

Leonardo Kenji Miyashita

Dinâmica populacional de Appendicularia e Cladocera na
plataforma interna de Ubatuba (SP): um estudo sazonal e
multianual

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

Orientador: Prof. Dr. Rubens Mendes Lopes

São Paulo

2010

Universidade de São Paulo
Instituto Oceanográfico

Dinâmica populacional de Appendicularia e Cladocera na plataforma
interna de Ubatuba (SP): um estudo sazonal e multianual

Leonardo Kenji Miyashita

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

Julgada em ____/____/____ por

Prof(a). Dr(a).

Conceito

Prof(a). Dr(a).

Conceito

Prof(a). Dr(a).

Conceito

Agradecimentos

Primeiramente gostaria de agradecer a Fapesp (processo nº 2007/56931-1) pela bolsa concedida, sem a qual não seria possível a realização deste trabalho. A bolsa também possibilitou minha participação no VIII International Symposium on Cladocera, uma experiência bastante positiva, pois tive a oportunidade de apresentar uma parte deste trabalho, de assistir ótimas palestras e de conhecer pesquisadores renomados.

Sou extremamente grato ao meu orientador, prof. Dr. Rubens M. Lopes, pela excelente orientação e todos os ensinamentos passados, além de me proporcionar um ótimo ambiente de trabalho, onde sempre tive tudo que precisei para realizar minha pesquisa com tranquilidade.

Ao prof. Dr. Salvador A. Gaeta por possibilitar a participação no projeto Antares, pela disponibilização dos dados de clorofila *a* e pela realização dos “jantares”. Muito obrigado também à Mayza Pompeu e aos alunos do laboratório de Produção Primária pela ajuda prestada. Em especial ao Gustavo Q. Oliveira pelo fornecimento dos dados e pelas discussões em relação aos resultados do projeto.

À profa. Dra. Graciela B. Esnal por ter me ensinado a identificar os apendiculários e pelos artigos científicos fornecidos. Agradeço também a Mariela Spinelli pelo artigo enviado e por toda ajuda e amizade.

Ao prof. Dr. Carlos E. F. Rocha pela doação de sua coleção de artigos referentes aos cladóceros e pela doação dos estiletos com os quais eu dissequei os cladóceros.

Ao prof. Dr. Marcelo Silva-Briano e todo o pessoal de Aguascalientes pela ajuda, companhia e amizade, tornando minha estadia muito mais agradável.

Ao Dr. Mauro de Melo Júnior por disponibilizar os dados de densidade dos copépodes e pelas discussões em relação aos dados do projeto Antares.

Aos professores e funcionários do IO que de alguma forma me ajudaram durante todos esses anos.

Agradeço aos meus amigos integrantes ou ex-integrantes do LAPS por terem tornado os dias de trabalho mais agradáveis e por tudo que me ensinaram. Passei excelentes momentos com vocês, valeu galera!

Aos amigos de IO, incluindo os que estudaram comigo na graduação e na pós-graduação e aos amigos dos laboratórios vizinhos pela amizade e ajuda fornecida.

Aos amigos moradores ou ex-moradores da rep 69, aos amigos cinéfilos, companheiros de baladas e shows, e aos amigos viciados em CS e em poker muito obrigado pela ótima companhia e amizade. Passei momentos hilários e muito divertidos com vocês durante meus anos de IO!

Finalmente gostaria de agradecer minha família por terem me aturado e apoiado durante toda a minha vida. Sem vocês nada disso seria possível. Muito obrigado!

Sumário

ÍNDICE DE FIGURAS.....	IV
ÍNDICE DE TABELAS	VI
RESUMO	VIII
ABSTRACT	IX
1. INTRODUÇÃO E JUSTIFICATIVA	1
2. OBJETIVOS	4
3. ÁREA DE ESTUDO	4
4. MATERIAL E MÉTODOS	5
4.1. COLETA DAS AMOSTRAS	5
4.2. TRATAMENTO DAS AMOSTRAS EM LABORATÓRIO	7
4.2.1. <i>Cladocera</i>	7
4.2.2. <i>Appendicularia</i>	8
4.2.3. <i>Variáveis ambientais</i>	11
4.2.4. <i>Análise estatística</i>	11
5. RESULTADOS	12
5.1. HIDROGRAFIA E CLOROFILA A	12
5.2. CLADOCERA.....	13
5.2.1. <i>Penilia avirostris</i>	14
5.2.2. <i>Podonidae</i>	18
5.2.2.1. <i>Pseudevadne tergestina</i>	18
5.2.2.2. <i>Evadne spinifera</i>	22
5.2.2.3. <i>Pleopis schmackeri</i>	22
5.2.2.4. <i>Outras espécies</i>	25
5.3. APPENDICULARIA.....	28
6. DISCUSSÃO	37
6.1. <i>PENILIA AVIROSTRIS</i>	37
6.1.1. <i>Dinâmica populacional</i>	37
6.1.2. <i>Biologia reprodutiva</i>	39
6.2. <i>PODONIDAE</i>	41
6.2.1. <i>Dinâmica populacional</i>	41
6.2.2. <i>Biologia reprodutiva</i>	44
6.3. APPENDICULARIA	46
7. CONCLUSÕES	49
8. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	50
9. ANEXOS	67

Índice de Figuras

Figura 1. Estação fixa do projeto Antares na plataforma interna de Ubatuba.	6
Figura 2. Variação temporal da temperatura nas profundidades de 0, 5, 10, 25 e 38 m. 13	
Figura 3. Variação temporal da salinidade nas camadas de superfície e de fundo. As camadas são referentes às mesmas usadas nas coletas de zooplâncton.	14
Figura 4. Variação temporal da clorofila <i>a</i> nas profundidades de 0, 5, 10, 25 e 38 m. ..	15
Figura 5. Variação temporal de <i>Penilia avirostris</i> e de ΔT . As abundâncias de maio de 2006 a setembro de 2006, quando apenas uma amostra cobrindo toda a coluna de água foi coletada, estão plotadas como abundância de superfície.	16
Figura 6. Tamanho da ninhada (média \pm desvio padrão; ovos ou embriões por indivíduo) de <i>Penilia avirostris</i> por classe de tamanho. Os valores entre parênteses representam o número (n) de organismos analisados em cada classe de tamanho. Apenas um indivíduo com mais de 1000 μm foi encontrado; este carregava onze embriões e não está representado na figura.	18
Figura 7. Variação temporal de <i>Pseudevadne tergestina</i> e da temperatura média da coluna de água na plataforma interna de Ubatuba.	19
Figura 8. Tamanho da ninhada (média \pm desvio padrão; ovos ou embriões por fêmea partenogênica) separado por classe de tamanho baseado no comprimento do corpo (μm). Os valores entre parênteses representam o número (n) de organismos analisados em cada classe de tamanho.	20
Figura 9. Variação temporal de <i>Evadne spinifera</i> e da temperatura média da coluna de água na plataforma interna de Ubatuba.	23
Figura 10. Variação temporal de <i>Pleopis schmackeri</i> e da temperatura média da coluna de água na plataforma interna de Ubatuba.	26
Figura 11. Variação temporal de <i>Pleopis polyphemoides</i> e da temperatura média da coluna de água na plataforma interna de Ubatuba.	27
Figura 12. Variação temporal de <i>Podon intermedius</i> e da temperatura média da coluna de água na plataforma interna de Ubatuba.	28
Figura 13. Variabilidade temporal e vertical de <i>Oikopleura longicauda</i> , <i>O. fusiformis</i> e <i>O. dioica</i> na plataforma interna de Ubatuba.	30
Figura 14. Variabilidade temporal e vertical de <i>Fritillaria pellucida</i> e <i>F. haplostoma</i> na plataforma interna de Ubatuba.	31

Figura 15. Variabilidade temporal e vertical de <i>Appendicularia sicula</i> , <i>Oikopleura rufescens</i> e <i>O. cophocerca</i> na plataforma interna de Ubatuba.	32
Figura 16. Variabilidade temporal e vertical de <i>Fritillaria borealis</i> f. <i>sargassi</i> , <i>F. formica</i> e <i>Kowalevskia tenuis</i> na plataforma interna de Ubatuba.	33
Figura 17. Variabilidade temporal da abundância, biomassa e produção secundária dos apendiculários na plataforma interna de Ubatuba.	34
Figura 18. Abundância e biomassa dos apendiculários separadas por classe de tamanho.	35

Índice de Tabelas

Tabela 1. Dados referentes às coletas de zooplâncton do projeto Antares.	10
Tabela 2. Equações de regressão que correlacionam o comprimento do tronco (CT) com o peso.....	11
Tabela 3. Variabilidade sazonal das massas de água e o intervalo correspondente de ΔT	12
Tabela 4. Coeficiente de correlação de Spearman entre a abundância, tamanho da ninhada e comprimento do corpo de <i>Penilia avirostris</i> e a temperatura, clorofila <i>a</i> (cl-a), ΔT e salinidade, para a plataforma interna de Ubatuba.	17
Tabela 5. Abundância relativa média (%) dos estágios de <i>Penilia avirostris</i> nas camadas de superfície e fundo sob domínio da AC e AC+ACAS.	17
Tabela 6. Média e desvio padrão (DP) do comprimento do corpo dos diferentes estágios de <i>Penilia avirostris</i> sob influência da AC e AC+ACAS.	17
Tabela 7. Média e desvio padrão (DP) do comprimento total (μm) dos diferentes estágios embrionários e dos ovos de resistência, do comprimento do corpo (μm) das fêmeas partenogênicas e gamogênicas e da quantidade de ovos ou embriões por fêmea de cada estágio de <i>Penilia avirostris</i>	18
Tabela 8. Intervalo do tamanho da ninhada (TN-intervalo; ovos ou embriões por fêmea partenogênica), tamanho da ninhada médio (TN-médio), intervalo do comprimento do corpo (CC-intervalo) e comprimento do corpo médio (CC-médio) dos podonídeos de diferentes regiões.	21
Tabela 9. Coeficiente de correlação de Spearman entre os valores de abundância, tamanho da ninhada (TN) e comprimento do corpo (CC) de <i>Evadne spinifera</i> , <i>Pseudevadne tergestina</i> e <i>Pleopis schmackeri</i> e a temperatura, clorofila <i>a</i> (cl-a), salinidade e abundância, para a plataforma interna de Ubatuba.	22
Tabela 10. Abundância relativa média (%) dos diferentes estágios dos podonídeos nas camadas de superfície e fundo sob influência da AC e AC+ACAS.	24
Tabela 11. Média e desvio padrão (DP) do comprimento total (μm) dos diferentes estágios embrionários, do comprimento do corpo (CC; μm) das fêmeas partenogênicas e gamogênicas e do número de ovos ou embriões por fêmea de cada estágio embrionário.	25
Tabela 12. Média e desvio padrão (DP) do comprimento do corpo (μm) dos diferentes estágios das espécies de podonídeos sob influência da AC e AC+ACAS.	27

Tabela 13. Lista e frequência de ocorrência das espécies de apendiculários encontradas ao largo de Ubatuba.....	29
Tabela 14. Coeficiente de correlação de Spearman entre a abundância, biomassa e produção secundária dos apendiculários e a temperatura, clorofila <i>a</i> (chl- <i>a</i>) e salinidade, para a plataforma interna de Ubatuba.	36
Tabela 15. Produção secundária dos apendiculários em diferentes regiões.....	37

Resumo

O principal objetivo deste trabalho foi avaliar a dinâmica populacional dos cladóceros e apendiculários em uma estação fixa ao largo de Ubatuba (SP, Brasil). As amostras de zooplâncton foram coletadas mensalmente, de julho de 2005 a dezembro de 2008, com uma rede de malha de 200 μm . Os apendiculários e os cladóceros foram identificados, classificados em estágios, contados e medidos. Ambos os grupos taxonômicos tiveram maiores densidades nas camadas superficiais, principalmente quando a coluna de água estava estratificada devido às intrusões de fundo da Água Central do Atlântico Sul (ACAS). A temperatura foi a principal variável influenciando na distribuição de *Penilia avirostris* e dos apendiculários, enquanto para *Pseudevadne tergestina* e *Evadne spinifera* a salinidade foi um melhor indicador da variabilidade temporal. A pressão de predação e o alimento disponível também pareceram controlar a distribuição dos apendiculários e dos cladóceros. Indivíduos gamogênicos ocorreram associados aos máximos de abundância; eles foram raros e pouco abundantes, indicando que na costa de Ubatuba os cladóceros podem se propagar apenas por partenogênese durante todo o ano. Os apendiculários tiveram uma produção anual média de ~70% em relação à dos copépodes, confirmando a importância dos apendiculários no fluxo de carbono em regiões costeiras tropicais e subtropicais.

Palavras-chaves: Cladocera, *Penilia avirostris*, Appendicularia, abundância, biologia reprodutiva, biomassa, produção secundária, Atlântico Sul.

Abstract

This work aimed to evaluate the population dynamics of cladocerans and appendicularians at a fixed station off Ubatuba (state of São Paulo, Brazil). Zooplankton samples were monthly collected, from July 2005 through December 2008, with a 200 μm mesh net. Appendicularians and cladocerans were identified, classified into stages, counted and measured. Both taxonomic groups had higher densities at upper layers, especially when the water column was stratified due to bottom intrusions of the South Atlantic Central Water (SACW). Temperature was the main parameter influencing on the distribution of *Penilia avirostris* and appendicularians, whereas salinity was the principal regulating parameter of *Pseudevadne tergestina* and *Evadne spinifera* population dynamics. Predation pressure and available food also seemed to control the distribution of appendicularians and cladocerans. Gamogenic individuals occurred associated with abundance maxima; they were rare and had low abundances, which indicates that in Ubatuba cladocerans may propagate only through parthenogenesis during the entire year. Appendicularians had an annual mean production ~70% of that of copepods, which confirms that appendicularians play a key role in the carbon flow in coastal subtropical and tropical regions.

Keywords: Cladocera, *Penilia avirostris*, Appendicularia, abundance, reproductive biology, biomass, secondary production, South Atlantic.

1. Introdução e justificativa

O zooplâncton marinho é composto por diversos grupos taxonômicos e pode ser dividido em dois grupos, o meroplâncton e o holoplâncton. O meroplâncton é composto por espécimes que permanecem apenas parte da vida no ambiente pelágico, como larvas de organismos bentônicos e nectônicos, enquanto o holoplâncton comporta aqueles que passam a vida toda na coluna de água.

Dentre os vários táxons, geralmente a subclasse Copepoda é a que domina o mesozooplâncton, tanto numericamente como em termos de biomassa, sendo responsável por 55-95% da densidade zooplânctônica total (Longhurst, 1985). Por serem abundantes os copépodes estão sempre presentes nas amostras e assim disponíveis para estudo. Por isso, a maioria dos trabalhos sobre zooplâncton tem os copépodes como enfoque principal.

No entanto, em certas ocasiões, outros táxons do mesozooplâncton podem apresentar valores expressivos de densidade e produção, tais como os apendiculários (Hopcroft & Roff, 1995, 1998; Uye & Ichino, 1995; Nakamura *et al.*, 1997; Tomita *et al.*, 1999; Sato *et al.*, 2008) e os cladóceros (Rose *et al.*, 2004), que compõem com os copépodes os principais herbívoros e onívoros do mesozooplâncton em ecossistemas pelágicos marinhos (Sommer & Stibor, 2002). Considerando que os apendiculários e os cladóceros podem ser os organismos mais abundantes do mesozooplâncton ao longo de certos períodos (Bosch & Taylor, 1973a; Grahame, 1976; Uye & Ichino, 1995), neste trabalho foi dada ênfase a estes grupos.

Os cladóceros exercem um importante papel na trama trófica marinha, pois além de consumirem microplâncton, atuam sobre a alça microbiana (Turner *et al.*, 1988; Roff *et al.*, 1995; Lipej *et al.*, 1997; Katechakis *et al.*, 2002). Também são utilizados como fonte de alimento por invertebrados (Purcell, 2003; Barz & Hirche, 2005) e peixes de importância econômica (Ciechomski, 1967; Young & Davis, 1990; Nip *et al.*, 2003; Morote *et al.*, 2008).

Os cladóceros possuem ampla distribuição, havendo registro de ocorrência em águas estuarinas, costeiras e oceânicas de regiões tropicais a temperadas (Lochhead, 1954; Della Croce, 1966; Bosch & Taylor, 1968; Gieskes, 1971a; Della Croce & Venugopal, 1972, 1973; Longhurst & Seibert, 1972; Ramirez & De Vreese, 1974; Onbé, 1977, 1999; Yoo & Kim, 1987; Tang *et al.*, 1995; Marazzo & Valentin, 2000;

Rose *et al.*, 2004; Johns *et al.*, 2005; Bernier & Locke, 2006; Buyukates & Inanmaz, 2007).

Existem cerca de 620 espécies de cladóceros (Forró *et al.*, 2008), mas apenas oito são verdadeiramente marinhas (Onbé, 1977). Estas oito espécies são epiplanctônicas e estão distribuídas em duas ordens (Ctenopoda e Onychopoda) e cinco gêneros (*Penilia*, *Evadne*, *Pseudevadne*, *Podon* e *Pleopis*); todas ocorrem no Atlântico sul (Onbé, 1999) e são de fácil identificação. *Penilia avirostris* é a única espécie marinha representante da ordem Ctenopoda, enquanto as outras sete espécies são membros da ordem Onychopoda, família Podonidae.

O ciclo de vida dos cladóceros apresenta alternância entre gamogênese (sexuada) e partenogênese (assexuada). A última lhes confere um alto potencial reprodutivo, que distingue os cladóceros de outros crustáceos (Onbé, 1977). Algumas espécies podem ainda apresentar um tipo especial de partenogênese, a pedogênese, na qual os embriões em desenvolvimento dentro da câmara incubadora da mãe já possuem ovos dentro de suas câmaras incubadoras. Quando sob condições adversas, os cladóceros produzem ovos de resistência através da reprodução sexuada (Onbé, 1985). Os fatores que induzem a transição da partenogênese para a gamogênese ainda não são conhecidos ao certo (Onbé, 1999), porém uma combinação de variáveis como temperatura, alimento disponível, abundância e fotoperíodo deve estar envolvida (Egloff *et al.*, 1997; Gyllström & Hansson, 2004).

Os apendiculários ou larváceos são tunicados pelágicos que ocorrem apenas no ambiente marinho. Seu corpo consiste de duas partes, o tronco e a cauda, sendo a última usualmente mais comprida. São hermafroditas, com exceção de *Oikopleura dioica* (Fenaux, 1977). Os apendiculários vivem e se alimentam dentro de uma casa de muco secretada pelo próprio animal; esta casa possui estruturas filtradoras (Deibel *et al.*, 1985; Deibel, 1986; Morris & Deibel, 1993; Flood, 1991, 2003) e a circulação de água através dela é induzida pela cauda (Flood, 1991, 2003). A casa possibilita a captura de partículas de diversos tamanhos, incluindo bactérias, ciliados, flagelados, fitoplâncton e detritos, além de matéria orgânica dissolvida de natureza coloidal (King *et al.*, 1980; Deibel & Turner, 1985; Flood *et al.*, 1992; Urban *et al.*, 1992; Hansen *et al.*, 1996; Zubkov & López-Urrutia, 2003; Vargas & González, 2004; Urban-Rich *et al.*, 2006). Muitas destas partículas acabam não sendo utilizadas como alimento e com as pelotas fecais produzidas podem acabar entupindo os filtros da casa (Alldredge, 1976; Hansen *et al.*, 1996). As casas são periodicamente eliminadas e após o descarte uma nova casa é

imediatamente produzida. Cada indivíduo produz cerca de 2 a 40 casas por dia, número que varia conforme a espécie, a temperatura (Sato *et al.*, 2003) e a salinidade (Sato *et al.*, 2001). As casas descartadas podem formar agregados macroscópicos e compor parte da neve marinha, representando uma importante fonte de carbono para as camadas mais profundas (Davoll & Youngbluth, 1990; Hansen *et al.*, 1996; Alldredge, 2000; Vargas *et al.*, 2002; Robison *et al.*, 2005). Também podem servir como alimento e substrato para certos organismos (Alldredge, 1972, 1976; Ohtsuka *et al.*, 1993, 1996; Steinberg *et al.*, 1994; Steinberg, 1995; Koski *et al.*, 2007).

Além de influenciar nas taxas de sedimentação e no ciclo de nutrientes através da neve marinha, os apendiculários têm importante papel na teia alimentar, pois ingerem partículas do nano e picoplâncton, participando assim de forma direta da alça microbiana (Urban *et al.*, 1992; Sommer & Stibor, 2002), e servem de alimento para invertebrados (Ohtsuka & Onbé, 1989; Larson, 1991; Purcell, 2003; López-Urrutia *et al.*, 2004; Purcell *et al.*, 2005; Tönnesson & Tiselius, 2005) e peixes de importância econômica (Young & Davis, 1990; Capitano *et al.*, 1997, 2005; Purcell *et al.*, 2005). Apesar de sua biomassa não ser equivalente a dos copépodes, os apendiculários podem contribuir com altos valores de produção devido às suas elevadas taxas de crescimento (Hopcroft & Roff, 1995, 1998; Nakamura *et al.*, 1997; Hopcroft *et al.*, 1998; Jaspers *et al.*, 2009).

No Brasil, grande parte dos estudos referentes aos apendiculários (Björnberg & Forneris, 1955, 1956a, 1956b, 1958; Forneris, 1957, 1965; Matsumura-Tundisi, 1970; Sinque, 1976; Esnal & Castro, 1977; Esnal *et al.*, 1985; Dadon & Esnal, 1995; Campos, 2000, 2004) e aos cladóceros (Rocha, 1977, 1982, 1985; Resgalla & Montú, 1993; Gomes *et al.*, 2000; Marazzo & Valentin, 2000, 2001a, 2003a, b, 2004a; Valentin & Marazzo, 2003; Sterza & Fernandes, 2006; Resgalla, 2008) se restringem a composição e a dinâmica populacional dos organismos. Trabalhos enfocando aspectos biológicos e ecológicos dos cladóceros como reprodução, hábitos alimentares e migração vertical (Barros *et al.*, 2000; Marazzo & Valentin, 2001b, 2003c, 2004b; Valentin *et al.*, 2003; Valentin & Marazzo, 2004; Barros, 2007; Mugrabe *et al.*, 2007) foram realizados, porém são ainda restritos à baía de Guanabara.

2. Objetivos

Este trabalho teve como objetivo principal:

- Estudar a dinâmica populacional e a biologia reprodutiva dos cladóceros e a variação temporal da biomassa e produção dos apendiculários em uma estação fixa localizada na plataforma interna do litoral norte de São Paulo, contextualizando-as em referência aos fatores ambientais.

Os objetivos específicos foram:

- Avaliar a variação temporal e vertical de *Penilia avirostris* quanto à composição e densidade durante um período de três anos;
- Avaliar a variação temporal e vertical dos podonídeos quanto à composição e densidade durante um período de dois anos;
- Estudar a biologia reprodutiva dos cladóceros ao longo da série temporal;
- Avaliar a variação temporal e vertical dos apendiculários quanto à composição, densidade, biomassa e produção secundária durante um período de dois anos.

3. Área de Estudo

A plataforma interna de Ubatuba situa-se na Plataforma Continental Sudeste (PCSE), que vai da região de Cabo Frio no Rio de Janeiro (23°S - 42°W) até o Cabo de Santa Marta em Santa Catarina (28°40'S - 48°19'W). Na região ao largo de Ubatuba é possível encontrar três diferentes massas de água: Água Costeira (AC), Água Tropical (AT) e a Água Central do Atlântico Sul (ACAS) e estas estão descritas abaixo conforme Castro *et al.*, (1987), Castro & Miranda (1998) e Castro *et al.* (2006).

A AC resulta da mistura da descarga continental de água doce com as águas da plataforma continental e apresenta temperaturas entre 21 e 27°C, que variam de acordo com a época do ano. Possui os menores valores de salinidade (<35) devido ao aporte dos pequenos e médios rios presentes na região. Ocupa a parte mais interna da plataforma continental e apresenta pequena estratificação vertical em função dos processos de mistura causados pelas tensões de cisalhamento do vento na superfície e de cisalhamento das correntes de maré no fundo.

A AT é caracterizada por ser uma massa de água quente, salina e pobre em nutrientes, com temperaturas maiores que 20°C e salinidades acima de 36. Esta massa de água é transportada para sul-sudoeste na camada superficial (0-200 m) da Corrente do Brasil (CB), por volta da quebra da plataforma continental. Sua influência na plataforma continental geralmente se limita à plataforma média e externa.

A ACAS é uma massa de água relativamente fria e rica em nutrientes, com temperaturas entre 6 e 20°C e salinidades variando entre 34,6 e 36. Ela também é transportada na direção sul-sudoeste ao longo do talude continental, na camada inferior da CB (200-500 m), próximo à quebra da plataforma continental. No inverno, a ACAS tende a permanecer mais restrita às áreas mais externas da plataforma e ao largo do talude, fazendo com que a coluna de água na plataforma interna e média apresente homogeneidade térmica, enquanto na primavera e no verão ela tende a penetrar em direção à costa. A intrusão da ACAS em direção à costa ocorre em decorrência dos ventos de NE, pois estes favorecem o transporte de volume na camada de Ekman em direção ao largo, enquanto abaixo da camada de Ekman o transporte de ajuste induz a penetração de água subsuperficial (ACAS) em direção à costa. A presença sazonal da ACAS na plataforma interna de Ubatuba é a principal característica oceanográfica estruturando o ecossistema na região (Pires-Vanin & Matsuura, 1993).

4. Material e métodos

4.1. Coleta das amostras

As amostras utilizadas são provenientes do projeto Antares (<http://www.dsr.inpe.br/antares/index.html>) que tem como objetivo o estudo de mudanças de longo período nos ecossistemas costeiros em torno da América do Sul. As coletas foram realizadas mensalmente a bordo do B/Pq. Véliger II em uma estação fixa (23°36'S 44°58'W; Fig. 1), localizada na plataforma interna de Ubatuba (SP). O zooplâncton foi coletado através de arrastos verticais com uma rede de fechamento do tipo Nansen com malha de 200 µm e área da boca de 0,2 m², em níveis de profundidade variando de dois a três, dependendo da estratificação da coluna de água (Tabela 1). Geralmente, os arrastos verticais foram realizados de 1 a 2 m acima do fundo até a base da termoclina ou metade da coluna de água, e a partir da base da termoclina ou metade da coluna de água até a superfície (exceto de maio a setembro de 2006, quando apenas

uma amostra por mês cobrindo toda a coluna de água foi coletada). Em alguns meses, uma terceira amostra cobrindo apenas a termoclina também foi coletada. Imediatamente após as coletas, todas as amostras foram fixadas em solução de formaldeído tamponado 4%. *Penilia avirostris* foi analisada nas amostras coletadas entre julho de 2005 a junho de 2008, enquanto os podonídeos e os apendiculários foram estudados nas amostras de janeiro de 2007 a dezembro de 2008.

