

JOÃO VITOR HEBERLE LINS

**Variação sazonal da composição taxonômica e natureza biogênica
do fluxo vertical de material particulado na plataforma externa
da Região Sudeste do Brasil**

**São Paulo
2022**

JOÃO VITOR HEBERLE LINS

Variação sazonal da composição taxonômica e natureza biogênica
do fluxo vertical de material particulado na plataforma externa da
Região Sudeste do Brasil

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

Orientador: Prof. Dr. Frederico Pereira Brandini

São Paulo, 2022

João Vitor Heberle Lins

Varição sazonal da composição taxônômica e natureza biogênica do fluxo vertical de material particulado na plataforma externa da Região Sudeste do Brasil/ João Vitor Heberle Lins. – Brasil, 2022-

85 p. : il. (algumas color.) ;

Orientador: Prof. Dr. Frederico Pereira Brandini

Dissertação de Mestrado – Universidade de São Paulo

Instituto Oceanográfico

Departamento de Oceanografia Biológica , 2022.

1. Bomba-biológica. 2. Fluxo-vertical. 2. Microplâncton. I. Frederico Pereira Brandini. II. Universidade de São Paulo. III. Programa de Pós Graduação em Oceanografia Biológica. IV. Varição sazonal da composição taxonômica e natureza biogênica do fluxo vertical de material particulado na plataforma externa da Região Sudeste do Brasil

LINS, João Vitor Heberle. **Variação sazonal da composição taxonômica e natureza biogênica do fluxo vertical de material particulado na plataforma externa da Região Sudeste do Brasil.** Dissertação apresentada ao Instituto Oceanográfico da Universidade de São Paulo, como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Ciências, Programa de Oceanografia, área de Oceanografia Biológica.

Aprovado em: 30/06/2022

VERSÃO CORRIGIDA

Banca Examinadora

Prof. Dr. Frederico Pereira Brandini

IO - Universidade de São Paulo

Julgamento: Aprovado

Assinatura _____

Prof. Dr. Demetrio Boltovskoy

CONICET - Universidade de Buenos Aires

Julgamento: Aprovado

Assinatura _____

Prof. Dr. Humberto González Estay

ICML - Universidade Austral do Chile

Julgamento: Aprovado

Assinatura _____

Agradecimentos

As nove pessoas mais importantes para a realização deste trabalho são: Marlene, Luana, Duda, Mel, Giullia, Tara, Zoe e Rayska. A gratidão que eu sinto por vocês estende-se além das páginas desta dissertação e tende ao infinito, à vida, ao universo e tudo mais.

Quando cheguei a São Paulo, não esperava um ambiente tão acolhedor quanto o LABMAR, e todos os habitantes dele. Agradeço aos meus amigos e colegas, Mateus, Gabi, Giulia, Flávia, Luan e todas as pessoas dos laboratórios vizinhos com quem já tomei pelo menos um cafezinho. Agradeço principalmente ao Dr. Fred Brandini, por ter botado fé em mim e na minha pesquisa, e ao Dr. Pedro Tura, por ter compartilhado amostras, dados, conhecimento e conversas sinceras sobre as estruturas da academia e da sociedade, além do apoio e da motivação perante tudo isso.

Agradeço à banca avaliadora, Dr. Demetrio Boltovskoy e Dr. Humberto González; não apenas por terem me titulado como mestre em oceanografia biológica, mas também pela quantidade absurda de sedimento que os senhores analisaram para que eu, e tantos outros cientistas, tivessem ombros para subir. Agradeço também ao Dr. Luciano Fernandes, pelas ajudas taxonômicas, e ao Dr. Leonardo Rorig, por ter plantado as sementes da minha admiração pelo plâncton.

Também agradeço ao pessoal da secretaria da pós-graduação do IO, pela paciência com os prazos e a minha falta de habilidade em lidar com burocracias. Att. JV

Por fim, também agradeço ao plâncton, essas criaturinhas microscópicas que fazem o carbono girar, e a todas as deusas, demônios, espíritos, entidades e fantasmas que me ajudaram a ter força de vontade e determinação para escrever estas páginas. Abracadabra.

O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) - Código de Financiamento 001 e do Projeto Santos - Caracterização Ambiental da Bacia de Santos - coordenado pelo PETROBRAS/CENPES.

*"Tudo o que acontece, acontece.
Tudo o que, ao acontecer, faz com que outra coisa aconteça,
faz com que outra coisa aconteça.
Tudo o que, ao acontecer, faz com que ela mesma aconteça de novo, acontece de novo.
Isso, contudo, não acontece necessariamente em ordem cronológica."
- Douglas Adams*

Resumo

A bomba biológica marinha remove CO_2 da atmosfera armazenando-o em maiores profundidades durante longos períodos de tempo. A partir da fotossíntese, a biomassa excedente das redes tróficas sedimenta em forma de matéria orgânica particulada (MOP). Diversos organismos planctônicos atuam na bomba biológica, sendo uma parcela produtora de Partículas Biogênicas (P_{bio}), estruturas rígidas geralmente compostas por CaCO_3 ou SiO_4 , que não sofrem degradação bacteriana. Após a morte desses organismos, o fluxo de P_{bio} transporta verticalmente MOP, CaCO_3 e SiO_4 devido ao seu lastro.

A Bacia de Santos (BdS) é uma região oceanograficamente diversa, na qual fenômenos como vórtices meândricos e ressurgências sazonais mudam as condições ambientais da coluna d'água; influenciam nas comunidades planctônicas e, conseqüentemente, no fluxo de P_{bio} . Foram analisadas 16 amostras coletadas por armadilha de sedimentos, fundeada a 750 metros de profundidade após a quebra de plataforma da BdS, recolhidas quinzenalmente entre dezembro de 2016 e setembro de 2017; as P_{bio} identificadas foram contadas e classificadas, e o fluxo de estruturas de diferentes grupos foi calculado. O fluxo máximo de P_{bio} ocorreu em abril de 2017 com o valor de $289.752,5 P_{bio} \cdot m^{-2} \cdot d^{-1}$. Diatomáceas e dinoflagelados foram os maiores exportadores de P_{bio} , com fluxos médios de 57.929,39 e $43.006,79 P_{bio} \cdot m^{-2} \cdot d^{-1}$ respectivamente. O fluxo médio de outros grupos como radiolários ($9.556,04 P_{bio} \cdot m^{-2} \cdot d^{-1}$), foraminíferos ($22.416,44 P_{bio} \cdot m^{-2} \cdot d^{-1}$), silicoflagelados ($7.271,64 P_{bio} \cdot m^{-2} \cdot d^{-1}$) e tintinídeos ($9.333,67 P_{bio} \cdot m^{-2} \cdot d^{-1}$), foi menos intenso; entretanto, teve uma grande diversidade de organismos produtores de P_{bio} contribuintes para o fluxo vertical de MOP.

Palavras-chave: Bomba biológica; Plâncton; Fluxo Vertical; Armadilha de Sedimentos; MOP.

Abstract

The ocean biological pump removes atmospheric CO₂ and stores it at great depths for long time spans. The surplus primary production biomass sinks in the form of Particulate Organic Carbon (POC). Several planktonic organisms act on the biological pump and a fraction of these synthesize Biogenic Particles (P_{bio}), structures made of CaCO₃ or SiO₄, that do not undergo microbial degradation. After the organism's death, the flux of P_{bio} vertically transports POC, CaCO₃ and SiO₄ due to its ballast.

The South Brazil Bight (SBB) is an oceanographic diverse region where processes like meandering vortices and upwelling change the environmental conditions, influencing the plankton communities, thus the P_{bio} flux. Through the microscopic analyses of 16 samples collected by sediment trap at SBB, between December 2016 and September 2017, the P_{bio} fluxes were calculated for different groups, with a peak of $289,752.5P_{bio} \cdot m^{-2} \cdot d^{-1}$ occurring in April 2017. Diatoms and dinoflagellates dominated the P_{bio} flux, with mean values of $57,929.39$ and $43,006.79P_{bio} \cdot m^{-2} \cdot d^{-1}$ respectively. The flux of radiolarians ($9,556.04P_{bio} \cdot m^{-2} \cdot d^{-1}$), silicoflagellates ($7,271.64P_{bio} \cdot m^{-2} \cdot d^{-1}$), foraminifera ($22,416.44P_{bio} \cdot m^{-2} \cdot d^{-1}$) and tintinids ($9,333.67P_{bio} \cdot m^{-2} \cdot d^{-1}$) were less intense, but with a high diversity of P_{bio} producing organisms.

Keywords: Biological pump; plankton; vertical flux, sediment trap, POC.

Lista de ilustrações

Figura 1 – Modelo simplificado de exportação de MOP adaptado de Ducklow <i>et al.</i> , 2001 e desenho esquemático de armadilha de sedimentos fixa.	24
Figura 2 – Posição da armadilha de sedimentos fundeada a 750 m e média de clorofila- α (Chl-a, MODIS-Aqua) entre janeiro e março de 2017.	31
Figura 3 – a. modelo esquemático do método de filtração reversa adaptado de Holm-Hansen <i>et al.</i> (1970). b. desenho esquemático dos campos de contagem fotografados.	32
Figura 4 – Distribuição gaussiana das dimensões de P_{bio} identificadas nas amostras de armadilha de sedimento, o ponto preto representa a mediana dos dados enquanto os traços são o grau de espalhamento das medidas.	38
Figura 5 – Gráficos de caixa representando as dimensões de P_{bio} (em μm) para cada amostra. a - diatomáceas; b - dinoflagelados; c - silicoflagelados; d - NID; e - radiolários; f - tintinídeos; g - foraminíferos; h - pelotas fecais.	39
Figura 6 – Fluxo de P_{bio} calculados para amostras de armadilha de sedimento.	40
Figura 7 – Fluxos de P_{bio} por grupo; a - diatomáceas; b - dinoflagelados; c - silicoflagelados; d - NID; e - radiolários; f - tintinídeos; g - foraminíferos; h - pelotas fecais.	41
Figura 8 – Fluxos de Massa, $CaCO_3$ e bSi calculados por Tura <i>et al.</i> 2021	43
Figura 9 – Matriz de correlação entre: fluxos de massa, matéria orgânica, bSi, $CaCO_3$ em ($mg \cdot m^{-2} \cdot d^{-1}$) e fluxos de partículas biogênicas ($P_{bio} \cdot m^{-2} \cdot d^{-1}$). Coeficiente de determinação indicados no interior dos quadrados. Correlações com $p < 0,05$ não foram mostrados.	45
Figura 10 – Imagens de microscopia eletrônica de varredura de material coletado por armadilha de sedimentos. Painel superior: <i>Alveus marinus</i> ; painel central: <i>Nitzschia</i> sp. e <i>Asteromphalus</i> sp.; painel inferior: <i>Thalassiosira</i> spp..	46
Figura 11 – Painel superior: Imagem de microscopia ótica em aumento de 200x utilizando contraste de fase. Painel inferior: imagem de microscopia eletrônica de varredura de fragmentos de frpustulas de <i>Hemiaulus</i> sp..	47
Figura 12 – Grupos de diatomáceas cêntricas encontradas em amostras coletadas por armadilha de sedimentos. a. <i>Paralia sulcata</i> ; b. <i>Actynoptychus</i> sp.; c. <i>Coscinodiscophycidae</i> spp.; d. <i>Asteromphalus</i> spp. e <i>Asterolampra</i> sp.; e. <i>Coscinodiscus</i> spp.; f. <i>Thalassiosira</i> spp.; g. <i>Hemidiscus</i> sp.; h. <i>Hemiaulus</i> sp..	48

Figura 13 – Grupos de diatomáceas penadas encontradas em amostras coletadas por armadilha de sedimentos. a:c-e. Bacillariophycidae spp.; d. <i>Psammodictyon panduriforme</i> ; f. <i>Alveus marinus</i> ; g:i. <i>Pleurosigma</i> spp.; j. <i>Fragilaria</i> sp.; k-m:p Naviculaceae spp.; l:m <i>Diploneis</i> sp..	49
Figura 14 – Imagens de microscopia eletrônica de varredura de cistos calcários encontrados em amostras de armadilhas de sedimento. Painel superior: <i>Leonella</i> sp. e <i>Thoracosphaera heimii</i> ; painel inferior <i>T. heimii</i>	50
Figura 15 – Grupos de cistos calcários de dinoflagelados encontrados em amostras de armadilha de sedimentos. a. <i>Thoracosphaera heimii</i> ; b. <i>Leonella</i> sp.; c. <i>Pernanbugia</i> sp.; d. <i>Calciodinellum</i> sp..	52
Figura 16 – Variação das dimensões de pelotas fecais ovais encontradas em amostras de armadilha de sedimentos.	53
Figura 17 – Variação das dimensões de pelotas fecais esféricas e cilíndricas encontradas em amostras de armadilha de sedimento.	54
Figura 18 – Radiolários da ordem Spumellaria encontrados em amostras de armadilhas de sedimento. a. <i>Tetrapyle</i> sp.; <i>Drupptractus</i> (?) sp.; c. <i>Thecosphaera inermis</i> ; d. <i>Larcopyle</i> sp.; e. <i>Lithelius minor</i> ; f. <i>Tholospyra</i> (?) sp.; g. <i>Actinomma leptodermum</i> ; h. <i>Didymocyrtis</i> sp.; i. <i>Hexalonche</i> sp..	56
Figura 19 – Radiolários da ordem Nassellaria encontrados em amostras de armadilha de sedimento. a. <i>Botryostrobos</i> sp.; b. <i>Acrobotrys</i> sp.; c. <i>Neobotrys</i> sp.; d. <i>Cladoscenium</i> sp.; e. <i>Eucyrtidium</i> sp.; f. <i>Pterocorys</i> sp.; g. <i>Theocalyptra</i> sp.; h-j. <i>Cornutella profunda</i> ; i. <i>Cycladophora</i> (?) sp.; k-l. <i>Artostrobos auritus-australis</i>	57
Figura 20 – Imagens de microscopia eletrônica de varredura de organismos produtores de estruturas silicosas. Painel superior: silicoflagelado e diatomácea; painel inferior: radiolário.	59
Figura 21 – Diversidade morfológica de silicoflagelados do gênero <i>Dictyocha</i> encontrados em amostras de armadilha de sedimento.	60
Figura 22 – Grupos de foraminíferos identificados em amostras de armadilha de sedimento classificados conforme as seguintes categorias: a. <i>pequenos</i> ; b. <i>espirais</i> ; c. <i>reforçados</i> ; d. <i>globulares</i> ; e. <i>bentônicos</i>	62
Figura 23 – Variação de dimensões das estruturas de material aglutinado não identificadas (NID).	63
Figura 24 – Lóricas de tintinídeos encontradas em amostras de armadilha de sedimentos. a. <i>Acanthostomella</i> sp.; b-d. <i>Tintinnopsis</i> sp.; e. <i>Codonaria</i> sp.; f. <i>Codonella</i> sp.;g. <i>Dictyocysta</i> sp.;h. <i>Codonellopsis</i> sp.; i. <i>Parundella</i> sp.;j. <i>Dadayiella</i> sp.; m. <i>Amphorellopsis</i> sp.; n. <i>Salpingella</i> sp.; o. <i>Eutintinnus</i> sp.;k-l. <i>Undella</i> sp..	65

Figura 25 – Imagens de microscopia eletrônica de varredura de cocolitoforídeos e cocólitos encontrados em amostras de armadilhas de sedimento. Painel superior: cocólitos diversos; painel central: *Syracosphaera lamina* e *Algirosphaera robusta*; painel inferior: *Gephytocapsa oceanica* e *Emiliana huxleyi*. 67

Lista de tabelas

Tabela 1	– Resumo dos limites de confiança calculados para os diferentes grupos analisados, representados em %.	35
Tabela 2	– P_{bio} contadas por amostras e erro associado calculado a partir do limite de confiança para os diferentes grupos de organismos analisados.	35
Tabela 3	– Lista de gêneros de diatomáceas, coccolitoforídeos, dinoflagelados, radiolários, tintinídeos e silicoflagelados identificados nas amostras de armadilha de sedimentos fundeada a 750 metros.	36
Tabela 4	– Resultados das análises de fluxo representados em $mg \cdot m^{-2} \cdot d^{-1}$. Reproduzido de Tura <i>et al.</i> (2021).	83
Tabela 5	– Número de cistos calcários de cada gênero contados por amostras.	84
Tabela 6	– Número de frústulas de diatomáceas de cada gênero identificado contadas por amostras.	84
Tabela 7	– Número de lóricas de tintinídeos de cada gênero identificado contadas por amostras.	84
Tabela 8	– Número de esqueletos de radiolários de cada gênero identificado contadas por amostras.	85

Lista de abreviaturas e siglas

AC	Água Costeira
ACAS	Água Central do Atlântico Sul
AT	Água Tropical
BdS	Bacia de Santos
bSI	Sílica Biogênica
CB	Corrente do Brasil
COP	Carbono Orgânico Particulado
FANs	Florações de Algas Nocivas
FMT	Fluxo de Massa Total
FTF	Frente Térmica de Fundo
MEV	Microscopia Eletrônica de Varredura
MOP	Matéria Orgânica Particulada
NE	Nordeste
NID	Estrutura Não Identificada
NOP	Nitrogênio Orgânico Particulado
P_{bio}	Partículas Biogênicas
PP	Produção Primária
SO	Sudoeste
TSM	Temperatura Superficial da Água do Mar

Sumário

1	INTRODUÇÃO	23
1.1	Objetivos	27
1.1.1	Objetivo Geral	27
1.1.2	Objetivos Específicos	27
2	METODOLOGIA	29
2.1	Área de Estudo	29
2.2	Fundeio e Coleta	30
2.3	Microscopia Ótica	31
2.3.1	Preparação das Amostras	31
2.3.2	Contagens e Medidas	32
2.3.3	Taxonomia	33
3	RESULTADOS	35
3.1	Contagens	35
3.2	Natureza Taxonômica do Material Sedimentado	35
3.3	Dimensões das P_{bio} Dominantes no Material Sedimentado	38
3.4	Fluxos de P_{bio}	40
4	DISCUSSÃO	43
4.1	Diatomáceas	45
4.2	Dinoflagelados	50
4.3	Pelotas Fecais	53
4.4	Radiolários	55
4.5	Silicoflagelados	59
4.6	Foraminíferos	61
4.7	Tintínídeos e NID	63
4.8	Cocolitoforídeos	66
5	CONSIDERAÇÕES FINAIS	69
	REFERÊNCIAS	71
	APÊNDICES	81

1 Introdução

O ciclo do carbono é responsável pela manutenção do clima e da biosfera terrestre. Todos os elementos que compõem a vida como conhecemos estão associados a esse ciclo. Seus gases atmosféricos - dióxido de carbono e metano - protagonizam o efeito estufa, permitindo uma climatologia terrestre mais amena, apropriada para a evolução da vida em nosso planeta (Hubbe e Hubbe, 2019). No entanto, a transferência de carbono entre os seus diversos reservatórios biológicos e geológicos vem sendo severamente alterada pela ação antrópica (*sensu* Crutzen, 2006). Nos últimos 60 anos, a taxa de emissão de dióxido de carbono aumentou de $3,0 \pm 0,2 \text{ GtC} \cdot \text{ano}^{-1}$ para $9,4 \pm 0,2 \text{ GtC} \cdot \text{ano}^{-1}$ (Friedlingstein *et al.*, 2020). O modo não ecológico de queima de combustíveis fósseis, desmatamento, mineração, agropecuária e uso do solo está entre as principais fontes de emissão de CO_2 . Em 2019, a concentração do gás na atmosfera foi $410,5 \pm 0,2 \text{ ppm}$, 148% da sua concentração no período pré-industrial. Nas próximas décadas, se a taxa de emissão não diminuir, as consequências desse desequilíbrio podem acentuar ainda mais a crise climática global que já está em andamento (Collins e Knutti, 2013; Zhongming *et al.*, 2021).

O oceano é um dos grandes reservatórios biogeoquímicos de carbono. Nele, os processos físicos, químicos, geológicos e biológicos absorvem uma parte do carbono atmosférico, alocando-o em reservatórios com maior tempo de residência devido à circulação termohalina (*ca* 1000 anos). O CO_2 é retirado da atmosfera através de dois processos conhecidos como bomba de solubilidade e bomba biológica (Volk e Hoffert, 1985; Ducklow *et al.*, 2001). O primeiro refere-se à difusão química do CO_2 na água do mar devido a sua pressão parcial, e é mais elevado em regiões de baixas temperaturas e zonas de alta pressão, com uma menor contribuição para a remoção de CO_2 atmosférico se comparado à bomba biológica.

Na bomba biológica, o fitoplâncton - base da teia alimentar marinha - utiliza a luz solar para converter CO_2 atmosférico em energia bioquímica, absorver nutrientes dissolvidos (nitrogênio, fósforo e micronutrientes) e acumular biomassa. O mesmo ocorre com as plantas terrestres que, ao contrário do fitoplâncton, armazenam o carbono por longos períodos em estruturas rígidas de sustentação como troncos e raízes. A ciclagem do carbono é, portanto, mais rápida no sistema oceânico, onde a maior parte do carbono orgânico oriundo da fotossíntese fitoplanctônica na zona eufótica é remineralizado nos primeiros 100 - 200 m da coluna de água, ou seja, na zona epipelágica (Figura 1).

