incluem, além de algas, presas com capacidade locomotora (Turner, 1986; Paffenhöfer & Mazzocci, 2002), *Corycaeus giesbrechti*, que é uma potencial predadora do microzooplâncton, sobretudo do espectro de tamanho dos náuplios (Turner, 1986; 2004; Landry *et al.*, 1985) e *Oncaea venusta*, consumidora de algas, ciliados, crustáceos e metazoários do meso e macrozooplâncton (Turner, 1986; Go *et al.*, 1998). Pelo menos para esta última espécie, esses hábitos ajudam a explicar, em parte, as elevadas densidades deste ciclopóide associadas, principalmente, aos finais dos períodos de intrusão da ACAS.

Os três anos de estudo não evidenciaram variação sazonal acentuada na distribuição dos copépodes pelágicos de Ubatuba, mesmo na primavera e no verão, quando as condições meteorológicas e oceanográficas promovem uma maior influência da ACAS na região da plataforma interna (Castro Filho *et al.*, 1987). Elevadas e reduzidas densidades e biomassas foram registradas durante todo o período, inclusive com o maior pico observado em um mês não influenciado pela ACAS. Neste caso, considerando a grande importância das intrusões periódicas dessa massa d'água sobre a comunidade de copépodes planctônicos (Valentin, 1988, 2001; Vega-Pérez, 1993; Lopes *et al.*, 1999; Sartori & Lopes, 2000; Myiashita *et al.*, 2009), por que não foi registrada uma sazonalidade mais clara na distribuição temporal da comunidade associada à intrusão da ACAS? Dentre as várias possibilidades, três explicações podem

ter ocasionado essa ausência de uma variabilidade sazonal mais evidente:

(i) *Algumas forçantes físicas podem ter ocasionado rápidas alterações das condições hidrodinâmicas do sistema pelágico.* Mesmo a região ao largo de Ubatuba sendo caracterizada por uma maior frequência de intrusões da ACAS durante, principalmente, os meses de primavera e verão (Castro Filho *et al.*, 1987; Castro *et al.*, 2006), a descontinuidade das condições físicas ótimas pode ter ocasionado a saída da ACAS da região de plataforma interna e, conseqüentemente, causado mudanças perceptíveis no domínio planctônico. Um exemplo dessa descontinuidade é o fato de que a variabilidade dos dados de clorofila foi bem maior durante o período influenciado pela ACAS (CV = 61,24% - ao passo que nos demais meses o CV foi de 22,97%). Desta forma, a correlação significativa registrada entre a comunidade de copépodes e a clorofila *a* durante os meses sem a influência da ACAS pode ser um indicativo de que os valores de alimento se mantêm por mais tempo nesse período do que nos demais meses.

(ii) *A frequência de coleta foi superior ao período de geração da maior parte das espécies de copépodes.* Os picos populacionais das principais espécies foram observados em meses isolados ao longo dos três anos e, na maior parte das vezes, não foram observados em meses seqüenciais. A principal razão para essa falta de padrão claro na distribuição sazonal das espécies pode ser o fato de que os copépodes tropicais e subtropicais geralmente possuem várias gerações por ano (Chisholm & Roff, 1990; Webber & Roff, 1995a e b). Para espécies com tempo de geração de aproximadamente 2 a 4 semanas, como é o caso da maior parte dos copépodes dessas regiões (Webber & Roff, 1995b), Mauchline (1998) sugere que as coletas sejam realizadas em uma frequência inferior à escala semanal, de forma a contemplar os ciclos de todas as espécies.

(iii) *As séries amostrais não representam os mesmos estágios de sucessão das espécies promovida pela intrusão da ACAS.* Como a estrutura das comunidades planctônicas passa por três fases seqüenciais básicas assim que a ACAS ressurgue na camada eufótica (Gonzalez-Rodriguez *et al.*, 1992), as coletas realizadas são, teoricamente, um mosaico de diferentes estágios de sucessão dessas fases. Por exemplo, o início da primeira fase, a qual é caracterizada pela predominância de herbívoros oportunistas (Valentin, 1988), deve apresentar uma estrutura diferente da observada no final desta mesma fase. Além

disso, a presença da ACAS numa dada ocasião de coleta não significa que a comunidade tenha dado início às mudanças sequenciais, já que a ocorrência do processo de sucessão é altamente dependente do regime de ventos e outras condições oceanográficas (Gonzalez-Rodriguez *et al.*, 1992).

Apesar da pouca sazonalidade da comunidade de copépodes, durante alguns eventos de intrusão da ACAS foram detectados importantes incrementos de densidade e biomassa, advindos não apenas dos grandes calanóides, mas também de algumas espécies de menor porte. Nesses períodos, a comunidade de pequenos copépodes é complementada por grandes calanóides, que são beneficiados por florações de diatomáceas. Apesar disso, mesmo em alguns momentos de elevadas concentrações de clorofila *a* em associação com a presença da ACAS, foram registrados valores de densidade e biomassa dos copépodes bastante reduzidos, comparáveis aos observados nos meses mais oligotróficos. A estas ocasiões conflitantes são geralmente associados impactos provocados por predação por parte de quetognatos (por ex.: Vega-Pérez & Liang, 1992; Liang & Vega-Pérez, 1995) e larvas de peixes (por ex.: Campaner & Honda, 1987; Katsuragawa *et al.*, 1993) ou por competição por alimento com grandes e eficientes filtradores, tais como as salpas (por ex.: Madin, 1974; Sreekumaran-Nair *et al.*, 1995; Rocha *et al.*, 2003 e 2007) e as apendiculárias (Alldredge, 1981; Sommer *et al.*, 2003).

Por outro lado, elevadas densidades e biomassas foram registradas em alguns meses não influenciados pela ACAS, o que pode estar associado a prováveis entradas de frentes frias (Alves, 2009), a exemplo do significativo incremento de densidade e biomassa registrado em junho de 2008. A predominância de fêmeas de *O. waldemari* na área estudada em praticamente toda a série temporal sugere que esta espécie é um elo chave na transferência da energia sintetizada pelos produtores primários, sobretudo pelos dinoflagelados. Mesmo assim, durante os meses mais oligotróficos, a energia sintetizada pelos componentes do pico, nano e microplâncton é provavelmente canalizada também por espécies herbívoras generalistas e mais eficientes na exploração por alimento nestas condições.

Capítulo 2

Produção de ovos e crescimento reprodutivo de
copépodes pelágicos dispersores de ovos,
ao largo de Ubatuba (SP, Brasil)

Capítulo 2. Produção de ovos e crescimento reprodutivo de copépodes pelágicos dispersores de ovos, ao largo de Ubatuba (SP, Brasil)

Resumo

O objetivo geral deste estudo foi caracterizar as taxas de produção de ovos e de crescimento reprodutivo de nove espécies de copépodes dispersores de ovos, na região ao largo de Ubatuba (SP, Brasil). As espécies analisadas apresentaram taxas médias de produção de ovos similares às obtidas em outras regiões tropicais/subtropicais. A reprodução destas espécies parece ser influenciada pela temperatura, disponibilidade de alimento e por fatores intra-específicos, tais como o tamanho dos ovos e a razão entre machos e fêmeas. A comparação entre as taxas de crescimento reprodutivo e as estimadas a partir de modelos globais mostrou que o uso destas equações empíricas pode comprometer as estimativas de produção secundária em determinadas situações.

Palavras-chave: *copépodes dispersores, produção de ovos, crescimento reprodutivo, plataforma continental, região tropical/subtropical, Brasil*

2.1. Introdução

Os copépodes dispersores de ovos são representados principalmente por calanóides pelágicos (Mauchline, 1998), os quais podem suplantar, em termos de densidade e biomassa, as demais ordens de copépodes. No entanto, para caracterizar o real papel desses organismos no fluxo de carbono e nutrientes através das teias alimentares pelágicas, é essencial conhecer as taxas de crescimento somático e reprodutivo (Satapoomin *et al.*, 2004). Particularmente para os aspectos reprodutivos, a produção de ovos dos copépodes dispersores é regulada principalmente pela temperatura e pela disponibilidade de alimento (Kiorboe & Sabatini, 1995; Mauchline, 1998; Calbet & Agustí, 1999), com maior dependência desta última (Bunker & Hirst, 2004), inclusive em ecossistemas oligotróficos de regiões tropicais (Satapoomin *et al.*, 2004). Devido às dificuldades em estimar a produção dos vários estágios de copépodes pelágicos sob condições naturais (Runge & Roff, 2000; Hirst & Bunker, 2003), as taxas de produção de ovos de copépodes dispersores de ovos têm sido frequentemente utilizadas para estimar a produção de copépodes *in situ* (por ex.: Poulet *et al.*, 1995; Hopcroft *et al.*, 1998; Satapoomin *et al.*, 2004), assumindo que o crescimento das fêmeas adultas é equivalente à alocação da energia advinda do carbono ingerido para a produção de ovos (Berggreen *et al.*, 1988; mas ver Hirst & McKinnon, 2001).

Mesmo após várias décadas de estudo sobre copépodes, a fecundidade foi mensurada em apenas cerca de 4% das espécies de calanóides marinhos (~70 espécies) (Bunker & Hirst, 2004). Em se tratando de ambientes de baixas latitudes, o percentual é ainda menor. Esse fato ocorre devido, em parte, aos rápidos ciclos de vida (Webber & Roff, 1995a e b), o que reduz as chances de caracterizar os padrões reprodutivos dessas espécies mais frequentemente, considerando que a espécie alvo nem sempre está presente em abundâncias ideais para os experimentos. Do mesmo modo, as taxas reprodutivas das espécies raras também só podem ser mensuradas a partir de alguns poucos exemplares capturados em período reprodutivo.

Estudos recentes mostram que as taxas reprodutivas dos copépodes dispersores não respondem apenas às variações de temperatura (Huntley & Lopez, 1992; Mauchline, 1998) e de disponibilidade alimentar (Mauchline, 1998; Bunker & Hirst, 2004), mas também a vários outros fatores inter e intra-específicos, tais como a proporção entre machos e fêmeas, o comportamento sexual dos copépodes (Kiorboe, 2006; Titelman *et al.*, 2007) e a ação de predadores (Halsband-Lenk *et al.*, 2001). Esses fatores influenciam não somente as taxas de produção de ovos, mas também a viabilidade dos mesmos. Vários estudos têm mostrado que a necessidade de realização de novas cópulas (Mauchline, 1998) e o consumo de determinados grupos de algas (Ianora *et al.*, 1995; Ianora *et al.*, 1999; Miralto *et al.*, 1995; 1999; mas ver Irigoien *et al.*, 2002) podem afetar substancialmente a viabilidade dos ovos.

Nas últimas décadas, vários trabalhos têm tentado facilitar a obtenção de taxas de crescimento reprodutivo e somático através de modelos globais de crescimento de copépodes pelágicos, sejam eles relacionados apenas à temperatura (Huntley & Lopez, 1992), à temperatura e ao peso do corpo dos copépodes (Hirst & Sheader, 1997; Hirst & Lampitt, 1998) ou, mais recentemente, englobando essas últimas variáveis e a concentração de clorofila *a* (Hirst & Bunker, 2003). Entretanto, estudos mostram que os primeiros modelos superestimam as taxas de crescimento em regiões oligotróficas (Calbet & Agustí, 1999) e poucos estudos têm testado os modelos de Hirst & Bunker (2003) em regiões tropicais e subtropicais. Os objetivos desse trabalho são (i) medir as taxas de produção e viabilidade de ovos de 10 espécies de copépodes pelágicos dispersores de ovos, (ii) comparar as taxas de crescimento reprodutivo dessas espécies com as obtidas através dos modelos de Hirst & Lampitt (1998) e de Hirst & Bunker (2003) e (iii) comparar as taxas reprodutivas de espécies tropicais e subtropicais, obtidas em experimentos de incubação com as estimadas a partir de modelos empíricos de

regressão disponíveis na literatura.

2.2. Material e Métodos

Os experimentos de produção e viabilidade dos ovos foram feitos na Base Clarimundo de Jesus, em Ubatuba, cerca de 2 horas do ponto de coleta (ver *Capítulo 1*). Entre dezembro de 2005 e novembro de 2007 foram incubadas mensalmente fêmeas maduras de nove espécies de copépodes pelágicos dispersores de ovos (Tabela 2.1), das quais três foram consideradas como muito freqüentes e abundantes e as demais menos freqüentes e pouco abundantes.

Tabela 2.1. Espécies de copépodes pelágicos utilizadas nos experimentos mensais de produção de ovos na região ao largo de Ubatuba (SP, Brasil), no período de dezembro de 2005 a novembro de 2008, com a indicação do número de experimentos realizados e de fêmeas utilizadas.

	Número de experimentos (meses)	N amostral médio (número de fêmeas)
<i>Temora stylifera</i>	19	18-30
<i>Temora turbinata</i>	19	18-30
<i>Acartia lilljeborgi</i>	2	6
<i>Clausocalanus furcatus</i>	9	10-20 frascos (2-3 fêmeas)
<i>Paracalanus</i> spp.	2	10 frascos (3 fêmeas)
<i>Subeucalanus pileatus</i>	5	4-12
<i>Centropages velificatus</i>	9	8-24
<i>Pontellopsis brevis</i>	4	3-6
<i>Calanopia americana</i>	7	6-30

Amostragem

As fêmeas dos copépodes utilizados nos experimentos foram coletadas mensalmente na região de Ubatuba, simultaneamente às etapas destinadas à análise da estrutura da comunidade (ver *Capítulo 1*). O material foi obtido através de arrastos verticais, a partir de uma rede de Nansen de 200 μ m, provida de um copo coletor não-filtrante, com a embarcação à deriva ou em marcha lenta. Os arrastos foram realizados sempre acima dos 25 metros (campanhas onde a coluna de água estava totalmente homogênea) ou na camada acima da termoclina (ocasiões em que a coluna de água estava estratificada). O tempo de arrasto foi determinado de acordo com a concentração aparente dos organismos, obtida pela inspeção visual das amostras de zooplâncton coletadas anteriormente e fixadas no formol. Dependendo desta concentração, novos arrastos foram realizados. Para evitar a introdução de espécimes danificados por contato

a seco com a rede, esta não foi lavada após a retirada da água.

Após as coletas, a amostra de zooplâncton foi transferida cuidadosamente para um balde com capacidade para 20 litros, preenchido com água do mar de superfície. Um saco plástico preto foi adaptado ao balde para reduzir o impacto provocado pela luz sobre o comportamento dos organismos coletados, bem como a formação de bolhas de ar dentro do mesmo. A Figura 1.3 mostra a seqüência dos procedimentos para a manutenção dos organismos. Após a amostragem dos copépodes vivos, foram coletados 30 litros de água de superfície, a partir de baldes, e acondicionados em galões apropriados. O balde com o plâncton coletado e o galão com água do mar foram mantidos em local protegido da luz solar direta e conduzidos o mais rápido possível ao laboratório. Em terra, a água do mar de superfície foi filtrada em malha de 45 μm , para remover ovos e outros organismos pequenos do plâncton. Essa água foi utilizada na triagem, manipulação e incubação dos copépodes, ovos e náuplios.

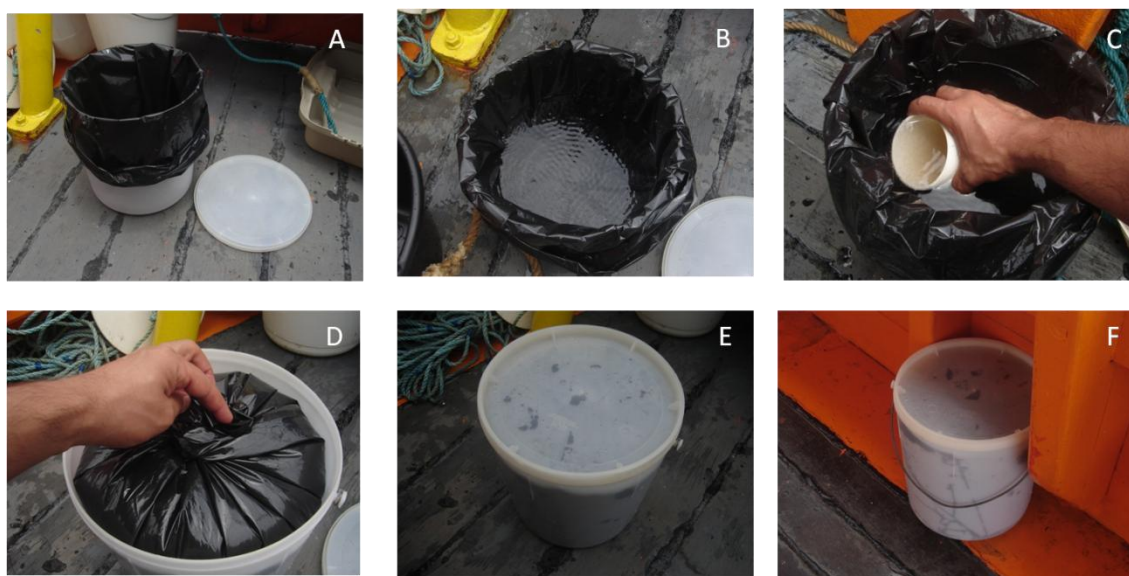


Figura 2.1. Seqüência dos procedimentos de acondicionamento das amostras de zooplâncton vivo, para a realização dos experimentos de produção e viabilidade dos ovos. De início, um saco preto era adaptado ao balde (A) e este era preenchido com água do mar de superfície (B). Após a coleta do zooplâncton, o material concentrado no copo coletor não-filtrante da rede de plâncton era cuidadosamente transferido para o balde (C). Em seguida, o saco plástico era fechado em forma de espiral, de modo a eliminar todo o ar de dentro do mesmo (D). Por fim, o balde era tampado (E) e colocado em uma área abrigada da luz solar direta (F).

Triagem e manipulação das fêmeas

Dependendo da espécie e da concentração de fêmeas maduras na amostra, de 3 a 30 indivíduos foram cuidadosamente triados com auxílio de pipetas, sob estereomicroscópio binocular e com luz de baixa intensidade. Para isto, foram extraídas

pequenas alíquotas da amostra do balde, com auxílio de um béquer de 250 mL. Este procedimento foi repetido sucessivamente até atingir o número desejado de fêmeas. As fêmeas não foram mantidas nessas condições por mais de 20 minutos, para minimizar o estresse devido ao manuseio. De início, foi dada preferência às fêmeas que estivessem portando espermatóforos, segmento genital dilatado ou faixas paralelas escuras e longitudinais na região dorsal do tórax (denotando ovários com oócitos em amadurecimento). As fêmeas foram separadas em placas de Petri com água do mar filtrada em 45 µm, conforme as espécies, para posterior confirmação do sexo e estágio de maturação. Nesta etapa, também foram observadas as condições morfofisiológicas das mesmas, evitando, assim, a incubação de indivíduos com antenas ou furcas quebradas e movimentos lentos.

Incubação das fêmeas

Na maioria das espécies, as fêmeas foram incubadas em placas Corning® de 6 cavidades, com capacidade de 15 mL cada. No caso de *Clausocalanus furcatus* e *Paracalanus* spp. foram utilizados frascos de 70 mL, devido à grande quantidade de fêmeas e ao fato de que os indivíduos destas espécies tendem a aderir à camada de contato entre a água e o ar, impossibilitando o uso das placas. Desta forma, para estas espécies foram incubadas de 3 a 4 fêmeas por frasco de 70 mL, com um mínimo de 10 réplicas.

As fêmeas foram incubadas por aproximadamente 24 horas e monitoradas a cada 3 horas. Para *Temora turbinata*, o tempo foi estendido em alguns experimentos para 48 horas. Quanto à alimentação, foi utilizado o próprio seston (< 45 µm) da água coletada para incubação. Os frascos de 70 mL foram invertidos periodicamente para manter as partículas em suspensão (3 horas de intervalo). Com relação à temperatura para a incubação, foi tomado como base o valor registrado na camada subsuperficial do local, no momento da coleta. As placas e os frascos foram mantidos sob condições de luminosidade e temperatura (± 1 °C) controladas, no interior de uma câmara de germinação Fanen MOD 347 CDG.

Após as primeiras 24 horas, as condições morfofisiológicas das fêmeas foram observadas e, em seguida, as mesmas foram separadas em vidros de 25 mL e fixadas em formol. Os ovos foram contados e incubados novamente por mais 24 h. Os náuplios, quando presentes, foram também contados, armazenados e fixados em conjunto com as fêmeas. Fêmeas mortas ou debilitadas na ocasião dos monitoramentos foram excluídas

do experimento e dos cálculos das taxas. Após as 24 h seguintes, os ovos que não eclodiram e os náuplios foram fixados em formol, juntamente com as respectivas fêmeas.

Cálculos de produção e viabilidade de ovos e do crescimento reprodutivo

Os valores das taxas individuais de produção de ovos (P , ovos fêmea⁻¹ dia⁻¹) foram obtidos como $PO = (NO*24)/T$, onde NO representa o número de ovos produzidos e T o tempo total de incubação. As fêmeas que não produziram ovos durante o período de incubação foram incluídas nos cálculos finais, seguindo recomendações de Hirst & McKinnon (2001). Nos casos em que foi registrado o canibalismo dos ovos, as cascas vazias foram contadas e contabilizadas nos cálculos de produção de ovos. Para *Temora turbinata*, os valores apresentados não são estimativas de produção individual, já que o período de incubação entre 24 e 48 horas foi inferior ao período inter-ninhadas, ou seja, o período entre duas desovas consecutivas. Este período é definido como o tempo necessário para a fêmea produzir uma nova ninhada após uma desova (Hopcroft & Roff, 1996). Neste caso, os dados médios obtidos para esta espécie consistem em médias para a população.

A viabilidade dos ovos (V) foi obtida a partir da seguinte fórmula: $V (\%) = (NN*100*T)/NO*24$, onde NN representa o número de náuplios eclodidos, T o tempo de incubação dos ovos e NO o número total de ovos incubados. No caso de *Temora turbinata*, foi considerada apenas a viabilidade dos ovos produzidos nas primeiras 24 horas. Os experimentos de viabilidade dos ovos de *Calanopia americana* não foram considerados uma vez que o tempo de desenvolvimento dos ovos dessa espécie é maior que 24 horas (ver mais detalhes nos tópicos Resultados).

A taxa de crescimento reprodutivo (dia⁻¹) foi obtida a partir da razão entre os conteúdos de carbono dos ovos produzidos e das fêmeas de cada espécie, de acordo com a fórmula:

$$C_{rep} = (PC_{ovo} * PO) / PC_{fêmea}$$

Onde, PC_{ovos} e $PC_{fêmeas}$ representam o peso médio em carbono do ovo ($\mu\text{g C ovo}^{-1}$) e da fêmea ($\mu\text{g C fêmea}^{-1}$) e PO representa o número de ovos produzidos (ovos fêmea⁻¹ dia⁻¹). O peso seco das fêmeas utilizadas nos experimentos foi obtido a partir das equações morfométricas apresentadas na Tabela 1.2 (Capítulo 1). Foram feitas medidas do prossomo de todas as fêmeas utilizadas nos experimentos e do diâmetro médio de todos os ovos produzidos a partir da medição aleatória de no máximo 50 ovos de cada

série. Após a obtenção dos dados de peso seco das fêmeas ($\mu\text{g C}$) e do volume dos ovos (μm^{-3}), a concentração de carbono das fêmeas e dos ovos foi calculada a partir dos fatores 0,4 (Mauchline, 1998) e $0,14 * 10^{-6} \mu\text{g C } \mu\text{m}^{-3}$ (Kiørboe *et al.*, 1985), respectivamente.

Análise dos dados

Todas as variáveis ambientais mensuradas durante o período estudado foram correlacionadas com as taxas e demais parâmetros reprodutivos das espécies incubadas durante um período acima de 7 meses, por meio do teste de correlação de Spearman. Para estas mesmas espécies, a influência da ACAS (Água Central do Atlântico Sul) sobre as taxas reprodutivas foi testada a partir da separação dos blocos “com influência da ACAS” e “sem a influência da ACAS” (ver *Capítulo 1*) e comparação de médias através do Teste *U* de Mann-Whitney, para o nível de 5% de significância. Este teste foi acompanhado pelo método de Student-Newman-Keuls para comparação entre os blocos quando constatada diferença significativa na análise. Para efeito comparativo, foram calculados os coeficientes de variação (CV; %) para as taxas reprodutivas e variáveis ambientais (ver *Capítulo 1*). Os dados sobre a razão entre as densidades de machos e fêmeas foram obtidos a partir dos dados apresentados no *Capítulo 1*.

2.3. Resultados

Considerações sobre o comportamento das fêmeas e sobre os ovos

As fêmeas das espécies incubadas apresentaram comportamentos peculiares quanto à intensidade na liberação dos ovos. No geral, foram verificados dois tipos básicos de postura ao longo das 24 horas de incubação: (i) *posturas dispersas*, observado para as fêmeas de *Acartia lilljeborgi*, *Subeucalanus pileatus*, *Temora turbinata* e *Calanopia americana* e (ii) *postura concentrada*, constatado para as fêmeas de *Temora stylifera*, *Centropages velificatus*, *Clausocalanus furcatus*, *Paracalanus* spp. e *Pontellopsis brevis*. No tipo “posturas dispersas”, os ovos são liberados gradativamente em intervalos longos no decorrer do dia (em média, na escala de horas), sendo que este padrão varia entre os indivíduos e entre as espécies. A espécie *Acartia lilljeborgi* desova, de acordo com as observações deste trabalho, de 2 a 4 ovos por vez. Já *Temora turbinata*, *Subeucalanus pileatus* e *Calanopia americana* não apresentaram

um padrão claro quanto à quantidade média de ovos liberados por vez, mas esta última parece ter o hábito de desovar de 1 a 2 ovos a cada intervalo.

Com relação ao grupo que produz “posturas concentradas”, todos os ovos são liberados em uma ou duas desovas diárias (embora esta última seja menos freqüente). Neste caso, as fêmeas desovam em intervalos mais curtos (em média, na escala de segundos a minutos, o que vai depender da espécie). As posturas são mais freqüentes nas primeiras 12 horas, e em apenas alguns casos elas são realizadas após este período, tais como ocorrem com as fêmeas de *Pontelloopsis brevis*. As espécies deste grupo liberam mais ovos por vez, quando comparadas com as espécies que realizam posturas dispersas. No caso de *C. furcatus*, os ovos são liberados ao mesmo tempo em que são acumulados em um tipo de massa, a qual é aderida ao urossomo das fêmeas por um período bastante curto. Em algumas situações, *Temora stylifera* e *T. turbinata* também apresentaram comportamento similar, embora menos evidente que *C. furcatus*.

Além de *Centropages velificatus*, cuja maior parte dos ovos produzidos em todos os meses apresentou espinhos, a espécie *Acartia lilljeborgi* também produziu ovos com espinhos, embora tenha sido em uma única ocasião. Para *Subeucalanus pileatus*, quase todos os ovos liberados apresentava uma película envoltória espessa e transparente. Os ovos de *Calanopia americana* e *Pontelloopsis brevis* apresentavam uma substância altamente aderente. No caso de *C. americana*, foram freqüentes as ocasiões em que ovos estavam aderidos ao corpo das fêmeas, sobretudo nos apêndices locomotores.

O comportamento de canibalismo dos ovos foi constatado para quase todas as espécies, com exceção de *Subeucalanus pileatus*, *Calanopia americana* e *Pontelloopsis brevis*. As espécies que apresentaram maiores freqüências de canibalismo foram *Temora stylifera* e *Centropages velificatus*, nesta última mesmo quando as fêmeas produziram ovos com espinhos (aparentemente de resistência).

Tamanho das ninhadas

Apenas três espécies apresentaram tamanhos médios de ninhadas superiores a 25 ovos fêmea⁻¹ *Centropages velificatus* ($37,1 \pm 14,8$ ovos fêmea⁻¹), *Temora stylifera* ($34,5 \pm 25,9$) e *Pontelloopsis brevis* ($27,3 \pm 14,2$) (Tabela 2.2). As outras espécies apresentaram valores médios inferiores a 15 ovos fêmea⁻¹, apesar de algumas destas espécies terem apresentado ninhadas máximas acima de 30 ovos fêmea⁻¹. As espécies *Acartia lilljeborgi*, *Calanopia americana* e *Paracalanus* spp. apresentaram ninhadas

médias cerca de 7 a 19 vezes inferior à média apresentada pelas 3 espécies com as maiores ninhadas. Todas as espécies mostraram coeficientes de variação nos tamanhos médios das ninhadas acima de 50%, com exceção de *C. velificatus* (CV = 39,9%).

Tamanho das fêmeas e dos ovos

Os tamanhos médios do prossomo das fêmeas e o diâmetro dos ovos das espécies analisadas estão apresentados na Tabela 2.3. O tamanho das fêmeas apresentou pouca variabilidade entre os valores (CV < 10%). Os maiores comprimentos médios do prossomo foram registrados para *S. pileatus* (1715,2 ± 117,2 µm) e *P. brevis* (1495 ± 56,5 µm). A maior variação foi registrada para *Paracalanus* spp. (627,2 ± 57,7 µm; CV = 9,21%), pois os dados deste táxon referem-se a mais de uma espécie. Já a menor variabilidade foi observada para a espécie *Acartia lilljeborgi* (991,9 ± 8,9 µm; CV < 1%). O diâmetro dos ovos também apresentou pequena variação (CV entre 5 e 17%). Os maiores diâmetros dos ovos foram registrados para *S. pileatus* (145,6 ± 23,6 µm) e *C. americana* (126,9 ± 9,3 µm).

Tabela 2.2. Tamanhos médios, mínimos e máximos das ninhadas (ovos fêmea⁻¹) das espécies *Temora turbinata*, *T. stylifera*, *Centropages velificatus*, *Calanopia americana*, *Acartia lilljeborgi*, *Paracalanus* spp., *Clausocalanus furcatus*, *Subeucalanus pileatus* e *Pontellopsis brevis*.

Espécie	Tamanho das ninhadas (ovos fêmea ⁻¹)		
	média±DP	amplitude	n
<i>Temora turbinata</i>	14,3±9,8	1 - 54	159
<i>Temora stylifera</i>	34,5±25,9	1 - 123	267
<i>Centropages velificatus</i>	37,1±14,8	6 - 73	98
<i>Calanopia americana</i>	5,8±3,5	1 - 15	86
<i>Acartia lilljeborgi</i>	2,2±1,2	1 - 4	12
<i>Paracalanus</i> spp.	5,1±3,2	1 - 13	23*
<i>Clausocalanus furcatus</i>	11,3±8,5	2 - 39	81*
<i>Subeucalanus pileatus</i>	12,9±9,7	1 - 32	25
<i>Pontellopsis brevis</i>	27,3±14,2	4 - 45	10

DP: desvio padrão; n: número de ninhadas mensuradas (*número de conjuntos de 3-4 fêmeas por frasco de incubação).

Produção e viabilidade dos ovos e crescimento reprodutivo

A produção de ovos das espécies dispensoras de ovos foi, no geral, baixa, e apresentou grande variação entre as espécies e os meses. Apenas *Temora turbinata* apresentou taxas de produção de ovos e de crescimento maiores nos meses influenciados pela ACAS (Kruskal-Wallis; p < 0,05). As demais não apresentaram diferenças significativas entre os dois períodos. Com exceção de *Calanopia americana*, todas as espécies apresentaram coeficiente de variação acima de 40% para as taxas médias mensais e individuais de produção de ovos. *Pontellopsis brevis* apresentou a maior taxa média de produção de ovos (31,2 ± 12,4 ovos fêmea⁻¹ dia⁻¹), seguida por

Centropages velificatus e *Temora stylifera* (Tabela 2.4). Mesmo a média sendo relativa a 3 meses de incubação, *Pontellopsis brevis* apresentou uma produção média de ovos cerca de 6 vezes à obtida por *Paracalanus* spp., 10 vezes a registrada para *Temora turbinata* e aproximadamente 20 vezes a observada para *Acartia lilljeborgi*. Mesmo assim, a média referente à variabilidade individual ($27,3 \pm 14,3$ ovos fêmea⁻¹ dia⁻¹) ficou abaixo das obtidas para as espécies *Centropages velificatus* e *Temora stylifera* (Tabela 2.4).

Tabela 2.3. Tamanhos médios, mínimos e máximos do prossomo das fêmeas (μm) e do diâmetro dos ovos (μm) das espécies de copépodes dispersores de ovos analisadas no presente trabalho.

Espécie	Fêmeas (μm)			Ovos (μm)		
	Média \pm DP	Amplitude	n	média \pm DP	amplitude	n
<i>Temora turbinata</i>	747,7 \pm 53,2	609,1 - 924,8	510	83,8 \pm 7,6	71,7 - 105,2	107
<i>Temora stylifera</i>	1073,6 \pm 77,8	777,4 - 1209,8	373	73,4 \pm 4,3	61,4 - 87,2	493
<i>Centropages velificatus</i>	1152,5 \pm 79,2	952,8 - 1468,53	72	91,6 \pm 12,8	63,4 - 128,9	221
<i>Calanopia americana</i>	1013,4 \pm 54,4	815,2 - 1090,3	74	126,9 \pm 9,3	70,5 - 144	133
<i>Acartia lilljeborgi</i>	991,9 \pm 8,9	801,4 - 1084,1	63	88,9 \pm 12,1	63,1 - 105,6	19
<i>Paracalanus</i> spp.	627,2 \pm 57,7	518,7 - 792,7	856	70,4 \pm 4,5	62,4 - 83,4	22
<i>Clausocalanus furcatus</i>	792,8 \pm 39,1	729,2 - 885,7	856	66,9 \pm 7,3	45,5 - 80,4	56
<i>Subeucalanus pileatus</i>	1715,2 \pm 117,2	1493,2 - 2028,7	229	145,6 \pm 23,6	98,1 - 176,8	28
<i>Pontellopsis brevis</i>	1495 \pm 56,5	1431,1 - 1538,1	14	120,1 \pm 9,8	95 - 155,1	72

DP: desvio padrão; n: número de fêmeas ou ovos mensurados.

Tabela 2.4. Estimativas médias, mínimas e máximas das taxas de produção e viabilidade dos ovos das espécies de copépodes dispersores de ovos analisadas no presente trabalho, obtidas para a região ao largo de Ubatuba, entre os meses de dezembro de 2005 e novembro de 2007.

Espécie	Produção (ovos fêmea ⁻¹ dia ⁻¹)						Viabilidade (%)	
	Taxas médias			Taxas individuais			média \pm DP	amplitude
	Média \pm DP	amplitude	n	média \pm DP	amplitude	n		
<i>T. turbinata</i>	2,6 \pm 2,4	0-8	20 (2)	-	-	-	26,1 \pm 30,4	0-100
<i>T. stylifera</i>	23,7 \pm 15,7	0-60,3	19 (2)	28,1 \pm 27,5	0-123	351	74,2 \pm 29,8	0-100
<i>C. velificatus</i>	30,4 \pm 15,2	0-51,6	9 (1)	33,6 \pm 17,7	0-73	108	74,0 \pm 29,6	0-100
<i>C. americana</i>	5,8 \pm 1,4	2,7-6,8	7	5,6 \pm 3,6	0-15	85	-	-
<i>A. lilljeborgi</i>	1,6 \pm 0,9	1-2,3	2	1,2 \pm 1,4	0-4	22	56,0 \pm 3,4	53,6-58,3
<i>Paracalanus</i>	4,3 \pm 2,9	2,3-6,3	2	3,9 \pm 3,6	0-13	30*	71,5 \pm 13,4	62-80,9
<i>C. furcatus</i>	10,7 \pm 4,5	2,7-16,4	9	10,2 \pm 8,7	0-39	90*	87,8 \pm 4,8	81,1-95,3
<i>S. pileatus</i>	10,4 \pm 6	4,6-20	6	11,5 \pm 10,1	0-32	28	56,6 \pm 43,9	0-100
<i>P. brevis</i>	31,2 \pm 12,4	21-45	3	27,3 \pm 14,3	4-45	10	96 \pm 7	88-100

Taxas mensais \rightarrow n: número de meses (número de meses com produção de ovos igual a zero); Taxas individuais \rightarrow n: número total de fêmeas incubadas ao longo dos experimentos mensais. *número relativo ao conjunto de 3 a 4 fêmeas incubadas por frasco.

Centropages velificatus apresentou uma produção de ovos média de $30,4 \pm 15,2$ ovos fêmea⁻¹ dia⁻¹, com um pico médio máximo de $51,6 \pm 11,9$ ovos fêmea⁻¹ dia⁻¹,

registrado em outubro de 2007, e com os picos das taxas individuais seguindo os picos das produções médias (Figura 2.2). A viabilidade média desta espécie esteve sempre acima de 60% e apresentou média de $74 \pm 29,6\%$. A produção de ovos de *Temora stylifera* apresentou uma média de $23,7 \pm 15,7$ ovos fêmea⁻¹ dia⁻¹, com as maiores taxas médias registradas em setembro ($60,3 \pm 38,1$ ovos fêmea⁻¹ dia⁻¹) e outubro de 2007 ($53,2 \pm 32,9$ ovos fêmea⁻¹ dia⁻¹) (Figura 2.3). Esta espécie apresentou uma produção individual máxima de 123 ovos fêmea⁻¹ dia⁻¹, a máxima dentre todas as espécies. A viabilidade dos ovos mostrou um percentual médio de $74,2 \pm 29,8\%$ e taxas acima de 40% em quase todos os meses.

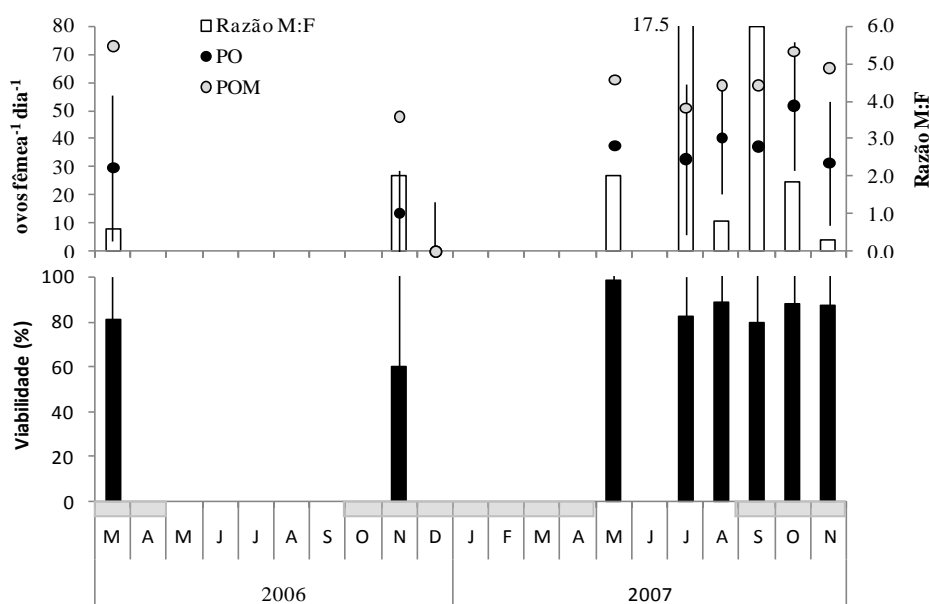


Figura 2.2. Variação temporal da produção (ovos fêmea⁻¹ dia⁻¹) e viabilidade (%) dos ovos de *Centropages velificatus*, entre março de 2006 e novembro de 2007, na região ao largo de Ubatuba (SP, Brasil). PO: produção de ovos média; POM: produção de ovos máxima; Razão M:F: razão entre machos e fêmeas. As barras verticais indicam os desvios padrão.

Clausocalanus furcatus e *Subeucalanus pileatus* apresentaram produções médias de ovos similares, em torno de 10 ovos fêmea⁻¹ dia⁻¹, e taxas individuais máximas acima de 30 ovos fêmea⁻¹ dia⁻¹ (Figuras 2.4 e 2.5, respectivamente). Os picos das taxas de produção de ovos acompanharam as taxas médias para ambas as espécies. *Clausocalanus furcatus* apresentou a maior viabilidade média dos ovos e o menor coeficiente de variação para este parâmetro ($CV = 5,46\%$), com percentuais sempre acima dos 80% (embora não tenha atingido 100% em nenhum dos 9 meses estudados). *Subeucalanus pileatus*, por outro lado, apresentou grande variabilidade nas taxas de viabilidade dos ovos ($CV = 77,56\%$) e percentual médio de $56,6 \pm 43,9\%$. A espécie

Calanopia americana mostrou uma taxa média de produção de ovos de $5,8 \pm 1,4$ ovos fêmea⁻¹ dia⁻¹, com um pico de $6,8 \pm 3,1$ ovos fêmea⁻¹ d⁻¹, registrado em setembro de 2006 (Figura 2.6). As taxas máximas individuais variaram entre 6 e 15 ovos fêmea⁻¹ dia⁻¹ e seguiram a variação das produções médias mensais.

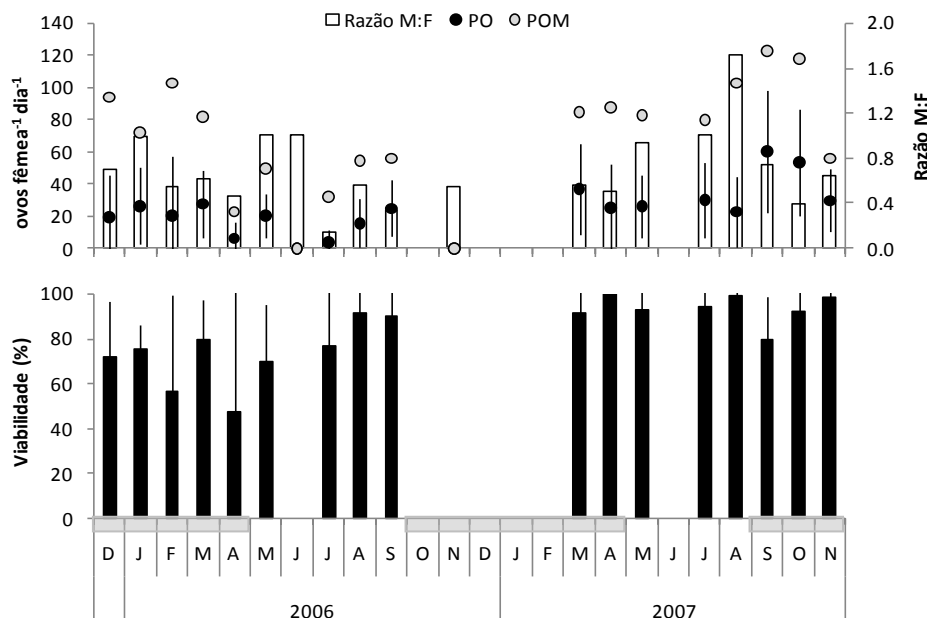


Figura 2.3. Variação temporal da produção (ovos fêmea⁻¹ dia⁻¹) e viabilidade (%) dos ovos de *Temora stylifera*, entre dezembro de 2005 e novembro de 2007, na região ao largo de Ubatuba (SP, Brasil). PO: produção de ovos média; POM: produção de ovos máxima; Razão M:F: razão entre machos e fêmeas. As barras verticais indicam os desvios padrão.

As taxas médias de produção de ovos de *Paracalanus* spp., *Acartia lilljeborgi* e *Temora turbinata* foram inferiores a 5 ovos fêmea⁻¹ dia⁻¹, embora estas taxas podem não ser realísticas para as duas primeiras espécies, devido ao reduzido número de experimentos mensais. *Temora turbinata* apresentou produção média de apenas $2,6 \pm 2,4$ ovos fêmea⁻¹ dia⁻¹ (Figura 2.7). A viabilidade dos ovos desta espécie foi a mais baixa dentre todas as espécies ($26,1 \pm 30,4\%$) e os ovos foram registrados como inviáveis em 8 dos 20 meses estudados. Como muitas fêmeas de *Temora turbinata* não produziram ovos no período de 48 horas, mesmo apresentando gônadas maduras e totalmente preenchidas, em fevereiro de 2007 foi realizado um experimento com 80 fêmeas desta espécie, com o objetivo de investigar qual seria o tempo necessário para que todas as 80 fêmeas incubadas produzissem ovos. Os experimentos mostraram que essa espécie necessita de um período médio entre 2 e 3 dias para que ocorra a maturação e liberação dos ovos, já que no quarto dia de experimentação (último dia de incubação), 64 fêmeas das 74 haviam produzido ovos (Figura 2.8). Neste caso, as taxas obtidas são apenas estimativas para a população, e não podem ser consideradas como taxas

individuais de produção de ovos. Outro aspecto importante é o fato de que muitas fêmeas produziram ovos em duas desovas, com intervalos que variaram entre aproximadamente 20 horas e um pouco menos que 72 horas.

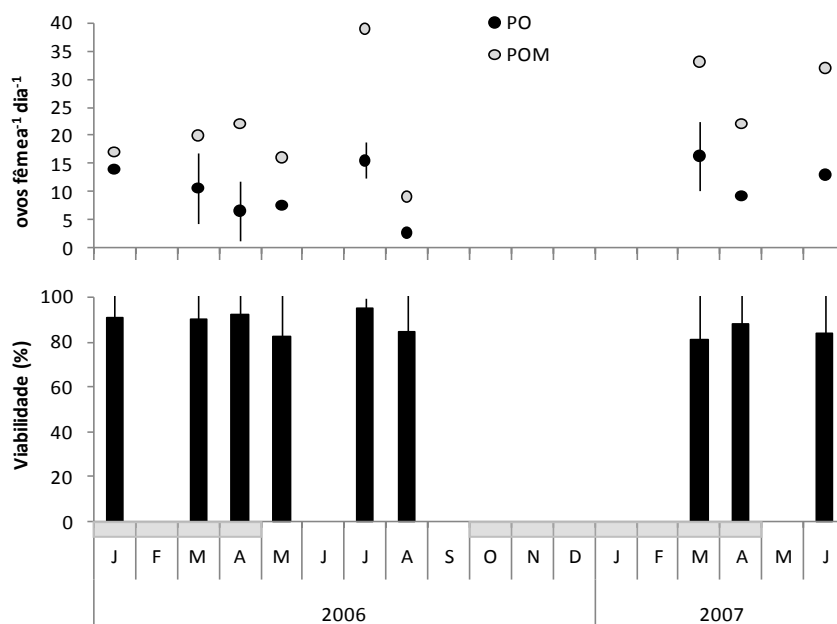


Figura 2.4. Variação temporal da produção (ovos fêmea⁻¹ dia⁻¹) e viabilidade (%) dos ovos de *Clausocalanus furcatus*, entre janeiro de 2006 e julho de 2007, na região ao largo de Ubatuba (SP, Brasil). PO: produção de ovos; POM: produção de ovos máxima. As barras verticais indicam os desvios padrão.

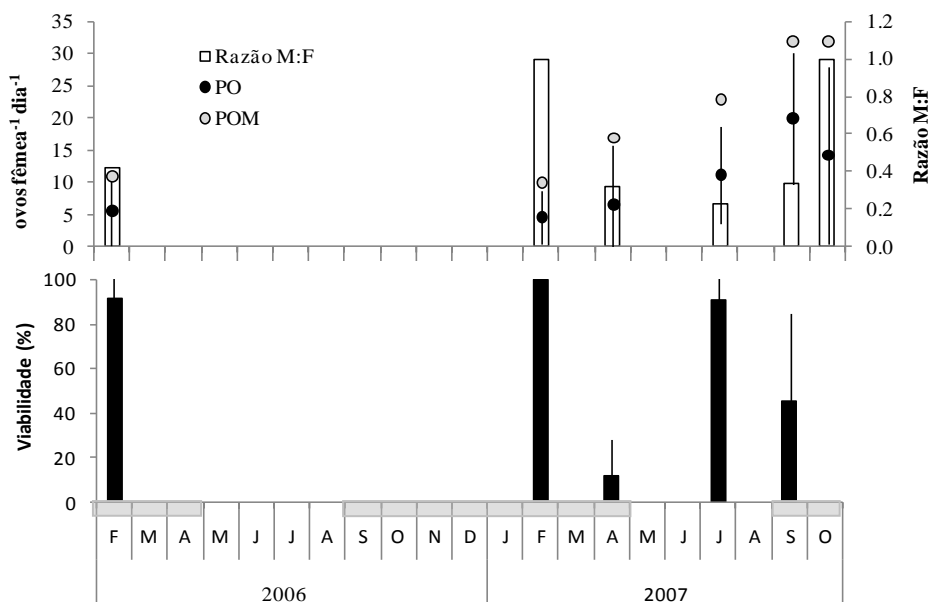


Figura 2.5. Variação temporal da produção (ovos fêmea⁻¹ dia⁻¹) e viabilidade (%) dos ovos de *Subeucalanus pileatus*, entre fevereiro de 2006 e outubro de 2007, na região ao largo de Ubatuba (SP, Brasil). PO: produção de ovos; POM: produção de ovos máxima; Razão M:F: razão entre machos e fêmeas. As barras verticais indicam os desvios padrão.