A água para a análise de clorofila *a* foi coletada através de garrafas de Niskin (11 L) nas profundidades de 0, 5, 10, 25 e 38 m (fundo) e armazenada em galões térmicos até ser filtrada em laboratório. Perfis verticais de salinidade e temperatura foram obtidos através de um perfilador CTD (NXIC Falmouth Scientific Inc.).

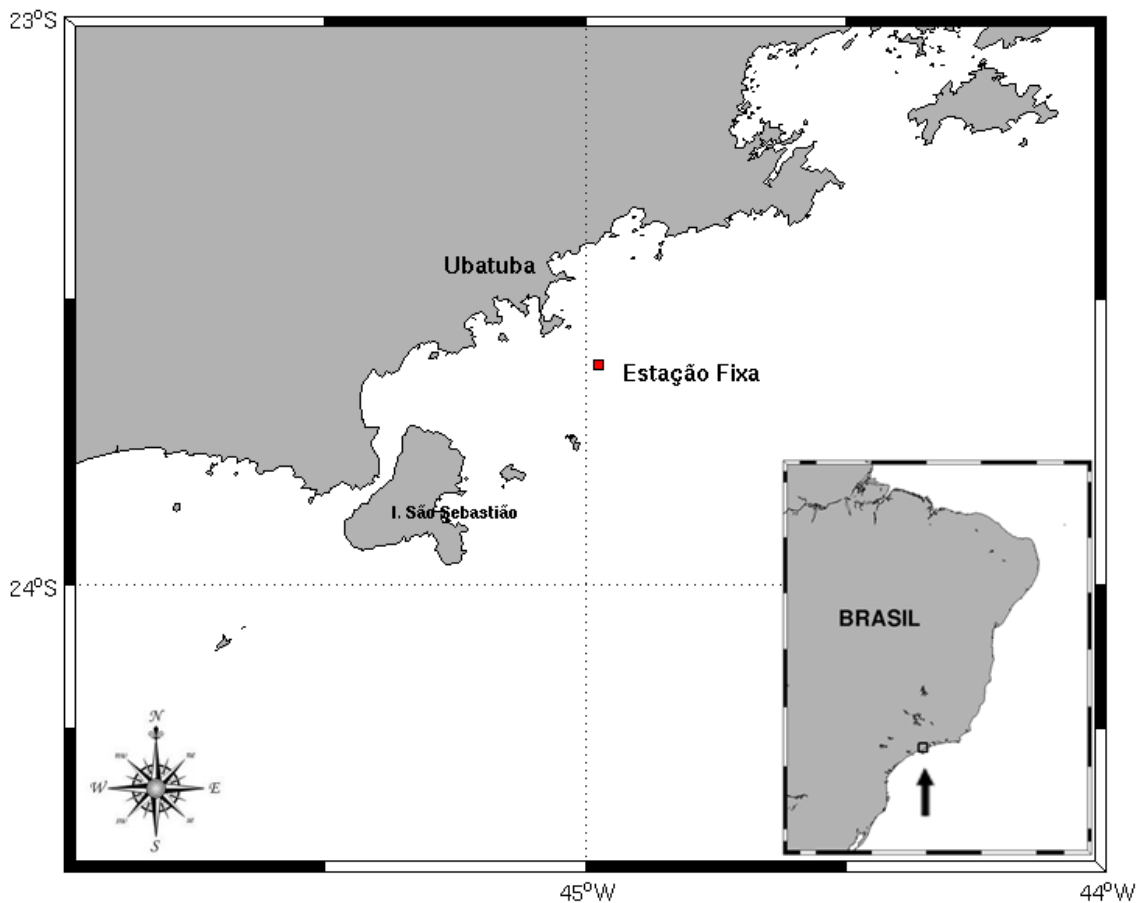


Figura 1. Estação fixa do projeto Antares na plataforma interna de Ubatuba.

4.2. Tratamento das amostras em laboratório

4.2.1. Cladocera

Quando presentes, pelo menos 160 espécimes de *Penilia avirostris* por amostra (de julho de 2005 a junho de 2008) foram contados, medidos e classificados por estágio. Os estágios considerados foram: juvenis (<525 µm), fêmeas não reprodutivas, fêmeas partenogênicas (carregando ovos ou embriões), fêmeas gamogênicas (com ovos de resistência) e machos. As fêmeas partenogênicas foram ainda divididas em quatro estágios, baseados nas características externas dos ovos e embriões, seguindo a descrição de Della Croce & Bettanin (1965), da mesma forma que aplicado por Wong *et al.* (2004) e Atienza *et al.* (2008). Os ovos foram classificados como estágio 1; no final deste estágio, a cabeça e a antena 2 já são visíveis. O estágio 2 começa com o aparecimento da antena 1; a antena 2 começa a bifurcar e pelo menos um segmento torácico é notável. O estágio 3 corresponde a embriões com a antena 2 totalmente desenvolvida; todos os segmentos torácicos são observáveis. O estágio 4 representa embriões similares aos adultos, com carapaça, apêndices torácicos e olhos totalmente desenvolvidos.

O comprimento do corpo (CC; da cabeça à base da cerda caudal; Onbé, 1999) de no máximo 100 indivíduos de cada estágio (exceto juvenis e fêmeas não reprodutivas que acabaram sendo contabilizados como um único grupo) por amostra foram medidos sob um microscópio estereoscópico dotado de câmara clara e mesa digitalizadora, utilizando o programa ZoopBiom (*Zooplankton Biomass*; Roff & Hopcroft, 1986). Em cada amostra (exceto em 2006), ovos (eixo maior) e embriões (comprimento total) de no mínimo 15 fêmeas por estágio (quando presentes) foram cuidadosamente dissecados, medidos (apenas um ovo ou embrião por fêmea) e contados.

Os podonídeos tiveram tratamento semelhante ao de *P. avirostris*. Todos os indivíduos presentes nas amostras de janeiro de 2007 a dezembro de 2008 (exceto em junho de 2008, quando ¼ e ½ da amostra foram analisadas) foram contados e identificados por estágio. Quando presentes, o comprimento do corpo (CC; da cabeça até o fim do espinho caudal; Onbé, 1999) de pelo menos 150 organismos de cada estágio por amostra foi medido utilizando o programa ZoopBiom (Roff & Hopcroft, 1986). Os estágios considerados foram: fêmeas não reprodutivas, fêmeas partenogênicas (carregando ovos ou embriões), fêmeas gamogênicas (com ovos de resistência) e machos. As fêmeas partenogênicas foram divididas em quatro estágios, seguindo a

descrição de Platt (1977) e Platt & Yamamura (1986). Em cada amostra, ovos e embriões de até 60 fêmeas por estágio foram cuidadosamente dissecados, medidos (apenas um ovo ou embrião por fêmea) e contabilizados.

A densidade de organismos por unidade de volume foi obtida pela seguinte equação: $D = N_t F_r^{-1} V_f^{-1}$, onde:

N_t = Número total de organismos na alíquota analisada; F_r = Tamanho da fração da alíquota; e $V_f = \pi r^2 H$ (Volume total de água filtrado); r = raio da boca da rede (m); H = distância percorrida pelo arrasto vertical (m).

4.2.2. Appendicularia

Quando necessário, alíquotas das amostras foram obtidas através de um subamostrador cilíndrico tipo Motoda (Omori & Ikeda, 1984), analisando pelo menos 160 indivíduos por amostra (de janeiro de 2007 a dezembro de 2008). Os apendiculários foram identificados em nível de espécie (Björnberg & Forneris, 1955; Bückmann & Kapp, 1975; Esnal, 1981, 1999), contados e medidos sob microscópio estereoscópico dotado de uma câmara clara e mesa digitalizadora através do programa ZoopBiom (Roff & Hopcroft, 1986). Espécimes de *Oikopleura longicauda* foram ainda classificados em cinco estágios de desenvolvimento seguindo a descrição de Esnal & Castro (1985). No estágio 0 (zero) se observa um pequeno ovotéstis na cavidade genital. O estágio 1 é caracterizado pelas gônadas estarem junto da parede genital do tubo digestivo, sendo possível a diferenciação entre os ovários e os testículos; os últimos não ultrapassam a altura do estômago e nem avançam lateralmente entre o estômago e a parede do corpo. No estágio 2 os testículos excedem dorsalmente a altura do estômago e lateralmente se localizam entre a parede do corpo e o estômago, mas sem ultrapassar o extremo anterior dos lóbulos estomacais. No estágio 3 os testículos passam dorsalmente a altura do estômago e lateralmente se projetam após o extremo anterior dos lóbulos estomacais; os testículos aparentam um granulado fino e escuro e no ovário é possível observar células esféricas. No estágio 4 os espermatozoides já foram liberados, apenas os ovócitos ocupam a cavidade genital. *Oikopleura fusiformis* foi classificada em três estágios (imaturo, intermediário e maduro) conforme a definição de Capitanio & Esnal (1996). No estágio imaturo a gônada se localiza no centro da borda inferior do lóbulo gástrico. No estágio intermediário ocorre o desenvolvimento da gônada até cobrir toda a borda

inferior do lóbulo gástrico. O estágio maduro é caracterizado pelo testículo se estender lateralmente em torno do estômago e do ceco pós-cardial.

O comprimento do troco (CT) de no máximo 100 indivíduos de um mesmo táxon ou estágio foram medidos por amostra; além deste valor os organismos foram apenas contados. As medidas tomadas na mesa digitalizadora foram empregadas em equações de regressão para o cálculo do peso de cada indivíduo (Tabela 2). Sempre que possível foi utilizada a equação referente à própria espécie medida. Para as espécies que não possuem equações disponíveis na literatura, foram utilizadas equações de táxons semelhantes (por exemplo, do mesmo gênero), com exceção de *Kowalevskia tenuis* para a qual foi empregada a equação de *Oikopleura dioica*. O peso seco livre de cinzas (PSLC) foi convertido para peso em carbono (PC) assumindo que $PC = 0,52 \text{ PSLC}$ (Allredge, 1981) e o peso seco (PS) foi convertido para PC considerando que $PC = 0,45 \text{ PS}$ (Uye, 1982).

A biomassa de cada espécie ou estágio por volume de água foi calculada através de: $B \text{ (mg C m}^{-3}\text{)} = W\mu 10^{-3} D$, onde:

$W\mu \text{ (}\mu\text{g)} =$ média do peso individual de um determinado táxon ou estágio obtido a partir da equação de regressão que relaciona o comprimento com o peso; e $D =$ densidade (ind. m^{-3}). A densidade de organismos por unidade de volume foi calculada da mesma forma que para os cladóceros.

As taxas de crescimento foram calculadas através do modelo de López-Urrutia *et al.* (2003a), que compilaram dados disponíveis na literatura e desenvolveram equações para estimar taxas fisiológicas e de crescimento para os apendiculários. O modelo obtido para estimar a taxa de crescimento (g, d^{-1}) tem apenas a temperatura ($T, \text{°C}$) como variável independente. Para o cálculo da taxa de crescimento somático foi utilizada a seguinte equação:

$$g = e^{-1,546} e^{0,0815T}$$

Também foi estimada a taxa de crescimento total que considera o crescimento somático mais o gasto energético para a produção das cascas:

$$g = 0,25 e^{0,0815T}$$

A partir da taxa de crescimento e da biomassa foi calculada a produção secundária ($P, \text{mg C m}^{-3} \text{d}^{-1}$), conforme a equação abaixo:

$$P = g B, \text{ onde:}$$

$$g = \text{taxa de crescimento (d}^{-1}\text{);}$$

$$B = \text{biomassa (mg C m}^{-3}\text{).}$$

Tabela 1. Dados referentes às coletas de zooplâncton do projeto Antares.

Campanha (sigla Antares)	Data	Profundidade local (m)	Camadas de coleta (m)
1 (UBA 8)	13/07/2005	44	0-20 e 20-40
2 (UBA 9)	11/08/2005	44	0-20 e 20-40
3 (UBA 11)	16/10/2005	44,5	0-20 e 20-40
4 (UBA 12)	11/11/2005	44	0-20 e 20-40
5 (UBA 13)	06/12/2005	44	0-5 e 10-40
6 (UBA 14)	24/01/2006	45	0-25 e 25-40
7 (UBA 15)	07/02/2006	44,8	0-25 e 25-40
8 (UBA 16)	21/03/2006	40	0-5 e 8-40
9 (UBA 17)	11/04/2006	44	0-30 e 30-40
10 (UBA 18)	05/05/2006	44	0-40
11 (UBA 19)	06/06/2006	44	0-40
12 (UBA 20)	18/07/2006	41	0-40
13 (UBA 21)	30/08/2006	40	0-40
14 (UBA 22)	28/09/2006	40	0-40
15 (UBA 23)	31/10/2006	41	0-12, 12-30 e 30-40
16 (UBA 24)	27/11/2006	41	0-31 e 31-37
17 (UBA 25)	12/12/2006	41	0-10 e 10-38
18 (UBA 26)	24/01/2007	40	0-23, 20-25 e 25-38
19 (UBA 27)	13/02/2007	40	0-20, 20-35 e 35-40
20 (UBA 28)	13/03/2007	41	0-10, 10-20 e 20-40
21 (UBA 29)	17/04/2007	40,5	0-10, 10-25 e 25-38
22 (UBA 30)	04/06/2007	40,5	0-20 e 20-38
23 (UBA 31)	28/06/2007	40,5	0-20 e 20-37
24 (UBA 32)	21/07/2007	41,6	0-20 e 20-38
25 (UBA 33)	30/08/2007	40	0-30 e 30-37
26 (UBA 34)	20/09/2007	38	0-10, 10-20 e 20-38
27 (UBA 35)	17/10/2007	40	0-5, 5-24 e 24-37
28 (UBA 36)	08/11/2007	40	0-20, 20-30 e 30-38
29 (UBA 37)	17/12/2007	40	0-20 e 20-38
30 (UBA 38)	24/01/2008	40	0-8, 8-15 e 15-38
31 (UBA 39)	26/02/2008	40	0-15 e 15-38
32 (UBA 40)	18/03/2008	40	0-8, 8-25 e 25-40
33 (UBA 41)	23/04/2008	40	0-30 e 30-38
34 (UBA 42)	06/05/2008	40	0-20 e 20-37
35 (UBA 43)	18/06/2008	40	0-20 e 20-38
36 (UBA 44)	17/07/2008	40	0-20 e 20-38
37 (UBA 45)	14/08/2008	40	0-20 e 20-38
38 (UBA 46)	02/09/2008	40	0-20 e 20-38
39 (UBA 47)	14/10/2008	40	0-10 e 10-38
40 (UBA 48)	11/11/2008	40	0-20 e 20-38
41 (UBA 49)	12/12/2008	40	0-18 e 18-35

Tabela 2. Equações de regressão que correlacionam o comprimento do tronco (CT) com o peso.

Táxon	Aplicada para	Equação de regressão	Fonte
<i>Appendicularia sicula</i>	<i>A. sicula</i>	$\log \text{PS } (\mu\text{g}) = 4,10 \log \text{CT } (\mu\text{m}) - 10,65$	Aguirre <i>et al.</i> (2006)
<i>Fritillaria borealis</i>	<i>F. borealis</i> f. <i>sargassi</i>	$\log \text{PS } (\mu\text{g}) = 3,86 \log \text{CT } (\mu\text{m}) - 11,72$	Capitanio <i>et al.</i> (2008)
<i>F. haplostoma</i>	<i>F. formica</i> e <i>F. haplostoma</i>	$\log \text{PSLC } (\mu\text{g}) = 2,44 \log \text{CT } (\mu\text{m}) - 7,37$	Hopcroft <i>et al.</i> (1998)
<i>F. pellucida</i>	<i>F. pellucida</i>	$\log \text{PC } (\mu\text{g}) = 3,24 \log \text{CT } (\mu\text{m}) - 9,45$	López-Urrutia <i>et al.</i> (2003a)
<i>Oikopleura dioica</i>	<i>O. dioica</i>	$\log \text{PC } (\mu\text{g}) = 2,59 \log \text{CT } (\mu\text{m}) - 6,84$	López-Urrutia <i>et al.</i> (2003a)
<i>O. fusiformis</i>	<i>O. fusiformis</i>	$\log \text{PC } (\mu\text{g}) = 3,00 \log \text{CT } (\mu\text{m}) - 8,11$	Sato <i>et al.</i> (2003)
<i>O. longicauda</i>	<i>O. longicauda</i>	$\log \text{PC } (\mu\text{g}) = 2,72 \log \text{CT } (\mu\text{m}) - 6,91$	López-Urrutia <i>et al.</i> (2003a)
<i>O. rufescens</i>	<i>O. rufescens</i>	$\log \text{PC } (\mu\text{g}) = 2,70 \log \text{CT } (\mu\text{m}) - 7,09$	Sato <i>et al.</i> (2003)
<i>O. dioica</i>	Outros apendiculários	$\log \text{PC } (\mu\text{g}) = 2,59 \log \text{CT } (\mu\text{m}) - 6,84$	López-Urrutia <i>et al.</i> (2003a)

4.2.3. Variáveis ambientais

Em relação à clorofila *a* (cl-*a*), até cerca de 3 h após a coleta, a água obtida através das garrafas de Niskin foi filtrada através de filtros Whatman-GF/F, sendo obtidas triplicatas para cada profundidade (0, 5, 10, 25 e 38 m). Os filtros de cl-*a* foram conservados em nitrogênio líquido a -70°C ; posteriormente os pigmentos foram extraídos em acetona durante um período de 24h e analisados através de um fluorímetro (Welschmeyer, 1994). Para correlacionar com os dados de zooplâncton, os dados de cl-*a* foram integrados nas mesmas profundidades de coleta do zooplâncton.

Os dados de temperatura e salinidade obtidos através do CTD foram tratados e uma média relativa à mesma profundidade de coleta do zooplâncton foi calculada. Mensalmente também foi calculado o parâmetro ΔT : $\Delta T = (T_s - T_f) |(P_s - P_f)|^{-1}$, onde T_s = temperatura na superfície; T_f = temperatura no fundo; P_s = profundidade referente a T_s ; e P_f = profundidade referente a T_f . Este parâmetro indica a intensidade da estratificação da coluna de água.

4.2.4. Análise estatística

Antes de fazer os testes estatísticos, todos os dados foram previamente transformados $[\log (x+1)]$ e testes para verificar a normalidade (Lilliefors) foram aplicados. Como a maioria dos dados eram não paramétricos, todos os dados foram correlacionados através do coeficiente de Spearman (r_s). Para análises temporais ou espaciais foi utilizado o teste *U* de Mann-Whitney ($\alpha = 0,05$).

5. Resultados

5.1. Hidrografia e clorofila *a*

Dois períodos sazonais foram observados na área estudada, relacionados com os processos de estratificação e mistura vertical termohalina. De meados do outono ao começo da primavera a coluna de água estava misturada (Fig. 2), com um pequeno gradiente vertical de temperatura (de até 3°C e temperaturas entre 19,3 e 25,1°C) e salinidades entre 31,0 e 36,0 (Fig. 3). Nesta ocasião a massa de água dominante foi a Água Costeira (AC). Por outro lado, de meados da primavera ao começo do outono a coluna de água estava estratificada, com uma termoclina definida. A temperatura variou entre 14,8 e 28,3 (gradiente vertical de até 12,6°C) e a salinidade entre 32,6 e 35,7. Durante este período a Água Central do Atlântico Sul (ACAS) dominou abaixo da termoclina e a AC dominou acima dela. A presença da ACAS foi indicada por valores de ΔT acima de 0,14. A intensidade e duração das intrusões da ACAS tiveram um padrão sazonal definido, entretanto houve uma variação interanual, com maiores valores de ΔT durante o período de 2005 a 2006 (Tabela 3).

Tabela 3. Variabilidade sazonal das massas de água e o intervalo correspondente de ΔT .

AC	ΔT (AC)	AC + ACAS	ΔT (AC + ACAS)
Jul 2005 – Nov 2005	0,031 – 0,075	Dez 2005 – Abr 2006	0,218 – 0,340
Mai 2006 – Set 2006	0,003 – 0,086	Out 2006 – Abr 2007	0,136 – 0,308
Mai 2007 – Ago 2007	0,002 – 0,019	Set 2007 – Abr 2008	0,153 – 0,311
Mai 2008 – Set 2008	0,012 – 0,050	Out 2008 – Dec 2008	0,147 – 0,200

A distribuição vertical de clorofila *a* (cl-a) foi influenciada pelo padrão de distribuição das massas de água. Quando sob influência apenas da AC, a distribuição vertical de cl-a foi mais homogênea, com valores geralmente abaixo de 1,3 mg m⁻³, com exceção de maio e junho de 2008, quando picos de 1,7 a 2,5 mg m⁻³ foram observados (Fig. 4). Durante os períodos em que a coluna de água estava estratificada, os valores de cl-a foram menores entre 0 e 10 m, variando geralmente entre 0,5 e 1,5 mg m⁻³, e maiores entre 25 e 38 m, chegando a atingir valores acima de 5,0 mg m⁻³ (Fig. 4).

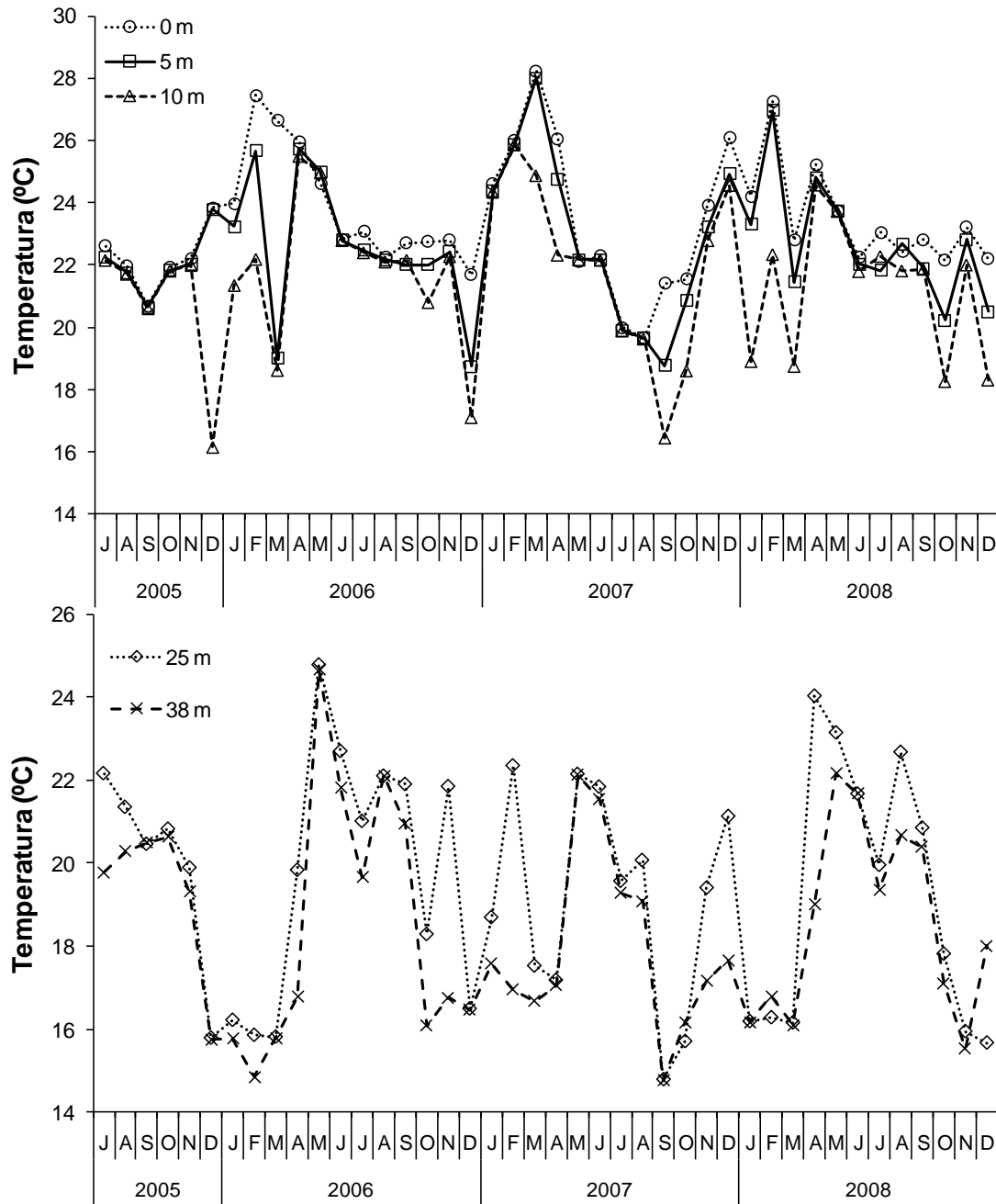


Figura 2. Variação temporal da temperatura nas profundidades de 0, 5, 10, 25 e 38 m.

5.2. Cladocera

Foram encontradas seis espécies de cladóceros: o ctenópodo *Penilia avirostris* e os podonídeos *Pseudevadne tergestina*, *Evadne spinifera*, *Pleopis schmackeri*, *P. polyphemoides* e *Podon intermedius*. Dentre estas, *P. avirostris* foi a espécie mais frequente e abundante.

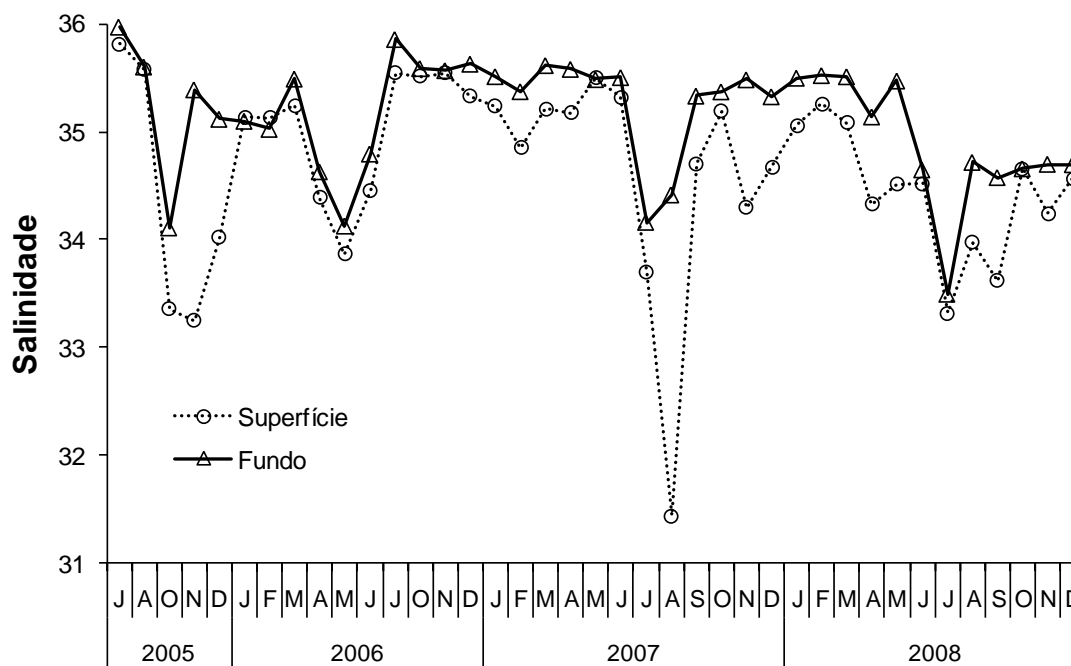


Figura 3. Variação temporal da salinidade nas camadas de superfície e de fundo. As camadas são referentes às mesmas usadas nas coletas de zooplâncton.