Parte da biomassa não degradada afunda na forma de matéria orgânica particulada (MOP), tanto por transporte gravitacional quanto por transporte ativo através dos organismos zooplanctônicos, que se alimentam na superfície e migram para maiores

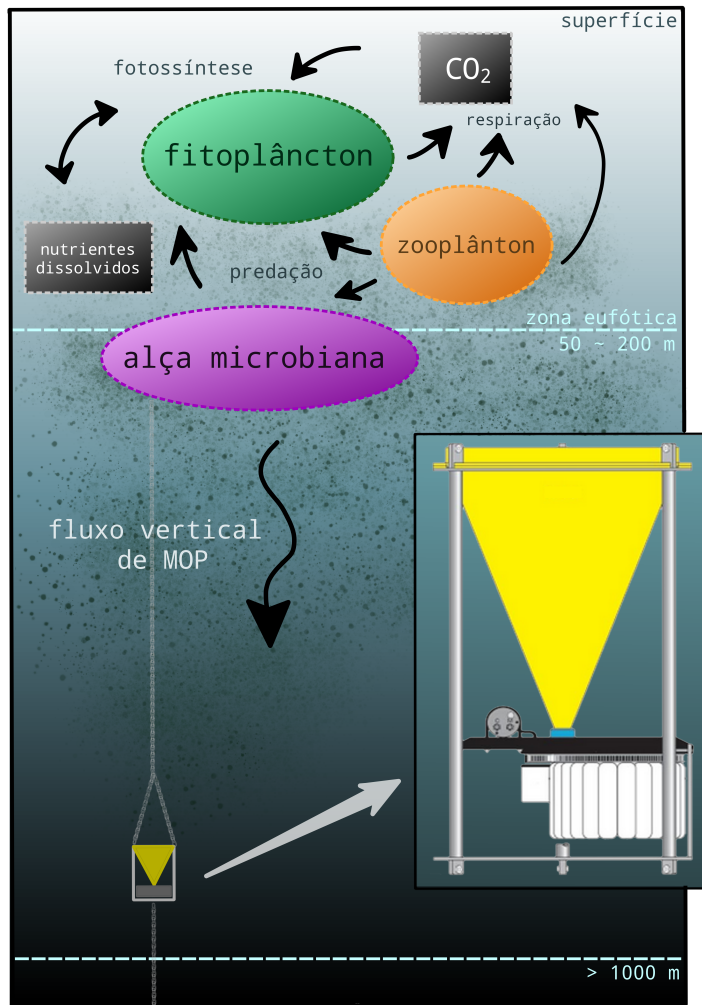


Figura 1 – Modelo simplificado de exportação de MOP adaptado de Ducklow *et al.*, 2001 e desenho esquemático de armadilha de sedimentos fixa.

profundidades onde excretam a MOP na forma de pelotas fecais (Falkowski *et al.*, 1998). O fluxo vertical de MOP é formado por diversas partículas além das pelotas fecais, como fitodetritos, polímeros transparentes, agregados biogênicos (*i.e.*, neve marinha), restos de organismos, entre outros (Turner, 2015) que, enquanto afundam, sofrem degradação bacteriana e transformações diversas como a ingestão, excreção e re-ingestão pelo zooplâncton (Buesseler e Boyd, 2009). Segundo De La Rocha e Passow (2007), em média apenas 10% da matéria orgânica sintetizada na superfície chega a profundidades mesopelágicas (200 - 1000 m) e <3% chega na zona batipelágica (1000 - 4000 m). Em regiões polares essa taxa aumenta para cerca de 30%, podendo chegar a 100% em períodos de floração fitoplanctônica (Buesseler, 1998). Nos giros subtropicais, que ocupam cerca de 70% da superfície dos oceanos, 10% da biomassa produzida na zona eufótica é exportada (Neuer *et al.*, 2002). Estima-se que a bomba biológica é responsável por remover anualmente cerca de 10 GtC da superfície dos oceanos (Buesseler e Boyd, 2009), além de ser uma etapa fundamental nos ciclos biogeoquímicos de carbono, nitrogênio, sílica e cálcio (Tréguer e

De La Rocha, 2012; Zhang *et al.*, 2018; Cavan *et al.*, 2018).

A eficiência da bomba biológica é definida pela quantidade de matéria orgânica que é exportada para além da zona eufótica, dividida pela biomassa produzida na superfície através da fotossíntese (Ducklow *et al.*, 2001). A variabilidade da eficiência é regulada por diversos aspectos, principalmente na zona disfótica, onde a biomassa é gradualmente digerida por hidrólise bacteriana, herbivoria do zooplâncton, degradação química e outros processos (Buesseler e Boyd, 2009; De La Rocha e Passow, 2007).

O foco das pesquisas sobre a bomba biológica está voltado para áreas de ressurgência tropical, regiões temperadas com fluxos sazonais bem definidos e regiões polares (p. ex. Ratmeyer *et al.*, 1999 e Honjo *et al.*, 1995). Portanto, há uma defasagem no conhecimento sobre o fluxo da MOP em regiões definidas como menos produtivas, como as margens de contorno Oeste. Em regiões onde não ocorrem ressurgências permanentes, picos ocasionais de produção primária elevada são associados às forçantes físicas que fertilizam regiões da zona eufótica com nutrientes novos, tendo um grande reflexo na estrutura da comunidade planctônica e na quantidade de partículas que sedimentam. Turner (2015) analisou mais de 300 estudos sobre o fluxo vertical de partículas orgânicas publicados desde 2001, nenhum deles no Atlântico Sul. As regiões tropicais e subtropicais, apesar de subamostradas, ocupam uma área maior em relação às regiões com elevada produtividade (p. ex. sistemas de correntes de contorno Leste), de modo que a relevância de áreas como a costa brasileira não pode ser subestimada no ciclo global do carbono e nos ciclos biogeoquímicos associados.

A composição taxonômica do material em sedimentação também influencia na eficiência da bomba biológica. Alguns grupos de organismos produzem partículas biogênicas (P_{bio}) - esqueletos, paredes celulares, conchas, etc. - silicosas ou carbonáticas, que aumentam a massa das partículas, aumentando a velocidade de afundamento. Tais estruturas, juntamente com partículas litogênicas, são conhecidas como minerais lastro, e desempenham um papel modulador da eficiência da bomba biológica (Iversen e Ploug, 2010). O silício é um dos elementos mais abundantes da litosfera e, no mar, está dissolvido na forma de ácido ortossilícico, ou simplesmente silicato (H_4SiO_4), sendo fundamental para alguns grupos de organismos planctônicos. Diatomáceas, silicoflagelados e radiolários são componentes essenciais do ciclo biogeoquímico da sílica (De Masters, 2001) e utilizam a sílica opalina durante o crescimento celular para desenvolver seus esqueletos ou paredes celulares. As frústulas de diatomáceas - um dos principais grupos de produtores primários - são frequentemente encontradas no sedimentos. Em episódios de florações, quando o aporte de nutrientes gera uma intensa produção primária nova (*sensu* Dugdale e Goering 1967), o excedente da biomassa afunda rapidamente. Com a frústula de sílica atuando como lastro, a matéria orgânica produzida pelas diatomáceas pode chegar praticamente intacta ao fundo oceânico (Alldredge e Gotschalk, 1989; Bauerfeind *et al.*, 1997; Kemp *et al.*, 2000).

Organismos planctônicos que sintetizam CaCO_3 para a formação da parede celular (p. ex., foraminíferos, cocolitoforídeos e alguns dinoflagelados) representam excelentes lastros de MOP e precisam de uma condição alcalina para terem as bases carbonáticas disponíveis. Em ambiente aquoso, o CO_2 dissolvido reage com a molécula de água produzindo ácido carbônico, que perde íons H^+ formando as bases bicarbonato (HCO_3^-) e carbonato (CO_3^{2-}). Esse conjunto de reações é conhecido como o sistema tampão carbonático e descreve o equilíbrio do pH oceânico (Millero, 2000). Com o aumento da pressão parcial de CO_2 na atmosfera, devido principalmente às diversas atividades antrópicas modernas, os oceanos estão absorvendo maiores quantidades do gás, sobrecarregando o sistema tampão e diminuindo o pH do mar. Em condições ácidas, estruturas de CaCO_3 são quimicamente degradadas para suprir o CO_3^{2-} necessário para tamponar a água, criando deformidades na parede celular calcária dos organismos, debilitando o seu crescimento e reprodução (Van Der Waal *et al.*, 2013; Perretti *et al.*, 2018). Devido à dissolução das P_{bio} calcárias, a acidificação dos oceanos afeta não apenas a vida desses organismos, mas também o fluxo e a variabilidade da bomba biológica.

Além do CaCO_3 e da bSi, outras estruturas também aumentam a velocidade de afundamento da matéria orgânica. Pelotas fecais, por exemplo, são formadas por matéria orgânica compactada, muitas vezes com fragmentos de frústulas de diatomáceas e cocólitos, que também afundam rapidamente (González, 2002). Lóricas de tintinídeos são constituídas por proteínas hialinas e, em alguns casos, material litogênico aglutinado, atuando também como lastro. Dessa forma, entender melhor o papel da diversidade planctônica e a natureza do material particulado em sedimentação pode levar a modelos de exportação de MOP mais precisos e calibrados para regiões oceânicas específicas (Zhang *et al.*, 2018; Henson *et al.*, 2015).

A falta de dados sobre o fluxo de MOP na costa brasileira não é o único aspecto da bomba biológica que requer mais estudo. Tura *et al.* (2021) analisaram os fluxos biogeoquímicos calculados a partir de material coletado por armadilhas de sedimento fundeadas na Bacia de Santos (BdS). Entretanto, esses fluxos são modulados pela existência de uma rede trófica complexa, da qual poucas células do nano ($2-20\mu\text{m}$) e do microplâncton ($20-100\mu\text{m}$) são resistentes à degradação bacteriana. Essas células, além de atuarem como lastro, podem ser utilizadas para entender a origem e a variação das correntes e massas de água que controlam o fluxo vertical de MOP na região. Quais organismos produzem essas partículas? A sedimentação destas partículas segue algum padrão sazonal reconhecível? Células mais abundantes são um reflexo de fluxos mais intensos? Através de análise microscópica, tais dúvidas foram investigadas nesta dissertação dentro do âmbito do Projeto Santos – Caracterização Ambiental da Bacia de Santos - coordenado pelo PETROBRAS/CENPES.

1.1 Objetivos

1.1.1 Objetivo Geral

Analisar a natureza taxonômica e a variação temporal do fluxo vertical da matéria orgânica particulada (MOP) em um ponto ao largo da margem continental da região sudeste do Brasil, representativa de um Sistema de Contorno Oeste, e o seu papel na bomba biológica da bacia oceânica subtropical do Atlântico Sul-Occidental.

1.1.2 Objetivos Específicos

- Analisar a composição taxonômica do material biogênico particulado em sedimentação na coluna de água na plataforma externa da Região Sudeste do Brasil.
- Analisar a relação entre o tamanho médio e a abundância de diferentes partículas biogênicas no fluxo vertical de material particulado, na plataforma externa da Região Sudeste do Brasil.
- Analisar a relação entre a diversidade do material em sedimentação e os processos físicos da zona epipelágica na plataforma externa da Região Sudeste do Brasil.

2 Metodologia

2.1 Área de Estudo

A Bacia de Santos (BdS) é uma região da plataforma continental brasileira, limitada ao norte pelo Cabo Frio (23°S) e ao sul pelo Cabo de Santa Marta (28°S). Sua extensão varia entre 50 metros próximo aos cabos, e 230 metros ao centro; sua área total é de 150.000 km² com 1100 km de linha de costa, abrangendo os litorais dos estados de Santa Catarina, Paraná, São Paulo e Rio de Janeiro. Levando em conta sua hidrodinâmica e morfologia, a região pode ser dividida conforme sua profundidade média em plataformas interna (< 50m), média (50 – 100m) e externa (100 – 200m), com a quebra de plataforma ocorrendo entre 150 – 180m de profundidade (Castro e Miranda, 1998; Castro *et al.*, 2005; Castro *et al.*, 2014; Brandini *et al.*, 2014; Brandini *et al.*, 2018).

A Corrente do Brasil (CB) transporta Água Tropical (AT) sobre a BdS em direção SO, com temperatura e salinidade relativamente altas (20°C, 36). Por ocupar a camada de mistura, onde a luz não é limitante para a fotossíntese, a concentração de nutrientes dissolvidos é baixa ($\text{NO}_3^- \approx 1,08 \mu\text{mol} \cdot \text{kg}^{-1}$; $\text{PO}_4^{3-} \approx 0,02 \mu\text{mol} \cdot \text{kg}^{-1}$; $\text{SiO}_2 \approx 2,00 \mu\text{mol} \cdot \text{kg}^{-1}$). Abaixo da AT, inferior à termoclina e à zona eufótica, encontra-se a Água Central do Atlântico Sul (ACAS), com temperatura e salinidade menores comparadas à AT (6 - 20°C, 34.6 - 36) porém, rica em nutrientes ($\text{NO}_3^- \approx 17 \mu\text{mol} \cdot \text{kg}^{-1}$; $\text{PO}_4^{3-} \approx 1,9 \mu\text{mol} \cdot \text{kg}^{-1}$; $\text{SiO}_2 \approx 10 \mu\text{mol} \cdot \text{kg}^{-1}$), uma vez que produção primária é limitada pela ausência de luz (Castro *et al.*, 2005; Brandini *et al.*, 2018; Perassoli *et al.*, 2020). Na plataforma interna, uma terceira massa de água ocupa a BdS; a Água Costeira (AC), que é formada pela mistura de AT, ACAS e escoamento continental, resulta em temperatura e salinidades inferiores a 20°C e 35 (Castro e Miranda, 1998; Brandini *et al.*, 2018). Frentes oceanográficas modulam o crescimento e a distribuição das comunidades microplanctônicas da região, sendo a ACAS a maior fonte de nutrientes para a BdS, estimulando as taxas de produção primária que passam de um mínimo $< 0,04 \text{gC} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$ em um regime de produção regenerada, para $> 0,5 \text{gC} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$ em períodos de produção nova (Brandini, 1990; Brandini *et al.*, 2018).

Na região de Cabo Frio, durante o verão austral, os persistentes ventos NE provenientes da alta subtropical do Atlântico Sul deslocam a AC e AT para longe da costa através do transporte de Ekman, fazendo com que a ACAS aflore até a superfície. Entretanto, diversos processos físicos, como instabilidades na CB e gradientes de pressão barotrópica, causam o avanço da ACAS para as plataformas médias e internas, elevando a termoclina até a zona eufótica e disponibilizando os nutrientes dissolvidos para a produção primária (Castro *et al.*, 2005; Bergo *et al.*, 2017; Brandini *et al.*, 2018), acumulando clorofila em

máximos subsuperficiais, geralmente dominados por diatomáceas (Brandini *et al.*, 2014; Brandini *et al.*, 2018).

Vórtices ciclônicos e anticiclônicos da CB também são comuns na plataforma externa da BdS e deslocam-se através de ondas de Rossby topográficas (Campos *et al.*, 2000; Marone *et al.*, 2010; Brandini *et al.*, 2018). No sentido ciclônico, o domo dos vórtices causa a elevação da ACAS e aumento da produção primária (PP) (Calado *et al.*, 2008; Brandini *et al.*, 2018), enquanto os vórtices anticiclônicos não estimulam a PP, mas transportam material da plataforma em direção à bacia oceânica (Brandini *et al.*, 2018). No inverno, a pluma do rio La Plata flui em direção nordeste, chegando próxima à latitude 24°S e mudando o cenário biogeoquímico da BdS (Guerrero *et al.*, 1997; Brandini *et al.*, 2018). Apesar da baixa concentração de nitrato, a pluma é rica em fosfato e silicato e pode ser um dos fatores que induzem florações de *Trichodesmium*, comuns na costa do Brasil (Brandini, 1990; Castro *et al.*, 2005; Siqueira *et al.*, 2006; Brandini *et al.*, 2018).

2.2 Fundeio e Coleta

Quantificar o fluxo vertical de MOP e a natureza biológica no material em sedimentação não é uma tarefa fácil e tem limitações metodológicas. Armadilhas de sedimento têm sido amplamente utilizadas desde a década de 1970 para o estudo do fluxo vertical de matéria particulada nos oceanos, quando as pesquisas relacionados à bomba biológica ganharam força (Bloesch e Burns, 1980; Gardner, 1980; Honjo *et al.*, 2008). São projetadas para interceptar o material particulado em determinada profundidade, através de um funil ou tubo, podendo ser fixas ou flutuantes. Neste estudo, as amostras de material sedimentado foram coletadas com uma armadilha modelo Mark78H-21, desenvolvida pela McLane Labs, com dimensões de 164 × 91cm e abertura do funil de 0,5m² (Figura 1). A armadilha foi fundeada à 750m de profundidade, entre dezembro de 2016 e agosto de 2017, sob a isóbata de 2000m nas coordenadas 26°11.049'S 45°05.330'O (Figura 2).

O carrossel automático da armadilha possui 21 frascos coletores de 500mL, que foram substituídos automaticamente a cada 15 dias. Os frascos coletores foram preenchidos com solução hipersalina de formol 10% neutralizado com tetraborato de sódio (Lee *et al.*, 1992) para impedir a mistura do material coletado com a massa de água adjacente e reduzir a degradação microbiana da MOP.

A armadilha de sedimentos pode atrair organismos zooplanctônicos que entram ativamente nos frascos coletores. Estes organismos são conhecidos como “*swimmers*” e podem alterar significativamente o fluxo de MOP calculado. Em frascos não-envenenados, os *swimmers* podem consumir e defecar dentro da amostra, mudando não apenas as características da MOP mas também a sua massa (Lee *et al.*, 1992). Mesmo em soluções de coleta com algum tipo de conservante (formol 10%, por exemplo) o fluxo de *swimmers*

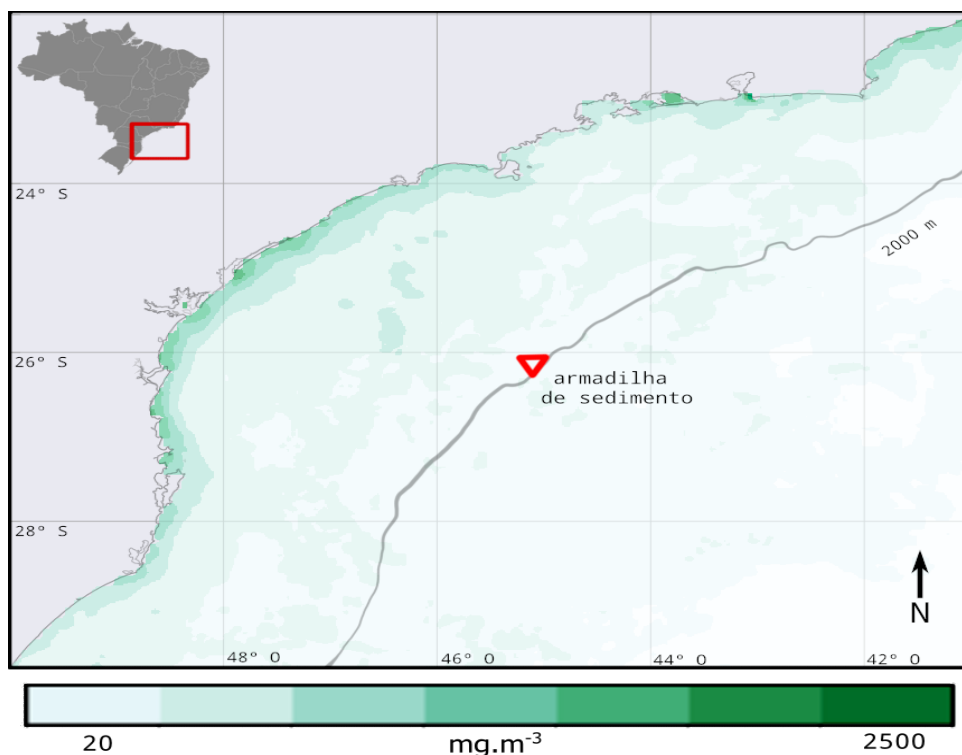


Figura 2 – Posição da armadilha de sedimentos fundeada a 750 m e média de clorofila- α (Chl-a, MODIS-Aqua) entre janeiro e março de 2017.

podem exceder o fluxo de MOP capturada, principalmente nos 200 metros superiores da coluna d'água (Michaels *et al.*, 1990). É preferível impedir que os *swimmers* entrem nas armadilhas de sedimento a removê-los posteriormente, uma vez que não há como saber se o que está sendo removido é de fato um *swimmer* ou parte da matéria orgânica que sedimentou passivamente após a morte do organismo. Entretanto, métodos de filtração ou de seleção podem ser empregados para a remoção destes organismos.

Após a recuperação da armadilha de sedimentos, os *swimmers* foram removidos através de filtração com malha de 1mm, uma vez que o método de filtração é menos trabalhoso do que a seleção manual. A remoção dos *swimmers*, assim como as análises de fluxo de massa total, conteúdo de carbono, nitrogênio, sílica biogênica, carbonato de cálcio, δO^{13} , δN^{15} e de material litogênico foram realizadas e descritas por Tura *et al.* (2021), podendo ser conferidas nos Apêndices (Tabela 4).

2.3 Microscopia Ótica

2.3.1 Preparação das Amostras

O material particulado foi concentrado através de filtração reversa (Holm-Hansen *et al.*, 1970), utilizando malha de $20\mu m$ (Figura 3a). Alíquotas entre 0.5–2mL foram pipetadas das soluções concentradas e ressuspensas em 25mL de água MiliQ em uma câmara de

sedimentação Utermöhl por 24 – 48 horas (Karlson *et al.*, 2010). Após a sedimentação, cada amostra foi observada em microscópio ótico invertido Zeiss, modelo Axio Vert.A1, localizado no Laboratório de Biogeoquímica Marinha do Instituto Oceanográfico - USP. Em cada amostra, 4 campos transversais (Figura 3b) foram fotografados com máquina fotográfica digital Nikon modelo D7000 acoplada ao microscópio.