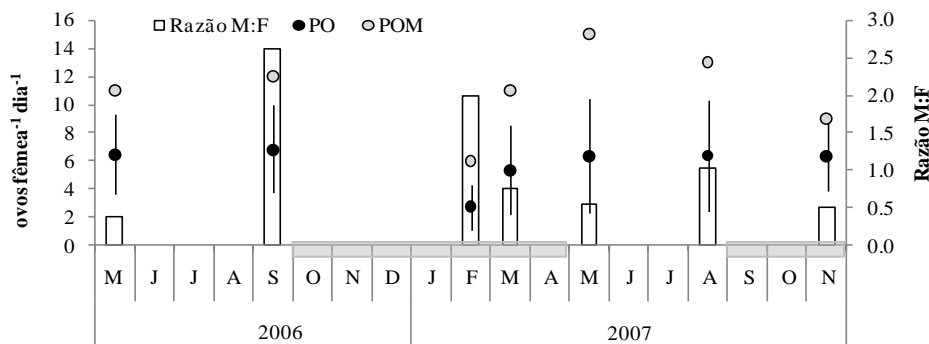


Figura 2.6. Variação temporal da produção de ovos (ovos fêmea⁻¹ dia⁻¹) de *Calanopia americana*, entre março de 2006 e novembro de 2007, na região ao largo de Ubatuba (SP, Brasil). PO: produção de ovos; POM: produção de ovos máxima; Razão M:F: razão entre machos e fêmeas. As barras verticais indicam os desvios padrão.

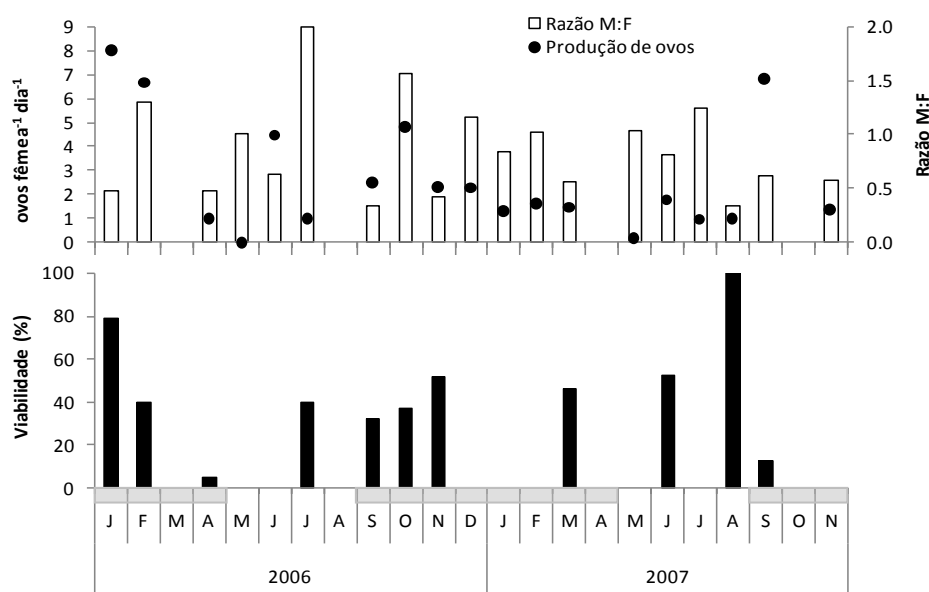


Figura 2.7. Variação temporal da produção (ovos fêmea⁻¹ dia⁻¹) e viabilidade dos ovos de *Temora turbinata*, entre janeiro de 2006 e novembro de 2007, na região ao largo de Ubatuba (SP, Brasil). Razão M:F: razão entre machos e fêmeas.

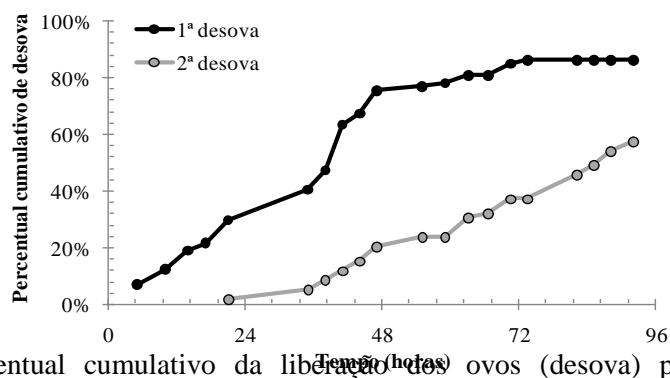


Figura 2.8. Percentual cumulativo da liberação dos ovos (desova) por fêmeas *Temora turbinata*, com base em 74 fêmeas incubadas por um período de 96 horas, durante fevereiro de 2007.

O crescimento reprodutivo médio para as dez espécies estudadas e a amplitude para este parâmetro podem ser observados na Tabela 2.6. A maior taxa de crescimento médio foi registrada para *Centropages velificatus* ($0,213 \pm 0,111 \text{ dia}^{-1}$), correspondendo a mais de 10 vezes a menor taxa média estimada dentre todas as espécies (*Temora turbinata*; $0,020 \pm 0,018 \text{ dia}^{-1}$). O crescimento máximo individual também foi registrado para *C. velificatus* ($1,02 \text{ dia}^{-1}$) e foi de 2 a 10 vezes maior que o crescimento máximo registrado para as demais espécies.

Tabela 2.5. Estimativas médias (média \pm DP), mínimas e máximas do crescimento reprodutivo e do peso seco e do conteúdo de carbono de fêmeas e ovos de *Temora turbinata*, *T. stylifera*, *Centropages velificatus*, *Calanopia americana*, *Acartia lilljeborgi*, *Paracalanus* spp., *Clausocalanus furcatus*, *Subeucalanus pileatus* e *Pontellopsis brevis*, obtidas para a região ao largo de Ubatuba, entre os meses de dezembro de 2005 e novembro de 2007.

Espécie	Fêmeas		Ovos	Crescimento (dia^{-1})		
	$\mu\text{g PS}$	$\mu\text{g C}$	$\mu\text{g C}$	média \pm DP	Amplitude	CMI
<i>Temora turbinata</i>	12,86 \pm 2,98	5,15 \pm 1,19	0,043	0,020 \pm 0,018	0-0,068	-
<i>Temora stylifera</i>	32,41 \pm 6,66	12,9 \pm 2,66	0,029	0,070 \pm 0,047	0-0,171	0,400
<i>Centropages velificatus</i>	22,41 \pm 6,70	8,97 \pm 2,68	0,056	0,213 \pm 0,111	0-0,340	1,020
<i>Calanopia americana</i>	20,47 \pm 2,65	8,19 \pm 1,06	0,150	0,106 \pm 0,025	0,058-0,133	0,281
<i>Acartia lilljeborgi</i>	8,90 \pm 3,98	3,56 \pm 1,59	0,052	0,030 \pm 0,021	0,014-0,044	0,092
<i>Paracalanus</i> spp.	4,07 \pm 1,15	1,63 \pm 0,46	0,026	0,031 \pm 0,007	0,026-0,036	0,093
<i>Clausocalanus furcatus</i>	7,85 \pm 1,27	3,14 \pm 0,51	0,022	0,066 \pm 0,032	0,017-0,113	0,215
<i>Subeucalanus pileatus</i>	82,73 \pm 15,9	33,09 \pm 6,36	0,226	0,076 \pm 0,023	0,046-0,105	0,226
<i>Pontellopsis brevis</i>	42,93 \pm 5,94	17,17 \pm 2,38	0,127	0,154 \pm 0,058	0,090-0,204	0,262

PS: peso seco; C: carbono; DP: desvio padrão; CMI: Crescimento Máximo Individual.

Influência das variáveis ambientais sobre as taxas reprodutivas

Alguns parâmetros reprodutivos das espécies apresentaram correlações significativas com as variáveis ambientais analisadas (Tabela 2.7). No geral, as associações mostram que esses copépodes provavelmente apresentam combinações de fatores ambientais típicas a cada espécie, já que poucos parâmetros foram correlacionados com mais de uma espécie. A temperatura parece exercer influência negativa sobre a produção de ovos e o crescimento reprodutivo das espécies de *Temora stylifera* e *T. turbinata*, enquanto que a clorofila *a* foi correlacionada positivamente com a produção de ovos desta última espécie (Spearman; $r_s = 0,487$; $p < 0,05$) e negativamente com a viabilidade dos ovos de *Centropages velificatus* (Spearman; $r_s = -0,833$; $p < 0,01$). A transparência da água apresentou correlação negativa com a produção de ovos média de *Calanopia americana* (Spearman; $r_s = -0,882$; $p < 0,01$) e

positiva com a produção de ovos máxima de *Clausocalanus furcatus* (Spearman; $r_s = 0,786$; $p < 0,05$). A densidade e biomassa totais dos copépodes parecem influenciar negativamente a reprodução de algumas espécies, tais como *C. americana*, *C. furcatus* e *T. stylifera*, mostrando que estas espécies podem preferir situações de baixas concentrações de copépodes para desovar.

Tabela 2.6. Coeficientes de correlação de Spearman entre algumas variáveis dependentes dos copépodes pelágicos e as principais variáveis independentes. Apenas valores significativos foram incluídos na tabela. * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$.

Variável Dependente	Variável Independente	<i>Temora turbinata</i>	<i>Temora stylifera</i>	<i>Centropages velificatus</i>	<i>Calanopia americana</i>	<i>Clausocalanus furcatus</i>
Produção de ovos média	Temperatura	-0,469*	-0,552*	n.s.	n.s.	n.s.
	Clorofila a	0,487*	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
	Transparência da Água	n.s.	n.s.	n.s.	-0,882**	n.s.
	Diatomáceas < 20 μm	n.s.	n.s.	n.s.	-0,811*	n.s.
	Fitoflagelados < 20 μm	n.s.	n.s.	0,893**	n.s.	n.s.
	Cianofíceas < 20 μm	n.s.	n.s.	-0,767*	n.s.	n.s.
	Fitoplâncton Total	n.s.	n.s.	0,785*	n.s.	n.s.
Produção de ovos máxima	Temperatura	-	-0,763***	n.s.	n.s.	n.s.
	Transparência da Água	-	n.s.	n.s.	n.s.	0,786*
	Densidade Copepoda	-	n.s.	n.s.	-0,829*	-0,778*
	Cianofíceas < 20 μm	-	-0,491*	n.s.	-0,817*	n.s.
Crescimento médio	Temperatura	-0,630**	-0,579**	n.s.	n.s.	n.s.
	Dinoflagelados < 20 μm	n.s.	n.s.	n.s.	-0,786*	n.s.
	Fitoflagelados < 20 μm	-0,462*	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
Crescimento máximo	Temperatura	-	-0,636**	n.s.	n.s.	n.s.
	Densidade Copepoda	-	n.s.	n.s.	-0,857*	n.s.
	Cianofíceas < 20 μm	-	n.s.	n.s.	-0,800*	n.s.
Viabilidade média	Clorofila a	n.s.	n.s.	-0,833**	n.s.	n.s.
	Biomassa Copepoda	n.s.	n.s.	-0,433*	n.s.	n.s.
	Ciliados	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	-0,761*
	Dinoflagelados > 20 μm	0,482*	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
	Fitoflagelados < 20 μm	n.s.	0,510*	0,964***	n.s.	n.s.
	Fitoplâncton Total	n.s.	0,491*	n.s.	n.s.	n.s.
Viabilidade máxima	Densidade Copepoda	-	-0,496*	n.s.	n.s.	n.s.
	Fitoplâncton Total	-	n.s.	0,928**	n.s.	n.s.

As taxas reprodutivas de todas as espécies analisadas apresentaram correlações tanto positivas quanto negativas com a comunidade fitoplanctônica. A produção e a viabilidade máxima dos ovos de *C. velificatus* apresentaram correlação positiva com a concentração do fitoplâncton total. Além disso, esta variável parece influenciar de alguma forma positiva a viabilidade dos ovos de *T. stylifera*. Alguns grupos de algas

apresentaram associações negativas com as taxas reprodutivas de algumas espécies, tais como algumas relações entre as cianofíceas, diatomáceas e os dinoflagelados menores que 20 µm e a produção e viabilidade de ovos de *C. americana*, *T. stylifera* e *C. velificatus*. As taxas reprodutivas da espécie *T. turbinata* foram correlacionadas negativamente com os fitoflagelados. E para as espécies *T. stylifera*, *C. velificatus* e *C. furcatus*, foram observadas correlações positivas com esse grupo de fitoplâncton.

2.4. Discussão

Produção e viabilidade dos ovos: estimativas, padrões gerais e variabilidade temporal

As taxas reprodutivas das espécies analisadas apresentaram grande variabilidade temporal, independentemente das estações sazonais e da intrusão da ACAS. A variação temporal das taxas reprodutivas das espécies analisadas mostrou que muitos dos valores relativamente baixos registrados em alguns meses são seguidos por picos esporádicos de produção e viabilidade dos ovos. Devido a este fato, todas as espécies apresentaram coeficientes de variação acima de 40% para as taxas reprodutivas médias, com exceção de *Calanopia americana*. Entre todas as espécies, *Temora turbinata* foi a única que apresentou taxas médias de produção de ovos superiores nos meses influenciados pela ACAS, reforçando a hipótese de que esta espécie seja oportunista em áreas de ressurgência (Lopes *et al.*, 1999). As demais espécies não apresentaram diferenças significativas entre os dois períodos, sugerindo que a reprodução dessas espécies é governada por outros processos.

Os valores de produção de ovos dos calanóides estudados estiveram, no geral, próximos aos registrados por essas mesmas espécies e/ou o mesmo gênero em outras regiões tropicais e subtropicais do mundo (Tabela 2.8). Entretanto, na maior parte dos trabalhos realizados, foram utilizados métodos diferentes para a obtenção das taxas de produção, o que pode ter contribuído para a variabilidade das estimativas. Bi & Benfield (2006), por exemplo, estimaram a produção de ovos de *Clausocalanus furcatus* utilizando dois métodos e encontraram valores médios obtidos a partir de experimentos de incubações até 6 vezes maiores que os estimados através do método da razão dos ovos de Edmonson (ver maiores detalhes no *Capítulo 3*). Para esses autores, uma provável explicação para essa diferença seria a elevada mortalidade dos ovos *in situ*, já que o primeiro método exclui o fator negativo da predação sobre os ovos. Além das diferenças metodológicas, existem ainda os problemas em torno dos cálculos realizados para a obtenção das taxas. Hopcroft & Roff (1998), por exemplo, não consideraram as

fêmeas com produção de ovos igual a zero na obtenção das estimativas médias, o que pode explicar as taxas relativamente maiores observadas nos estudos desses autores.

Independentemente dos diferentes métodos utilizados, as únicas espécies que apresentaram taxas de produção de ovos relativamente maiores em relação às outras regiões estudadas foram *Centropages velificatus* e *Clausocalanus furcatus* (Tabela 2.8). Particularmente para *C. velificatus*, a produção de ovos média observada na região de Ubatuba foi inferior apenas à registrada na área mais interna de Kingston Harbour, na Jamaica (Hopcroft & Roff, 1998), embora esta região seja caracterizada por apresentar uma concentração de clorofila *a* maior (mínimo $> 1,4 \text{ mg m}^{-3}$) e não terem sido consideradas as produções iguais a zero nos cálculos. As taxas de produção e viabilidade dos ovos foram correlacionadas positivamente com a concentração do fitoplâncton, o que é plausível, porque esta espécie consome tanto algas quanto outros crustáceos planctônicos (Turner, 1987). A elevada correlação entre as taxas reprodutivas desta espécie e os fitoflagelados menores que $20 \mu\text{m}$ é um indício, inclusive, de que esta espécie possa se alimentar de componentes do microzooplâncton através do processo de cascata trófica (ver, dentre outros, Turner, 2004 e Calbet, 2008), tais como ciliados, dinoflagelados heterotróficos e náuplios.

Na região ao largo de Ubatuba, *Clausocalanus furcatus* também apresentou taxas levemente maiores que as registradas em outras partes do mundo (Tabela 2.8), o que parece estar relacionado às maiores concentrações de clorofila *a* registradas na área estudada em relação às demais. Apesar disso, estudos mostram que esta espécie está adaptada a condições mais oligotróficas devido à sua capacidade de explorar pequenos volumes de água rapidamente (Mazzocchi & Paffenhöfer, 1999). Mazzocchi & Paffenhöfer (1998) observaram que a produção de ovos de *C. furcatus* é maior quando as concentrações de alimento são mais baixas, reforçando a forte adaptação deste calanóide às condições oligotróficas. Este fato poderia justificar a correlação positiva entre os valores máximos de produção de ovos e a transparência da água.

Além da alta eficiência de captura em ambientes oligotróficos, *Clausocalanus furcatus* parece possuir uma estratégia reprodutiva intermediária entre as espécies retentoras e as dispersoras de ovos. No passado esta espécie era apontada como pertencente ao primeiro grupo (Webber & Roff, 1995a), mas observações realizadas durante este e outros trabalhos recentes têm mostrado que a massa de ovos deste calanóide é bastante frágil e permanece aderida ao corpo das fêmeas por poucas horas apenas (Bi & Benfield, 2006; Cornils *et al.*, 2007). Neste caso, seria mais sensato

considerá-la como uma espécie dispersora, já que muito provavelmente os ovos são liberados antes da eclosão dos náuplios. Segundo Svensson (1996), essa seria uma estratégia eficiente para evitar uma maior mortalidade dos ovos, já que a massa de ovos seria facilmente solta do corpo da fêmea durante um ataque de um predador. Além disso, o fato de esta espécie apresentar movimentos natatórios rápidos (Mazzocchi & Paffenhöfer, 1999) atrairia um maior número de predadores visuais (Kjørboe, 2006), tornando a presença de sacos ovíferos “temporários” uma estratégia reprodutiva bastante eficaz no que diz respeito à proteção dos ovos. Acrescenta-se ainda o curto tempo de desenvolvimento dos náuplios (< 24h), observado neste e em outros trabalhos (Mazzocchi & Paffenhöfer, 1998), característico de espécies dispersoras (Kjørboe & Sabatini, 1994, 1995).

Mesmo *Centropages velificatus* e *Clausocalanus furcatus* tendo apresentado taxas de produção de ovos relativamente maiores que as observadas em outros ecossistemas tropicais e subtropicais, estas produções não foram constantes ao longo do período analisado. Especificamente para *C. velificatus*, na maior parte dos meses a concentração de fêmeas adultas maduras foi muito baixa, sugerindo que esta espécie apresenta picos reprodutivos ocasionais. Outras espécies, a exemplo de *Pontellopsis brevis*, parecem apresentar este mesmo tipo de padrão reprodutivo. Este Pontellidae apresentou a maior produção de ovos média dentre todas as espécies analisadas ($31,2 \pm 12,4$ ovos fêmea⁻¹ dia⁻¹), correspondendo a cerca de 6 vezes à obtida por *Paracalanus* spp. e 10 vezes à registrada para *Temora turbinata*, ambas bastante abundantes em áreas costeiras do Brasil (Lopes *et al.*, 2006b). O alto investimento reprodutivo observado para esta espécie poderia ser uma estratégia para compensar, provavelmente, poucas gerações por ano (Mauchline, 1998).

Apesar de pertencerem à mesma família, *Calanopia americana* apresentou um padrão oposto ao observado para *Pontellopsis brevis*. Diferentemente desta espécie, *C. americana* apresentou taxas de produção de ovos bem menores ($5,8 \pm 1,4$ ovos fêmea⁻¹ dia⁻¹) e valores de frequência e abundância mais elevados que *P. brevis*. As baixas taxas reprodutivas de *C. americana* podem ser uma resposta a um provável maior investimento energético na produção individual dos ovos, considerando que este calanóide apresenta ovos proporcionalmente maiores que a maior parte dos copépodes pelágicos (ver Capítulo 7). Esta espécie produz ovos grandes (> 120 µm de diâmetro), dotados de uma substância altamente aderente sobre sua superfície, a qual pode auxiliar o afundamento com a adesão de material do seston (o que aumentaria a densidade) ou

mesmo no assentamento dos mesmos no sedimento. Além disso, o registro de correlações negativas entre as taxas reprodutivas desta espécie e a densidade de copépodes indica uma preferência deste calanóide por desovar sob baixas concentrações de possíveis predadores de ovos.

Subeucalanus pileatus apresentou uma produção de ovos intermediária e até mesmo levemente elevada, quando comparada com a maioria das espécies apresentadas na Tabela 2.8. Os maiores picos médios foram registrados em setembro e outubro de 2007, coincidindo com a entrada da ACAS em ambos os meses e com o segundo maior pico de clorofila *a* ao longo de todo o estudo. Esta coincidência era esperada, já que este calanóide é onívoro com predominância de herbivoria oportunista, com consumo de crustáceos, ciliados e detritos apenas quando as concentrações fitoplantônicas são baixas (Turner, 1984). Outro aspecto relevante a respeito desta espécie é o fato de que seus náuplios não são capazes de capturar células pequenas com a mesma eficiência dos copepoditos e das fêmeas adultas, pois o segundo par de maxilas dos náuplios não é adaptado para tal (Paffenhöfer & Lewis, 1989). Este fato sugere que os náuplios desta espécie sejam limitados por alimento durante períodos mais oligotróficos. Estes estágios são capazes de se alimentar de células $> 10 \mu\text{m}$ (Paffenhöfer & Lewis, 1989), o que reforça a idéia de que este copéode seja uma espécie oportunista de períodos de intrusão da ACAS, quando seu investimento reprodutivo é maior.

Tabela 2.7. Comparação entre as taxas de produção de ovos das espécies estudadas no presente trabalho e algumas espécies dispersoras de ovos típicas de outras regiões tropicais e subtropicais do mundo. DP: desvio padrão; EP: erro padrão; Máx.: produção de ovos máxima da população; Temp. temperatura.

Espécie	Média±DP ou (±EP)	Máx.	Temp. (°C)	Clorofila a (mg m ⁻³)	Local	Fonte
<i>Acartia lilljeborgi</i>	1,6±0,9	2,3	20,6	0,4-4,1	Ubatuba, Brasil	Presente estudo
<i>Acartia lilljeborgi</i>	8,9±4,1	13,5	28,6	0,4	Ilha Anchieta, Brasil	(dados não publicados)
<i>Acartia lilljeborgi</i>	6,1(±0,4)	~18	20	0-5,3	Bahía Magdalena, México	Gómez-Gutierrez <i>et al.</i> (1999)
<i>Acartia lilljeborgi</i>	88	-	28	~40	Hunt's Bay, Jamaica	Hopcroft & Roff (1998)
<i>Acartia lilljeborgi</i>	10,4(±1,2)	-	28	0,35	Lime Cay, Jamaica	Hopcroft & Roff (1998)
<i>Acartia lilljeborgi</i>	34,5(±2,6)	-	28	1,4-2,6	Kingston Harbour (dentro), Jamaica	Hopcroft & Roff (1998)
<i>Acartia lilljeborgi</i>	20,2(±1)	-	28	1,4-2,6	Kingston Harbour (fora), Jamaica	Hopcroft & Roff (1998)
<i>Acartia lilljeborgi</i>	13,8-66,8	66,8	18,9-29,2	1,4-13,3	Estuário de Cananéia, Brasil	Ara (2001a)
<i>Acartia clausi</i>	2,1(±0,2)	~9	20	0-5,3	Baía Madalena, México	Gómez-Gutierrez <i>et al.</i> (1999)
<i>Acartia australis</i>	1,8(±0,2)	36,9	28-30	0,19-0,4	Mar de Andaman, Tailândia	Satapoomin <i>et al.</i> (2004)
<i>Calanopia americana</i>	5,8±1,4	6,8	20,6	0,4-4,1	Ubatuba, Brasil	Presente estudo
<i>Calanopia americana</i>	4,4(±0,3)	-	28	1,4-2,6	Kingston Harbour (fora), Jamaica	Hopcroft & Roff (1998)
<i>Calanopia americana</i>	3,2(±0,5)	-	28	0,35	Lime Cay, Jamaica	Hopcroft & Roff (1998)
<i>Centropages velificatus</i>	30,4±15,2	51,6	20,6	0,4-4,1	Ubatuba, Brasil	Presente estudo
<i>Centropages velificatus</i>	25,6±8,2	33,8	28,6	0,4	Ilha Anchieta, Brasil	(dados não publicados)
<i>Centropages velificatus</i>	51,3(±10,5)	-	28	1,4-2,6	Kingston Harbour (dentro), Jamaica	Hopcroft & Roff (1998)
<i>Centropages velificatus</i>	24,6(±1,9)	-	28	1,4-2,6	Kingston Harbour (fora), Jamaica	Hopcroft & Roff (1998)
<i>Centropages furcatus</i>	13,3(±1,6)	~42	20	0-5,3	Baía Madalena, México	Gómez-Gutierrez <i>et al.</i> (1999)
<i>Centropages furcatus</i>	7,7(±0,8)	80,3	28-30	0,19-0,4	Mar de Andaman, Tailândia	Satapoomin <i>et al.</i> (2004)
<i>Clausocalanus furcatus</i>	10,7±4,5	16,4	20,6	0,4-4,1	Ubatuba, Brasil	Presente estudo
<i>Clausocalanus furcatus</i>	4,5	-	28	0,11	ao largo de Discovery Bay, Jamaica	Hopcroft & Roff (1998)
<i>Clausocalanus furcatus</i>	5±9	13	-	<1	ao largo de Rio de Janeiro, Brasil	Lopes <i>et al.</i> (2007)
<i>Clausocalanus furcatus</i>	12,08(±1,4)	~13	20-26	-	Golfo do México, EUA	Bi & Benfield (2006)
<i>Clausocalanus furcatus</i>	4,2(±0,7)-4,8(±1,4)	10	21,3-26,7	0,2-0,58	Golfo de Aqaba, Mar Vermelho	Cornils <i>et al.</i> (2007)
<i>Paracalanus spp.</i>	4,3±2,9	6,3	20,6	0,4-4,1	Ubatuba, Brasil	Presente estudo
<i>Pacalanus parvus</i>	6,4(±0,4)	~20	20	0-5,3	Baía Madalena, México	Gómez-Gutierrez <i>et al.</i> (1999)

Tabela 2.7. Cont. Comparação entre as taxas de produção de ovos das espécies estudadas no presente trabalho e algumas espécies dispersoras de ovos típicas de outras regiões tropicais e subtropicais do mundo. DP: desvio padrão; EP: erro padrão; Máx.: produção de ovos máxima da população; Temp. temperatura.

<i>Espécie</i>	Média±DP ou (±EP)	Máx.	Temp. (°C)	Clorofila a (mg m-3)	Local	Fonte
<i>Acrocalanus gibber</i>	8,8(±0,6)	61,9	28-30	0,19-0,4	Mar de Andaman, Tailândia	Satapoomin <i>et al.</i> (2004)
<i>Paracalanus indicus</i>	12,9	32,8	22,5-28,5	~0,2-0,91	North West Cape - ~20m, Austrália	McKinnon & Duggan (2001)
<i>Paracalanus indicus</i>	10	17,5	22,4-27,6	~0,2-0,91	North West Cape - ~100m, Austrália	McKinnon & Duggan (2001)
<i>Paracalanus aculeatus</i>	~18	29,54	22,5-28,5	~0,2-0,91	North West Cape - ~20m, Austrália	McKinnon & Duggan (2001)
<i>Paracalanus aculeatus</i>	9,2(±0,9)	-	28	0,35	Lime Cay, Jamaica	Hopcroft & Roff (1998)
<i>Parvocalanus crassirostris</i>	26,9(±1,7)	-	28	1,4-2,6	Kingston Harbour, Jamaica	Hopcroft & Roff (1998)
<i>Parvocalanus crassirostris</i>	9,4	20	~23,5	~0,6	North West Cape - ~100m, Austrália	McKinnon & Duggan (2001)
<i>Pontellopsis brevis</i>	31,2±12,4	45	20,6	0,4-4,1	Ubatuba, Brasil	Presente estudo
<i>Subeucalanus pileatus</i>	10,4±6	20	20,6	0,4-4,1	Ubatuba, Brasil	Presente estudo
<i>Temora stylifera</i>	23,7±15,7	60,3	20,6	0,4-4,1	Ubatuba, Brasil	Presente estudo
<i>Temora stylifera</i>	32,4±11,9	53,6	28,6	0,4	Ilha Anchieta, Brasil	(dados não publicados)
<i>Temora stylifera</i>	24(±4,4)	-	28	0,35	Lime Cay, Jamaica	Hopcroft & Roff (1998)
<i>Temora stylifera</i>	23,3(±4,8)	-	28	0,11	ao largo de Discovery Bay, Jamaica	Hopcroft & Roff (1998)
<i>Temora turbinata</i>	2,6±2,4	8	20,6	0,4-4,1	Ubatuba, Brasil	Presente estudo
<i>Temora turbinata</i>	2,6±1,7	6,6	28,6	0,4	Ilha Anchieta, Brasil	(dados não publicados)
<i>Temora turbinata</i>	18,3(±4,8)	-	28	1,4-2,6	Kingston Harbour (dentro), Jamaica	Hopcroft & Roff (1998)
<i>Temora turbinata</i>	13,9(±1,6)	-	28	1,4-2,6	Kingston Harbour (fora), Jamaica	Hopcroft & Roff (1998)
<i>Temora turbinata</i>	8(±1,2)	-	28	0,35	Lime Cay, Jamaica	Hopcroft & Roff (1998)
<i>Temora discaudata</i>	34,9(±2,0)	195,3	28-30	0,19-0,4	Mar de Andaman, Tailândia	Satapoomin <i>et al.</i> (2004)
<i>Undinula vulgaris</i>	7	-	28	0,35	Lime Cay, Jamaica	Hopcroft & Roff (1998)
<i>Undinula vulgaris</i>	13,5	-	28	0,11	ao largo de Discovery Bay, Jamaica	Hopcroft & Roff (1998)

Temora turbinata e *Acartia lilljeborgi* parecem ser, dentre todas as espécies analisadas, as mais limitadas em termos reprodutivos. Os valores observados para *T. turbinata* foram cerca de 3 a 7 vezes menores que as registradas na Jamaica e, para *A. lilljeborgi*, entre 4 e 13 vezes mais baixas às observadas em diversas áreas tropicais e subtropicais do Atlântico (ver Tabela 2.8). Considerando esta última espécie, foram realizados experimentos em apenas dois meses, mas os resultados encontrados na região ao largo de Ubatuba e na área estudada próxima à Ilha Anchieta (*dados não publicados*) sugerem aparentemente que esta espécie é limitada por alimento no ambiente de plataforma, mesmo essa região tendo apresentado concentração de clorofila maior. A região próxima à Ilha Anchieta apresentou uma concentração média de clorofila em torno de $0,4 \text{ mg m}^{-3}$, ao passo que a região de plataforma mostrou valores entre $0,5$ e $1,2 \text{ mg m}^{-3}$ nos meses em que foi possível incubar este calanóide. Paffenhöfer & Stearns (1988) mostraram que outra espécie de *Acartia* (*A. tonsa*), que também é comum em áreas estuarinas e costeiras, é incapaz de obter alimento de maneira eficiente em águas mais oligotróficas, típicas de muitas regiões de plataforma e oceânicas. Esse fato parece ser condizente também com *A. lilljeborgi*, já que esta espécie é bastante comum em estuários e áreas mais costeiras e não apresenta densidades elevadas em regiões de plataforma (por ex.: Björnberg, 1981; Sartori & Lopes, 2000; Miyashita *et al.*, 2009). Entretanto, a discrepância observada entre a maior quantidade de alimento na plataforma e a menor produção de ovos de *Acartia lilljeborgi* em comparação com a registrada na região próxima à Ilha Anchieta poderia ser explicada por prováveis respostas negativas frente à advecção das populações mais costeiras para a região de plataforma. Neste caso, as taxas de produção de ovos mais baixas seriam um reflexo das condições adversas nas quais as fêmeas foram submetidas, tais como (i) a baixa concentração de adultos na região mais ao largo – o que reduziria as taxas de encontro com o parceiro e, conseqüentemente, novas cópulas, e (ii) mudança nas características físico-químicas da água. Estes fatos poderiam explicar também a ocorrência dos ovos com espinhos e aparentemente de resistência, os quais são liberados por algumas espécies quando submetidas a condições adversas (ver revisão de Mauchline, 1998).

Temora turbinata apresentou taxas reprodutivas baixas, principalmente se forem comparadas com a espécie congênica *Temora stylifera*. A produção de ovos média desta última espécie foi de $23,7 \pm 15,7$ ovos fêmea⁻¹ dia⁻¹, cerca de 9 vezes a registrada para *T. turbinata* ($2,6 \pm 2,4$ ovos fêmea⁻¹ dia⁻¹). Mesmo assim, as duas foram espécies abundantes na região estudada (ver *Capítulo 1*), mostrando que existe um paradoxo

entre as elevadas densidades e as baixas taxas reprodutivas de *T. turbinata*. A princípio, podemos deduzir uma estratégia altamente eficiente para esta espécie, já que as baixas produções de ovos registradas sustentam elevadas densidades populacionais de copepoditos imaturos e adultos (ver *Capítulo 1*). Um fato que parece estar relacionado à estratégia de *T. turbinata* seria as elevadas concentrações de fêmeas maduras e com gônadas quase que totalmente preenchidas com óvulos e ovos, observados em praticamente todos os meses. Este fato não foi observado para *T. stylifera* e nem para os demais calanóides, sugerindo que *T. turbinata* apresente vantagens similares às espécies retentoras, as quais compartilham elevadas abundâncias e baixas fecundidades (Kjørboe & Sabatini, 1994, 1995; Satapoomin *et al.*, 2004; *Capítulo 3*). As espécies retentoras apresentam diversas vantagens em relação às dispersoras, incluindo baixa mortalidade dos ovos (Kjørboe & Sabatini, 1994) e adaptações comportamentais que reduzem o impacto predatório (Paffenhöfer, 1993). Entretanto, muitas das características comuns às espécies retentoras não são compartilhadas com *Temora turbinata*. Neste caso, grandes vantagens desta espécie seriam provavelmente associadas (i) ao hábito alimentar oportunista em situações de elevada concentração de alimento (Lopes, 1997; Hopcroft *et al.*, 1998), confirmando a correlação positiva com a clorofila *a*, (ii) à capacidade de consumir células de um amplo espectro de tamanho, inclusive as grandes (~18 µm), a partir do quarto estágio naupliar (Paffenhöfer & Knowles, 1978), e (iii) à contínua liberação de ovos durante a maior parte do ano (presente estudo). Esta última estratégia poderia não ser vantajosa se considerarmos que a produção de ovos média é bastante reduzida, mas o elevado número de fêmeas com condições de desovar compensaria as baixas taxas reprodutivas (estrategista k). Diferentemente do que foi registrado para esta espécie, *Temora stylifera* apresentou elevadas taxas de produção de ovos, embora nem sempre a maior parte das fêmeas tenha apresentado gônadas totalmente preenchidas. Neste caso, esta espécie seria estrategista r e suas elevadas taxas de produção de ovos compensariam as poucas fêmeas em condições de desova.

As variáveis ambientais analisadas no presente trabalho apresentaram flutuações bastante acentuadas, e estudos realizados nessa região mostram que essas mudanças são bastante intensas também considerando uma escala de tempo diária (Gaeta *et al.*, 1999). Entretanto, não ficou evidente que alguma das variáveis analisadas apresente associação direta com as taxas reprodutivas. Embora espécies que não possuem receptáculo seminal necessitem de novas cópulas apresentem elevada dependência da presença de um número equitativo entre fêmeas e machos (Kjørboe, 2006), nenhuma das espécies

pertencentes a este grupo apresentou flutuação das taxas de produção de ovos associadas às proporções entre machos e fêmeas. Porém, dentre todos os fatores mensurados, a temperatura parece ser a principal forçante controladora das taxas das duas espécies de *Temora*, ao passo que o alimento e a concentração total de copépodes parecem afetar de algum modo a reprodução de todas as espécies.

O fato de algumas taxas reprodutivas não terem sido associadas significativamente às variáveis ambientais analisadas pode ser um indicativo de uma prevalência das condições pré-reprodutivas mesmo após ter ocorrido mudanças nas condições do meio. Segundo Tester & Turner (1990), existe uma considerável variabilidade no período de resposta de copépodes marinhos desde a ingestão até a reprodução, podendo variar entre 9,5 e 91 horas, dependendo da espécie. Dagg *et al.* (1988), por exemplo, observaram que *Acartia tonsa* e *Centropages furcatus* podem aumentar suas taxas de produção de ovos em um período de algumas horas após serem expostas a um acréscimo na disponibilidade de alimento associada aos eventos de ressurgência no Golfo do México. Desta forma, a variabilidade das características reprodutivas só será associada significativamente com as variáveis ambientais caso essas se mantenham praticamente estáveis desde o momento em que os copépodes foram expostos a tais condições até a ocasião da coleta.

Estudos mostram que não apenas a produção de ovos pode ser afetada pelas variáveis ambientais, mas também a taxa de viabilidade dos ovos. No geral, apenas três espécies apresentaram taxas de viabilidade dos ovos inferiores a 70% (*Temora turbinata*, *Acartia lilljeborgi* e *Subeucalanus pileatus*) e todas elas mostraram grande variabilidade nessas taxas, independentemente das condições ambientais mensuradas no presente trabalho. Segundo Mauchline (1998), a falta de novas cópulas após uma desova de uma ou algumas ninhadas de ovos poderia ser uma das causas associadas ao surgimento de ovos inviáveis. Ianora *et al.* (1999) mostraram que outros fatores podem afetar a viabilidade, tais como alguns dinoflagelados que podem reduzir a capacidade de fertilização em copépodes machos. Outras algas que parecem apresentar algum efeito deletério sobre o desenvolvimento embrionário dos copépodes são as diatomáceas (Ianora *et al.*, 1995; Miralto *et al.*, 1995; 1999), apesar de que este fato possa estar relacionado mais com as condições laboratoriais (elevado tempo de incubação e altas concentrações de monoculturas) do que com os efeitos deletérios em si (Irigoién *et al.*, 2002).

Crescimento reprodutivo e a comparação com os modelos globais

A maioria das espécies apresentou valores abaixo do crescimento médio estimado por meio dos modelos empíricos para espécies dispersoras de ovos (Figura 2.9). Este fato mostra que o crescimento médio dessas espécies é limitado na região estudada entre 15,7 e 81% do valor estimado para ambientes com temperatura média de 20°C (0,190 dia⁻¹, calculada com base em um Q₁₀ de 1,59 para dados *in situ*; Hirst & Bunker, 2003). As maiores taxas médias de crescimento foram registradas para *Centropages velificatus* (0,213 ± 0,111 dia⁻¹) e esta foi a única que apresentou valores acima da média de 0,190 dia⁻¹. Nenhuma das espécies, entretanto, apresentou média superior à média global dos copepoditos imaturos (Hirst & Bunker, 2003), também recalculada para 20°C (considerando um Q₁₀ de 2,19). Neste caso, apenas *C. velificatus* apresentou valores médios mensais próximos à média global dos copepoditos imaturos. O crescimento máximo individual (CMI) também foi registrado para *C. velificatus* (1,02 dia⁻¹), correspondendo de 2 a 10 vezes o CMI registrado para as demais espécies. No geral, as taxas das espécies estudadas foram inferiores àquelas reportadas por outros autores, tais como Mauchline (1998) e Hopcroft *et al.* (1998).

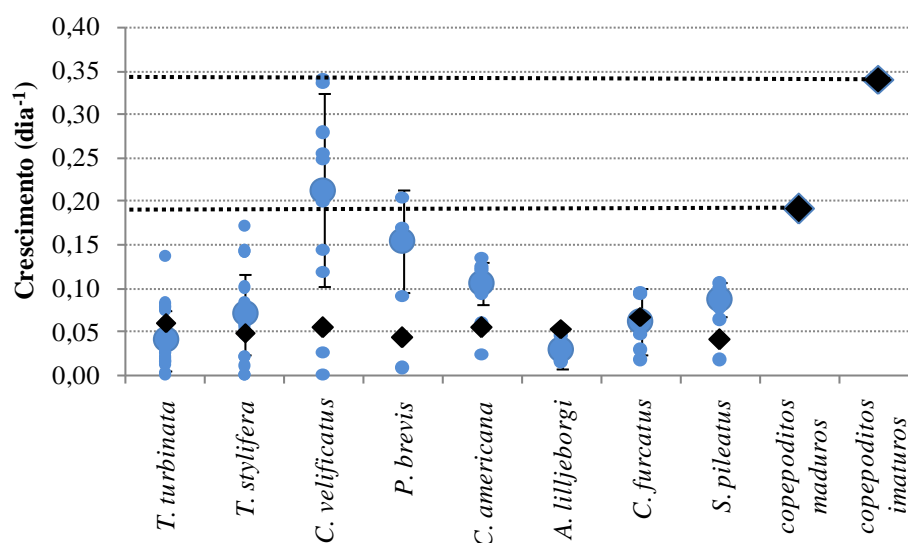


Figura 2.9. Comparação entre as taxas médias de crescimento das espécies de copépodes pelágicos dispersores de ovos e as estimadas a partir dos modelos globais de Hirst & Bunker (2003). Para cada espécie, são apresentadas a média e o desvio padrão (círculos maiores e barras), os valores médios mensais (círculos menores) e o crescimento médio estimado a partir do modelo de Hirst & Bunker (losangos menores). Os valores apresentados em “copepoditos maduros” (losango maior da esquerda) e “copepoditos imaturos” (losango maior da direita) são médias globais apresentadas por esses autores com base em revisão de literatura (recalculadas para 20°C, com base no Q₁₀ de 1,59 e 2,19, respectivamente; Hirst & Bunker, 2003).

Levando-se ainda em consideração o valor médio de crescimento reprodutivo para copépodes dispersores de ovos por volta de $0,190 \text{ dia}^{-1}$, podemos observar que as taxas médias de produção de ovos necessárias para as espécies analisadas no presente trabalho atingir essa média seriam inferiores a $30 \text{ ovos fêmea}^{-1} \text{ dia}^{-1}$ para a maioria das espécies (Tabela 2.9). A única espécie que precisaria produzir uma grande quantidade de ovos para atingir essa taxa de crescimento seria *T. stylifera*, cuja produção esperada seria algo em torno dos $85 \text{ ovos fêmea}^{-1} \text{ dia}^{-1}$. O maior valor de crescimento reprodutivo já registrado para um copépode dispersor de ovos em condições naturais foi de $0,558 \text{ dia}^{-1}$ (Hirst & Bunker, 2003), correspondendo a $0,723 \text{ dia}^{-1}$ para uma temperatura de 20°C . Considerando hipoteticamente que essa taxa máxima seja aplicável para todas as espécies de copépodes pelágicos pertencentes a este grupo, a metade das espécies analisadas precisaria produzir algo em torno ou superior a $100 \text{ ovos fêmea}^{-1} \text{ dia}^{-1}$, incluindo a expressiva taxa de $322 \text{ ovos fêmea}^{-1} \text{ dia}^{-1}$, estimada para *T. stylifera*.

Tabela 2.8. Estimativas médias da produção esperada (ovos fêmea⁻¹ dia⁻¹) que uma fêmea das espécies analisadas no presente trabalho precisaria para atingir as taxas média e máxima globais de crescimento reprodutivo ($0,190$ e $0,723 \text{ dia}^{-1}$, respectivamente), já registradas para copépodes pelágicos dispersores de ovos (recalculadas para 20°C , considerando um Q_{10} de $1,59$; Hirst & Bunker, 2003). TMedG: taxa média global; TMaxG: taxa máxima global.

Espécie	Fêmeas	Ovos	ovos fêmea ⁻¹ dia ⁻¹	
	µg C	µg C	TMedG	TMaxG
<i>Temora turbinata</i>	5,15±1,19	0,043	23	87
<i>Temora stylifera</i>	12,9±2,66	0,029	85	322
<i>Centropages velificatus</i>	8,97±2,68	0,056	30	116
<i>Calanopia americana</i>	8,19±1,06	0,150	10	39
<i>Acartia lilljeborgi</i>	3,56±1,59	0,052	13	49
<i>Paracalanus</i> spp.	1,63±0,46	0,026	12	45
<i>Clausocalanus furcatus</i>	3,14±0,51	0,022	27	103
<i>Subeucalanus pileatus</i>	33,09±6,36	0,226	28	106
<i>Pontellopsis brevis</i>	17,17±2,38	0,127	26	98

As taxas de crescimento das espécies estudadas apresentaram grande variabilidade em relação aos modelos de Hirst & Lampitt (1998) e Hirst & Bunker (2003). Para as espécies *Temora turbinata*, *Clausocalanus furcatus* (considerando apenas o modelo de Hirst & Lampitt, 1998), *Paracalanus* spp. e *Acartia lilljeborgi*, os modelos sobrestimaram as taxas de crescimento em relação às baseadas nos dados de produção de ovos (Figuras 2.10 e 2.11). Para as espécies *Centropages velificatus*, *Calanopia americana*, *Subeucalanus pileatus* e *Pontellopsis brevis*, os valores estimados pelos modelos foram relativamente menores em relação aos experimentais.

Temora stylifera e *Clausocalanus furcatus* (neste caso, considerando o modelo de Hirst & Bunker, 2003) apresentaram maior variabilidade dos dados em torno da linha 1:1. Para todas as espécies, o modelo de Hirst & Lampitt (1998) previu taxas sempre maiores em comparação ao modelo de Hirst & Bunker (2003).