5.2.1. *Penilia avirostris*

Penilia avirostris ocorreu durante todos os meses estudados, em salinidades variando de 31 a 36 e em um amplo espectro de temperatura (14,8 a 28,3°C), não tendo sido encontrada apenas na amostra de fundo (30-40 m) do mês de outubro de 2006. Considerando as amostras em que ocorreu, sua densidade variou entre 1 e 9.111 ind. m⁻³, com as maiores densidades ocorrendo durante o período estratificado e acima da termoclina (Fig. 5). No entanto, alguns picos de abundância também ocorreram durante o inverno (agosto de 2005, junho de 2006 e junho de 2008), quando a coluna de água estava misturada. O momento no qual a população começou a aumentar numericamente variou de ano para ano (Fig. 5), tendo início geralmente um mês após a entrada da ACAS. Em 70% dos casos, abundâncias acima de 2.000 ind. m⁻³ ocorreram quando ΔT foi maior que 0,14. Assim, houve uma correlação significativa entre ΔT e a densidade e entre a temperatura e a densidade, mas não entre a clorofila *a* (cl-a) e a densidade da espécie (Tabela 4). Entretanto, se considerada apenas as amostras do período estratificado (sob influência da ACAS), uma relação negativa entre a cl-a e a densidade ($p < 0,01$; $r_s = -0,38$; coeficiente de correlação de Spearman) foi observada, enquanto nas amostras sob influência apenas da AC não houve correlação entre a densidade e a cl-a ($p > 0,05$; $r_s = 0,37$; coeficiente de correlação de Spearman).

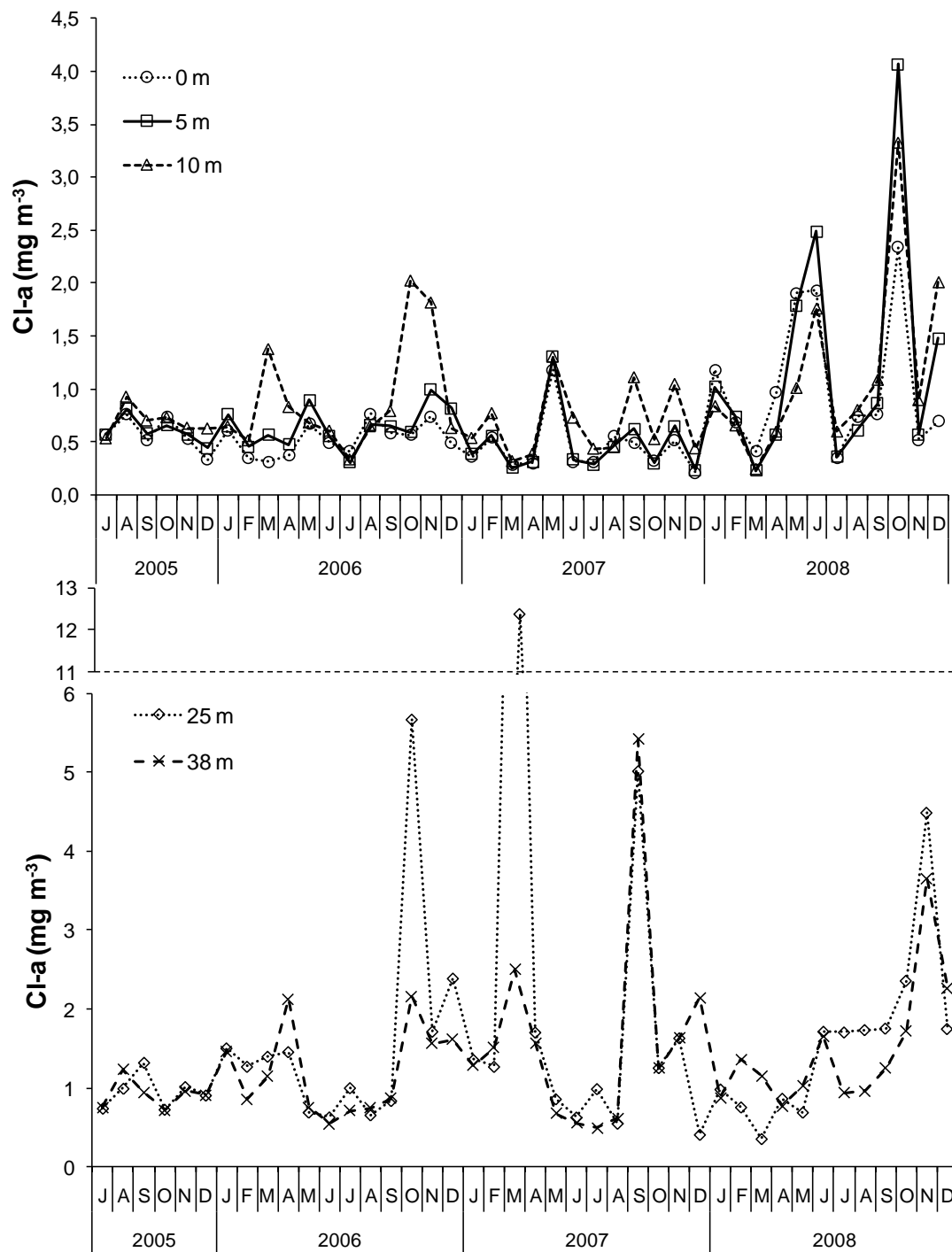


Figura 4. Variação temporal da clorofila *a* nas profundidades de 0, 5, 10, 25 e 38 m.

Juvenis, fêmeas não reprodutivas e fêmeas partenogênicas dominaram durante todo o período estudado (Tabela 5). O comprimento do corpo (CC) variou entre 304,5 e 1009,2 μm . Indivíduos gamogênicos foram encontrados em baixas densidades, apenas em certos períodos de 2007 e 2008, geralmente sob a influência da ACAS e associados

aos picos de densidade dos estágios dominantes. Fêmeas gamogênicas foram encontradas carregando de um (78% das fêmeas) a dois (22% das fêmeas) ovos de resistência; fêmeas com dois ovos foram observadas apenas durante um pico de densidade ($>8.000 \text{ ind. m}^{-3}$) ocorrido em novembro de 2007. As fêmeas gamogênicas tiveram a maior média de CC, seguidas por fêmeas partenogênicas (Tabela 6). Houve correlação positiva entre a densidade e CC ($p < 0,05$; $r_s = 0,28$; coeficiente de correlação de Spearman) em função da maior abundância de fêmeas partenogênicas e gamogênicas durante os picos de densidade.

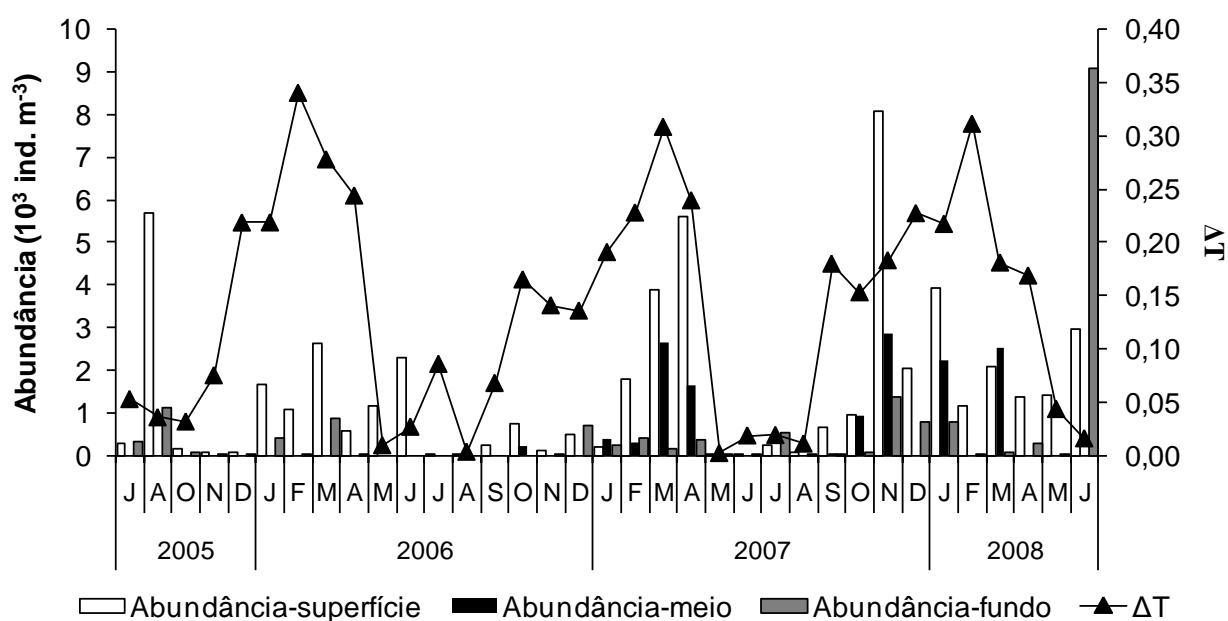


Figura 5. Variação temporal de *Penilia avirostris* e de ΔT . As abundâncias de maio de 2006 a setembro de 2006, quando apenas uma amostra cobrindo toda a coluna de água foi coletada, estão plotadas como abundância de superfície.

O tamanho da ninhada (TN) das fêmeas partenogênicas variou de 1 a 12 ovos ou embriões (média de $3,6 \pm 1,5$) por fêmea. Uma correlação positiva ($p < 0,0001$; $r_s = 0,31$; coeficiente de correlação de Spearman) entre TN e CC (Fig. 6) e uma correlação negativa entre TN e a temperatura foram observadas (Tabela 4). Fêmeas com TN maior geralmente ocorreram abaixo da termoclina. Porém, não houve uma diferença significativa entre TN de camadas mais superficiais e de fundo ($p > 0,5$; teste *U* de Mann-Whitney). Não houve correlação entre TN e a abundância ($p > 0,05$; $r_s = -0,23$; coeficiente de correlação de Spearman). O tamanho dos embriões aumentou conforme seu desenvolvimento (Tabela 7), variando de 54 a 396 μm . Fêmeas carregando

embriões no estágio 3 foram em média mais abundantes, seguidas pelos estágios 2, 1 e 4. Não houve correlação significativa entre o tamanho dos embriões e a temperatura ($p = 0,5$; $r_s = 0,09$; coeficiente de correlação de Spearman), conseqüentemente não houve diferença entre o tamanho dos embriões coletados junto à superfície daqueles situados em camadas mais profundas ($p > 0,05$; teste U de Mann-Whitney).

Tabela 4. Coeficiente de correlação de Spearman entre a abundância, tamanho da ninhada e comprimento do corpo de *Penilia avirostris* e a temperatura, clorofila a (cl-a), ΔT e salinidade, para a plataforma interna de Ubatuba.

Parâmetro	Temperatura	Cl-a	ΔT	Salinidade
Abundância	0,349**	-0,144	0,407*	0,206
Tamanho da ninhada	-0,393***	0,146	0,119	0,244*
Comprimento do corpo	-0,109	0,013	-0,037	-0,214

*Significativo em $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$.

Tabela 5. Abundância relativa média (%) dos estágios de *Penilia avirostris* nas camadas de superfície e fundo sob domínio da AC e AC+ACAS.

Estágios	AC		AC+ACAS	
	Superfície	Fundo	Superfície	Fundo
Juvenis	31	32	34	32
Fêmeas não reprodutivas	25	29	27	29
FP - Estágio 1	10	7	9	11
FP - Estágio 2	8	9	10	9
FP - Estágio 3	19	17	16	15
FP - Estágio 4	8	6	4	4
Machos	0	0	0,101	0,069
Fêmeas gamogênicas	0,002	0,002	0,017	0,001

FP = fêmea partenogênica.

Tabela 6. Média e desvio padrão (DP) do comprimento do corpo dos diferentes estágios de *Penilia avirostris* sob influência da AC e AC+ACAS.

Estágios	AC			AC+ACAS		
	Média	DP	N	Média	DP	N
Juvenis	455,1	42,5	1084	450,9	44,2	2514
Fêmeas não-reprodutivas	598,4	56,1	879	593,1	53,3	1783
Fêmeas partenogênicas	709,0	61,4	2735	704,4	66,0	5238
Fêmeas gamogênicas	770,4	-	1	799,6	48,6	61
Machos	-	-	0	554,4	44,1	40

N = número de organismos analisados.

Tabela 7. Média e desvio padrão (DP) do comprimento total (μm) dos diferentes estágios embrionários e dos ovos de resistência, do comprimento do corpo (μm) das fêmeas partenogênicas e gamogênicas e da quantidade de ovos ou embriões por fêmea de cada estágio de *Penilia avirostris*.

Estágio embrionário	Tamanho			Tamanho da mãe			Ovos/embriões por fêmea		
	Média	DP	N	Média	DP	N	Média	DP	N
Estágio 1	85,0	13,1	1225	693,1	66,4	2150	3,7	1,6	2150
Estágio 2	168,4	21,3	1139	702,4	64,4	2327	3,5	1,5	2327
Estágio 3	223,3	24,2	1702	716,8	61,8	3442	3,6	1,5	3442
Estágio 4	305,1	30,9	1093	722,8	61,7	1448	3,6	1,5	1448
Ovo de resistência	236,6	21,4	75	799,1	48,3	62	1,2	0,4	62

N = número de organismos analisados.

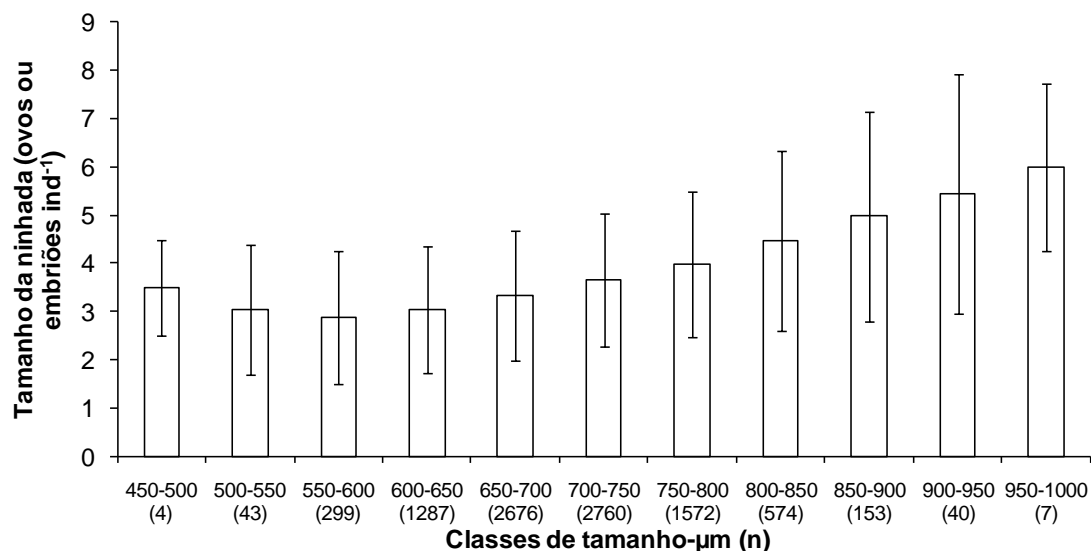


Figura 6. Tamanho da ninhada (média \pm desvio padrão; ovos ou embriões por indivíduo) de *Penilia avirostris* por classe de tamanho. Os valores entre parênteses representam o número (n) de organismos analisados em cada classe de tamanho. Apenas um indivíduo com mais de 1000 μm foi encontrado; este carregava onze embriões e não está representado na figura.

5.2.2. Podonidae

5.2.2.1. *Pseudevadne tergestina*

Pseudevadne tergestina foi a segunda espécie mais abundante de cladóceros (máximo de 331 ind. m^{-3}), sendo encontrada durante todo o período estudado. Ocorreu em salinidades variando de 31,0 a 35,7 e no mesmo espectro de temperatura que *P.*

avirostris (Tabela 8), também demonstrando preferência por camadas mais superficiais, acima da termoclina. No entanto, o maior pico de abundância ocorreu na camada de fundo em junho de 2008 (Fig. 7). *Pseudevadne tergestina* ocorreu em maiores densidades na AC, por isso os valores de abundância correlacionaram negativamente com a salinidade (Tabela 9).

Durante todo o período estudado, apenas indivíduos partenogênicos de *P. tergestina* foram encontrados (Tabela 10). O comprimento do corpo (CC) variou entre 243,1 e 697,3 μm (média = $444,4 \pm 85,6 \mu\text{m}$) e o tamanho da ninhada (TN) variou entre 1 e 10, com uma média de $3,7 \pm 1,5$. Fêmeas carregando embriões no estágio 1 foram as mais abundantes, seguidas por fêmeas com embriões no estágio 2 e 3. Fêmeas carregando embriões no último estágio (4) de desenvolvimento foram raras, apenas um indivíduo foi encontrado (Tabela 11). Houve uma baixa correlação entre TN e CC ($p < 0,001$; $r_s = 0,09$; coeficiente de correlação de Spearman; Fig. 8).

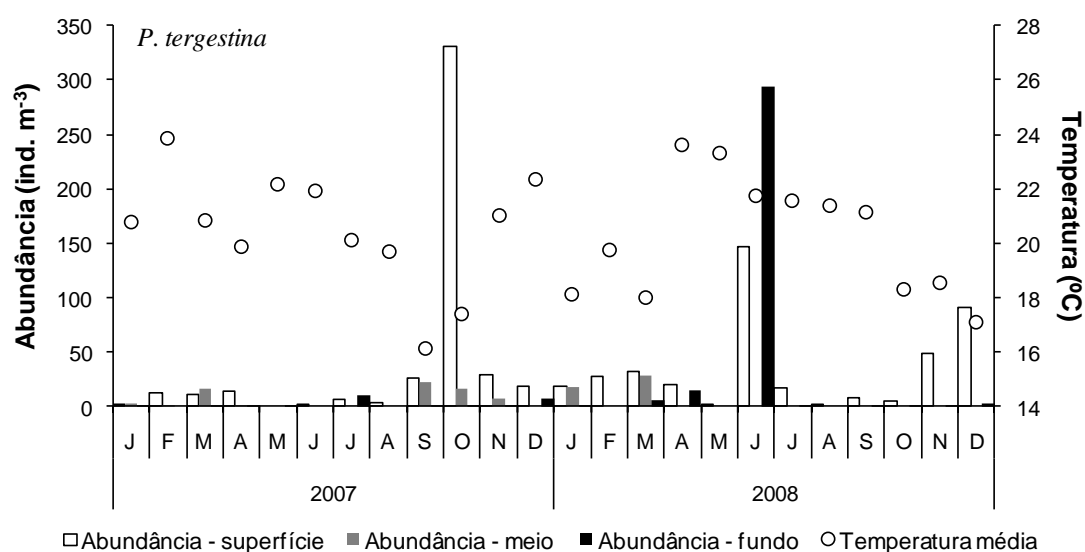


Figura 7. Variação temporal de *Pseudevadne tergestina* e da temperatura média da coluna de água na plataforma interna de Ubatuba.

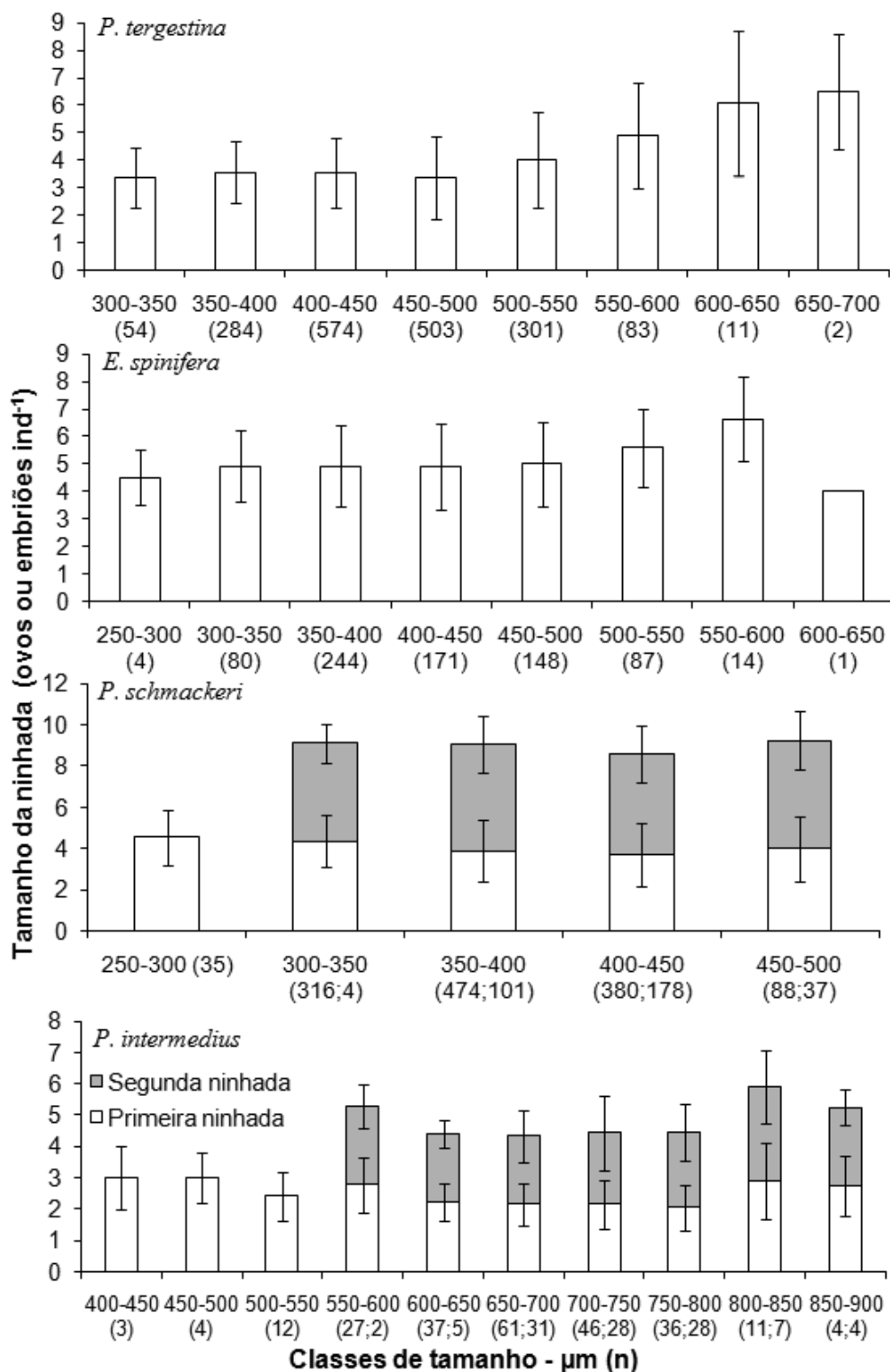


Figura 8. Tamanho da ninhada (média \pm desvio padrão; ovos ou embriões por fêmea partenogênica) separado por classe de tamanho baseado no comprimento do corpo (μm). Os valores entre parênteses representam o número (n) de organismos analisados em cada classe de tamanho.

Tabela 8. Intervalo do tamanho da ninhada (TN-intervalo; ovos ou embriões por fêmea partenogênica), tamanho da ninhada médio (TN-médio), intervalo do comprimento do corpo (CC-intervalo) e comprimento do corpo médio (CC-médio) dos podonídeos de diferentes regiões.

Espécies	TN-intervalo	TN-médio	CC-intervalo (µm)	CC-médio (µm)	T (°C)	Salinidade	Local	Referências
	-	-	-	-	15,0-25,7	34,8-36,2	Santos, Brasil	Rocha (1982)
<i>E. spinifera</i>	1 - 10	5,0 ± 1,5	257 - 643	416 ± 62	14,8-27,2	31,0-35,6	Ubatuba, Brasil	presente estudo
	-	-	320 - 600	-	-	-	Mar do Japão	Onbé (1978)
	3 - 12	7,76	-	-	25,2-29,6	14,4-31,2	Baía de Chesapeake, EUA	Bryan (1979)
	-	-	280 - 650	-	10-28	25-35	Baía de Chinhae, Coreia do Sul	Yoo & Kim (1987)
	1 - 7	3,3	-	-	23-28	-	Golfo of México	Mullin & Onbé (1992)
	2 - 6	3,3	-	-	23-26	-	Mar do Japão	Mullin & Onbé (1992)
	1 - 14	4,4	240 - 560	-	16-32	7,3-37,2	Mar da China	Tang <i>et al.</i> (1995)
	1 - 14	6,49	-	-	21,2-28,5	24,7-35,6	Baía de Guanabara, Brasil	Marazzo & Valentin (2004b)
<i>P. tergestina</i>	1 - 10	3,7 ± 1,5	243 - 697	444 ± 86	14,8-28,3	31,0-35,7	Ubatuba, Brasil	presente estudo
	-	-	-	-	0,2-27	2,5-31,5	Baía de Chesapeake, EUA	Bosch & Taylor (1973a)
	-	-	180 - 480	-	8-26,5	25-35	Baía de Chinhae, Coreia do Sul	Yoo & Kim (1987)
	-	6,71 ± 0,78	-	-	21-27	22-36	Baía de Guanabara, Brasil	Marazzo & Valentin (2003)
<i>P. polyphemoides</i>	1 - 6	2,9 ± 1,5	257 - 477	346 ± 40	15,3-25,0	33,7-35,7	Ubatuba, Brasil	presente estudo
	2 - 5	3,73	290 - 430	-	25-27	32,8-34,3	Shikoku, Japão	Onbé (1983)
	-	-	340 - 470	-	21	19,5	Rio Una do Prelado, Brasil	Rocha (1985)
	-	2,35 - 5,36	340 - 650	-	19,7-30,4	29,4-34,3	Noroeste do Pacífico	Kim & Onbé (1989a)
	1 - 9	4,6	300 - 650	-	-	-	Noroeste do Pacífico	Kim & Onbé (1989b)
	2 - 19	4,8	180 - 450	-	17-29	31,0-37,2	Mar da China	Tang <i>et al.</i> (1995)
<i>P. schmackeri</i>	1 - 9	4,0 ± 1,5	258 - 500	381 ± 46	14,9-26,1	31,0-35,6	Ubatuba, Brasil	presente estudo
	-	3,0 ± 1,14	-	990 ± 80	-	-	Mar de Clyde, Escócia	Cheng (1947)
	-	-	-	-	15,0-25,7	34,8-36,2	Santos, Brasil	Rocha (1982)
	-	-	-	-	8,1-21,7	18,0-36,4	Mar da Argentina	Viñas <i>et al.</i> (2007)
<i>P. intermedius</i>	1 - 5	2,3 ± 0,8	329 - 879	672 ± 93	15,3-26,1	33,8-35,7	Ubatuba, Brasil	presente estudo

Tabela 9. Coeficiente de correlação de Spearman entre os valores de abundância, tamanho da ninhada (TN) e comprimento do corpo (CC) de *Evadne spinifera*, *Pseudevadne tergestina* e *Pleopis schmackeri* e a temperatura, clorofila *a* (cl-a), salinidade e abundância, para a plataforma interna de Ubatuba.