Imagens de microscopia eletrônica de varredura (MEV) da amostra coletada entre 3 e 18 de fevereiro de 2017 (escolhida devido à alta abundância de diatomáceas do gênero *Hemiaulus*) foram obtidas no Centro de Microscopia Eletrônica da Universidade Federal do Paraná, utilizando o equipamento Baltec modelo SCD-050.

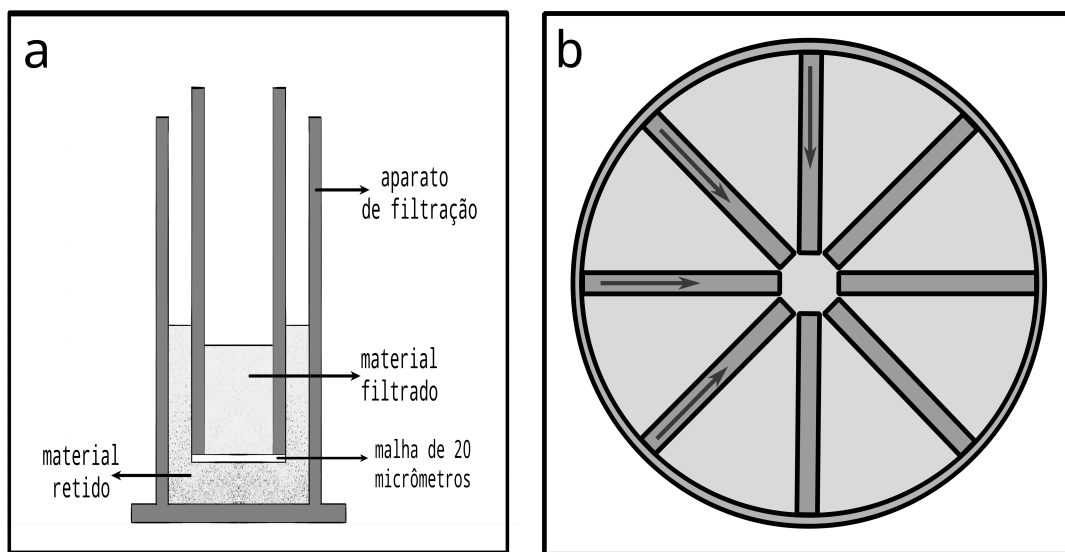


Figura 3 – a. modelo esquemático do método de filtração reversa adaptado de Holm-Hansen *et al.* (1970). b. desenho esquemático dos campos de contagem fotografados.

2.3.2 Contagens e Medidas

Em cada transecto o brilho e o contraste das imagens foram ajustados utilizando o programa *ImageJ*. As estruturas foram quantificadas e mensuradas com as ferramentas de contagem múltipla e microrégua do mesmo programa. Organismos fragmentados foram contados apenas em casos onde foi possível identificar o grupo taxonômico.

Os dados de contagem de cada amostra foram convertidos em abundância de estruturas ($\cdot L^{-1}$), de acordo com a equação:

$$C_{AM} = \frac{n}{V_{CT}}$$

C_{AM} = abundância de estruturas na amostra

n = estruturas contadas

V_{CT} = volume contado

A precisão das contagens foi acessada a partir do cálculo do limite de confiança e, posteriormente, da estimativa de erro de contagens (Karlson *et al.*, 2010) por meio da equação:

$$\text{Precisão \%} = \frac{2 \cdot 100}{\sqrt{n}}$$

E em seguida em fluxos diários ($\cdot m^{-2} \cdot d^{-1}$) de cada grupo de P_{bio} foram calculados de acordo com a equação:

$$F_{P_{bio}} = \left(\frac{C_{AM} \cdot V_{AM}}{A} \right) \frac{1}{t}$$

$F_{P_{bio}}$ = fluxo partículas biogênicas

A = área de abertura do funil (0,5 m²)

t = tempo de coleta (15 dias)

Uma matriz de correlação de Spearman entre fluxos de massa total, bSi, CaCO₃ e P_{bio} foi calculada utilizando o programa *RStudio*, utilizando o valor de $p < 0,05$ como limite de significância.

Estruturas com baixa taxa de degradação e/ou baixa cobertura de matéria orgânica foram selecionadas e medidas, sempre na sua maior dimensão, e também utilizadas para as identificações taxonômicas.

2.3.3 Taxonomia

Partículas produzidas por diatomáceas (Syveetsen e Hasle, 1997; Miranda, 2015; Cristóbal, 2020), silicoflagelados (Ajuzie e Houvenaghel, 2015; Chang *et al.*, 2017), radiolários (Nigrini, 1979; Boltovskoy, 1999a; Kling e Boltovskoy, 1999; Afanasieva e Amon, 2003), tintinídeos (Alder, 1999; Fernandes, 2004a; Fernandes, 2004b; Tenenbaum, 2006) e dinoflagelados (Tangen *et al.*, 1982; Zonneveld *et al.*, 2000; Vink, 2004) foram identificadas no menor grau taxonômico possível, com base na literatura disponível e consultas informais a especialistas. Pelotas fecais (Moore, 1931; Yoon *et al.*, 2001; Turner, 2002) e foraminíferos (Mück e Hemleben, 1999) foram classificados conforme sua morfologia. Adicionalmente, estruturas ovais compostas por partículas aglutinadas (referidas nesta dissertação como NID), abundantes durante toda a coleta, também foram quantificadas; entretanto, sua origem taxonômica não foi identificada.

A classificação taxonômica utilizada para todos os grupos analisados foi a da base de dados WorMS (*World Register of Marine Species*) acessada através do site www.marinespecies.org durante 2018 - 2022.

3 Resultados

3.1 Contagens

Nove mil seiscentas e setenta e oito P_{bio} foram contadas nas amostras coletadas durante os nove meses de fundeio da armadilha de sedimento. As partículas estavam distribuídas entre 2870 frústulas de diatomáceas, 2425 cistos calcários de dinoflagelados, 1206 testas de foraminíferos, 1440 pelotas fecais, 503 esqueletos de radiolários, 436 NID, 430 lóricas de tintinídeos e 368 esqueletos de silicoflagelados. O limite de confiança médio baseado no número de estruturas contadas foi alto para os grupos menos abundantes, ou seja, silicoflagelados, NID, radiolários e tintinídeos (Tabela 1), indicando um maior erro associado à contagem. Em geral, os grupos mais abundantes obtiveram limites de confiança médios entre 15,7% e 25,8%. As estimativas de erro calculadas a partir dos limites de confiança estão apresentadas na Tabela 2.

Tabela 1 – Resumo dos limites de confiança calculados para os diferentes grupos analisados, representados em %.

	diatomáceas	dinoflagelados	silicoflagelados	NID	radiolários	tintinídeos	foraminíferos	pelotas fecais
Máximo	19.7	40.0	60.3	81.7	89.4	55.5	39.2	40.0
Mínimo	11.3	10.9	27.0	25.8	24.6	28.3	15.5	15.3
Média	15.7	19.5	45.2	44.5	40.4	40.7	25.8	23.2

Tabela 2 – P_{bio} contadas por amostras e erro associado calculado a partir do limite de confiança para os diferentes grupos de organismos analisados.

início da coleta	5 dez 16	20 dez 16	4 jan 17	19 jan 17	3 fev 17	18 fev 17	5 mar 17	20 mar 17	4 abr 17	19 abr 17	4 mai 17	19 mai 17	3 jun 17	18 jun 17	3 jul 17	18 jul 17	2 ago 17	17 ago 17
Diatomáceas	286±34	136±23	311±35	250±32	139±24	206±29	156±25	174±26	209±29	202±28	-	105±20	211±29	107±21	167±26	122±22	122±22	103±20
Dinoflagelados	156±25	25±10	166±26	227±30	33±11	105±20	44±13	105±20	269±33	334±37	-	180±27	140±24	166±26	120±22	143±24	123±22	114±21
Silicoflagelados	29±11	13±7	32±11	41±13	19±9	11±7	17±8	16±8	18±8	17±8	-	22±9	55±15	21±9	20±9	11±7	19±9	20±9
NID	60±15	16±8	38±12	37±12	14±7	52±14	6±5	10±6	26±10	47±14	-	23±10	25±10	31±11	20±9	20±9	18±8	9±6
Radiolário	31±11	17±8	33±11	32±11	14±7	21±9	5±4	16±8	42±13	66±16	-	28±11	44±13	42±13	35±12	35±12	25±10	34±12
Tintinídeos	34±12	42±13	37±12	46±14	13±7	50±14	19±9	27±10	22±9	37±12	-	16±8	29±11	15±8	18±8	14±7	18±8	35±12
Foraminíferos	81±18	31±11	70±17	74±17	26±10	45±13	29±11	39±12	96±20	166±26	-	55±15	143±24	61±16	73±17	80±18	77±18	91±19
Pelotas fecais	0±19	0±19	171±26	136±23	32±11	93±19	25±10	25±10	116±22	117±22	-	58±15	164±26	86±19	94±19	84±18	111±21	128±23
Total	677±56	280±39	858±59	843±58	290±34	583±48	301±35	412±41	798±56	986±63	-	487±44	811±57	529±46	547±47	509±45	513±45	534±46

3.2 Natureza Taxonômica do Material Sedimentado

Foram identificados 129 gêneros de organismos planctônicos. A maior diversidade de gêneros foi de radiolários (62), seguidos por diatomáceas (29), tintinídeos (15) e dinoflagelados (6) (Tabela 3). Os números de indivíduos classificados por amostra estão apresentados nos Apêndices, onde estão descritos os gêneros de dinoflagelados (Tabela 5), diatomáceas (Tabela 6), tintinídeos (Tabela 7) e radiolários (Tabela 8). Apenas um gênero de silicoflagelados foi identificado, assim como uma estrutura oral de material aglutinado que não teve sua origem biogênica definida (NID), que foram classificados por tamanho.

Tabela 3 – Lista de gêneros de diatomáceas, cocolitoforídeos, dinoflagelados, radiolários, tintinídeos e silicoflagelados identificados nas amostras de armadilha de sedimentos fundeada a 750 metros.

Diatomáceas			
<i>Actinocyclus</i>	<i>Actinoptychus</i>	<i>Alveus</i>	<i>Asterolampra</i>
<i>Asteromphalus</i>	<i>Bacteriastrum</i>	<i>Chaetoceros</i>	<i>Cocconeis</i>
<i>Coscinodiscus</i>	<i>Cylindrotheca</i>	<i>Diploneis</i>	<i>Fragilaria</i>
<i>Fragilariopsis</i>	<i>Gossleriella</i>	<i>Hemiaulus</i>	<i>Hemidiscus</i>
<i>Lioloma</i>	<i>Navicula</i>	<i>Nitzschia</i>	<i>Paralia</i>
<i>Pleurosigma</i>	<i>Proboscia</i>	<i>Psammodyctyon</i>	<i>Pseudo-nitzschia</i>
<i>Rhizosolenia</i>	<i>Shionodiscus</i>	<i>Stigmaphora</i>	<i>Thalassionema</i>
<i>Thalassiosira</i>			
Cocolitoforídeos			
<i>Algirosphaera robusta</i>	<i>Calcidiscus leptoporus</i>	<i>Discosphaera tubifera</i>	<i>Emiliana hualey</i>
<i>Gephyrocapsa oceanica</i>	<i>Helicosphaera carteri</i>	<i>Oolithus antillarum</i>	<i>Syracosphaera lamina</i>
<i>Umbellosphaera tenuis</i>	<i>Umbilicosphaera sibogae</i>		
Dinoflagelados			
<i>Calciadinellum</i>	<i>Leonella</i>	<i>Pernambugia</i>	<i>Thoracosphaera</i>
Radiolários			
<i>Acanthodesmia</i>	<i>Acanthosphaera</i>	<i>Acrobotrys</i>	<i>Acrosphaera</i>
<i>Actinomma</i>	<i>Anthocyrtdium</i>	<i>Artostrobos</i>	<i>Botryostrobos</i>
<i>Challengeria</i>	<i>Challengeron</i>	<i>Cladococcus</i>	<i>Cladosceniium</i>
<i>Clathrocorys</i>	<i>Collosphaera</i>	<i>Cornutella</i>	<i>Corocalyptra</i>
<i>Cycladophora</i>	<i>Dictyocoryne</i>	<i>Dictyophimus</i>	<i>Didymocyrtis</i>
<i>Disolenia</i>	<i>Dorydruppa</i>	<i>Drupptractus</i>	<i>Eucecryphalus</i>
<i>Eucyrtidium</i>	<i>Heliaster</i>	<i>Heliosoma</i>	<i>Hexacontium</i>
<i>Hexalonche</i>	<i>Hexapyle</i>	<i>Lamprocyclas</i>	<i>Larcopeyle</i>
<i>Larcopeyla</i>	<i>Lithelius</i>	<i>Lithopera</i>	<i>Lophophaena</i>
<i>Lophospyris</i>	<i>Neobotrys</i>	<i>Otosphaera</i>	<i>Peromelissa</i>
<i>Pseudocubus</i>	<i>Pseudodictyophimus</i>	<i>Pterocanium</i>	<i>Pterocorys</i>
<i>Pterosceniium</i>	<i>Siphonosphaera</i>	<i>Solenosphaera</i>	<i>Spongaster</i>
<i>Spongodiscus</i>	<i>Spongoliva</i>	<i>Spongoplegma</i>	<i>Spongosphaera</i>
<i>Stylodictya</i>	<i>Tetraplecta</i>	<i>Tetrapyle</i>	<i>Thecosphaera</i>
<i>Theocalyptra</i>	<i>Theocorynthium</i>	<i>Tholospira</i>	<i>Tholospyris</i>
<i>Zygocircus</i>			
Tintinídeos			
<i>Acanthostomella</i>	<i>Amphorides</i>	<i>Codonaria</i>	<i>Codonella</i>
<i>Codonellopsis</i>	<i>Dadayiella</i>	<i>Dictyocysta</i>	<i>Epiplocylis</i>
<i>Eutintinnus</i>	<i>Parundella</i>	<i>Rhabdonella</i>	<i>Salpingella</i>
<i>Tintinnopsis</i>	<i>Undella</i>	<i>Xystonellopsis</i>	
Silicoflagelados			
<i>Dictyocha</i>			

Dinoflagelados calcários foram as P_{bio} mais abundantes encontradas, dominadas pelo gênero *Thoracosphaera*. Além do alto número de observações, todos os gêneros de dinoflagelados foram frequentes, isto é, presentes na maioria das amostras.

A maioria dos gêneros de diatomáceas esteve presente em no mínimo 50% das amostras, enquanto seis gêneros classificados como raros (< 10% das amostras) estiveram presentes em apenas uma amostra cada. *Hemiaulus* foi o gênero de maior abundância, com 594 indivíduos identificados, seguido por *Thalassiosira*, com 148 observações.

Os cocolitoforídeos não foram quantificados e medidos devido ao seu tamanho, geralmente < 20 μm . Entretanto, foi possível observar uma grande quantidade de cocólitos nas imagens de MEV do material sedimentado, assim como alguns exemplares com a

cocosfera intacta. Nesse caso, 10 gêneros de cocolitoforídeos foram identificados através da morfologia de seus cocólitos.

A membrana epifítica das pelotas fecais é degradada durante o afundamento, liberando o seu conteúdo de matéria orgânica para o meio. Pelotas fecais intactas foram observadas em grandes quantidades em todas as amostras, com as morfologias ovais e esféricas mais abundantes do que as pelotas cilíndricas ou cúbicas.

A identificação de foraminíferos a partir de suas testas não foi possível devido à impossibilidade de observar estruturas relevantes, como a presença de espinhos (que na maioria dos casos são destruídos durante o afundamento), abertura da testa e número de câmaras. Devido a isto, foram adotados códigos referentes à morfologia geral das testas nos quais cinco grupos foram classificados, sendo eles: *globulares*, com testas relativamente maiores e câmaras sobrepondo-se umas às outras; *espirais*, com câmaras crescendo em um plano horizontal; *pequenos*, com tamanho variando em cerca de 20 μm , sem um número suficiente de câmaras para definir o plano de seu crescimento; *reforçados*, com testas mais calcificadas e plano de crescimento horizontal com uma extremidade frequentemente serrilhada e *bentônicos*, que não seguem um padrão de crescimento espiral. Todas as morfologias encontradas foram constantes e abundantes, exceto os foraminíferos bentônicos, com apenas 19 indivíduos observados.

Apenas três gêneros de tintinídeos estiveram presentes em mais de 50% das amostras. *Tintinnopsis* foi o gênero com maior abundância, com 115 indivíduos observados e uma grande variedade morfológica, seguido por *Dadayiella* e *Parundella* com 42 e 27 observações respectivamente. Os outros gêneros variaram entre 1 e 17 indivíduos observados.

Representantes das três classes de radiolários policistinos foram identificados: 35 Nasselários, 25 Spumellários e 2 Phaeodários. Nenhum dos gêneros esteve presente em mais da metade das amostras. Dentre os grupos analisados, radiolários foram os mais diversos, mas com a abundância de todos os gêneros baixa. Apenas em 3 gêneros (*Collosphaera*, *Tholospyris* e *Cornutella*) foram observados 10 ou mais vezes, e nenhum dos 62 gêneros esteve presente em mais da metade das amostras.

Apenas o gênero de silicoflagelados *Dyctiocha* foi identificado, com certas variações de tamanho e estruturas. Inicialmente, as estruturas não identificadas (NID) foram classificadas como amebas testáceas, entretanto, a pesquisa sobre o grupo não revelou nenhuma informação referente a espécies marinhas, além da possibilidade de outros organismos produzirem estruturas semelhantes, como tintinídeos do gênero *Tintinnopsis*, que dependendo do seu tamanho ou do estado de degradação da lórica podem ser semelhantes à estas estruturas. Apesar da baixa diversidade, ambos grupos foram constantes e com um alto número de observações (> 200).

3.3 Dimensões das P_{bio} Dominantes no Material Sedimentado

As dimensões de P_{bio} variaram majoritariamente entre 20 e 100 μm . Algumas pelotas fecais, diatomáceas, tintinídeos e radiolário ultrapassaram este tamanho, chegando a dimensões próximas a 200 μm . Entretanto, a grande maioria das partículas concentraram-se próximas ou abaixo de 50 μm , ou seja, dentro das classes de tamanho correspondentes ao microplâncton (Figura 4).

Foraminíferos, tintinídeos e radiolários foram os maiores organismos identificados, com o tamanho médio em torno de 50 μm . A dimensão média de silicoflagelados e amebas foi aproximadamente 25 μm , assim como as frústulas de diatomáceas. Entretanto, a amplitude de dimensões deste último grupo é maior, com frústulas variando entre < 20 μm e > 200 μm . O diâmetro médio dos dinoflagelados calcários foi de aproximadamente 15 μm , enquanto o tamanho médio das pelotas fecais foi próximo à 50 μm .

Não foi possível identificar nenhum padrão de variação do tamanho médio dos grupos durante o período amostral, exceto pelo sutil aumento das dimensões dos dinoflagelados calcários (Figura 5b). A amplitude das dimensões de dinoflagelados, silicoflagelados e testas de amebas foi menor, entre 12 e 50 μm . Apesar dos tamanhos médios de diatomáceas,

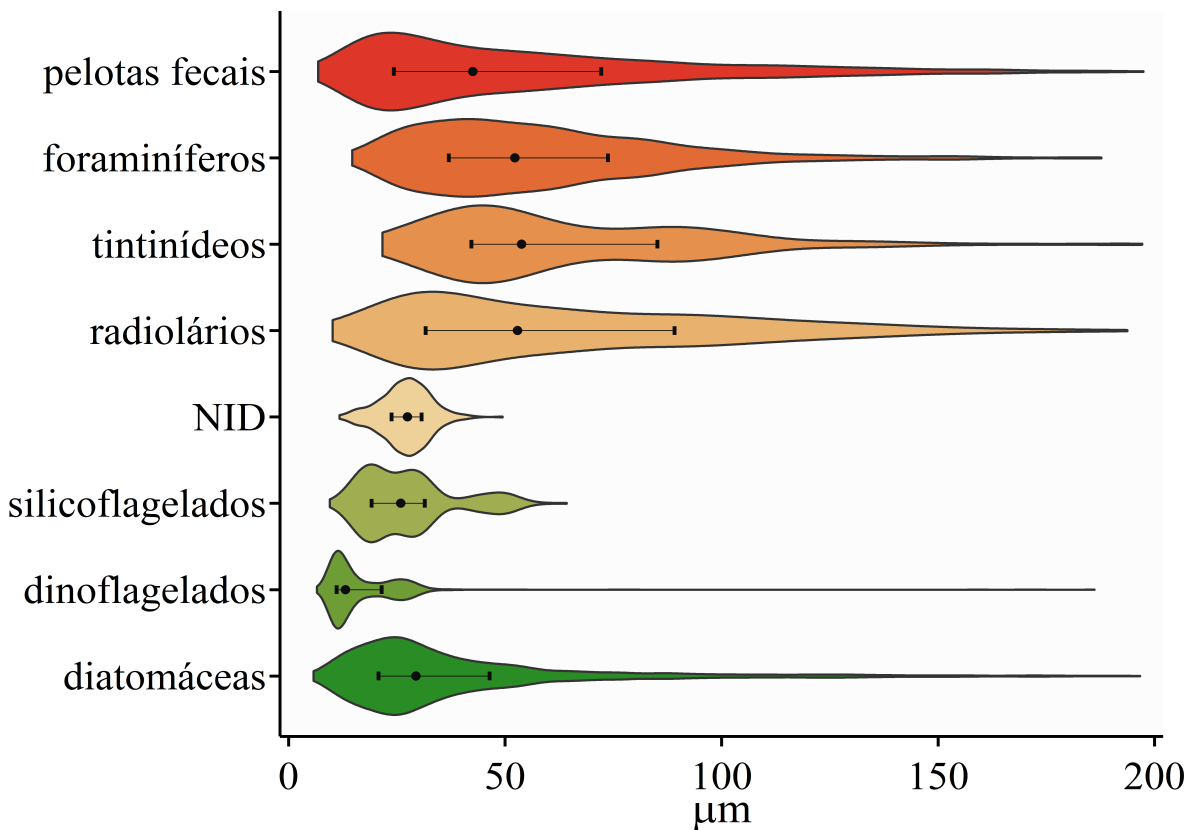


Figura 4 – Distribuição gaussiana das dimensões de P_{bio} identificadas nas amostras de armadilha de sedimento, o ponto preto representa a mediana dos dados enquanto os traços são o grau de espalhamento das medidas.

foraminíferos e pelotas fecais serem próximos a $50 \mu m$ na maioria das amostras, a amplitude de dimensões foi alta para os três grupos, principalmente para diatomáceas, onde os valores extremos se afastam muito da mediana. Radiolários e tintinídeos foram os grupos com maior variação de tamanho médio (Figura 5).