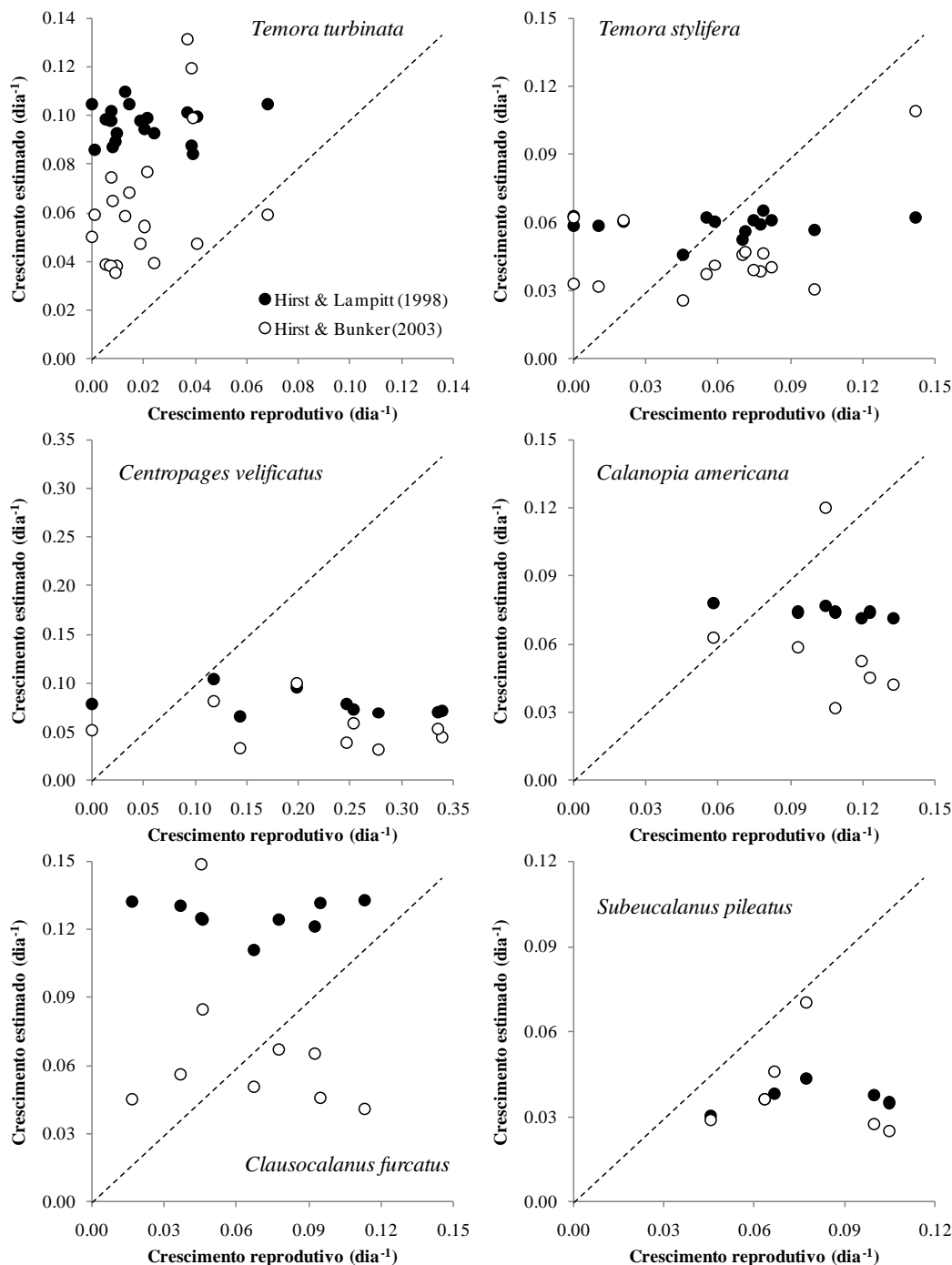


Figura 2.10. Crescimento (dia^{-1}) das fêmeas de *Temora turbinata*, *T. stylifera*, *Centropages velificatus*, *Calanopia americana*, *Clausocalanus furcatus* e *Subeucalanus pileatus*, com base em dados obtidos entre dezembro de 2005 e novembro de 2007, na região ao largo de Ubatuba (SP, Brasil). Os gráficos apresentam comparações entre as taxas de crescimento reprodutivo e as taxas estimadas a partir dos modelos de Hirst & Lampitt (1998) e de Hirst & Bunker (2003).

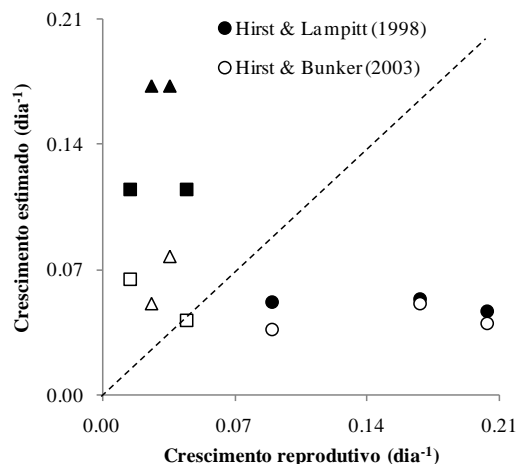


Figura 2.11. Crescimento (dia^{-1}) das fêmeas de *Pontellopsis brevis* (círculos), *Acartia lilljeborgi* (quadrados) e *Paracalanus* spp. (triângulos), com base em dados obtidos no período de dezembro de 2005 a novembro de 2007, na região ao largo de Ubatuba (SP, Brasil). Os gráficos apresentam comparações entre as taxas de crescimento reprodutivo e as taxas estimadas a partir dos modelos de Hirst & Lampitt (1998) e de Hirst & Bunker (2003).

Considerando a expressiva alternância das espécies dominantes registradas ao longo do ano (ver *Capítulo 1*), as análises comparativas realizadas demonstram que os modelos podem subestimar (ou superestimar) os cálculos de produção secundária das fêmeas adultas de espécies dispersoras de ovos em algumas situações (ver *Capítulo 4*). Essas análises também mostram que existe uma variabilidade em torno das taxas de crescimento reprodutivo de espécies tropicais e subtropicais, tanto considerando a escala inter quanto a intra-específica, e que boa parte dessas variações pode não ser causada por covariáveis ambientais geralmente estudadas, como a temperatura e a clorofila *a*.

Capítulo 3

Produção de ovos e crescimento reprodutivo de
copépodes pelágicos retentores de sacos ovíferos
ao largo de Ubatuba (SP, Brasil)

Capítulo 3. Produção de ovos e crescimento reprodutivo de copépodes pelágicos retentores de sacos ovíferos ao largo de Ubatuba (SP, Brasil)

Resumo

O presente estudo teve como objetivo geral caracterizar as taxas de produção de ovos e de crescimento reprodutivo de seis espécies de copépodes retentores de sacos ovíferos, na região ao largo de Ubatuba (SP, Brasil). Todas as espécies analisadas apresentaram taxas médias de produção de ovos inferiores às obtidas em outras regiões tropicais e subtropicais. No entanto, foram registrados picos ocasionais de produção, sugerindo que estes copépodes possuem estratégias que compensam os meses de baixa produtividade. A reprodução de algumas espécies parece ser associada a fatores intra-específicos, tais como o tamanho dos ovos e a razão entre as densidades de machos e fêmeas. Algumas taxas de crescimento obtidas diferiram fortemente das previstas por modelos globais, mostrando que a aplicação destes modelos deve ser realizada com cautela em regiões tropicais e subtropicais.

Palavras-chave: copépodes pelágicos, retentores, produção de ovos, crescimento reprodutivo, plataforma continental, região tropical/subtropical, Brasil

3.1. Introdução

Os copépodes ciclopóides e harpacticóides são importantes membros das comunidades planctônicas marinhas em todas as faixas latitudinais (Paffenhöfer, 1993; Hopcroft & Roff, 1998; Lopes *et al.*, 1999; Satapoomin *et al.*, 2004; Madsen *et al.*, 2008; Neumann-Leitão *et al.*, 2008; McKinnon *et al.*, 2008; Miyashita *et al.*, 2009), com destaque, em termos numéricos e de diversidade de espécies, para os oitónídeos e onceídeos (Paffenhöfer, 1993; Gallienne & Robins, 2001; Turner, 2004; Böttger-Schnack & Schnack, 2005). Eles são representados principalmente por espécies de pequeno porte (< 1 mm). Apesar da expressiva contribuição numérica desses pequenos copépodes, o conhecimento atual sobre a ecologia dessas duas ordens é ainda limitado (Huys & Böttger-Schnack, 1994; Turner, 2004; Böttger-Schnack & Schnack, 2005). Como consequência, sínteses globais sobre taxas de crescimento e fecundidade de copépodes pelágicos marinhos, tais como as compilações realizadas por Hirst & Lampitt (1998), Hirst & Bunker (2003) e Bunker & Hirst (2004), são baseadas principalmente em espécies da ordem Calanoida.

A reprodução da maioria das espécies de ciclopóides e harpacticóides é caracterizada por apresentar retenção de sacos ovíferos (Boxshall & Halsey, 2004), o que permite uma maior proteção aos ovos quando comparada com a estratégia das

espécies dispersoras (Kjørboe & Sabatini, 1995). Essa estratégia reprodutiva tem sido frequentemente associada a baixas taxas de fecundidade e de crescimento (Hirst & Bunker, 2003; Bunker & Hirst, 2004; entretanto, ver Lopes *et al.*, 2007). Em contrapartida, espécies retentoras apresentam densidades e biomassas relativamente altas quando comparadas com as espécies dispersoras co-ocorrentes (Satapoomin *et al.*, 2004). Vários estudos têm mostrado que taxas reduzidas de produção de ovos são paradoxalmente relacionadas a populações extremamente densas de copépodes retentores. Exemplos são as espécies *Oncaea bispinosa* (Böttger-Schnack & Schnack, 2005), na região do Mar Vermelho, *Oithona similis* (Dvoretsky & Dvoretsky, 2009), na região do Mar de Barents e *Microsetella norvegica* (Uye *et al.*, 2002), no Mar do Japão. Apesar das taxas reprodutivas relativamente baixas, alguns estudos têm evidenciado freqüentes picos de produção de ovos (Moore & Sander, 1977; Uye *et al.*, 2002; Satapoomin *et al.*, 2004), sugerindo que esta seria uma forma de compensar os períodos de baixas taxas reprodutivas. Muitos desses picos são respostas a condições ótimas de temperatura e alimento (Paffenhöfer, 1993), embora fatores intra-específicos possam também apresentar forte influência. Dentre esses fatores, a razão entre machos e fêmeas é freqüentemente apontada como determinante na dinâmica populacional de muitas espécies de copépodes pelágicos (Kjørboe, 2006).

Desde as últimas décadas, um considerável esforço tem sido feito para determinar o crescimento peso-específico dos copépodes pelágicos (Hirst & McKinnon, 2001), principalmente para o propósito de obter a produção secundária destes organismos. Dentre os diversos métodos para estimar o crescimento de copépodes, o de produção de ovos tem sido um dos mais aplicados (Runge & Roff, 2000), embora possua limitações (Hirst & Mckinnon, 2001). O uso de modelos globais baseados em análises de dados oriundos de várias partes do mundo (Hirst & Lampitt, 1998; Hirst & Bunker, 2003) tem sido uma importante ferramenta na obtenção do crescimento de copépodes (Roman *et al.*, 2000, 2002; Leandro *et al.*, 2006; Liu & Hopcroft, 2006a e b; Miyashita *et al.*, 2009), apesar de serem baseados principalmente em estudos desenvolvidos em regiões costeiras de áreas temperadas. Desta forma, o teste desses modelos em regiões tropicais, subtropicais e é essencial para o entendimento e para a validação de tais ferramentas (Liu & Hopcroft, 2006a).

O presente estudo tem como objetivos (i) caracterizar o tamanho das ninhadas e as taxas de produção e viabilidade dos ovos de seis espécies de copépodes retentores de sacos ovígeros, considerando uma variabilidade temporal de três anos, e (ii) estimar

as taxas de crescimento reprodutivo das fêmeas dessas espécies, comparando-as com os modelos globais de Hirst & Lampitt (1998) e Hirst & Bunker (2003).

3.2. Material e Métodos

Durante o período entre julho de 2005 e novembro de 2008, foram estimadas as taxas de produção de ovos para seis espécies de copépodes pelágicos retentores de sacos ovígeros (Tabela 3.1), sendo três de ciclopóides e 3 de harpacticóides. Os dados de produção de ovos dessas espécies (exceto *Corycaeus giesbrechtii*) foram obtidos a partir do método da proporção dos ovos (*egg-ratio method*), proposto inicialmente por Edmondson (1960, 1968) para estimar a produção de ovos de rotíferos e, posteriormente, adaptado para copépodes pelágicos por diversos autores, como McKinnon & Klump (1998), Satapoomin *et al.* (2004) e Böttger-Schnack & Schnack (2005). Para a espécie *Oncaea venusta* foram estimadas as taxas de produção de ovos com base tanto no método da proporção de ovos quanto em experimentos de incubação e para *Corycaeus giesbrechti* foi utilizado apenas o método da incubação.

Tabela 3.1. Espécies de copépodes pelágicos retentores de sacos ovígeros da região ao largo de Ubatuba (SP, Brasil), cujas taxas de produção de ovos foram estimadas durante o período de julho de 2005 a novembro de 2008. TD, tempo de desenvolvimento e TE, taxa de eclosão dos ovos.

Espécie	Método da Proporção dos Ovos (número de meses*)	Experimentos por Incubação (número de meses)
<i>Oncaea venusta</i>	TD e TE (35 - 34)	13
<i>Corycaeus giesbrechtii</i>	---	3
<i>Oithona plumifera</i>	TD e TE (35 - 20)	---
<i>Macrosetella gracilis</i>	TD e TE (16 - 11)	---
<i>Microsetella rosea</i>	TD (26 - 4)	---
<i>Clytemnestra scutellata</i>	TD (32 - 19)	---

*(número de meses com ocorrência de fêmeas maduras – número de meses com ocorrência de fêmeas com sacos ovígeros)

Produção de ovos - Método da Proporção dos Ovos

A proporção dos ovos é obtida a partir da razão entre a abundância de ovos (A_{ovos} ; ovos m^{-3}) e a abundância de fêmeas ($A_{fêmeas}$; ind. m^{-3}). Este método possui os seguintes pressupostos: 1) a distribuição dos ovos é uniforme ao longo da coluna de água, e 2) todos os ovos são viáveis. Desta forma, as taxas de eclosão e de produção são iguais e podem ser estimadas a partir do seguinte cálculo:

$$P_{ovos} = (A_{ovos}/A_{fêmeas})/TD_{ovos}$$

Onde, A_{ovos} e $A_{fêmeas}$ são as abundâncias de ovos e fêmeas, respectivamente, e TD é o tempo de desenvolvimento dos ovos. O tempo de desenvolvimento dos ovos pode ser substituído pela taxa de eclosão dos ovos (Sabatini & Kiørboe, 1994; Satapoomin *et al.*, 2004). Neste caso, a produção de ovos é estimada a partir da fórmula:

$$P_{ovos} = (A_{ovos}/A_{fêmeas}) * TE_{ovos}$$

Onde, TE_{ovos} representa a taxa de eclosão dos ovos.

Obtenção das abundâncias de ovos e fêmeas

A abundância de ovos e fêmeas foi estimada a partir das amostras fixadas, coletadas com a rede de 200 μm , conforme descrito no *Capítulo 1*. Inspeções visuais realizadas com os organismos vivos a partir das amostras para os experimentos mostraram que poucos sacos se desprenderam das fêmeas de *Oncaea venusta* e das três espécies de harpacticóides. Desta forma, acreditamos que a maior parte dos sacos desprendidos, verificados nas amostras fixadas, se soltaram das fêmeas durante a subamostragem. Para *Oithona plumifera*, entretanto, foram registrados uma quantidade expressiva de sacos soltos após os arrastos. Assim, neste caso, foram realizadas correções nas abundâncias dos ovos com base na Figura 5A de Hopcroft *et al.* (1998), considerando que os sacos ovígeros dessa espécie possuem um comprimento médio de 250 μm . Os sacos que se desprenderam das fêmeas foram identificados conforme as espécies, baseado nas seguintes características: forma do saco e dos ovos, tonalidade, disposição dos ovos e tamanho médio dos sacos e dos ovos (Tabela 3.2). Para esta etapa, cerca de vinte espécimes que portavam sacos ovígeros foram separados para cada uma das cinco espécies selecionadas. Para a espécie *Oncaea venusta*, além dessa classificação, os sacos soltos foram identificados e diferenciados dos sacos das demais espécies de onceídeos com base nas características apontadas na Tabela 1 de Böttger-Schnack & Schnack (2005).

Com exceção de *Oncaea venusta*, a contagem e a medição dos ovos foram feitas em toda a amostra. Os sacos foram desprendidos das fêmeas e/ou triados das amostras fixadas, sendo estes últimos para posterior identificação com base nas características apontadas anteriormente. Em seguida, os sacos foram rompidos com um estilete (quando necessário, foi utilizada uma solução de hipoclorito de sódio a 2%) e os ovos foram contados e medidos segundo os mesmos métodos descritos no *Capítulo 2*. Devido à grande quantidade de sacos ovígeros nas amostras, foi elaborada, a partir do décimo mês de contagem (maio de 2006), uma regressão para a espécie *O. venusta* com

base no maior comprimento e na maior largura dos sacos ovígeros e no respectivo número de ovos (Figura 3.1). Os sacos foram medidos em suas maiores dimensões como forma de obter um valor mais próximo do volume dos mesmos, já que uma única medida de comprimento, por exemplo, pode ter mais de uma medida de largura (sugerindo diferentes quantidades de ovos). Foram tomadas medidas de trinta e cinco sacos ovígeros, selecionados aleatoriamente de forma a contemplar uma grande amplitude de tamanhos. Durante a elaboração do modelo de regressão foram feitas análises para verificar qual a curva que melhor se ajustou aos dados em questão. Neste caso, a curva exponencial foi a que apresentou maior coeficiente de determinação (94,75%), seguida pelas regressões linear (91,78%) e logarítmica (88,35%).

Tabela 3.2. Características dos sacos ovígeros e dos ovos das cinco espécies de copépodes pelágicos selecionadas para os cálculos de produção de ovos a partir do *método da proporção dos ovos*. Os valores referentes à quantidade e ao tamanho dos sacos e ovos são médias baseadas nas amostras analisadas. Para o tamanho dos ovos e/ou sacos ovais, são apresentadas médias entre o maior comprimento e a maior largura (ver Böttger-Schnack & Schnack, 2005).

Espécie	Forma	Tonal.	Disposição	Quant.	Tamanho (µm)
	sacos/ovos	ovos	ovos	sacos/ovos*	sacos/ovos
<i>Oncaea venusta</i>	ov. e comp./irreg.	claros	fil. mult.	2/30-50	300/52
<i>Oithona plumifera</i>	along. e n.comp./irreg.	claros	2-4 fil.	2/8-14	250/72,6
<i>Macrosetella gracilis</i>	along. e comp./irreg.	escuros	2-4 fil.	2/6-10	320/82
<i>Microsetella rosea</i>	along. e comp./irreg.	escuros	fil. irreg.	2/10-20	250/55,6
<i>Clytemnestra scutellata</i>	arred. e n.comp./esf.	claros	agreg.esf.	1/8-12	180/57,1

ov.: oval; comp.: compacto; irreg.: irregular; along.: alongado; n.comp.: não compacto; arred.: arredondado; esf.: esférico; tonal.: tonalidade; fil.: fileiras; mult.: múltiplas; agreg.esf.: agregados como uma esfera; quant.: quantidade. *ovos saco⁻¹.

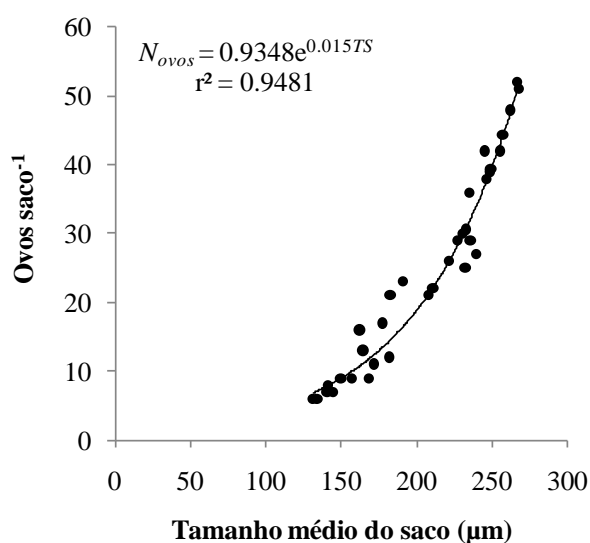


Figura 3.1. Regressão do número de ovos (N_{ovos}) em função do tamanho médio do saco (TS ; µm), para a espécie *Oncaea venusta*, com base em trinta e cinco sacos ovígeros. O tamanho médio dos sacos foi obtido a partir da média entre o maior comprimento e a maior largura.

Obtenção das taxas de desenvolvimento e eclosão dos ovos

A produção de ovos baseada no tempo de desenvolvimento foi estimada para as espécies *Oncaea venusta*, *Oithona plumifera*, *Macrosetella gracilis*, *Microsetella rosea* e *Clytemnestra scutellata*, enquanto que a baseada na taxa de eclosão dos ovos foi estimada experimentalmente apenas para as três primeiras espécies, pois não foram encontradas fêmeas portando sacos durante as etapas experimentais.

O tempo de desenvolvimento dos ovos (D_{ovos}) de *Oncaea venusta* foi obtido como uma função da temperatura (T), elaborada a partir dos valores registrados por Hirakawa (1995; Tabela 1), cuja amplitude variou entre 10 e 30 °C:

$$D_{ovos} = 53,739e^{-0,112T} \quad (r^2 = 0,9377)$$

Para a espécie *Oithona plumifera* foi utilizado o tempo de desenvolvimento registrado por Hopcroft & Roff (1996) de 1,5 dias, considerando a temperatura de 28 °C. Assim, considerando um Q_{10} igual a 3, foram estimados os tempos para as temperaturas médias registradas em cada mês em que foi possível aplicar o *método da proporção dos ovos*. Para as outras três espécies foram estimados os tempos de desenvolvimento dos ovos a partir do modelo baseado em dados de temperatura (T) e comprimento total da fêmea (CT), proposto por Santos *et al.* (1999), para copépodes harpacticóides:

$$D_{ovos} = 12,823 - 0,944T + 0,016T^2 + 3,780CT \quad (r^2 = 0,78)$$

Além dos valores estimados a partir deste modelo, também foram feitas estimativas para as espécies *Microsetella rosea* e *Macrosetella gracilis*, a partir do modelo elaborado para espécie *Microsetella norvegica*, por Uye *et al.* (2002):

$$D_{ovos} = 269(T - 7,9)^{-1,75} \quad (r = -0,999)$$

As taxas de eclosão dos ovos foram estimadas seguindo os métodos descritos em Satapoomin *et al.* (2004). Neste caso, fêmeas com sacos ovígeros foram incubadas individualmente em placas Corning® de 12 cavidades (8 mL), por 48 horas, em condições controladas de luz e temperatura. Mais detalhes sobre os métodos de coleta, acondicionamento das amostras de plâncton vivo e de água e manipulação das fêmeas em laboratório se encontram no tópico Material e Métodos do *Capítulo 2*.

As fêmeas com os sacos ovígeros foram monitoradas em intervalos que variaram entre três e seis horas. Para cada intervalo monitorado, o percentual de eclosão foi calculado a partir do número de fêmeas com sacos eclodidos neste intervalo dividido pelo número total de fêmeas incubadas inicialmente. Assim, a taxa de eclosão foi calculada a partir das regressões lineares obtidas entre o tempo de incubação e o

cumulativo do percentual de eclosão dos ovos. Para os experimentos de incubação, foram selecionadas entre 20 e 40 fêmeas da espécie *Oncaea venusta* e entre seis e dez fêmeas das espécies *Oithona plumifera* e *Macrosetella gracilis*. Nos meses em que não foi possível calcular a taxa de eclosão dos ovos, esta foi estimada como uma função da temperatura média destes meses, a partir de modelos de regressão linear derivados das taxas estimadas nos outros meses.

Produção de ovos - Método da Incubação

Em alguns meses, as taxas de produção de ovos das espécies *Oncaea venusta* e *Corycaeus giesbrechti* foram estimadas a partir do método de incubação, em associação com os experimentos para a obtenção das taxas de eclosão dos ovos. Os valores das taxas de produção de ovos (P) foram obtidos a partir da fórmula: $P(\text{ovos fêmea}^{-1} \text{ dia}^{-1}) = (NO * T) / 24$, onde NO representa o número de ovos produzidos e T o tempo total de incubação. As fêmeas foram coletadas, manipuladas e incubadas individualmente, em placas Corning® de 12 cavidades, seguindo os mesmos métodos descritos no Capítulo 2. Para *C. giesbrechti* foram selecionadas de 24 a 36 fêmeas que não estavam portando sacos ovíferos. Com relação à espécie *O. venusta*, foram utilizadas fêmeas também incluídas nos experimentos para a obtenção das taxas de eclosão dos ovos. Apenas as fêmeas cujos sacos eclodiram durante o período inicial de 24 horas foram reincubadas. Como forma de estimar a produção média populacional de ambas as espécies, todas as fêmeas foram incluídas nos cálculos finais, inclusive as que não produziram ovos durante o período de incubação (Runge & Roff, 2000 e Hirst & McKinnon, 2001).

Em julho de 2006, foram realizados experimentos adicionais com casais de *Oncaea venusta*, para observações sobre o tempo gasto, em média, com o processo de cópula. Para isto, foram triados 15 machos e 15 fêmeas de amostras coletadas na região do Boqueirão, próxima à Ilha Anchieta. Em seguida, 15 casais foram separados individualmente em placas Corning® de 6 cavidades (~15 mL), preenchidas com água do mar filtrada em 65 µm. Os experimentos observacionais duraram cerca de 8,5 dias, com monitoramentos de 6 em 6 horas e troca do meio a cada 24 horas.

Viabilidade dos ovos

A viabilidade dos ovos (V) foi obtida a partir da seguinte fórmula: $V (\%) = (NN * 100 * T) / NO * 24$, onde NN representa o número de náuplios eclodidos, T o tempo de incubação dos ovos e NO o número total de ovos presentes nos sacos ovíferos. Este

último dado representa a soma entre o número de náuplios e o número de ovos que não eclodiram. Foram considerados nos cálculos de viabilidade apenas os casos em que foi registrada eclosão dos náuplios e uma nova produção de ovos durante as 48 horas. Assim, acreditamos que os casos em que não houve eclosão representam ovos recém produzidos e ainda dentro do período de desenvolvimento embrionário dos náuplios.

Crescimento reprodutivo

O crescimento reprodutivo (dia^{-1}) foi obtido a partir da razão entre os conteúdos em carbono dos ovos produzidos e das fêmeas de cada espécie, conforme a seguinte fórmula:

$$C_{rep} = (PC_{ovo} * PO) / PC_{fêmea}$$

Onde, PC_{ovos} e $PC_{fêmeas}$ representam o peso médio em carbono do ovo ($\mu\text{g C ovo}^{-1}$) e da fêmea ($\mu\text{g C fêmea}^{-1}$) e PO representa o número de ovos produzidos (ovos $\text{fêmea}^{-1} \text{ dia}^{-1}$). O conteúdo em carbono dos ovos e das fêmeas foi estimado a partir das amostras fixadas e/ou dos experimentos, como descrito no *Capítulo 2*. De início, o peso seco das fêmeas das amostras fixadas e/ou utilizadas nos experimentos foi obtido a partir das equações morfométricas apresentadas na Tabela 1.2 (*Capítulo 1*). Foram tomadas medidas de prossomo de todas as fêmeas presentes nas alíquotas das amostras fixadas (ver *Capítulo 1*) e/ou utilizadas nos experimentos.

Com relação aos ovos, foram realizadas medições aleatórias do diâmetro de pelo menos 35 ovos para cada espécie, tendo como limite de 10 ovos para cada fêmea das espécies *Oncaea venusta* e *Corycaeus giesbrechti* e de 5 ovos para cada fêmea das demais espécies. Como observado na Tabela 3.2, os ovos de quase todas as espécies apresentam forma irregular. Após a obtenção do peso seco das fêmeas e do volume dos ovos, os dados de concentração de carbono das fêmeas e dos ovos foram obtidos a partir dos fatores 0,4 (Mauchline, 1998) e $0,14 * 10^{-6} \mu\text{g C } \mu\text{m}^{-3}$ (Kjørboe *et al.*, 1985), respectivamente.

Análise dos dados

Devido a grande amplitude dos valores obtidos, optou-se pela transformação dos dados a partir do Log (X + 1). Assim, foram realizadas análises de correlação de Pearson entre as taxas reprodutivas e as principais variáveis ambientais mensuradas, cuja significância foi obtida a partir do Teste *t*, ao nível de $\alpha = 0,05$. Para efeito comparativo, foram calculados os coeficientes de variação (CV; %) para o tamanho das

ninhadas, do prossomo das fêmeas e do diâmetro dos ovos das espécies analisadas, e para as taxas reprodutivas e principais variáveis ambientais (ver *Capítulo 1*). A razão entre as densidades de machos e fêmeas foi obtida para a espécie *O. venusta*, a partir dos dados apresentados no primeiro capítulo. Para as espécies *Oncaea venusta* e *Oithona plumifera*, foi testado o efeito da influência da ACAS (Água Central do Atlântico Sul) sobre as taxas reprodutivas (ver *Capítulo 1*). Esta análise foi avaliada através do Teste *U* de Mann-Whitney, para o nível de significância de 5% e acompanhada pelo método de Student-Newman-Keuls para comparação entre os blocos, quando constatada diferença significativa.

3.3. Resultados

Observações qualitativas sobre os ovos e o comportamento das fêmeas

A eclosão dos náuplios é realizada de forma quase que simultânea em um mesmo saco, mas foram registrados casos em que os sacos de uma mesma fêmea apresentaram eclosão em momentos distintos. Esses casos foram registrados para as espécies *Oithona plumifera* e *Oncaea venusta*. Para a espécie *Corycaeus giesbrechti*, foram registradas situações em que algumas fêmeas desprenderam o único saco ovífero durante o período de incubação. A maior parte dos ovos desses sacos desprendidos não estava viável e se deteriorou. Foram registrados comportamentos de canibalismo sobre os náuplios em *Oncaea venusta*, *Corycaeus giesbrechti* e *Oithona plumifera*. Sobre os ovos, foram registrados casos de canibalismo em *Oncaea venusta*, quando algum dos sacos (ou os dois) se desprende da fêmea. Os ovos de *Macrosetella gracilis* apresentaram mudança de coloração e tamanho ao longo do período de incubação. De início, os ovos são pequenos e compactos, de coloração branco-azulada. Em seguida, os ovos adquirem uma coloração laranja-avermelhada e são maiores e mais soltos. Ao eclodirem, os náuplios se mantêm presos a estruturas do próprio saco ou ao abdômen da fêmea.

Tempo de desenvolvimento e taxas de eclosão dos ovos

As estimativas do tempo médio de desenvolvimento dos ovos para as cinco espécies estão apresentadas na Tabela 3.3. Todas as espécies apresentaram um tempo médio acima de 2,7 dias, com um valor médio superior registrado para *O. venusta* ($5,5 \pm 1,3$ dias). As estimativas variaram entre 1,9 dias, para *M. gracilis*, considerando uma temperatura de 24,8 °C, e 8,8 dias, estimado para *O. venusta*, a 16,1 °C. Para as

estimativas realizadas para as espécies *Microsetella rosea* e *M. gracilis*, os valores registrados a partir do modelo elaborado para copépodes harpacticóides por Santos *et al.* (1999) foram cerca de 2 vezes superiores aos estimados a partir do modelo de Uye *et al.* (2002), elaborado para a espécie *Microsetella norvegica*.

Como nem sempre foi possível estimar as taxas de eclosão dos ovos para as três espécies, foram elaborados modelos de regressão com base nas taxas obtidas em outros meses (Tabela 3.4). Para as três espécies, os modelos de regressão exponencial foram os que apresentaram os maiores coeficientes de determinação ($p < 0,0001$). Os modelos foram elaborados com base em taxas obtidas para faixas de temperatura entre 20 e 25 °C para as espécies *O. venusta* e *O. plumifera*, e entre 22 e 25 °C para *M. gracilis*.

Tabela 3.3. Estimativas médias, máximas e mínimas do tempo de desenvolvimento dos ovos, em dias, para as espécies retentoras de sacos ovíferos, realizadas com base em diversas fontes. DP: desvio padrão. *Considerando um Q_{10} igual a 3.

Espécie	média±DP	Mínimo	máximo	Fonte
<i>Oncaea venusta</i>	5,5±1,3	3,3 (24,85 °C)	8,8 (16,11 °C)	Hirakawa (1995)
<i>Oithona plumifera</i>	3,5±0,6	2,2 (24,85 °C)	4,8 (16,11 °C)	Hopcroft & Roff (1996)*
<i>Microsetella rosea</i>	2,7±0,3	2,4 (22,62 °C)	3,1 (20,79 °C)	Uye <i>et al.</i> (2002)
	5,3±0,2	5,1 (22,62 °C)	5,6 (20,79 °C)	Santos <i>et al.</i> (1999)
<i>Macrosetella gracilis</i>	2,7±0,5	1,9 (24,85 °C)	3,8 (19,27 °C)	Uye <i>et al.</i> (2002)
	5,3±0,4	4,7 (24,85 °C)	6,1 (16,11 °C)	Santos <i>et al.</i> (1999)
<i>Clytemnestra scutellata</i>	4,1±0,7	3,2 (23,62 °C)	5,5 (16,11 °C)	Santos <i>et al.</i> (1999)

Tabela 3.4. Modelos de regressão exponencial entre as taxas de eclosão dos ovos (TE_{ovos}) e a temperatura (T) para as espécies *Oncaea venusta*, *Oithona plumifera* e *Macrosetella gracilis*. n : número de experimentos executados.

Espécie	Regressão	r^2	Temperatura	n	Q_{10} médio
<i>Oncaea venusta</i>	$TE_{ovos} = 0,0092e^{0,1399T}$	0,9211	20-25 °C	8	1,738
<i>Oithona plumifera</i>	$TE_{ovos} = 0,0315e^{0,1031T}$	0,8268	20-25 °C	4	4,071
<i>Macrosetella gracilis</i>	$TE_{ovos} = 0,0035e^{0,1491T}$	0,9626	22-25 °C	3	3,115

Para os meses cujas temperaturas foram inferiores às faixas utilizadas nos experimentos para a obtenção das taxas de eclosão, foram feitos cálculos baseados no Q_{10} médio de cada espécie. No geral, as maiores taxas de eclosão foram registradas para a espécie *O. plumifera* ($0,250 \pm 0,056 \text{ dia}^{-1}$), cujos valores variaram de 0,160 a 0,385 dia^{-1} , seguida por *Oncaea venusta* ($0,172 \pm 0,049 \text{ dia}^{-1}$), com amplitude de 0,088 a 0,298 dia^{-1} , e *M. gracilis* ($0,092 \pm 0,016 \text{ dia}^{-1}$), com taxas entre 0,068 e 0,126 dia^{-1} .

Tamanho das ninhadas

As maiores ninhadas médias foram registradas para os ciclopóides *O. venusta* ($65,1 \pm 28,9$ ovos fêmea⁻¹), *Corycaeus giesbrechti* ($42,3 \pm 20,9$ ovos fêmea⁻¹) e *O. plumifera* ($20,4 \pm 6,4$ ovos fêmea⁻¹) (Tabela 3.5). As demais espécies apresentaram valores médios inferiores a 20 ovos fêmea⁻¹, apesar de estas espécies terem apresentado

Tabela 3.5. Tamanhos médios, mínimos e máximos das ninhadas (ovos fêmea⁻¹) das espécies *Oncaea venusta*, *Oithona plumifera*, *Corycaeus giesbrechti*, *Microsetella rosea*, *Macrosetella gracilis* e *Clytemnestra scutellata*.

Espécie	Ninhadas (ovos fêmea ⁻¹)		
	média±DP	amplitude	n
<i>Oncaea venusta</i>	65,1±28,9	11 - 117	256*
<i>Oithona plumifera</i>	20,4±6,4	1 - 42	48
<i>Corycaeus giesbrechti</i>	42,3±20,9	8 - 81	57
<i>Microsetella rosea</i>	17,5±14,2	5 - 38	8
<i>Macrosetella gracilis</i>	16,8±3,7	1 - 32	49
<i>Clytemnestra scutellata</i>	7,5±6,1	1 - 25	42

DP: desvio padrão; n: número de ninhadas mensuradas (*neste caso, não foram consideradas as ninhadas estimadas a partir da regressão apresentada na Figura 3.1).

ninhadas máximas acima desse valor. A espécie *Clytemnestra scutellata* teve a menor ninhada média ($7,5 \pm 6,1$ ovos fêmea⁻¹), sendo cerca de 9 vezes inferior à média apresentada por *O. venusta*. Quanto à variabilidade nos tamanhos médios das ninhadas *C. scutellata* foi a que apresentou o maior coeficiente de variação (CV = 81,33%), seguida por *Microsetella rosea* (CV = 81,14%).

Tamanho das fêmeas e dos ovos

Os tamanhos médios do prossomo das fêmeas e do diâmetro dos ovos das seis espécies analisadas estão apresentados na Tabela 3.6. Os dados mostram que houve pouca variabilidade entre os valores das duas medidas (CV < 8%, para o comprimento do prossomo, e < 15%, para o diâmetro dos ovos). O maior coeficiente de variação para o comprimento do prossomo foi observado para *C. scutellata* (CV = 7,17%) e *C. giesbrechti* (CV = 6,91%), ao passo que o menor foi registrado para *Oncaea venusta* (CV = 4,32%). Os maiores comprimentos médios do prossomo foram registrados para *M. gracilis* ($733,2 \pm 45,4$ µm) e *O. plumifera* ($713,8 \pm 38,5$ µm). Estas mesmas espécies apresentaram ovos com maiores diâmetros médios (> 70 µm) e também mostraram maiores coeficientes de variação deste parâmetro (CV > 9%; assim como *Oncaea venusta*). *Macrosetella gracilis* apresentou ovos com diâmetro variando entre 58,9 e 107,3 µm, sendo este último valor o máximo registrado para todas as espécies (foram registrados apenas 3 ovos com diâmetros médios acima de 100 µm, todos desta espécie).

Tabela 3.6. Tamanhos médios, mínimos e máximos do prossom das fêmeas e do diâmetro dos ovos das espécies *Oncaea venusta*, *Oithona plumifera*, *Corycaeus giesbrechti*, *Microsetella rosea*, *Macrosetella gracilis* e *Clytemnestra scutellata*.

Espécie	Fêmeas (μm)			Ovos (μm)		
	média \pm DP	amplitude	n	média \pm DP	amplitude	n
<i>Oncaea venusta</i>	582,8 \pm 25,2	523,8 - 648,9	575	51,7 \pm 5,7	47,5 - 61,7	430
<i>Oithona plumifera</i>	713,8 \pm 38,5	602,5 - 799,9	625	71,3 \pm 6,7	54,8 - 90,1	54
<i>Corycaeus giesbrechti</i>	625 \pm 43,2	514,3 - 718,4	483	61,1 \pm 4	53,3 - 71,8	370
<i>Microsetella rosea</i>	426,2 \pm 21,5	411,5 - 468,7	104	55,4 \pm 2,8	48,9 - 58,7	35
<i>Macrosetella gracilis</i>	733,2 \pm 45,4	668,3 - 836,1	68	78,9 \pm 10,3	58,9 - 107,3	59
<i>Clytemnestra scutellata</i>	542,2 \pm 38,9	461,6 - 680,1	172	57,3 \pm 2,1	48,9 - 66,7	42

DP: desvio padrão; n: número de fêmeas ou ovos mensurados.

Produção e viabilidade dos ovos e crescimento reprodutivo

As taxas de produção de ovos obtidas a partir dos diversos métodos não apresentaram diferenças significativas nos valores médios para as espécies *O. venusta* e *O. plumifera* (Tabela 3.7) (Teste de Kruskal-Wallis; $p > 0,05$). Mesmo assim, os dois métodos empregados (proporção dos ovos e experimentos de incubação) apresentaram valores dissimilares em alguns meses para *O. venusta* (Figuras 3.2 e 3.3). Considerando as três estimativas, esta espécie apresentou produção média entre $7,62 \pm 12,39$ e $9,34 \pm 5,2$ ovos fêmea⁻¹ dia⁻¹ (Tabela 3.7), com menor variabilidade dos dados para a estimativa feita a partir das incubações (CV = 55,67%; ao passo que os CVs registrados para as outras estimativas foram superiores a 150%).

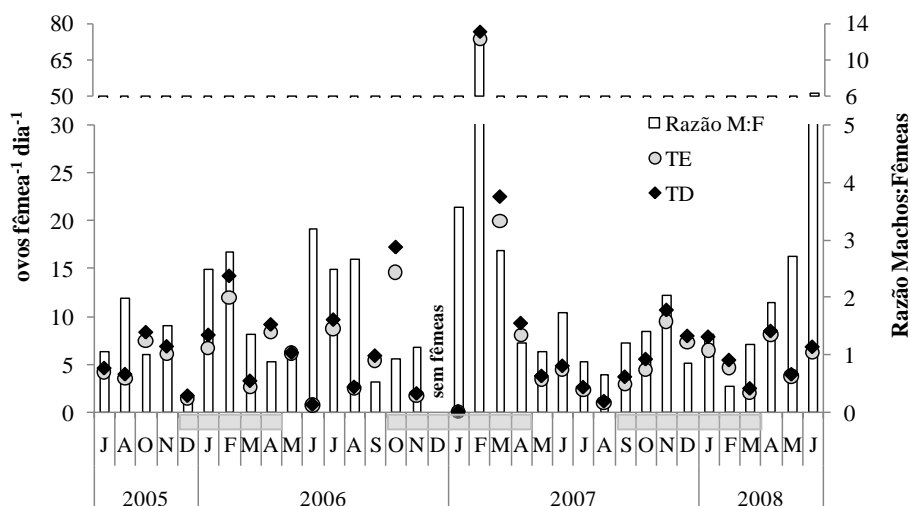


Figura 3.2. Variação temporal da produção de ovos (ovos fêmea⁻¹ dia⁻¹) de *Oncaea venusta*, entre julho de 2005 e junho de 2008, na região ao largo de Ubatuba (SP, Brasil). Razão M:F: razão entre machos e fêmeas; TE e TD: produção de ovos baseada na taxa de eclosão e no tempo de desenvolvimento dos ovos, respectivamente. As caixas de cor cinza localizadas nos eixos das abscissas indicam os meses com influência da ACAS.

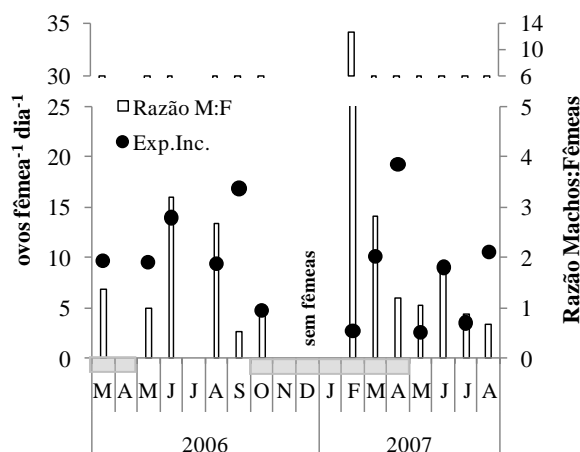


Figura 3.3. Variação temporal da produção de ovos (ovos fêmea⁻¹ dia⁻¹) de *Oncaea venusta*, entre maio de 2006 e agosto de 2007, na região ao largo de Ubatuba (SP, Brasil). Razão M:F: razão entre machos e fêmeas; Exp.Inc: produção de ovos baseada em experimentos de incubação. As caixas de cor cinza localizadas nos eixos das abscissas indicam os meses com influência da ACAS.

Tabela 3.7. Estimativas médias, mínimas e máximas das taxas de produção e viabilidade dos ovos de seis espécies retentoras de sacos ovíferos, a partir de diversos métodos, obtidas para a região ao largo de Ubatuba, entre os meses de julho de 2005 e junho de 2008.

Espécie	Produção (ovos fêmea ⁻¹ dia ⁻¹)				Viabilidade (%)	
	média±DP	amplitude	n	método	média±DP	amplitude
<i>Oncaea venusta</i>	7,62±12,39	0-73,72	35 (34)	TE	96,9±5,5	82,2-100
	8,44±12,94	0-76,65	35 (34)	TD ¹		
	9,34±5,2	0-19,23	13	Exp. Inc.		
<i>Oithona plumifera</i>	1,83±1,93	0-5,61	35 (20)	TE	-	-
	2,14±2,27	0-6,61	35 (20)	TD ²		
<i>Corycaeus giesbrechti</i>	19,8±8,62	11,5-28,8	3	Exp. Inc.	82,5±18,7	56,2-96,3
<i>Microsetella rosea</i>	0,11±0,32	0-1,52	26 (4)	TD ³	-	-
	0,21±0,61	0-2,78	26 (4)	TD ⁴		
<i>Macrosetella gracilis</i>	0,46±0,75	0-2,18	16 (11)	TE	95,5±7,6	81,8-100
	0,91±1,49	0-4,47	16 (11)	TD ³		
	1,90±3,14	0-9,05	16 (11)	TD ⁴		
<i>Clytemnestra scutellata</i>	0,14±0,20	0-0,92	32 (19)	TD ³	-	-

n: número de meses com ocorrência de fêmeas maduras (número de meses com ocorrência de fêmeas portando sacos ovíferos); TE: Taxa de eclosão; TD: Tempo de desenvolvimento a partir dos dados de ¹Hirakawa (1995) e ²Hopcroft & Roff (1996; considerando um Q₁₀ igual a 3), e dos modelos de ³Santos *et al.* (1999) e ⁴Uye *et al.* (2002). Exp. Inc.: experimentos de incubação.

Machos e fêmeas de *Oncaea venusta* podem passar um longo período em posição de cópula (Figura 3.4). As fêmeas passam um período de aproximadamente quatro dias portando sacos ovíferos, durante o qual estão indisponíveis para a cópula. Como foram registrados períodos de até três dias e meio em posição de cópula, estes representam cerca de 80% do tempo potencialmente favorável à cópula. É importante ressaltar, entretanto, que alguns casais passaram um pouco menos que um dia nesta posição. Com exceção do casal 14 (Figura 3.4), os demais produziram ovos e, na maior

parte deles, a posição de cópula foi observada logo após a eclosão dos náuplios. Este fato é um indício provável de que uma única cópula não é suficiente para fertilizar os ovos de mais de uma ninhada.

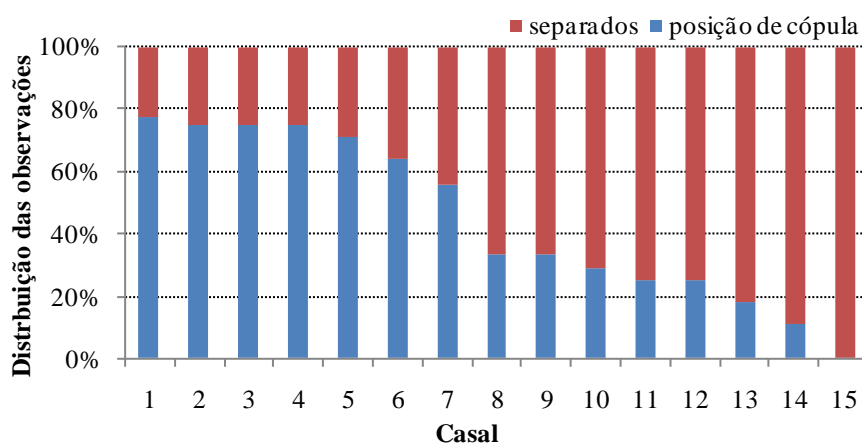


Figura 3.4. Distribuição percentual das observações sobre o processo de cópula dos 15 casais de *Oncaea venusta*, referentes ao período total de incubação (~8,5 dias). Não foi considerado nestes cálculos o período em que as fêmeas estavam portando sacos ovíferos, ou seja, em período não potencialmente favorável à cópula. Os experimentos foram realizados em julho de 2006, na região de Ubatuba (SP, Brasil), sob temperatura de 23°C.

Oithona plumifera também não apresentou diferenças significativas entre as duas taxas estimadas (Teste de Mann-Whitney; $p > 0,05$). A produção média de ovos desta espécie foi inferior a $2,2$ ovos fêmea⁻¹ dia⁻¹, apresentando coeficientes de variação acima de 100%. Foi registrada grande variação temporal das taxas de produção de ovos desta espécie, com alternância freqüente entre meses com produção igual a zero e com taxas acima da média (Figura 3.5). *Corycaeus giesbrechti* apresentou a maior produção média dentre as seis espécies estudadas ($19,8 \pm 8,62$ ovos fêmea⁻¹ dia⁻¹), apesar de terem sido realizados experimentos em apenas três meses para esta espécie. Os harpacticóides apresentaram as menores taxas médias de produção de ovos (< 1 ovo fêmea⁻¹ dia⁻¹, com exceção de uma estimativa realizada para *Macrosetella gracilis*; Tabela 3.7). Considerando os diferentes métodos utilizados, *M. gracilis* e *Microsetella rosea* apresentaram estimativas médias máximas cerca de 2 a 3 vezes maiores em relação às menores taxas obtidas ($0,46 \pm 0,75$ e $0,11 \pm 0,32$ ovos fêmea⁻¹ dia⁻¹, respectivamente). Para essas duas espécies, as estimativas realizadas a partir do modelo de Uye *et al.* (2002) foram superiores às demais, mas não foram registradas diferenças significativas (Teste de Kruskal-Wallis; $p > 0,05$; Figura 3.5). *Macrosetella gracilis* não apresentou

um padrão sazonal claro quanto à fecundidade (Figura 3.5). Esta ausência de sazonalidade na produção de ovos também foi registrada para *Clytemnestra scutellata*, cujas taxas foram as menores dentre as seis espécies estudadas.