Espécies	Parâmetro	Temperatura	Cl-a	Salinidade	Abundância
<i>E. spinifera</i>	Abundância	0,158	-0,048	-0,505***	-
	TN	-0,498**	-0,245	0,182	-0,240
	CC	-0,198	0,065	-0,243	-0,129
<i>P. tergestina</i>	Abundância	0,200	-0,153	-0,288*	-
	TN	0,018	-0,027	0,100	-0,035
	CC	0,010	0,073	0,065	-0,295*
<i>P. schmackeri</i>	Abundância	0,080	0,188	-0,241	-
	TN	-0,118	-0,465**	0,182	-0,048
	CC	-0,088	-0,363*	0,267	-0,173

*Significativo em $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,0001$.

5.2.2.2. *Evadne spinifera*

A distribuição temporal e vertical de *E. spinifera* foi semelhante a de *P. tergestina*, no entanto, *E. spinifera* foi menos frequente e abundante. Esta espécie ocorreu em salinidades de 31,0 a 35,6 e temperaturas variando entre 14,8 e 27,2°C. Sua densidade variou entre 0 e 220 ind. m⁻³, ocorrendo em maior número nos meses mais quentes, acima da termoclina (Fig. 9). *Evadne spinifera* também ocorreu em maiores densidades na AC, por isso os valores de abundância correlacionaram negativamente com a salinidade (Tabela 9).

Quanto aos estágios reprodutivos, foram observadas apenas fêmeas não reprodutivas e partenogênicas (Tabelas 10 e 12). Houve um predomínio de fêmeas partenogênicas carregando embriões em estágios prematuros, sendo que embriões no estágio 4 não foram encontrados (Tabela 11). CC variou de 257,0 a 643,3 µm (média = 415,7 ± 62,1 µm) e TN variou entre 1 e 10 (média = 5,0 ± 1,5). Houve uma baixa correlação entre CC e TN ($p < 0,001$; $r_s = 0,14$; coeficiente de correlação de Spearman; Fig. 8).

5.2.2.3. *Pleopis schmackeri*

Pleopis schmackeri ocorreu em baixas densidades (0 – 191 ind. m⁻³; média = 11 ± 27 ind. m⁻³), porém foi frequente, não tendo sido encontrada apenas nos meses de

junho de 2007 e fevereiro de 2008 (Fig. 10). *Pleopis schmackeri* ocorreu em salinidades de 31,0 a 35,6 e temperaturas variando entre 14,9 e 26,1°C. Esta espécie mostrou preferência por águas de fundo (>20 m), fato evidenciado principalmente pelos dois picos de abundância ocorridos em 2008 (abril e junho). *Pleopis schmackeri* não apresentou nenhum padrão sazonal claro (Fig. 10); não foi observada correlação com a temperatura ou a cl-a (Tabela 9).

Da mesma forma que para *P. tergestina* e *E. spinifera*, apenas organismos partenogênicos de *P. schmackeri* foram encontrados e geralmente fêmeas carregando embriões no estágio 1 apresentaram as maiores densidades, seguidas por fêmeas com embriões nos estágios 2,3 e 4 (Tabela 10). Foram medidos espécimes com CC entre 257,5 e 499,8 μm (média = $381,2 \pm 46,2 \mu\text{m}$). Diferentemente das espécies relatadas acima, *P. schmackeri* apresentou simultaneamente duas ninhadas de idades diferentes na câmara incubadora. A segunda ninhada ocorreu, principalmente, em fêmeas com embriões da primeira ninhada no estágio 3 ou 4, mas também foi observada em fêmeas com embriões no fim do estágio 2. O tamanho da primeira ninhada variou entre 1 e 9 (média = $4,0 \pm 1,5$), enquanto a da segunda ninhada variou de 1 a 10 (média = $5,0 \pm 1,4$). A relação entre CC e TN foi baixa (Figura 8).

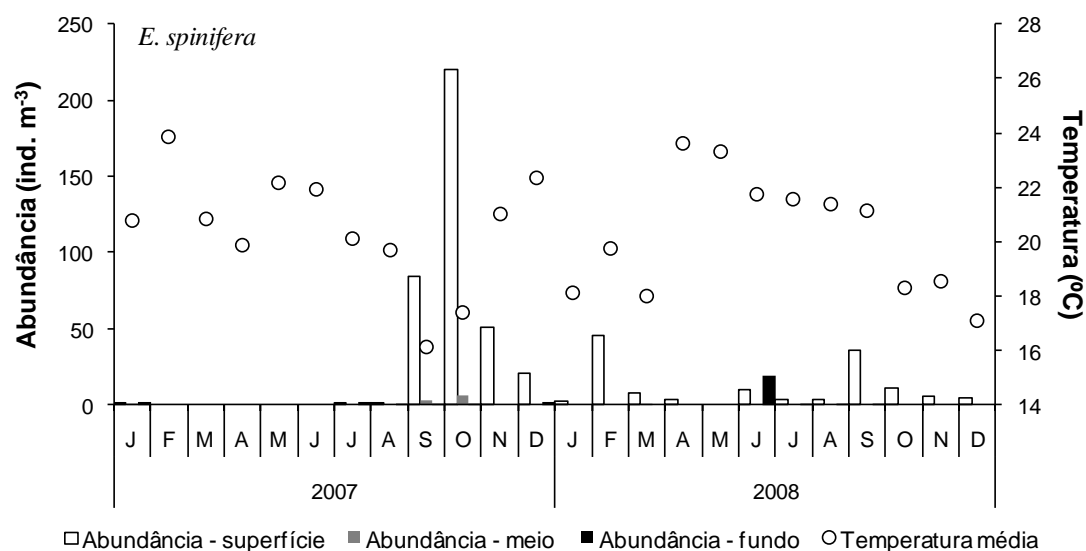


Figura 9. Variação temporal de *Evadne spinifera* e da temperatura média da coluna de água na plataforma interna de Ubatuba.

Tabela 10. Abundância relativa média (%) dos diferentes estágios dos podonídeos nas camadas de superfície e fundo sob influência da AC e AC+ACAS.

Espécies	Estágios	AC		AC+ACAS	
		Superfície	Fundo	Superfície	Fundo
<i>E. spinifera</i>	Fêmeas não reprodutivas	7	4	4	0
	FP - Estágio 1	47	71	47	68
	FP - Estágio 2	25	6	31	16
	FP - Estágio 3	21	19	18	16
	FP - Estágio 4	0	0	0	0
	Machos	0	0	0	0
	Fêmeas gamogênicas	0	0	0	0
	Fêmeas não reprodutivas	6	9	5	16
	FP - Estágio 1	45	28	56	44
	FP - Estágio 2	32	40	22	26
	FP - Estágio 3	16	23	17	14
	FP - Estágio 4	0,5	0	0	0
<i>P. tergestina</i>	Machos	0	0	0	0
	Fêmeas gamogênicas	0	0	0	0
	Fêmeas não reprodutivas	0	0	16	2
	FP - Estágio 1	0	0	58	42
	FP - Estágio 2	0	0	14	42
	FP - Estágio 3	0	0	10	13
	FP - Estágio 4	0	0	1	0
	Machos	0	0	0	0
	Fêmeas gamogênicas	0	0	2	0
	Fêmeas não reprodutivas	3	5	1	3
	FP - Estágio 1	43	44	38	40
	FP - Estágio 2	29	24	27	40
FP - Estágio 3	25	23	30	17	
FP - Estágio 4	0	4	4	0	
<i>P. polyphemoides</i>	Machos	0	0	0	0
	Fêmeas gamogênicas	0	0	0	0
	Fêmeas não reprodutivas	0	0	11	1
	FP - Estágio 1	0	0	50	23
	FP - Estágio 2	0	0	27	23
	FP - Estágio 3	0	0	5	52
	FP - Estágio 4	0	0	7	2
	Machos	0	0	0	0
	Fêmeas gamogênicas	0	0	0,5	0

FP = Fêmea partenogênica.

Tabela 11. Média e desvio padrão (DP) do comprimento total (μm) dos diferentes estágios embrionários, do comprimento do corpo (CC; μm) das fêmeas partenogênicas e gamogênicas e do número de ovos ou embriões por fêmea de cada estágio embrionário.

Espécie	Estágio embrionário	Tamanho			Tamanho da mãe			Ovos/embriões por fêmea		
		Média	DP	N	Média	DP	N	Média	DP	N
<i>E. spinifera</i>	Estágio 1	42,6	28,8	428	388,9	50,0	596	5,2	1,5	428
	Estágio 2	131,5	13,6	154	448,7	52,8	154	4,8	1,6	154
	Estágio 3	167,1	13,4	169	476,3	46,2	169	4,8	1,5	169
	Estágio 4	-	-	0	-	-	0	-	-	0
	Ovo de resistência	-	-	0	-	-	0	-	-	0
	Estágio 1	43,5	35,1	892	425,0	59,6	1377	4,1	1,4	892
<i>P. tergestina</i>	Estágio 2	136,7	25,0	522	462,9	48,8	580	3,3	1,4	522
	Estágio 3	181,4	15,2	400	483,4	48,9	400	3,3	1,6	400
	Estágio 4	240,8	-	1	488,3	-	1	2	-	1
	Ovo de resistência	-	-	0	-	-	0	-	-	0
	Estágio 1	61,7	17,3	43	333,2	46,2	43	3,6	1,3	43
	Estágio 2	118,0	19,5	32	346,9	35,4	32	3,0	1,6	32
<i>P. polyphemoides</i>	Estágio 3	163,5	16,0	24	358,3	28,5	24	1,8	1,2	24
	Estágio 4	201,7	4,3	2	379,6	2,1	2	1,5	0,7	2
	Ovo de resistência	145,9	39,8	3	362,8	21,6	3	1	0	3
	Estágio 1	54,1	18,4	462	340,2	32,6	487	4,5	1,3	462
	Estágio 2	138,4	14,3	452	394,9	35,8	452	3,9	1,5	452
	Estágio 3	190,4	19,0	360	414,3	30,0	360	3,5	1,6	360
<i>P. schmackeri</i>	Estágio 4	238,3	14,4	19	435,1	28,5	19	3,1	0,9	19
	Segunda ninhada	48,0	7,6	320	415,1	28,8	320	5,0	1,40	320
	Ovo de resistência	-	-	0	-	-	0	-	-	0
	Estágio 1	71,4	15,1	69	594,3	79,4	69	2,4	0,8	69
	Estágio 2	139,0	14,0	78	679,1	67,4	78	2,3	0,8	78
	Estágio 3	206,9	28,2	66	722,1	80,3	66	2,3	0,8	66
<i>P. intermedius</i>	Estágio 4	294,1	19,9	29	743,9	47,7	29	1,9	0,7	28
	Segunda ninhada	77,4	25,9	105	727,8	58,4	105	2,3	1,0	105
	Ovo de resistência	216,2	-	1	810,5	-	1	1	-	1

N = número de organismos analisados.

5.2.2.4. Outras espécies

Pleopis polyphemoides foi raro e pouco abundante, tendo ocorrido em salinidades de 33,7 a 35,7 e temperaturas variando entre 15,3 e 25,0°C, apenas em março de 2007 e final de 2008 (Fig. 11), quando a ACAS estava presente na área de amostragem. *Podon intermedius* também foi pouco frequente e abundante, esta espécie ocorreu somente nos meses mais quentes (novembro a março), abaixo ou junto da termoclina, associado às intrusões da ACAS (Fig. 12). O intervalo de salinidade e temperatura de sua ocorrência foi semelhante ao de *P. polyphemoides* (Tabela 8).

Ao contrário do que foi visto para as outras espécies de podonídeos, fêmeas gamogênicas de *P. polyphemoides* e *P. intermedius* foram encontradas, entretanto

machos não foram observados. Para *P. intermedius* também foi registrado um maior número de fêmeas carregando embriões no estágio 4 se comparado com as outras espécies de podonídeos (Tabela 11). CC e TN de *P. polyphemoides* variaram, respectivamente, de 256,6 a 477,4 μm (média = $345,5 \pm 40,0 \mu\text{m}$) e entre 1 e 6 (média = $2,9 \pm 1,5$). CC de *P. intermedius* variou de 329,2 a 879,0 μm , com uma média de $671,5 \pm 93,2 \mu\text{m}$. Da mesma forma que observado para *P. schmackeri*, *P. intermedius* também apresentou concomitantemente duas ninhadas de idades distintas na câmara incubadora. A segunda ninhada ocorreu, principalmente, em fêmeas com embriões da primeira ninhada em estágios avançados (3 ou 4). O tamanho da primeira ninhada variou de 1 a 5 (média = $2,3 \pm 0,8$), enquanto o tamanho da segunda ninhada variou entre 1 e 6 (média = $2,3 \pm 1,0$). Não houve relação entre CC e TN (Fig. 8).

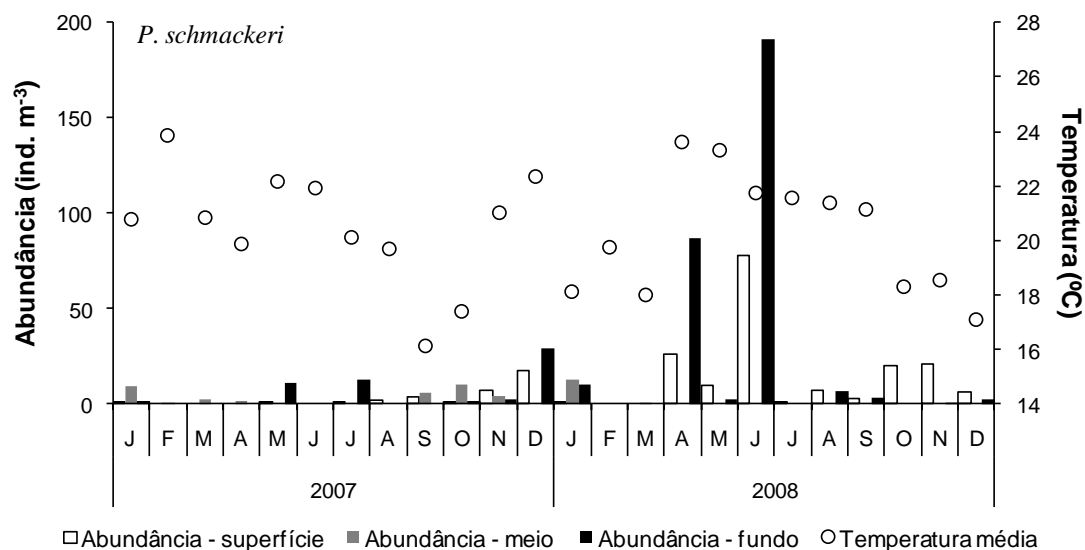


Figura 10. Variação temporal de *Pleopis schmackeri* e da temperatura média da coluna de água na plataforma interna de Ubatuba.

Tabela 12. Média e desvio padrão (DP) do comprimento do corpo (μm) dos diferentes estágios das espécies de podonídeos sob influência da AC e AC+ACAS.

Espécie	Estágios	AC			AC+ACAS		
		Média	DP	N	Média	DP	N
<i>E. spinifera</i>	Fêmeas não-reprodutivas	433,8	63,6	14	436,5	79,3	20
	Fêmeas partenogênicas	417,7	62,6	202	414,2	61,4	717
	Fêmeas gamogênicas	-	-	0	-	-	0
	Machos	-	-	0	-	-	0
<i>P. tergestina</i>	Fêmeas não-reprodutivas	466,8	51,6	69	438,8	64,3	125
	Fêmeas partenogênicas	456,9	56,9	677	439,2	60,8	1681
	Fêmeas gamogênicas	-	-	0	-	-	0
	Machos	-	-	0	-	-	0
<i>P. polyphemoides</i>	Fêmeas não-reprodutivas	-	-	0	353,3	46,4	8
	Fêmeas partenogênicas	-	-	0	344,4	40,0	101
	Fêmeas gamogênicas	-	-	0	362,8	21,6	3
	Machos	-	-	0	-	-	0
<i>P. schmackeri</i>	Fêmeas não-reprodutivas	338,5	29,8	224	341,6	34,9	263
	Fêmeas partenogênicas	406,6	34,0	321	402,7	36,3	541
	Fêmeas gamogênicas	-	-	0	-	-	0
	Machos	-	-	0	-	-	0
<i>P. intermedius</i>	Fêmeas não-reprodutivas	-	-	0	628,0	108,6	19
	Fêmeas partenogênicas	-	-	0	674,4	91,0	242
	Fêmeas gamogênicas	-	-	0	810,5	-	1
	Machos	-	-	0	-	-	0

N = número de organismos analisados.

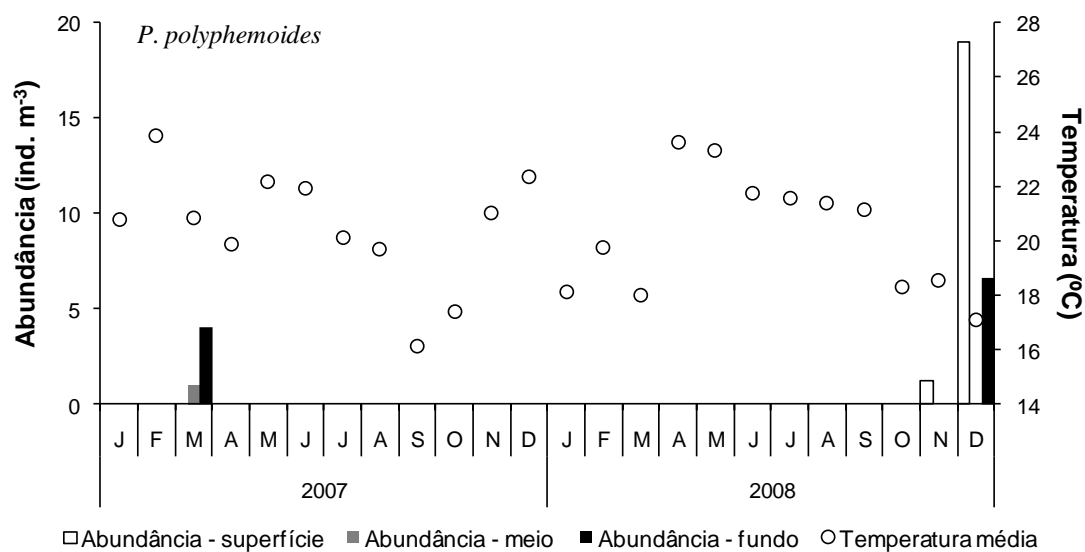


Figura 11. Variação temporal de *Pleopis polyphemoides* e da temperatura média da coluna de água na plataforma interna de Ubatuba.

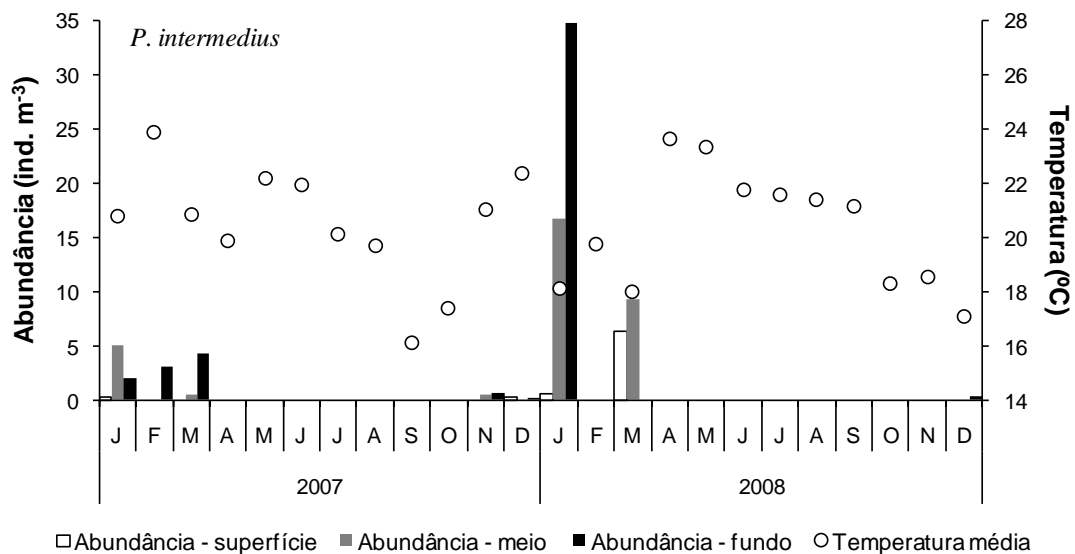


Figura 12. Variação temporal de *Podon intermedius* e da temperatura média da coluna de água na plataforma interna de Ubatuba.

5.3. Appendicularia

As 11 espécies de apendiculários identificadas estão distribuídas em três famílias e quatro gêneros (Tabela 13). A única espécie que ocorreu durante todo o período estudado foi *Oikopleura longicauda* (Tabela 13); *O. fusiformis*, *O. dioica* e *Fritillaria pellucida* foram observadas em quase todos os meses (>80%). Além de frequente, *O. longicauda* foi a espécie mais abundante, seguida por *O. fusiformis* e *O. dioica* (Fig. 13). A família Fritillariidae foi representada numericamente principalmente por *F. pellucida* e *F. haplostoma* (Fig. 14). As outras seis espécies encontradas foram pouco abundantes (Figs. 15 e 16), perfazendo juntas em média 1,2% da densidade. Considerando toda a coluna de água, a biomassa dos apendiculários variou entre 0,004 e 1,58 mg C m⁻³ (Fig. 17; média = 0,53 ± 0,45 mg C m⁻³) e a densidade variou entre 5 e 684 ind. m⁻³ (Anexo I; média = 245 ± 197 ind. m⁻³). Organismos com o comprimento do tronco entre 250 e 500 µm foram os que mais contribuíram para os valores de densidade, enquanto as classes de tamanho entre 250 e 800 µm tiveram os maiores valores de biomassa (Fig. 18). Espécimes com mais de 1.000 µm foram menos abundantes e representados principalmente por *O. longicauda*, *O. fusiformis*, *F. pellucida* e *F. haplostoma*.

Tabela 13. Lista e frequência de ocorrência das espécies de apendiculários encontradas ao largo de Ubatuba.

	Frequência de ocorrência (%)
Família Oikopleuridae Lohmann, 1915	
Subfamília Oikopleurinae	
<i>Oikopleura cophocerca</i> (Gegenbauer, 1855)	8
<i>O. dioica</i> Fol, 1872	83
<i>O. fusiformis</i> f. <i>cornutogastra</i> Aida, 1907	67
<i>O. fusiformis</i> f. <i>typica</i> Fol, 1872	92
<i>O. longicauda</i> (Vogt, 1854)	100
<i>O. rufescens</i> Fol, 1872	8
Família Fritillariidae Seeliger, 1895	
Subfamília Appendicularinae	
<i>Appendicularia sicula</i> Fol, 1874	29
Subfamília Fritillarinae	
<i>F. borealis</i> f. <i>sargassi</i> Lohmann, 1896	13
<i>Fritillaria formica</i> f. <i>digitata</i> Lohmann & Bückmann, 1926	4
<i>F. formica</i> f. <i>tuberculata</i> Lohmann & Bückmann, 1926	8
<i>F. haplostoma</i> Fol, 1872	79
<i>F. pellucida</i> (Busch, 1851)	83
Família Kowalevskiidae	
<i>Kowalevskia tenuis</i> Fol, 1872	58

Oikopleura longicauda, *O. fusiformis* e *F. haplostoma* tiveram os maiores valores de densidade e biomassa nas camadas mais superficiais ($p < 0,001$; teste *U* de Mann-Whitney), conseqüentemente houve uma correlação positiva entre a abundância e a temperatura para estas espécies (Tabela 14). *Oikopleura dioica* e *F. pellucida* tiveram uma distribuição vertical mais homogênea, não houve diferenças significativas entre os valores de abundância ou biomassa de superfície e de fundo ($p > 0,1$; teste *U* de Mann-Whitney). Os maiores valores de abundância e biomassa dos apendiculários ocorreram, principalmente, quando a coluna de água estava estratificada em decorrência das intrusões da ACAS. No entanto, não houve diferenças significativas de abundância e biomassa entre os períodos com ou sem a influência da ACAS para nenhuma espécie ($p > 0,05$; teste *U* de Mann-Whitney). Não houve correlação entre a cl-a e os valores de abundância (Tabela 14).

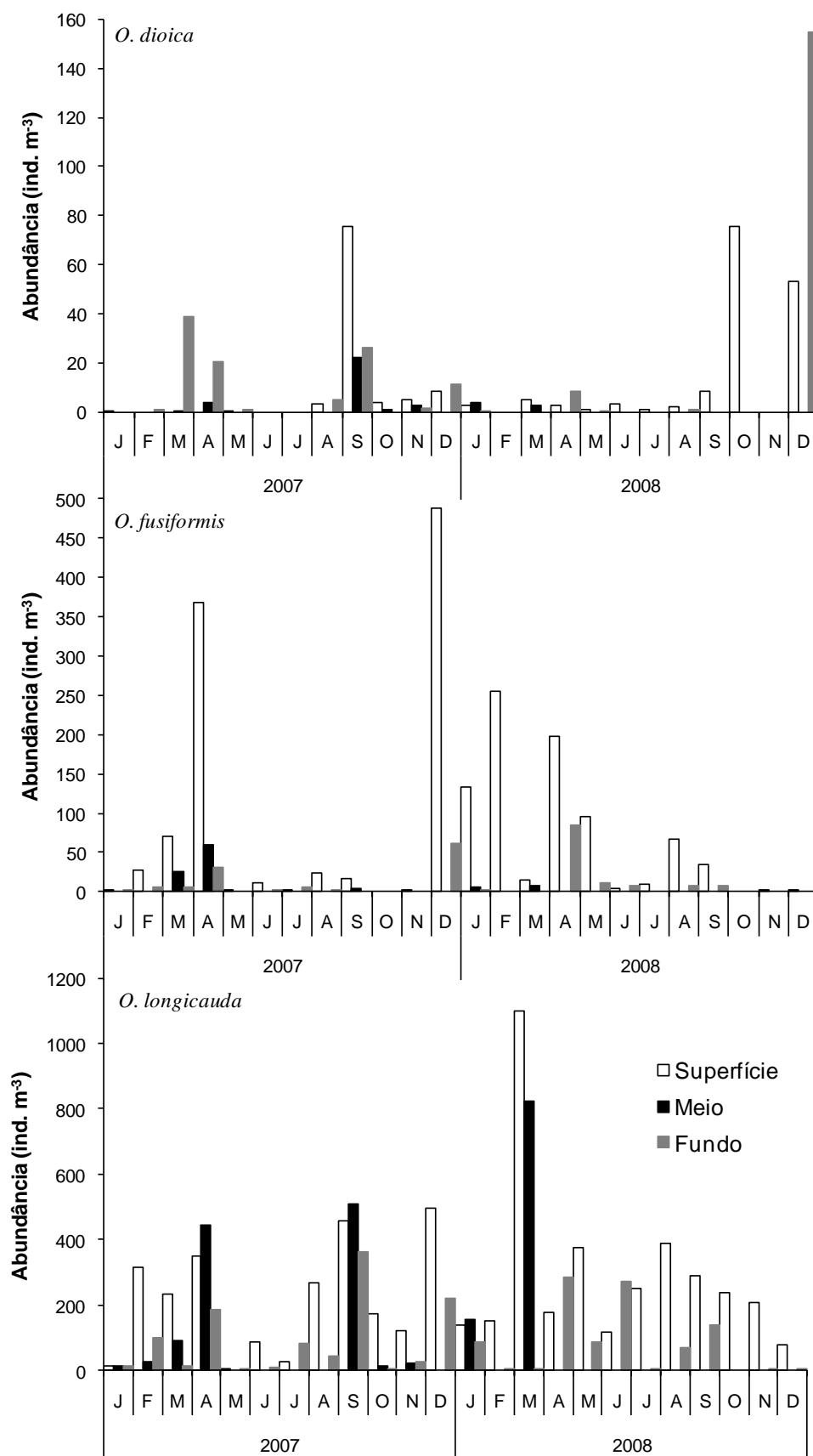


Figura 13. Variabilidade temporal e vertical de *Oikopleura longicauda*, *O. fusiformis* e *O. dioica* na plataforma interna de Ubatuba.