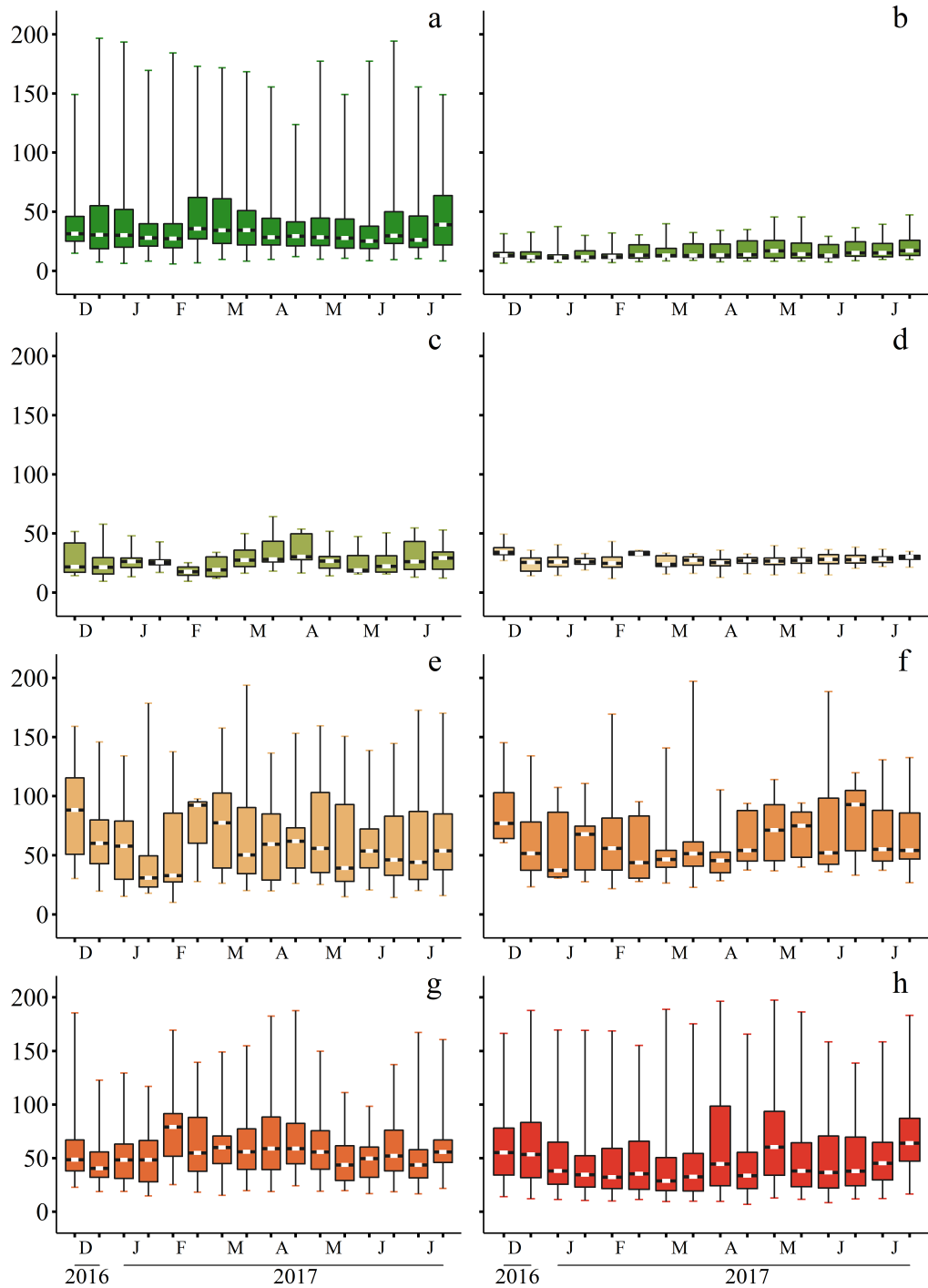


Figura 5 – Gráficos de caixa representando as dimensões de P_{bio} (em μm) para cada amostra. a - diatomáceas; b - dinoflagelados; c - silicoflagelados; d - NID; e - radiolários; f - tintinídeos; g - foraminíferos; h - pelotas fecais.

3.4 Fluxos de P_{bio}

O fluxo de P_{bio} variou entre $99.316,13 P_{bio} \cdot m^{-2} \cdot d^{-1}$, em março de 2017, e $289.752,5 P_{bio} \cdot m^{-2} \cdot d^{-1}$ em abril do mesmo ano (Figura 6). Apesar da grande variabilidade e presença de picos de exportação (janeiro, abril e junho de 2017), o fluxo médio de partículas foi mais intenso entre dezembro de 2016 e fevereiro de 2017 (média de $211.534 P_{bio} \cdot m^{-2} \cdot d^{-1}$) comparado com o restante da coleta, ou seja, entre março e agosto de 2017 (média de $167.239 P_{bio} \cdot m^{-2} \cdot d^{-1}$).

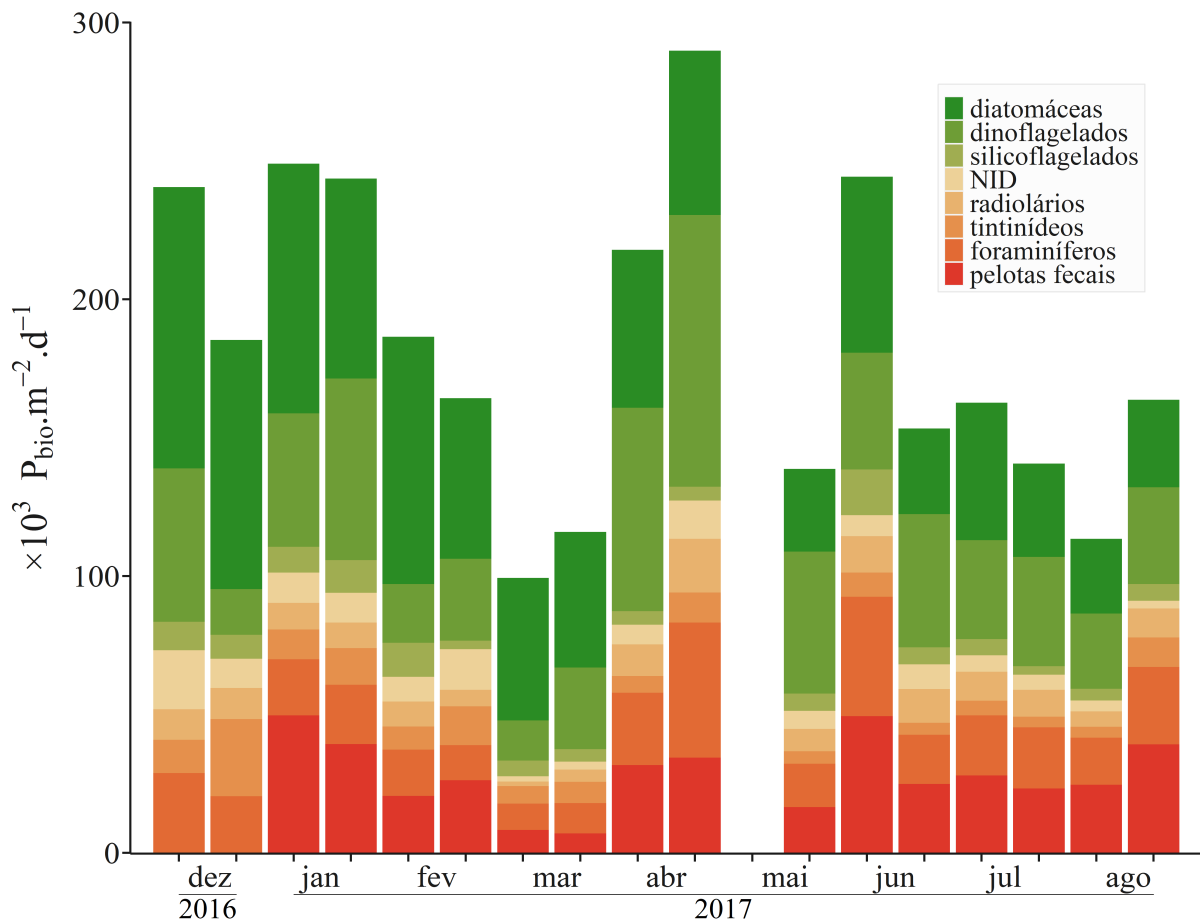


Figura 6 – Fluxo de P_{bio} calculados para amostras de armadilha de sedimento.

Os fluxos máximo e mínimo de frústulas de diatomáceas ocorreram em dezembro de 2016 e agosto de 2017, com as taxas de $101.626,27 P_{bio} \cdot m^{-2} \cdot d^{-1}$ e $26.990,23 P_{bio} \cdot m^{-2} \cdot d^{-1}$ respectivamente. Em geral, o fluxo de diatomáceas seguiu o padrão sazonal esperado, com maior intensidade entre dezembro e abril diminuindo gradualmente até o final de agosto (Figura 7a).

O fluxo médio de cistos calcários de dinoflagelados (Figura 7b) foi de $43.006,79 P_{bio} \cdot m^{-2} \cdot d^{-1}$, superior à todos os outros fluxos de P_{bio} exceto de diatomáceas, que teve a média de $57.929,39 P_{bio} \cdot m^{-2} \cdot d^{-1}$. O padrão sazonal do fluxo de cistos calcários atingiu seu pico em abril de 2017, com o fluxo de $98.151,47 P_{bio} \cdot m^{-2} \cdot d^{-1}$. Entre dezembro de

2016 e março de 2017 os fluxos de cistos foram relativamente mais baixos se comparados com o máximo, atingindo o mínimo de $14.517,97 P_{bio} \cdot m^{-2} \cdot d^{-1}$ na segunda quinzena de março.

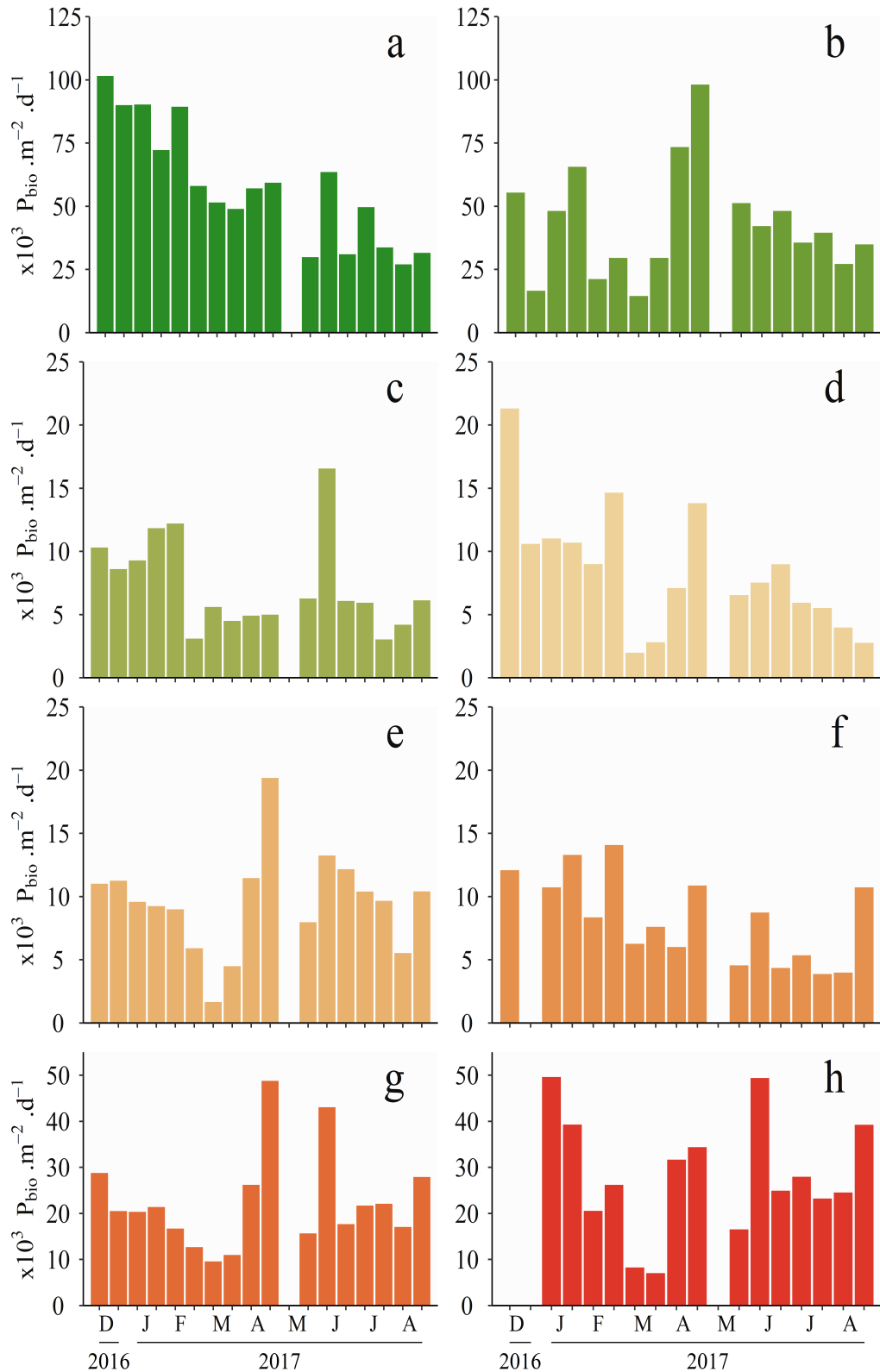


Figura 7 – Fluxos de P_{bio} por grupo; a - diatomáceas; b - dinoflagelados; c - silicoflagelados; d - NID; e - radiolários; f - tintinídeos; g - foraminíferos; h - pelotas fecais.

O fluxo médio de silicoflagelados foi de $7.271,64 P_{bio} \cdot m^{-2} \cdot d^{-1}$ com o mínimo de $3039,36 P_{bio} \cdot m^{-2} \cdot d^{-1}$ em julho de 2017. Entre dezembro de 2016 e janeiro de 2017 o fluxo de silicoflagelados foi maior em relação às outras amostras. Entretanto, o fluxo máximo ocorreu em junho de 2017, com a taxa de $16.565,48 P_{bio} \cdot m^{-2} \cdot d^{-1}$ (Figura 7c).

O fluxo de NID seguiu tanto o padrão de frústulas quanto de cistos calcários, atingindo o seu máximo em dezembro de 2016 com a taxa $21.320,20 P_{bio} \cdot m^{-2} \cdot d^{-1}$. Durante os meses de verão o fluxo de NID manteve-se próximo às $10.000 P_{bio} \cdot m^{-2} \cdot d^{-1}$ até atingir o mínimo de $1.979,72 P_{bio} \cdot m^{-2} \cdot d^{-1}$ em março de 2017 (Figura 7d). O fluxo médio do grupo foi de $8.486,28 P_{bio} \cdot m^{-2} \cdot d^{-1}$, apenas maior do que o fluxo médio de silicoflagelados.

Os fluxos médios de lóricas de tintinídeos (Figura 7e) e esqueletos de radiolários (Figura 7f) foram de $9.333,67 P_{bio} \cdot m^{-2} \cdot d^{-1}$ e $9.556,04 P_{bio} \cdot m^{-2} \cdot d^{-1}$ respectivamente. O período de maior exportação de tintinídeos ocorreu no início da coleta, com o máximo de $27.796,36 P_{bio} \cdot m^{-2} \cdot d^{-1}$ em fevereiro de 2017, enquanto o de radiolários ocorreu nos meses finais de coleta com o máximo de $19.395,20 P_{bio} \cdot m^{-2} \cdot d^{-1}$ em abril do mesmo ano. Do mesmo modo, os mínimos de ambos os grupos ocorreram em julho de 2017 para os tintinídeos ($3.868,27 P_{bio} \cdot m^{-2} \cdot d^{-1}$) e em março para os radiolários, com a taxa de $1.649,77 P_{bio} \cdot m^{-2} \cdot d^{-1}$, a menor registrada entre os grupos analisados.

Por fim, testas de foraminíferos (Figura 7g) e pelotas fecais (Figura 7h) tiveram os fluxos médios de $22.416,44 P_{bio} \cdot m^{-2} \cdot d^{-1}$ e $24.872,30 P_{bio} \cdot m^{-2} \cdot d^{-1}$ respectivamente. Para o primeiro grupo, os fluxos variaram entre $9.568,66 P_{bio} \cdot m^{-2} \cdot d^{-1}$ em março de 2017 e $48.781,87 P_{bio} \cdot m^{-2} \cdot d^{-1}$ no mês seguinte. O fluxo mínimo de pelotas fecais também ocorreu em março de 2017, com $7.037 P_{bio} \cdot m^{-2} \cdot d^{-1}$, já o seu fluxo máximo ocorreu em janeiro, com $49.628,92 P_{bio} \cdot m^{-2} \cdot d^{-1}$, valor virtualmente semelhante ao encontrado no mês de junho ($49.395,24 P_{bio} \cdot m^{-2} \cdot d^{-1}$).

4 Discussão

A identificação de fragmentos de partículas biogênicas requer experiência em estudos taxonômicos e familiarização dos grupos que habitam a área de estudo. É difícil utilizar técnicas tradicionais de identificação taxonômica baseadas exclusivamente na morfologia das células vivas, uma vez que durante o afundamento as mesmas são danificadas. Por esse motivo a literatura sobre análises taxonômicas em material coletado por armadilhas de sedimento é escassa (Bauerfeind *et al.*, 1997; Ebersbach *et al.*, 2014; Romero *et al.*, 2020), e quando disponível geralmente é focada em grupos específicos, como por exemplo pelotas fecais e radiolários (Wilson *et al.*, 2013; Boltovskoy, 2017b). Muitas técnicas de microscopia demandam um pré-tratamento das amostras, que envolve a degradação da matéria orgânica, geralmente levando à destruição das P_{bio} (De Wever *et al.*, 2002; Taylor *et al.*, 2007). Técnicas para aumentar a visibilidade de estruturas de bSi ou CaCO_3 existem (Lange *et al.*, 1994; Bairbakhish *et al.*, 1999; Abrantes *et al.*, 2002; Vink *et al.*, 2004; Bolch, 1997) entretanto, evidenciar as partículas carbonáticas envolve a dissolução das partículas silicosas e vice-versa.