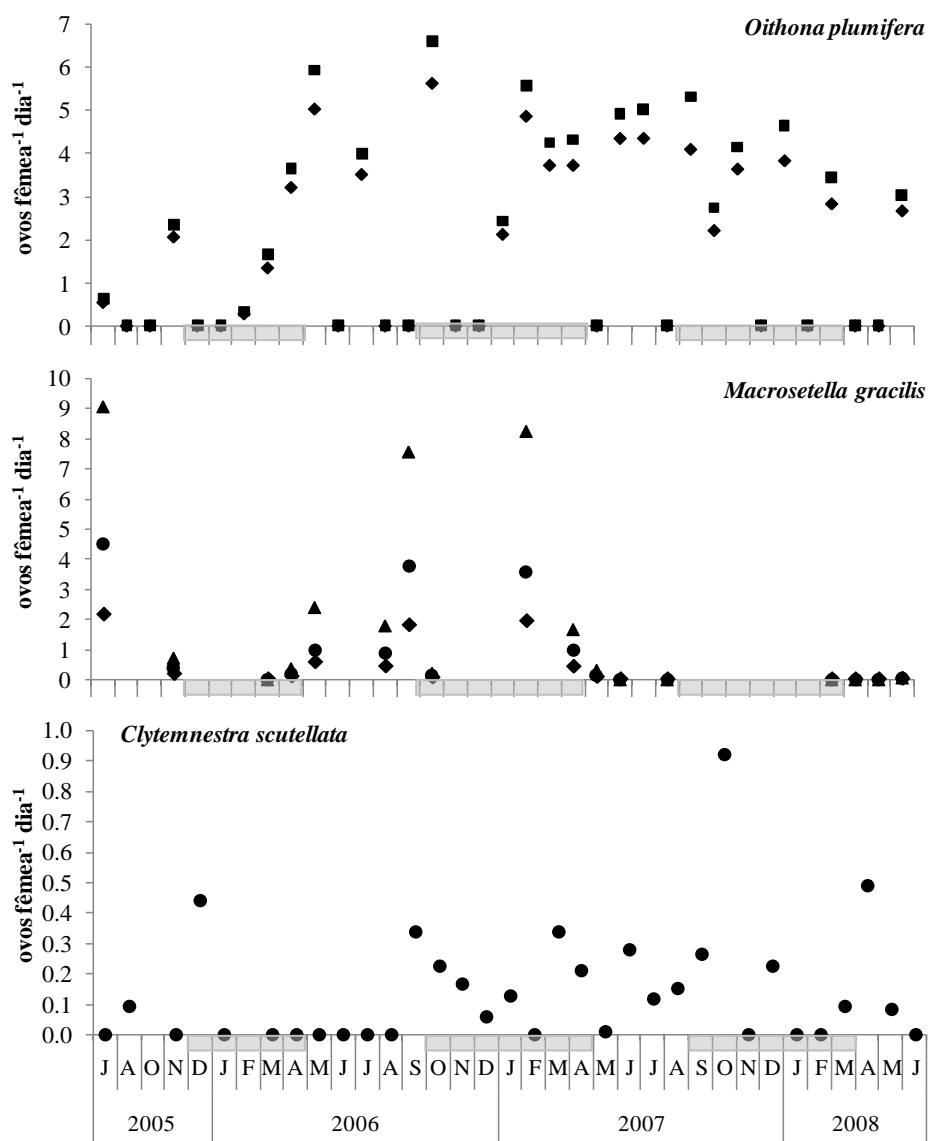


Figura 3.5. Variação temporal da produção de ovos (ovos fêmea-1 dia⁻¹) de *Oithona plumifera*, *Macrosetella gracilis* e *Clytemnestra scutellata*, entre julho de 2005 e junho de 2008, na região ao largo de Ubatuba (SP, Brasil). As taxas apresentadas foram estimadas a partir do método de proporção dos ovos, considerando a taxa de eclosão (losangos) e o tempo de desenvolvimento dos ovos [quadrados: dados de Hopcroft & Roff (1996), círculos: modelo de Santos et al. (1999) e triângulos: modelo de Uye *et al.* (2002)]. As caixas de cor cinza localizadas nos eixos das abscissas indicam os meses com influência da ACAS.

Oncaea venusta, *C. giesbrechti* e *M. gracilis* apresentaram percentuais médios de viabilidade dos ovos superiores a 80% (Tabela 3.7), com valores mais baixos registrados para *C. giesbrechti*. As outras duas espécies apresentaram situações em que 100% dos ovos de todas as fêmeas incubadas estavam viáveis.

A maior produção de ovos registrada para a espécie *Corycaeus giesbrechti* também refletiu na maior taxa de crescimento reprodutivo ($0,30 \pm 0,13 \text{ dia}^{-1}$), ao passo que as outras espécies apresentaram crescimento abaixo de $0,10 \text{ dia}^{-1}$ (Tabela 3.8). O menor crescimento médio foi observado para *M. rosea* ($0,002 \pm 0,003 \text{ dia}^{-1}$). Assim como para a produção de ovos, não foram registradas diferenças significativas entre as taxas das diferentes espécies, considerando os diversos métodos empregados (Teste de Kruskal-Wallis; $p > 0,05$). Entretanto, maior variação das estimativas foi registrada para os harpacticóides, quando considerados os diferentes métodos.

Tabela 3.8. Estimativas do conteúdo de carbono de fêmeas e de ovos e do crescimento reprodutivo de *Oncaea venusta*, *Oithona plumifera*, *Corycaeus giesbrechti*, *Microsetella rosea*, *Macrosetella gracilis* e *Clytemnestra scutellata*, com base em três métodos de produção de ovos, obtidas para a região ao largo de Ubatuba, entre os meses de julho de 2005 e junho de 2008. Os valores mínimo e máximo das taxas de crescimento estão também indicados.

Espécie	Peso($\mu\text{g C}$)		Crescimento (dia^{-1})		
	Fêmeas	Ovos	média±DP	Amplitude	método
<i>Oncaea venusta</i>	2,30±0,21	0,0101	0,03±0,05	0-0,32	TE
			0,04±0,06	0-0,34	TD ¹
			0,04±0,02	0,01-0,08	Exp. Inc.
<i>Oithona plumifera</i>	0,9±0,12	0,0265	0,05±0,06	0-0,17	TE
			0,06±0,07	0-0,19	TD ²
<i>Corycaeus giesbrechti</i>	1,12±0,13	0,0167	0,30±0,13	0,17-0,42	Exp. Inc.
<i>Microsetella rosea</i>	0,12±0,03	0,0124	0,01±0,03	0-0,16	TD ³
			0,02±0,06	0-0,29	TD ⁴
			0,02±0,03	0-0,10	TE
<i>Macrosetella gracilis</i>	0,73±0,11	0,0360	0,04±0,07	0-0,22	TD ³
			0,09±0,15	0-0,44	TD ⁴
			0,02±0,03	0-0,10	TE
<i>Clytemnestra scutellata</i>	1,01±0,18	0,0137	0,002±0,003	0-0,012	TD ³

PS: peso seco; C: carbono; DP: desvio padrão; TE: Taxa de eclosão; TD: Tempo de desenvolvimento a partir dos dados de ¹Hirakawa (1995) e ²Hopcroft & Roff (1996; considerando um Q_{10} igual a 3), e dos modelos de ³Santos *et al.* (1999) e ⁴Uye *et al.* (2002). Exp. Inc.: experimentos de incubação.

Influência das variáveis ambientais sobre as taxas reprodutivas

As taxas reprodutivas das espécies analisadas apresentaram poucas correlações significativas com as principais variáveis ambientais, as quais foram afetadas pela presença da ACAS (ver *Capítulo 1*). Não foram registradas diferenças significativas nas taxas reprodutivas de *Oncaea venusta* e *Oithona plumifera* quando os períodos com e sem a influência da ACAS foram comparados (Mann-Whitney; $p > 0,05$). As produções de ovos destas duas espécies foram levemente influenciadas pela concentração de clorofila *a* (Pearson; $r = 0,373$ e $0,349$, respectivamente, para um $p < 0,05$). Da mesma forma, o crescimento de *O. plumifera* também foi correlacionado positivamente com a clorofila *a* (Pearson; $r = 0,360$, $p < 0,05$). A produção de ovos e o crescimento

reprodutivo de *O. venusta* foram ainda correlacionados positivamente com a razão entre as densidades de machos e fêmeas [Pearson; $r = 0,383$ ($p < 0,05$) e $0,619$ ($p < 0,001$), respectivamente]. Com relação à comunidade fitoplanctônica, foram verificadas correlações negativas entre os dinoflagelados menores que $20 \mu\text{m}$ e a produção de ovos de *Macrosetella gracilis* e *Clytemnestra scutellata* [Pearson; $r = -0,607$ e $-0,424$, respectivamente; $p < 0,05$] e com o crescimento reprodutivo desta primeira espécie (Pearson; $r = -0,652$, $p < 0,05$). Os fitoflagelados entre 5 e $7,5 \mu\text{m}$ apresentaram correlações também negativas com a produção de ovos de *O. venusta* (Pearson; $r = -0,561$, $p < 0,05$) e com as taxas de produção de ovos e crescimento de *M. gracilis* [Pearson; $r = -0,674$ e $-0,667$, respectivamente, ambos com $p < 0,05$]. As demais variáveis ambientais não apresentaram correlações significativas com nenhuma das taxas reprodutivas das espécies analisadas.

3.4. Discussão

Produção e viabilidade dos ovos

As taxas reprodutivas estimadas para as seis espécies retentoras de sacos ovígeros apresentaram grande variabilidade temporal, com a maior parte dos coeficientes de variação superior a 100%. Assim como foi constatado para as espécies dispersoras (Capítulo 2), a variação temporal das taxas reprodutivas das espécies analisadas mostrou que os valores mais baixos foram compensados por picos esporádicos de produção e viabilidade dos ovos. Essa oscilação entre baixas e altas taxas reprodutivas foi bem característica para *Oncaea venusta* e *Oithona plumifera*, e parece ser um reflexo dos rápidos ciclos de vidas característicos das espécies tropicais e subtropicais (Chisholm & Roff, 1990; Webber & Roff, 1995a; Mauchline, 1998). Apesar de nenhuma espécie ter apresentado variabilidade significativa associada à intrusão da ACAS, os picos reprodutivos de algumas espécies ocorreram nos meses influenciados por essa massa de água. Esse padrão foi mais evidente para as espécies *O. venusta* e *Clytemnestra scutellata*. Para a primeira espécie, um maior investimento reprodutivo nesses meses poderia explicar, em parte, alguns picos de densidade registrados para os copepoditos imaturos e adultos nos últimos meses influenciados pela ACAS (Capítulo 1). No geral, todas as espécies analisadas apresentaram taxas de produção mais baixas que as já registradas em outros estudos (Tabela 3.9), tanto considerando as mesmas espécies, como outras com características morfológicas similares.

Tabela 3.9. Comparação entre as taxas de produção de ovos das espécies estudadas no presente trabalho e algumas espécies retentoras de sacos ovíferos típicas de outras regiões. DP: desvio padrão; EP: erro padrão; Máx.: produção de ovos máxima da população; Temp. temperatura média registrada em todo o período de estudo. TE: Taxa de eclosão; TD: Tempo de desenvolvimento a partir dos modelos de ¹Santos et al. (1999) e de ²Uye et al. (2002), e dos dados de ³Hirakawa (1995) e ⁴Hopcroft & Roff (1996; considerando um Q₁₀ igual a 3); Exp.Inc.: experimentos de incubação.

Espécie	Média±DP ou (±EP)	Método	Temp. (°C)	Clorofila a (mg m ⁻³)	Local	Fonte
<i>Clytemnestra scutellata</i>	0,14±0,2	TD¹	20,6	0,4-4,1	Ubatuba, Brasil	Presente estudo
<i>Corycaeus giesbrechti</i>	19,8±8,62	Exp.Inc.	20,6	0,4-4,1	Ubatuba, Brasil	Presente estudo
<i>Corycaeus amazonicus</i>	49,5(±12,3)	Exp.Inc	28	1,4-2,6	Kingston Harbour (fora), Jamaica	Hopcroft & Roff (1998)
<i>Euterpina acutifrons</i>	16±4	Exp.Inc.	22,8±0,9	1,03±0,38	Ubatuba, Brasil	Capítulo 5
<i>Euterpina acutifrons</i>	17,7(±7)	Exp.Inc	28	0,35	Lime Cay, Jamaica	Hopcroft & Roff (1998)
<i>Euterpina acutifrons</i>	21,3(±5,3)	Exp.Inc	28	1,4-2,6	Kingston Harbour (fora), Jamaica	Hopcroft & Roff (1998)
<i>Macrosetella gracilis</i>	0,46±0,75	TE	20,6	0,4-4,1	Ubatuba, Brasil	Presente estudo
	0,91±1,49	TD¹	20,6	0,4-4,1	Ubatuba, Brasil	Presente estudo
	1,90±3,14	TD²	20,6	0,4-4,1	Ubatuba, Brasil	Presente estudo
<i>Microsetella rosea</i>	0,11±0,32	TD¹	20,6	0,4-4,1	Ubatuba, Brasil	Presente estudo
	0,21±0,61	TD²	20,6	0,4-4,1	Ubatuba, Brasil	Presente estudo
<i>Oncaea venusta</i>	7,62±12,39	TE	20,6	0,4-4,1	Ubatuba, Brasil	Presente estudo
	8,44±12,94	TD³	20,6	0,4-4,1	Ubatuba, Brasil	Presente estudo
	9,34±5,2	Exp.Inc.	20,6	0,4-4,1	Ubatuba, Brasil	Presente estudo
<i>Oncaea venusta</i>	11,5(±0,9)	TE	28-30	0,19-0,4	Mar de Andaman, Tailândia	Satapoomin <i>et al.</i> (2004)
<i>Oncaea</i> spp.	10,5	Exp.Inc	28	0,11	ao largo de Discovery Bay, Jamaica	Hopcroft & Roff (1998)
<i>Oncaea bispinosa</i>	0,05-1,54	TD	20-23	<0,5	Mar Vermelho e Golfo de Aqaba	Böttger-Schnack & Schnack (2005)
<i>Oithona plumifera</i>	1,83±1,93	TE	20,6	0,4-4,1	Ubatuba, Brasil	Presente estudo
	2,14±2,27	TD⁴	20,6	0,4-4,1	Ubatuba, Brasil	Presente estudo
<i>Oithona plumifera</i>	2,4(±0,2)	TE	28-30	0,19-0,4	Mar de Andaman, Tailândia	Satapoomin <i>et al.</i> (2004)
<i>Oithona plumifera</i>	6,5(±1,9)	Exp.Inc	28	0,11	ao largo de Discovery Bay, Jamaica	Hopcroft & Roff (1998)
<i>Oithona nana</i>	20(±3,9)	Exp.Inc	28	0,35	Lime Cay, Jamaica	Hopcroft & Roff (1998)
<i>Oithona nana</i>	17(±4,6)	Exp.Inc	28	1,4-2,6	Kingston Harbour (fora), Jamaica	Hopcroft & Roff (1998)
<i>Oithona simplex</i>	6,7(±1,4)	Exp.Inc	28	1,4-2,6	Kingston Harbour (fora), Jamaica	Hopcroft & Roff (1998)

As baixas taxas reprodutivas observadas sugerem que as espécies analisadas são limitadas por algum fator ambiental na região de estudo, assim como observado para as espécies dispersoras (*Capítulo 2*). As três espécies de ciclopóides apresentaram taxas de produção de ovos maiores que as três de harpacticóides, embora *Oithona plumifera* tenha apresentado taxas próximas às de *Macrosetella gracilis*. A espécie *Corycaeus giesbrechti* apresentou taxa média de produção de ovos superior a outras espécies e este fato tem sido registrado em outras regiões. Hopcroft & Roff (1998), por exemplo, registraram altas taxas de produção de ovos para a espécie *Corycaeus amazonicus* (~50 ovos fêmea⁻¹ dia⁻¹). Apesar de o valor obtido por esses autores ser mais que o dobro do registrado para *C. giesbrechti* em Ubatuba, vale ressaltar que Hopcroft & Roff (1998) não incluíram as fêmeas com produção igual a zero nos cálculos das taxas. Quando comparados com outros copépodes retentores, os coriceídeos parecem apresentar alto investimento na reprodução, pelo menos em determinados períodos. Durante o presente estudo, a presença de fêmeas não foi freqüente na maior parte do ano, demonstrando que a estratégia de produzir muitos ovos seria uma forma de compensar a baixa ocorrência de fêmeas com gônadas maduras.

Oncaea venusta apresentou taxas de produção de ovos inferiores às registradas por Satapoomin *et al.* (2004) para a região de Andaman, mesmo a área ao largo de Ubatuba tendo apresentado valores mais elevados de clorofila *a* – sugerindo, conseqüentemente, uma maior concentração de alimento. Este fato mostra que *O. venusta* pode ser limitada de forma mais expressiva por outros fatores. Neste caso, mesmo não apresentando correlação significativa, a temperatura parece ser um fator regulador da produção de ovos de *O. venusta*. De acordo com os estudos de Hirakawa (1995), as taxas de produção de ovos deste ciclopóide são maiores quando as fêmeas são submetidas a temperaturas acima de 25 °C, com valores máximos registrados em 27,5 °C. A região de Ubatuba apresentou temperatura média em torno dos 20 °C e a taxa média de produção de ovos observada para foi entre 7,6 e 9,3 ovos fêmea⁻¹ dia⁻¹, sendo consistente com os registrados por Hirakawa (1995) para temperatura de 20 °C (8,1 ovos fêmea⁻¹ dia⁻¹). Nas águas ao largo de Andaman, as temperaturas estiveram entre 28 e 30 °C (Satapoomin *et al.*, 2004), o que explicaria as maiores taxas de produção de ovos naquele local. No entanto, nem sempre as maiores temperaturas promoveram elevadas taxas de produção de ovos na região de Ubatuba, tanto que não foram registradas correlações significativas entre as taxas reprodutivas e esta variável. No mês de maio de 2006, por exemplo, a temperatura média da água foi de 25 °C (*Capítulo 1*),

ao passo que a produção de ovos de *O. venusta* foi de apenas 6 ovos fêmea⁻¹ dia⁻¹. Por outro lado, em alguns meses com temperatura em torno dos 20 °C, as taxas de produção estiveram acima de 10 ovos fêmea⁻¹ dia⁻¹. Nestes casos, outros fatores parecem influenciar a reprodução deste ciclopóide, como a razão entre as densidades de machos e fêmeas e o alimento.

Entre todas as variáveis, a razão entre machos e fêmeas foi a que apresentou o maior coeficiente de correlação com as taxas reprodutivas de *Oncaea venusta*. Segundo Kiørboe (2006), as fêmeas deste ciclopóide não possuem receptáculo seminal, indicando que elas precisam realizar novas cópulas para poder fertilizar seus ovos. Mas a necessidade de realizar múltiplas cópulas não indica, necessariamente, que a produção de ovos da espécie seja limitada pela proporção entre machos e fêmeas. Embora essas e várias outras espécies também não possuam receptáculo seminal (Ohtsuka & Huys, 2001; Kiørboe, 2006), tais como a maior parte das analisadas neste e no *Capítulo 2*, por que apenas algumas delas teriam seu crescimento reprodutivo limitado pela proporção entre os sexos? Uma possível explicação está relacionada ao tempo gasto pelos casais durante o processo copulatório. No caso de *O. venusta*, observações preliminares mostraram que esta espécie pode gastar até aproximadamente 3,5 dias em posição de cópula. Na verdade, esse período é conhecido como pré-cópula (Kiørboe, 2006) e pode durar até 15 dias em algumas espécies, a exemplo do que foi registrado para o harpacticóide *Tigriopus fulvus* (Lazzaretto & Battaglia, 1994). Segundo Titelman *et al.* (2007), muitos machos de ciclopóides e harpacticóides de vários ambientes asseguram suas parceiras por intermédio de comportamentos pré-copulatórios característicos. Os machos geralmente agarram suas parceiras, usualmente no estágio de copepodito V, e as seguram até que elas realizem sua última ecdise (Titelman *et al.*, 2007). Muito provavelmente, esse processo é realizado mesmo se as fêmeas já tenham trocado a última muda. Considerando que *O. venusta* precisa de um período prolongado para o processo pré-copulatório, uma alta dependência da quantidade de machos em relação ao número de fêmeas pode existir para esta espécie.

Além da combinação entre condições ótimas de temperatura e uma maior proporção dos machos em relação às fêmeas, a disponibilidade de alimento também parece influenciar as taxas reprodutivas de *Oncaea venusta*. De uma forma geral, era de se esperar uma fraca correlação entre esta espécie e a clorofila *a*, já que o espectro alimentar dos onceídeos é amplo incluindo, além de diversos grupos de autótrofos (flagelados, diatomáceas e cocolitoforídeos), alguns organismos do zooplâncton

(Pasternack, 1994; Turner, 1986; Go *et al.*, 1998) e também material depositado em superfícies (ver, dentre outros, Huys & Boxshall, 1991; Ohtsuka & Kubo, 1991). Assim, as baixas correlações observadas com a distribuição da clorofila e as associações negativas com os flagelados entre 5 e 7,5 μm sugerem que a reprodução de *O. venusta* seja regulada principalmente por alimento heterótrofo.

Outra espécie que apresentou correlações significativas entre as taxas reprodutivas e a clorofila foi *Oithona plumifera*. Considerando as taxas de produção de ovos estimadas para esta espécie em outras regiões tropicais e subtropicais (Tabela 3.9), observa-se que esses valores são levemente mais altos que os registrados em Ubatuba. As taxas médias estimadas por Hopcroft & Roff (1998) foram mais altas, porém novamente temos que levar em consideração a exclusão de produções iguais a zero nos cálculos desses autores, o que provavelmente promoveu um aumento de suas estimativas. As taxas de produção de ovos estimadas para esta espécie são em geral mais baixas que a média global para copépodes retentores de sacos ovíferos (Bunker & Hirst, 2004). Este fato pode ser justificado, em parte, pela necessidade dos indivíduos desta espécie em permanecer inativos por períodos prolongados e de capturar suas presas por meio de movimentos rápidos e precisos (Paffenhöfer & Mazzocchi, 2002). Neste caso, não seria viável possuir massas de ovos grandes, tais como as da espécie *Oncaea venusta*, o que dificultaria o processo de captura das presas. A literatura disponível sugere que os oitonídeos consomem pouca quantidade de alimento diariamente (Price, 1988; Paffenhöfer & Mazzocchi, 2002), já que eles não possuem a capacidade de produzir correntes para capturar suas presas (Paffenhöfer, 1993), o que explicaria as baixas taxas de produção de ovos observadas para *O. plumifera*.

Os harpacticóides apresentaram taxas muito baixas quando comparados com outras espécies (Tabela 3.9). Das três espécies cujas taxas reprodutivas foram estimadas no presente trabalho, *Macrosetella gracilis* foi a que apresentou os maiores valores médios. Mesmo assim, a produção apresentada pelas três espécies está bem abaixo das estimadas para *Euterpina acutifrons* (Capítulo 5; Hopcroft & Roff, 1988). De fato, dentre todos os harpacticóides planctônicos, esta última espécie é considerada como a de maior sucesso no domínio pelágico (ver revisão no Capítulo 5), tanto que a produção média desta espécie na região do Boqueirão é, no mínimo, oito vezes maior do que a estimada para as três espécies desta ordem analisadas neste estudo. As baixas taxas de produção de ovos observadas para estas espécies podem estar relacionadas a estratégias de vida destes copépodes, que contribuem para reduzir as taxas de mortalidade de seus

náuplios e copepoditos. Estudos mostram que as espécies *Microsetella rosea* e *Macrosetella gracilis* apresentam associações com tufo de cianobactérias pertencentes ao gênero *Trichodesmium* e com outros agregados do plâncton, tais como casas de apendiculárias e neve marinha (Björnberg, 1965; Huys & Böttger-Schnack, 1994; Koski *et al.*, 2007). Esses hábitos requerem algumas adaptações que podem estar relacionadas a um maior investimento de energia nos ovos propriamente ditos, tanto que quando consideramos um conjunto de 32 espécies de copépodes pelágicos, os ovos destas duas espécies estão entre os maiores em termos proporcionais ao tamanho das fêmeas (Capítulo 6). Assim, essas fêmeas compensariam os gastos na produção de cada ovo com taxas de produção de ovos muito reduzidas. Apesar de não existir informações sobre a biologia reprodutiva de *Clytemnestra scutellata*, as baixas taxas estimadas para esta espécie sugerem que este harpacticóide apresente padrões similares ou mesmo taxas de consumo de alimento naturalmente reduzidas, a exemplo de *Oithona plumifera*.

A falta de correlações expressivas entre as taxas reprodutivas das espécies analisadas no presente estudo e o alimento (concentração de clorofila *a* e do fitoplâncton) reforça a hipótese de Hopcroft & Roff (1996) de que espécies costeiras dos gêneros *Oithona*, *Corycaeus* e *Euterpina* não são limitadas por esta variável. A fecundidade das espécies retentoras geralmente não é relacionada significativamente com a concentração de clorofila *a*. Algumas espécies deste grupo possuem a capacidade de continuar produzindo ovos mesmo quando o ambiente apresenta baixas concentrações de clorofila *a* (Calbet & Augustí, 1999; Bunker & Hirst, 2004). Esse fato, associado às elevadas abundâncias destas espécies em muitos ecossistemas costeiros (ver Capítulo 1) e às baixas taxas reprodutivas registradas no presente estudo, sugere uma importante vantagem adaptativa desta estratégia de vida (Satapoomin *et al.*, 2004).

A densidade dos sacos ovígeros e, conseqüentemente, de produção de ovos de algumas das espécies analisadas no presente trabalho poderiam ter sido subestimados durante a etapa de coleta. A largura média da maior parte dos sacos ovígeros das espécies escolhidas, com exceção de *Oncaea venusta*, pode, em alguns casos, ser inferior à diagonal de uma abertura da rede de 200 μm (260 μm). Problema parecido foi apontado por Böttger-Schnack & Schnack (2005), ao estudarem os aspectos reprodutivos do pequeno ciclopóide *Oncaea bispinosa*, na região do Mar Vermelho. Entretanto, acreditamos que o método de coleta do presente trabalho, a partir dos arrastos verticais, associado ao fato de que a coluna de água foi amostrada em camadas (o que reduz o tempo de arrasto), tenha promovido pouco impacto sobre o

desprendimento dos sacos ovígeros dos copépodes. Este fato foi confirmado, parcialmente, durante as etapas de triagens do plâncton vivo destinadas à obtenção das taxas de eclosão dos náuplios. Além disso, *Macrosetella gracilis*, *Microsetella rosea* e *Clytemnestra scutellata* apresentam sacos ovígeros fortemente aderidos ao abdômen das fêmeas, reforçando a hipótese de que poucos sacos tenham se desprendido das fêmeas dessas espécies durante o processo de arrasto.

Outro problema associado ao método da proporção de ovos é que todas as taxas estimadas são representativas apenas da população como um todo, não permitindo apontar as taxas máximas individuais (Runge & Roff, 2000; Hirst & McKinnon, 2001). Essa é uma grande desvantagem do método, já que as taxas máximas individuais podem apontar de uma forma mais evidente como as espécies respondem às variações das condições ambientais. Particularmente para *Oncaea venusta*, as taxas máximas individuais também não puderam ser obtidas a partir do método de incubação. Este fato foi ocasionado porque o tempo de incubação foi inferior ao período inter-ninhada desta espécie (período compreendido entre duas ninhadas consecutivas), sendo possível obter dados representativos somente da produção diária de ovos para a população (Hirst & McKinnon, 2001). Este último método, quando comparado com o da proporção dos ovos, reflete condições mais recentes em relação ao momento da coleta. Por outro lado, o método da proporção de ovos parece refletir um histórico mais extenso das condições anteriores ao momento da coleta, já que as densidades de ovos e fêmeas são reflexos de vários dias. Outra diferença em relação aos dois métodos é que as taxas obtidas através da incubação apresentam valores quase sempre superiores aos estimados pelo método da proporção dos ovos (Peterson & Kimmerer, 1994; Bi & Benfield, 2006). Neste caso, a mortalidade das fêmeas e, conseqüentemente, dos ovos *in situ* seria uma das explicações para estas diferenças, já que o método experimental exclui o fator negativo da predação sobre os copépodes.

Crescimento reprodutivo: limitações e a comparação com os modelos globais

Para a obtenção das taxas de crescimento reprodutivo, foram utilizadas as concentrações médias de carbono dos ovos e das fêmeas, cujos valores foram estimados a partir de fatores de conversão e modelos de regressão obtidos na literatura. No entanto, Böttger-Schnack & Schnack (2005) questionam a aplicação dos fatores de conversão do volume dos ovos para conteúdo de carbono. O principal problema na

visão destes autores é o fato de que o fator de conversão apresentado por Kiorboe *et al.* (1985), de $0,14 \times 10^{-6} \mu\text{g C } \mu\text{m}^{-3}$, na verdade é uma compilação de dados publicados sobre conteúdo de carbono dos ovos de *Paracalanus parvus* e de duas espécies de *Acartia*, ou seja, três representantes de calanóides dispersores. Apesar disso, Böttger-Schnack & Schnack (2005) sugerem o uso deste fator como forma de comparação com outros estudos.

Em alguns meses, a produção de ovos de algumas espécies na região de Ubatuba foi igual a zero, mostrando que o crescimento das fêmeas foi aparentemente nulo. A premissa de que os copépodes adultos não realizam crescimento somático e que alocam toda energia adquirida a partir do alimento para a produção de ovos foi apontada por Berggreen *et al.* (1988) e essa tem sido a base conceitual da maioria dos estudos sobre crescimento reprodutivo de copépodes pelágicos (Hopcroft & Roff, 1998; Satapoomin *et al.*, 2004; Liu & Hopcroft, 2006a e b; Lopes *et al.*, 2007; Dvoretzky & Dvoretzky, 2009). Entretanto, Hirst & McKinnon (2001) mostraram claras evidências de que fêmeas de algumas espécies podem aumentar ou diminuir de peso em qualquer uma das fases reprodutivas. Esses autores observaram que variações no peso das fêmeas adultas podem ser observadas inclusive em espécies de regiões tropicais, mostrando que esse fato não é exclusivo de grandes calanóides de regiões temperadas. Apesar de esses fatos mostrarem que o crescimento das fêmeas adultas aparentemente não equivale exclusivamente à energia direcionada na produção dos ovos, Hirst & Bunker (2003) apontam que ainda não existe um consenso sobre qual o efeito direto das perdas (ou ganhos) de peso para o crescimento líquido dos adultos.

Corycaeus giesbrechti foi a única espécie que apresentou um valor médio da taxa de crescimento acima das taxas médias de crescimento global estimadas para as espécies retentoras, tanto considerando os copepoditos maduros quanto os imaturos (Figura 3.6). Segundo a compilação de Hirst & Bunker (2003), as taxas médias globais de crescimento obtidas para os copepoditos imaturos e maduros de espécies retentoras são, respectivamente, 0,232 e 0,193 dia^{-1} (ambas calculadas para uma temperatura de 20 °C e com base em um Q_{10} de 2,41 e 1,43, respectivamente). Das seis espécies analisadas no presente estudo, apenas *Oithona plumifera* apresentou uma taxa média mais próxima do estimado pelo modelo de Hirst & Bunker (2003), apesar da alta variabilidade registrada para as taxas obtidas a partir dos dados de produção de ovos. Com exceção de *C. giesbrechti*, cujas taxas de crescimento reprodutivo foram subestimadas em 65,3%, as demais espécies apresentaram taxas médias equivalentes a somente de 1 a 27,8% da

média global recalculada para 20 °C ($0,193 \text{ dia}^{-1}$). No entanto, mesmo essas taxas sendo bem inferiores em relação à média global, convém ressaltar que a maior parte dos dados compilados por Hirst & Bunker (2003) consiste em estudos realizados em áreas costeiras temperadas. Os poucos trabalhos referentes às regiões tropicais e subtropicais são representativos de poucas espécies e/ou séries experimentais. Um dos trabalhos utilizados por esses autores, por exemplo, é o de Hopcroft & Roff (1998), cujos cálculos foram baseados em poucos experimentos e apenas nas fêmeas que produziram ovos durante o período de incubação.

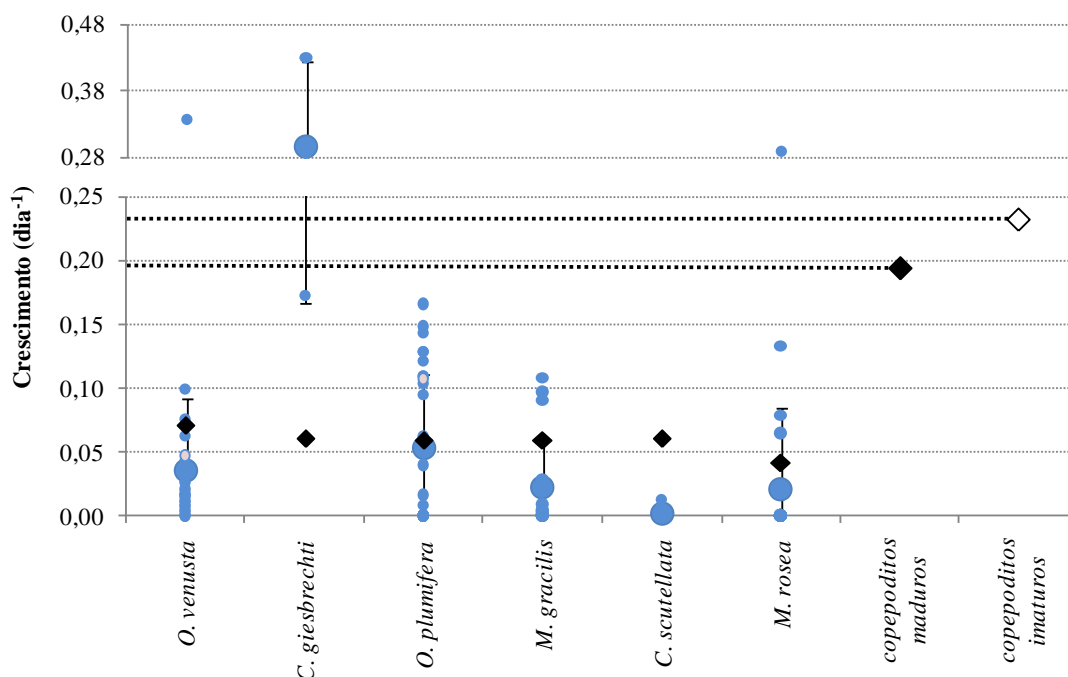


Figura 3.6. Comparação entre as taxas médias de crescimento das espécies de copépodes pelágicos retentores de sacos e as estimadas a partir dos modelos globais de Hirst & Bunker (2003). Para cada espécie, são apresentadas a média e o desvio padrão (círculos maiores e barras), os valores médios mensais (círculos menores) e o crescimento médio estimado a partir do modelo de Hirst & Bunker (losangos menores). Os valores apresentados em “copepoditos maduros” (losango maior preenchido) e “copepoditos imaturos” (losango maior vazio) são médias globais apresentadas por esses autores com base em revisão de literatura (recalculadas para 20°C, com base no Q10 de 1,43 e 2,41, respectivamente).

De uma forma geral, os modelos de Hirst & Lampitt (1998) e Hirst & Bunker (2003) superestimaram as taxas de crescimento em relação às baseadas nos dados de produção de ovos para as espécies *Oncaea venusta* e *Clytemnestra scutellata* (os pontos estão dispersos acima da reta 1:1), tanto os obtidos a partir do método de proporção de ovos quanto os estimados experimentalmente (Figuras 3.7 e 3.8). O crescimento

reprodutivo de *O. venusta* apresentou maior proximidade com o modelo de Hirst & Bunker (2003), mostrando que as fêmeas adultas desta espécie são aparentemente influenciadas por alguma das variáveis incluídas no modelo. Para as espécies *Macrosetella gracilis*, *Oithona plumifera* e *Microsetella rosea* foi registrada maior dispersão dos dados em torno da reta 1:1, variando de acordo com o método utilizado para estimar as taxas de produção de ovos (Figuras 3.9, 3.10 e 3.11, respectivamente). Diferentemente do que foi observado para as demais espécies, a comparação das taxas de *Corycaeus giesbrechti* mostra que os modelos subestimaram o crescimento reprodutivo desta espécie (Figura 3.11). Para todas as espécies, o modelo de Hirst & Lampitt (1998) previu taxas sempre maiores que às previstas pelo modelo de Hirst & Bunker (2003), sugerindo que o alimento, mesmo sendo representado pela clorofila *a*, apresenta um papel regulador das taxas de crescimento destas espécies.

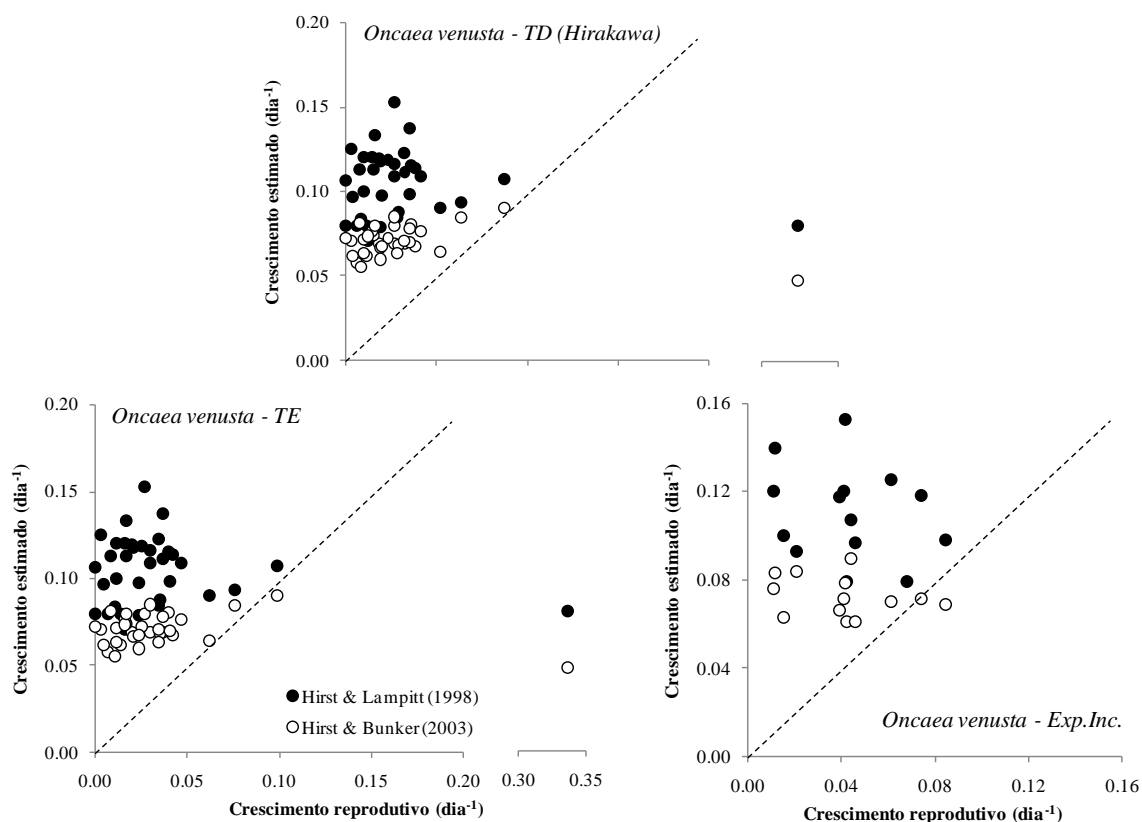


Figura 3.7. Crescimento das fêmeas de *Oncaea venusta* (dia⁻¹), com base em dados obtidos no período de julho de 2005 a junho de 2008, na região ao largo de Ubatuba (SP, Brasil). Os gráficos apresentam comparações entre as taxas de crescimento reprodutivo e as taxas estimadas a partir dos modelos de Hirst & Lampitt (1998) e de Hirst & Bunker (2003). O crescimento reprodutivo foi obtido a partir dos dados de produção de ovos estimados pelos métodos de proporção dos ovos [considerando o tempo de desenvolvimento (TD) e a taxa de eclosão (TE)] e de experimentação (Exp.Inc.).

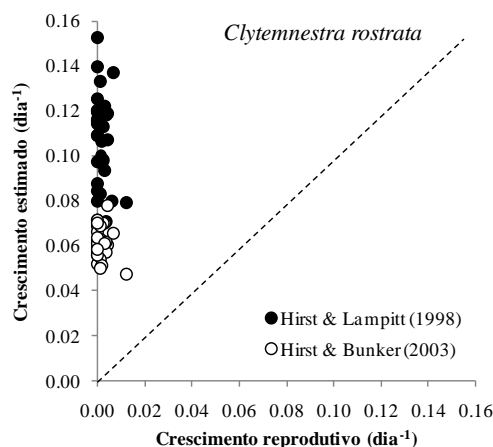


Figura 3.8. Crescimento das fêmeas de *Clytemnestra scutellata* (dia^{-1}), com base em dados obtidos entre julho de 2005 a junho de 2008, na região ao largo de Ubatuba (SP, Brasil). O gráfico apresenta uma comparação entre as taxas de crescimento reprodutivo e as taxas estimadas a partir dos modelos de Hirst & Lampitt (1998) e de Hirst & Bunker (2003). O crescimento reprodutivo foi obtido a partir dos dados de produção de ovos estimados pelo método de proporção dos ovos (considerando o tempo de desenvolvimento).

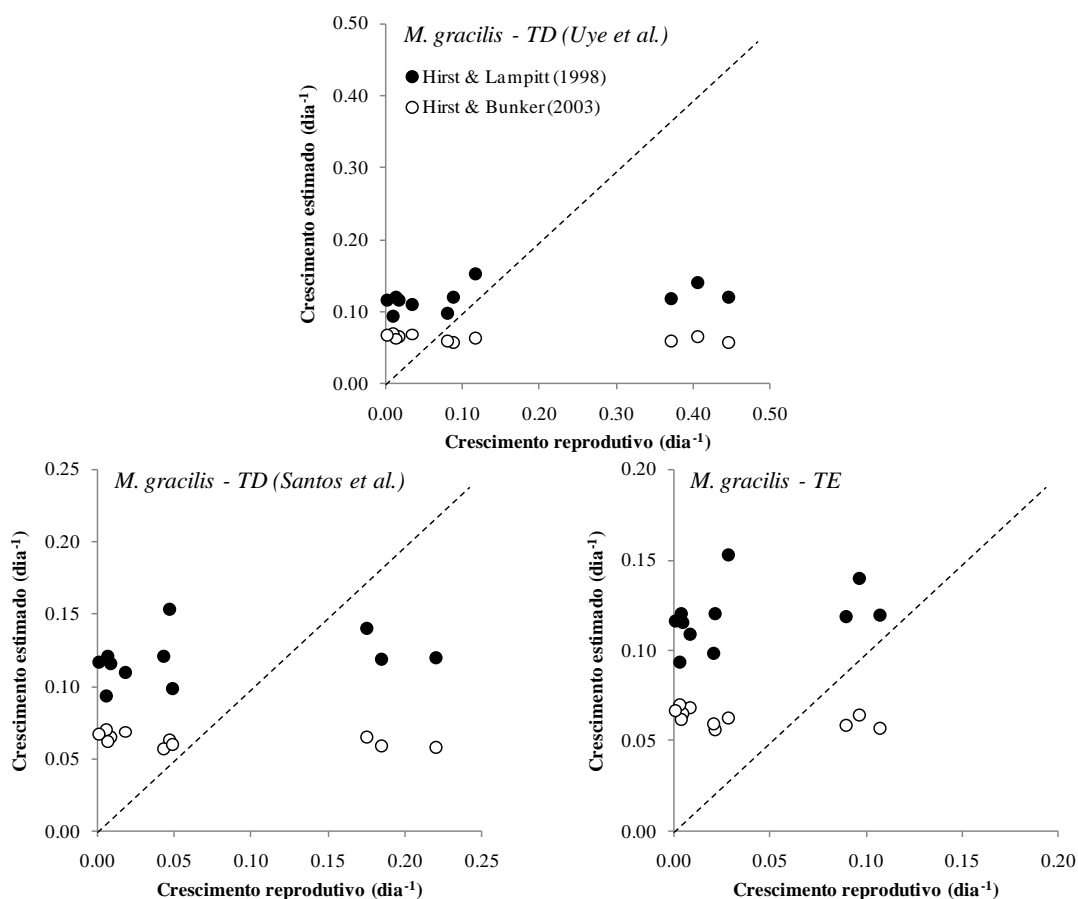


Figura 3.9. Crescimento das fêmeas de *Macrosetella gracilis* (dia^{-1}), com base em dados obtidos entre julho de 2005 a junho de 2008, na região ao largo de Ubatuba (SP, Brasil). Os gráficos apresentam comparações entre as taxas de crescimento reprodutivo e as taxas estimadas a partir dos modelos de Hirst & Lampitt (1998) e de Hirst & Bunker (2003). O crescimento reprodutivo foi obtido a partir dos dados de produção de ovos estimados pelo método de proporção dos ovos [considerando o tempo de desenvolvimento (TD) e a taxa de eclosão (TE)].

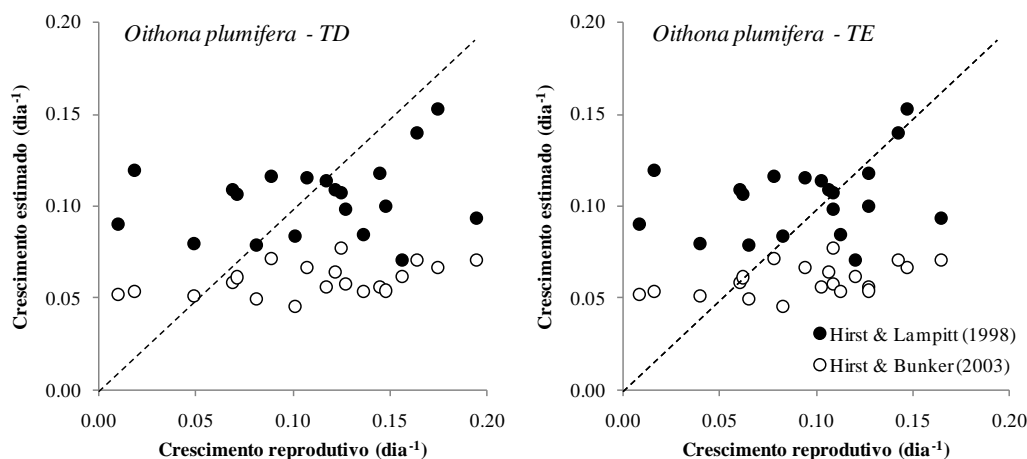


Figura 3.10. Crescimento das fêmeas de *Oithona plumifera* (dia^{-1}), com base em dados obtidos no período de julho de 2005 a junho de 2008, na região ao largo de Ubatuba (SP, Brasil). Os gráficos apresentam comparações entre as taxas de crescimento reprodutivo e as taxas estimadas a partir dos modelos de Hirst & Lampitt (1998) e de Hirst & Bunker (2003). O crescimento reprodutivo foi obtido a partir dos dados de produção de ovos estimados pelo método de proporção dos ovos [considerando o tempo de desenvolvimento (TD) e a taxa de eclosão (TE)].