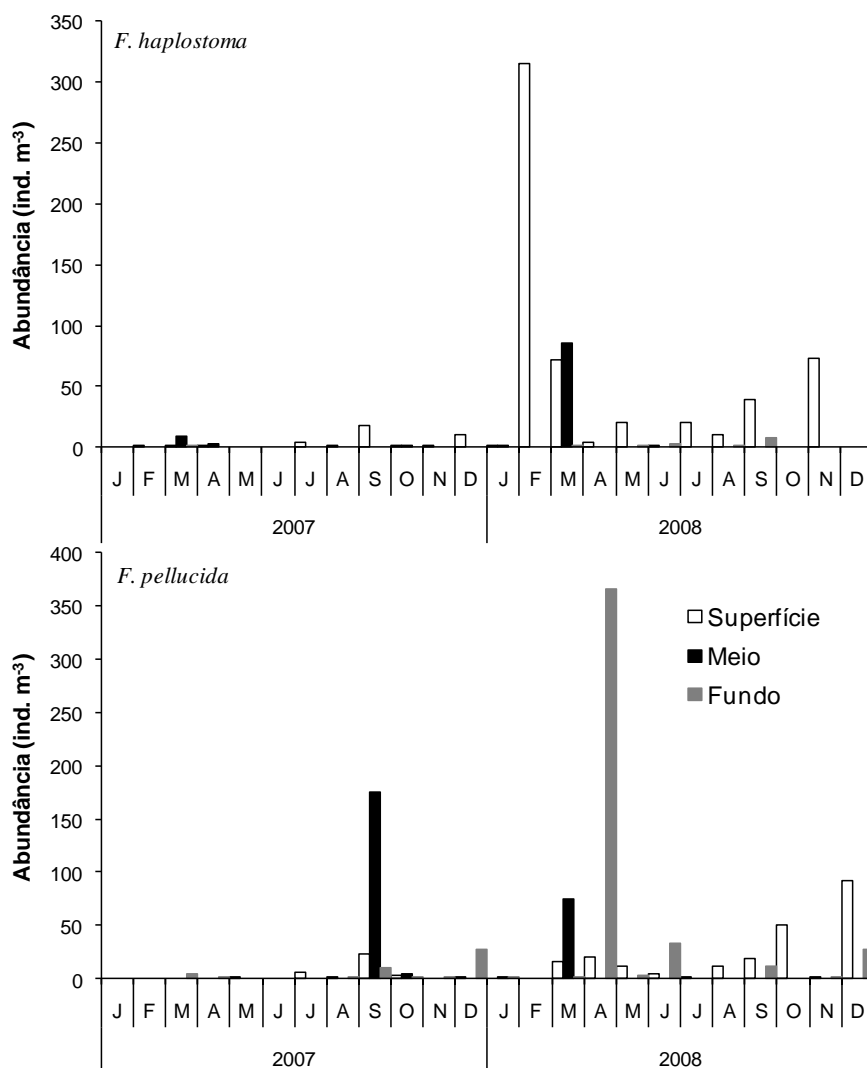


Figura 14. Variabilidade temporal e vertical de *Fritillaria pellucida* e *F. haplostoma* na plataforma interna de Ubatuba.

A produção secundária dos apendiculários seguiu o padrão de distribuição da biomassa (Fig. 17), sendo maior nas camadas superficiais ($p < 0,0001$; teste *U* de Mann-Whitney) e sem diferenças significativas entre os períodos sob e sem a influência da ACAS ($p > 0,1$; teste *U* de Mann-Whitney). A produção total (Tabela 15) variou entre 0,006 e 2,45 (média = $0,77 \pm 0,67 \text{ mg C m}^{-3} \text{ d}^{-1}$), enquanto a produção somática (sem considerar a produção das casas) variou de 0,005 a 2,09 (média = $0,66 \pm 0,57 \text{ mg C m}^{-3} \text{ d}^{-1}$).

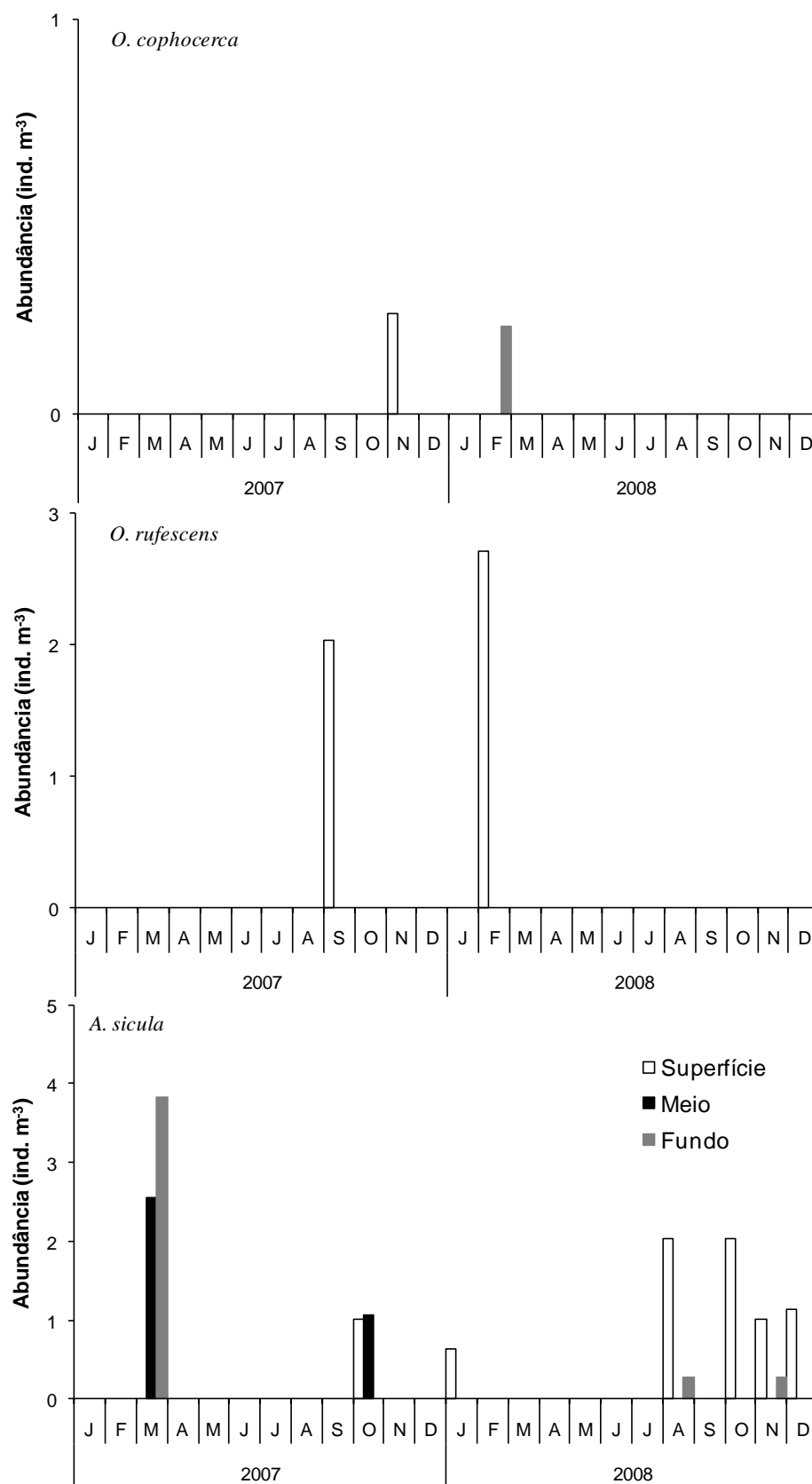


Figura 15. Variabilidade temporal e vertical de *Appendicularia sicula*, *Oikopleura rufescens* e *O. cophocerca* na plataforma interna de Ubatuba.

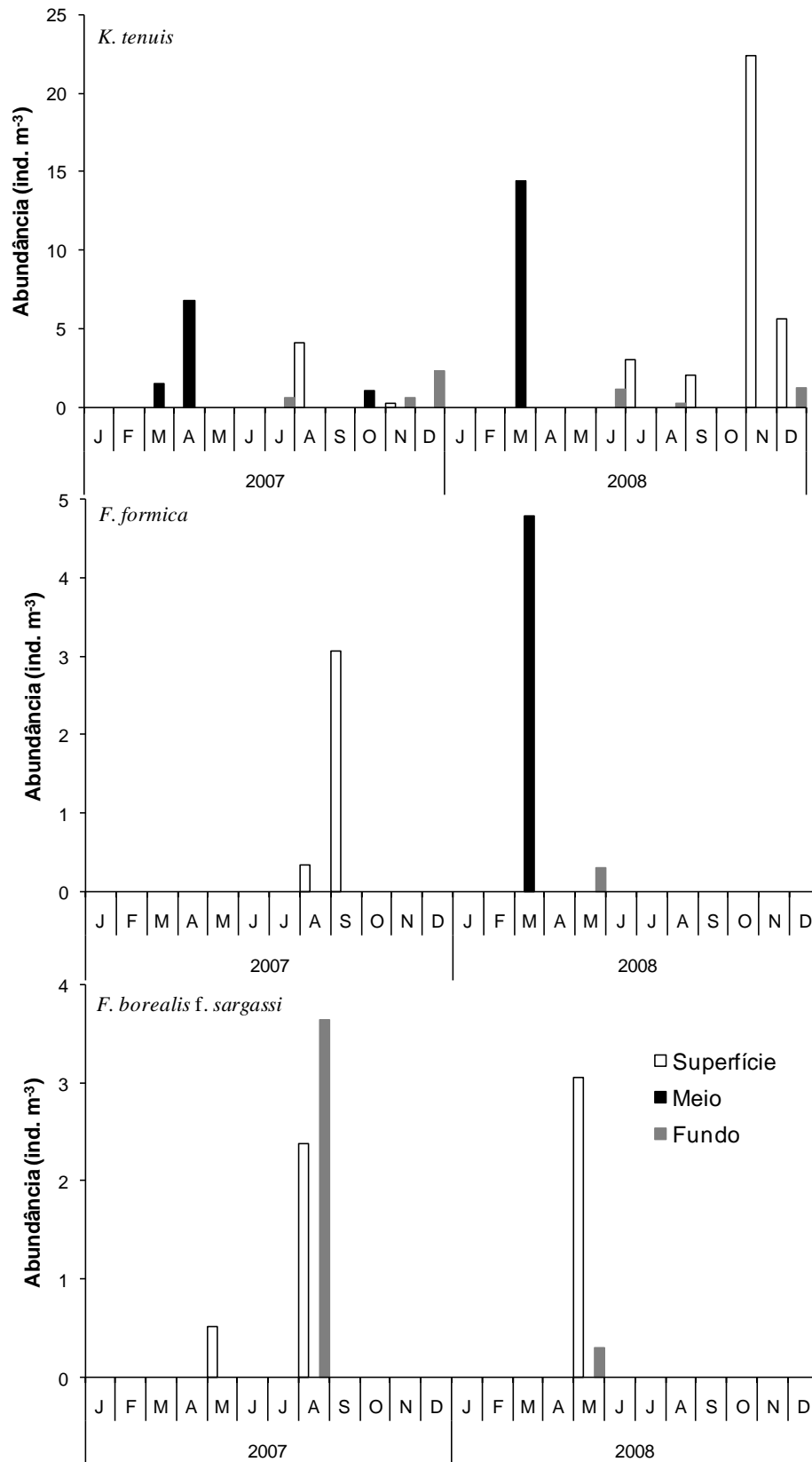


Figura 16. Variabilidade temporal e vertical de *Fritillaria borealis f. sargassi*, *F. formica* e *Kowalevskia tenuis* na plataforma interna de Ubatuba.

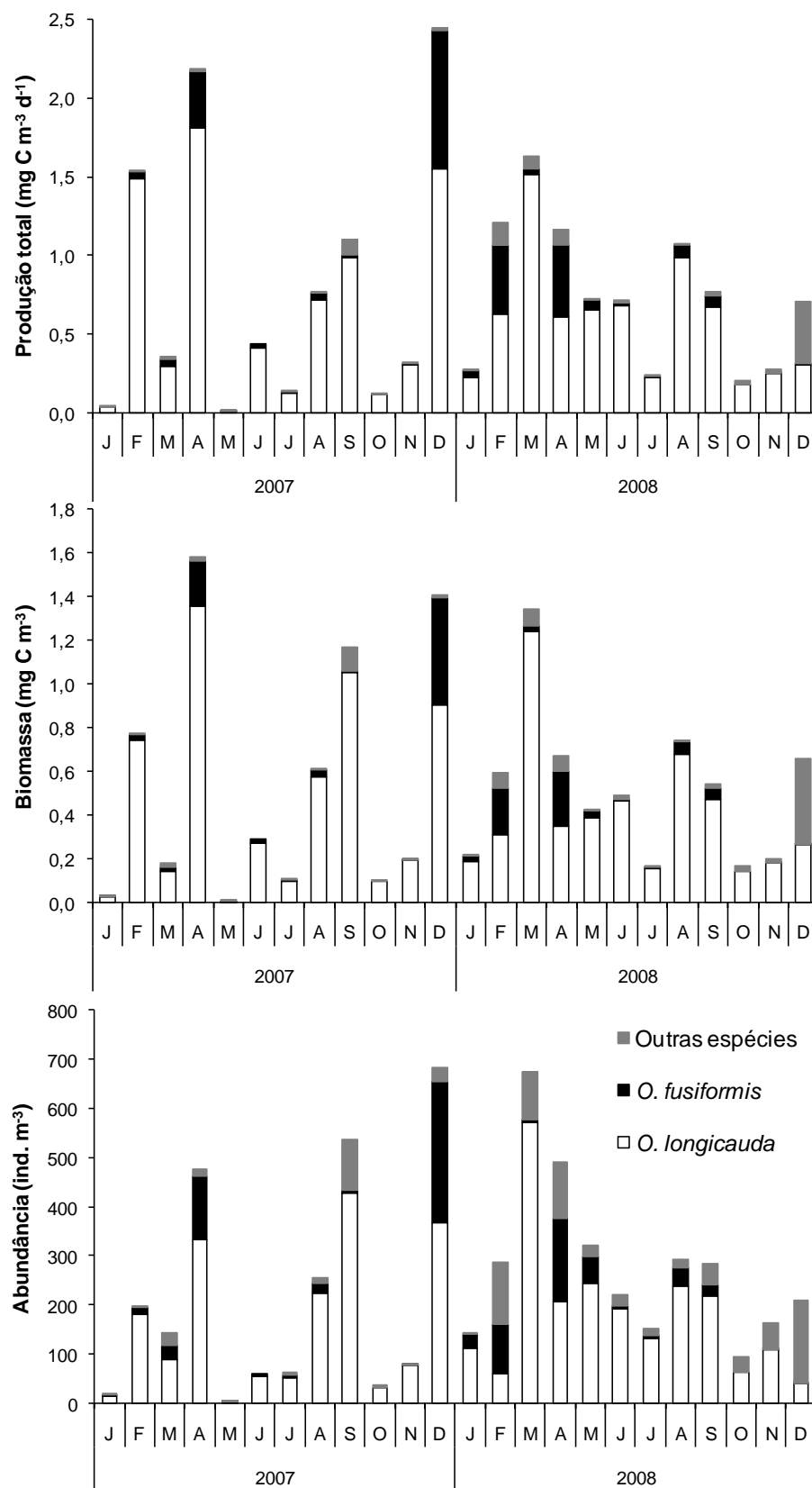


Figura 17. Variabilidade temporal da abundância, biomassa e produção secundária dos apendiculários na plataforma interna de Ubatuba.

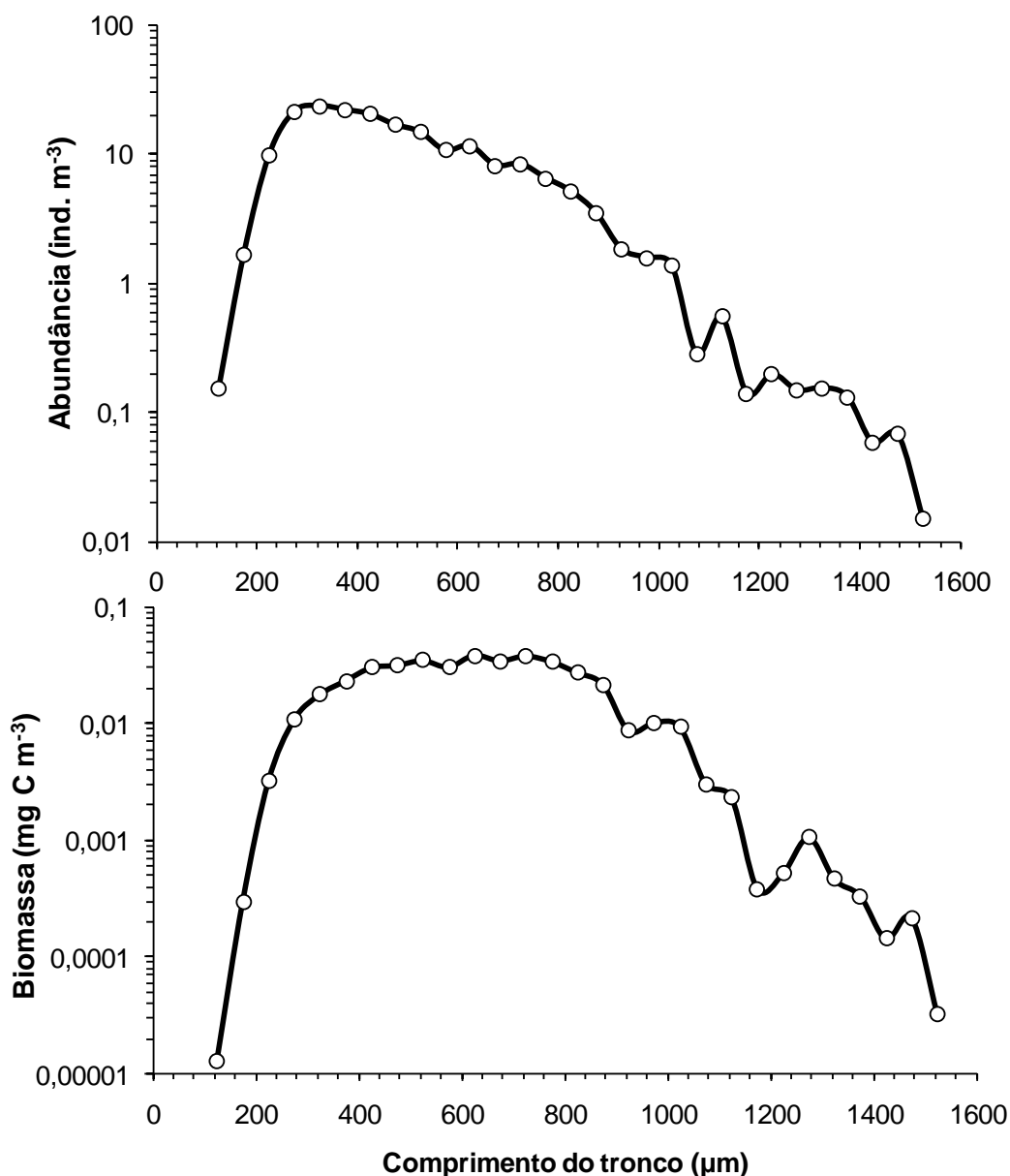


Figura 18. Abundância e biomassa dos apendicularios separadas por classe de tamanho.

Indivíduos dos cinco estágios de desenvolvimento de *O. longicauda* foram encontrados, entretanto organismos do estágio 4 foram raros, somente 3 indivíduos foram observados. Em relação aos outros quatro estágios, espécimes do estágio 3 foram menos abundantes em relação aos estágios 1 e 2 ($p < 0,05$; teste *U* de Mann-Whitney); não houve diferença significativa de abundância entre os outros estágios. Por outro lado, os dados de biomassa e produção de espécimes dos estágios 2 e 3 foram significativamente maiores em relação aos estágios 0 e 1 ($p < 0,05$; teste *U* de Mann-Whitney).

Duas formas distintas (*typica* e *cornutogastra*) de *O. fusiformis* foram identificadas (Tabela 13). A forma *typica* apresentou maior densidade, biomassa e produção ($p < 0,001$; teste *U* de Mann-Whitney). Os três estágios de desenvolvimento considerados foram encontrados para ambas as formas. Não houve diferenças significativas de densidade, biomassa e produção entre os diferentes estágios de desenvolvimento ($p > 0,1$; teste *U* de Mann-Whitney); todos os estágios foram mais abundantes nas camadas mais superficiais ($p < 0,05$; teste *U* de Mann-Whitney).

Tabela 14. Coeficiente de correlação de Spearman entre a abundância, biomassa e produção secundária dos apendiculários e a temperatura, clorofila *a* (cl-*a*) e salinidade, para a plataforma interna de Ubatuba.

Táxon	Parâmetro	Temperatura	Cl- <i>a</i>	Salinidade
	Abundância	0,294*	-0,186	-0,234
	Biomassa	0,262*	-0,176	-0,231
Appendicularia	Produção	0,381**	-0,213	-0,277*
	Abundância	0,287*	-0,228	-0,224
	Biomassa	0,284*	-0,211	-0,218
<i>O. longicauda</i>	Produção	0,405**	-0,245	-0,261
	Abundância	0,551****	-0,243	-0,168
	Biomassa	0,523****	-0,275*	-0,200
<i>O. fusiformis</i>	Produção	0,556****	-0,276*	-0,212
	Abundância	-0,196	0,072	-0,048
	Biomassa	-0,245	0,067	0,005
<i>O. dioica</i>	Produção	-0,213	0,085	-0,024
	Abundância	-0,235	0,159	-0,215
	Biomassa	-0,259	0,142	-0,209
<i>F. pellucida</i>	Produção	-0,226	0,148	-0,231
	Abundância	0,417**	-0,170	-0,308*
	Biomassa	0,403**	-0,191	-0,291*
<i>F. haplostoma</i>	Produção	0,433***	-0,192	-0,304*

*Significativo em $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$; **** $p < 0,0001$.

Tabela 15. Produção secundária dos apendiculários em diferentes regiões.

Local	Profundidade		Produção (mg C m ⁻³ ano ⁻¹)		Fonte
	integrada (m)	Temperatura (°C)	Somática	Somática + cascas	
Mar da Argentina	48	10 a 21	76 (3,65)	199 (9,55)	Capitanio <i>et al.</i> (2008)
Mar do Japão	7-8	8,9 a 28,2	953 (7,15)	-	Uye & Ichino (1995)
Baía de Toyama, Japão	500	10,5 a 23,2	9 (4,5)	31,6 (15,8)	Tomita <i>et al.</i> (1999)
Baía de Tóquio, Japão	25	9,8 a 27,7	378,1 (9,45)	-	Sato <i>et al.</i> (2008)
Mar de Seto, Japão	0-19	22 a 25	1971	-	Nakamura (1998)
Kingston Harbour, Jamaica	12	27 a 30	1024,9* (15,24*)	-	Hopcroft & Roff (1998)
Ubatuba, Brasil (2007)	38	14,8 a 28,3	245,3 (9,39)	287,8 (11,01)	presente estudo
Ubatuba, Brasil (2008)	38	15,3 a 27,2	236,6 (8,82)	274,0 (10,35)	presente estudo

Os valores de produção entre parênteses representam resultados em g C m⁻² ano⁻¹.

*Valores transformados conforme os fatores de conversão dados no texto.

6. Discussão

6.1. *Penilia avirostris*

6.1.1. Dinâmica populacional

Penilia avirostris possui uma variação sazonal bem definida em regiões costeiras temperadas, onde seu ciclo de vida começa na primavera através de fêmeas partenogênicas oriundas de ovos de resistência. A população então cresce rapidamente em função da reprodução por partenogênese e do curto tempo de desenvolvimento dos embriões (Egloff *et al.*, 1997; Atienza *et al.*, 2007), apresentando períodos de alta abundância nos meses de primavera e verão (Yoo & Kim, 1987; Onbé & Ikeda, 1995; Atienza *et al.*, 2008). Os máximos de densidade são geralmente precedidos ou acompanhados pela presença de organismos gamogênicos (Della Croce & Venugopal, 1973; Egloff *et al.*, 1997; Marazzo & Valentin, 2003a, c), como observado no presente estudo em 2007 e 2008. Após a produção dos ovos de resistência, a população em regiões temperadas tende a desaparecer da coluna de água e retornar apenas na próxima estação quente (Yoo & Kim, 1987; Onbé & Ikeda, 1995; Egloff *et al.*, 1997). Por outro lado, em regiões tropicais e subtropicais *P. avirostris* ocorre o ano todo (Della Croce & Venugopal, 1973; Rocha, 1982; Tang *et al.*, 1995; Gomes *et al.*, 2000), como observado neste trabalho.