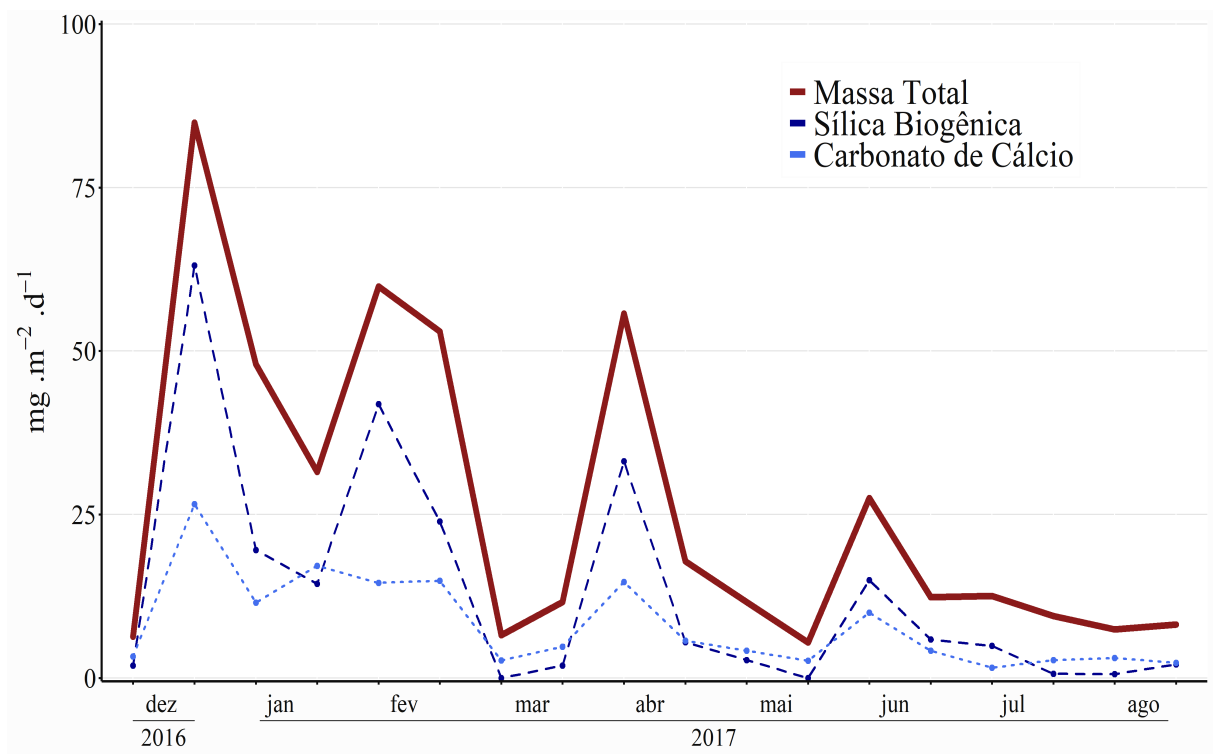


Figura 8 – Fluxos de Massa, CaCO_3 e bSi calculados por Tura *et al.* 2021

Inicialmente, o material coletado seria fracionado em duas alíquotas, uma para a análise de frústulas de diatomáceas e fragmentos de bSi, e outra para fragmentos de CaCO_3 . Dificuldades de acesso ao laboratório devido a pandemia de COVID-19 impediram

a adoção desse procedimento e o resultado final foi uma metodologia que priorizou a contagem de P_{bio} identificadas nas amostras filtradas. Assim, os fluxos obtidos revelam um caráter integral do sedimento, uma vez que estes grupos, apesar de afundarem em velocidades diferentes, compartilham o mesmo registro sedimentológico.

O fluxo de P_{bio} mais elevado durante o início da coleta (dezembro 2016 - fevereiro 2017) coincide com o padrão sazonal de maior produtividade que ocorre anualmente nestes meses (Castro *et al.*, 2005) e pode ser observado tanto nos fluxos de produtores primários (diatomáceas e dinoflagelados) quanto nos picos de exportação de consumidores primários e alça microbiana (pelotas fecais, radiolários, tintinídeos). As variações intra-mensais entre períodos de alto e baixo fluxo também foram mais frequentes nesta época. O pico de exportação ocorrido no final de fevereiro foi seguido por uma queda significativa no fluxo de P_{bio} em março, e novamente um aumento em abril. A partir de maio, o fluxo estabiliza em leve declínio, provavelmente devido à menor incidência de luz nestes meses. Essa variação entre fevereiro, março e abril pode ser o reflexo dos diversos fenômenos físicos que controlam a produção primária na BdS, como por exemplo a passagem de vórtices gerado pelas instabilidades da CB (Pereira *et al.*, 2018).

Com a exceção de diatomáceas e tintinídeos, a maioria das P_{bio} encontradas não obtiveram uma correlação significativa com o fluxo de massa calculado por Tura *et al.* (2021). Diatomáceas, entretanto, correlacionam-se positivamente com o fluxo de sílica, que apesar de ter uma relação inversa com o fluxo de matéria orgânica foi o maior responsável pelo fluxo de massa total. Apesar das relações entre o fluxo de P_{bio} e os parâmetros ambientais não terem sido investigadas, o fluxo de diatomáceas e dinoflagelados seguem, respectivamente, as variações de temperatura superficial da água do mar (TSM) e concentração de clorofila- α calculados para a região durante o período de coleta (Tura *et al.*, 2021). Os outros grupos de P_{bio} possuem uma maior correlação entre si do que com os fluxos de massa, Si e CaCO_3 . Em geral, dois grupos podem ser notados: um com alta correlação com diatomáceas, composto por silicoflagelados (0,6), NID (0,6) e tintinídeos (0,7); e outro correlacionado com cistos de dinoflagelados, composto por radiolários (0,6) e foraminíferos (0,6). Notavelmente, a maior correlação encontrada foi entre radiolários e foraminíferos (0,9), sendo este último o único grupo que apresentou uma correlação positiva com pelotas fecais (0,4). Esta configuração de relações indica que as redes tróficas entre estes organismos também desempenham um papel no seu fluxo vertical, onde mesmo os grupos que não possuem um papel tão intenso nos fluxos de Si e CaCO_3 podem modular as populações de diatomáceas e dinoflagelados, que por sua vez possuem uma maior participação nos fluxos biogeoquímicos e na bomba biológica.

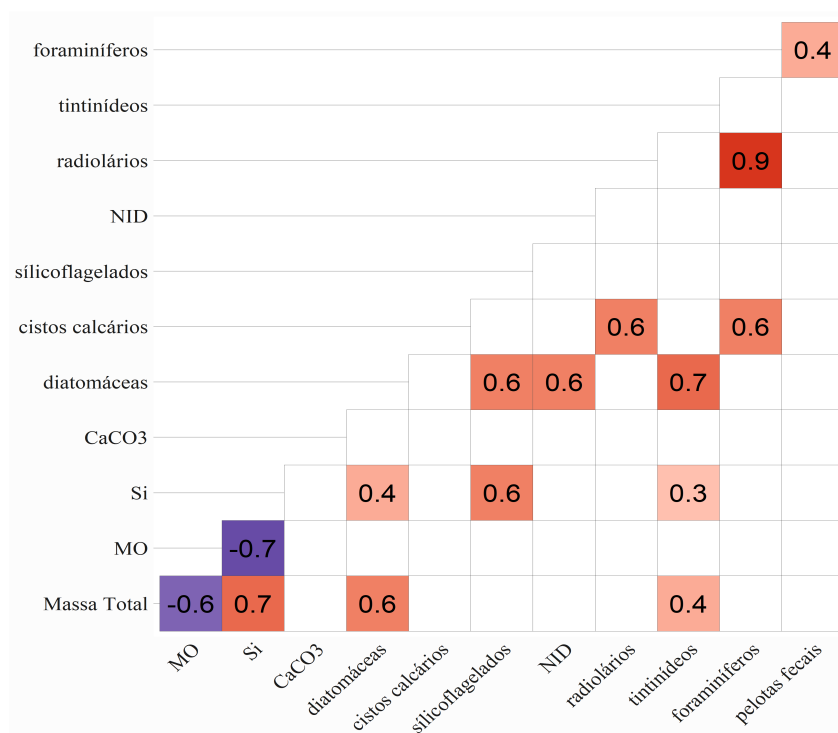


Figura 9 – Matriz de correlação entre: fluxos de massa, matéria orgânica, bSi, CaCO₃ em ($mg \cdot m^{-2} \cdot d^{-1}$) e fluxos de partículas biogênicas ($P_{bio} \cdot m^{-2} \cdot d^{-1}$). Coeficiente de determinação indicados no interior dos quadrados. Correlações com $p < 0,05$ não foram mostrados.

4.1 Diatomáceas

Diatomáceas (Figura 10) foram as maiores responsáveis pelos picos de exportação de P_{bio} calculados para a armadilha de sedimentos, demonstrando seu papel relevante nos fluxos verticais de MOP e bSi das amostras investigadas. Os fluxos de diatomáceas ultrapassam em 3 ordens decimais os fluxos dos demais fragmentos, exceto o de dinoflagelados calcários, principalmente durante abril de 2017 quando a contribuição das diatomáceas foi menor. A exportação de diatomáceas foi maior nos meses mais quentes, entre dezembro e fevereiro, justamente no período de maior incidência do vento NE que intensifica o fluxo médio da CB (Campos *et al.*, 2000; Castro *et al.*, 2005), induzindo o transporte de Ekman e elevando a ACAS à zona eufótica (Castro *et al.*, 2005; Brandini *et al.*, 2018). Além das ressurgência costeira - que ocorre principalmente entre janeiro e março - a quebra da plataforma também é fertilizada pela ACAS através da Frente Térmica de Fundo (FTF - Castro *et al.*, 1987) que avança sobre o talude em direção a plataforma média, elevando a nutriclina e gerando Máximos Subsuperficiais de Clorofila (MSC - Brandini *et al.*, 2014; Brandini *et al.*, 2018). A elevação da nutriclina (= picnoclina) sobre a plataforma média pode estar associada à passagem de vórtices e meandramentos ciclônicos da CB (Mesquita *et al.*, 1993; Brandini, 1990; Pereira *et al.*, 2019) que aumentam periodicamente a produção nova sobre o talude continental e, conseqüentemente, a exportação de MOP.

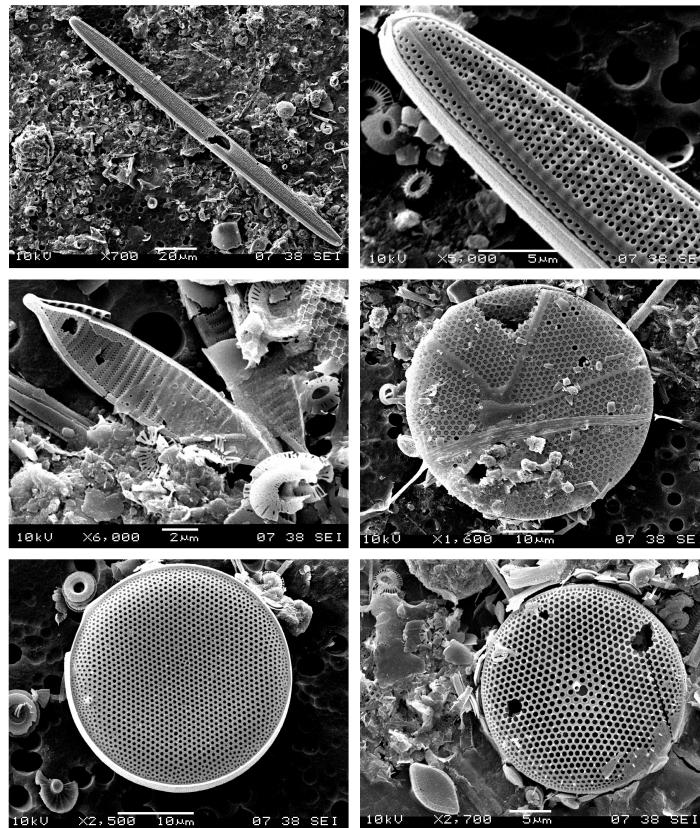


Figura 10 – Imagens de microscopia eletrônica de varredura de material coletado por armadilha de sedimentos. Painel superior: *Alveus marinus*; painel central: *Nitzschia* sp. e *Asteromphalus* sp.; painel inferior: *Thalassiosira* spp..

Em ambos os casos, a disponibilidade de nutrientes na zona eufótica - e mesmo na zona disfótica (5 - 10% da luz superficial) - muda o regime de produção primária regenerada para nova (*sensu* Dugdale e Goering, 1967), na qual diatomáceas têm papel dominante (Brandini *et al.*, 2014). Tura *et al.* (2021) identificou uma forte relação entre o fluxo de massa total e o fluxo de bSi, este último relacionado ao fluxo de diatomáceas (Figura 9), demonstrando a importância do grupo no transporte de MOP para maiores profundidades. Identificar os grupos responsáveis por estes episódios e a quantidade de carbono efetivamente transportado não foi possível devido a qualidade das imagens. Em geral, a contribuição das diatomáceas cêntricas (Figura 12) superou a das diatomáceas penadas (Figura 13).

Um episódio de floração foi identificado em fevereiro de 2017, quando frústulas do gênero *Hemiaulus* (Figura 11) dominaram o material sedimentado com excepcional abundância de indivíduos se comparados aos outros gêneros. Espécies desse gênero são comuns na BdS (Da Silva, 1988; Villac *et al.*, 2008), e pelo menos uma floração foi identificada no litoral norte de São Paulo, em fevereiro 2001 (publicado no diário oficial de São Paulo, em 24 de abril de 2021, página 16). O elevado número de frústulas de *Hemiaulus* encontradas nas amostras de sedimentos e suas observações na área de estudo no decorrer das últimas décadas evidencia que a floração identificada em 2001 não foi um caso isolado

(Müller-Melchers, 1955; Villac *et al.*, 2008).

As forçantes que levaram ao alto fluxo de *Hemiaulus* em fevereiro de 2017 não foram identificadas, e a floração que deu origem ao evento não foi reportada em nenhum canal de comunicação, levantando a possibilidade do evento de 2001 ter ocorrido devido à uma ressurgência da ACAS em Cabo Frio e o de 2017 por uma intrusão da FTF na quebra de plataforma, induzindo a formação de um MSC e explicando a presença das frústulas de *Hemiaulus* em amostras coletadas após o talude.

Os gêneros de diatomáceas identificados são comuns na BdS, e em grande parte cosmopolitas (p. ex. *Thalassiosira*). Mais da metade são encontradas com frequência nas amostras de rede e sedimento, e todas já foram descritas na costa brasileira (Miranda, 2015; Villac *et al.*, 2008). Seja qual for o processo de fertilização, uma vez que a ACAS atinja a zona eufótica, as diatomáceas serão beneficiadas devido à sua alta capacidade de absorção de nutrientes se comparadas à outros grupos fitoplanctônicos, principalmente em momentos de PP nova (Hansen e Visser, 2019), refletindo em um aumento no fluxo de MOP e, conseqüentemente, na eficiência da bomba biológica.

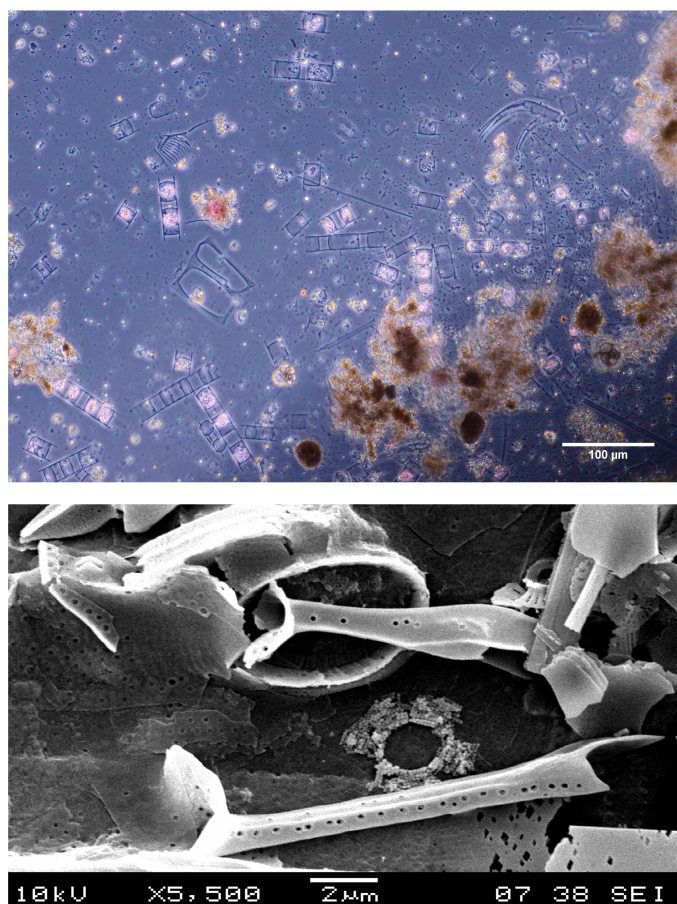


Figura 11 – Painel superior: Imagem de microscopia ótica em aumento de 200x utilizando contraste de fase. Painel inferior: imagem de microscopia eletrônica de varredura de fragmentos de frústulas de *Hemiaulus* sp..

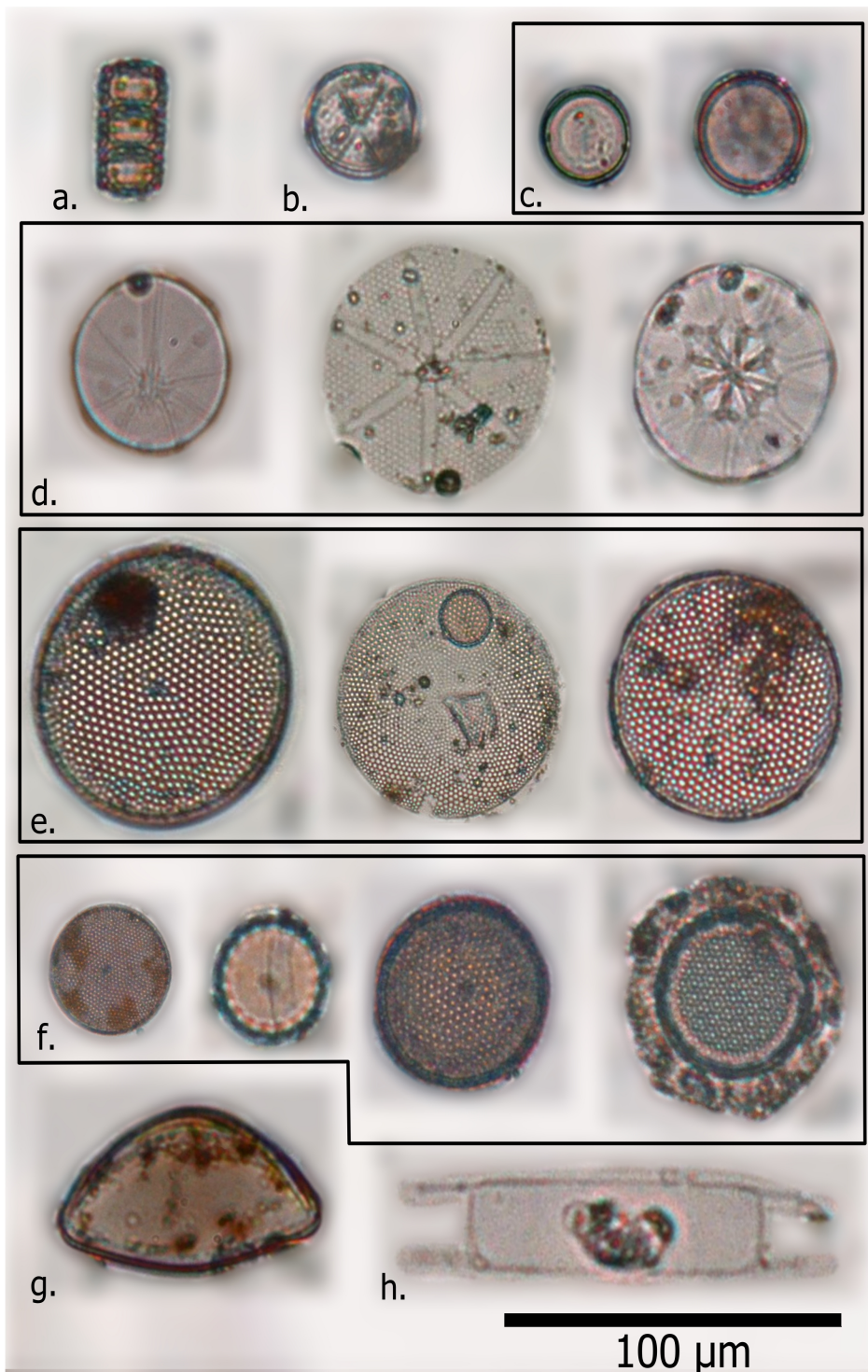


Figura 12 – Grupos de diatomáceas cêntricas encontradas em amostras coletadas por armadilha de sedimentos. a. *Paralia sulcata*; b. *Actynoptychus* sp.; c. *Coscinodiscophycidae* spp.; d. *Asteromphalus* spp. e *Asterolampra* sp.; e. *Coscinodiscus* spp.; f. *Thalassiosira* spp.; g. *Hemidiscus* sp.; h. *Hemiaulus* sp..