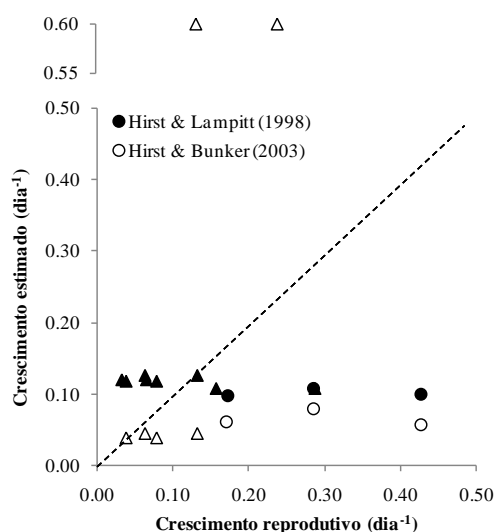


Figura 3.11. Crescimento das fêmeas de *Corycaeus giesbrechti* (círculos) e *Microsetella rosea* (triângulos), com base em dados obtidos no período de julho de 2005 a junho de 2008, na região ao largo de Ubatuba (SP, Brasil). O gráfico apresenta uma comparação entre as taxas de crescimento reprodutivo e as taxas estimadas a partir dos modelos de Hirst & Lampitt (1998) e de Hirst & Bunker (2003). O crescimento reprodutivo foi obtido a partir dos dados de produção de ovos estimados pelos métodos de proporção dos ovos (considerando o tempo de desenvolvimento e a taxa de eclosão) e de experimentação (Exp.Inc.).

O presente estudo mostrou que os modelos de Hirst & Lampitt (1998) e Hirst & Bunker (2003) podem superestimar, dependendo da espécie, em mais de 90% as taxas de crescimento reprodutivo de copépodes retentores de sacos de regiões tropicais e

subtropicais. Das espécies analisadas, *Oithona plumifera* e *Oncaea venusta* foram das mais freqüentes e abundantes na comunidade de copépodes (*Capítulo 1*). Levando-se em consideração que o modelo de Hirst & Bunker (2003), por exemplo, superestima as taxas médias de crescimento das fêmeas dessas duas espécies em cerca de 10 e 50%, respectivamente, é de se esperar que os valores de produção secundária sejam também superestimados nas ocasiões em que essas espécies dominam a comunidade. Apesar da grande importância dos modelos globais de crescimento, este exemplo mostra que eles devem ser utilizados com cautela. Existe, desta forma, uma constante necessidade de testar e validar esses modelos através de comparações com taxas derivadas empiricamente, principalmente em áreas ainda pouco amostradas (Liu & Hopcroft, 2006a), inclusive em regiões tropicais e subtropicais.

Capítulo 4

Variação sazonal da produção secundária dos
copépodes pelágicos na plataforma interna ao largo
de Ubatuba (SP, Brasil)

Capítulo 4. Variação sazonal da produção secundária dos copépodes pelágicos na plataforma interna ao largo de Ubatuba (SP, Brasil)

Resumo

A produção secundária dos copépodes pelágicos em uma estação fixa ao largo de Ubatuba (SP, Brasil) foi estudada durante três anos consecutivos aplicando-se modelos empíricos que consideram os efeitos da temperatura, do peso seco dos organismos e da concentração de clorofila *a* sobre a taxa de crescimento. A comunidade de copépodes mostrou uma produção média de $1,13 \pm 1,11 \text{ mg C m}^{-3} \text{ dia}^{-1}$, com uma importante contribuição significativa dos copepoditos imaturos de espécies dispersoras de ovos. Os valores foram superiores durante o período influenciado pela ACAS. Os valores médios registrados foram considerados altos quando comparado com outros ambientes tropicais e subtropicais, embora a razão P/B média tenha sido similar às registradas nestes locais. Comparando as taxas de produção estimadas a partir das equações empíricas com as obtidas experimentalmente, observa-se diferenças expressivas nas estimativas de produção secundária, o que sugere a influência de outras variáveis além daquelas consideradas pelos modelos.

Palavras-chave: Produção secundária, copépodes, modelos empíricos, crescimento reprodutivo, razão P/B, Atlântico Sul, Brasil

4.1. Introdução

A produção secundária de copépodes pelágicos é de grande interesse para a caracterização do fluxo energético através das teias alimentares marinhas e tem sido utilizada como um indicativo do estado fisiológico e nutricional desses organismos (Kimmerer, 1987). No entanto, existem poucos métodos disponíveis para estimar a produção dos copépodes. Além dos valores de biomassa, a maior parte dos métodos existentes exige o conhecimento das taxas de crescimento, as quais podem ser determinadas através de diversos métodos (Leandro *et al.*, 2006). Dentre estes, destacam-se os experimentos para a medição direta dessas taxas (por exemplo, coortes artificiais e produção de ovos) e o uso de modelos globais de crescimento (Kimmerer, 1987; Kimmerer & McKinnon, 1987; Huntley & Lopez, 1992; Poulet *et al.*, 1995; McKinnon & Duggan, 2003; Hirst & Sheader, 1997; Hirst & Lampitt, 1998; Hirst & Bunker, 2003). Particularmente para os modelos globais, a obtenção dessas taxas envolve a inclusão de dados de temperatura (Huntley & Lopez, 1992), de temperatura e peso seco dos organismos (Hirst & Lampitt, 1998) e, mais recentemente, estas últimas

variáveis em conjunto com a concentração de clorofila *a* (Hirst & Bunker, 2003).

Os modelos globais de crescimento têm sido largamente aplicados em estudos sobre a produtividade secundária de copépodes (Roman *et al.*, 2000; 2002; Ara, 2004; Leandro *et al.*, 2007; Miyashita *et al.*, 2009). Embora úteis para a caracterização geral dos padrões de produção, as equações empíricas existentes não foram ainda validadas de forma satisfatória para diferentes regiões biogeográficas marinhas (Liu & Hopcroft, 2006a, b). As variações nas taxas de crescimento resultantes de parâmetros não inclusos nos modelos podem gerar erros expressivos nas estimativas de produção secundária com conseqüências para a quantificação do papel trófico dos copépodes e para o entendimento da influência das mudanças climáticas de pequena e larga escala sobre as comunidades pelágicas (Liu & Hopcroft, 2007).

A razão P/B (produção/biomassa) é um índice de produtividade bastante utilizado em estudos ecológicos e indica, para populações estacionárias, a taxa de conversão da biomassa de uma dada população em certo intervalo de tempo (geralmente por dia). Considerando os copépodes, estudos mostram que a razão P/B varia substancialmente entre as latitudes e espécies e que as maiores razões são observadas em ambientes tropicais (Mauchline, 1998). LeBorgne (1982) realizou uma extensa revisão sobre razões P/B em diversos ecossistemas marinhos tropicais e observou que os valores encontrados para comunidades dominadas por copépodes variam de 0,02 a 1,00 dia⁻¹ (ou seja, de 2 a 100%). .

O presente trabalho teve como objetivos gerais (i) caracterizar a produção secundária dos copépodes pelágicos da plataforma interna ao largo de Ubatuba, durante três anos consecutivos, e (ii) comparar as taxas de produção obtidas a partir de modelos empíricos de crescimento com as taxas de crescimento reprodutivo, baseadas em experimentos de incubação.

4.2. Material e Métodos

Obtenção das taxas de produção secundária

A produção secundária dos copépodes (mg C m⁻³ dia⁻¹) foi estimada a partir do produto entre a biomassa em carbono (mg C m⁻³) e a taxa de crescimento (dia⁻¹) dos organismos. Para o presente estudo, os dados de biomassa em peso seco, apresentados no *Capítulo 1*, foram convertidos em carbono a partir do fator 0,4 (Mauchline, 1998). A taxa de crescimento (C) dos copépodes foi obtida a partir dos modelos propostos por

Hirst & Bunker (2003). Para os copepoditos juvenis foram utilizados os seguintes modelos:

- (i) Espécies dispersoras de ovos:

$$\text{Log}_{10} C = -0,0143 [T] - 0,363 [\log_{10} PS] + 0,135 [\log_{10} Cl] - 0,105$$

- (ii) Espécies retentoras de sacos:

$$\text{Log}_{10} C = 0,00333 [T] - 0,163 [\log_{10} PS] - 1,528$$

onde T é a temperatura média da água (°C), PS é o peso seco médio em carbono dos copépodes ($\mu\text{g C ind}^{-1}$) e Cl é a concentração de clorofila a ($\mu\text{g Cl } a \text{ L}^{-1}$).

Para os copepoditos adultos as taxas de crescimento foram estimadas a partir de dois métodos: (i) produção de ovos (crescimento reprodutivo ou peso-específico; ver *Capítulos 2, 3 e 5*); e (ii) modelos globais de Hirst & Bunker (2003). Neste último caso, foram utilizados os seguintes modelos para copépodes adultos:

- (i) Espécies dispersoras de ovos:

$$\text{Log}_{10} C = 0,0125 [T] - 0,230 [\log_{10} PS] + 0,729 [\log_{10} Cl] - 1,348$$

- (ii) Espécies retentoras de sacos:

$$\text{Log}_{10} C = 0,0182 [T] + 0,193 [\log_{10} PS] + 0,195 [\log_{10} Cl] - 1,591$$

As taxas de crescimento baseadas nos modelos de Hirst & Bunker (2003) foram calculadas individualmente para cada espécie, considerando a divisão abordada no Capítulo 1, ou seja, “copepoditos juvenis”, “adultos machos” e “adultas fêmeas”. Para os cálculos dessas taxas foram utilizados valores médios de temperatura, peso seco e clorofila a considerando as mesmas camadas de coleta dos copépodes, como descritas no Capítulo 1. Ou seja, as estimativas de produção secundária foram feitas com base na biomassa e na taxa de crescimento específica para cada camada de amostragem. Além dos cálculos por camada, foram feitas estimativas mensais de produção considerando toda a coluna de água, considerando os dados de biomassa estimados e apresentados no Capítulo 1. Para as estimativas de produção secundária baseadas nas taxas de crescimento reprodutivo foram utilizados os valores de biomassa considerando toda a coluna de água.

Distribuição da produção secundária por classes de tamanho

Com base nos arquivos gerados pelo software ZoopBiom (*Capítulo 1*), a distribuição do espectro de tamanho da comunidade de copépodes foi analisada considerando os dados de densidade, biomassa e produção secundária. É importante

ressaltar que as medidas apresentadas neste trabalho se referem ao comprimento do prossomo. Para os dados de densidade e biomassa, o intervalo das classes de tamanho foi de 50 μm e os dados foram logaritmizados para facilitar a comparação entre os dois períodos sazonais. Já para a produção secundária, os copépodes foram agrupados em classes de tamanho representativas das principais espécies. Para avaliar o efeito da intrusão periódica da ACAS sobre a distribuição do espectro de tamanho dos copépodes, os dados são apresentados considerando os meses com ou sem a influência dessa massa de água (ver *Capítulo 1*).

Análise estatística

Todos os dados foram submetidos a análises de normalidade, a partir do teste de Kolmogorov-Smirnov (Lilliefors) e os resultados apontaram tratar-se de dados com distribuição não-paramétrica. Desta forma, para verificar a influência da intrusão da ACAS sobre a produção secundária dos copépodes, foi aplicado o Teste *U* de Mann-Whitney, para o nível de 5% de significância. Este teste foi acompanhado pelo método de Student-Newman-Keuls para comparação entre os blocos, quando constatada diferença significativa na análise. A análise foi realizada considerando os dados de produção secundária total, dos principais táxons e das classes de tamanho.

4.3. Resultados

Produção anual média e variação temporal da produção secundária

A produção média total dos copépodes na estação fixa ao largo de Ubatuba foi de $1,13 \pm 1,11 \text{ mg C m}^{-3} \text{ dia}^{-1}$, com valores mensais variando entre 0,01 e 6,48 $\text{mg C m}^{-3} \text{ dia}^{-1}$. A maior parte da produção estimada para os copépodes foi representada pelas espécies dispersoras de ovos (Figura 4.1). Os copepoditos juvenis deste grupo responderam por cerca de 70% da produção secundária total, o que equivale a uma média de $0,80 \pm 0,82 \text{ mg C m}^{-3} \text{ dia}^{-1}$. Os dispersores adultos apresentaram uma produção média de $0,20 \pm 0,25 \text{ mg C m}^{-3} \text{ dia}^{-1}$, correspondendo a aproximadamente 18% da produção total. As espécies retentoras apresentaram contribuições menores para a produção total (~12%). Os copepoditos juvenis deste grupo apresentaram produção secundária média uma ordem de grandeza inferior à registrada para os copepoditos imaturos das espécies dispersoras (Figura 4.1).

A variação temporal da produção (Figura 4.2) foi similar à flutuação sazonal da

biomassa total de copépodes (ver *Capítulo 1*), tendo este padrão se repetido para os táxons mais representativos. A região estudada apresentou valores superiores durante o período influenciado pela ACAS ($1,23 \pm 0,95 \text{ mg C m}^{-3} \text{ dia}^{-1}$) (Teste de Mann-Whitney; $p < 0,05$). Dos 19 meses referentes a este período, foram registrados picos superiores a $1,5 \text{ mg C m}^{-3} \text{ dia}^{-1}$ em seis deles e em apenas dois foram observados valores médios inferiores a $0,5 \text{ mg C m}^{-3} \text{ dia}^{-1}$. Durante o período não influenciado por essa massa de água, a produção média foi de $0,97 \pm 1,35 \text{ mg C m}^{-3} \text{ dia}^{-1}$, com destaque para o pico registrado em junho de 2008 ($6,48 \text{ mg C m}^{-3} \text{ dia}^{-1}$), embora este tenha sido o único mês com produção média superior a $1,5 \text{ mg C m}^{-3} \text{ dia}^{-1}$. Quando o mês de junho de 2008 foi retirado da análise, a produção média foi de $0,76 \pm 0,79 \text{ mg C m}^{-3} \text{ dia}^{-1}$.

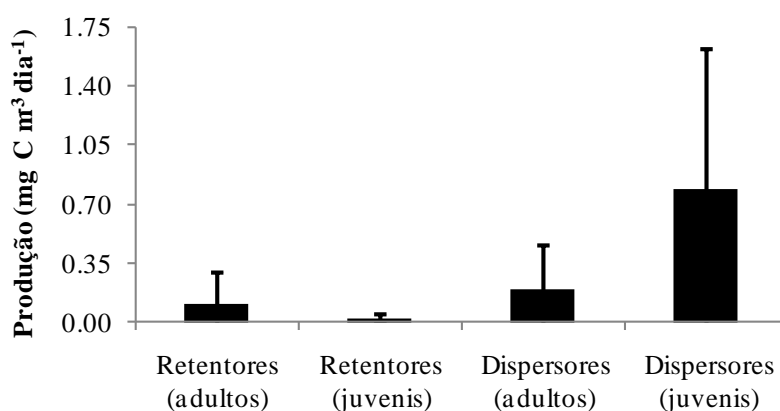


Figura 4.1. Produção secundária média dos copépodes pelágicos da região ao largo de Ubatuba (SP, Brasil), considerando as estratégias de vida e os estágios de desenvolvimento. Para os valores de produção apresentados neste gráfico, foram consideradas apenas as taxas de crescimento obtidas a partir dos modelos de Hirst & bunker (2003).

Durante todo o período estudado, a produção secundária dos copépodes foi dominada pelos táxons muito frequentes (*Capítulo 1*) (Figura 4.2). A produção dos copépodes pelágicos na região é sustentada basicamente por copepoditos imaturos de clausocalanídeos ($0,34 \pm 0,55 \text{ mg C m}^{-3} \text{ dia}^{-1}$), paracalanídeos ($0,15 \pm 0,24 \text{ mg C m}^{-3} \text{ dia}^{-1}$), *Temora stylifera* ($0,13 \pm 0,19 \text{ mg C m}^{-3} \text{ dia}^{-1}$), fêmeas adultas de *Oncaea waldemari* ($0,08 \pm 0,16 \text{ mg C m}^{-3} \text{ dia}^{-1}$) e copepoditos imaturos de *T. turbinata* ($0,07 \pm 0,10 \text{ mg C m}^{-3} \text{ dia}^{-1}$) e *Subeucalanus pileatus* ($0,06 \pm 0,08 \text{ mg C m}^{-3} \text{ dia}^{-1}$). Estes copépodes apresentaram produção média que correspondem a 72,3% do total. Os demais copépodes apresentaram produção inferior a $0,03 \text{ mg C m}^{-3} \text{ dia}^{-1}$.

Quanto às espécies individuais, a influência da ACAS sobre a produção secundária foi significativa somente para *T. turbinata* e *Paracalanus nanus* (Teste de Mann-Whitney; $p < 0,05$). Assim como observado para a variação da densidade,

Clausocalanus furcatus apresentou maior produção durante as campanhas sem a intrusão da ACAS (Teste de Mann-Whitney; $p < 0,01$).

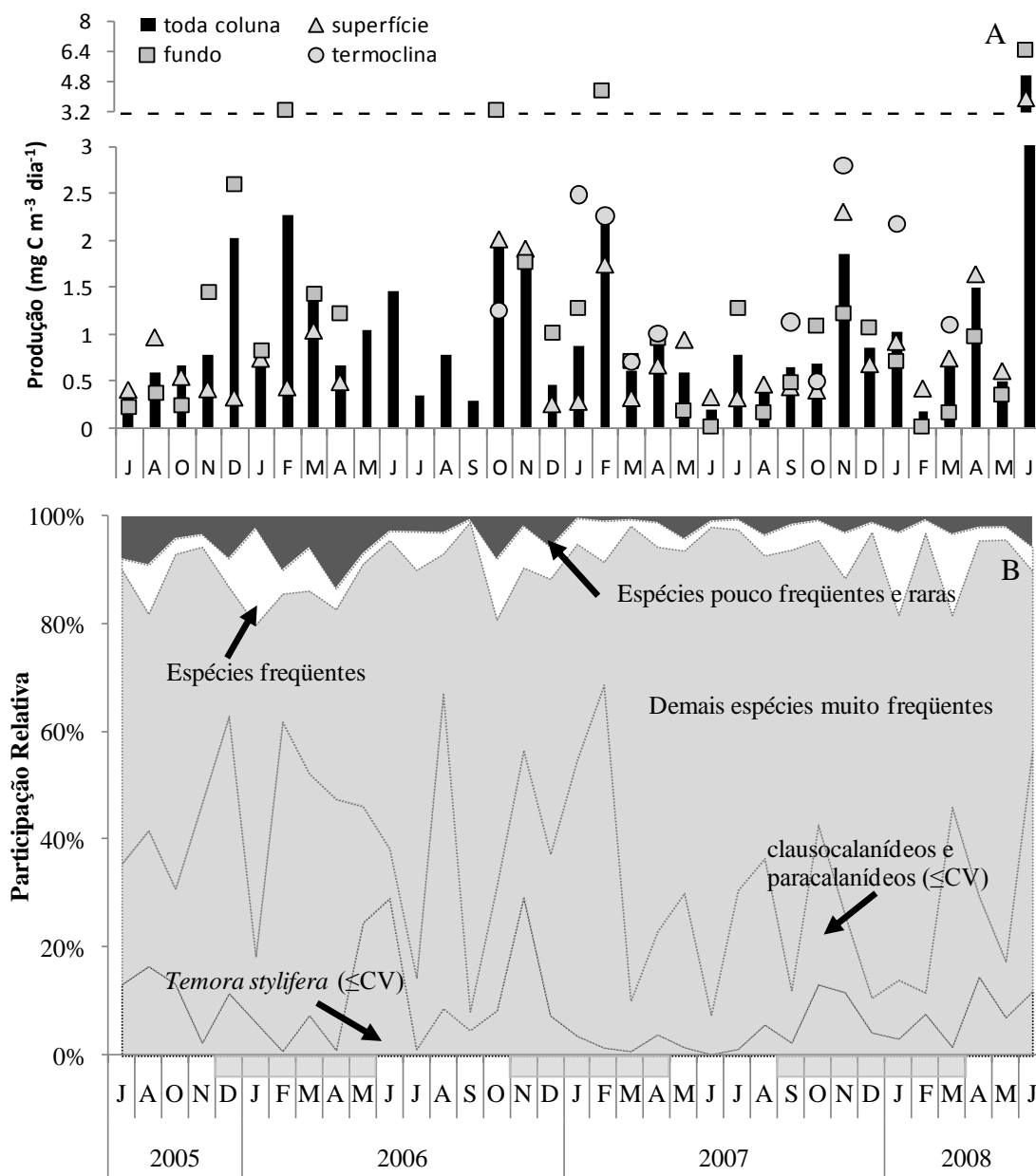


Figura 4.2. Variação sazonal da produção secundária dos copéodes pelágicos na estação fixa ao largo de Ubatuba (SP, Brasil), entre os meses de julho de 2005 e junho de 2008 (A), com destaque para a participação relativa na produção secundária dos principais grupos de espécies quanto à frequência de ocorrência (B). Para as espécies muito frequentes foi destacada a variabilidade para os copepoditos imaturos de *Temora stylifera*, dos clausocalanídeos e dos paracalanídeos. As caixas de cor cinza localizadas no eixo das abscissas indicam os meses com influência da ACAS. Os valores de produção apresentados neste gráfico foram obtidos a partir das taxas de crescimento resultantes dos modelos de Hirst & Bunker (2003).

Distribuição do espectro de tamanho da produção secundária

Na Tabela 4.1 são apresentados os principais táxons representativos das classes de tamanho consideradas a seguir. A classe de tamanho que apresentou maior produção foi entre 450 e 700 μm , tanto para o período influenciado pela ACAS ($2,01 \pm 1,90 \text{ mg C m}^{-3} \text{ dia}^{-1}$) quanto sem esta influência ($1,73 \pm 2,37 \text{ mg C m}^{-3} \text{ dia}^{-1}$) (Figura 4.3). As demais classes apresentaram valores inferiores a $0,35 \text{ mg C m}^{-3} \text{ dia}^{-1}$. Com exceção da classe de copépodes com prossomo entre 1700 e 1950 μm , as demais apresentaram produção mais elevada durante o período influenciado pela ACAS, embora não tenha sido constatada diferença significativa para nenhuma das classes (Teste de Mann-Whitney; $p > 0,05$).

Tabela 4.1. Relação das classes de tamanho utilizadas no presente estudo, com a indicação dos principais táxons representativos de cada classe. A inclusão dos táxons nas respectivas classes foi estabelecida pelos valores médios de tamanho.

Classe de tamanho	Principais táxons
< 450 μm	<i>Oncaea waldemari</i> e copepoditos de coriceídeos, oitonídeos e onceídeos
450 700 μm	Copepoditos de paracalanídeos, clausocalanídeos, temorídeos, <i>Paracalanus nanus</i> , <i>P. quasimodo</i> , <i>Corycaeus giesbrechti</i> , <i>Oncaea venusta</i> , <i>Calocalanus</i> spp.
700 950 μm	<i>Temora turbinata</i> , <i>Oithona plumifera</i> , <i>Clausocalanus furcatus</i> , <i>Ctenocalanus</i> spp., e copepoditos de temorídeos, centropagídeos e eucalanídeos
950 1200 μm	<i>Temora stylifera</i> , <i>Centropages velificatus</i> , <i>Calanopia americana</i> , copepoditos de <i>Subeucalanus pileatus</i> , <i>Calanoides carinatus</i> e de <i>Euchaeta marina</i>
1200 1450 μm	<i>Nannocalanus minor</i> (machos), <i>Pontellopsis brevis</i> , <i>Corycaeus speciosus</i> , copepoditos de eucalanídeos
1450 1700 μm	<i>Subeucalanus pileatus</i> , <i>Nannocalanus minor</i> (fêmeas), copepoditos de <i>Paraeucalanus sewelli</i> e de <i>Subeucalanus crassus</i> .
1700 1950 μm	<i>Subeucalanus pileatus</i> , <i>Calanoides carinatus</i> (machos) e <i>Undinula vulgaris</i> (machos), <i>Candacia</i> spp.
1950 2200 μm	Fêmeas de <i>Calanoides carinatus</i> , <i>Euchaeta marina</i> e de <i>Undinula vulgaris</i> , machos de <i>S. crassus</i>
2200 2450 μm	Machos de <i>Euchaeta marina</i> e fêmeas de <i>Paraeucalanus sewelli</i>
> 2450 μm	Fêmeas de <i>Subeucalanus crassus</i>

A taxa de produção secundária apresentou tendência similar à flutuação do tamanho dos copépodes (Figura 4.3). A distribuição dos espectros de tamanho da produção esteve mais relacionada à distribuição da densidade do que da biomassa, já que diferentemente do que foi registrada para a distribuição da densidade, a distribuição

da biomassa não apresentou redução na participação dos copépodes à medida que o espectro de tamanho aumenta (Figura 4.4).

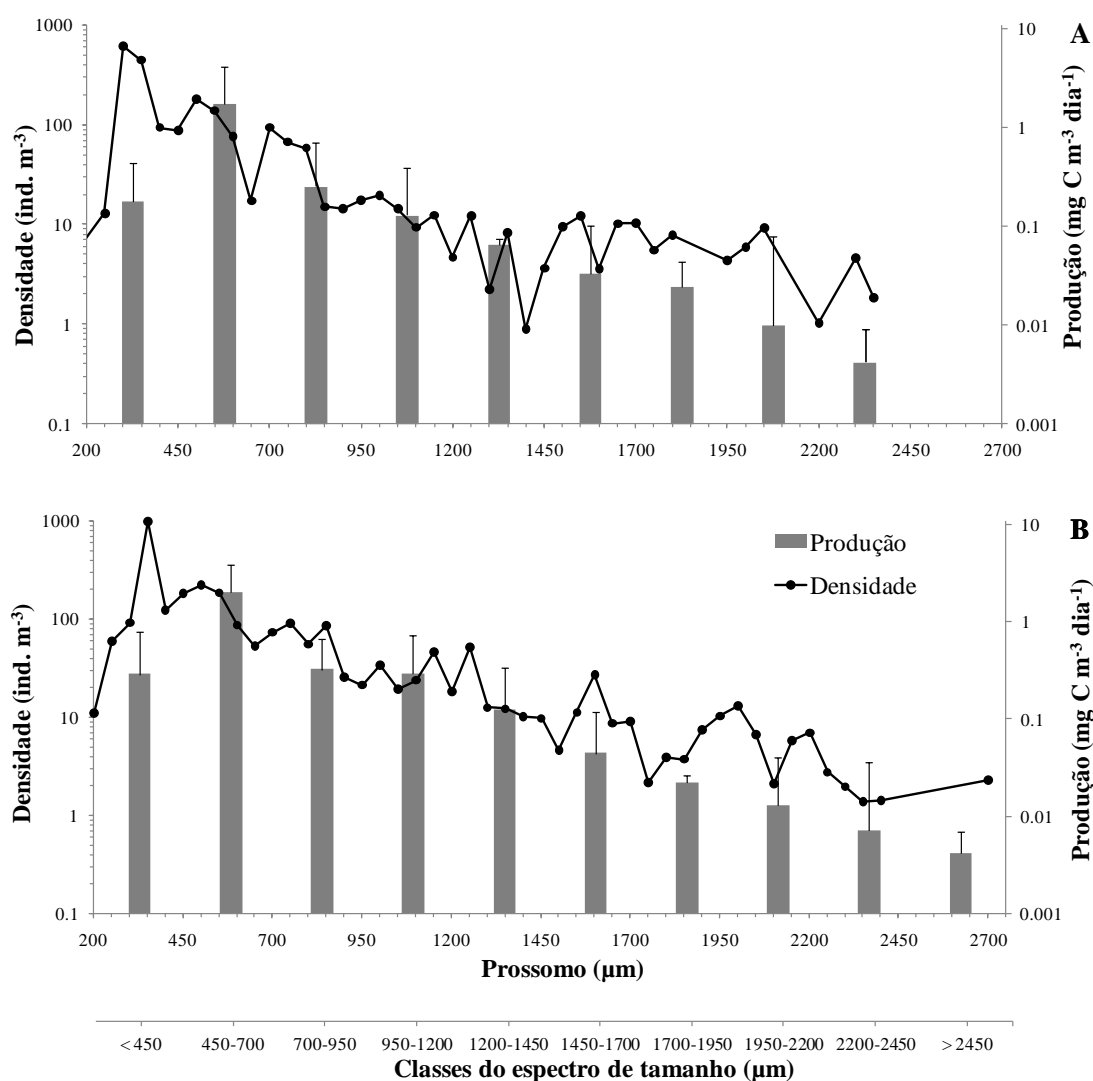


Figura 4.3. Distribuição da densidade e produção secundária dos copépodes da região ao largo de Ubatuba (SP, Brasil), quanto ao espectro de tamanho dos indivíduos. A, distribuição referente ao período não influenciado pela ACAS; B, distribuição referente ao período influenciado pela ACAS. As barras de produção são referentes às classes indicadas no eixo inferior das abscissas. Note que os eixos das coordenadas estão em escala logarítmica.

Comparação entre as taxas de produção estimadas experimentalmente e as previstas pelos modelos globais de Hirst & Bunker (2003)

A produção secundária estimada a partir do crescimento reprodutivo (*Capítulos 2 e 3*) apresentou alta variabilidade em relação aos valores de produção estimados a partir dos modelos de Hirst & Bunker (2003) (Tabela 4.2). Para a maioria das espécies, os modelos sobreestimaram as taxas de produção secundária estimadas pelo método de

incubação, com diferenças variando de 1,1 (*Clausocalanus furcatus* e *Macrosetella gracilis*) a mais de 40 vezes (*Clytemnestra scutellata*). Para outras seis espécies, os modelos subestimaram as taxas de produção na ordem de 1,6 (*Temora stylifera*) a mais de 20 vezes (*Euterpina acutifrons*). Considerando os dois métodos, para a maioria das espécies a razão P/B foi inferior a 0,1, indicando que as fêmeas dessas espécies contribuem pouco para a produtividade na região estudada. Por outro lado, os valores de produção secundária obtidos a partir do crescimento reprodutivo apontaram que *Corycaeus giesbrechti*, *Centropages velificatus* e *Euterpina acutifrons* apresentaram as maiores razões P/B, sugerindo que as fêmeas desses copépodes são as mais eficientes, em termos de crescimento reprodutivo, entre todas as espécies analisadas no presente estudo.

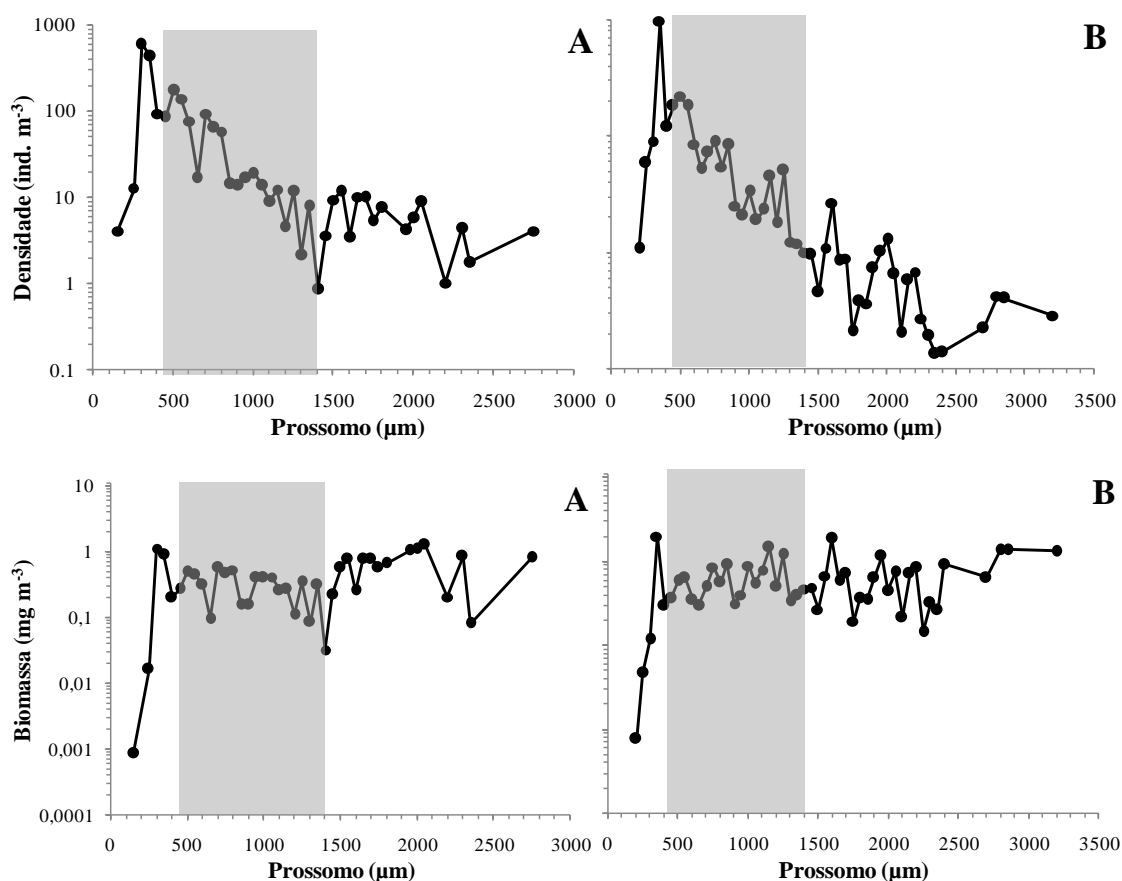


Figura 4.4. Distribuição da densidade e biomassa dos copépodes da região ao largo de Ubatuba (SP, Brasil), quanto ao espectro de tamanho dos indivíduos. A, distribuição referente ao período não influenciado pela ACAS; B, distribuição referente ao período influenciado pela ACAS. As barras cinza indicam o espectro de tamanho coletado eficientemente pela rede de 200 μm (450-1400 μm), conforme sugerido por Hopcroft *et al.* (2001). Note que o eixo das coordenadas está em escala logarítmica.

Tabela 4.2. Comparação entre as taxas de produção secundária de várias espécies de copépodes pelágicos da região ao largo de Ubatuba, estimadas pelos modelos de Hirst & Bunker (2003) (H&B) e pelo crescimento reprodutivo (CR).

Espécies	Produção secundária ($\mu\text{g C m}^{-3} \text{ dia}^{-1}$)			R	P/B	
	H&B	CR	(Método)		H&B	CR
<i>Acartia lilljeborgi</i>	3,08 ± 7,20	1,46 ± 3,33	(Exp.Inc.)	2,1	0,06	0,03
<i>Calanopia americana</i>	1,36 ± 1,92	2,99 ± 4,14	(Exp.Inc.)	2,2	0,05	0,10
<i>Centropages velificatus</i>	3,81 ± 6,99	25,66 ± 50,35	(Exp.Inc.)	6,7	0,04	0,30
<i>Clausocalanus furcatus</i>	35,21 ± 30,06	31,87 ± 26,38	(Exp.Inc.)	1,1	0,07	0,06
<i>Clytemnestra scutellata</i>	0,59 ± 0,39	0,01 ± 0,02	(TD ¹)	43,9	0,06	0,00
<i>Corycaeus giesbrechti</i>	2,08 ± 1,55	11,87 ± 12,94	(Exp.Inc.)	5,7	0,06	0,32
<i>Euterpina acutifrons</i>	0,13 ± 0,28	2,78 ± 4,28	(Exp.Inc.)	<i>21,6</i>	0,01	0,22
<i>Macrosetella gracilis</i>	0,238 ± 0,380	0,211 ± 0,317	(TD ²)	1,1	0,06	0,05
		0,105 ± 0,160	(TD ¹)	2,2		0,03
		0,051 ± 0,077	(TE)	4,6		0,01
<i>Microsetella rosea</i>	0,011 ± 0,029	0,004 ± 0,015	(TD ²)	2,8	0,04	0,01
		0,007 ± 0,028	(TD ¹)	1,5		0,03
<i>Oithona plumifera</i>	9,34 ± 16,94	3,22 ± 7,59	(TE)	2,9	0,18	0,06
		3,80 ± 9,17	(TD ³)	2,4		0,07
<i>Oncaea venusta</i>	11,74 ± 20,11	4,62 ± 7,71	(TE)	2,5	0,07	0,03
		5,02 ± 7,99	(TD ⁴)	2,3		0,03
<i>Paracalanus nanus</i>	22,53 ± 64,44	10,72 ± 21,00	(Exp.Inc.)	2,1	0,07	0,03
<i>Paracalanus quasimodo</i>	9,75 ± 17,03	5,28 ± 7,01	(Exp.Inc.)	1,8	0,06	0,03
<i>Subeucalanus pileatus</i>	7,41 ± 3,50	17,18 ± 10,58	(Exp.Inc.)	2,3	0,03	0,08
<i>Temora stylifera</i>	15,01 ± 26,58	24,22 ± 41,33	(Exp.Inc.)	<i>1,6</i>	0,04	0,07
<i>Temora turbinata</i>	18,55 ± 35,89	4,70 ± 6,45	(Exp.Inc.)	3,9	0,06	0,02

Exp. Inc.: experimentos de incubação; TD: Tempo de desenvolvimento a partir dos modelos de ¹Santos *et al.* (1999) e ²Uye *et al.* (2002) e dos dados de ³Hopcroft & Roff (1996; considerando um Q_{10} igual a 3) e ⁴Hirakawa (1995); TE: Taxa de eclosão. R: razão entre as duas taxas de produção estimadas [valores em **negrito** indicam quantas vezes o crescimento reprodutivo foi sobreestimado a partir dos modelos de Hirst & Bunker (2003) e os valores em *itálico* indicam o quanto essa taxa foi subestimada a partir destes modelos]; P/B: razão entre a produção e a biomassa.

4.4. Discussão

A produção secundária média dos copépodes na plataforma interna ao largo de Ubatuba pode ser considerada alta quando comparada com outros ecossistemas tropicais e subtropicais (Tabela 4.3). A região de Ubatuba apresentou produção média inferior apenas ao sistema estuarino de Cananéia (Ara, 2004), cujos valores chegaram a ultrapassar $10 \text{ mg C m}^{-3} \text{ dia}^{-1}$ em alguns meses. Durante os períodos sem influência da ACAS, a produção secundária foi também alta, inclusive quando consideramos ambientes sob influência da drenagem estuarina, como em Kingston, na Jamaica (Webber & Roff, 1995a) e na plataforma ao largo de Santos, no Brasil (Miyashita *et al.*, 2009). O fato de a área apresentar elevada produtividade secundária em meses não

influenciados pela ACAS pode estar relacionado à maior produção de espécies adaptadas às condições oligo- a mesotróficas, a exemplo de *Clausocalanus furcatus*, ou mesmo a mudanças ocasionais das condições oceanográficas. Sobre este aspecto, Brandini (2006) relata que inúmeras forçantes físicas e meteorológicas são capazes de transformar temporariamente áreas improdutivas em produtivas. Neste caso, várias espécies de copépodes oportunistas podem se beneficiar dos aumentos quantitativos de fitoplâncton (Valentin, 1989; 2001), incrementando suas biomassas após os picos ocasionais de produtividade primária. Mesmo a região estudada tendo apresentado valores elevados de produção secundária durante esses meses, a influência da ACAS foi associada a aumentos significativos de produção. Durante o presente estudo foram registrados aumentos em quase todas as classes de tamanho, mostrando que a influência dessa massa de água pode ser refletida em praticamente todo o espectro de tamanho dos copépodes.

Tabela 4.3. Comparação entre a produção secundária média dos copépodes pelágicos da região ao largo de Ubatuba e a de alguns ecossistemas tropicais e subtropicais do mundo.

Local	Produção (mg C m ⁻³ dia ⁻¹)	Método	Razão P/B (dia ⁻¹)	Fonte
Mar da Arábia, Omã e Índia	0,78	H&S	0,12	Roman <i>et al.</i> (2000)
Havaí, EUA	0,16	H&L	0,08	Roman <i>et al.</i> (2002)
Bermudas, Reino Unido	0,06	H&L	0,07	
Mar de Andaman, Tailândia	0,23± 0,02	CR	0,06	Satapoomin <i>et al.</i> (2004)
North West Cape, Austrália	0,04-1,00	CA	0,20-0,61	McKinnon & Dungan (2003)
Mar da Jamaica	0,10	EXP	0,15	Webber & Roff (1995a)
	0,06		0,17	
Baía de Santos, Brasil	0,75-2,09	H&L	0,15-0,19	Miyashita <i>et al.</i> (2009)
Estuário de Cananéia, Brasil	2,81-11,10	H&L	0,27	Ara (2004)
<i>com ACAS</i>	1,23 ± 0,95	H&B	0,15	
Ubatuba <i>sem ACAS</i>	0,97 ± 1,35	H&B	0,15	Presente estudo
<i>período total</i>	1,13 ± 1,11	H&B	0,15	

P/B: razão entre a produção e a biomassa; H&S: modelos de Hirst & Sheader (1997); H&L: modelos de Hirst & Lampitt (1998); CR: crescimento reprodutivo; CA: método de coortes artificiais; EXP: a partir de experimentos de crescimento diário dos juvenis e de crescimento reprodutivo; H&B: modelos de Hirst & Bunker (2003).

A razão entre produção e biomassa ao largo de Ubatuba foi similar à maioria dos ecossistemas listados na Tabela 4.3. A única região tropical estudada até o momento que apresentou valores da razão P/B inferiores a outros ecossistemas de baixa latitude foi a região de Andaman, na Tailândia (Satapoomim *et al.*, 2004). Nesta região, a produção secundária foi estimada com base no crescimento reprodutivo de sete espécies

de copépodes. Mesmo que as fêmeas destas espécies corresponderam de 46 a 61% da biomassa total dos copépodes, os valores de produção foram baixos (Satapoomim *et al.*, 2004), o que levou os autores a relacionarem este fato como sendo um reflexo às baixas razões P/B apresentadas pelas fêmeas. O padrão observado na região de Andaman parece ser comum também à região de Ubatuba, já que quase todas as espécies analisadas no presente estudo apresentaram razão P/B inferior a $0,1 \text{ dia}^{-1}$, tanto considerando o crescimento reprodutivo quanto o estimado a partir dos modelos de Hirst & Bunker (2003) (Tabela 4.2).

Uma considerável parcela da biomassa e da produção secundária é sustentada por copepoditos imaturos de clausocalanídeos, paracalanídeos, temoridaes, onceídeos e eucalanídeos, assim como constatado em vários outros estudos (Chisholm & Roff, 1990; Webber & Roff, 1995a; Hopcroft *et al.*, 1998; Satapoomin *et al.*, 2004; Leandro *et al.*, 2007; Miyashita *et al.*, 2009). Mesmo a região estudada não tendo apresentado diferenças marcantes na distribuição de tamanho dos copépodes em termos de biomassa, a distribuição da produtividade não seguiu a tendência apresentada pela biomassa. A principal razão para este fato é que as taxas de crescimento estimadas pelos modelos de Hirst & Bunker (2003) para os copépodes de maior porte apresentaram valores médios inferiores aos estimados para os copépodes de menor porte, principalmente se considerarmos as espécies dispensoras de ovos. No geral, espécies das classes de tamanho inferiores a $950 \mu\text{m}$ apresentaram taxas de crescimento médio em torno dos $0,40 \text{ dia}^{-1}$, enquanto que os táxons com tamanho superior a este tamanho apresentaram taxas inferiores a $0,05 \text{ dia}^{-1}$. Este fato mostra que apesar da biomassa das espécies maiores compensar a baixa densidade através do elevado peso individual destes organismos, as taxas de produção secundária não acompanham a biomassa devido às baixas taxas de crescimento. A maior parte da produção foi sustentada pela classe de tamanho entre 450 e $700 \mu\text{m}$, representada principalmente pelos copepoditos juvenis de espécies bastante frequentes e abundantes pertencentes ao grupo das dispensoras de ovos. De fato, os juvenis de espécies dispensoras possuem taxas de crescimento substancialmente superiores aos adultos deste mesmo grupo e também aos copépodes retentores de sacos (Hirst & Lampitt, 1998; Hirst & Bunker, 2003). A maior contribuição dos copépodes pertencentes às espécies dispensoras para a produção total parece ser comum não apenas às regiões tropicais (Satapoomin *et al.*, 2004), mas também para ambientes de altas latitudes (Madsen *et al.*, 2008).

As taxas de produção secundária estimadas a partir dos métodos baseados no

crescimento reprodutivo e nos modelos de Hirst & Bunker (2003) apresentaram grande variabilidade. Uma das principais razões para estas diferenças recai sobre o fato de que os modelos foram baseados em dados obtidos, principalmente, em regiões costeiras de ambientes de altas latitudes. Além disso, poucas variáveis explicativas são incluídas nos modelos de Hirst & Bunker (2003), tanto para as espécies dispersoras (temperatura, peso seco individual e clorofila *a*) quanto para as retentoras (temperatura e peso seco individual). Estudos recentes mostram que o crescimento reprodutivo dos copépodes pelágicos pode não ser exclusivamente associado à energia gasta com a produção de ovos (Hirst & McKinnon, 2001). Além disso, essa taxa pode ser explicada por outros fatores como, por exemplo, a disponibilidade de recursos alimentares não-algais (Mauchline, 1998; Bunker & Hirst, 2004; Souissi *et al.*, 2008), a razão entre o número de machos e fêmeas (Kiørboe, 2006; 2007; *Capítulo 3*) e o comportamento copulatório das espécies (Titelman *et al.*, 2007; *Capítulo 3*). Esses e outros fatores não incluídos nos modelos podem explicar as expressivas diferenças observadas no presente estudo.

A aplicação de modelos globais de crescimento vem sendo freqüentemente testada (Peterson *et al.*, 2002; Rey-Rassat *et al.*, 2004; Liu & Hopcroft, 2006a e b) e, da mesma forma que no presente estudo, as comparações realizadas mostram que nem sempre os modelos estimam taxas similares às obtidas experimentalmente. Este não é um resultado inesperado, tendo em vista a variabilidade intrínseca dos dados utilizados para a construção dos modelos (Hirst & Bunker, 2003). A utilização desses modelos deve, portanto, ser preferencialmente acompanhada por experimentos *in situ*, como forma de aprimorar as estimativas da produção secundária dos copépodes planctônicos.

Capítulo 5

Produção e aspectos reprodutivos de *Euterpina acutifrons* (Dana, 1847) em uma região costeira do sudeste brasileiro

Capítulo 5. Produção e aspectos reprodutivos de *Euterpina acutifrons* (Dana, 1847) em uma região costeira do Sudeste brasileiro

Resumo

O objetivo geral deste estudo foi investigar alguns aspectos sobre a biologia reprodutiva do copépode planctônico *Euterpina acutifrons*. Nossas medidas incluíram taxas de produção e viabilidade dos ovos e de crescimento peso-específico. Esta espécie apresentou produção média entre $10,8 \pm 5,8$ e $23,4 \pm 7,2$ ovos fêmea⁻¹ dia⁻¹ e crescimento médio de $0,17 \pm 0,07$ dia⁻¹. Estes valores são considerados altos quando comparados com os registrados para espécies retentoras de sacos ovíferos. A viabilidade dos ovos foi sempre superior a 80%, com uma taxa média de $90,3 \pm 5,5\%$. Os resultados apresentados neste e em outros estudos sugerem que, em associação com as variáveis temperatura e clorofila *a*, outros importantes fatores podem limitar as taxas reprodutivas deste importante harpacticóide pelágico.

Palavras-chave: *Euterpina acutifrons*, copépode retentor de saco ovífero, produção de ovos, crescimento peso-específico, Brasil

5.1. Introdução

A maioria dos copépodes calanóides marinhos libera os ovos diretamente na água (*copépodes dispersores*), enquanto que os ciclopóides, poecilostomatóides e harpacticóides possuem a capacidade de reter seus ovos em sacos ovíferos (*copépodes retentores*). Geralmente, copépodes pertencentes ao primeiro grupo apresentam maiores taxas de produção de ovos como uma consequência dos elevados índices de mortalidade dos ovos quando estes são liberados livremente na água (Kiørboe & Sabatini, 1994; Hirst & Kiørboe, 2002). Por outro lado, as fêmeas de copépodes retentores apresentam taxas potencialmente mais elevadas de mortalidade devido à presença de sacos ovíferos aderidos ao segmento genital. Neste caso, produzir uma menor quantidade de ovos seria uma forma eficiente de evitar predadores visuais.

Variáveis ambientais, tais como a temperatura e a disponibilidade de alimento, também influenciam as taxas reprodutivas de copépodes planctônicos marinhos (Ashjian & Wishner, 1993; Hirst & Bunker, 2003; Bunker & Hirst, 2004). Estudos realizados em laboratório e em campo têm demonstrado uma expressiva correlação entre as taxas reprodutivas e as variáveis temperatura e concentração de alimento (Zurlini *et al.*, 1978; Calbet & Agustí, 1999; Bunker & Hirst, 2004; Devreker *et al.*, 2005). Entretanto, muitos outros fatores intrínsecos ou extrínsecos às fêmeas têm sido apontados como limitantes às taxas reprodutivas destes crustáceos (Mauchline, 1998),

incluindo o tamanho das fêmeas (Hirst & Lampitt, 1998; Hirst & Bunker, 2003) e a proporção entre machos e fêmeas (Kiørboe, 2006).