A temperatura foi o principal regente na distribuição sazonal e espacial de *P. avirostris*, como relatado por outros autores (Lochhead, 1954; Onbé, 1977; Marazzo & Valentin, 2001a, 2003a). Tanto em regiões tropicais e subtropicais (Rocha, 1982; Tang

et al., 1995; Marazzo & Valentin, 2001a; Sterza & Fernandes, 2006) como em áreas temperadas (Ramirez & De Vreese, 1974; Onbé, 1977; Ramirez & Perez Seijas, 1985; Yoo & Kim, 1987; Onbé & Ikeda, 1995; Lipej *et al.*, 1997; Atienza *et al.*, 2008), *P. avirostris* atinge maiores densidades durante os meses mais quentes quando a coluna de água está estratificada. No entanto, a espécie pode ser observada em um amplo espectro de temperatura. Na baía de Chinhae, Coreia do Sul, Yoo & Kim (1987) encontraram *P. avirostris* entre 9 e 28°C, enquanto em águas costeiras do sul da China, Tang *et al.* (1995) a encontraram em temperaturas variando de 16 a 32°C. Temperaturas acima de 22°C parecem ser ideais para o desenvolvimento de *P. avirostris*, conforme observado no Mar do Japão (Onbé, 1977) e no presente estudo.

Penilia avirostris ocorre preferencialmente nas camadas mais superficiais da coluna de água (acima dos 30 m; Rocha, 1982; Onbé & Ikeda, 1995; presente estudo). Além do fator temperatura, o padrão de distribuição vertical desta espécie pode estar ligado a fatores reprodutivos, alimentares e ação de predadores (Wong *et al.*, 2004, 2008). Fêmeas partenogênicas carregando embriões em estágios mais avançados (estágio 4) ocorrem principalmente durante a noite, sendo esta uma estratégia para evitar predadores visuais (Mullin & Onbé, 1992; Wong *et al.*, 2004). Isto porque fêmeas com embriões em estágios mais avançados são maiores, portanto mais fáceis de serem detectadas. Além disto, embriões no estágio 4 possuem pigmento ocular, outro fator que torna a fêmea ainda mais visível para os predadores (Zaret, 1972). Este padrão também foi observado no presente trabalho, no qual as coletas foram feitas inteiramente no período diurno, fêmeas carregando embriões no estágio 4 foram as menos abundantes.

Além de influenciar na distribuição vertical, a ação de predadores também pode controlar a densidade populacional de *P. avirostris* (Tang *et al.*, 1995; Marazzo & Valentin, 2003c). Na baía de Guanabara a pressão por predação é realizada principalmente por quetognatos (Marazzo & Valentin, 2003c), enquanto em Hong Kong este papel é atribuído a peixes planctívoros (Tang *et al.*, 1995; Nip *et al.*, 2003). Em Kingston Harbour, Jamaica, Rose *et al.* (2004) sugerem que a população de *P. avirostris* atingiria densidades muito mais altas do que as observadas se pelo menos 50-100% da comunidade não fosse removida diariamente, provavelmente por peixes planctívoros.

A composição da dieta de *P. avirostris* parece estar relacionada com a concentração e o tamanho do alimento (Turner *et al.*, 1988). Esta espécie se alimenta de partículas que variam geralmente de ~2,5 a ~100 µm, incluindo cianobactérias, pico e nanoflagelados, ciliados, dinoflagelados e diatomáceas (Paffenhöfer & Orcutt, 1986;

Turner *et al.*, 1988; Kim *et al.*, 1989; Lipej *et al.*, 1997; Katechakis & Stibor, 2004; Katechakis *et al.*, 2004; Atienza *et al.*, 2006a, 2007; Wong *et al.*, 2006). No presente estudo, quando a coluna de água estava estratificada devido à intrusão da ACAS, baixos valores de clorofila foram encontrados acima da termoclina, mesmo assim altas densidades de *P. avirostris* foram observadas. Nestas circunstâncias, *P. avirostris* provavelmente se alimentou de dinoflagelados e diatomáceas, os quais geralmente são os principais itens alimentares de *P. avirostris* (Atienza *et al.*, 2006b) e os grupos dominantes de fitoplâncton no máximo de clorofila subsuperficial durante períodos de estratificação (Aidar *et al.*, 1993). Em decorrência de suas altas abundâncias, *P. avirostris* deve ter causado um forte impacto de forrageio sobre algas do micropilâncton, levando a uma correlação negativa entre a clorofila e a abundância de *P. avirostris*. Quando a coluna de água estava homogênea, a dieta de *P. avirostris* foi, provavelmente, restrita ao nanoplâncton e aos picofitoflagelados, que usualmente perfazem 80% de toda comunidade fitoplanctônica na área durante a dominância da AC, especialmente no inverno (Saldanha-Corrêa & Giancesella, 2004). Nestas condições, o impacto de forrageio de *P. avirostris* foi provavelmente baixo e restrito a pequenos flagelados (Atienza *et al.*, 2006b) e sua abundância simplesmente seguiu os relativos baixos incrementos da biomassa fitoplanctônica ao longo deste período. Assim, o papel trófico de *P. avirostris* possivelmente muda conforme as massas de água e grupos fitoplanctônicos dominantes.

6.1.2. Biologia reprodutiva

Em relação aos estágios embrionários identificados, o comprimento total deles foi semelhante aos apresentados por Della Croce & Bettanin (1965) no Golfo de Nápoles e Atienza *et al.* (2008) no Mar Catalão. O tamanho da ninhada das fêmeas partenogênicas (TN; 1 – 12; média de 3,6) aqui observados foram semelhantes se comparados com os disponíveis na literatura. Por exemplo, no Golfo do México e no Mar do Japão, Mullin & Onbé (1992) encontraram valores médios iguais a 3,1 e 3,25, respectivamente. Tang *et al.* (1995) encontraram fêmeas carregando entre 1 e 14 ovos ou embriões (média de 4,4); na baía de Guanabara, Marazzo & Valentin (2004b) acharam valores entre 1 e 11 (média de 4,35). Dentre a literatura pesquisada, o maior valor registrado até hoje procede do Atlântico Noroeste (17 embriões; Della Croce, 1966). Quanto ao espectro de tamanho, Tang *et al.* (1995) registraram espécimes com o

comprimento do corpo (CC) medindo entre 360 e 1040 μm e Yoo & Kim (1987) de 320 a 1020 μm , ou seja, valores um pouco maiores aos reportados no presente estudo (304 – 1009 μm).

Foi observada uma correlação positiva entre o CC das fêmeas partenogênicas e TN, da mesma forma que descrito por outros autores (Della Croce, 1966; Della Croce & Venugopal, 1973; Atienza *et al.*, 2008). No entanto, Marazzo & Valentin (2003c) encontraram relação apenas em indivíduos carregando até seis ovos ou embriões, enquanto Tang *et al.* (1995) e Marazzo & Valentin (2004b) não acharam correlação. Segundo Della Croce & Bettanin (1965) e Onbé (1974), TN costuma ser maior durante as fases iniciais de crescimento da população, todavia no presente estudo nenhuma correlação com a fase de crescimento foi notada. Nos cladóceros de água doce, TN costuma ser controlado por fatores ambientais, tais como alimentação e presença de predadores (Gliwicz & Lampert, 1994). Em condições não favoráveis, cladóceros de água doce produzem ovos em menor quantidade, porém de maior tamanho, aumentando assim a chance de sobrevivência dos embriões (Guisande & Gliwicz, 1992).

Fêmeas gamogênicas geralmente carregam entre um e dois ovos de resistência de formato ovóide (Della Croce, 1966; Onbé, 1977; Egloff *et al.*, 1997). No Mar do Japão, Onbé (1985) encontrou ovos medindo entre 210 e 290 μm de comprimento e 140 e 200 μm de largura, medidas semelhantes às do presente estudo (médias de 237 ± 21 μm de comprimento e 154 ± 20 μm de largura). Por outro lado, no noroeste do Oceano Atlântico, Della Croce & Bettanin (1969) identificaram ovos de resistência maiores, variando de 279 a 356 μm de comprimento. Indivíduos gamogênicos são comumente maiores do que os outros estágios (Della Croce, 1966; Atienza *et al.*, 2008). As fêmeas gamogênicas de Ubatuba foram em média maiores do que as encontradas por Atienza *et al.* (2008) no Mar Catalão.

Indivíduos gamogênicos costumam representar uma baixa porcentagem da população, especialmente no meio marinho, onde as condições são mais estáveis do que em águas continentais (Hairston & Cáceres, 1996). No entanto, no presente estudo organismos gamogênicos representaram uma porcentagem menor (máximo de 1%) do que a encontrada na baía de Guanabara (36,5%; Marazzo & Valentin, 2004b) e no Mar Catalão (1 – 20%; Atienza *et al.*, 2008). A reprodução sexuada geralmente ocorre quando as condições ambientais estão adversas (Onbé, 1985). Nas espécies marinhas, os fatores que induzem o aparecimento de organismos sexuados ainda não são bem conhecidos (Onbé, 1999). Por outro lado, em cladóceros límnicos sabe-se que um

conjunto de fatores é necessário para provocar este fenômeno (Kleiven *et al.*, 1992), tais como temperatura, quantidade e qualidade do alimento, superlotação, fotoperíodo e predação (Gyllström & Hansson, 2004; Koch *et al.*, 2009; Smith *et al.*, 2009). Entretanto, segundo Marazzo & Valentin (2003c), a ocorrência de organismos gamogênicos não é devida às condições inadequadas do ambiente, e sim ao fato da proporção de machos presentes na população ser sempre baixa e constante. Assim, fêmeas carregando ovos de resistência tendem a aparecer quando a abundância de fêmeas aumenta, pois a probabilidade de encontro entre fêmeas e machos também cresce (Marazzo & Valentin, 2003c). No presente trabalho, o fator que mais indicou ter induzido o aparecimento de organismos sexuados foi a superlotação. Nestas circunstâncias, o aparecimento de machos foi provavelmente induzida por hormônios liberados pelas fêmeas, como mostrado por Olmstead & LeBlanc (2005) para *Daphnia magna*. Além disso, quando exposto a altas abundâncias, *Daphnia pulex* apresenta redução nas taxas de filtração, agindo como se estivesse sofrendo por limitação de alimento (Lürling *et al.*, 2003). A combinação destes dois estímulos deve ser o principal responsável pela ocorrência de organismos gamogênicos durante situações de superlotação.

As baixas densidades de indivíduos gamogênicos sugerem que em regiões tropicais e subtropicais a gamogênese não seja tão fundamental para o ciclo de vida de *P. avirostris* como em regiões temperadas. No entanto, a reprodução sexuada deve ter um importante papel para assegurar a manutenção da população de *P. avirostris* durante períodos adversos (e.g., parasitismo, superlotação e alta pressão de predação). A reprodução sexuada e a presença de um banco de ovos no sedimento podem proporcionar uma variabilidade genética na população, contribuindo para adaptações de curto e longo prazo (Frey, 1982; Hairston & Kearns, 2002).

6.2. Podonidae

6.2.1. Dinâmica populacional

O ciclo de vida dos podonídeos é semelhante ao de *P. avirostris*. Em regiões temperadas, o aumento da população se inicia geralmente no começo das estações quentes (Eriksson, 1974; Platt, 1977; Yoo & Kim, 1987; Onbé & Ikeda, 1995) através de fêmeas partenogênicas originadas de ovos de resistência (Egloff *et al.*, 1997). A população atinge altas densidades em pouco tempo, resultado do rápido

desenvolvimento embrionário e da reprodução partenogênica acelerada pela pedogênese (Egloff *et al.*, 1997). Como visto no presente estudo, indivíduos gamogênicos costumam ocorrer associados aos picos de densidade; após a produção de ovos de resistência, a população desaparece e retorna quando a temperatura da água volta a esquentar (Eriksson, 1974; Platt, 1977; Yoo & Kim, 1987; Onbé & Ikeda, 1995) ou permanece na coluna de água durante todo o ano, como observado neste trabalho para a maioria das espécies.

Os podonídeos ocorrem, sobretudo, quando a coluna de água está estratificada (Gieskes, 1971a) e a temperatura é considerada a principal variável influenciando sua distribuição (Eriksson, 1974; Onbé, 1977). Entretanto, outros parâmetros também são importantes, como a pressão de predação (Tang *et al.*, 1995; Marazzo & Valentin, 2003b, 2004a) e a quantidade e qualidade do alimento disponível (Kim & Onbé, 1989a; Marazzo & Valentin, 2001a).

Das sete espécies marinhas de podonídeos descritas, apenas *Evadne nordmanni* e *Podon leuckarti* não foram encontradas na área estudada. Ambas são comuns em regiões temperadas, sendo que a primeira geralmente é a espécie de cladóceros dominante nestas regiões, como por exemplo, na costa leste do Canadá (Platt, 1977), na costa oeste da Suécia (Eriksson, 1974) e no Mar do Norte (Gieskes, 1971a). Não há registros da ocorrência de *P. leuckarti* em águas brasileiras, mas *E. nordmanni* pode ocorrer sazonalmente na costa do Rio Grande do Sul (Resgalla & Montú, 1993), tendo sido encontrada até mesmo no litoral de São Paulo (Rocha, 1985). No entanto, no Atlântico Sudoeste *E. nordmanni* e *P. leuckarti* possuem distribuição geralmente limitada à costa da Argentina (Ramirez & De Vreese, 1974; Ramirez & Perez Seijas, 1985; Viñas *et al.*, 2007).

Podon intermedius é outra espécie que pode predominar em regiões temperadas, como por exemplo, no Mar da Argentina (Ramirez & Perez Seijas, 1985). Esta espécie usualmente não coexiste com *P. leuckarti*, pois as mesmas possuem diferentes tolerâncias à temperatura (Gieskes, 1971b; Eriksson, 1974); *P. intermedius* ocorre em águas mais quentes do que *P. leuckarti* (15 a 20°C; Ramirez & Perez Seijas, 1985), fato que permitiu sua presença na região de Ubatuba. *Podon intermedius* foi encontrada sempre associada à ACAS, normalmente abaixo da termoclina, como observado por Rocha (1982) na região de Santos.

Pleopsis polyphemoides ocorre em um amplo intervalo de temperatura e salinidade (Tabela 8). No entanto, esta espécie foi encontrada em baixas densidades e

em apenas três meses durante os dois anos de estudo. Sua baixa frequência e abundância podem ser explicadas por sua distribuição geralmente estar limitada a regiões costeiras e estuarinas (Gieskes, 1971a; Bosch & Taylor, 1973a), como por exemplo, a baía de Guanabara (Marazzo & Valentin, 2003b) e o estuário do Rio da Prata (Viñas *et al.*, 2007). Sua presença na região nerítica de Ubatuba ocorreu provavelmente em decorrência de seu transporte de águas mais costeiras para a área estudada.

Evadne spinifera, *P. tergestina* e *P. schmackeri* são espécies de água quente (Onbé, 1977, 1999; Onbé & Ikeda, 1995) e foram os podonídeos com maior frequência de ocorrência e abundância. *Pleopis schmackeri* não apresentou padrão claro de distribuição, enquanto *P. tergestina* e *E. spinifera* ocorreram principalmente nas camadas superficiais, associadas a AC, por isso uma correlação negativa entre os valores de abundância e a salinidade foi observada. Na baía de Toyama no Japão, Onbé & Ikeda (1995) também notaram que *P. tergestina* e *E. spinifera* tiveram um padrão de distribuição temporal e vertical semelhante e que ambas foram mais abundantes nas camadas superficiais e durante os meses mais quentes, quando a coluna de água estava estratificada. As maiores abundâncias dos podonídeos durante os meses em que uma termoclina definida estava presente pode estar relacionada com a maior estabilidade da coluna de água. Alguns autores sugerem que os podonídeos não são eficazes em capturar presas móveis (Kim *et al.*, 1989; Katechakis & Stibor, 2004), provavelmente porque estes cladóceros não possuem boa capacidade natatória (Jagger *et al.*, 1988). Assim, uma coluna de água mais estável proporcionaria condições mais favoráveis para a locomoção dos mesmos, e conseqüentemente, para a alimentação e fuga de predadores. Uma única exceção ocorreu no mês de junho de 2008, quando condições hidrográficas típicas de inverno foram registradas, ou seja, coluna de água misturada, com gradiente vertical de temperatura quase inexistente. Neste mês, altas abundâncias de *P. tergestina* e *P. schmackeri* foram encontradas, tal como foi observado para os copépodes (Melo Júnior, 2009) e para *P. avirostris* (presente estudo).

Como todas as coletas foram realizadas durante o período diurno, a preferência por camadas acima da termoclina pode ter relação com a migração vertical reversa, hábito conhecido em algumas espécies de podonídeos (Bosch & Taylor, 1973b; Mullin & Onbé, 1992; Onbé & Ikeda, 1995; Valentin *et al.*, 2003). Os podonídeos se localizam preferencialmente nas camadas superficiais durante o dia por serem predadores visuais (Onbé & Ikeda, 1995; Wong *et al.*, 2008). Para reduzir o risco de predação eles possuem duas adaptações: corpo transparente (Onbé & Ikeda, 1995) e evitam carregar

embriões em estágios avançados durante o dia (Bryan, 1979; Mullin & Onbé, 1992; Wong *et al.*, 2004, 2008), como observado no presente trabalho. Isto porque embriões em estágios mais avançados são maiores e possuem pigmentação ocular, o que torna a fêmea mais vulnerável a predadores visuais (Wong *et al.*, 2004).

Os podonídeos são considerados herbívoros raptorais (Nival & Ravera, 1979; Jagger *et al.*, 1988); eles se alimentam de partículas que variam entre 2,5 e 210 μm (Katechakis & Stibor, 2004), abrangendo principalmente organismos do nanoplâncton, dinoflagelados, priminesiofíceas e diatomáceas (Jagger *et al.*, 1988; Kim *et al.*, 1989; Katechakis & Stibor, 2004). *Podon intermedius* atinge maiores taxas de filtração em partículas variando entre 7,5 e 70 μm , enquanto *E. nordmanni* prefere organismos que variam entre 7,5 e 15 μm e entre 100 e 150 μm , havendo indícios inclusive do consumo de picoplâncton (Katechakis & Stibor, 2004). No presente estudo não houve correlação entre os valores de densidade dos podonídeos e a clorofila, provavelmente porque o espectro de tamanho das presas dos podonídeos é muito amplo.

6.2.2. Biologia reprodutiva

O intervalo do comprimento do corpo (CC) dos podonídeos foi maior ou pelo menos semelhante se comparado com outros trabalhos, inclusive de regiões temperadas (Tabela 8), com exceção de *P. schmackeri* e *P. intermedius*. No noroeste do Pacífico, o CC de *P. schmackeri* varia, conforme a região de coleta, de 340 a 650 μm (Kim & Onbé, 1989a), apresentando menor média no sul de Kyushu (média = 420 μm) e maior média no Mar do Japão (média = 570 μm). No presente estudo, *P. schmackeri* apresentou CC mais semelhante aos valores encontrados no interior do Mar do Japão (Onbé, 1983) e no Mar da China (Tang *et al.*, 1995).

O tamanho da ninhada (TN) parece ser influenciado principalmente pelo CC das fêmeas e pela disponibilidade de alimento (Egloff *et al.*, 1997). No entanto, neste estudo nenhuma relação clara foi observada para os podonídeos. No Mar da China, Tang *et al.* (1995) também não encontraram relação entre TN e CC para nenhum podonídeo, enquanto na baía de Guanabara, Marazzo & Valentin (2004b) observaram maiores TN (Tabela 8) e relação positiva entre CC e TN para *P. tergestina*. O TN de *P. schmackeri* aqui observado (Tabela 8) foi semelhante ao do noroeste do Pacífico (Kim & Onbé, 1989b), porém menor se comparado aos valores do Mar da China, onde a amplitude de TN é maior, variando de 2 a 19 (Tang *et al.*, 1995).

A transição da reprodução partenogênica para a gamogênica costuma ocorrer associada aos máximos de abundância (Della Croce & Venugopal, 1973; Egloff *et al.*, 1997; Marazzo & Valentin, 2003a, c; presente estudo), e geralmente abrange apenas uma parcela da população (Egloff *et al.*, 1997). No Mar do Japão, indivíduos gamogênicos de *P. tergestina* compreendem entre 3 e 23% da população (Onbé, 1978), enquanto na baía de Guanabara este valor pode passar de 70% (Marazzo & Valentin, 2004a). Para *P. polyphemoides*, a porcentagem de organismos gamogênicos na população também varia conforme a região, constituindo menos de 10% na baía de Chesapeake (Bosch & Taylor, 1973a) e até 63% na baía de Guanabara (Valentin *et al.*, 2003). No presente estudo, a reprodução sexuada foi rara e foi observada apenas em *P. polyphemoides* e *P. intermedius*, que ocorreram de forma esporádica e em baixas abundâncias. A primeira foi provavelmente transportada de águas mais costeiras para a região estudada, onde possivelmente encontrou condições não favoráveis para seu desenvolvimento, tais como maiores salinidades e menores temperaturas em decorrência da presença da ACAS, induzindo a reprodução sexuada. Segundo Bosch & Taylor (1973a), temperaturas abaixo de 17°C induzem o aparecimento de indivíduos gamogênicos na população de *P. polyphemoides* na baía de Chesapeake. Por outro lado, *P. intermedius* ocorreu sazonalmente sempre associada à ACAS. No começo do outono, quando a intrusão da ACAS começa a diminuir em frequência, a temperatura da água nas camadas junto ao fundo aumenta, sendo aparentemente o principal responsável pela transição da partenogênese para a gamogênese nesta espécie. Assim, de forma análoga ao que ocorre com os podonídeos em regiões temperadas, *P. intermedius* precisa se reproduzir sexuadamente para garantir sua manutenção através de ovos de resistência até que a ACAS volte a penetrar na plataforma interna. Nesta situação, em consequência das menores temperaturas, a população retorna ao ambiente pelágico.

Formas gamogênicas de *P. tergestina*, *E. spinifera* e *P. schmackeri* não foram encontradas, um provável indicativo de que na região de Ubatuba estas espécies podem se propagar apenas através da partenogênese durante o ano todo. Da mesma forma que para *P. avirostris*, a gamogênese deve ocorrer apenas em ocasiões adversas (por exemplo, alta pressão de predação e falta de alimento) para garantir o futuro da população e proporcionar um aumento do fluxo gênico (Frey, 1982).

6.3. Appendicularia

Neste trabalho foram identificadas 11 espécies de apendiculários, como observado por Matsumura-Tundisi (1970) no litoral sul de São Paulo; entretanto a autora encontrou *Stegosoma magnum*, enquanto no atual estudo foi encontrada a espécie *Oikopleura cophocerca*. No litoral de Santos, Sinque (1976) identificou duas espécies a menos, não tendo encontrado *Kowalevskia tenuis* e *O. cophocerca*. Entre Cabo Frio e Rio Grande (23°S a 36°S), Forneris (1965) registrou 19 espécies de apendiculários, enquanto do Cabo Orange até Araranguá (5°N a 29°S) foram notificadas 18 espécies (Campos, 2004). O maior número de espécies encontradas em outros estudos se deve à maior área estudada, abrangendo regiões mais oceânicas e maiores profundidades.

O conhecimento sobre a diversidade de espécies de apendiculários ainda é precário, especialmente em regiões tropicais. Por exemplo, *Chunopleura microgaster* é uma espécie tropical, grande (15 mm de cauda) e ficou quase 100 anos sem ser registrada (Hopcroft, 2005). Para resolver esta falta de conhecimento, trabalhos com uma metodologia adequada e com séries temporais longas, capazes de descrever a diversidade sazonal das espécies ainda precisam ser realizados em regiões tropicais e subtropicais (Hopcroft, 2005). No presente estudo, um fato que evidenciou a falta de trabalhos nestas regiões foi o registro de *K. tenuis*. Esta espécie é considerada rara no Atlântico Sul (Esnal, 1999), mas foi mais abundante e frequente ao largo de Ubatuba do que outras espécies tidas como comuns e abundantes em regiões tropicais e subtropicais, como *O. rufescens*, *O. cophocerca* e *Fritillaria formica* (Esnal, 1999).

A distribuição dos apendiculários geralmente é influenciada pela temperatura (Acuña & Anadón, 1992; Acuña, 1994; Acuña *et al.*, 1995; López-Urrutia *et al.*, 2005; Choe & Deibel, 2008), salinidade (Choe & Deibel, 2008; Spinelli *et al.*, 2009) e biomassa fitoplanctônica (Båmstedt *et al.*, 2005; López-Urrutia *et al.*, 2005; Choe & Deibel, 2008). Segundo Acuña & Anadón (1992), a abundância dos apendiculários é influenciada positivamente pela produção primária, enquanto a contribuição numérica de cada espécie é determinada pela temperatura da profundidade onde ocorre o máximo de clorofila. No presente trabalho, a temperatura foi a principal variável controlando a distribuição temporal e vertical dos apendiculários. Altas temperaturas (mínimo de 14,8°C) permitiram a ocorrência de espécies típicas de água quente durante o ano todo, não havendo uma sucessão anual de espécies como ocorre em regiões temperadas (Shiga, 1985; Acuña & Anadón, 1992). *Oikopleura longicauda* foi a espécie mais

frequente e abundante, como geralmente é observado em áreas tropicais e subtropicais (Björnberg & Forneris, 1955, 1956b, 1958; Matsumura-Tundisi, 1970; Sinque, 1976; Esnal & Castro, 1977; Dadon & Esnal, 1995; Hopcroft & Roff, 1998; Castellanos-Osorio, 2003) e em regiões temperadas (Tomita, 2003; Hidaka, 2008), nestas últimas apenas nos meses mais quentes (Acuña & Anadón, 1992; López-Urrutia *et al.*, 2005). A permanente ocorrência desta espécie na região de Ubatuba foi corroborada pela presença de todos os seus estágios de desenvolvimento durante os meses estudados. Somente espécimes do estágio 4 de *O. longicauda*, que já liberaram os espermatozóides, foram raros, porque esta etapa tem curta duração (Esnal & Castro, 1985). Alldredge (1982) observou densos agregados (>3000 ind. L^{-1}) de indivíduos maduros de *O. longicauda* nadando sem suas casas e se reproduzindo na superfície da coluna de água. No presente estudo, todos os estágios ocorreram preferencialmente nas camadas superficiais, provavelmente em função das maiores temperaturas e não em decorrência de hábitos reprodutivos.

Os apendiculários apresentaram maiores densidades quando a coluna de água estava estratificada. *Oikopleura longicauda*, *O. fusiformis* e *F. haplostoma* tiveram maiores densidades nas camadas mais superficiais ou junto da termoclina, provável consequência dos maiores valores de temperatura nestas camadas, fato que favorece maiores taxas de crescimento (Uye & Ichino, 1995; López-Urrutia *et al.*, 2003a) e menor tempo de desenvolvimento (Paffenhöfer, 1975). Por exemplo, utilizando a equação de López-Urrutia *et al.* (2003a) para estimar o tempo de desenvolvimento ($D = e^{3,25} e^{-0,08T}$, onde T é a temperatura) e considerando a temperatura superficial mínima registrada que foi de $\sim 20^{\circ}C$, o tempo de desenvolvimento seria de apenas 5,2 dias, enquanto em uma temperatura de $15^{\circ}C$ (camada de fundo na presença da ACAS), o tempo de desenvolvimento subiria para 7,8 dias. Por outro lado, *O. dioica* e *F. pellucida* tiveram uma distribuição vertical mais homogênea, mas com picos de densidade junto à termoclina ou abaixo dela, evidenciando a preferência destas espécies por águas profundas (Acuña & Anadón, 1992; Capitano *et al.*, 1995; Capitano & Esnal, 1998).