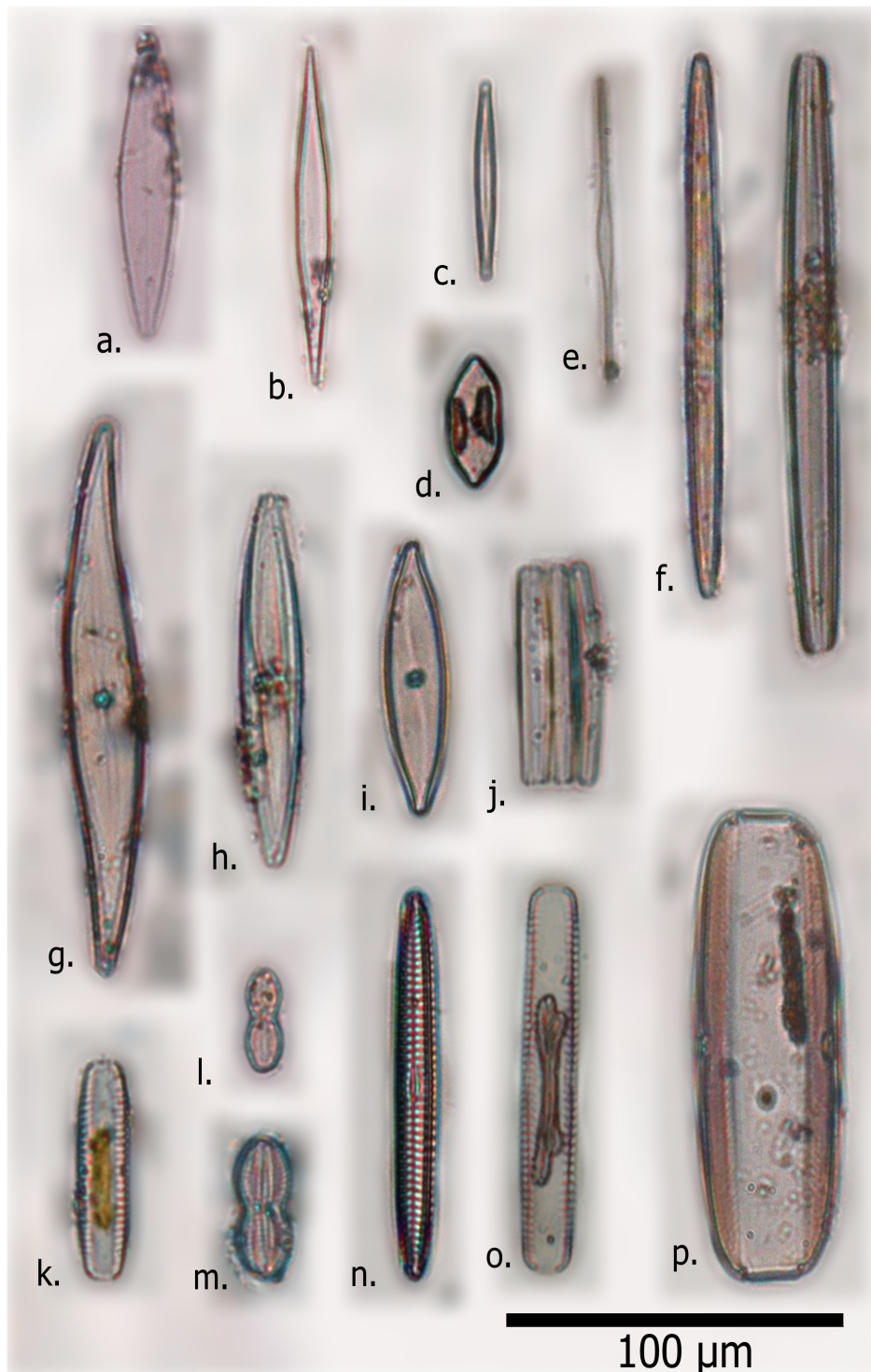


Figura 13 – Grupos de diatomáceas penadas encontradas em amostras coletadas por armadilha de sedimentos. a:c-e. Bacillariophycidae spp.; d. *Psammodictyon panduriforme*; f. *Alveus marinus*; g:i. *Pleurosigma* spp.; j. *Fragilaria* sp.; k-m:p Naviculaceae spp.; l:m *Diploneis* sp..

4.2 Dinoflagelados

Apesar de serem associados ao fitoplâncton, nem todos os dinoflagelados são autótrofos. A maioria dos gêneros de dinoflagelados são mixotróficos, enquanto alguns são exclusivamente heterotróficos. Suas paredes celulares de celulose (= anfiema), por se tratarem de um polissacarídeo, dificilmente atingem grandes profundidades antes de serem completamente degradadas pela ação bacteriana. Entretanto, cerca de 30 espécies modernas de dinoflagelados sintetizam carbonato de cálcio para formar cistos de resistência (Figura 14) durante seu ciclo de vida (Vink, 2004). Devido ao CaCO_3 , tais cistos têm um lastro considerável e são responsáveis por uma parcela alta do fluxo vertical de partículas.

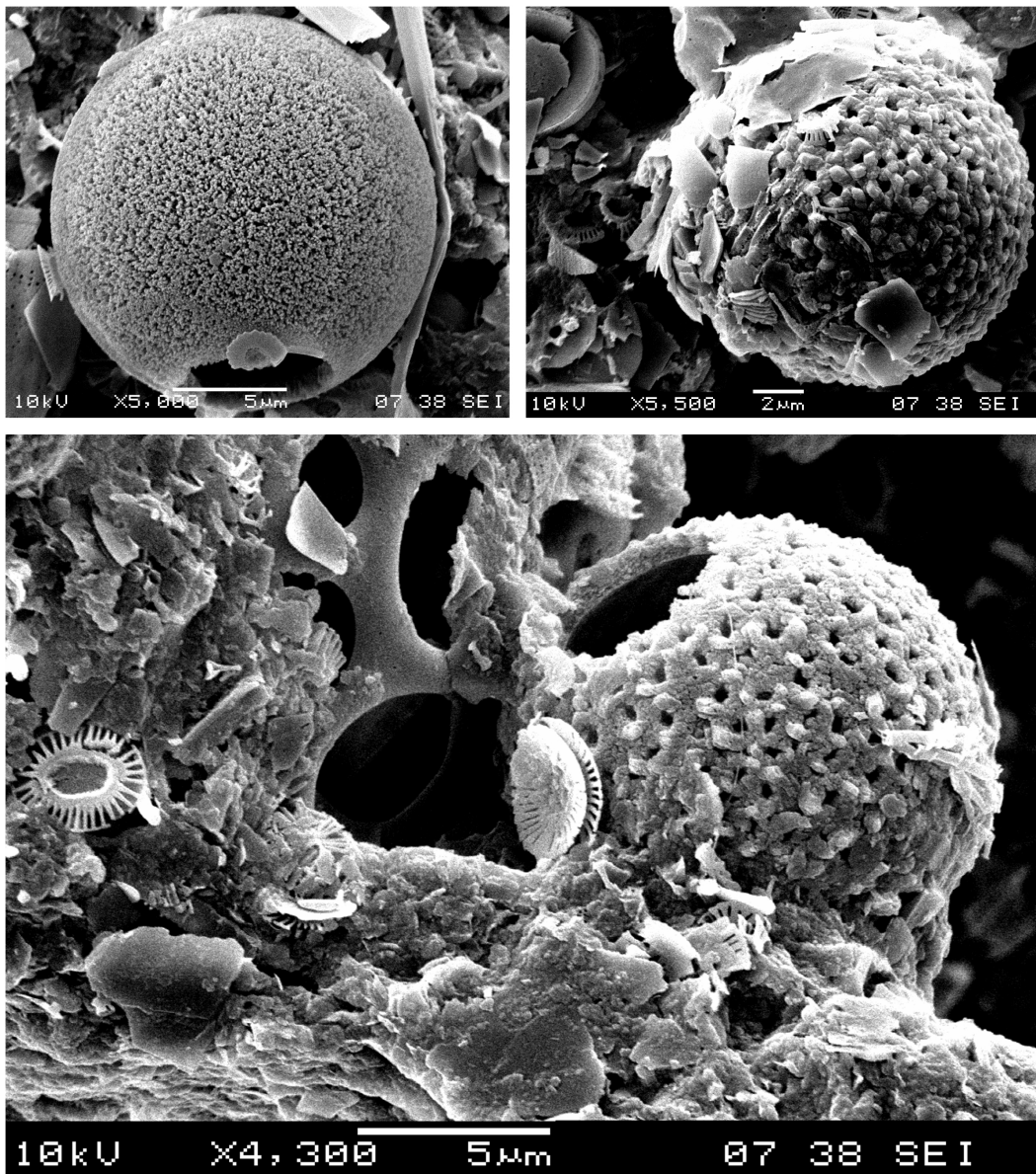


Figura 14 – Imagens de microscopia eletrônica de varredura de cistos calcários encontrados em amostras de armadilhas de sedimento. Painel superior: *Leonella* sp. e *Thoracosphaera heimii*; painel inferior *T. heimii*.

Dentre os gêneros de dinoflagelados produtores de cistos calcários (Figura 15), *Thoracosphaera* é um dos mais comuns, podendo ser encontrado em águas tropicais, subtropicais e temperadas (Tangen, 1982; Vink, 2004), com seus cistos presentes tanto em sedimentos superficiais (Zonneveld, 2000; Richter *et al.*, 2007) quanto em testemunhos paleo-oceanográficos (Zonneveld, 2010). A espécie mais comum, *T. heimii*, é cosmopolita e é recorrente no Atlântico Sul (Karwath *et al.*, 2000; Zonneveld, 2000; Richter *et al.*, 2007) com maiores concentrações na costa sul Africana e na região equatorial de ressurgência permanente (Vink, 2004; Romero *et al.*, 2020).

O cisto de *T. heimii* é esférico, medindo entre 10 - 20 μm , com uma abertura circular em sua superfície e superfície rugosa. Outras três morfologias de cistos calcários foram encontradas nas amostras: (i) esferas com $> 20 \mu\text{m}$, de cor preta quando observadas no microscópio ótico, com uma abertura circular semelhante à *T. heimii*, identificado inicialmente como pertencente ao gênero *Pernanbugia*; (ii) esferas com tamanho similar à *T. heimii*, porém com a superfície lisa, identificado como gênero *Leonella* e (iii) cistos com estruturas em forma de aba e coloração azul quando observados microscópio ótico, sem abertura visível, identificado como gênero *Calciodinellum*.

Apesar da diversidade, a grande maioria dos cistos calcários encontrados foram do gênero *Thoracosphaera*, que dominou o fluxo de dinoflagelados para a armadilha de sedimentos durante o tempo de coleta. Diferente dos episódios de maior exportação de *Hemiaulus*, os cistos calcários foram presentes durante toda a amostragem, com o pico de exportação em abril de 2017, quando a exportação de diatomáceas encontrava-se em fase de declínio. Mesmo com os picos de exportação de dinoflagelados e diatomáceas ocorrendo simultaneamente nos meses de maior intensidade luminosa, o balanço entre os grupos pode demonstrar uma sucessão ecológica de produtores primários ocorrendo na BdS. A mudança na exportação fitoplanctônica entre picos intensos e pontuais de diatomáceas e um pico gradual de dinoflagelados pode estar relacionada com a mudança entre regimes de PP nova e PP regenerada (Dugdale e Gopering, 1967).

Dinoflagelados são ecologicamente diversos, com diferenças marcantes entre espécies do mesmo gênero. Características como mixotrofia, simbiose e produção de toxinas (que podem causar florações de algas nocivas - FANs) são comuns dentro do grupo. Não há evidências de que *T. heimii* seja uma espécie tóxica, mas a presença de cistos pode estar associada com outros grupos de dinoflagelados, inclusive espécies que causadoras de FANs. A redução das populações de diatomáceas também contribui para o crescimento de outros produtores primários, principalmente organismos mais adaptados às condições de PP regenerada (i. e. dinoflagelados).

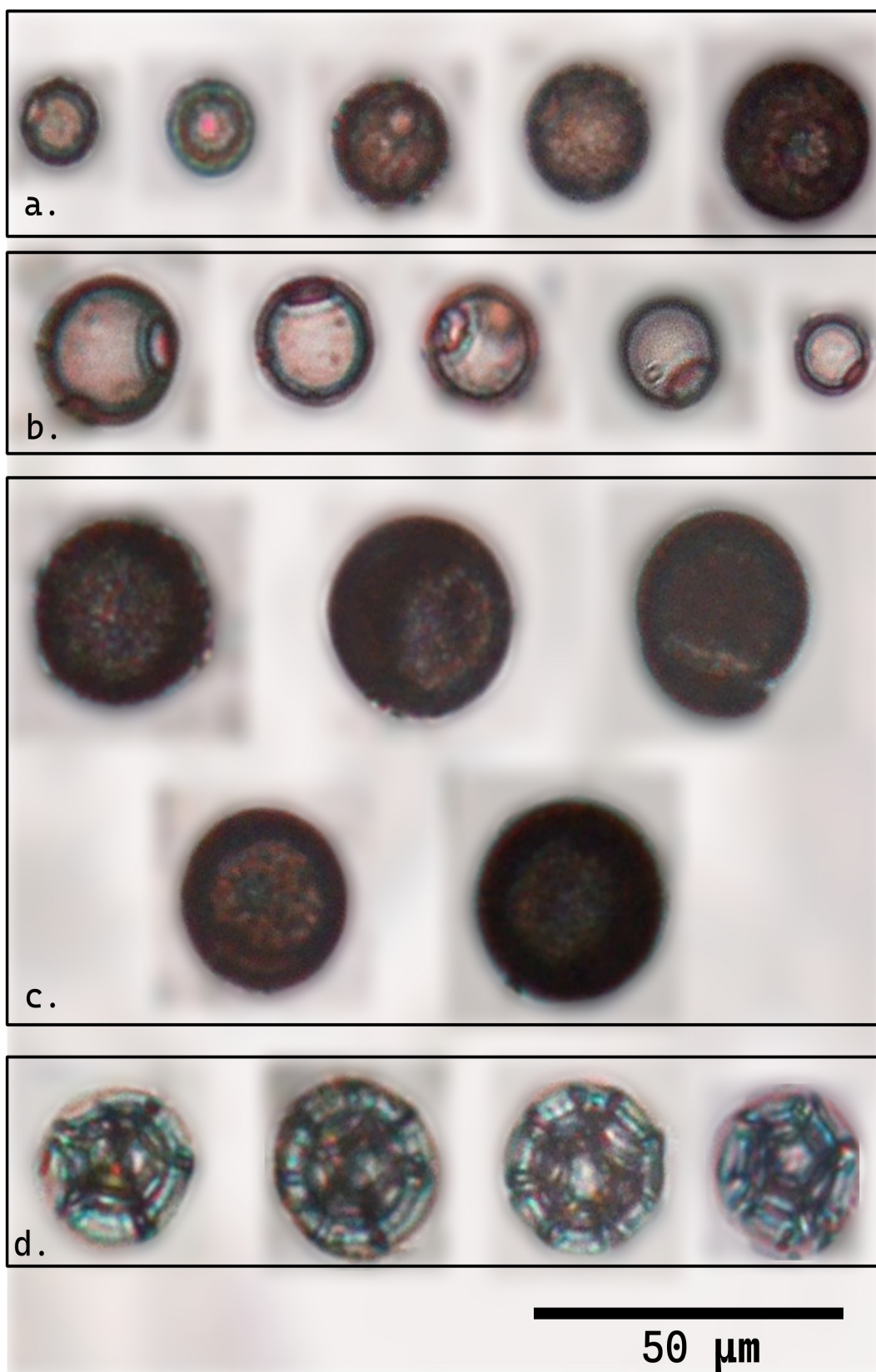


Figura 15 – Grupos de cistos calcários de dinoflagelados encontrados em amostras de armadilha de sedimentos. a. *Thoracosphaera heimii*; b. *Leonella* sp.; c. *Pernanbugia* sp.; d. *Calciodinellum* sp..

4.3 Pelotas Fecais

Existem métodos para identificar a origem - ou seja, o organismo excretor - das pelotas fecais, frequentemente associando o tamanho e a forma a grupos de organismos (Turner, 2002; Turner, 2015). Pelotas fecais ovais geralmente são produzidas por copépodos (Yoon *et al.*, 2001), enquanto pelotas fecais cúbicas e cilíndricas, com tamanho > 1 mm são associadas a salpas e eufasiáceos (González, 1992b). Pelotas fecais esféricas, com dimensões $< 20 \mu\text{m}$ são classificadas como minipelotas (Gowing e Silver, 1985), e são produzidas por diversos organismos microplancctônicos como radiolários, foraminíferos, náuplios de crustáceos e até mesmo dinoflagelados mixotróficos (González, 1992b; Turner, 2015).

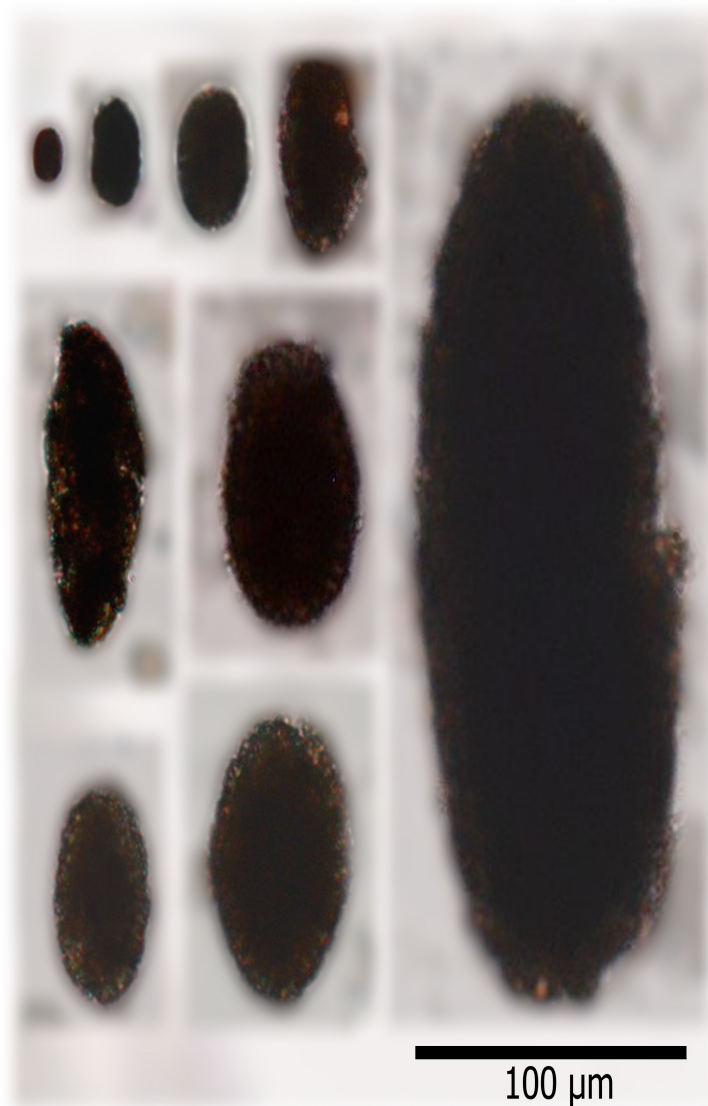


Figura 16 – Variação das dimensões de pelotas fecais ovais encontradas em amostras de armadilha de sedimentos.

As dimensões das pelotas fecais que mais contribuíram para o fluxo da armadilha de sedimentos concentraram-se entre 20 e 50 μm , com formatos predominantemente esféricos (Figura 17) e ovais (Figura 16). Pelotas fecais cilíndricas (Figura 17), apesar de maiores,

foram menos abundantes comparadas às formas dominantes (1144 ovais, 1078 esféricas e 97 cilíndricas). A menor quantidade de pelotas fecais maiores pode ter relação com a tendência de serem consumidas e re-trabalhadas pelo zoo- e bacterioplâncton, transformando-se em neve marinha (Wilson *et al.*, 2008; Buesseler e Boyd, 2009), enquanto o fluxo mais intenso de minipelotas indica o papel do protozooplâncton não apenas como lastro mas também como exportadores de MOP (González, 1992a; Beaumont, 2002; Honjo *et al.*, 2008).

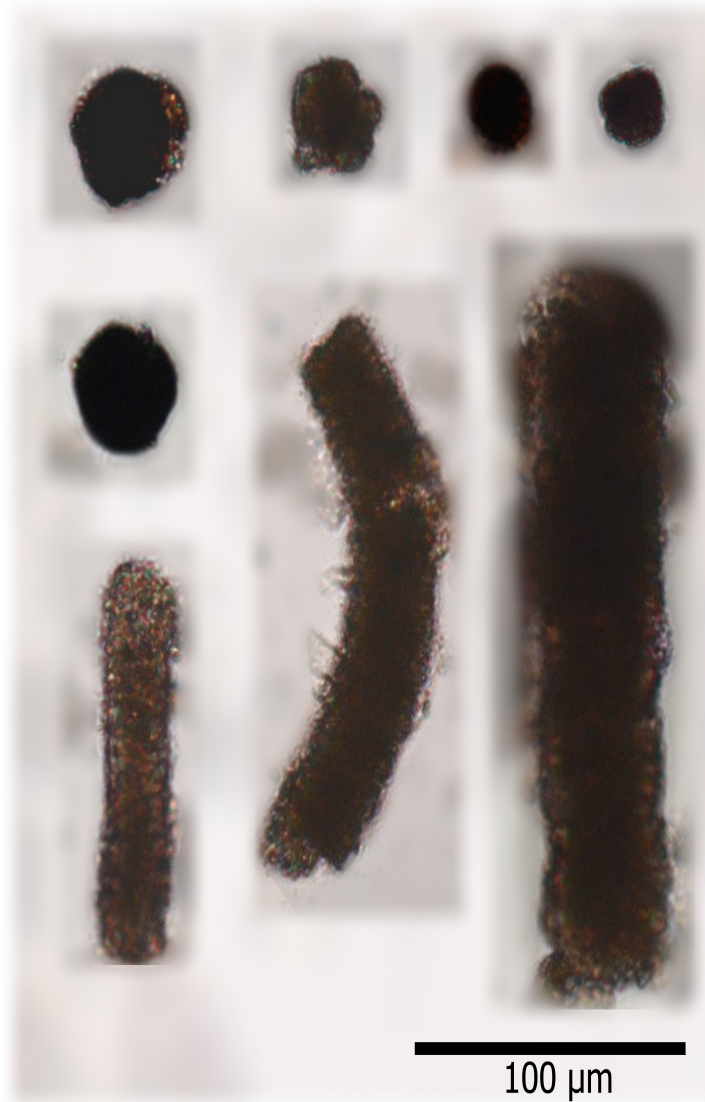


Figura 17 – Variação das dimensões de pelotas fecais esféricas e cilíndricas encontradas em amostras de armadilha de sedimento.