Os estudos sobre o zooplâncton marinho no Brasil têm sido primariamente descritivos, com a maioria das pesquisas enfocando a análise da estrutura da comunidade e assuntos relacionados (Lopes, 2007). Dos poucos estudos que tratam de aspectos referentes à reprodução ou à produção secundária de organismos do zooplâncton marinho, destacam-se pesquisas que contemplam os calanóides (Ara, 2001a, 2001b e 2001c; Kaminski & Montú, 2005; Magalhães *et al.*, 2006), poecilostomatóides (Lopes *et al.*, 2007), cladóceros (Barros *et al.*, 2000; Atienza *et al.*, 2007; Valentin & Marazzo, 2004; Mugrabe *et al.*, 2007) e decápodes planctônicos (López, 1966; Costa & Prandi, 1971; Alvarez, 1985).

Euterpina acutifrons é um dos harpacticóides pelágicos marinhos mais abundantes da costa brasileira, sobretudo nos ecossistemas costeiros e estuarinos (Björnberg, 1981). Esta espécie é euritérmica (Haq, 1972) e eurihalina (Moreira & Yamashita, 1975), com ampla distribuição geográfica entre as latitudes 66°N e 40°S (Haq, 1972). Diversos estudos sobre estrutura populacional e alguns aspectos da biologia deste copépode foram realizados no Brasil e em várias partes do mundo (Moreira & Yamashita, 1975; Yamashita & Moreira, 1981; Moreira *et al.*, 1983; Sautour & Castel, 1993; Sautour & Castel, 1995; Viñas & Gaudy, 1996; Guisande *et al.*, 1999; Ara, 2001b e c; Díaz *et al.*, 2003), porém poucos consideraram aspectos da produção e reprodução desta espécie (Neunes & Pongolini, 1965; Haq, 1972; Zurlini *et al.*, 1978; Viñas & Gaudy, 1996; Díaz *et al.*, 2003), sobretudo em águas brasileiras (Moreira *et al.*, 1983; Ara, 2001c). O presente estudo tem como objetivo caracterizar as taxas de produção e viabilidade dos ovos e de crescimento peso-específico para esta importante espécie de harpacticóide pelágico de águas brasileiras.

5.2. Material e Métodos

Obtenção das Amostras

As amostras foram obtidas em dois pontos localizadas na região adjacente à Ubatuba (São Paulo, Brasil), sendo uma mais próxima à costa (área protegida) e a outra mais afastada (área aberta). As coletas foram realizadas entre os dias 13 de julho de 2006 e 04 de junho de 2007, totalizando 13 séries experimentais (Tabela 5.1). As

fêmeas de *Euterpina acutifrons* foram coletadas a partir de arrastos subsuperficiais com a embarcação à deriva, por meio de uma rede de plâncton de 200 µm de abertura de malha. Um copo coletor cego foi acoplado no final da rede para reduzir o impacto do fluxo promovido pelo arrasto nas condições morfológicas ou na atividade das fêmeas. Após os arrastos, as amostras foram cuidadosamente transferidas para baldes plásticos com capacidade de 30 litros e mantidas em caixas térmicas com temperatura controlada e protegidas da luz direta do sol. Adicionalmente às coletas de zooplâncton, 20 litros de água da superfície foram coletados para a execução das incubações e mantidos sob as mesmas condições descritas anteriormente. Em média, as amostras foram conduzidas ao laboratório entre 1 e 2 horas após as coletas.

Tabela 5.1. Número de séries experimentais realizadas com o copépode *Euterpina acutifrons* na região costeira adjacente à Ubatuba (São Paulo, Brasil). EXP, experimento; *n*, número de fêmeas incubadas.

Local	Data	Viabilidade dos ovos		Produção de ovos e Crescimento	
		EXP	<i>n</i>	EXP	<i>n</i>
Área protegida	13/07/2006	1	14	1	14
Área protegida	14/07/2006	2	17	2	17
Área protegida	16/07/2006	3	16	-	-
Área aberta	18/07/2006	4	15	-	-
Área protegida	21/07/2006	5	29	3	16
Área protegida	29/08/2006	6	30	4	13
Área protegida	30/08/2006	7	24	5	10
Área protegida	31/10/2006	8	24	6	11
Área aberta	31/10/2006	9	15	7	10
Área aberta	22/11/2006	10	21	8	15
Área aberta	24/01/2007	11	14	-	-
Área aberta	13/02/2007	12	17	-	-
Área aberta	04/06/2007	13	24	-	-

Manipulação e Incubação dos Copépodes

Um esquema dos principais procedimentos experimentais com as fêmeas adultas de *Euterpina acutifrons* está demonstrado na Figura 5.1. As fêmeas foram selecionadas das amostras de zooplâncton com auxílio de pipetas de vidro, sob estereomicroscópio e com luz baixa. Como forma de assegurar a incubação apenas de fêmeas fecundadas, apenas as que estavam portando sacos ovíferos foram selecionadas. Os copépodes foram submetidos ao processo de triagem por menos de 20 minutos. Após esta fase, as fêmeas foram incubadas individualmente em placas para cultura de células de 12 cavidades (Corning®) preenchidas com 8 mL de água do mar filtrada em 40 µm. O

número de fêmeas incubadas variou de 14 a 30 indivíduos para as 13 séries experimentais de produção de náuplios e de 10 a 17 para as 8 séries referentes ao estudo de produção de ovos (Tabela 5.1).

Os copépodes foram monitorados em intervalos médios de 3 horas, quando foram registradas as atividades das fêmeas, a eclosão dos náuplios e a produção de novas ninhadas. Nos experimentos de produção de náuplios, as fêmeas foram incubadas por um período necessário à obtenção de 100% de eclosão. Com relação aos experimentos de produção de ovos, foram selecionadas todas as fêmeas que produziram náuplios nas primeiras 24 horas de incubação e estas foram incubadas por mais 24 horas. Neste caso, a fêmea foi transferida para um novo meio e os náuplios e ovos não viáveis foram separados e fixados em formol neutro a 4%. Para os registros de eclosão dos náuplios após as 24 horas, tanto as fêmeas quanto os náuplios foram fixados juntos para posterior análise. Em ambos os casos cerca de 90 % dos meios de incubação foram trocados a cada 24 horas.

As placas contendo as fêmeas e a água utilizada nas trocas dos meios foram acondicionadas em uma câmara incubadora durante todo o período, sob condições de temperatura ($\pm 1^{\circ}\text{C}$) e regime de fotoperíodo seguindo, respectivamente, os valores e os horários registrados no momento da coleta.

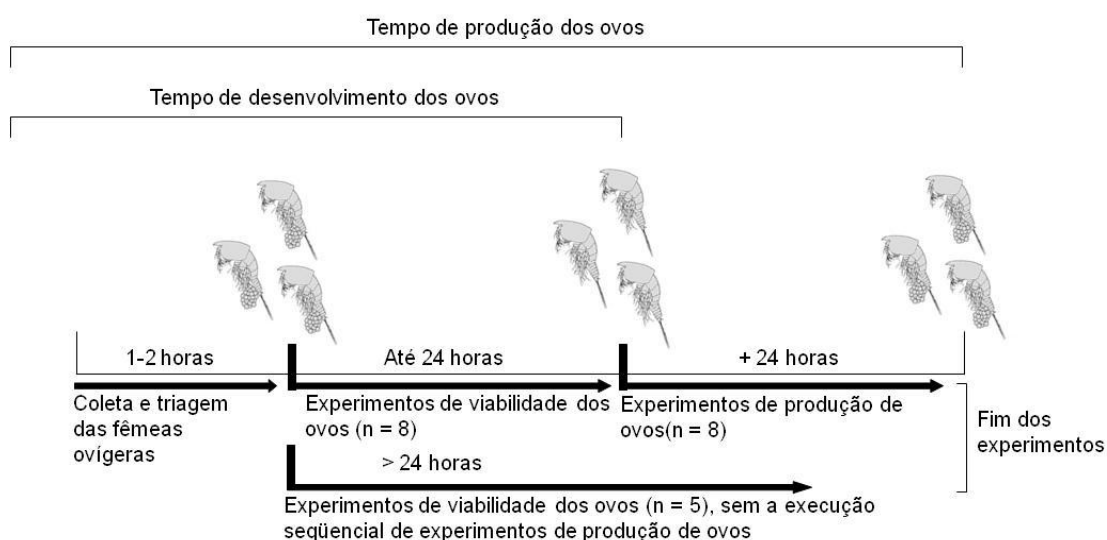


Figura 5.1. Esquema representativo dos experimentos realizados com *Euterpina acutifrons*. A primeira série experimental foi destinada à obtenção das taxas de viabilidade dos ovos. As fêmeas foram incubadas por um período necessário para atingir 100% de eclosão dos náuplios. Quando esse período foi alcançado até 24 horas após o início do experimento de viabilidade, as fêmeas foram incubadas por mais 24 horas. Esta segunda série foi realizada para obter a taxa de produção de ovos. Em cinco ocasiões, o período necessário para obter 100% de eclosão dos náuplios foi maior que 24 horas. Devido a limitações logísticas, não foi possível continuar a série experimental destinada à obtenção das taxas de produção de ovos nestas situações.

Medições e estimativas do peso seco e do conteúdo de carbono

Para a obtenção do comprimento do prossomo das fêmeas incubadas e do diâmetro dos ovos produzidos foi utilizado um estereomicroscópio dotado de câmara clara e uma mesa digitalizadora, através do software ZoopBiom (Roff & Hopcroft, 1986). Além do comprimento do prossomo, foram feitas medições do comprimento total de 30 fêmeas em cada campanha, para verificar qual o percentual do comprimento do prossomo em relação ao comprimento total das fêmeas. Foram medidos todos os ovos produzidos por ninhada com n inferior a 10, além das fêmeas utilizadas nos experimentos. Para produções de ovos com n superior a 10, foram medidos os 10 primeiros ovos de cada ninhada. O volume dos ovos foi estimado a partir de medidas de diâmetro, obtidas como indicado anteriormente. O peso seco das fêmeas foi obtido a partir da equação de regressão proposta por Ara (2001c): $PS = 8,148 * 10^{-8} CP^{2,736}$ ($r = 0,943$; $p < 0,0001$), onde PS = peso seco, em μg ; CP = comprimento do prossomo, em μm . O conteúdo de carbono das fêmeas foi estimado a partir do fator 0,46 do peso seco (Ara, 2001c). O conteúdo de carbono dos ovos foi obtido assumindo o fator de conversão de $0,14 * 10^{-6} \mu\text{g C } \mu\text{m}^{-3}$ (Kjørboe *et al.*, 1985).

Cálculos de viabilidade e produção de ovos e de crescimento

A viabilidade dos ovos (V ; %) foi obtida a partir da seguinte fórmula: $V = (N * 100 * T) / Ni * 24$, onde N representa o número de náuplios eclodidos, T o tempo de incubação dos ovos, em horas, e Ni o tamanho da ninhada (náuplios + ovos não eclodidos). Para a obtenção das taxas individuais de produção de ovos (P ; ovos fêmea⁻¹ d⁻¹), foi empregado o seguinte cálculo: $P = (O * 24) / T$, onde O representa o número de ovos produzidos e T o tempo total de incubação (em horas). A taxa do crescimento peso-específico (C ; dia⁻¹) foi obtida com base no conteúdo de carbono das fêmeas e dos ovos produzidos e foi calculada com base na seguinte fórmula: $C = (PCo / PCf) * (24 / T)$, onde PCo representa o peso dos ovos produzidos ($\mu\text{g C}$), PCf o peso da fêmea ($\mu\text{g C}$) e T o tempo total de incubação (em horas).

Análise estatística

Para determinar as possíveis diferenças existentes entre os blocos de dados referentes aos dois pontos de coleta, considerando as principais variáveis mensuradas

(tamanho das fêmeas, diâmetro dos ovos, tamanho das ninhadas, volume dos sacos, produção de ovos e náuplios, viabilidade dos ovos, taxas de crescimento peso-específico), foram empregados os testes não-paramétricos Mann-Whitney e Kruskal-Wallis, ambos considerando $p < 0,05$. Foram feitas também análises de correlação não-paramétrica (Correlação de Spearman; $p < 0,05$) para verificar possíveis associações entre as principais variáveis mensuradas e os dados ambientais (temperatura e clorofila *a*) e entre as próprias variáveis.

5.3. Resultados

A temperatura variou entre 22 e 25 °C e apresentou média de $22,84 \pm 0,98$ °C (Tabela 5.2). A clorofila *a* variou entre 0,35 e 1,45 mg m⁻³, com média de $1,03 \pm 0,38$ mg m⁻³. Não foram registradas correlações significativas entre estes dois parâmetros (Spearman; $r_s = -0,632$ e $p > 0,05$). Da mesma forma, não foram registradas diferenças significativas entre os blocos de dados referentes a estes dois parâmetros considerando as duas áreas estudadas (Mann-Whitney; $p > 0,05$).

Tabela 5.2. Valores de temperatura (°C) e clorofila *a* (mg m⁻³) obtidos durante as 13 séries experimentais com o copépode *Euterpina acutifrons* na região costeira adjacente à Ubatuba (São Paulo, Brasil).

Local	Data	Temperatura	Clorofila <i>a</i>
Área protegida	13/07/2006	22	1,25
Área protegida	14/07/2006	23	1,25
Área protegida	16/07/2006	23	1,23
Área aberta	18/07/2006	22	0,35
Área protegida	21/07/2006	23	1,35
Área protegida	29/08/2006	22	1,45
Área protegida	30/08/2006	24	0,69
Área protegida	31/10/2006	22	1,35
Área aberta	31/10/2006	22	1,05
Área aberta	22/11/2006	23	1,18
Área aberta	24/01/2007	25	0,43
Área aberta	13/02/2007	24	0,62
Área aberta	04/06/2007	22	1,26

O comprimento do prossomo das fêmeas apresentou diferenças significativas entre as duas áreas (Mann-Whitney; $p < 0,01$), com a ocorrência de fêmeas maiores na área protegida, apesar de não ser um padrão comum a todo período estudado (Figura 5.2). As fêmeas desta última região apresentaram tamanho médio de $498,3 \pm 30,5$ µm e

as da região aberta $481,5 \pm 35,2 \mu\text{m}$, ou seja, uma diferença de $16,8 \mu\text{m}$ (3,37%) entre as médias. Considerando as duas áreas juntas, o comprimento médio do prossomo das fêmeas foi $486,7 \pm 21,4 \mu\text{m}$ (Tabela 5.3). Com base na medição de 30 fêmeas desta espécie, o comprimento médio do prossomo correspondeu a 76% do comprimento total. Com relação ao peso seco estimado das fêmeas, os valores variaram entre 1,25 e 2,96 μg e apresentaram uma média de $1,98 \pm 0,33 \mu\text{g}$. O peso em carbono médio das fêmeas apresentou uma média de $0,91 \pm 0,15 \mu\text{g C}$.

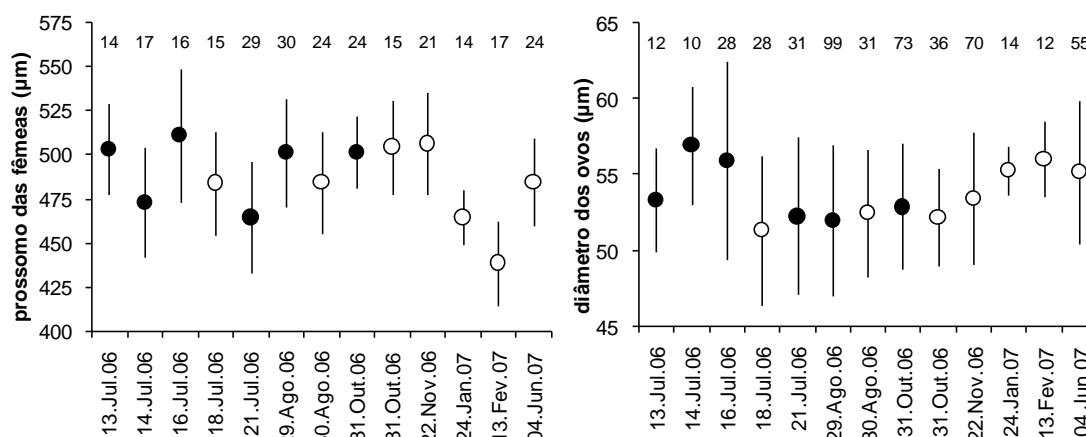


Figura 5.2. Tamanho médio do prossomo das fêmeas e diâmetro médio dos ovos de *Euterpina acutifrons* da região ao largo de Ubatuba (SP, Brasil), referente ao período entre 13 de julho de 2006 e 04 de junho de 2007. Círculos pretos, área protegida; círculos brancos, área aberta. Os números indicados na região superior dos gráficos indicam o número de fêmeas e ovos mensurados.

Tabela 5.3. Valores mínimos, máximos e médios de algumas características morfométricas e reprodutivas de fêmeas e ovos de *Euterpina acutifrons* da região costeira adjacente à Ubatuba (São Paulo, Brasil). DP, desvio padrão.

		Mínimo	Máximo	Média \pm DP
Fêmeas	Prossomo (μm)	422,9	579,6	$486,7 \pm 21,4$
	Peso seco (μg)	1,25	2,96	$1,98 \pm 0,33$
	Peso em carbono ($\mu\text{g C}$)	0,58	1,36	$0,91 \pm 0,15$
Ovos	Diâmetro (μm)	39,3	71,9	$53,1 \pm 2,8$
	Volume (μm^3)	57185,16	132175,48	$79391,8 \pm 13478,7$
	Peso em carbono ($\mu\text{g C}$)	0,008	0,019	$0,011 \pm 0,002$
Sacos ovíferos	Número de ovos (ovos saco ⁻¹)	6	35	17 ± 7
	Volume (mm^3)	0,0005	0,0024	$0,0013 \pm 0,001$
Razão ovo/fêmea		0,103	0,128	$0,111 \pm 0,007$

Apesar de o comprimento das fêmeas ter apresentado diferença significativa

entre as duas áreas estudadas, o diâmetro dos ovos variou pouco e não diferiu entre as duas regiões (Mann-Whitney; $p = 0,402$). O diâmetro médio foi de $53,17 \pm 2,88 \mu\text{m}$, com valores variando entre 39,3 e 71,9 μm (Tabela 5.3). Considerando a distribuição por classes de diâmetro, 90,64% dos ovos mensurados apresentaram valores entre 45 e 60 μm (Figura 5.3), com a maior parte englobando a faixa entre 50 e 55 μm (40,97%). O conteúdo em carbono dos ovos variou entre 0,008 e 0,019 $\mu\text{g C}$, com uma média de $0,011 \pm 0,002 \mu\text{g C}$ (Tabela 5.3).

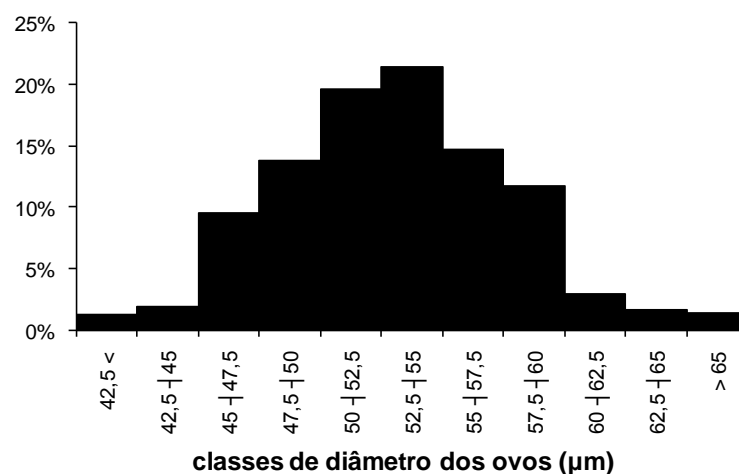


Figura 5.3. Distribuição das classes de diâmetro dos ovos de *Euterpina acutifrons* da região ao largo de Ubatuba (SP, Brasil). ($n = 471$).

Um incremento no diâmetro dos ovos foi registrado para as fêmeas com comprimento maior do prossomo (Figura 5.4), apesar de não ter apresentado correlação significativa entre as duas medidas (Spearman; $r_s = 0,355$ e $p = 0,068$). Além disso, o comprimento do prossomo das fêmeas não apresentou nenhuma correlação significativa com as demais variáveis mensuradas (número de ovos e volume do saco). A razão média entre o diâmetro dos ovos e o comprimento do prossomo das fêmeas de *Euterpina acutifrons* foi de $0,111 \pm 0,007$, com valores variando entre 0,103 e 0,128 (Tabela 5.3).

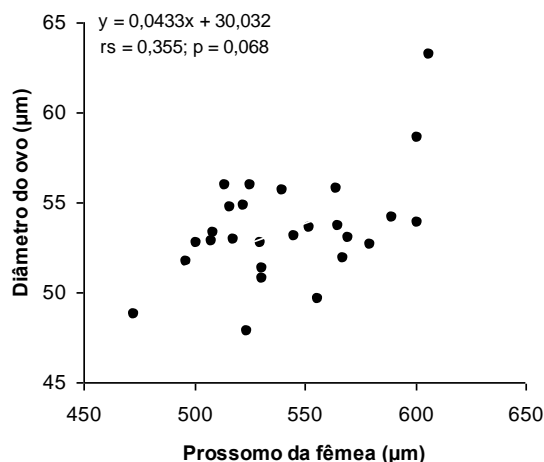


Figura 5.4. Relação entre o comprimento médio do prossomo (μm) das fêmeas e o diâmetro médio dos ovos (μm) de *Euterpina acutifrons* da região ao largo de Ubatuba (SP, Brasil). r_s : coeficiente de correlação de Spearman.

Considerando os efeitos da temperatura e da clorofila *a* sobre o tamanho das fêmeas e o diâmetro dos ovos, foi registrada uma tendência positiva, apesar de não significativa ($p > 0,05$) entre o tamanho das fêmeas (Spearman; $r_s = 0,497$) e diâmetro dos ovos (Spearman; $r_s = 0,597$) e a clorofila *a*. O efeito da temperatura sobre as duas variáveis morfométricas em questão não parece ter sido expressivo, porém foi observado um efeito direto sobre o tempo de eclosão dos ovos (Figura 5.5). O tempo necessário para a eclosão de 100% das ninhadas foi reduzido em 14,8 horas quando as fêmeas foram submetidas a temperaturas com apenas 2 graus de diferença (22 e 24 °C).

Euterpina acutifrons apresentou, em média, 17 ± 7 ovos saco^{-1} (Tabela 5.3), com um máximo de 35 ovos saco^{-1} , registrado para duas fêmeas coletadas na área protegida. Considerando o número de ovos e o volume médio dos ovos, os sacos ovíferos apresentaram um volume médio de $0,0013 \pm 0,001 \text{ mm}^3$. Com relação à produção de ovos, esta espécie apresentou uma taxa média de 16 ± 4 ovos $\text{fêmea}^{-1} \text{ dia}^{-1}$ durante as oito séries experimentais. A produção máxima de ovos foi observada na área aberta (35 ovos $\text{fêmea}^{-1} \text{ dia}^{-1}$), durante o experimento do dia 31 de outubro de 2007 (Figura 5.6).

Esse pico na produção de ovos foi responsável pela maior taxa de crescimento peso-específico registrada ($0,269 \pm 0,132 \text{ dia}^{-1}$), porém também foi verificada nesta série a maior variação nas taxas, devido, em parte, ao maior crescimento observado por uma única fêmea ($0,600 \text{ dia}^{-1}$). A taxa média de crescimento durante as oito séries experimentais foi de $0,166 \pm 0,069 \text{ dia}^{-1}$ e foi registrada uma correlação negativa significativa entre o tamanho das fêmeas e as taxas de crescimento (Spearman; $r_s = -$

0,778 e $p = 0,022$). Quanto à viabilidade dos ovos, foram registrados valores percentuais sempre acima dos 80%, com uma média de $90,28 \pm 5,47\%$ e um máximo de $98,7 \pm 3,8\%$ observado no experimento 2 (Figura 5.7). Nenhuma das taxas reprodutivas (produção e viabilidade dos ovos e crescimento) apresentou correlações significativas com as variáveis temperatura e clorofila *a* (Kruskal-Wallis; $p > 0,05$).

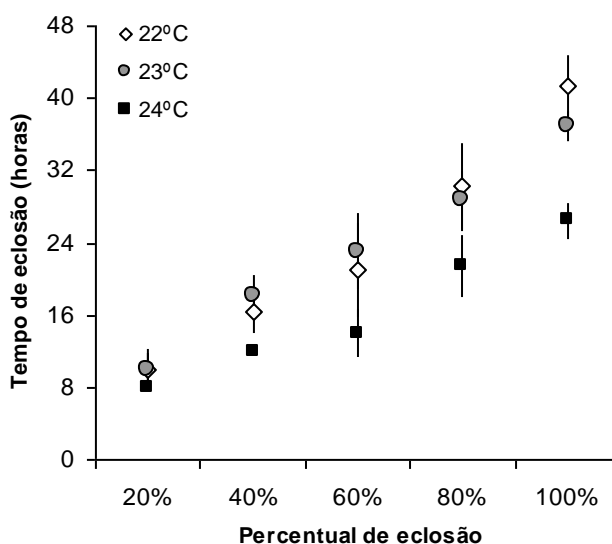


Figura 5.5. Variação do tempo necessário, em horas, para a eclosão de 100% das ninhadas de *Euterpina acutifrons* da região ao largo de Ubatuba (SP, Brasil), durante o período de 13 de julho de 2006 a 04 de junho de 2007, em relação às temperaturas de 22, 23 e 24 °C.

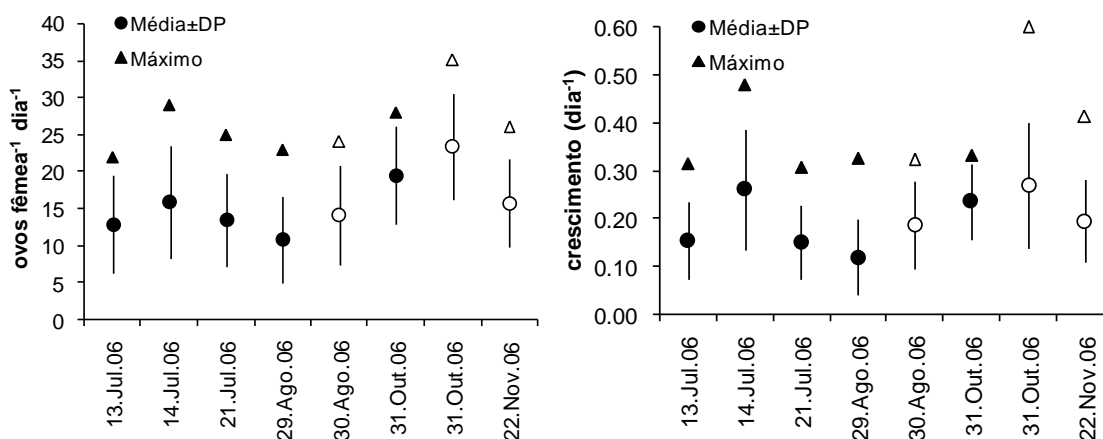


Figura 5.6. Produção média de ovos (fêmea⁻¹ dia⁻¹) e crescimento médio peso-específico (dia⁻¹) de *Euterpina acutifrons* da região ao largo de Ubatuba (SP, Brasil), referente ao período entre 13 de julho e 22 de novembro de 2006. Os traços associados aos valores médios indicam os desvios padrão. Círculos e triângulos pretos, área protegida; círculos e triângulos brancos, área aberta.

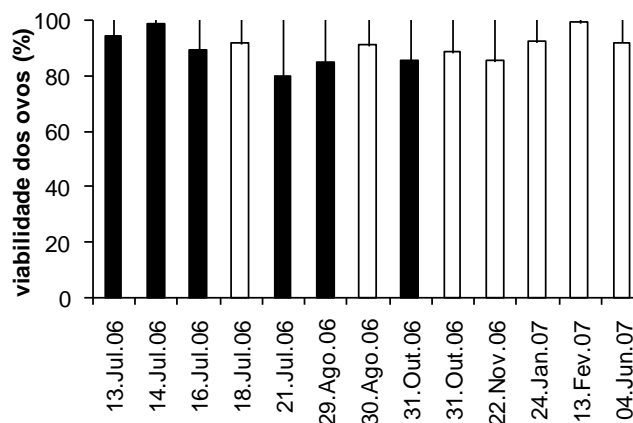


Figura 5.7. Viabilidade média dos ovos (%) de *Euterpina acutifrons* da região ao largo de Ubatuba (SP, Brasil), durante o período compreendido entre 13 de julho de 2006 e 04 de junho de 2007. Os traços associados aos valores médios indicam os desvios padrão. Barras pretas, área protegida; barras brancas, área aberta.

5.4. Discussão

As fêmeas de *Euterpina acutifrons* da região de Ubatuba apresentaram comprimento médio do prossomo próximo ao encontrado para fêmeas de outras regiões tropicais (Yamashita & Moreira, 1981; Ara, 2001c – ambos considerando o prossomo como 76% do comprimento total do corpo) e temperadas (Viñas & Gaudy, 1996; Díaz *et al.*, 2003). As fêmeas da região protegida apresentaram comprimento médio do prossomo ($498,3 \pm 30,5 \mu\text{m}$) levemente superior aos registrados por Díaz *et al.* (2003) para dois estuários da baía de Biscay ($492,0 \pm 25,7$ e $497,2 \pm 21,6 \mu\text{m}$); entretanto estes valores foram superiores aos registrados para a região aberta ($481,5 \pm 31,3 \mu\text{m}$). Considerando que regiões mais costeiras possuem maior quantidade de micropartículas orgânicas e que *E. acutifrons* pode se alimentar eficientemente de outros organismos além do fitoplâncton (Sautour & Castel, 1993), as diferenças significativas observadas para o comprimento do prossomo das fêmeas deste harpacticóide pelágico, considerando as duas áreas estudadas em Ubatuba, confirmam os resultados obtidos por Yamashita & Moreira (1981) para as regiões de São Sebastião e Santos (SP, Brasil). Neste estudo, as autoras observaram que as maiores fêmeas foram registradas para a região de Santos devido à proximidade da estação de coleta da baía de Santos, cujas águas são mais ricas em material orgânico e inorgânico do que as da região do canal de São Sebastião.

O peso seco médio das fêmeas de *E. acutifrons* ($1,98 \pm 0,33 \mu\text{g}$) esteve bem

abaixo dos observados para a região de São Sebastião e Santos (2,55 e 3,15 μg , respectivamente) (Yamashita & Moreira, 1981), porém apresentou valor médio um pouco acima do registrado por Díaz *et al.* (2003) para dois estuários da baía de Biscay (1,89 e 1,85 μg) e por Ara (1998) para o sistema estuarino de Cananéia (1,91 μg). Da mesma forma, o peso em carbono médio ($0,91 \pm 0,15 \mu\text{g C}$) também está próximo do obtido por outros autores (Zurlini *et al.*, 1978; Sautour & Castel, 1995; Ara, 1998). Considerando outros copépodes pelágicos marinhos que ocorrem na área estudada, o peso médio em carbono observado para as fêmeas de *E. acutifrons* corresponde a 55,8% do obtido para fêmeas de *Oithona plumifera* (1,63 $\mu\text{g C}$; Kiørboe & Sabatini, 1995), 26% para *Paracalanus* sp. (3,5 $\mu\text{g C}$; Uye & Shibuno, 1992) e apenas 7,2% do registrado para as fêmeas de *Temora stylifera* (12,6 $\mu\text{g C}$; Abou Debs & Nival, 1983).

Os ovos de *E. acutifrons* apresentaram diâmetro médio de $53,17 \pm 2,88 \mu\text{m}$ e não foi registrada correlação significativa entre a variação desta medida e o tamanho do prossomo das fêmeas, fato também constatado por Guisande *et al.* (1996) para indivíduos coletados no Ría de Vigo, na Espanha. O diâmetro médio dos ovos na região de Ubatuba não difere muito do registrado para os estuários de Bilbao e Mundaka (Díaz *et al.*, 2003). Por outro lado, ovos obtidos em estudos de laboratório com fêmeas cultivadas em elevadas concentrações de alimento apresentam diâmetro com aproximadamente 10 μm de diferença entre as médias ($62,4 \pm 0,1 \mu\text{m}$; Guisande *et al.*, 1996). Este fato confirma parcialmente a correlação positiva obtida, apesar de não significativa, entre a concentração de clorofila *a* e o diâmetro dos ovos registrados para a região de Ubatuba. Apesar disso, considerando que as fêmeas apresentaram comprimentos próximos ou até mais elevados que as de outras regiões, o diâmetro médio dos ovos registrado para Ubatuba parece ser proporcionalmente inferior ao obtido nestas regiões. A razão relativa entre o diâmetro dos ovos e o comprimento do prossomo das fêmeas, inclusive, foi de 9,9%, ou seja, um pouco abaixo dos 11,77 e 11,68% obtidos em dois estuários da baía de Biscay (Díaz *et al.*, 2003) e dos 11,27% encontrados em estudos de laboratório (Guisande *et al.*, 1996). Considerando os calanóides retentores de sacos ovígeros de uma forma geral, Mauchline (1998) também observou uma razão relativa bastante próxima (11,6%) a obtida no presente estudo.

A temperatura tem sido amplamente mencionada como um dos principais fatores reguladores das taxas metabólicas e características reprodutivas de copépodes pelágicos marinhos (Mauchline, 1998; Huntley & Lopez, 1992; Hirst & Lampit, 1998), incluindo *Euterpina acutifrons* (D'Apolito & Stancyk, 1979; Moreira *et al.*, 1983; Viñas &

Gaudy, 1996; Ara, 2001c; Díaz *et al.*, 2003). D'Apolito & Stancyk (1979), por exemplo, observaram uma redução expressiva no tempo de eclosão dos náuplios desta espécie com o aumento da temperatura. Para a região de Ubatuba, o efeito da temperatura sobre o tamanho das fêmeas e o diâmetro dos ovos de *E. acutifrons* da região de Ubatuba não parece ter exercido um papel marcante sobre os valores, porém foi observado um efeito direto sobre o tempo de eclosão dos ovos. Este tempo foi reduzido em 14,8 horas quando as fêmeas foram submetidas a temperaturas com apenas 2 graus de diferença (22 e 24 °C). Este fato demonstra que variações pequenas de temperatura podem afetar a estrutura populacional de *E. acutifrons* e, conseqüentemente, de boa parte da comunidade zooplanctônica a partir de um aumento no recrutamento de náuplios desta espécie, fatos estes já comprovados em estudos realizados em regiões costeiras do Brasil (Moreira *et al.*, 1983), da Argentina (Viñas & Gaudy, 1996) e da França (Sautour & Castel, 1995; Viñas & Gaudy, 1996).

A quantidade média de 17 ± 7 ovos saco⁻¹ está próxima da registrada por alguns autores (Haq, 1972; Guisande *et al.*, 1996), porém representa aproximadamente 55% da média registrada por Díaz *et al.* (2003) para o estuário de Bilbao (31 ± 7 ovos saco⁻¹) e em torno dos 63% da observada por esses mesmos autores para o estuário de Mundaka (27 ± 6 ovos saco⁻¹). Considerando fêmeas cultivadas com alimento em abundância, a média obtida por Díaz *et al.* (2003) corresponde a 50% da registrada por D'Apolito & Stancyk (1979). O volume médio dos sacos das fêmeas de *E. acutifrons* na região de Ubatuba ($0,0013 \pm 0,001$ mm³) também foi inferior ao observado para dois estuários da baía de Biscay (Díaz *et al.*, 2003), representando menos que a metade do registrado por esses autores.

Euterpina acutifrons apresentou uma produção de 16 ± 4 ovos fêmea⁻¹ dia⁻¹, próxima aos valores obtidos por Hopcroft & Roff (1998) para uma região da Jamaica (21 ± 5 e 18 ± 7 ovos fêmea⁻¹ dia⁻¹, valores baseados em apenas dois experimentos e com um número inferior de fêmeas). Apesar disso, mesmo considerando que espécies retentoras de sacos ovígeros possuem taxas naturalmente mais baixas que as espécies dispersoras (Kiørboe & Sabatini, 1995; Mauchline, 1998; Hopcroft & Roff, 1998), com diferenças que chegam a 7,5 vezes entre as taxas médias dos dois grupos (Kiørboe & Sabatini, 1995), os valores apresentados por *E. acutifrons* são mais altos que os apresentados por muitas outras espécies retentoras de ovos. Exemplos destas espécies são *Oithona plumifera* (Paffenhöfer, 1993; Satapoomin *et al.*, 2004), *Oithona similis* (Sabatini & Kiørboe, 1994), *Triconia conifera* (Sazhina, 1985), *Oncaea venusta*

(Sazhina, 1985; Paffenhöfer, 1993; Satapoomin *et al.*, 2004), *Corycaeus giesbrechti* (Sazhina, 1985) e *Euchaeta marinella* (Satapoomin *et al.*, 2004). O crescimento peso-específico médio das fêmeas de *E. acutifrons* foi de $0,166 \pm 0,069 \text{ dia}^{-1}$, podendo ser considerado baixo quando comparado com taxas obtidas para alguns calanóides pelágicos marinhos (Sazhina, 1985; Chisholm & Roff, 1990; Hopcroft & Roff, 1998; Mauchline, 1998) ou mesmo com taxas registradas para esta espécie em estudos realizados em duas áreas da Jamaica (Hopcroft & Roff, 1998), cujos valores estiveram entre 0,24 e 0,30 dia^{-1} . Mesmo assim, assim como foi observado com relação à produção de ovos, quando o crescimento peso-específico das fêmeas é comparado com o crescimento de outras espécies retentoras de sacos ovíferos, os valores apresentados por *E. acutifrons* são superiores ou próximos.

As características morfológicas e reprodutivas registradas para a espécie *Euterpina acutifrons* na região de Ubatuba não apresentaram correlações significativas influenciadas pela temperatura (22 a 25 °C) e clorofila *a* (0,35 a 1,45 mg m^{-3}). A ausência de correlações pode ser explicada, em parte, pela pouca variação observada nas respostas reprodutivas durante as séries experimentais. De acordo com os estudos de Haq (1972) a faixa entre 20 e 25 °C apresenta um Q_{10} de 1,9, ou seja, bem abaixo do comumente registrado para copépodes pelágicos de uma forma geral ($Q_{10} = 3,0$; Sabatini & Kiørboe, 1994) ou esta espécie em outras faixas de temperatura, tais como entre 10 e 20 °C ($Q_{10} = 3,6$; Haq, 1972). Desta forma, as respostas reprodutivas podem não ter apresentado uma variação nítida e que fossem correlacionadas significativamente com as duas variáveis ambientais analisadas. Na maior parte dos estudos já realizados com *E. acutifrons* e que foram registradas correlações significativas com a temperatura e o alimento, a amplitude destes dois fatores foi bem superior à do presente estudo (Haq, 1972; D'Apolito & Stanyk, 1979), promovendo respostas mais evidentes às variações dos parâmetros analisados.

A falta de correlação significativa com a variável clorofila *a* poderia ter sido ocasionada ainda pela dominância de espécies de fitoplâncton com baixa qualidade nutricional às fêmeas (Guisande *et al.*, 1999), promovendo respostas não associadas à concentração. Outra possibilidade seria o fato do fitoplâncton não ser o principal fator limitante às taxas reprodutivas desta espécie, como sugerido por Sautour & Castel (1993) e Hopcroft & Roff (1996). Além disso, estudos mostram que o tamanho do alimento é um dos fatores limitantes às taxas de produção de *E. acutifrons* (Nassogne, 1970). Para manter estoques significativos e freqüentes de indivíduos, este copépode

apresenta estratégias que incluem uma alimentação constituída por detritos e algas de pequeno tamanho (Sautour & Castel, 1993) e elevadas taxas reprodutivas, quando comparadas com as de outras espécies retentoras de sacos ovíferos.

Euterpina acutifrons representa, em termos de densidade populacional e frequência de ocorrência, o mais importante copépode harpacticóide pelágico de regiões costeiras e estuarinas do Brasil (Yamashita & Moreira, 1981; Björnberg, 1981; Moreira *et al.*, 1983; Neumann-Leitão, 1985; Lopes, 1994; Eskinazi-Sant'Anna, 2000; Sartori & Lopes, 2000; Ara, 2001b; Eskinazi-Sant'Anna & Björnberg, 2006). Alguns dos aspectos reprodutivos e morfométricos das fêmeas e ovos de *Euterpina acutifrons* registrados para as duas áreas costeiras adjacentes à Ubatuba estão muito próximos dos obtidos em outras regiões (D'Apolito & Stancyk, 1979; Yamashita & Moreira, 1981; Sautour & Castel, 1995; Guisande *et al.*, 1996; Viñas & Gaudy, 1996; Ara, 2001b; Díaz *et al.*, 2003), sugerindo pouca variabilidade nestas características em resposta aos diferentes ecossistemas estudados. Entretanto, os resultados apresentados no presente trabalho e nas demais pesquisas demonstram que, em associação com as variáveis temperatura e clorofila *a*, outros importantes fatores podem limitar as taxas reprodutivas deste importante harpacticóide pelágico.

Capítulo 6

Proporção entre os tamanhos e pesos de fêmeas e
ovos de espécies de copépodes pelágicos
do Atlântico Sudoeste Tropical

Capítulo 6. Proporção entre os tamanhos e pesos de fêmeas e ovos de espécies de copépodes pelágicos do Atlântico Sudoeste Tropical

Resumo

O presente trabalho apresenta dados sobre a proporção entre os tamanhos e pesos de fêmeas e ovos de 32 espécies de copépodes pelágicos ocorrentes no Atlântico Sudoeste Tropical. As proporções do tamanho e peso dos ovos em relação ao tamanho e ao peso das fêmeas foram significativamente superiores para o grupo das espécies retentoras de sacos ovíferos. A variabilidade interespecífica observada nessas proporções é comparada com outros estudos e confirmam a tendência observada para espécies de altas latitudes. No entanto, o presente estudo sugere que a micro-escala das relações intra e interespecíficas no plâncton podem desempenhar um importante papel na caracterização desses parâmetros.

Palavras-chave: copépodes pelágicos, tamanho e volume, ovos, fêmeas, tropical, Brasil

6.1. Introdução

A relação entre os tamanhos dos ovos e das fêmeas de copépodes pelágicos marinhos têm chamado pouca atenção, apesar de sua grande importância para o entendimento da ecologia e evolução desses crustáceos (ver, por exemplo, Mauchline, 1988 e 1998; Kiørboe & Sabatini, 1995; Poulin, 1995; Auel, 2004). O tamanho dos ovos pode ter uma relação muito próxima com o hábito e as estratégias de vida de muitas espécies. Auel (2004), por exemplo, observou que algumas espécies de regiões profundas do Ártico investem uma expressiva quantidade de energia para produzir ovos grandes, ao passo que espécies epipelágicas direcionam este investimento energético para um aumento do número de ovos produzidos. O tamanho dos ovos produzidos pode ainda estar associado ao tamanho das fêmeas e das ninhadas de algumas espécies de copépodes (Kiørboe & Sabatini, 1995; Poulin, 1995; Auel, 2004). Em relação a outros grupos de crustáceos, tais como os misidáceos e decápodes, o número de estágios de desenvolvimento é menor em algumas espécies que apresentam ovos proporcionalmente maiores (Herring, 1974; Mauchline, 1988). Particularmente para os decápodes, Herring (1974) sugere que larvas que possuem um menor tempo de desenvolvimento eclodem de ovos maiores, e que o tamanho dos ovos está relacionado a uma quantidade relativamente mais alta de lipídios, quando comparados com os ovos menores. Considerando os copépodes, este fato apontado por Herring (1974) pode ter relação direta com algumas espécies, tais como as dos gêneros *Labidocera* e *Pseudodiaptomus*

(ver revisão de Mauchline, 1998).

As fêmeas de copépodes pelágicos podem tanto armazenar os ovos em uma espécie de “massa de ovos”, quanto liberá-los livremente na coluna de água. A “massa de ovos” é geralmente referenciada como “saco ovígero”, embora Mauchline (1998) não veja reais evidências de que os ovos são mesmo carregados em um saco ou em uma bolsa. Independentemente dos conceitos, consideraremos como copépodes que retém ovos em sacos, ou seja, os chamados *retentores*, apenas as espécies que carregam seus ovos até a eclosão dos náuplios. Este grupo inclui representantes das quatro principais ordens de copépodes planctônicos, os quais podem produzir um ou dois sacos que são presos às aberturas genitais das fêmeas. Já as espécies que liberam seus ovos diretamente na água, chamadas de *dispersoras*, são representadas apenas por espécies da ordem Calanoida e incluem também os copépodes que liberam os ovos em um tipo de “massa de ovos”, a qual é rapidamente desprendida do segmento genital da fêmea, antes do momento da eclosão dos náuplios. Exemplos desse último caso são as espécies *Clausocalanus furcatus* (Mazzocci & Paffenhöfer, 1998), *Temora stylifera* e *Temora turbinata* (Capítulo 2).

A relação entre o tamanho dos ovos e fêmeas de 32 espécies de copépodes retentores de sacos ovígeros (22 espécies) e dispersores de ovos (10 espécies) é apresentada neste capítulo. A maior parte das espécies apresenta ampla distribuição nas regiões tropical e subtropical do Atlântico Sudoeste (Björnberg, 1963; 1981) e algumas são de ocorrência mundial (Bradford-Grieve *et al.*, 1999). Para boa parte desses copépodes, as relações e os próprios valores apresentados são inéditos e adicionam novas informações para o entendimento sobre a ecologia reprodutiva desses importantes e numerosos crustáceos do plâncton.

6.2. Material e Métodos

O diâmetro dos ovos e o comprimento do prossomo das fêmeas de 32 espécies foram obtidos a partir de diversas amostras fixadas em formaldeído, utilizadas nos demais capítulos desta tese. Além disso, algumas medidas foram feitas a partir de exemplares selecionados durante as etapas experimentais descritas nos *Capítulos 2, 3 e 5*. Algumas espécies são bastante raras em amostras de plâncton, o que acaba tornando a detecção de fêmeas portando sacos ovígeros ainda mais rara. Devido a essa dificuldade natural, para nove espécies são apresentados dados de apenas uma fêmea. No geral, para

as espécies dispersoras de ovos, foram utilizadas fêmeas e ovos resultantes dos experimentos de produção de ovos. Estes experimentos foram realizados durante o período de dezembro de 2005 a novembro de 2007, incluindo a série experimental executada entre janeiro e fevereiro de 2007.

As medidas dos ovos e fêmeas foram obtidas a partir de uma mesa digitalizadora acoplada a um estereomicroscópio dotado de uma câmara clara, utilizando o software ZoopBiom (Roff & Hopcroft, 1986). O comprimento do prossomo das fêmeas foi convertido em peso seco a partir das equações morfométricas apresentadas na Tabela 1.2 (*Capítulo 1*). Após a obtenção do peso seco das fêmeas e do volume dos ovos, a concentração de carbono das fêmeas e dos ovos foi obtida a partir dos fatores 0,4 (Mauchline, 1998) e $0,14 * 10^{-6} \mu\text{g C } \mu\text{m}^{-3}$ (Kiørboe *et al.*, 1985), respectivamente. Em seguida, os dados de tamanho e concentração de carbono das fêmeas e dos respectivos ovos foram comparados, como forma de obter uma razão entre as duas medidas. Com base nesta razão, é possível verificar quais espécies apresentam os maiores (ou menores) ovos proporcionais ao corpo das fêmeas. As razões médias obtidas para cada espécie foram reunidas nos grupos “retentoras” e “dispersoras” para uma comparação a partir de uma análise de variância (ANOVA). Além disso, foram feitos cálculos para a obtenção de coeficientes de variação, no intuito de verificar quais espécies apresentam maior variabilidade em termos de tamanho e peso das fêmeas e dos ovos.