Por serem capazes de se alimentar do nano e do picoplâncton (Flood *et al.*, 1992; Vargas & González, 2004; Scheinberg *et al.*, 2005), os apendiculários são considerados importantes componentes do mesozoplâncton, principalmente em ambientes oligotróficos (Acuña, 2001). Apesar disso, diversos trabalhos mostraram que os valores de abundância dos apendiculários tendem a seguir os aumentos da biomassa fitoplanctônica (López-Urrutia *et al.*, 2005; Jaspers *et al.*, 2009). Da mesma forma que

observado para os cladóceros (presente estudo) e para os copépodes (Miyashita *et al.*, 2009), os picos de abundância dos apendiculários também ocorreram na presença da ACAS, quando a concentração de clorofila foi maior. No entanto, não houve uma correlação entre os valores de abundância e a clorofila, pois os apendiculários não tiveram altas abundâncias sempre que a biomassa fitoplanctônica estava alta, provavelmente porque mais de 60% do material filtrado pelos apendiculários pode ser composto por organismos não autotróficos (López-Urrutia *et al.*, 2003b), como por exemplo, bactérias e protistas heterotróficos (Vargas & González, 2004). Além disso, a correlação significativa entre a abundância dos apendiculários e a clorofila pode ocorrer em decorrência de um efeito de cascata trófica, ou seja, da pressão de predação dos apendiculários sobre herbívoros do nanoplâncton, o que proporcionaria um aumento indireto do fitoplâncton (Fernández and Acuña, 2003; Stibor *et al.*, 2004).

Verity & Smetacek (1996) ressaltaram a importância da predação na estruturação dos ecossistemas pelágicos marinhos e sugeriram que os tunicados possuem baixo conteúdo nutricional, o que reduziria a pressão de predação sobre eles. Todavia, diferentemente dos outros táxons gelatinosos, os apendiculários representam uma rica fonte de alimento, com valor nutricional comparável ao dos copépodes (Purcell *et al.*, 2005). Consequentemente, diversos invertebrados e peixes utilizam os apendiculários como alimento (Purcell *et al.*, 2005), inclusive copépodes calanóides, que podem limitar o crescimento populacional dos apendiculários através da predação de seus ovos e juvenis (Sommer *et al.*, 2003; López-Urrutia *et al.*, 2004; Stibor *et al.*, 2004). Para avaliar se os copépodes exerceram uma pressão de predação sobre os apendiculários, a abundância total dos principais calanóides considerados predadores de apendiculários (*Candacia*, *Centropages* e *Temora*; Ohtsuka & Onbé, 1989; López-Urrutia *et al.*, 2004) e a abundância total dos copépodes foi correlacionada com a abundância dos apendiculários. Os dados referentes aos copépodes foram calculados por Melo Júnior (2009) no período de janeiro de 2007 a junho de 2008, nas mesmas amostras utilizadas no presente estudo. Houve correlação positiva entre a densidade dos calanóides e dos apendiculários ($p < 0,01$; $r_s = 0,38$; coeficiente de correlação de Spearman); não houve correlação entre a densidade total dos copépodes e dos apendiculários ($p > 0,1$; $r_s = 0,17$; coeficiente de correlação de Spearman). Este resultado sugere que na área estudada outros grupos taxonômicos estejam exercendo uma pressão de predação sobre os apendiculários, tais como peixes e medusas.

Os apendiculários possuem taxa de crescimento individual superior a dos copépodes (Hopcroft & Roff, 1998; Jaspers *et al.*, 2009) e devido às maiores temperaturas, as taxas de crescimento em regiões tropicais e subtropicais são maiores do que em regiões temperadas (López-Urrutia *et al.*, 2003a). No entanto, a produção secundária total anual dos apendiculários em Ubatuba foi menor em relação à dos copépodes ($412,5 \text{ mg C m}^{-3} \text{ ano}^{-1}$; Melo Júnior, 2009) e dos apendiculários de regiões costeiras temperadas (Tabela 15). Por outro lado, mesmo constituído em média apenas 7,1% da biomassa dos copépodes ($7,4 \text{ mg C m}^{-3}$; Melo Júnior, 2009), os apendiculários representaram em média 68% da produção anual dos copépodes ou 41% da produção anual total (apendiculários + copépodes). Estes valores são comparáveis aos obtidos em estudos realizados em regiões costeiras e oceânicas de áreas temperadas a tropicais. Por exemplo, em Kingston Harbour, Jamaica, a produção dos apendiculários, contando com a produção das casas, representa entre 53 e 71% da produção dos copépodes (Hopcroft & Roff, 1998), enquanto na baía de Tóquio no Japão, a produção de *O. dioica* consiste 12,4% da produção dos copépodes (Sato *et al.*, 2008). No Canal da Mancha e no Mar da Cantábria, os apendiculários representam em média 10% da produção total (apendiculários + copépodes) e podem contribuir com valores de até 40% quando o ambiente está mais produtivo (López-Urrutia *et al.*, 2003a). No Mar de Seto no Japão, os apendiculários podem inclusive ultrapassar os copépodes em termos de produção, influenciados por altas biomassas do pico e nanoplâncton (Nakamura, 1998). No Oceano Índico, a produção dos apendiculários varia entre menos de 5% a até quatro a cinco vezes maiores em relação à produção dos copépodes (Jaspers *et al.*, 2009). Esses dados comprovam a importância dos apendiculários no fluxo de carbono no ambiente pelágico marinho, evidenciando que este grupo não deve ser negligenciado em trabalhos futuros.

7. Conclusões

- A dinâmica populacional de *Penilia avirostris* e dos apendiculários foi controlada principalmente pela temperatura; no entanto, o alimento disponível e a pressão de predação também foram fatores importantes;
- A pressão de predação provavelmente influenciou a distribuição vertical e o ciclo reprodutivo diário de *P. avirostris* e dos podonídeos;

- A salinidade foi o parâmetro que melhor explicou a variabilidade temporal de *Pseudevadne tergestina* e *Evadne spinifera*, enquanto *Pleopis schmackeri* não apresentou um padrão claro de distribuição temporal;
- Os maiores valores de abundância dos cladóceros e dos apendiculários ocorreram, geralmente, associados às intrusões de fundo da ACAS, evidenciando a importância desta massa de água na distribuição desses grupos taxonômicos;
- Apenas indivíduos partenogênicos das principais espécies de cladóceros ocorreram na maior parte da série temporal estudada, indicando que na região de Ubatuba estas espécies podem se propagar apenas por partenogênese durante todo o ano;
- Espécimes gamogênicos de *P. avirostris* ocorreram associados aos picos de abundância;
- A ocorrência de organismos gamogênicos na população de *Podon intermedius* foi induzida possivelmente pelo aumento da temperatura, enquanto para *Pleopis polyphemoides* a gamogênese ocorreu provavelmente devido às menores temperaturas;
- Onze espécies de apendiculários foram identificadas; *Oikopleura longicauda* foi a espécie mais abundante e frequente, seguida por *O. fusiformis* e *O. dioica*;
- *Oikopleura longicauda*, *O. fusiformis* e *Fritillaria haplostoma* tiveram maiores densidades nas camadas mais superficiais ou junto da termoclina, enquanto *O. dioica* e *F. pellucida* tiveram uma distribuição vertical mais homogênea, mas com picos de densidade junto à termoclina ou abaixo dela;
- A importância dos apendiculários no fluxo de carbono na plataforma interna de Ubatuba foi comprovada, pois representaram em média ~70% da produção anual dos copépodes.

8. Referências bibliográficas

Acuña, J.L. 1994. Summer vertical distribution of appendicularians in the central Cantabrian Sea (Bay of Biscay). **J. Mar. Biol. Assoc. U.K.**, 74: 585-601.

Acuña, J.L. 2001. Pelagic tunicates: why gelatinous? **Am. Nat.**, 158: 100-107.

- Acuña, J.L. & Anadón, R. 1992. Appendicularian assemblages in a shelf area and their relationship with temperature. **J. Plankton Res.**, 14: 1233-1250.
- Acuña, J.L., Bedo, A.W., Harris, R.P. & Anadón, R. 1995. The seasonal succession of appendicularians (Tunicata: Appendicularia) off Plymouth. **J. Mar. Biol. Assoc. U.K.**, 75: 755-758.
- Aguirre, G.E., Capitanio, F.L., Viñas, M.D. & G.B., Esnal. 2006. Gonadal development, allometric growth and ecological impact of *Appendicularia sicula* (Appendicularia: Fritillariidae) from the south-western Atlantic Ocean. **J. Mar. Biol. Assoc. U.K.**, 86: 1215-1220.
- Aidar, E., Gaeta, S.A., Gíanesella-Galvão, S.M.F., Kutner, M.B.B. & Teixeira, C. 1993. Ecosistema costeiro subtropical: nutrientes dissolvidos, fitoplâncton e clorofila-a e suas relações com as condições oceanográficas na região de Ubatuba, SP. **Publção Esp. Inst. Oceanogr.**, 10: 9-43.
- Allredge, A.L. 1972. Abandoned larvacean houses: a unique food source in the pelagic environment. **Science**, 177: 885-887.
- Allredge, A.L. 1976. Discarded appendicularian houses as sources of food, surface habitats, and particulate organic matter in planktonic environments. **Limnol. Oceanogr.**, 21: 14-23.
- Allredge, A.L. 1981. The impact of appendicularian grazing on natural food concentrations *in situ*. **Limnol. Oceanogr.**, 26: 247-257.
- Allredge, A.L. 1982. Aggregation of spawning appendicularians in surface windrows. **Bull. Mar. Sci.**, 32: 250-254.
- Allredge, A.L. 2000. Interstitial dissolved organic carbon (DOC) concentrations within sinking marine aggregates and their potential contribution to carbon flux. **Limnol. Oceanogr.**, 45: 1245-1253.
- Atienza, D., Saiz, E. & Calbet, A. 2006a. Feeding ecology of the marine cladoceran *Penilia avirostris*: natural diet, prey selectivity and daily ration. **Mar. Ecol. Prog. Ser.**, 315: 211-220.
- Atienza, D., Saiz, E., Skovgaard, A., Trepát, I. & Calbet, A. 2008. Life history and population dynamics of the marine cladoceran *Penilia avirostris* (Branchiopoda; Cladocera) in the Catalan Sea (NW Mediterranean). **J. Plankton Res.**, 30: 345-357.

- Atienza, D., Calbet, A., Saiz, E. & Lopes, R.M. 2007. Ecological success of the cladoceran *Penilia avirostris* in the marine environment: feeding performance, gross growth efficiencies and life history. **Mar. Biol.**, 151: 1385-1396.
- Atienza, D., Calbet, A., Saiz, E., Alcaraz, M. & Trepát, I. 2006b. Trophic impact, metabolism, and biogeochemical role of the marine cladoceran *Penilia avirostris* and the co-dominant copepod *Oithona nana* in NW Mediterranean coastal waters. **Mar. Biol.**, 150: 221-235.
- Båmstedt, U., Fyhn, H.J, Martinussen, M.B., Mjaavatten, O. & Grahl-Nielsen, O. 2005. Seasonal distribution, diversity and biochemical composition of appendicularians in Norwegian fjords. In: Gorsky, G., Youngbluth, M.J. & Deibel, D. (Eds.). **Response of marine ecosystems to global change: Ecological impact of Appendicularians**. Paris, Contemporary Publishing International, pp. 227-254.
- Barros, S.S. 2007. **Cladóceros (Crustacea: Branchiopoda) na Baía de Guanabara (RJ, Brasil): Distribuição, aspectos reprodutivos e sucesso de eclosão**. Tese de Doutorado, Zoologia do Museu Nacional, Universidade Federal do Rio de Janeiro, 92p.
- Barros, S.S., Alecrim, V.P., Marazzo, A. & Valentin, J.L. 2000. Resting eggs of cladocerans in Guanabara Bay – RJ, Brazil: horizontal, vertical and temporal distribution. **Nauplius**, 8: 237-244.
- Barz, K. & Hirche, H.-J. 2005. Seasonal development of scyphozoan medusae and the predatory impact of *Aurelia aurita* on the zooplankton community in the Bornholm Basin (central Baltic Sea). **Mar. Biol.**, 147: 465-476.
- Bernier, R. & Locke, A. 2006. New record of *Penilia avirostris* Dana, 1849 (Cladocera) in the Gulf of St. Lawrence. **Crustaceana**, 79: 949-959.
- Björnberg, T.K.S. & Forneris, L. 1955. Resultados científicos do cruzeiro do “Baependi” e do “Vega” à Ilha de Trindade – Copelata I. **Contrções. Inst. Oceanogr.**, 1: 1-68.
- Björnberg, T.K.S. & Forneris, L. 1956a. On the uneven distribution of the Copelata of the Fernando de Noronha area. **Bolm. Inst. Oceanogr.**, 7: 105-111.
- Björnberg, T.K.S. & Forneris, L. 1956b. On the uneven distribution of the Copelata of the Alcatrazes area. **Bolm. Inst. Oceanogr.**, 7: 113-115.
- Björnberg, T.K.S. & Forneris, L. 1958. Resultados científicos de los cruceros del “Baependi” y del “Vega” a la Isla Trindade – Copelata II. **Neotropica**, 4: 81-85.

- Bosch, H.F. & Taylor, W.R. 1968. Marine cladocerans in the Chesapeake Bay estuary. **Crustaceana**, 15: 161-164.
- Bosch, H.F. & Taylor, W.R. 1973a. Distribution of the cladoceran *Podon polyphemoides* in Chesapeake Bay, **Mar. Biol.**, 19: 161-171.
- Bosch, H.F. & Taylor, W.R. 1973b. Diurnal vertical migration of an estuarine cladoceran, *Podon polyphemoides*, in Chesapeake Bay, **Mar. Biol.**, 19: 172-181.
- Bryan, B.B. 1979. The diurnal reproductive cycle of *Evadne tergestina* Claus (Cladocera, Podonidae) in Chesapeake Bay, U.S.A. **Crustaceana**, 36: 229-236.
- Büchmann, A. & Kapp, H. 1975. Taxonomic characters used for the distinction of species of Appendicularia. **Mitt. Hamburg. Zool. Mus. Inst.**, 72: 201-228.
- Buyukates, Y. & Inanmaz, O.E. 2007. Temporal variations in vertical distribution and occurrence of marine cladocerans in an urbanized harbour, Dardanelles, Turkey. **Crustaceana**, 80: 1293-1302.
- Campos, M.A.G. 2000. **As Appendicularia (Chordata: Tunicata) da região compreendida entre Cabo Frio (RJ) e Cabo de Santa Marta Grande (SC)**. Dissertação de Mestrado, Instituto Oceanográfico, Universidade de São Paulo, 120p.
- Campos, M.A.G. 2004. **Apendiculárias da costa brasileira**. Tese de Doutorado, Instituto Oceanográfico, Universidade de São Paulo, 169p.
- Capitanio, F.L. & Esnal, G.B. 1996. Caracterización morfológica de los estadios de madurez de *Oikopleura fusiformis* (Tunicata, Appendicularia). **Physis Sec. A**, 52: 13-17.
- Capitanio, F.L. & Esnal, G.B. 1998. Vertical distribution of maturity stages of *Oikopleura dioica* (Tunicata, Appendicularia) in the frontal system off Valdés Peninsula, Argentina. **Bull. Mar. Sci.**, 63: 531-539.
- Capitanio, F.L., Marschoff, E.R. & Esnal, G.B. 1995. Distribution and characterization of the maturity stages of *Oikopleura dioica* (Tunicata, Appendicularia) in the area of Peninsula Valdés, Argentina. **Iheringia Sér. Zool.**, 79: 59-66.
- Capitanio, F.L., Pájaro, M. & Esnal, G.B. 1997. Appendicularians (Chordata, Tunicata) in the diet of anchovy (*Engraulis anchoita*) in the Argentine Sea. **Sci. Mar.**, 61: 9-15.
- Capitanio, F.L., Pájaro, M. & Esnal, G.B. 2005. Appendicularians: an important food supply for the Argentine anchovy *Engraulis anchoita* in coastal waters. **J. Appl. Ichthyol.**, 21: 414-419.

- Capitanio, F.L., Curelovich, J., Tresguerres, M., Negri, R.M., Viñas, M.D. & Esnal, G.B. 2008. Seasonal cycle of appendicularians at a coastal station (38°28'S, 57°41'W) of the SW Atlantic Ocean. **Bull. Mar. Sci.**, 82: 171-184.
- Castellanos-Osorio, I.A. 2003. Appendicularians (Tunicata) of Banco Chinchorro, Caribbean Sea. **Bull. Mar. Sci.**, 73: 133-140.
- Castro, B.M. & Miranda, L.B. 1998. Physical oceanography of the western Atlantic continental shelf located between 4°N and 34°S coastal segment (4,W). In: Robinson, A.R. & Brink, K.H. (Eds.). **The Sea**. New York, John Wiley & Sons, v. 11, pp. 209-251.
- Castro, B.M., Miranda, L.B. & Miyao, S.Y. 1987. Condições hidrográficas na plataforma continental ao largo de Ubatuba: variações sazonais e em média escala. **Bolm. Inst. Oceanogr.**, 35: 135-151.
- Castro, B.M., Lorenzetti, J.A., Silveira, I.C.A. & Miranda, L.B. 2006. Estrutura termohalina e circulação na região entre o Cabo de São Tomé (RJ) e o Chuí (RS). In: Rossi-Wongtschowski, C.L.D.B. & Madureira, L.S.P. (Eds.). **O Ambiente Oceanográfico da Plataforma Continental e do Talude na Região Sudeste-Sul do Brasil**. São Paulo, Edusp, pp. 11-120.
- Cheng, C. 1947. On the fertility of marine Cladocera with a note on the formation of the resting egg in *Evadne nordmanni* Lóven and *Podon intermedius* Lilljeborg. **J. Mar. Biol. Ass. U.K.**, 26: 551-561.
- Choe, N. & Deibel, D. 2008. Temporal and vertical distributions of three appendicularian species (Tunicata) in Conception Bay, Newfoundland. **J. Plankton Res.**, 30: 969-979.
- Ciechomski, J.D. 1967. Investigations of food and feeding habitats of larvae and juveniles of the Argentine anchovy *Engraulis anchoita*. **Calcofi Rep.**, 11: 72-81.
- Dadon, J.R. & Esnal, G.B. 1995. Abundance and assemblages of planktonic Tunicata (Chordata) and Thecosomata (Mollusca) off South Brazil. **Physic Sec. A**, 50: 25-30.
- Davoll, P.J. & Youngbluth, M.J. 1990. Heterotrophic activity on appendicularian (Tunicata: Appendicularia) houses in mesopelagic regions and their potential contribution to particle flux. **Deep-Sea Res.**, 37: 285-294.
- Deibel, D. 1986. Feeding mechanism and house of the appendicularian *Oikopleura vanhoeffeni*. **Mar. Biol.**, 93: 429-436.

- Deibel, D. & Turner, J.T. 1985. Zooplankton feeding ecology: contents of fecal pellets of the appendicularian *Oikopleura vanhoeffeni*. **Mar. Ecol. Prog. Ser.**, 27: 67-78.
- Deibel, D., Dickson, M.-L. & Powell, C.V.L. 1985. Ultrastructure of the mucous feeding filter of the house of the appendicularian *Oikopleura vanhoeffeni*. **Mar. Ecol. Prog. Ser.**, 27: 79-86.
- Della Croce, N. 1966. Observations on the marine cladoceran *Penilia avirostris* in northwestern Atlantic waters. **U.S. Bur. Sport Fish. Wildlife Tech. Pap.**, 3: 1-13.
- Della Croce, N. & Bettanin, S. 1965. Sviluppo embrionale della forma partenogenetica di *Penilia avirostris* Dana. **Cah. Biol. Mar.**, 6: 269-275.
- Della Croce, N. & Bettanin, S. 1969. Formazione delle uova durevoli in *Penilia avirostris* Dana. **Cah. Biol. Mar.**, 10: 95-102.
- Della Croce, N. & Venugopal, P. 1972. Distribution of marine cladocerans in the Indian Ocean. **Mar. Biol.**, 15: 132-138.
- Della Croce, N. & Venugopal, P. 1973. *Penilia avirostris* Dana in the Indian Ocean (Cladocera). **Int. Revue Ges. Hydrobiol.**, 58: 713-721.
- Egloff, D.A., Fofonoff, P.W. & Onbé, T. 1997. Reproductive biology of marine cladocerans. **Adv. Mar. Biol.**, 31: 79-168.
- Eriksson, S. 1974. The occurrence of marine Cladocera on the west coast of Sweden. **Mar. Biol.**, 26: 319-327.
- Esnal, G.B. 1981. Appendicularia. In: Boltovskoy, D. (Ed.). **Atlas del Zooplancton del Atlántico Sudoccidental y Métodos de Trabajo con el Zooplancton Marino**. Mar del Plata, INIDEP, pp. 809-827.
- Esnal, G.B. 1999. Appendicularia. In: Boltovskoy, D. (Ed.). **South Atlantic zooplankton**. Leiden, Backhuys Publishers, v. 2, pp. 1375-1399.
- Esnal, G.B. & Castro, R.J. 1977. Distributional and biometrical study of appendicularians from the West South Atlantic Ocean. **Hydrobiologia**, 56: 241-246.
- Esnal, G.B. & Castro, R.J. 1985. Caracterización de estadios de madurez y variaciones intraespecíficas en *Oikopleura longicauda* (Vogt, 1854) (Tunicata, Appendicularia). **Physis Secc. A**, 43: 19-24.
- Esnal, G.B., Sankarankutty, C. & Castro, R.J. 1985. Diurnal and seasonal fluctuations of *Oikopleura dioica* Fol, 1872 (Tunicata, Appendicularia) in the mouth of the River Potengi (North Brazil). **Physis Secc. A**, 43: 65-71.

- Fenaux, R. 1977. Life history of the appendicularians (genus *Oikopleura*). In: **Proc. Symp. Warm Water Zoopl.**, Spec. Publ. Natn. Inst. Oceanogr., Goa, pp. 497-510.
- Fernández, D. & Acuña, J.L. 2003. Enhancement of marine phytoplankton blooms by appendicularian grazers. **Limnol. Oceanogr.**, 48: 587-593.
- Flood, P.R. 1991. Architecture of, water circulation and flow rate in, the house of the planktonic tunicate *Oikopleura labradoriensis*. **Mar. Biol.**, 111: 95-111.
- Flood, P.R. 2003. House formation and feeding behaviour of *Fritillaria borealis* (Appendicularia: Tunicata). **Mar. Biol.**, 143: 467-475.
- Flood, P.R., Deibel, D. & Morris, C.C. 1992. Filtration of colloidal melanin from sea water by planktonic tunicates. **Nature**, 355: 630-632.
- Forneris, L. 1957. The geographical distribution of the Copelata. **An. Acad. Bras. Cienc.**, 29: 273-284.
- Forneris, L. 1965. Appendicularian species groups and Southern Brazil water masses. **Bolm. Inst. Oceanogr.**, 14: 53-114.
- Forró, L., Korovchinsky, N., Kotov, A.A. & Petrusek, A. 2008. Global diversity of cladocerans (Cladocera; Crustacea) in freshwater. **Hydrobiologia**, 595: 177-184.
- Frey, D.G. 1982. Contrasting strategies of gamogenesis in northern and southern populations of Cladocera. **Ecology**, 63: 223-241.
- Gieskes, W.W.C. 1971a. Ecology of the Cladocera of the North Atlantic and North Sea, 1960-1967. **Neth. J. Sea Res.**, 5: 342-376.
- Gieskes, W.W.C. 1971b. The succession of two *Podon* (Crustacea, Cladocera) species in the North Sea. **Neth. J. Sea Res.**, 5: 377-381.
- Gliwicz, Z.M. & Lampert, W. 1994. Clutch-size variability in *Daphnia*: Body-size related effects of egg predation by cyclopoid copepods. **Limnol. Oceanogr.**, 39: 479-485.
- Gomes, C.L., Marazzo, A. & Valentin, J.L. 2000. Temporal and spatial distribution of Cladocera in the coast of Rio de Janeiro City, Brazil. **Nauplius**, 8: 205-214.
- Grahame, J. 1976. Zooplankton of a tropical harbour: the numbers, composition, and response to physical factors of zooplankton in Kingston Harbour, Jamaica. **J. Exp. Mar. Biol. Ecol.**, 25: 219-237.
- Guisande, C. & Gliwicz, Z.M. 1992. Egg size and clutch size in two *Daphnia* species grown at different food levels. **J. Plankton Res.**, 14: 997-1007.

- Gyllström, M. & Hansson, L.A. 2004. Dormancy in freshwater zooplankton: Induction, termination and the importance of benthic-pelagic coupling. **Aquat. Sci.**, 66: 274-295.
- Hairston, N.G.Jr. & Cáceres, C.A. 1996. Distribution of crustacean diapauses: micro and macroevolutionary pattern and process. **Hydrobiologia**, 320: 27-44.
- Hairston, N.G.Jr. & Kearns, C.M. 2002. Temporal dispersal: ecological and evolutionary aspects of zooplankton egg banks and the role of sediment mixing. **Integr. Comp. Biol.**, 42: 481-491.
- Hansen, J.L.S., Kiørboe, T. & Alldredge, A.L. 1996. Marine snow derived from abandoned larvacean houses: sinking rates, particle content and mechanisms of aggregate formation. **Mar. Ecol. Prog. Ser.**, 141: 205-215.
- Hidaka, K. 2008. Species composition and horizontal distribution of the appendicularian community in waters adjacent to the Kuroshio in winter-early spring. **Plankton Benthos Res.**, 3: 152-164.
- Hopcroft, R.R. 2005. Diversity in larvaceans: How many species? In: Gorsky, G., Youngbluth, M.J. & Deibel, D. (Eds.). **Response of marine ecosystems to global change: Ecological impact of Appendicularians**. Paris, Contemporary Publishing International, pp. 45-57.
- Hopcroft, R.R. & Roff, J.C. 1995. Zooplankton growth rates: extraordinary production by the larvacean *Oikopleura dioica* in tropical waters. **J. Plankton Res.**, 17: 205-220.
- Hopcroft, R.R. & Roff, J.C. 1998. Production of tropical larvaceans in Kingston Harbour, Jamaica: are we ignoring an important secondary producer? **J. Plankton Res.**, 20: 557-569.
- Hopcroft, R.R., Roff, J.C. & Bouman, H.A. 1998. Zooplankton growth rates: the larvaceans *Appendicularia*, *Fritillaria* and *Oikopleura* in tropical waters. **J. Plankton Res.**, 20: 539-555.
- Jaspers, C., Nielsen, T.G., Carstensen, J., Hopcroft, R.R. & Møller, E.F. 2009. Metazooplankton distribution across the Southern Indian Ocean with emphasis on the role of Larvaceans. **J. Plankton Res.**, 31: 525-540.
- Johns, D.G., Edwards, M., Greve, W. & John, A.W.G. 2005. Increasing prevalence of the marine cladoceran *Penilia avirostris* (Dana, 1852) in the North Sea. **Helgol. Mar. Res.**, 59: 214-218.