A correlação entre o fluxo de pelotas fecais e outras P_{bio} foi relativamente baixa (Figura 9). Mesmo com o período de fluxo mais intenso durante os meses de verão, o fluxo de pelotas fecais está mais associado ao fluxo de cistos de dinoflagelados do que de diatomáceas. Esta relação pode ser um reflexo da mudança de sistema de produção regenerada para nova, já discutido anteriormente, onde os organismos consumidores são mais abundantes em períodos de menor floração fitoplanctônica. Assim, em períodos de

maior exportação de fitodetrítos a contribuição de pelotas fecais será menor, mas em períodos de menor produtividade primária a exportação de pelotas fecais será maior (Wilson *et al.*, 2013; Turner, 2015).

4.4 Radiolários

Radiolários policistinos são protozoários do grupo dos Rizários que habitam todos os oceanos, desde águas superficiais até regiões batipelágicas (Nigrini, 1979; Boltovskoy, 1999a; Boltovskoy *et al.*, 2010; Boltovskoy *et al.*, 2017b). Assim como as diatomáceas, esses organismos produzem um esqueleto de sílica opalina, importante para o transporte de MOP e bSi para maiores profundidades (Takahashi e Honjo, 1983; Boltovskoy e Correa, 2019). Seu ciclo de vida ainda é pouco conhecido e tentativas de cultivos geralmente não são bem sucedidos. Devido a sua baixa densidade na coluna d'água, que dificulta a coleta de indivíduos com rede, a maioria das amostras de radiolários é proveniente do sedimento (Boltovskoy, 1999b), portanto a contribuição de radiolários para a biomassa planctônica é provavelmente subestimada (Biard *et al.*, 2016). Apesar de serem heterotróficos, a simbiose entre radiolários e produtores primários - geralmente dinoflagelados - é comum (Probert *et al.*, 2014), logo, estes organismos podem assumir o papel de mixotróficos quando presentes na zona eufótica. Radiolários produzem bSi em toda a coluna de água e, devido ao seu tamanho, possuem concentrações de bSi em média 100 vezes maiores que diatomáceas (Llopis Monferrer *et al.*, 2020). Mesmo com a escassez de informações sobre o grupo, estima-se que até 23% do estoque de sílica nos primeiros 120 m dos oceanos pode ser proveniente de radiolários (Tréguer e De La Rocha, 2012).

Representantes das ordens Spumellaria (Figura 18), Nassellaria (Figura 19) e Phaeodaria (Kling e Boltovskoy, 1999) foram identificados nas amostras analisadas, com a grande maioria dos esqueletos pertencentes às duas primeiras ordens. Apenas 3 exemplares de Phaeodarios foram identificados, já que os esqueletos desta ordem são degradados mais rapidamente em comparação com Nassellaria e Spumellaria, provavelmente devido à uma matriz de matéria orgânica que sustenta as estruturas de sílica (Kling e Boltovskoy, 1999; Stukel *et al.*, 2018). O registro geológico de radiolários é composto principalmente por Spumellaria e Nassellaria (Takahashi, 1983; Bolli *et al.*, 1989) e a presença de Phaeodarios capturados pela armadilha leva a crer que tais indivíduos morreram próximos, ou mesmo dentro, do funil de coleta. A grande diversidade de radiolários encontrados nas amostras (36 gêneros de Nassellarios, 26 gêneros de Spumellarios e 2 gêneros de Phaeodarios) é composta por organismos comuns no Atlântico Sul (Boltovskoy, 1999b). Entretanto, a alta diversidade é contrabalanceada pelo baixo número de indivíduos, uma vez que poucos organismos de cada um dos 62 gêneros foram identificados.

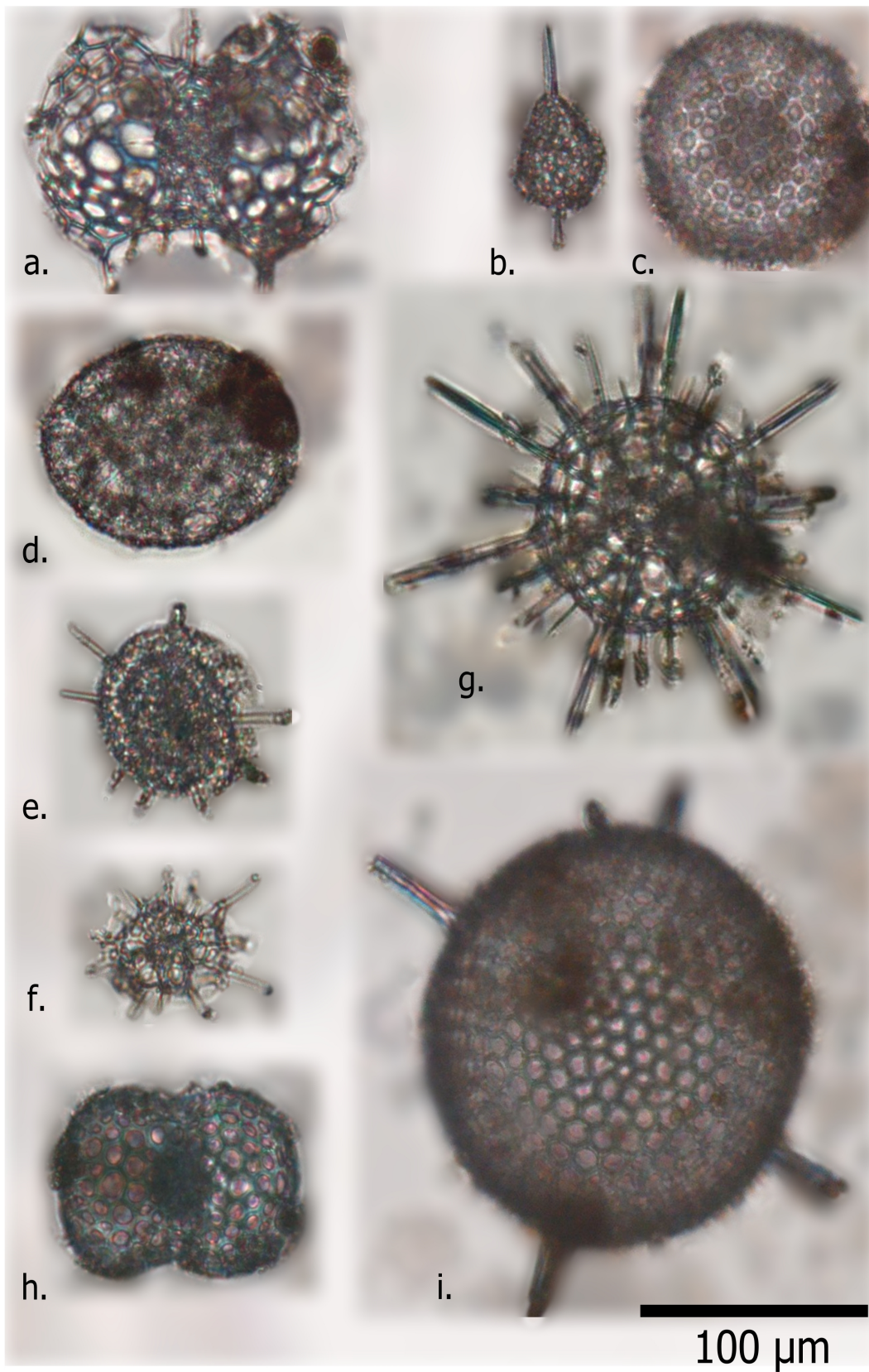


Figura 18 – Radiolários da ordem Spumellaria encontrados em amostras de armadilhas de sedimento. a. *Tetrapyle* sp.; *Drupptractus* (?) sp.; c. *Thecosphaera inermis*; d. *Larcopyle* sp.; e. *Lithelius minor*; f. *Tholospyra* (?) sp.; g. *Actinomma leptodermum*; h. *Didymocyrtis* sp.; i. *Hexalonche* sp..

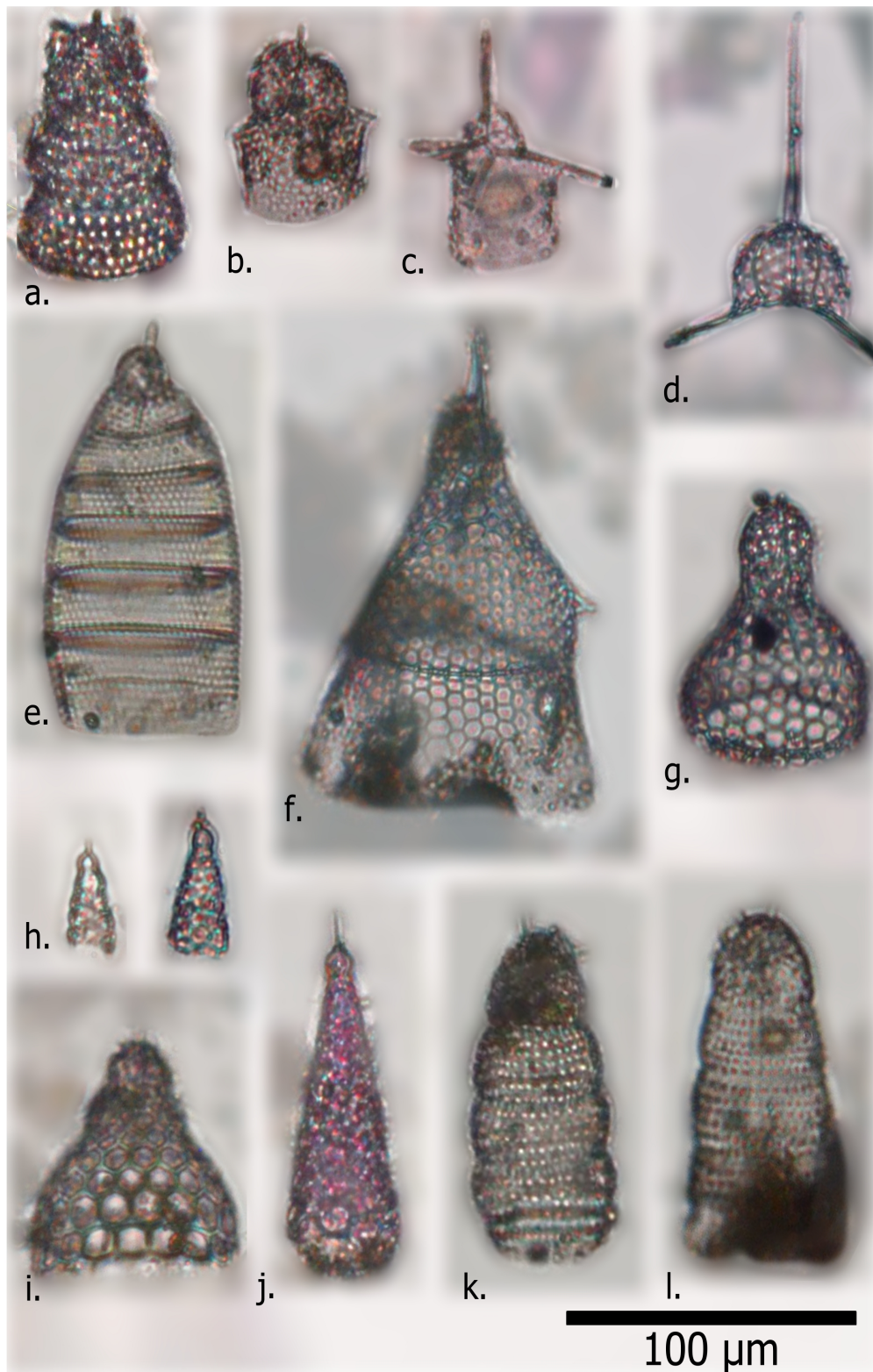


Figura 19 – Radiolários da ordem Nassellaria encontrados em amostras de armadilha de sedimento. a. *Botryostrobos* sp.; b. *Acrobotrys* sp.; c. *Neobotrys* sp.; d. *Cladoscenum* sp.; e. *Eucyrtidium* sp.; f. *Pterocorys* sp.; g. *Theocalyptra* sp.; h-j. *Cornutella profunda*; i. *Cycladophora* (?) sp.; k-l. *Artostrobos auritus-australis*.

Os fenômenos que controlam o fluxo vertical de radiolários ainda não são plenamente compreendidos. Em geral, o fluxo de esqueletos é maior nas regiões tropicais e subtropicais e diminui conforme o aumento das latitudes, com baixas concentrações de radiolários nas regiões costeiras (Boltovskoy, 2017b; Boltovskoy, 2017a). Em regiões de baixa PP (p. ex. bacias de contorno oeste), o fluxo de radiolários está associado com períodos de aumento da produtividade (Boltovskoy, 2017a), podendo ser o caso das amostras coletadas na BdS, devido à correlação entre o fluxo de esqueletos de radiolários e cistos de dinoflagelados (Figura 9). Entretanto, a relação entre produtividade primária e fluxo de radiolários é vaga e de alta variação, tanto em escala temporal quanto regional.

4.5 Silicoflagelados

Silicoflagelados são organismos autotróficos que produzem esqueletos de bSi assim como as diatomáceas e radiolários (Figura 20), sendo taxonomicamente mais próximos do primeiro grupo (Haq, 1998). A literatura sobre silicoflagelados é a mais escassa dentre os grupos identificados, focada principalmente nos registros geológicos, muitas vezes associados à diatomáceas (Barron e Bukry, 2007; Frydas e Keupp, 2015; Oreshkina *et al.*, 2013; Tsoy *et al.*, 2015). Poucos trabalhos fazem referência a silicoflagelados recentes (Ajuzie e Houvenaghel, 2015; Malinverno *et al.*, 2016), com uma escassez de dados referentes ao oeste do Atlântico Sul (Van Der Spoel *et al.*, 1973; Eynaud *et al.*, 1999).

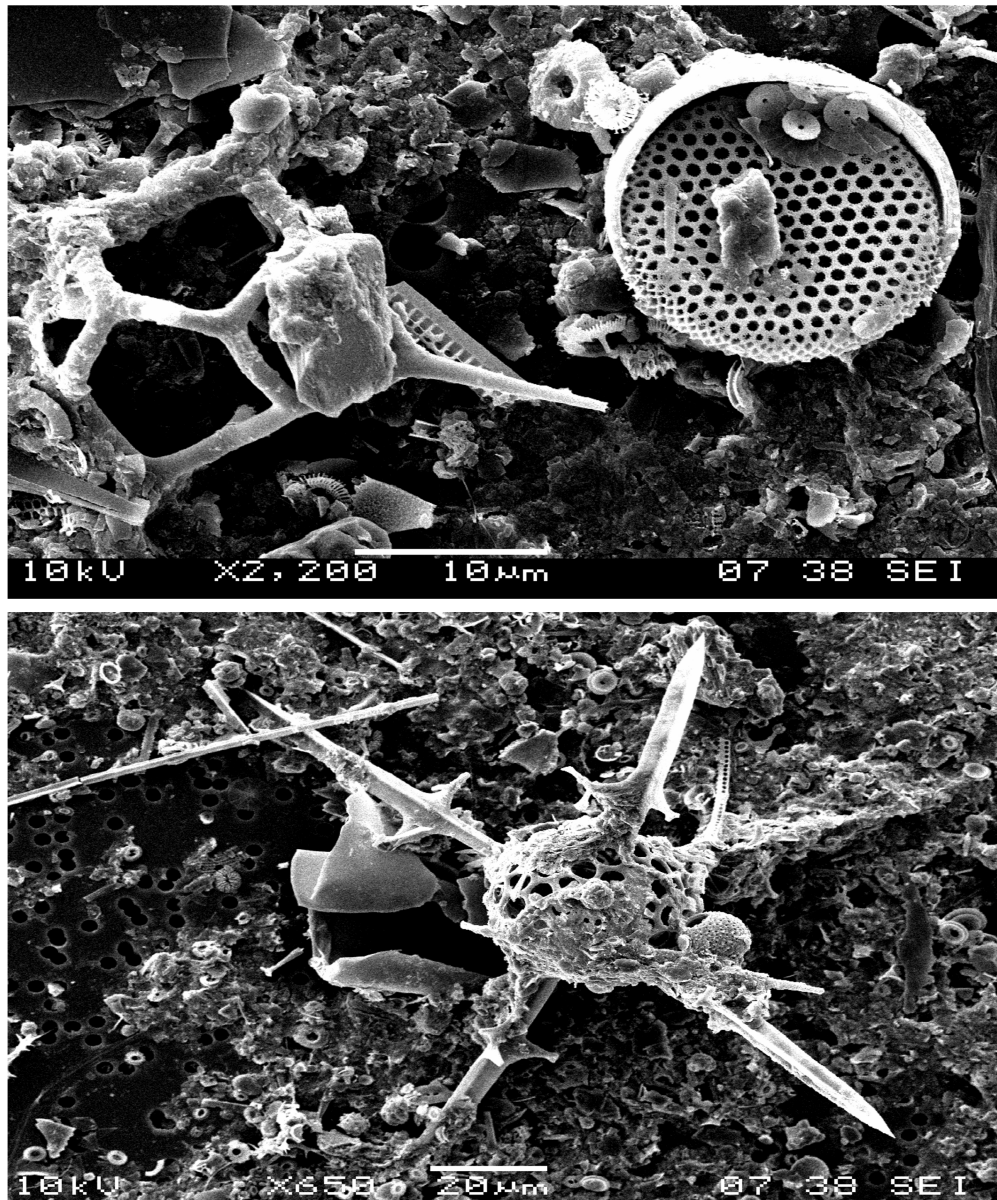


Figura 20 – Imagens de microscopia eletrônica de varredura de organismos produtores de estruturas silicosas. Painel superior: silicoflagelado e diatomácea; painel inferior: radiolário.

Apenas o gênero *Dictyocha* (Figura 21) foi encontrado nas amostras capturadas pela armadilha, entretanto silicoflagelados foram comuns durante todo o período amostral, desempenhando um papel na bomba biológica que pode estar sendo subestimado. Mesmo com uma baixa diversidade, a variação de tamanho dos esqueletos de silicoflagelados concentra-se em dois picos distintos, em 20 e 50 μm (Figura 4) indicando uma possível diferença entre espécies, origens, ou velocidades de afundamento diferentes.

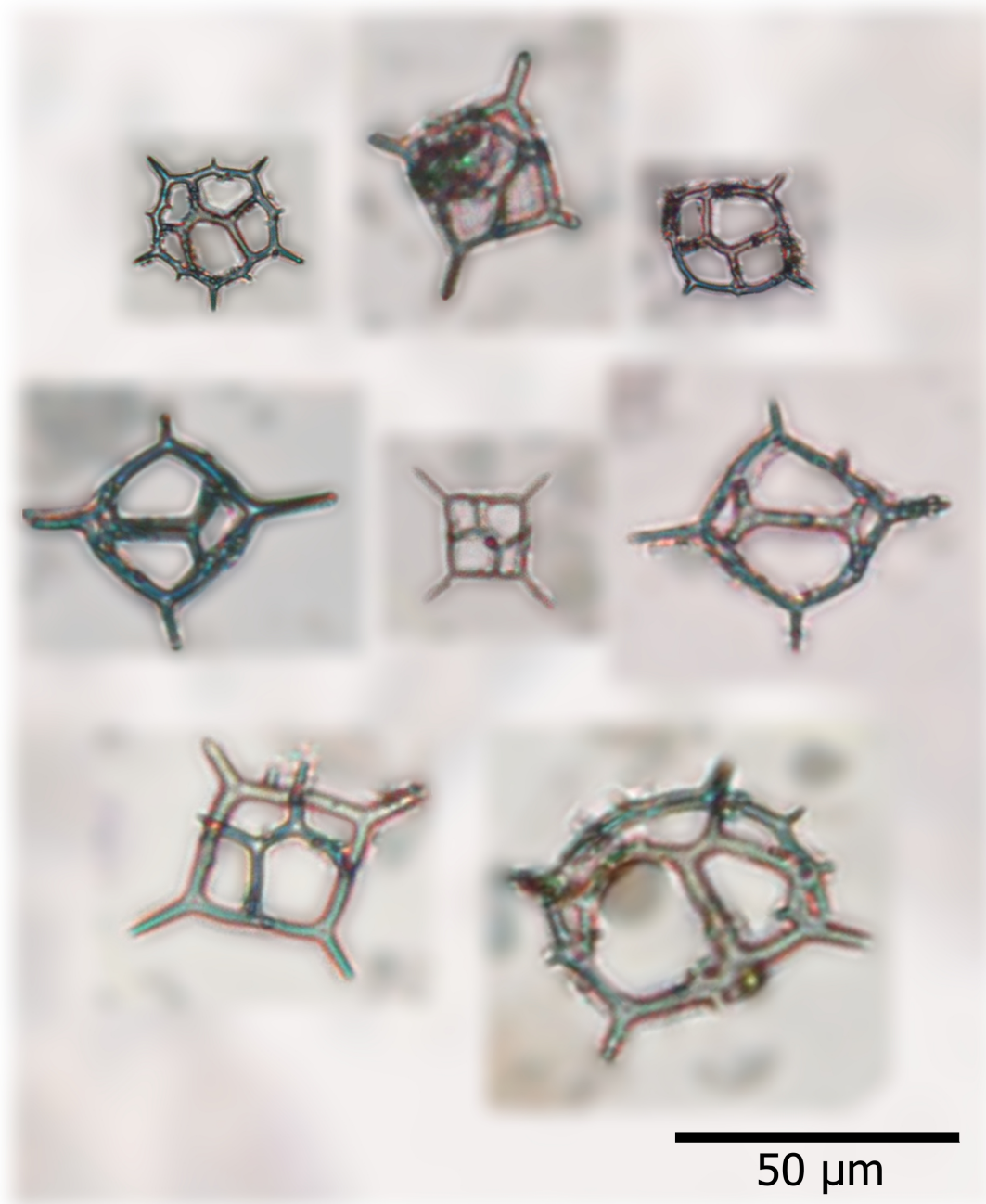


Figura 21 – Diversidade morfológica de silicoflagelados do gênero *Dictyocha* encontrados em amostras de armadilha sedimento.