6.3. Resultados e Discussão

Os diâmetros dos ovos das 32 espécies analisadas variaram de $41,1 \pm 2,2$ (*Monothula subtilis*) a $269,2 \pm 11,5 \mu\text{m}$ (*Euchaeta marina*), ambas retentoras de sacos ovígeros (Tabela 6.1). Apesar de a maioria das espécies apresentarem pequena variabilidade do tamanho do prossomo das fêmeas ($\text{CV} < 10\%$), algumas apresentaram coeficientes de variação levemente maiores para o diâmetro dos ovos. As maiores variabilidades considerando o tamanho dos ovos foram registradas para *Microsetella rosea* (15,5%), *Subeucalanus pileatus* ($\text{CV} = 14,5\%$) e *Clausocalanus furcatus* ($\text{CV} = 12,8\%$).

A proporção do tamanho dos ovos em relação ao tamanho do prossomo das fêmeas foi significativamente superior no grupo das espécies retentoras de sacos ovígeros (ANOVA; $p < 0,0001$). A proporção média observada para este grupo foi de

10,2%, ao passo que o grupo das espécies dispersoras apresentou uma proporção média de 8,8%. Estes valores estão bem próximos dos encontrados por Mauchline (1998), embora ele tenha se baseado em espécies de poucas famílias. A maior parte das espécies estudadas por Mauchline (1998; Tabela 42) foi da família Euchaetidae, conhecida por possuir ovos com diâmetros entre 200 e 900 μm .

Tabela 6.1. Comprimento médio do prossomo (μm) e diâmetro médio dos ovos (μm) de 32 espécies de copépodes pelágicos marinhos da região costeira adjacente a Ubatuba (SP, Brasil). *Valores baseados em uma única fêmea; PF: prossomo da fêmea; DO: diâmetro dos ovos; DP: desvio padrão; CV: coeficiente de variação (%).

	Prossomo da fêmea (PF)				Diâmetro dos ovos (DO)				Razão DO:PF (%)			
	Média	\pm DP	CV		Média	\pm DP	CV		Média	\pm DP	CV	
Espécies dispersoras												
<i>Acartia lilljeborgi</i>	1064,3	\pm 76,9	7,2		84,1	\pm 7,3	8,7		7,9	\pm 0,9	10,7	
<i>Calanopia americana</i>	1023,5	\pm 52,9	5,2		128,0	\pm 6,1	4,8		12,5	\pm 0,7	5,8	
<i>Centropages velificatus</i>	1173,7	\pm 57,3	4,9		92,9	\pm 10,3	11,1		7,9	\pm 0,9	10,9	
<i>Clausocalanus furcatus</i>	810,8	\pm 54,5	6,7		65,8	\pm 8,4	12,8		8,1	\pm 1,0	12,6	
<i>Ctenocalanus vanus</i> *	840,1				72,6	\pm 4,8	6,6		8,6			
<i>Paracalanus quasimodo</i>	690,0	\pm 47,8	6,9		70,6	\pm 4,7	6,7		10,3	\pm 0,8	7,5	
<i>Pontellopsis brevis</i>	1608,2	\pm 121,4	7,6		120,7	\pm 7,1	5,9		7,6	\pm 0,8	10,5	
<i>Subeucalanus pileatus</i>	1799,4	\pm 46,9	2,6		149,6	\pm 21,7	14,5		8,3	\pm 1,0	12,3	
<i>Temora stylifera</i>	1098,5	\pm 91,9	8,4		72,7	\pm 3,5	4,8		6,7	\pm 0,6	8,5	
<i>Temora turbinata</i>	788,9	\pm 65,6	8,3		81,8	\pm 4,9	6,0		10,4	\pm 0,7	7,2	
Espécies retentoras												
<i>Clytemnestra scutellata</i>	540,2	\pm 33,2	6,2		57,1	\pm 4,53	7,9		10,6	\pm 0,4	4,0	
<i>Copilia mirabilis</i> *	1407,8				65,2	\pm 3,6	5,5		4,6			
<i>Corycaeus amazonicus</i> *	742,1				64,3	\pm 4,2	6,5		8,7			
<i>Corycaeus giesbrechti</i>	662,6	\pm 28,1	4,2		61,4	\pm 4,0	6,5		9,3	\pm 0,6	6,8	
<i>Corycaeus speciosus</i>	1234,7	\pm 25,5	2,1		72,8	\pm 5,3	7,3		6,7	\pm 1,6	24,5	
<i>Euchaeta marina</i>	2327,8	\pm 60,3	2,6		269,2	\pm 11,5	4,3		11,6	\pm 0,4	3,5	
<i>Euchaeta paraconcina</i> *	1833,5				235,1	\pm 12,4	5,3		12,8			
<i>Euterpina acutifrons</i>	481,7	\pm 31,5	6,5		51,7	\pm 2,4	4,6		10,8	\pm 1,1	10,0	
<i>Hemicyclops thalassius</i> *	483,6				41,1	\pm 2,2	5,4		8,5			
<i>Macrosetella gracilis</i>	804,5	\pm 34,3	4,3		81,8	\pm 9,7	11,9		10,2	\pm 1,3	12,6	
<i>Microsetella norvegica</i> *	251,3				56,6	\pm 0,9	1,6		22,5			
<i>Microsetella rosea</i>	372,5	\pm 33,9	9,1		61,5	\pm 9,55	15,5		16,7	\pm 4,1	24,5	
<i>Monothula subtilis</i>	328,4	\pm 1,3	0,4		43,1	\pm 0,6	1,4		13,1	\pm 0,1	1,0	
<i>Oithona plumifera</i>	717,4	\pm 42,5	5,9		72,6	\pm 2,4	3,3		10,1	\pm 0,7	6,4	
<i>Oncaea media</i> *	577,2				52,8	\pm 4,3	8,1		9,1			
<i>Oncaea mediterranea</i> *	682,0				58,6	\pm 5,4	9,2		8,6			
<i>Oncaea venusta</i>	639,6	\pm 39,8	6,2		52,0	\pm 4,4	8,5		8,2	\pm 0,9	10,8	
<i>Oncaea waldemari</i>	350,7	\pm 20,6	5,9		43,6	\pm 2,5	5,7		12,5	\pm 0,9	7,5	
<i>Pseudodiaptomus acutus</i>	723,5	\pm 39,9	5,5		92,1	\pm 8,1	8,8		12,8	\pm 1,2	9,1	
<i>Sapphirina opalina</i> *	1842,3				92,6	\pm 4,9	5,3		5,0			
<i>Sapphirina ovatolanceollata</i>	2031,2	\pm 149,2	7,3		74,4	\pm 2,6	3,5		3,7	\pm 0,3	7,9	
<i>Triconia conifera</i>	685,0	\pm 30,0	4,4		64,7	\pm 6,1	9,4		9,4	\pm 0,8	8,6	

Entretanto, as espécies retentoras que apresentaram maiores razões entre o diâmetro dos ovos e o comprimento do prossomo foram os pequenos harpacticóides *Microsetella norvegica* (22,5%) e *Microsetella rosea* (16,7%) e o ciclopoide *Monothula*

subtilis (13,1%) (Tabela 6.1). Os ovos produzidos pelas duas espécies de *Microsetella* (> 56 μm) são maiores do que os registrados para muitas espécies do grupo das dispersoras, incluindo alguns onceídeos, *Corycaeus giesbrechti* e *Euterpina acutifrons*. Em termos proporcionais aos tamanhos das fêmeas, os valores são ainda mais expressivos. Os elevados valores referentes às razões entre o diâmetro dos ovos e o comprimento das fêmeas observados para essas duas espécies foram superiores à maior proporção apontada por Mauchline (1998), que foi registrado para a espécie batipelágica *Valdiviella insignis*, com um percentual de 15%. Mesmo assim, esse autor relata que em termos de volume, o ovo dessa espécie representa apenas 4% do volume da fêmea, ficando bem abaixo dos percentuais estimados para as duas espécies de *Microsetella* (Tabela 6.2). Da mesma forma, esses valores também são superiores aos calculados com base nos dados disponibilizados por Kiørboe & Sabatini (1995; consultar Apêndice 1). O maior valor calculado a partir desses dados foi de 3,9%, estimado para a espécie *Oithona davisae*. A maior parte das espécies retentoras de ovos listadas por esses autores apresentou valores abaixo de 3%, ao passo que quase todas as espécies dispersoras listadas apresentaram valor inferior a 1%.

Dentre as espécies dispersoras de ovos, *Calanopia americana* (12,5%), *Temora turbinata* (10,4%) e *Paracalanus quasimodo* (10,3%) apresentaram as maiores proporções. O valor encontrado na revisão realizada por Mauchline (1998) para espécies dispersoras de ovos (7,2%) foi inferior a praticamente todas as espécies analisadas no presente trabalho, com exceção apenas de *Temora stylifera*, cujo diâmetro médio dos ovos corresponde a 6,7% do tamanho das fêmeas.

Comparando com os valores de tamanho, os coeficientes de variação para os dados de peso em carbono foram maiores tanto para as fêmeas, quanto para os ovos. Algumas espécies apresentaram variabilidade acima de 40% para os pesos em carbono dos ovos (Tabela 6.2), como foram os casos de *Microsetella rosea* (44,4%), *Macrosetella gracilis* (40,5%) e *Subeucalanus pileatus* (40,3%). Os coeficientes de variação dos dados de peso dos ovos foram levemente maiores que os coeficientes registrados para o peso das fêmeas.

A proporção do peso dos ovos em relação ao peso das fêmeas também foi superior para as espécies retentoras de sacos ovíferos (ANOVA; $p < 0,0001$), mesmo desconsiderando os valores extremamente altos das duas espécies de *Microsetella* e as reduzidas proporções observadas para os onceídeos, reforçando os achados de Kiørboe & Sabatini (1994). Particularmente para as espécies de *Oncaea*, os valores da proporção

entre o peso do ovo em relação ao da fêmea são muito baixos quando comparados com a maior parte das espécies analisadas. Este padrão confirma, em parte, a afirmação de Kiørboe & Sabatini (1995) sobre o fato de que os ovos de onceídeos são significativamente menores que os de outros copépodes ciclopóides e calanóides. Dentre as 32 espécies analisadas, observamos que algumas espécies de calanóides apresentaram valores proporcionais extremamente baixos (Tabela 6.2). A espécie *Temora stylifera* apresentou a menor proporção dentre todas os copépodes (0,22%) e, com exceção de *Calanopia americana*, *Acartia lilljeborgi* e *Paracalanus quasimodo*, as demais apresentaram percentuais similares e, até mesmo, inferiores ao valor registrado para *Oncaea waldemari*.

Tabela 6.2. Peso médio das fêmeas e dos ovos ($\mu\text{g C}$) de 32 espécies de copépodes pelágicos da região ao largo de Ubatuba (SP, Brasil). *Valores baseados em uma única fêmea; PF: prossomo da fêmea; DO: diâmetro dos ovos; DP: desvio padrão; CV: coeficiente de variação (%).

	Peso das fêmeas (PF)				Peso dos ovos (PO)				Razão PO:PF (%)			
	Média	\pm	DP	CV	Média	\pm	DP	CV	Média	\pm	DP	CV
Espécies dispersoras												
<i>Acartia lilljeborgi</i>	4,25	\pm	0,94	22,0	0,045	\pm	0,011	24,4	1,09	\pm	0,37	34,3
<i>Calanopia americana</i>	8,37	\pm	1,14	13,6	0,155	\pm	0,022	14,2	1,87	\pm	0,31	16,3
<i>Centropages velificatus</i>	9,44	\pm	1,68	17,8	0,061	\pm	0,021	34,4	0,66	\pm	0,21	32,6
<i>Clausocalanus furcatus</i>	3,38	\pm	0,80	23,5	0,022	\pm	0,007	31,8	0,66	\pm	0,22	33,1
<i>Ctenocalanus vanus</i> *	3,61				0,028	\pm	0,006	21,4	0,78			
<i>Paracalanus quasimodo</i>	2,72	\pm	0,65	23,8	0,026	\pm	0,005	19,2	1,00	\pm	0,28	27,7
<i>Pontellopsis brevis</i>	27,67	\pm	5,43	19,6	0,130	\pm	0,021	16,2	0,49	\pm	0,14	29,3
<i>Subeucalanus pileatus</i>	37,22	\pm	2,63	7,1	0,258	\pm	0,104	40,3	0,68	\pm	0,24	35,2
<i>Temora stylifera</i>	13,16	\pm	2,25	17,1	0,028	\pm	0,004	14,3	0,22	\pm	0,04	19,6
<i>Temora turbinata</i>	6,04	\pm	1,64	27,2	0,041	\pm	0,008	19,5	0,70	\pm	0,16	23,2
Espécies retentoras												
<i>Clytemnestra scutellata</i>	0,98	\pm	0,17	17,2	0,014	\pm	0,003	21,4	1,40	\pm	0,17	11,9
<i>Copilia mirabilis</i> *					0,020	\pm	0,003	15,0				
<i>Corycaeus amazonicus</i> *	1,49				0,020	\pm	0,003	15,0	1,31			
<i>Corycaeus giesbrechti</i>	1,23	\pm	0,09	7,1	0,017	\pm	0,003	17,6	1,40	\pm	0,26	18,8
<i>Corycaeus speciosus</i>	3,54	\pm	0,12	3,5	0,029	\pm	0,006	20,7	0,95	\pm	0,33	34,1
<i>Euchaeta marina</i>	92,15	\pm	7,24	7,9	1,438	\pm	0,188	13,1	1,56	\pm	0,17	10,7
<i>Euchaeta paraconcina</i> *	44,95				0,953	\pm	0,161	16,9	2,12			
<i>Euterpina acutifrons</i>	0,72	\pm	0,13	17,5	0,010	\pm	0,001	10,0	1,47	\pm	0,44	30,1
<i>Hemicyclops thalassius</i> *	0,31				0,005	\pm	0,001	20,0	1,67			
<i>Macrosetella gracilis</i>	0,92	\pm	0,10	10,8	0,042	\pm	0,017	40,5	4,58	\pm	1,88	40,9
<i>Microsetella norvegica</i> *	0,05				0,013	\pm	0,001	7,7	27,14			
<i>Microsetella rosea</i>	0,13	\pm	0,03	22,8	0,018	\pm	0,008	44,4	14,36	\pm	9,28	64,6
<i>Monothula subtilis</i>	0,68	\pm	0,01	0,8	0,006	\pm	0,000	0,0	0,86	\pm	0,03	3,3
<i>Oithona plumifera</i>	0,93	\pm	0,09	9,8	0,028	\pm	0,003	10,7	3,03	\pm	0,38	12,6
<i>Oncaea media</i> *	2,24				0,011	\pm	0,003	27,3	0,48			
<i>Oncaea mediterranea</i> *	3,18				0,015	\pm	0,004	26,7	0,46			
<i>Oncaea venusta</i>	2,79	\pm	0,36	12,9	0,011	\pm	0,003	27,3	0,38	\pm	0,11	28,9
<i>Oncaea waldemari</i>	0,79	\pm	0,10	12,3	0,006	\pm	0,001	16,7	0,78	\pm	0,15	18,8
<i>Pseudodiaptomus acutus</i>	2,15	\pm	0,39	18,3	0,058	\pm	0,014	24,1	2,77	\pm	0,72	26,1
<i>Sapphirina opalina</i> *					0,058	\pm	0,009	15,5				
<i>Sapphirina ovatolanceolata</i>					0,030	\pm	0,003	10,8				
<i>Triconia conifera</i>	1,30	\pm	0,10	7,5	0,020	\pm	0,005	25,0	1,55	\pm	0,38	24,3

O tamanho dos ovos não acompanhou significativamente o aumento do tamanho das fêmeas de uma mesma espécie, para nenhuma das espécies analisadas (dados não apresentados neste trabalho). Entretanto, foi registrada uma relação linear positiva considerando os valores médios de comprimento das fêmeas e de diâmetro dos ovos de todas as espécies combinadas (Figura 6.1a). Os dois grupos apresentaram regressões similares, mesmo quando consideramos as relações entre os pesos médios das fêmeas e dos ovos (Figura 6.1b). Kiørboe & Sabatini (1995) e Mauchline (1998) apresentaram gráficos de dispersão similares, mostrando as mesmas tendências dos copépodes tropicais do Atlântico Sudoeste. Para a elaboração das equações para as espécies retentoras, não foram incluídas nas regressões os dados das espécies de *Microsetella*, devido aos elevados valores proporcionais registrados.

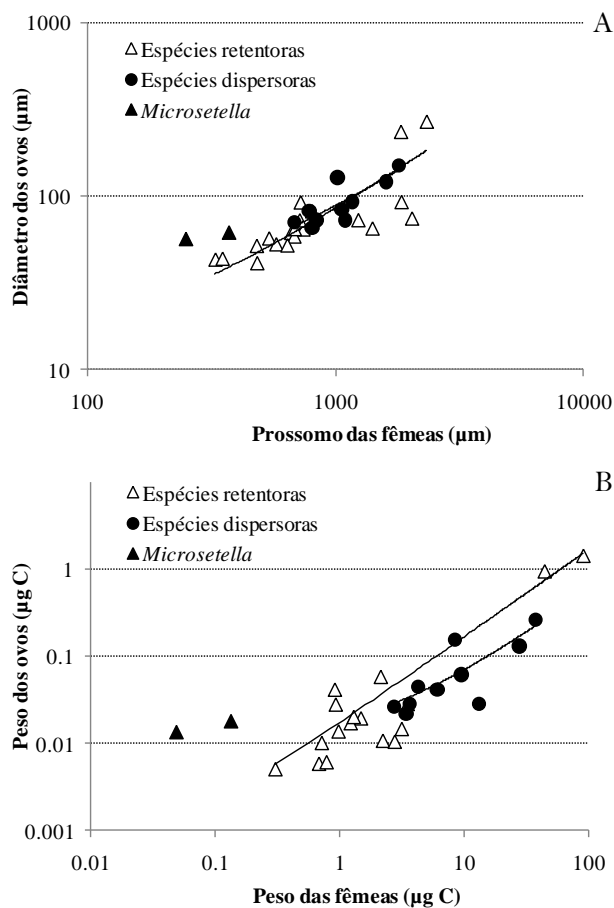


Figura 6.1. Tamanho e peso em carbono dos ovos como função do comprimento do prossomo e do peso em carbono das fêmeas, respectivamente, de copépodes do Atlântico Sudoeste tropical. A, relação entre os tamanhos dos ovos e das fêmeas [espécies retentoras: $D_{ovos} = 0,0745P_{fêmeas} + 11,158$ ($r^2 = 0,55$) e espécies dispersoras: $D_{ovos} = 0,0658P_{fêmeas} + 22,193$ ($r^2 = 0,68$)] e B, relação entre os pesos dos ovos e das fêmeas [espécies retentoras: $P_{ovos} = 0,0166P_{fêmeas} + 0,0008$ ($r^2 = 0,97$) e espécies dispersoras: $P_{ovos} = 0,0057P_{fêmeas} + 0,0139$ ($r^2 = 0,71$)]. Os dados referentes às espécies *Microsetella rosea* e *M. norvegica* não foram incluídos nas equações.

Apesar de Mauchline (1995) ter levantado a hipótese de que o tamanho dos ovos é inversamente dependente da temperatura, com base nos resultados obtidos para espécies de Euchaetidae, Auel (2004) observou que o tamanho dos ovos de algumas espécies da mesma família é provavelmente controlado pela disponibilidade de alimento e não pela temperatura. Auel (2004) chegou a esta conclusão após avaliar a distribuição vertical de quatro espécies desta família em um ambiente com condições estáveis nos perfis de distribuição vertical da temperatura. Partindo desse princípio, era de se esperar que copépodes de mesmas categorias taxonômicas e que compartilham as mesmas condições de alimento apresentassem proporções similares dos ovos em relação às fêmeas. Os gêneros *Temora*, *Oncaea* e *Microsetella*, por exemplo, apresentaram algumas proporções distintas entre as diferentes espécies, mesmo sob as mesmas condições de disponibilidade de alimento. Este fato sugere que não apenas a quantidade de alimento pode interferir no tamanho dos ovos, mas também prováveis preferências alimentares e outras estratégias de vida de cada espécie. Particularmente para os dois primeiros gêneros, vários estudos apontam hábitos alimentares (Lopes, 1997; Eskinazi-Sant'Anna, 2000; Turner, 2004) e taxas de produção de ovos diferenciadas (*Capítulos 2, 3 e 5 e referências citadas*). Neste caso, a energia utilizada pelas espécies *Temora turbinata* e *Oncaea waldemari* para produzir ovos proporcionalmente maiores seria, provavelmente, compensada por reduções no número de ovos produzidos diariamente.

As espécies de *Microsetella* poderiam apresentar os mesmos padrões, já que têm sido associadas a hábitos alimentares dependentes de macro-agregados do plâncton, tais como casas de apendiculários e neve marinha (Koski *et al.*, 2007). Mesmo assim, outros aspectos relacionados às estratégias do ciclo de vida dessas espécies podem pesar mais que o alimento. Este mesmo aspecto, mas de uma maneira inversa, pode explicar o fato das três espécies da família Sapphirinidae terem apresentado ovos proporcionalmente menores, em comparação com todas as outras espécies analisadas. Os pequenos ovos seriam uma forma de compensar os gastos necessários para produzir grandes quantidades de ovos, devido às suas estratégias de vida peculiares (Lopes *et al.*, 2007).

Outras espécies também apresentaram ovos proporcionalmente maiores, tais como *Macrosetella gracilis* e *Calanopia americana*. A primeira espécie apresenta uma estratégia reprodutiva altamente dependente de algas filamentosas do gênero *Trichodesmium* (Björnberg, 1965; Huys & Böttger-Schnack, 1994). A necessidade de produzir ovos relativamente grandes poderia estar relacionada ao fato de os náuplios são

adaptados à fixação nessas cianobactérias (Björnberg, 1965). Já *Calanopia americana* é conhecida por apresentar um hábito demersal em determinados horários e pelágico em outros (Björnberg, 1981) e a necessidade de produzir ovos grandes poderia ser uma estratégia para aumentar a velocidade de afundamento dos mesmos em direção ao bentos.

Os dados sobre o tamanho e o peso dos ovos e fêmeas das 32 espécies de copépodes pelágicos do Atlântico Sudoeste Tropical apresentadas neste capítulo sugerem que muitas das particularidades ecológicas, comportamentais e morfológicas desses crustáceos podem ser complementadas pelas relações entre esses dois parâmetros. Apesar de outros estudos terem realizado levantamento de dados sobre essas duas medidas considerando várias espécies (por ex.: Kiørboe & Sabatini, 1994 e 1995; Mauchline, 1998), este foi o primeiro a considerar uma diversidade maior não apenas de espécies, mas também de ordens e famílias, além de ter sido de uma mesma região. Os resultados apresentados mostram que a variabilidade dos tamanhos de ovos de copépodes responde não somente à variação em macro-escala, tais como a geográfica (por ex.: Mauchline, 1998) e à ocasionada pela batimetria (Mauchline, 1995; Auel, 2004), mas também considerando a micro-escala das relações intra e interespecíficas no plâncton.

Considerações Finais

Considerações Finais

Esta tese enfocou algumas questões importantes relacionadas à produção secundária e aos aspectos reprodutivos dos copépodes pelágicos da plataforma interna ao largo de Ubatuba (SP, Brasil). A primeira questão foi *como a estrutura e a produção da comunidade de copépodes pelágicos da região ao largo de Ubatuba respondem à intrusão sazonal de águas ricas em nutrientes?* Com base nos resultados apresentados nos Capítulos 1 e 4, foi constatado que a intrusão periódica da ACAS (Água Central do Atlântico Sul) é a principal responsável pelas variações temporais da densidade, biomassa e produção secundária da comunidade de copépodes. A região estudada apresentou valores elevados nestes parâmetros populacionais, mas a razão P/B média foi similar às registradas em outros ambientes tropicais e subtropicais.

Durante o período de estudo foi registrada predominância de copepoditos imaturos e de adultos pertencentes às espécies de pequeno porte (< 1000 µm). Esses táxons de menor peso individual, como *Oncaea waldemari*, copepoditos imaturos de clausocalanídeos e paracalanídeos, *Oncaea venusta*, *Temora turbinata*, *T. stylifera*, *Clausocalanus furcatus* e *Oithona plumifera*, apresentaram aumentos de densidade, biomassa e produção em vários meses, incluindo os sem o registro da ACAS. Por outro lado, espécies maiores e de elevado peso individual, como *Subeucalanus pileatus*, *Subeucalanus crassus*, *Calanoides carinatus* e *Pareucalanus sewelli*, contribuíram de forma expressiva para o incremento da biomassa da comunidade, sobretudo durante os meses influenciados pela ACAS, embora a produção desses táxons não tenha acompanhado as flutuações da biomassa.

Com relação à reprodução dos copépodes, foi questionado se *as espécies dispersoras de ovos e retentoras de sacos ovígeros apresentam variação nas taxas reprodutivas em associação com as principais variáveis ambientais (temperatura, clorofila a e fitoplâncton) e populacionais.* Com base nos resultados apresentados nos Capítulos 2, 3 e 5, foi constatado que as taxas reprodutivas da maioria das espécies dispersoras são influenciadas pela temperatura na região estudada e, pelo menos para a espécie retentora *Euterpina acutifrons*, esta variável apresentou efeitos evidentes sobre o período de desenvolvimento dos ovos. Mesmo não sendo possível a detecção de correlações significativas entre as taxas reprodutivas das demais espécies retentoras com a temperatura, a comparação dos dados observados em Ubatuba com outras regiões

tropicais e subtropicais sugere que elas sejam influenciadas de alguma forma por esta variável.

Algumas espécies, sobretudo as pertencentes ao grupo das dispersoras de ovos, apresentaram taxas reprodutivas associadas à concentração de clorofila *a* e a diversos grupos do fitoplâncton. Com base em estudos realizados por outros autores, estas correlações representam respostas estratégicas ao regime periódico de intrusão da ACAS. Os baixos valores de produção e viabilidade dos ovos registrados para algumas espécies deste grupo mostram que a reprodução delas pode ser limitada por algum fator na região ao largo de Ubatuba. A grande variabilidade das flutuações dos parâmetros ambientais sugere que essa limitação não é ocasionada por um fator predominante, como o alimento ou a temperatura, mas sim por um conjunto de várias forças abióticas e bióticas.

No geral, as variáveis ambientais mensuradas apresentaram poucas correlações significativas com a produção de ovos das espécies retentoras, reforçando uma provável dependência desses copépodes a alguns fatores intra e interespecíficos. A produção de ovos de *Oncaea venusta*, por exemplo, apresentou forte associação com a proporção entre machos e fêmeas. Os resultados mostraram ainda que a reprodução de algumas espécies parece acompanhar de forma positiva a intrusão periódica da ACAS. Quando comparadas com outras regiões tropicais e subtropicais, as espécies retentoras apresentaram valores de produção de ovos levemente inferiores. Entretanto, foram registrados picos ocasionais de produção destas espécies, sugerindo a existência de estratégias que compensam os meses de baixa produtividade.

Considerando a aplicação de modelos empíricos de crescimento de copépodes na região ao largo de Ubatuba, foi questionado se *as taxas de crescimento reprodutivo dos copépodes pelágicos dessa região são compatíveis com as estimadas a partir dos modelos globais de crescimento*. Nos Capítulos 2 e 3 foi observado que algumas taxas de crescimento obtidas experimentalmente diferiram das previstas por modelos globais, mostrando que a aplicação de equações empíricas pode comprometer as estimativas de produção secundária em determinadas situações. Essas análises também mostram que existe uma variabilidade em torno das taxas de crescimento reprodutivo de espécies tropicais e subtropicais, considerando as escalas inter- e intra-específicas, e que boa parte dessas variações pode não ser causada por covariáveis ambientais geralmente estudadas, como a temperatura e a clorofila *a*.

A última questão estudada na presente tese envolveu uma comparação das proporções entre ovos e fêmeas das espécies de copépodes pelágicos na região de Ubatuba com espécies de altas latitudes. Considerando 32 espécies de copépodes pelágicos encontradas não apenas na região estudada, mas em todo o Atlântico Sudoeste Tropical, os resultados mostraram que a variabilidade interespecífica observada nessas proporções é similar à tendência observada para espécies de altas latitudes. No entanto, o presente estudo sugere novamente que as relações intra- e interespecíficas no plâncton podem desempenhar um importante papel na caracterização desses parâmetros.

Com base no conjunto dos resultados, chegamos às seguintes conclusões:

1. A plataforma interna ao largo de Ubatuba (SP, Brasil) apresenta grande variabilidade na distribuição temporal da densidade, biomassa e produção secundária de copépodes pelágicos;
2. Quando comparada com outras regiões tropicais e subtropicais, a plataforma interna ao largo de Ubatuba apresenta elevados valores de densidade, biomassa e produção secundária de copépodes pelágicos, embora a razão P/B seja similar a estes locais;
3. A comunidade de copépodes pelágicos da plataforma interna ao largo de Ubatuba (SP, Brasil) apresenta expressivos aumentos de densidade, biomassa e produção associados às intrusões periódicas da ACAS;
4. Os copépodes da região ao largo de Ubatuba são dominados por indivíduos de pequeno porte ($< 1000 \mu\text{m}$), destacando-se as fêmeas adultas de *Oncaea waldemari* e os copepoditos imaturos de clausocalanídeos e paracalanídeos;
5. As taxas de produção e viabilidade dos ovos da maioria das espécies dispersoras analisadas no presente estudo são similares a outras regiões tropicais e subtropicais e parecem responder às variações de temperatura e disponibilidade de alimento;
6. A maioria das espécies retentoras analisadas apresenta taxas de produção de ovos levemente inferiores às registradas em outros ambientes tropicais e subtropicais, embora tenham apresentado elevados valores de produção em algumas situações;
7. Com exceção da espécie *Oncaea venusta*, a reprodução das espécies portadoras de receptáculo seminal analisadas parece não ser influenciada de forma expressiva pela razão entre as densidades de machos e fêmeas;
8. As taxas de crescimento reprodutivo estimadas experimentalmente para as espécies dispersoras e retentoras apresentam grande variabilidade inter- e intra-específica em relação aos modelos globais de crescimento;

9. Os valores médios de crescimento reprodutivo, obtidos a partir das taxas de produção de ovos, foram superiores aos estimados através dos modelos empíricos para as seguintes espécies: *Centropages velificatus*, *Pontellopsis brevis*, *Calanopia americana*, *Subeucalanus pileatus* e *Corycaeus giesbrechti*;
10. Por outro lado, os valores médios de crescimento reprodutivo foram inferiores aos estimados através dos modelos empíricos para as seguintes espécies: *Temora turbinata*, *Acartia lilljeborgi*, *Oncaea venusta* e *Clytemnestra scutellata*;
11. Para as espécies *Oithona plumifera*, *Temora stylifera*, *Clausocalanus furcatus*, *Microsetella rosea* e *Macrosetella gracilis*, as taxas obtidas experimentalmente apresentam valores médios próximos às estimadas pelos modelos globais de crescimento, apesar da grande variabilidade constatada;
12. As taxas de produção secundária obtidas experimentalmente e a partir dos modelos globais podem mostrar diferenças entre si, sugerindo que algumas espécies são influenciadas por outras variáveis além daquelas consideradas pelos modelos;
13. A variabilidade interespecífica observada entre proporções entre os tamanhos e pesos dos ovos e fêmeas de 32 espécies de copépodes pelágicos ocorrentes no Atlântico Sudoeste Tropical é similar à tendência observada para espécies de altas latitudes.

Referências Bibliográficas

Referências Bibliográficas

- ABOU DEBS, C.; NIVAL, P. Étude de La ponte et du développement embryonnaire en relation avec la temperature et la norriture chez *Temora stylifera* Dana (Copepoda: Calanoida), **J. Exp. Mar. Biol. Ecol.**, v. 72, p. 125-145, 1983.
- AIDAR, E.; GAETA, S.A.; GIANESELLA-GALVÃO, S.M.F.; KUTNER, M.B.B.; TEIXEIRA, C. Ecosistema costeiro subtropical: nutrientes dissolvidos, fitoplâncton e clorofila-a e suas relações com as condições oceanográficas na região de Ubatuba. **Publicação esp. Inst. oceanogr.**, v.10, p. 9-43, 1993.
- ALLDREDGE, A.L. The impact of appendicularian grazing on natural food concentrations in situ. **Limnol. Oceanogr.**, v. 26, n. 2, p. 247-257, 1981.
- ALVAREZ, M.P.J. Migração vertical de *Lucifer faxoni* Borradaile, 1915 (Crustacea, Decapoda) nas águas ao largo de Santos, Brasil. **Bol. Zool. Univ. S. Paulo**, v. 9, p. 177-193, 1985.
- ALVES, B.G.R. **Dinâmica do acoplamento bento-pelágico na plataforma interna ao largo de Ubatuba (São Paulo, Brasil)**. Dissertação (Mestrado em Oceanografia Biológica). Instituto Oceanográfico, Universidade de São Paulo, 2009.
- ARA, K. Daily egg production rate of the planktonic calanoid copepod *Acartia lilljeborgi* Giesbrecht in the Cananéia Lagoon estuarine system, São Paulo, Brazil. **Hydrobiologia**, v. 445, n. 1-3, p. 205-215, 2001a.
- ARA, K. Length-weight relationships and chemical content of the planktonic copepods in the Cananéia Lagoon estuarine system, São Paulo, Brazil. **Plankton Biol. Ecol.**, v. 48, p. 121-127, 2001b.
- ARA, K. Temporal variability and production of *Euterpina acutifrons* (Copepoda: Harpacticoida) in the Cananéia Lagoon estuarine system, São Paulo, Brazil. **Hydrobiologia**, v. 453, p. 177-187, 2001c.
- ARA, K. Temporal variability and production of the planktonic copepod community in the Cananéia Lagoon Estuarine System, São Paulo, Brazil. **Zool. stud.**, v. 43, n. 2, p. 179-186, 2004.
- ARA, K. **Variabilidade temporal e produção dos copépodos no complexo estuarino-lagunar de Cananéia, São Paulo, Brasil**. Tese (Doutorado em Oceanografia Biológica), Instituto Oceanográfico, Universidade de São Paulo, 1998.
- ASHJIAN, C.J.; WISHNER, K.F. Temporal and spatial changes in body size and reproductive state of *Nannocalanus minor* (Copepoda) females across and along the Gulf Stream. **J. Plank. Res.**, v. 15, p. 67-98, 1993.
- ATIENZA, D.; CALBET A; SAIZ, E.; LOPES, R.M. Ecological success of the cladoceran *Penilia avirostris*. **Mar. Biol.**, v. 151, p. 1385-1396, 2007.

- AUEL, H. Egg size and reproductive adaptations among Arctic deep-sea copepods (Calanoida, *Paraeuchaeta*). **Helgol. Mar. Res.**, v. 58, p. 147–153, 2004.
- AVILA, T.R.; PEDROZO, C.S.; BERSANO, J.G.F. Variação temporal do zooplâncton da Praia de Tramandaí, Rio Grande do Sul, com ênfase em Copepoda. **Iheringia, Sér. Zool.**, v. 99, n. 1, p. 18-26, 2009.
- BÅMSTEDT, U. Chemical composition and energy content. In: Corner, E.D.S.; O'Hara, S.C.M. (Eds.), **The Biological Chemistry of Marine Copepods**. Oxford: Clarendon Press, p. 1-58, 1986.
- BARROS, S.; ALECRIM, V.P.; MARAZZO A.; VALENTIN, J.L. Resting eggs of cladocerans in the Guanabara Bay - RJ, Brazil: horizontal, vertical and temporal distribution. **Nauplius**, v. 8, n. 2, p. 237-244, 2000.
- BEERS, J.R. Determinación de la biomassa del zooplancton. In: Boltovskoy, D. (Ed.), **Atlas del Zooplancton del Atlántico Sudoccidental y Métodos de Trabajo con el Zooplancton Marino**. Mar del Plata: INIDEP, p. 133-141, 1981.
- BERGGREEN, U.; HANSEN, B.; KIØRBOE, T. Food size spectra, ingestion and growth of the copepod *Acartia tonsa* during development: implications for determination of copepod production. **Mar. Biol.**, v. 99, p. 341-352, 1988.
- BERSANO, J.G.F.; BOXSHALL, G.A. Planktonic of the genus *Oncaea* Phillipi (Poecilostomatoida: Oncaeidae) from the waters off southern Brazil. **Nauplius**, Rio Grande, v. 2, p. 29-41, 1994.
- BI, H.; BENFIELD, M.C. Egg production rates and stage-specific development times of *Clausocalanus furcatus* (Copepoda, Calanoida) in the northern Gulf of Mexico. **J. Plankt. Res.**, v. 28, n. 12, p. 1199-1216, 2006.
- BJÖRNBERG, T.K.S. Copepoda. In: Boltovskoy, D. (ed.), **Atlas del Zooplancton del Atlántico Sudoccidental y Métodos de Trabajo con el Zooplancton Marino**. Mar del Plata: INIDEP, p. 587-679, 1981.
- BJÖRNBERG, T.K.S. Developmental stages of some tropical and subtropical planktonic marine copepods. **Stud. Fauna Curaçao Other Caribb. Is.**, v. 40, p. 1-185, 1972.
- BJÖRNBERG, T.K.S. Observations on the development and biology of the Miracidae Dana (Copepoda: Crustacea). **Bull. Mar. Sci.**, v. 15, p. 512-520, 1965.
- BJÖRNBERG, T.K.S. On marine free-living copepods of Brazil. **Bolm. Inst. oceanogr.**, v. 13, p. 3-142, 1963.
- BJÖRNBERG, T.S.K. Revisão da distribuição dos gêneros *Paracalanus*, *Clausocalanus* e *Ctenocalanus* (Copepoda, Crustacea) ao largo do Brasil. **Bolm. Inst. oceanogr.**, v. 29, n. 2, p. 65-68, 1980.
- BOLTOVSKOY, D. (Ed.). **Atlas del zooplancton del Atlántico Sudoccidental y métodos de trabajo con el zooplancton marino**. Mar del Plata: INIDEP, 936p, 1981.

- BÖTTGER-SCHNACK, R.; SCHNACK, D. Population structure and fecundity of the microcopepod *Oncaea bispinosa* in the Red Sea – a challenge to general concepts for the scaling of fecundity. **Mar. Ecol. Prog. Ser.**, v. 302, p. 159-175, 2005.
- BOWMAN, T.E. The distribution of calanoid copepods off the Southeastern United States between Cape Hatteras and Southern Florida. **Smithson. Contrib. Zool.**, v. 96, p. 1-58, 1971.
- BOXSHALL, G.A.; HALSEY, S.H. **An introduction to copepod diversity**. London: The Ray Society, 966p, 2004.
- BRADFORD-GRIEVE, J.M.; MARKHASEVA, E.L.; ROCHA, C.E.F.; ABIAHY, B. Copepoda. In: BOLTOVSKOY, D. (Ed.), **South Atlantic Zooplankton**. Leiden: Backhuys Publishers, p. 869-1098, 1999.
- BRANDINI, F.P. Hidrografia e Produção Biológica na Região Sudeste-Sul do Brasil no Contexto do REVIZEE. In: Carmen Lúcia Del Bianco Rossi-Wogtschowski; Lauro Saint-Pastous Madureira. (Eds.), **O Ambiente Oceanográfico da Plataforma Continental e do Talude na Região Sudeste-Sul do Brasil**. São Paulo: EDUSP, p. 459-466, 2006.
- BRANDINI, F.P.; LOPES, R.M.; GUTSEIT, K.S.; SPACH, H.L.; SASSI, R. (Orgs.). **A Planctonologia na Plataforma Continental do Brasil: Diagnose e Revisão Bibliográfica**. Rio de Janeiro: FEMAR, v. 1, 196p, 1997.
- BUNKER, A.J.; HIRST, A.G. Fecundity of marine planktonic copepods: global rates and patterns in relation to chlorophyll *a*, temperature and body weight. **Mar. Ecol. Prog. Ser.**, v. 279, p. 161–181, 2004.
- CALBET, A. The trophic roles of microzooplankton in marine systems. **ICES J. Mar. Sci.**, v. 65, p. 325–331, 2008.
- CALBET, A.; AGUSTÍ, S. Latitudinal changes of copepod egg production rates in Atlantic waters: temperature and food availability as the main driving factors. **Mar. Ecol. Prog. Ser.**, v. 181, p. 155–162, 1999.
- CALBET, A.; GARRIDO, S.; SAIZ, E.; ALCARAZ, M.; DUARTE, C.M. Annual zooplankton succession in coastal NW Mediterranean waters: the importance of the smaller size fractions. **J. Plank. Res.**, n. 23, p. 319-331, 2001.
- CALBET, A.; LANDRY, M.R. Phytoplankton growth, microzooplankton grazing and carbon cycling in marine systems. **Limnol. Oceanogr.**, v. 49, p. 51–57, 2004.
- CAMPANER, A.F. Occurrence and distribution of copepods (Crustacea) in the epipelagial off Southern Brazil. **Bolm. Inst. oceanogr.**, v. 33, p. 5–27, 1985.
- CAMPANER, A.F.; HONDA, S. Distribution and co-occurrence of *Calanoides carinatus* and larvae of *Sardinella brasiliensis* and *Engraulis anchoita* over the Southern Brazilian Continental shelf. **Bolm. Inst. oceanogr.**, v. 35, n. 1, p.7-16, 1987.

- CASTRO FILHO, B.M.; MIRANDA, L.B.; MIYAO, S.Y. Condições hidrográficas na plataforma continental ao largo de Ubatuba: variações sazonais e em média escala. **Bolm. Inst. oceanogr.**, v.35, n. 2, p. 135-151, 1987.
- CASTRO, B.M.; LORENZZETTI, J.A.; SILVEIRA, I.C.A. Estrutura termohalina e circulação na região entre o Cabo de São Tomé (RJ) e o Chuí (RS). In: ROSSI-WONGTSCHOWSKI, C.L.B.; MADUREIRA, L.S.P. (Eds.), **O ambiente Oceanográfico da plataforma continental e do talude na região Sudeste-Sul do Brasil**. São Paulo: EDUSP, p. 11-120, 2006.
- CHECKLEY, D.M. Food limitation of egg production by a marine, planktonic copepod in the sea off California. **Limnol. Oceanogr.**, v. 25, p. 991-998, 1980b.
- CHECKLEY, D.M. The egg production of a marine planktonic copepod in relation to its food supply: laboratory studies. **Limnol. Oceanogr.**, v. 25, p. 430-446, 1980a.
- CHISHOLM, L.A.; ROFF, J.C. Size-weight relationships and biomass of tropical neritic copepods off Kingston, Jamaica. **Mar. Biol.**, v. 104, p. 71-77, 1990.
- CORNILS, A.; NIEHOFF, B.; RICHTER, C.; AL-NAJJAR, T.; SCHNACK-SCHIEL, S.B. Seasonal abundance and reproduction of clausocalanid copepods in the northern Gulf of Aqaba (Red Sea). **J. Plankt. Res.**, v. 29, n. 1, p. 57-70, 2007.
- CORNILS, A.; SCHNACK-SCHIEL, S.B.; AL-NAJJAR, T.; BADRAN, M.I.; RASHEED, M.; MANASREH, R.; RICHTER, C. The seasonal cycle of the epipelagic mesozooplankton in the northern Gulf of Aqaba (Red Sea). **J. Mar. Syst.**, v. 68, p. 278-292, 2007.
- COSTA, H.R.; PRANDI, N.R.W. Estudo da distribuição das espécies do gênero *Lucifer* em amostras de plâncton coletadas entre Cabo frio e a Baía de Santos. **Archos Mus. Nac.**, v. 54, p. 159-170, 1971.
- CRÉTÉ, A.M. **Distribuição e produção estimada do copépode *Calanoides carinatus* (Kroyer, 1849) na Plataforma Continental Sudeste Brasileira**. Dissertação (Mestrado em Oceanografia Biológica), Instituto Oceanográfico, Universidade de São Paulo, 2006.
- DAGG, M.J., ORTNER, P.B.; AL-YAMANI, F. Winter-time distribution and abundance of copepod nauplii in the northern Gulf of Mexico. **Fish. Bull.**, v. 86, p. 319-330, 1988.
- D'APOLITO, L.M.; STANCYK, S.E. Population dynamics of *Euterpina acutifrons* (Copepoda: Harpacticoida) from North Inlet, South Carolina, with reference to dimorphic males. **Mar. Biol.**, v. 54, p. 251-260, 1979.
- DE LA ROCHA, C.L. **Crescimento, mortalidade e produção do copépoda *Acartia tonsa* Dana, 1848, na enseada estuarina di Saco do Justino, Lagoa dos Patos (RS-Brasil) - Verão de 1994**. Trabalho de Conclusão de Curso (Graduação em Oceanologia), Universidade Federal do Rio Grande. 1994.

- DE LA ROCHA, C.L. **Estudo dos Copepoda, com ênfase em *Acartia lilljeborji*, nas águas da praia do Segredo (São Sebastião, SP)**. Dissertação (Mestrado em Zoologia), Universidade de São Paulo, 1998.
- DEVREKER, D.; SOUISSI, S.; SEURONT, L. Effects of chlorophyll concentration and temperature variation on the reproduction and survival of *Temora longicornis* (Copepoda, Calanoida) in the Eastern English Channel. **J. Exp. Mar. Biol. Ecol.**, v. 318, n. 2, p. 145-162, 2005.
- DÍAZ, E.; COTANO, U.; VILLATE, F. Reproductive response of *Euterpina acutifrons* in two estuaries of the Basque Country (Bay of Biscay) with contrasting nutritional environment. **J. Exp. Mar. Biol. Ecol.**, v. 292, n. 2, p. 213-230, 2003.
- DVORETSKY, V.G.; DVORETSKY, A.G. Spatial variations in reproductive characteristics of the small copepod *Oithona similis* in the Barents Sea. **Mar. Ecol. Prog. Ser.**, v. 386, p. 133-146, 2009.
- EDMONDSON, W.T. A graphical model for evaluating the use of the egg ratio for measuring birth and death rates. **Oecologia**, v. 1, p. 1-37, 1968.
- EDMONDSON, W.T. Reproductive rate of rotifers in natural populations. **Mem. Ist. Ital. Idrobiol.** v. 12, p. 21-77, 1960.
- ESKINAZI-SANT'ANNA, E.M. Zooplankton abundance and biomass in a tropical estuary (Pina Estuary, Northeast Brazil). **Trabhs. Oceanogr., Univ. Fed. Pernambuco**, v. 28, p. 21-34, 2000.
- ESKINAZI-SANT'ANNA, E.M.; BJÖRNBERG, T.K.S. Seasonal dynamics of mesozooplankton in Brazilian coastal waters. **Hydrobiologia**, v. 563, p. 253-268, 2006.
- FÄRBER-LORDA, F.; LAVIN, M.F.; ZAPATERO, M.A.; ROBLES, J.M. Distribution and abundance of euphausiids in the Gulf of Tehuantepec during wind forcing. **Deep-Sea Res.**, n. 41, v. 2, p. 359-367, 1994.
- FERNÁNDEZ, E.; CABAL, J.; ACUÑA, J.L.; BODE, A.; BOTAS, A.; GARCÍA-SOTO, C. Plankton distribution across a slope-induced front in the Bay of Biscay. **J. Plank. Res.**, n. 15, p. 619-641, 1993.
- FLAGG, C.N.; WARICK, G.D.; SMITH, S.C. The interaction of phytoplankton, zooplankton and currents from mid-Atlantic Bight. **Deep-Sea Res. II**, n. 41, p. 411-435, 1994.
- GAETA, S.A.; ABE, D.S.; METZLER, P.M.; TEIXEIRA, C. Photosynthetic parameters of coastal marine phytoplankton from the Ubatuba region, Brazil. **Publicação esp. Inst. oceanogr.**, v., p. 163-169, 1995.
- GAETA, S.A.; RIBEIRO, S.M.S.; METZLER, P.M.; FRANCO, M.S.; ABE, D.S. Environmental forcing on phytoplankton biomass and primary productivity of the coastal ecosystem in Ubatuba region, southern Brazil. **Rev. bras. oceanogr.**, v. 47, n. 1, p. 11-27, 1999.