- Katechakis, A. & Stibor, H. 2004. Feeding selectivities on the marine cladocerans *Penilia avirostris*, *Podon intermedius* and *Evadne nordmanni*. **Mar. Biol.**, 145: 529-539.
- Katechakis, A., Stibor, H., Sommer, U. & Hansen, T. 2002. Changes in the phytoplankton community and microbial food web of Blanes Bay (Catalan Sea, NW Mediterranean) under prolonged grazing pressure by doliolids (Tunicata), cladocerans or copepods (Crustacea). **Mar. Ecol. Prog. Ser.**, 234: 55-69.
- Katechakis, A., Stibor, H., Sommer, U. & Hansen, T. 2004. Feeding selectivities and food niche separation of *Acartia clausi*, *Penilia avirostris* (Crustacea) and *Doliolum denticulatum* (Thaliacea) in Blanes Bay (Catalan Sea, NW Mediterranean). **J. Plankton Res.**, 26: 589-603.
- Kim, S.W. & Onbé, T. 1989a. Distribution and zoogeography of the marine cladoceran *Podon schmackeri* in the northwestern Pacific. **Mar. Biol.**, 102: 203-210.
- Kim, S.W. & Onbé, T. 1989b. Observations on the biology of the marine cladoceran *Podon schmackeri*. **J. Crust. Biol.**, 9: 54-59.
- Kim, S.W., Onbé, T. & Yoon, Y.H. 1989. Feeding habits of marine cladocerans in the Inland Sea of Japan. **Mar. Biol.**, 100: 313-318.
- King, K.R., Hollibaugh, J.T. & Azam, F. 1980. Predator-Prey interactions between the larvacean *Oikopleura dioica* and bacterioplankton in enclosed water columns. **Mar. Biol.**, 56: 49-57.
- Kleiven, O.T., Larsson, P. & Hobaek, A. 1992. Sexual reproduction in *Daphnia magna* requires three stimuli. **Oikos**, 65: 197-206.
- Koch, U., Von Elert, E. & Straile, D. 2009. Food quality triggers the reproductive mode in the cyclical parthenogen *Daphnia* (Cladocera). **Oecologia**, 159: 317-324.
- Koski, M., Møller, E.F., Maar, M. & Visser, A.W. 2007. The fate of discarded appendicularian houses: degradation by the copepod, *Microsetella norvegica*, and other agents. **J. Plankton Res.**, 29: 641-654.
- Larson, R.J. 1991. Diet, prey selection and daily ration of *Stomolophus meleagris*, a filter-feeding Scyphomedusa from the NE Gulf of Mexico. **Estuar. Coast. Shelf Sci.**, 32: 511-525.
- Lipej, L., Mozetic, P., Turk, V. & Malej, A. 1997. The trophic role of the marine cladoceran *Penilia avirostris* in the Gulf of Trieste. **Hydrobiologia**, 360: 197-203.

- Lochhead, J.H. 1954. On the distribution of a marine cladoceran, *Penilia avirostris* Dana (Crustacea, Branchiopoda), with a note on its reported bioluminescence. **Biol. Bull., Woods Hole**, 107: 92-105.
- Longhurst, A.R. 1985. The structure and evolution of plankton communities. **Progr. Oceanogr.**, 15: 1-35.
- Longhurst, A.R. & Seibert, D.L.R. 1972. Oceanic distribution of *Evadne* in the eastern Pacific (Cladocera). **Crustaceana**, 22: 239-248.
- López-Urrutia, A., Harris, R.P. & Smith, T. 2004. Predation by calanoid copepods on the appendicularian *Oikopleura dioica*. **Limnol. Oceanogr.**, 49: 303-307.
- López-Urrutia, A., Harris, R.P., Acuña, J.L., Båmstedt, U., Flood, P.R., Fyhn, H.J., Gasser, B., Gorsky, G., Irigoien, X., & Martinussen, M.B. 2005. A comparison of appendicularian seasonal cycles in four distinct European coastal environments. In: Gorsky, G., Youngbluth, M.J. & Deibel, D. (Eds.). **Response of marine ecosystems to global change: Ecological impact of Appendicularians**. Paris, Contemporary Publishing International, pp. 255-276.
- López-Urrutia, A., Acuña, J.L., Irigoien, X. & Harris, R. 2003a. Food limitation and growth in temperate epipelagic appendicularians (Tunicata). **Mar. Ecol. Prog. Ser.**, 252: 143-157.
- López-Urrutia, A., Irigoien, X., Acuña, J.L. & Harris, R. 2003b. *In situ* feeding physiology and grazing impact of the appendicularian community in temperate waters. **Mar. Ecol. Prog. Ser.**, 252: 125-141.
- Lürling, M., Roozen, F., Van Donk, E. & Goser, B. 2003. Response of *Daphnia* to substances released from crowded congeners and conspecifics. **J. Plankton Res.**, 25: 967-978.
- Marazzo, A. & Valentin, J.L. 2000. Daily variation of marine cladoceran densities in a tropical bay – Brazil. **Hydrobiologia**, 428: 205-208.
- Marazzo, A. & Valentin, J.L. 2001a. Spatial and temporal variations of *Penilia avirostris* and *Evadne tergestina* (Crustacea, Branchiopoda) in a tropical bay, Brazil. **Hydrobiologia**, 445: 133-139.
- Marazzo, A. & Valentin, J.L. 2001b. Diel changes in embryonic maturation in two species of marine cladocerans in Guanabara Bay, Rio de Janeiro, Brazil. **Rev. Bras. Zool.**, 18: 353-356.
- Marazzo, A. & Valentin, J.L. 2003a. Population dynamics of *Penilia avirostris* (Dana, 1852) (Cladocera) in a tropical bay. **Crustaceana**, 76: 803-817.

- Marazzo, A. & Valentin, J.L. 2003b. Population parameters of *Pleopsis polyphemoides* (Crustacea, Cladocera) in a tropical bay. **Estuar. Coast. Shelf Sci.**, 57: 1015-1021.
- Marazzo, A. & Valentin, J.L. 2003c. *Penilia avirostris* (Crustacea, Ctenopoda) in a tropical bay: variations in density and aspects of reproduction. **Acta Oecol.**, 24: S251-S257.
- Marazzo, A. & Valentin, J.L. 2004a. Population dynamics of *Pseudevadne tergestina* (Branchiopoda: Onychopoda) in Guanabara Bay, Brazil. **Braz. Archs. Biol. Technol.**, 47: 713-723.
- Marazzo, A. & Valentin, J.L. 2004b. Reproductive aspects of marine cladocerans *Penilia avirostris* and *Pseudevadne tergestina* (Crustacea, Branchiopoda) in the outer part of Guanabara Bay, Brazil. **Braz. J. Biol.**, 64: 543-549.
- Matsumura-Tundisi, T. 1970. On the seasonal occurrence of appendicularians in waters off the coast of São Paulo state. **Bolm. Inst. Oceanogr.**, 19: 131-144.
- Melo Júnior, M. 2009. **Produção secundária e aspectos reprodutivos de copépodes pelágicos ao largo de Ubatuba (SP, Brasil)**. Tese de Doutorado, Instituto Oceanográfico, Universidade de São Paulo, 186p.
- Miyashita, L.K., Melo Júnior, M. & Lopes, R.M. 2009. Estuarine and oceanic influences on copepod abundance and production of a subtropical coastal area. **J. Plankton Res.**, 31: 815-826.
- Morote, E., Olivar, M.P., Villate, F. & Uriarte, I. 2008. Diet of round sardinella, *Sardinella aurita*, larvae in relation to plankton availability in the NW Mediterranean. **J. Plankton Res.**, 30: 807-816.
- Morris, C.C. & Deibel, D. 1993. Flow rate and particle concentration within the house of the pelagic tunicate *Oikopleura vanhoeffeni*. **Mar. Biol.**, 115: 445-452.
- Mugrabe, G., Barros, S., Marazzo, A. & Valentin, J.L. 2007. Hatching rates of resting eggs of 'Cladocera' (Crustacea, Branchiopoda) at a tropical bay, Brazil. **Braz. J. Biol.**, 67: 527-530.
- Mullin, M.M. & Onbé, T. 1992. Diel reproduction and vertical distributions of the marine cladocerans, *Evadne tergestina* and *Penilia avirostris*, in contrasting coastal environments. **J. Plankton Res.**, 14: 41-59.
- Nakamura, Y. 1998. Blooms of tunicates *Oikopleura* spp. and *Dolioletta gegenbauri* in the Seto Inland Sea, Japan, during summer. **Hydrobiologia**, 385: 183-192.

- Nakamura, Y., Suzuki, K., Suzuki, S. & Hiromi, J. 1997. Production of *Oikopleura dioica* (Appendicularia) following a picoplankton 'bloom' in a eutrophic coastal area. **J. Plankton Res.**, 19: 113-124.
- Nip, T.H.M., Ho, W.Y. & Wong, C.K. 2003. Feeding ecology of larval and juvenile black seabream (*Acanthopagrus schlegeli*) and Japanese seaperch (*Lateolabrax japonicus*) in Tolo Harbour, Hong Kong. **Environ. Biol. Fish.**, 66: 197-209.
- Nival, S. & Ravera, S. 1979. Morphological study of the appendages of the marine cladoceran *Evadne spinifera* Müller by means of the scanning electron microscope. **J. Plankton Res.**, 1: 207-313.
- Ohtsuka, S. & Onbé, T. 1989. Evidence of selective feeding on larvaceans by the pelagic copepod *Candacia bipinnata* (Calanoida: Candaciidae). **J. Plankton Res.**, 11: 869-872.
- Ohtsuka, S., Böttger-Schnack, R., Okada, M. & Onbé, T. 1996. *In situ* feeding habitats of *Oncaea* (Copepoda: Poecilostomatoida) from the upper 250 m of the central Red Sea, with special reference to consumption of appendicularian houses. **Bull. Plankton Soc. Japan**, 43: 89-105.
- Ohtsuka, S., Kubo, N., Okada, M. & Gushima, K. 1993. Attachment and feeding of pelagic copepods on larvacean houses. **J. Oceanogr.**, 49:115-120.
- Olmstead, A.W. & LeBlanc, G.A. 2002. Juvenoid hormone methyl farnesoate is a sex determinant in the crustacean *Daphnia magna*. **J. Exp. Zool.**, 293: 736-739.
- Omori, M. & Ikeda, T. 1984. **Methods in marine zooplankton ecology**. New York, John Wiley & Sons, 332p.
- Onbé, T. 1974. Studies on the ecology of marine cladocerans. **Bull. Plankton Soc. Japan**, 20: 74-77.
- Onbé, T. 1977. The biology of marine cladocerans in a warm temperate water. In: **Proc. Symp. Warm Water Zoopl.**, Spec. Publ. Natn. Inst. Oceanogr., Goa, pp. 383-398.
- Onbé, T. 1978. Gamogenetic forms of *Evadne tergestina* Claus (Branchiopoda, Cladocera) of the Inland Sea of Japan. **J. Fac. Fish. Anim. Husb. Hiroshima Univ.**, 17: 43-52.
- Onbé, T. 1983. Preliminary observations on the biology of a marine cladoceran *Pleopis* ('Podon') *schmackeri* (Poppe). **J. Fac. Appl. Biol. Sci. Hiroshima Univ.**, 22: 55-64.

- Onbé, T. 1985. Seasonal fluctuations in the abundance of populations of marine cladocerans and their resting eggs in the Inland Sea of Japan. **Mar. Biol.**, 87: 83-88.
- Onbé, T. 1999. Ctenopoda and Onychopoda (=Cladocera). In: Boltovskoy, D. (Ed.). **South Atlantic zooplankton**. Leiden, Backhuys Publishers, v. 1, pp. 797-813.
- Onbé, T. & Ikeda, T. 1995. Marine cladocerans in Toyama Bay, southern Japan: seasonal occurrence and day-night vertical distributions. **J. Plankton Res.**, 17: 595-609.
- Paffenhöfer, G.-A. 1975. On the biology of Appendicularia of the southeastern North Sea. In: Persoone, G. & Jaspers, E. (Eds.). **Proc. 10th Eur. Symp. Mar. Biol.**, Ostend, Belgium. Wetteren, Universa Press, v. 2, pp. 437-455.
- Paffenhöfer, G.-A. & Orcutt, J.D. 1986. Feeding, growth and food conversion of the marine cladoceran *Penilia avirostris*. **J. Plankton Res.**, 8: 741-754.
- Pires-Vanin, A.M.S. & Matsuura, Y. 1993. Estrutura e função do ecossistema de plataforma continental da região de Ubatuba, Estado de São Paulo: uma introdução. **Publção Esp. Inst. Oceanogr.**, 10: 1-8.
- Platt, T. 1977. Population ecology of marine cladocera in St. Margaret's Bay, Nova Scotia. **Fish. Mar. Serv. Tech. Rept.**, 698: 1-142.
- Platt, T. & Yamamura, N. 1986. Prenatal mortality in a marine cladoceran, *Evadne nordmanni*. **Mar. Ecol. Prog. Ser.**, 29: 127-139.
- Purcell, J.E. 2003. Predation on zooplankton by large jellyfish, *Aurelia labiata*, *Cyanea capillata* and *Aequorea aequorea*, in Prince William Sound, Alaska. **Mar. Ecol. Prog. Ser.**, 246: 137-152.
- Purcell, J.E., Sturdevant, M.V. & Galt, C.P. 2005. A review of appendicularians as prey of invertebrate and fish predators. In: Gorsky, G., Youngbluth, M.J. & Deibel, D. (Eds.). **Response of marine ecosystems to global change: ecological impact of Appendicularians**. Paris, Contemporary Publishing International, pp. 359-434.
- Ramirez, F.C. & De Vresse, P. 1974. Taxonomia y distribucion de los cladoceros (Crustacea, Phyllozoa) de un sector de la plataforma bonaerense y adyacencias. **Physis Secc. A**, 33: 511-526.
- Ramirez, F.C. & Perez Seijas, G.M. 1985. New data on the ecological distribution of cladocerans and first local observations on reproduction of *Evadne nordmanni* and *Podon intermedius* (Crustacea, Cladocera) in Argentine Sea waters. **Physis Secc. A**, 43: 131-143.

- Resgalla Jr., C. 2008. Pteropoda, Cladocera, and Chaetognatha associations as hydrological indicators in the southern Brazilian Shelf. **Lat. Am. J. Aquat. Res.**, 36: 271-282.
- Resgalla Jr., C. & Montú, M. 1993. Cladóceros marinhos da plataforma continental do Rio Grande do Sul – Brasil. **Nauplius**, 1: 63-79.
- Robison, B.H., Reisenbichler, K.R. & Sherlock, R.E. 2005. Giant larvacean houses: rapid carbon transport to the deep sea floor. **Science**, 308: 1609-1611.
- Rocha, C.E.F. 1977. **Distribuição dos Cladocera e Ostracoda (Crustacea) planctônicos marinhos ao largo de Santos, Brasil**. Dissertação de Mestrado, Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, 100p.
- Rocha, C.E.F. 1982. Distribution of the marine cladocerans (Crustacea, Branchiopoda) off Santos, Brazil. **Bol. Zool. Univ. S. Paulo**, 7: 155-169.
- Rocha, C.E.F. 1985. The occurrence of *Pleopis schmackeri* (Pope) in the Southern Atlantic and other marine cladocerans on the Brazilian coast. **Crustaceana**, 49: 202-204.
- Roff, J.C. & Hopcroft, R.R. 1986. High precision microcomputer based measuring system for ecological research. **Can. J. Fish. Aquat. Sciences**, 43: 2044-2048.
- Roff, J.C., Turner, J.T., Webber, M.K. & Hopcroft, R.R. 1995. Bacterivory by tropical copepod nauplii: extent and possible significance. **Aquat. Microb. Ecol.**, 9: 165-175.
- Rose, K., Roff, J.C. & Hopcroft, R.R. 2004. Production of *Penilia avirostris* in Kingston Harbour, Jamaica. **J. Plankton Res.**, 26: 605-615.
- Saldanha-Corrêa, F.M.P. & Giancesella, S.M.F. 2004. A microcosm approach on the potential effects of the vertical mixing of water masses over the primary productivity and phytoplankton biomass in the southern Brazilian coastal region. **Braz. J. Oceanogr.**, 52: 167-182.
- Sato, R., Tanaka, Y. & Ishimaru, T. 2001. House production by *Oikopleura dioica* (Tunicata, Appendicularia) under laboratory conditions. **J. Plankton Res.**, 23: 415-423.
- Sato, R., Tanaka, Y. & Ishimaru, T. 2003. Species-specific house productivity of appendicularians. **Mar. Ecol. Prog. Ser.**, 259: 163-172.
- Sato, R., Ishibashi, Y., Tanaka, Y., Ishimaru, T. & Dagg, M.J. 2008. Productivity and grazing impact of *Oikopleura dioica* (Tunicata, Appendicularia) in Tokyo Bay. **J. Plankton Res.**, 30: 299-309.

- Scheinberg, R.D., Landry, M.R. & Calbet, A. 2005. Grazing of two common appendicularians on the natural prey assemblage of a tropical coastal ecosystem. **Mar. Ecol. Prog. Ser.**, 294: 201-212.
- Shiga, N. 1985. Seasonal and vertical distributions of Appendicularia in Volcano Bay, Hokkaido, Japan. **Bull. Mar. Sci.**, 37: 425-439.
- Sinque, C. 1976. **A migração vertical das Appendicularia (Tunicata) ao largo de Santos (Brasil)**. Dissertação de Mestrado, Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, 69p.
- Smith, A. S., Acharya, K. & Jack, J. 2009. Overcrowding, food and phosphorus limitation effects on ehippia production and population dynamics in the invasive species *Daphnia lumholtzi*. **Hydrobiologia**, 618: 47-56.
- Sommer, F., Hansen, T., Feuchtmayr, H., Santer, B., Tokle, N. & Sommer, U. 2003. Do calanoid copepods suppress appendicularian in the coastal ocean? **J. Plankton Res.**, 25: 869-871.
- Sommer, U. & Stibor, H. 2002. Copepoda-Cladocera-Tunicata: The role of three major mesozooplankton groups in pelagic food webs. **Ecol. Res.**, 17: 161-174.
- Spinelli, M.L., Martos, P., Esnal, G.B. & Capitanio, F.L. 2009. Appendicularian assemblages and their space-time variability off the La Plata River, SW Atlantic Ocean. **Estuar. Coast. Shelf Sci.**, 85: 97-106.
- Steinberg, D.K. 1995. Diet of copepods (*Scopalatum vorax*) associated with mesopelagic detritus (giant larvacean houses) in Monterey Bay, California. **Mar. Biol.**, 122: 571-584.
- Steinberg, D.K., Silver, M.W., Pilskaln, C.H., Coale, S.L. & Paduan, J.B. 1994. Midwater zooplankton communities on pelagic detritus (giant larvacean houses) in Monterey Bay, California. **Limnol. Oceanogr.**, 39: 1606-1620.
- Sterza, J.M. & Fernandes, L.L. 2006. Distribution and abundance of Cladocera (Branchiopoda) in the Paraíba do Sul River estuary, Rio de Janeiro, Brazil. **Braz. J. Oceanogr.**, 54: 193-204.
- Stibor, H., Vadstein, O., Lippert, B., Roederer, W. & Olsen, Y. 2004. Calanoid copepods and nutrient enrichment determine population dynamics of the appendicularian *Oikopleura dioica*: a mesocosm experiment. **Mar. Ecol. Prog. Ser.**, 270: 209-215.
- Tang, K., Chen, Q.C. & Wong, C.K. 1995. Distribution and biology of marine cladocerans in the coastal waters of southern China. **Hydrobiologia**, 307: 99-107.

- Tomita, M., Ikeda, T. & Shiga, N. 1999. Production of *Oikopleura longicauda* (Tunicata: Appendicularia) in Toyama Bay, southern Japan Sea. **J. Plankton Res.**, 21: 2421-2430.
- Tomita, M., Shiga, N. & Ikeda, T. 2003. Seasonal occurrence and vertical distribution of appendicularians in Toyama Bay, southern Japan Sea. **J. Plankton Res.**, 25: 579-589.
- Tönnesson, K. & Tiselius, P. 2005. Diet of the chaetognaths *Sagitta setosa* and *S. elegans* in relation to prey abundance and vertical distribution. **Mar. Ecol. Prog. Ser.**, 289: 177-190.
- Turner, J.T., Tester, P.A. & Ferguson, R.L. 1988. The marine cladoceran *Penilia avirostris* and the 'microbial loop' of pelagic food webs. **Limnol. Oceanogr.**, 33: 245-255.
- Urban, J.L., McKenzie, C.H. & Deibel, B. 1992. Seasonal differences in the content of *Oikopleura vanhoeffeni* and *Calanus finmarchicus* faecal pellets: illustrations of zooplankton food web shifts in coastal Newfoundland waters. **Mar. Ecol. Prog. Ser.**, 84: 255-264.
- Urban-Rich, J., Fernández, D. & Acuña, J.L. 2006. Grazing impact on chromophoric dissolved organic matter (CDOM) by the larvacean *Oikopleura dioica*. **Mar. Ecol. Prog. Ser.**, 317: 101-110.
- Uye, S. 1982. Length-weight relationships of important zooplankton from the Inland Sea of Japan. **J. Oceanogr. Soc. Japan**, 38: 149-158.
- Uye, S. & Ichino, S. 1995. Seasonal variations in abundance, size composition, biomass and production rate of *Oikopleura dioica* (Fol) (Tunicata: Appendicularia) in a temperate eutrophic inlet. **J. Exp. Mar. Biol. Ecol.**, 189: 1-11.
- Valentin, J.L. & Marazzo, A. 2003. Modelling the population dynamics of *Penilia avirostris* (Branchiopoda, Ctenopoda) in a tropical bay. **Acta Oecol.**, 24: S369-S376.
- Valentin, J.L. & Marazzo, A. 2004. Embryonic development time of *Penilia avirostris* Dana, 1852 in a tropical bay in Brazil. **Braz. J. Biol.**, 64: 891-894.
- Valentin, J.L., Marazzo, A. & Gomes, C.L. 2003. The diel vertical migration pattern of the cladoceran *Pleopis polyphemoides* (Leuckart, 1859) in a stratified tropical bay. **Crustaceana**, 76: 513-521.

- Vargas, C.A. & González, H.E. 2004. Plankton community structure and carbon cycling in a coastal upwelling system. I. Bacteria, microprotozoans and phytoplankton in the diet of copepods and appendicularians. **Aquat. Microb. Ecol.**, 34: 151-164.
- Vargas, C.A., Tönnesson, K., Sell, A., Maar, M., Møller, E.F., Zervoudaki, T., Giannakourou, A., Christou, E., Satapoomin, S., Petersen, J.K., Nielsen, T.G. & Tiselius, P. 2002. Importance of copepods versus appendicularians in vertical carbon fluxes in a Swedish fjord. **Mar. Ecol. Prog. Ser.**, 241: 125-138.
- Verity, P.G. & Smetacek, V. 1996. Organism life cycles, predation, and the structure of marine pelagic ecosystems. **Mar. Ecol. Prog. Ser.**, 130: 277-293.
- Viñas, M.D., Ramírez, F.C., Santos, B.A. & Marrari, M. 2007. Spatial and temporal distribution of Cladocera in the Argentine Sea. **Hydrobiologia**, 594: 59-68.
- Welschmeyer, N.A. 1994. Fluorometric analysis of chlorophyll *a* in the presence of chlorophyll *b* and pheopigments. **Limnol. Oceanogr.**, 39: 1985-1992.
- Wong, C.K., Ji, C. & Nip, T.H.M. 2004. Diel cycle in the percentage abundance of parthenogenetic females with embryos of different developmental stages in four species of marine cladocerans. **J. Plankton Res.**, 26: 1095-1103.
- Wong, C.K., Vivian, C.Y.L. & Chan, A. 2008. Diel cycles of reproduction and vertical migration in the marine cladocerans *Pseudevadne tergestina* and *Penilia avirostris*. **J. Plankton Res.**, 30: 65-73.
- Wong, C.K., Liu, X.J., Siu, Y.Y. & Hwang, J.S. 2006. Study of selective feeding in the marine cladoceran *Penilia avirostris* by HPLC pigment analysis. **J. Exp. Mar. Biol. Ecol.**, 331: 21-32.
- Yoo, K.I. & Kim, S.W. 1987. Seasonal distribution of marine cladocerans in Chinhae Bay, Korea. **J. Oceanol. Soc. Kor.**, 22: 80-86.
- Young, J.W. & Davis, T.L.O. 1990. Feeding ecology of larvae of southern bluefin, albacore and skipjack tunas (Pisces: Scombridae) in the eastern Indian Ocean. **Mar. Ecol. Prog. Ser.**, 61: 17-29.
- Zaret, T.M. 1972. Predators, invisible prey, and nature of polymorphism in Cladocera (Class Crustacea). **Limnol. Oceanogr.**, 17: 171-184.
- Zubkov, M.V. & López-Urrutia, A. 2003. Effect of appendicularians and copepods on bacterioplankton composition and growth in the English Channel. **Aquat. Microb. Ecol.**, 32: 39-46.

9. Anexos

Anexo I. Densidade (ind. m⁻³) de *P. avirostris*, dos podonídeos e dos apendiculários na plataforma interna de Ubatuba, em cada mês amostrado.

Ano	Mês	<i>P. avirostris</i>	Podonidae	Appendicularia
2005	Julho	290	x	x
	Agosto	3416	x	x
	Outubro	93	x	x
	Novembro	48	x	x
	Dezembro	46	x	x
2006	Janeiro	1190	x	x
	Fevereiro	674	x	x
	Março	1116	x	x
	Abril	435	x	x
	Maiο	1166	x	x
	Junho	2290	x	x
	Julho	14	x	x
	Agosto	20	x	x
	Setembro	245	x	x
	Outubro	311	x	x
	Novembro	103	x	x
	Dezembro	649	x	x
	2007	Janeiro	225	6
Fevereiro		1057	7	196
Março		1592	13	144
Abril		2250	5	476
Maiο		3	6	5
Junho		22	0	61
Julho		378	16	62
Agosto		62	6	256
Setembro		185	40	537
Outubro		623	93	38
Novembro		5282	26	81
Dezembro		1431	49	684
2008		Janeiro	1712	41
	Fevereiro	461	29	287
	Março	1509	28	674
	Abril	1083	63	490
	Maiο	769	7	320
	Junho	5881	362	221
	Julho	x	12	151
	Agosto	x	9	292
	Setembro	x	27	285
	Outubro	x	10	96
	Novembro	x	40	162
	Dezembro	x	68	208

x = meses não analisados.