- GALLIENNE, C. P.; ROBINS D. B. Is *Oithona* the most important copepod in the world's oceans? **J. Plankt. Res.**, v. 23, n.12, p. 1421-1432, 2001.
- GISMERVIK, I. Top-down impact by copepods on ciliate numbers and persistence depends on copepod and ciliate species composition. **J. Plankt. Res.**, n. 28, p. 499–507, 2006.
- GO, Y.B.; OH, B.C.; TERAZAKI, M. Feeding behavior of the poecilostomatoid copepods *Oncaea* spp. on chaetognaths. **J. Mar. Syst.**, v. 15, p. 475-482, 1998.
- GOMES, C.L. **O mesozooplâncton da Baía de Guanabara: distribuição temporal dos principais grupos e produção de duas espécies de Copepoda dominantes.** Tese (Doutorado em Ecologia), Universidade Federal do Rio de Janeiro, 2007.
- GÓMES-GUTIÉRREZ, J.; PALOMARES-GARCIA, R.; SILVA-DÁVILA, R.; CARBALLIDO-CARRANZA, M.A.; MARTÍNEZ-LÓPEZ, A. Copepod daily egg production and growth rates in Bahía Magdalena, México. **J. Plankt. Res.**, v. 21, n. 12, p. 2227-2244, 1999.
- GONZALEZ-RODRIGUEZ, E.; VALENTIN, J.L.; ANDRÉ, D.L.; JACOB, S.A. Upwelling and downwelling at Cabo Frio (Brazil): comparison of biomass and primary production responses. **J. Plankt. Res.**, v. 14, n. 2, p. 289-306, 1992.
- GORRI, C. **Composição, abundância e variação sazonal de copépodes capturados na zona de arrebenção da Praia do Cassino-RS, Brasil (32°11'S, 52°05'W) com ênfase no aspecto reprodutivo e alimentar do Calanoida *Parvocalanus crassirostris* (Dahl, 1894).** Tese (Doutorado em Oceanografia Biológica), Fundação Universidade Federal do Rio Grande, 2006.
- GREZE, V.N. Production in animal population. In: KINNE, O., **Marine Ecology.** John Wiley and Sons. p. 89-114. 1978.
- GUISANDE, C., SÁNCHEZ, J., MANEIRO, I.; MIRANDA, A. Trade-off between offspring number and offspring size in the marine copepod *Euterpina acutifrons* at different food concentrations. **Mar. Ecol. Prog. Ser.**, v. 143, p. 37–44, 1996.
- GUISANDE, C.; MANEIRO, I.; RIVEIRO, I. Homeostasis in the essential amino acid composition of the marine copepod *Euterpina acutifrons*. **Limnol. Oceanogr.**, v. 44, p. 691–696, 1999.
- HALSBAND-LENK, C.; NIVAL, S.; CARLOTTI, F; HIRCHE, H.J. Seasonal cycles of egg production of two planktonic copepods, *Centropages typicus* and *Temora stylifera*, in the north-western Mediterranean Sea. **J. Plankt. Res.**, v. 23, n. 6, p. 597-609, 2001.
- HAQ, S.M. Breeding of *Euterpina acutifrons*, a harpacticid copepod, with special reference to dimorphic males. **Mar. Biol.**, v. 15, p. 221-235, 1972.
- HARRIS, R.P.; WIEBE, P.H.; LENZ, J.; SKJOLDAL, H.R.; HUNTLEY, M. (Eds.). **ICES Zooplankton Methodology Manual.** London: Academic Press, 648p, 2000.

- HAY, S. Egg production and secondary production of common North Sea copepods: field estimates with regional and seasonal comparisons. **ICES J. Mar. Sci.**, n. 52, p. 315-327, 1995.
- HERRING, P.J. Size, density and lipid content of some decapod eggs. **Deep Sea Res.**, v. 21, p. 91-94, 1974.
- HIRAKAWA, K. Effects of temperature on egg production of a warm-water copepod *Oncaea venusta* PHILIPPI (Poecilostomatoida). **Bull. Japan Sea Natl. Fish. Res. Inst.**, v. 45, p. 39-45, 1995.
- HIRST, A.G.; BUNKER, A.J. Growth of marine planktonic copepods: Global rates and patterns in relation to chlorophyll *a*, temperature, and body weight. **Limnol. Oceanogr.**, v. 48, p. 1988-2010, 2003.
- HIRST, A.G.; KIØRBOE, T. Mortality of marine planktonic copepods: global rates and patterns. **Mar. Ecol. Progr. Ser.**, v. 230, p. 195-209, 2002.
- HIRST, A.G.; LAMPITT, R.S. Towards a global model of in situ weight-specific growth in marine planktonic copepods. **Mar. Biol.**, v. 132, p. 247-257, 1998.
- HIRST, A.G.; MCKINNON, A.D. Does egg production represent adult female copepod growth? A call to account for body weight changes. **Mar. Ecol. Progr. Ser.**, v. 223, p. 179-199, 2001
- HIRST, A.G.; SHEADER, M. Are in situ weight-specific growth rates body size independent in marine planktonic copepods? A re-analysis of the global syntheses, and a new empirical model. **Mar. Ecol. Progr. Ser.**, v. 154, p. 155-165, 1997.
- HOPCROFT, R.R.; CHAVEZ, F.P.; ROFF, J.C. Size paradigms in copepod communities: a re-examination. **Hydrobiologia**, v. 453/454, p. 133-141, 2001.
- HOPCROFT, R.R.; ROFF J.C. Zooplankton growth rates: diel egg production in the copepods *Oithona*, *Euterpina* and *Corycaeus* from tropical waters. **J. Plankt. Res.**, v. 18, p. 789-803, 1996.
- HOPCROFT, R.R.; ROFF, J.C. Zooplankton growth rates: the influence of female size and resources on egg production of tropical marine copepods. **Mar. Biol.**, v. 132, p. 79-86, 1998.
- HOPCROFT, R.R.; ROFF, J.C.; WEBBER, M.K.; WITT, J.D.S. Zooplankton growth rates: the influence of size and resources in tropical marine copepodites. **Mar. Biol.**, v. 132, p. 67-77, 1998.
- HUNTLEY, M.E.; LOPEZ, M.D.G. Temperature-dependent production of marine copepods - a global synthesis. **Am. Nat.**, v. 140, n. 2, p. 201-242, 1992.
- HUYS, R.; BOTTGER-SCHNACK, R. Taxonomy, biology and phylogeny of Miraciidae (Copepoda: Harpacticoida). **Sarsia**, v. 79, p. 207-283, 1994.
- HUYS, R.; BOXSHALL, G.A. **Copepod evolution**. London: Ray Society, 468p, 1991.

- IANORA, A.; MIRALTO, A.; BUTTINO, I.; ROMANO, G. First evidence of some donoflagellates reducing male copepod fertilization capacity. **Limnol. Oceanogr.**, v. 44, n. 1, p. 147-153, 1999.
- IANORA, A.; POULET, S.A.; MIRALTO, A. A comparative study of the inhibitory effect of diatoms on the reproductive biology of the copepod *Temora stylifera*. **Mar. Biol.**, v. 121, p. 533-539, 1995.
- IKEDA, T.; SANO, F.; YAMAGUCHI, A.; MATSUISHI, T. RNA:DNA ratios of calanoid copepods from the epipelagic through abyssopelagic zones of the North Pacific Ocean. **Aquat. Biol.**, v. 1, p. 99-108, 2007.
- IKEDA, T.; TORRES, J.J.; HERNANDEZ-LEON, S.; GEIGER, S.P. Metabolism. In: HARRIS, R.P.; WIEBE, P.H.; LENZ, J.; SKJOLDAL, H.R.; HUNTLEY, M. (Eds.), **ICES Zooplankton Methodology Manual**. London: Academic Press. p. 455-532, 2000.
- IRIGOIEN, X. HARRIS, R.P.; VERHEYE, H.M. JOLY, P. RUNGE, J. STARR, M. POND, D. CAMPBELL, R. SHREEVE, R.; WARD, P.; SMITH, A.N.; DAM, H.G.; PETERSON, W. TIRELLI, V. SMITH, A.N.; KOSKI, M.; SMITH, T.; HARBOUR, D. DAVIDSON, R. Copepod hatching success in marine ecosystems with high diatom concentration. **Nature**, v. 419, p. 387-389, 2002.
- JIMÉNEZ-PÉREZ L.C.; LAVANIEGOS, B.E. Changes in dominance of copepods off Baja California during the 1997–1999 El Niño and La Niña. **Mar. Ecol. Prog. Ser.**, n. 27, p. 147-165, 2004.
- KAMINSKI, S.M.; MONTU, M.A. Egg production of the coastal copepods *Acartia tonsa*, *Temora stylifera* and *Temora turbinata* from Cassino Beach - RS, Southern Brazil. **Atlântica**, v. 27, n. 2, p. 103-111, 2005.
- KATSURAGAWA M, MATSUURA Y SUZUKI K, DIAS JF AND SPACH HL. O ictioplâncton ao largo de Ubatuba, SP: composição, distribuição e ocorrência sazonal (1985-1988). **Publção esp. Inst. oceanogr.**, v. 10, p. 85-121, 1993.
- KIMMERER, W.J. The theory of secondary production calculations for continuously reproducing populations. **Limnol. Oceanogr.**, v. 32, n. 1, p. 1-13, 1987.
- KIMMERER, W.J.; MCKINNON, A.D. Growth, mortality and secondary production of the copepod *Acartia tranteri* in Westernport Bay, Australia. **Limnol. Oceanogr.**, v. 32, p. 14-28, 1987.
- KIØRBOE, T. **A Mechanistic Approach to Plankton Ecology**. Princeton: University Press, 228p, 2008.
- KIØRBOE, T. Mate finding, mating, and population dynamics in a planktonic copepod *Oithona davisae*: There are too few males. **Limnol. Oceanogr.**, v. 52, p. 1511-1522, 2007.
- KIØRBOE, T. Population regulation role of mesozooplankton in shaping marine pelagic food webs. **Hydrobiologia**, n. 363, p. 13–27, 1998.

- KIØRBOE, T. Sex-ratios, and the dynamics of pelagic copepod populations. **Oecologia**, v. 148, p. 40-50, 2006.
- KIØRBOE, T.; MØHLENBERG, F.; RIISGARD, H.U. In situ feeding rates of planktonic copepods: a comparison of four methods. **J. Exp. Mar. Biol. Ecol.**, v. 88, p. 67–81, 1985.
- KIØRBOE, T.; SABATINI, M. Reproductive and life cycle strategies in egg-carrying cyclopoid and free-spawning calanoid copepods. **J. Plankt. Res.**, v. 16, n. 10, p. 1353-1366, 1994.
- KIØRBOE, T.; SABATINI, M. Scaling of fecundity, growth and development in marine planktonic copepods. **Mar. Ecol. Prog. Ser.**, v. 120, p. 285-298, 1995.
- KOSKI, M.; MØLLER, E.F.; MAAR, M.; VISSER, A.W. The fate of discarded appendicularian houses: degradation by the copepod, *Microsetella norvegica*, and other agents. **J. Plankt. Res.**, v. 29, n. 7, p. 641-654, 2007.
- LANDRY, M.R.; LEHNER-FOURNIER, J.M.; FAGERNESS, V.L. Predatory feeding behavior of the marine cyclopoid copepod *Corycaeus anglicus*. **Mar. Biol.**, v. 85, p. 163-169, 1985.
- LAZZARETTO, I.; FRANCO, F.; BATTAGLIA, B. Reproductive behaviour in the harpacticoid copepod *Tigriopus fulvus*. **Hydrobiologia**, v. 292/293, p. 229-234, 1994.
- LE BORGNE, R. Zooplankton production in the eastern tropical Atlantic Ocean: net growth efficiency and P:B in terms of carbon, nitrogen and phosphorus. **Limnol. Oceanogr.**, v. 27, p. 681-698, 1982.
- LEANDRO, S.M., MORGADO, F., PEREIRA, F. Temporal changes of abundance, biomass and production of copepod community in a shallow temperate estuary (Ria de Aveiro, Portugal). **Estuar. Coast. Shelf Sci.**, v. 74, p. 215–222, 2007.
- LEANDRO, S.M.; TISELIUS, P.; QUEIROGA, H. Growth and development of nauplii and copepodites of the estuarine copepod *Acartia tonsa* from southern Europe (Ria de Aviero, Portugal) under saturating food conditions. **Mar. Biol.**, v. 150, p. 121-129, 2006.
- LENZ, J. Introduction. In: HARRIS, R.P.; WIEBE, P.H.; LENZ, J.; SKJOLDAL, H.R.; HUNTLEY, M. (Eds.), **ICES Zooplankton Methodology Manual**. London: Academic Press, p.1-32, 2000.
- LIANG, T.H.; VEJA-PÉREZ, L.A. Studies on chaetognaths off Ubatuba region, Brazil. II. Feeding habits. **Bolm. Inst. oceanogr.**, v. 43, n. 1, p. 27-40, 1995.
- LIU, H.; HOPCROFT, R.R. A comparison of seasonal growth and development of the copepods *Calanus marshallae* and *C. pacificus* in the northern Gulf of Alaska. **J. Plankt. Res.**, v. 29, n. 7, p. 569-581, 2007.
- LIU, H.; HOPCROFT, R.R. Growth and development of *Metridia pacifica* (Copepoda: Calanoida) in the northern Gulf of Alaska. **J. Plankt. Res.**, v. 28, n. 8, p. 769-781, 2006a.
- LIU, H.; HOPCROFT, R.R. Growth and development of *Neocalanus flemingeri/plumchrus* in the northern Gulf of Alaska: validation of the artificial-cohort method in cold waters. **J. Plankt. Res.**, v. 28, n. 1, p. 87-101, 2006b.

- LONGHURST, A.R. The structure and evolution of plankton communities. **Prog. Oceanogr.**, n. 14, p. 1-35, 1985.
- LONGHURST, A.R.; PAULY, D. **Ecologia dos Oceanos Tropicais**. São Paulo: EDUSP, 420p, 2007.
- LOPES R.M.; DAM, H.G.; AQUINO, N.; MONTEIRO-RIBAS, W.; RULL, L. Massive egg production by a salp symbiont, the poecilostomatoid copepod *Sapphirina angusta* Dana, 1849. **J. Exp. Mar. Biol. Ecol.**, v. 348, p. 145-153, 2007.
- LOPES, R.M. Marine zooplankton studies in Brazil - a brief evaluation and perspectives. **An. Acad. Bras. Ciênc.**, v. 79, p. 369-379, 2007.
- LOPES, R.M. **Zooplâncton da baía de Paranaguá: distribuição espacial, variação temporal e interações tróficas**. Tese (Doutorado em Zoologia), Universidade Federal do Paraná, 1997.
- LOPES, R.M. Zooplankton distribution in the Guaraú river estuary (South-eastern Brazil). **Estuar. Coast. Shelf Sci.**, v. 39, p. 287-302, 1994.
- LOPES, R.M.; BRANDINI, F.P.; GAETA, S.A. Distribution patterns of epipelagic copepods off Rio de Janeiro (SE Brazil) in summer 1991/1992 and winter 1992. **Hydrobiologia**, v. 411, p. 161-174, 1999.
- LOPES, R.M.; KATSURAGAWA, M.; DIAS, J.F.; MONTÚ, M.A.; MUELBERT, J.H.; GORRI, C.; BRANDINI, F.P. Zooplankton and ichthyoplankton distribution on the southern Brazilian shelf: an overview. **Sci. Mar.**, v. 70, n. 2, p. 189-202, 2006a.
- LOPES, R.M.; MONTÚ, M. A.; GORRI, C.; MUXAGATA, E.; MIYASHITA, L. K.; OLIVEIRA, L. P. O zooplâncton marinho da região entre o Cabo de São Tomé (RJ) e o Chuí (RS). In: ROSSI-WONGTSCHOWSKI, C. L. D. B.; MADUREIRA, L. (Eds), **O ambiente oceanográfico de plataforma continental e do talude na região sudeste-sul do Brasil**. São Paulo: EDUSP, p. 265-358, 2006b.
- LÓPEZ, M.T. Biología de *Lucifer faxoni* Borradaile, 1915, en Cananéia, Brasil (Crustacea, Decapoda, Luciferidae). **Bolm. Inst. oceanogr.**, v. 15, n. 1, p. 47-54, 1966.
- MADIN, L.P. Field observations on the feeding behavior of salps (Tunicata, Thaliacea). **Mar. Biol.**, v. 25, p. 143-147, 1974.
- MADSEN, S.D.; NIELSEN, T.G.; HANSEN, B.W. Annual population development and production by small copepods in Disko Bay, western Greenland. **Mar. Biol.**, v. 155, p. 63-77, 2008.
- MAGALHÃES, A.; COSTA, R.M.; LIANG, T.H.; PEREIRA, L.C.C. & RIBEIRO, M.J.S. Spatial and temporal distribution in density and biomass of two *Pseudodiaptomus* species (Copepoda: Calanoida) in the Caeté river estuary (Amazon Region – North of Brazil). **Braz. J. Biol.**, v. 66, n. 2A, p. 421-430, 2006.

- MANN, K.H.; LAZIER, J.R.N. **Dynamics of Marine Ecosystems. Biological-Physical Interactions in the Oceans.** Oxford: Blackwell Scientific Publishers, 432p, 1991.
- MAUCHLINE, J. Bathymetric adaptations of life history patterns of congeneric species (*Euchaeta*: Calanoida) in a 2000 m water column. **J. Mar. Sci.**, v. 52, p. 511–516, 1995.
- MAUCHLINE, J. Egg and brood sizes of oceanic pelagic crustaceans. **Mar. Ecol. Prog. Ser.**, v. 43, p. 251-258, 1988.
- MAUCHLINE, J. The biology of calanoid copepods. **Adv. Mar. Biol.**, v. 33, p. 1-710, 1998.
- MAZZOCCHI, M.G.; PAFFENHÖFER, G.-A. First observations on the biology of *Clausocalanus furcatus* (Copepoda, Calanoida). **J. Plankt. Res.**, v. 20, n. 2, p. 331-342, 1998.
- MAZZOCCHI, M.G.; PAFFENHÖFER, G.A. Swimming and feeding behavior of the planktonic copepod *Clausocalanus furcatus*. **J. Plankton Res.**, v. 21, p. 1501–1518, 1999.
- MCKINNON, A. D.; DUGGAN, S. Summer copepod production in subtropical waters adjacent to Australia's North West Cape. **Mar. Biol.**, v. 143, p. 897-907, 2003.
- MCKINNON, A.D.; DUGGAN, S. Summer egg production rates of paracalanid copepods in subtropical waters adjacent to Australia's North West Cape. **Hydrobiologia**, v. 453/454, p. 121-132, 2001.
- MCKINNON, A.D.; DUGGAN, S.; CARLETON, J.H.; BÖTTGER-SCHNACK, R. Summer planktonic copepod communities of Australia's North West Cape (Indian Ocean) during the 1997–99 El Niño/La Niña. **J. Plankt. Res.**, v. 30, n. 7, p. 839-855, 2008.
- MCKINNON, A.D.; KLUMPP, D.W. Mangrove zooplankton of North Queensland, Australia. II. Copepod egg production and diet. **Hydrobiologia**, v. 362, p. 145-160, 1998.
- MESQUITA, H.S.L. Densidade e distribuição do bacterioplâncton nas águas de Ubatuba (23°S 45°W), Estado de São Paulo. **Publção esp. Inst. oceanogr.**, v. 10, p. 45-63, 1993.
- METZ, C. Feeding of *Oncaea curvata* (Poecilostomatoida, Copepoda). **Mar. Ecol. Prog. Ser.**, v. 169, p. 229-235, 1998.
- MILLER, C.B. **Biological Oceanography.** Malden: Blackwell Science, 402p, 2004.
- MIRALTO, A., BARONE, G., ROMANO, G., POULET, S.A., IANORA, A., RUSSO, G.L., BUTTINO, I., MAZZARELLA, G., LAABIR, M., CABRINI, M.; GIACOBBE, M.G. The insidious effect of diatoms on copepod reproduction. **Nature**, v. 402, p. 173-176, 1999.
- MIRALTO, A.; IANORA, A.; POULET, S.A. Food type induces different reproductive responses in the copepod *Centropages typicus*. **J. Plankt. Res.**, v. 17, n. 7, p. 1521-1534, 1995.
- MIYASHITA, L.K.; MELO JÚNIOR, M.; LOPES, R.M. Estuarine and oceanic influences on copepod abundance and production of a subtropical coastal area. **J. Plankt. Res.**, v. 31, n. 8, p. 815-826, 2009.

- MOORE, E.A.; SANDER, F. A comparative study of zooplankton from oceanic and harbour waters of Jamaica. **Biotropica**, v. 11, p. 196-208, 1979.
- MOORE, E.A.; SANDER, F. A study of the offshore zooplankton of the tropical western Atlantic near Barbados. **Ophelia**, v. 16, p. 77-96, 1977.
- MOREIRA, G.S.; YAMASHITA, C. Influencia de la salinidad en la reproducción y desarrollo de *Euterpina acutifrons* (Dana). In: PEREZ-RODRIGUEZ, R. (Ed.), **Memórias do I Simpósio Latinoamericano sobre Oceanografía Biológica**, p. 236-284, 1975.
- MOREIRA, G.S.; YAMASHITA, C.; McNAMARA, J.C. Seasonal variation in abundance of the developmental stages of *Euterpina acutifrons* (Copepoda: Harpacticoida) from the São Sebastião Channel, southern Brazil. **Mar. Biol.**, v. 74, p. 111-114, 1983.
- MORGAN, C.A.; ROBERTIS, A.D.; ZABEL, R.W. Columbia River plume fronts. I. Hydrography, zooplankton distribution, and community composition. **Mar. Ecol. Prog. Ser.**, v. 299, p. 19-31, 2005.
- MUGRABE, G.; BARROS, S.; MARAZZO, A.; VALENTIN, J.L. Hatching rates of resting eggs of 'Cladocera' (Crustacea; Branchiopoda) at a tropical bay, Brazil. **Braz. J. Biol.**, v. 67, n. 3, p. 527-530, 2007.
- NASSOGNE, A. Influence of food organism in the development and culture of pelagic copepod. **Helgol. Wiss. Meeresunters.**, v. 20, p. 333-345, 1970.
- NEUMANN-LEITÃO, S. Resenha literária sobre zooplâncton estuarino no Brasil. **Trabhs. Oceanogr., Univ. Fed. Pernambuco**, v. 23, p. 25-54, 1995.
- NEUMANN-LEITÃO, S.; ESKINAZI-SANT'ANNA, E.M.; GUSMÃO, L.M.O.; NASCIMENTO-VIEIRA, D.A.; PARANAGUÁ, M.N.; SCHWAMBORN, R. Diversity and distribution of the mesozooplankton in the tropical Southwestern Atlantic. **J. Plankt. Res.**, v. 30, n. 7, p. 795-805, 2008.
- NEUMANN-LEITÃO, S.; GUSMÃO, L.M.O.; SILVA, T.A.; NASCIMENTO-VIEIRA, D.A.; SILVA, A.P. Mesozooplankton biomass and diversity in coastal and oceanic waters off north-eastern Brazil. **Arch. Fish. Mar. Res.**, v. 47, n. 2/3, p. 153-165, 1999.
- NEUNES, H.W.; PONGOLINI, G.F. Breeding a pelagic copepod, *Euterpina acutifrons* (Dana), in the laboratory. **Nature**, v. 208, p. 571-573, 1965.
- OHTSUKA, S.; HUYS, R. Sexual dimorphism in calanoid copepods: morphology and function. **Hydrobiologia**, v. 453-454, n. 1, p. 441-466, 2001.
- OHTSUKA, S.; KUBO, N. Larvaceans and their houses as important food for some pelagic copepods. **Bull. Plankton Soc. Jpn.**, v. spec., p. 535-551, 1991.
- OMORI, M.; IKEDA, T. **Methods in Marine Zooplankton Ecology**. New York: John Wiley and Sons, 323p, 1984.
- PAFFENHÖFER, G.-A. Feeding rates and behavior of zooplankton. **Bull. Mar. Sci.**, v. 43, p. 430-445, 1988.

- PAFFENHÖFER, G.-A. On the ecology of marine cyclopoid copepods (Crustacea, Copepoda). **J. Plankt. Res.**, v. 15, p. 37–55, 1993.
- PAFFENHÖFER, G.-A. Variability due to feeding activity of individual copepods. **J. Plankt. Res.**, v. 16, p. 617-626, 1994.
- PAFFENHÖFER, G.-A.; KNOWLES, S.C. Feeding of marine planktonic copepods on mixed phytoplankton. **Mar. Biol.**, v. 48, p. 143-152, 1978.
- PAFFENHÖFER, G.-A.; LEWIS, K.D. Feeding behavior of nauplii of the genus *Eucalanus* (Copepoda, Calanoida). **Mar. Ecol. Prog. Ser.**, v. 57, p. 129-136, 1989.
- PAFFENHÖFER, G.-A.; MAZZOCCHI, M.G. On some aspects of the behavior of *Oithona plumifera* (Copepoda, Cyclopoida). **J. Plankt. Res.**, v. 24, n. 2, p. 129-135, 2002.
- PAFFENHÖFER, G.-A.; STEARNS, D.E. Why is *Acartia tonsa* (Copepoda: Calanoida) restricted to nearshore environments? **Mar. Ecol. Prog. Ser.**, v. 42, p. 33-38, 1988.
- PASTERNAK, A.F. Gut fluorescence in herbivorous copepods: an attempt to justify the method. **Hydrobiologia**, v. 292/293, p. 241-24, 1994.
- PETERSON W. T.; KIMMERER W. J. Processes controlling recruitment of the marine calanoid copepod *Temora longicornis* in Long Island Sound: egg production, egg mortality, and cohort survival rates. **Limnol. Oceanogr.**, v. 39, p. 1594-1605, 1994.
- PETERSON, W. Life cycle strategies of copepods in coastal upwelling zones. **J. Mar. Syst.**, v. 15, p. 313-326, 1998.
- PETERSON, W.T.; GOMEZ-GUTIERREZ, J.; MORGAN, C.A. Cross-shelf variation in calanoid copepod production during summer 1996 off the Oregon coast, USA. **Mar. Biol.**, v. 141, p. 353–365, 2002.
- PIELOU, E.C. **Mathematical Ecology**. New York: John Wiley & Sons, 385p, 1977.
- PIRES-VANIN, A.M.S.; ROSSI-WONGTSCHOWSKI, C.L.B.; AIDAR, E.; MESQUITA, H.S.L; SOARES, L.S.H.; KATSURAGAWA, M.; MATSUURA, Y. Estrutura e função do ecossistema de plataforma continental do Atlântico Sul brasileiro: síntese dos resultados. **Publção esp. Inst. oceanogr.**, v. 10, p. 217-231, 1993.
- POULET, S.A.; IANORA, A.; LAABIR M.; KLEIN BRETELER, W.C.M. Towards the measurement of secondary production and recruitment in copepods. **ICES J. Mar. Sci.**, v. 52, p. 359-368, 1995.
- POULIN, R. Clutch size and egg size in free-living and parasitic copepods: a comparative analysis. **Evolution**, v. 49, n. 2, p. 325-336, 1995.
- PRICE, H.J. Feeding mechanisms in marine and freshwater zooplankton. **Bull. Mar. Sci.**, v. 43, p. 327-343, 1988.
- REY-RASSAT, C.; BONNET, D.; IRIGOIEN, X.; HARRIS, R.; HEAD, R. CARLOTTI, F. Secondary production of *Calanus helgolandicus* in the Western English Channel, **J. Exp. Mar. Biol. Ecol.**, v. 313, p. 29-46, 2004.

- ROCHA, G.R.A.; ROSSI-WONGTSCHOWSKI, C.L.D.B.; PIRES-VANIN, A.M.S.; JARRE-TEICHMANN, A. Seasonal budgets of organic matter in the Ubatuba shelf system, SE Brazil. I. Planktonic and benthic components. **Oceanol. Acta**, v. 26, p. 487-495, 2003.
- ROCHA, G.R.A.; ROSSI-WONGTSCHOWSKI, C.L.D.B.; PIRES-VANIN, A.M.S.; SOARES, L.S.H. Trophic models of São Sebastião Channel and continental shelf systems, SE Brazil. **Panamjas**, v. 2, n. 2, p. 149-162, 2007.
- ROFF, J.C.; HOPCROFT, R.R. High-precision microcomputer based measuring system for ecological research. **Can. J. Fish. Aquat. Sci.**, v. 43, p. 2044–2048, 1986.
- ROMAN, M.; SMITH, S.; WISHNER, K.; ZHANG, X.; GOWING, M. Mesozooplankton production and grazing in the Arabian Sea. **Deep-Sea Res. II**, v. 47, p. 1423-1450, 2000.
- ROMAN, M.R.; ADOLF, H.A.; LANDRY, M.R.; MADIN, L.P.; STEINBERG, D.K.; ZHANG, X. Estimates of oceanic mesozooplankton production: a comparison using the Bermuda and Hawaii time-series data. **Deep-Sea Res. II**, v. 49, p. 175-192, 2002.
- RUNGE, J.A.; ROFF, J.C. The measurement of growth and reproductive rates. In: HARRIS, R., WIEBE, P., LENZ, J., SKJOLDAL, H.R. AND HUNTLEY, M. (Eds), **ICES Zooplankton Methodology Manual**. Academic Press, London, p. 401–454, 2000.
- SABATINI, M.; KIØRBOE, T. Egg production, growth and development of the cyclopoid copepod *Oithona similis*. **J. Plankt. Res.**, v. 16, n. 10, p. 1329-1351, 1994.
- SAIZ, E.; CALBET, A.; FARA, A.; BERDALET, E. RNA content of copepods as a tool for determining adult growth rates in the field. **Limnol. Oceanogr.**, n. 43, p. 465–470, 1998.
- SANTOS, P.J.P.; CASTEL, J.; SOUZA-SANTOS, L. Development time of harpacticoid copepods: some empirical models and implications. **J. Mar. Biol. Assoc. U.K.**, v. 79, n. 6, p. 1123-1124, 1999.
- SARTORI, L.P. **Variação espaço-temporal das associações de copépodes pelágicos na plataforma continental interna do Paraná, Brasil**. Dissertação (Mestrado em Zoologia), Universidade Federal do Paraná, 2000.
- SARTORI, L.P.; LOPES, R.M. Seasonal variability of pelagic copepod assemblages on the inner continental shelf off Paraná, Brazil. **Nauplius**, v. 8, n. 1, p. 79-88, 2000.
- SATAPOOMIN, S. Carbon content of some common tropical Andaman Sea copepods. **J. Plankt. Res.**, v. 21, n. 11, p. 2117-2123, 1999.
- SATAPOOMIN, S.; NIELSEN, T.G.; HANSEN, P.J. Andaman Sea copepods: spatio-temporal variations in biomass and production, and role in the pelagic food web. **Mar. Ecol. Prog. Ser.**, v. 274, p. 99-122, 2004.
- SAUTOUR, B.; CASTEL, J. Feeding behaviour of the coastal copepod *Euterpina acutifrons* on small particles. **Cah. Biol. Mar.**, v. 34, n. 2, p. 239-251, 1993.
- SAUTOUR, B.; CASTEL, J. Spring zooplankton distribution and production of the copepod *Euterpina acutifrons* in Marennes–Oléron Bay (France). **Hydrobiologia**, v. 310, p. 163–

- 175, 1995.
- SAZHINA, L.I. Fecundity and growth rate of copepods in different dynamic zones of equatorial countercurrent of the Indian Ocean. **Pol. Arch. Hydrobiol.**, v. 32, p. 491–505, 1985.
- SCHMINKE, H.K. Entomology for the copepodologist. **J. Plank. Res.**, n. 29, p. 149-162, 2007.
- SCHWAMBORN, R.; SILVA, T.A.; SILVA, A.P.; EKAU, W.; SAINT-PAUL, U. Distribution and dispersal of decapod crustacean larvae and other zooplankton in the Itamaracá estuarine system, Brazil. **Trop. Oceanogr.**, v. 29, n. 1, p. 1-13, 2001.
- SHANNON, C.E. A mathematical theory of communication. **The Bell System Tech. J.**, v. 27, p. 379–423, 623–656, 1948.
- SHMELEVA, A.A. Weight characteristics of the zooplankton of the Adriatic Sea. **Bull. Inst. Oceanogr. Monaco**, v. 65, n. 1351, p. 1-24, 1965.
- SOMMER, F.; HANSEN, T.; FEUCHTMAYR, H.; SANTER, B.; TOKLE, N.; SOMMER, U. Do calanoid copepods suppress appendicularians in the coastal ocean? **J. Plankt. Res.**, v. 25, n. 7, p. 869-871, 2003.
- SOUISSIA, A.; SOUISSI, S.; YAHYAB, M.N.D. Temporal variability of abundance and reproductive traits of *Centropages kroyeri* (Calanoida; Copepoda) in Bizerte Channel (SW Mediterranean Sea, Tunisia). **J. Exp. Mar. Biol. Ecol.**, v. 355, p. 125-136, 2008.
- SPECKMANN, C.L.; NUNEZ, B. S.; BUSKEY, E. J. Measuring RNA:DNA ratios in individual *Acartia tonsa* (Copepoda). **Mar. Biol.**, v. 151, n. 2, p. 759-766, 2007.
- SREEKUMARAN-NAIR, S.R.; ACHUTHANKUTTY, C.T.; BHATTATHIRI, P.M. A.; MADHUPRATAP, M. Feeding behavior of salp *Thalia democratica* (Thaliacea). **India J. Mar. Sci.**, v. 24, p. 102-103, 1995.
- SUZUKI, K.; NAKAMURA, Y.; HIROMI, J. Feeding by the small calanoid copepod *Paracalanus* sp. on heterotrophic dinoflagellates and ciliates. **Aquat. Microb. Ecol.**, v. 17, p. 99- 103, 1999.
- SVENSSON, J.E. Clutch detachment in a copepod after capture by a predator. **J. Plankt. Res.**, v. 18, p. 1369–1374, 1996.
- TESTER, P.A.; TURNER, J.T. How long does it take copepods to make eggs? **J. Exp. Mar. Biol. Ecol.**, v. 141, p. 169-182, 1990.
- TITELMAN, J. VARPE, O. ELIASSEN, S.; FIKSEN, O. Copepod mating: chance or choice? **J. Plank. Res.**, v. 29, n. 12, p. 1023-1030, 2007.
- TURNER, J.T. The importance of small planktonic copepods and their roles in pelagic marine food webs. **Zool. Stud.**, v. 43, p. 255-266, 2004.
- TURNER, J.T. Zooplankton feeding ecology: contents of fecal pellets of the copepods *Eucalanus pileatus* and *Paracalanus quasimodo* from continental shelf waters of the Gulf of Mexico. **Mar. Ecol. Prog. Ser.**, v. 15, p. 27-46, 1984.

- TURNER, J.T. Zooplankton feeding ecology: contents of fecal pellets of the cyclopoid copepods *Oncaea venusta*, *Corycaeus amazonicus*, *Oithona plumifera*, and *O. simplex* from the northeastern Gulf of Mexico. **Mar. Ecol.- P.S.Z.N.I.**, v. 7, p. 289-302, 1986.
- TURNER, J.T. Zooplankton feeding ecology: contents of fecal pellets of the copepod *Centropages velificatus* from waters near the mouth of the Mississippi river. **Biol. Bull.**, v. 173, p. 377-386, 1987.
- UMANI, S.F.; BERAN, A. Seasonal variations in the dynamics of microbial plankton communities: first estimates from experiments in the Gulf of Trieste, Northern Adriatic Sea. **Mar. Ecol. Prog. Ser.**, v. 247, p. 1-16, 2003.
- UYE, S. Length-weight relationships of important zooplankton from the Inland Sea of Japan. **J. Oceanogr. Soc. Jpn.**, n. 38, p. 149-158, 1982.
- UYE, S.; AOTO, I.; ONBÉ, T. Seasonal population dynamics and production of *Microsetella novergica*, a widely distributed but little-studied marine planctonic harpacticoid copepod. **J. Plankt. Res.**, v. 24, n. 2, p. 143-153, 2002.
- UYE, S.I.; SHIBUNO, N. Reproductive biology of the planktonic copepod *Paracalanus* sp. in the Inland Sea of Japan. **J. Plankt. Res.**, v. 14, p. 343-358, 1992.
- VALE, R. do. **Variabilidade temporal nas taxas de produção de ovos de *Acartia tonsa* (Copepoda: Calanoida) na Baía de Paranaguá, Paraná.** Dissertação (Mestrado em Zoologia) Departamento de Zoologia, Universidade Federal do Paraná, 1999.
- VALENTIN, J.L. A dinâmica do plâncton na ressurgência de Cabo Frio - RJ. In: BRANDINI, F.P. (Ed.), **Memórias do III Encontro Brasileiro de Plâncton**. Curitiba: UFPR, p. 25-35, 1988.
- VALENTIN, J.L. The Cabo Frio upwelling system, Brazil. In: Seeliger; U.; Kjerfve, B. (Orgs.), **Ecological studies: coastal marine ecosystems of Latin America**. Berlin Heidelberg: Springer-Verlag, v. 144, p. 97-105, 2001.
- VALENTIN, J.L.; MARAZZO, A. Embryonic development time of *Penilia avirostris* Dana, 1852 in a tropical bay in Brazil. **Braz. J. Biol.**, v. 64, n. 4, p. 891-894, 2004.
- VEGA-PÉREZ, L.A. Estudo do zooplâncton da região de Ubatuba, Estado de São Paulo. **Publção esp. Inst. oceanogr.**, v. 10, p. 65-84, 1993.
- VEGA-PÉREZ, L.A.; BOWMAN, T.E. Description of the pelagic copepod, *Ctenocalanus heronae* Vega-Pérez and Bowman from off São Paulo, Brazil (Calanoida: Clausocalanidae). **Proc. Biol. Soc. Wash.**, v. 105, n. 1, p. 97-101, 1992.
- VEGA-PÉREZ, L.A.; LIANG, T.H. Feeding of a pelagic chaetognath, *Sagitta friderici* Ritter-Záhony off Ubatuba region (São Paulo, Brazil). **Bolm. Inst. oceanogr.**, v. 40, n. 1/2, p. 93-100, 1992.
- VERHEYE, H.M. Short-term variability during an anchor station study in the southern Benguela upwelling system – abundance, distribution and estimated production of

- mesozooplankton with special reference to *Calanoides carinatus* (Krøyer, 1849). **Prog. Oceanogr.**, v. 28, p. 91-119, 1991.
- VIÑAS, D.M.; GAUDY, R. Annual cycle of *Euterpina acutifrons* (Copepoda: Harpacticoida) in the Gulf of San Matías (Argentina) and in the Gulf of Marseilles (France). **Sci. Mar.**, v. 60, n. 2-3, p. 307-318, 1996.
- WEBBER, M.K.; ROFF, J.C. Annual biomass and production of the oceanic copepod community off Discovery Bay, Jamaica. **Mar. Biol.**, v. 123, p. 481-495, 1995a.
- WEBBER, M.K.; ROFF, J.C. Annual structure of the copepod community and its associated pelagic environment off Discovery Bay, Jamaica. **Mar. Biol.**, v. 123, p. 467-479, 1995b.
- WELSCHMEYER, N.A. Fluorometric analysis of chlorophyll *a* in the presence of chlorophyll *b* and pheopigments. **Limnol. Oceanogr.**, v. 39, n. 8, p. 1985-1992, 1994.
- WIAFE, G.; FRID, C.L.J. Short-term temporal variation in coastal zooplankton communities: the relative importance of physical and biological mechanisms. **J. Plankt. Res.**, n. 18, p. 1485-1501, 1996.
- YAMASHITA, C.; MOREIRA, G.S. Variação anual em tamanho de *Euterpina acutifrons* (Copepoda: Harpacticoida) do Canal de São Sebastião e da região de Santos, Brasil. **Bol. Fisiol. Anim. Univ. S. Paulo**, v. 5, p. 29-43, 1981.
- YEBRA, L.; HARRIS, R.P.; HEAD, E.J.H.; YASHAYAIEV, I.; HARRIS, L.R.; HIRST, A.G. Mesoscale physical variability affects zooplankton production in the Labrador Sea. **Deep-Sea Res. I**, v. 56, n. 5, p. 703-715, 2009.
- YEBRA, L.; HERNÁNDEZ-LEÓN, S. Aminoacyl-tRNA synthetases activity as a growth index in zooplankton. **J. Plankt. Res.**, v. 26, p. 351-356, 2004.
- YEBRA, L.; HIRST, A.G.; HERNÁNDEZ-LEÓN, S. Assessment of *Calanus finmarchicus* growth and dormancy using the aminoacyl-tRNA synthetases method. **J. Plankt. Res.**, v. 28, p. 1191-1198, 2006.
- ZERVOUDAKI, S.; CHRISTOU, E.D.; NIELSEN, T.G.; SIOKOU-FRANGOU, I.; ASSIMAKOPOULOU, G.; GIANNAKOUREOU, A.; MAAR, M.; PAGOU, K.; KRASAKOPOULOU, E.; CHRISTAKI, U.; MORAITOU-APOSTOLOPOULOU, M. The importance of small-sized copepods in a frontal area of the Aegean Sea. **J. Plankt. Res.**, v. 29, p. 317-338, 2007.
- ZURLINI, G.; FERRARI, I.; NASSOGNE, A. Reproduction and growth of *Euterpina acutifrons* (Copepoda: Harpacticoida) under experimental conditions. **Mar. Biol.**, v. 6, p. 59-64, 1978.

Apêndices

Apêndice A. Valores de profundidade da transparência da água (m), obtidos a partir de um disco de Secchi, com a indicação das respectivas profundidades da base da camada eufótica (1% de luz).

Campanha	Data	Sigla Antares	Secchi	Limite da camada eufótica (1% de luz)
1	13.07.2005	UBA 08	10 m	27 m
2	11.08.2005	UBA 09	8 m	21,6 m
3	16.10.2005	UBA 11	10 m	27 m
4	11.11.2005	UBA 12	12,5 m	33,75 m
5	06.12.2005	UBA 13	11,5 m	31,15 m
6	24.01.2006	UBA 14	12 m	32,4 m
7	07.02.2006	UBA 15	12,5 m	33,75 m
8	21.03.2006	UBA 16	14 m	38 m
9	11.04.2006	UBA 17	14,5 m	39,35 m
10	05.05.2006	UBA 18	8,15 m	22 m
11	06.06.2006	UBA 19	10,3 m	27,5 m
12	18.07.2006	UBA 20	18 m	48,9 m
13	30.08.2006	UBA 21	6 m	16,2 m
14	28.09.2006	UBA 22	6 m	16,2 m
15	31.10.2006	UBA 23	9,5 m	25,65 m
16	22.11.2006	UBA 24	9 m	24,3 m
17	12.12.2006	UBA 25	14 m	38 m
18	24.01.2007	UBA 26	14 m	38 m
19	13.02.2007	UBA 27	14 m	38 m
20	13.03.2007	UBA 28	16,5 m	44,7 m
21	17.04.2007	UBA 29	17 m	46 m
22	04.06.2007	UBA 30	6 m	16,2 m
23	28.06.2007	UBA 31	11 m	29,9 m
24	21.07.2007	UBA 32	16 m	43,4 m
25	30.08.2007	UBA 33	-----	-----
26	20.09.2007	UBA 34	10 m	27 m
27	17.10.2007	UBA 35	10 m	27 m
28	08.11.2007	UBA 36	10 m	27 m
29	17.12.2007	UBA 37	15 m	40,7 m
30	24.01.2008	UBA 38	9 m	24,3 m
31	26.02.2008	UBA 39	19 m	51,1 m
32	18.03.2008	UBA 40	19 m	51,1 m
33	23.04.2008	UBA 41	10 m	27 m
34	06.05.2008	UBA 42	5,5 m	14,85 m
35	18.06.2008	UBA 43	7,5 m	20,25 m

Apêndice B. Distribuição das espécies de copépodes pelágicos da região ao largo de Ubatuba (SP, Brasil), com base nas estações do ano.

	Estações					Estações					Estações			
	P	V	O	I		P	V	O	I		P	V	O	I
<i>Acartia danae</i>	+	+	+	+	<i>Neocalanus gracilis</i>		+			<i>Longipedia americana</i>		+		
<i>Acartia lilljeborgii</i>	+	+	+	+	<i>Paracalanus aculeatus</i>	+	+	+	+	<i>Macrosetella gracilis</i>	+	+	+	+
<i>Acrocalanus longicornis</i>	+	+	+	+	<i>Paracalanus nanus</i>	+	+	+	+	<i>Microsetella norvegica</i>	+	+	+	+
<i>Calanoides carinatus</i>	+	+	+	+	<i>Paracalanus parvus</i>	+	+	+	+	<i>Microsetella rosea</i>	+	+	+	+
<i>Calanopia americana</i>	+	+	+	+	<i>Paracalanus quasimodo</i>	+	+	+	+	<i>Monothula subtilis</i>	+	+	+	+
<i>Calocalanus pavo</i>	+	+	+	+	<i>Paracalanus</i> sp. 1				+	<i>Oithona hebes</i>	+	+	+	
<i>Calocalanus pavoninus</i>	+	+	+	+	<i>Pareucalanus sewelli</i>	+		+	+	<i>Oithona nana</i>	+	+	+	+
<i>Calocalanus tenuis</i>	+	+	+	+	<i>Parvocalanus crassirostris</i>	+			+	<i>Oithona oculata</i>	+	+		
<i>Candacia bipinnata</i>	+				<i>Pleuromamma abdominalis</i>	+				<i>Oithona plumifera</i>	+	+	+	+
<i>Candacia curta</i>				+	<i>Pleuromamma gracilis</i>				+	<i>Oncaea media</i>	+	+	+	+
<i>Candacia pachydactyla</i>			+	+	<i>Pontellopsis brevis</i>	+	+	+	+	<i>Oncaea mediterranea</i>	+	+	+	+
<i>Centropages velificatus</i>	+	+	+	+	<i>Pseudodiaptomus acutus</i>				+	<i>Oncaea</i> sp. 1		+		
<i>Clausocalanus furcatus</i>	+	+	+	+	<i>Scolecithrix bradyi</i>	+				<i>Oncaea venusta</i>	+	+	+	+
<i>Ctenocalanus citer</i>	+	+	+	+	<i>Scolecithrix danae</i>	+	+			<i>Oncaea waldemari</i>	+	+	+	+
<i>Ctenocalanus heronae</i>	+	+			<i>Subeucalanus crassus</i>	+	+	+	+	<i>Onychocorycaeus giesbrechti</i>	+	+	+	+
<i>Ctenocalanus vanus</i>	+	+	+	+	<i>Subeucalanus pileatus</i>	+	+	+	+	<i>Sapphirina nigromaculata</i>	+	+		
<i>Euchaeta marina</i>	+	+	+	+	<i>Temora stylifera</i>	+	+	+	+	<i>Sapphirina opalina</i>		+		
<i>Euchaeta paraconcinna</i>	+				<i>Temora turbinata</i>	+	+	+	+	<i>Sapphirina ovatolanceolata</i>	+	+		+
<i>Haloptilus</i> spp.	+	+	+	+	<i>Undinula vulgaris</i>		+	+	+	<i>Sapphirina scarlata</i>	+			
<i>Labidocera acutifrons</i>		+			<i>Clytemnestra scutellata</i>	+	+	+	+	<i>Triconia conifera</i>	+	+	+	+
<i>Labidocera fluviatilis</i>		+	+		<i>Copilia mirabilis</i>	+	+	+	+	Número total de espécies	59	56	49	51
<i>Lucicutia clausii</i>	+				<i>Corycaeus speciosus</i>	+	+	+	+	Número de espécies exclusivas	5	5	2	3
<i>Lucicutia flavicornis</i>			+		<i>Ditrichocorycaeus amazonicus</i>	+	+		+					
<i>Mecynocera clausi</i>	+		+	+	<i>Euterpina acutifrons</i>	+	+	+	+	P = Primavera	V = Verão			
<i>Mesocalanus tenuicornis</i>	+				<i>Farranula gracilis</i>	+	+	+	+	O = Outono	I = Inverno			
<i>Nannocalanus minor</i>	+	+	+	+	<i>Hemicyclops thalassius</i>	+	+							