4.6 Foraminíferos

Foraminíferos são protozoários, planctônicos e bentônicos, que ocorrem em todos os oceanos, geralmente com baixas concentrações em regiões de plataforma (Mück e Hemleben, 1999). São onívoros, com algumas espécies tendendo para dietas mais carnívoras enquanto outras alimentam-se preferencialmente de algas. A simbiose com o fitoplâncton também ocorre no grupo (Sen Gupta, 2003; Seears *et al.*, 2012). A diversidade de foraminíferos é maior na região equatorial diminuindo em direção aos polos. A BdS encontra-se em uma área de baixa concentração de foraminíferos ($0,001 - 0,9 \text{ ind} \cdot \text{m}^3$), que aumenta após a quebra de plataforma ($1 - 9 \text{ ind} \cdot \text{m}^3$) (Boltovskoy *et al.*, 1996; Boltovskoy e Correa, 2019).

As conchas carbonáticas de foraminíferos (= testas) sofrem dissolução com o aumento da profundidade e tempo de fundamento (Thunell e Honjo, 1981; De Nooijer *et al.*, 2014), entretanto, em algumas regiões, as testas chegam ao sedimento e seu registro geológico é uma importante ferramenta como proxy para reconstruções paleoceanográficas (Wefer *et al.*, 1999; Iwai, 2010; Toledo *et al.*, 2016; Alvarenga, 2020).

O fluxo de testas de foraminíferos capturados pela armadilha de sedimentos foi dominado pelas morfologias classificadas como espiral e globular (Figura 22). Apesar das testas encontradas não terem sido identificadas, ambos os formatos são comuns em espécies planctônicas, inclusive em gêneros predominantes na BdS como *Globigerinita glutinata*, *Globigerinoides ruber* e *Globorotalia inflata* (Boltovskoy *et al.*, 1996; Mück e Hemleben, 1999). Alguns destes organismos possuem espinhos que lhes conferem proteção contra a predação, auxílio na flutuação e substrato para a simbiose com algas, que, durante a sedimentação, quebram devido a sua fragilidade. Poucas testas chegam ao sedimento com estas estruturas intactas, geralmente com uma grande quantidade de matéria orgânica em seu interior - assim como os radiolários Phaeodarios -, indicando que estes organismos possivelmente estavam próximos à armadilha quando iniciaram a sedimentação.

Os poucos foraminíferos bentônicos encontrados podem estar associados a episódios de intenso fluxo litogênico originados no talude (Tura *et al.*, 2021). Apesar da composição das testas, a relação entre o fluxo de foraminíferos e CaCO_3 foi menor (0,8) do que a correlação com outros fatores, como o fluxo de radiolários (0,9) e fluxo cistos calcários (0,9) (Figura 9). A menor afinidade entre os fluxos de foraminíferos e CaCO_3 demonstra que, apesar de relevantes, as testas de foraminíferos não são as maiores contribuintes para o fluxo de CaCO_3 , papel que provavelmente é desempenhado pelos coccolitoforídeos.

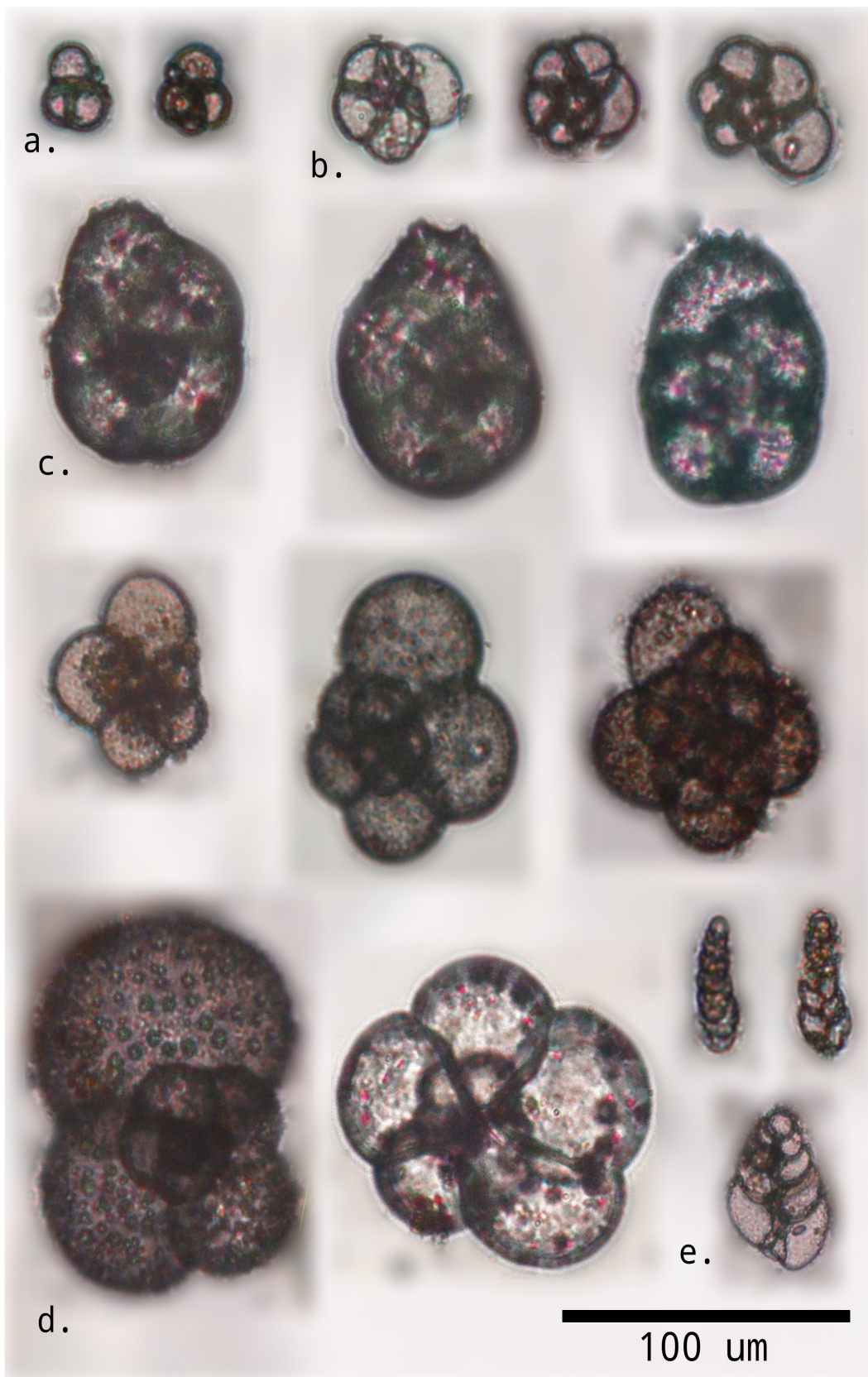


Figura 22 – Grupos de foraminíferos identificados em amostras de armadilha de sedimento classificados conforme as seguintes categorias: a. *pequenos*; b. *espirais*; c. *reforçados*; d. *globulares*; e. *bentônicos*.

4.7 Tintinídeos e NID

Tintinídeos são ciliados exclusivamente planctônicos, componentes essenciais da alça microbiana, transferindo energia e matéria entre comunidades microbiológicas e metazoárias (Gifford, 1991; Alder, 1999; Dolan, 2012). Seu conteúdo celular é ligado à uma estrutura proteica em forma de torpedo, chamada de lórica, que, em alguns casos, é revestida por material particulado aglutinado. Diferente das estruturas produzidas por outros grupos - como radiolários e foraminíferos - a composição das lóricas não é silicosa ou carbonática. Apesar da composição proteica, lóricas de tintinídeos também atuam como lastro (devido ao seu peso, formato e aprisionamento de partículas em seu interior), e em raras ocasiões podem deixar um registro geológico quando preservadas no sedimento (Lipps *et al.*, 2012).

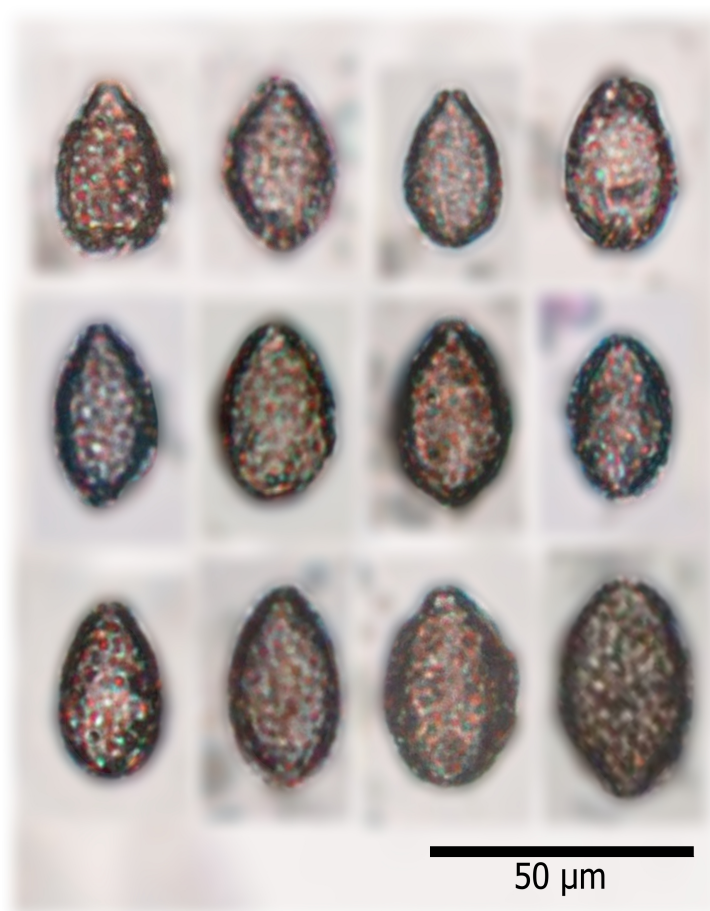


Figura 23 – Variação de dimensões das estruturas de material aglutinado não identificadas (NID).

Os gêneros identificados (Figura 24) são, em sua maioria, cosmopolitas ou comuns no Atlântico Sul (Pierce e Turner, 1993; Fernandes, 2004a; Fernandes, 2004b; Tenembaun, 2006). O maior contribuinte para o fluxo de lóricas para a armadilha de sedimentos foi o gênero *Tintinnopsis*, que, além de ser o gênero com o maior número de observações, também foi o que mais variou em relação à morfologia e dimensões (provavelmente

devido à diferentes espécies ou fases de vida). Este gênero é comum em regiões neríticas, enquanto *Dadayiella*, *Parundela* e *Acanthosmella*, representantes de comunidades oceânicas, foram os mais abundantes após *Tintinnopsis*. O fluxo de tintinídeos está correlacionado principalmente com os fluxos de bSi e diatomáceas, demonstrando que o papel destes organismos na coluna d'água podem estar sujeito às mesmas forçantes, como por exemplo a disponibilidade de alimentos (produção primária) e mudança de regimes de produção primária devido a advecção de massas d'água mais nutritivas (p. ex. intrusão da ACAS).

Apesar da origem biogênica do grupo NID (Figura 23) não ter sido identificado, a sua composição lembra a configuração da lóricas de alguns tintinídeos, principalmente *Tintinnopsis* spp., onde material particulado como cocólitos e partículas litogênicas são aglutinados em uma matriz - proteica no caso de tintinídeos, desconhecida no caso de NID. Entretanto, enquanto tintinídeos possuem uma abertura bem definida em uma das extremidades da lórica, a abertura das estruturas NID é menor, e muitas vezes não é possível observá-la. Notavelmente, enquanto a maioria das P_{bio} encontradas nas amostras possui uma variação morfológica devido à diversidade de gêneros, as partículas NID não variaram enquanto formato nem tamanho, seguindo uma distribuição normal em torno de $25 \mu m$ para este último parâmetro, levando a crer que, independente de sua origem, as partículas NID encontradas possuem uma mesma origem biogênica (= mesma espécie).



Figura 24 – Lóricas de tintinídeos encontradas em amostras de armadilha de sedimentos. a. *Acanthostomella* sp.; b-d. *Tintinnopsis* sp.; e. *Codonaria* sp.; f. *Codonella* sp.; g. *Dictyocysta* sp.; h. *Codonellopsis* sp.; i. *Parundella* sp.; j. *Dadayiella* sp.; m. *Amphorellopsis* sp.; n. *Salpingella* sp.; o. *Eutintinnus* sp.; k-l. *Undella* sp..

4.8 Cocolitoforídeos

Apesar do fluxo de cocolitoforídeos não ter sido calculado, imagens de MEV (Figura 25) revelaram uma grande quantidade de cocólitos de diferentes espécies no material sedimentado.

Cocolitoforídeos são um importante grupo fitoplanctônico, responsáveis por uma intensa produção primária e exportação de CaCO_3 e MOP (Thierstein e Yung, 2013; Guerreiro *et al.*, 2021). A correlação entre os fluxos de CaCO_3 e os fluxos estruturas carbonáticas (dinoflagelados calcários e foraminíferos) não descrevem a variação de CaCO_3 calculada por Tura *et al.* (2021), uma lacuna provavelmente deixada pela ausência de dados sobre o fluxo de cocolitoforídeos.

As espécies identificadas são cosmopolitas ou comuns à região de estudo. Após a morte destes organismos, os cocólitos dispersos na coluna d'água podem ser aglutinados em estruturas como lóricas de tintinídeos, testas de amebas e até mesmo em frústulas de diatomáceas. Dentre os grupos estudados nesta dissertação, os cocolitoforídeos possivelmente desempenham um papel tão relevante quanto as diatomáceas e os dinoflagelados, entretanto, devido ao seu tamanho, técnicas de microscopia distintas devem ser utilizadas para o cálculo de seu fluxo.

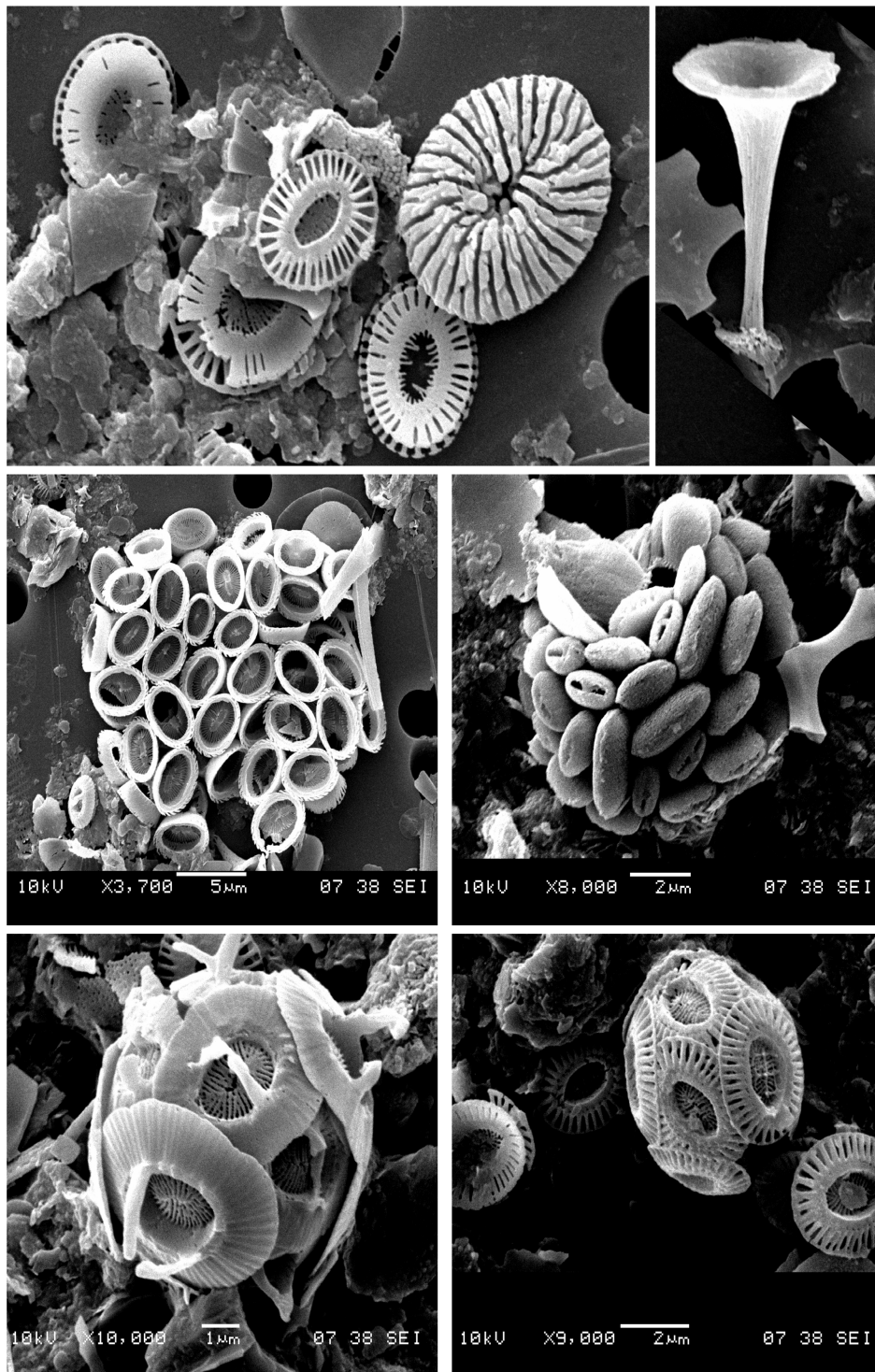


Figura 25 – Imagens de microscopia eletrônica de varredura de coccolitoforídeos e cocólitos encontrados em amostras de armadilhas de sedimento. Painel superior: cocólitos diversos; painel central: *Syracosphaera lamina* e *Algirosphaera robusta*; painel inferior: *Gephytocapsa oceanica* e *Emiliana huxleyi*.

5 Considerações Finais

“Diatoms! You might as well collect and attempt to classify wall-papers“
- T. Comber, (1897)

De fato, talvez seja mais simples quantificar e classificar papéis de parede do que microorganismos planctônicos. Entretanto, papéis de parede não removem carbono da atmosfera armazenando-o em grandes profundidades, não produzem uma porcentagem significativa do oxigênio que respiramos, não atuam no controle do clima global, não fazem parte das cadeias ecológicas que sustentam a vida, não deixam um registro fóssil do estado ambiental na Terra e principalmente não estão ameaçados pela crise climática antropogênica. Com o aumento de temperatura e acidez dos oceanos, os organismos encontrados nas amostras analisadas neste trabalho, assim como seus fluxos e influência na bomba biológica, sofrerão mudanças como perda de diversidade e deslocamento de províncias biogeográficas (He e silliman, 2019; Jonkers *et al.*, 2019).

Diatomáceas e dinoflagelados calcários dominam o fluxo de partículas relacionados à bomba biológica, e portanto são os principais contribuintes para os fluxos de MOP e bSi, entretanto a contribuição de outros grupos de organismos não deve ser entendida como menos relevante. Os papéis ecológicos destes organismos, suas relações entre si e com o meio ambiente e a sua localização na coluna d’água podem alterar a eficiência e a intensidade do fluxo vertical de MOP. A grande diversidade de radiolários, tintinídeos e foraminíferos, assim como a presença de micropelotas fecais, demonstra que o fluxo modulado pelos produtores primários está integrado com o fluxo proveniente da alça microbiana, intercalando momentos de alta exportação dominada por um gênero específico com momentos de menor exportação mas maior diversidade de partículas biogênicas. Variação que provavelmente está associada com a injeção de nutrientes pela intrusão da ACAS e outras frentes oceanográficas que atuam na região (Castro *et al.*, 2005; Brandini, 1990; Brandini *et al.*, 2014).

A análise microscópica de um ponto de coleta não é o suficiente para descrever como a diversidade de partículas influencia na bomba biológica, porém um panorama da relação entre produtores primários e alça microbiana já pode ser percebida. Maiores séries temporais, melhorias na metodologia, e comparações entre amostras de rede e sedimento podem, em um futuro próximo, melhorar a nossa compreensão sobre o fluxo vertical de matéria orgânica, seus contribuintes e sua relação com a superfície, levando à modelos de exportação mais precisos e uma maior compreensão sobre o impacto das mudanças climáticas na bomba biológica.

Referências

- ABRANTES, F. *et al.* Fluxes of micro-organisms along a productivity gradient in the Canary Islands region (29°N): Implications for paleoreconstructions. *Deep-Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, v. 49, n. 17, p. 3599–3629, 2002. Citado na página 43.
- AFANASIEVA, M. S.; AMON, E. O. A New Classification of the Radiolaria. *Paleontological Journal*, v. 37, n. 6, p. 72–86, 2003. Citado na página 33.
- AJUZIE, C. C.; HOUVENAGHEL, G. T. A first record of extant silicoflagellates in coastal waters of Nigeria. *Nature and Science*, v. 13, n. 3, p. 74–79, 2015. Citado 2 vezes nas páginas 33 e 59.
- ALDER, V. A. Tintinnoinea. In: BOLTOVSKOY, D. (Ed.). *South Atlantic Zooplankton*. [S.l.: s.n.], 1999. v. 1, p. 321–384. Citado 2 vezes nas páginas 33 e 63.
- ALLDREDGE, A. L.; GOTSCHALK, C. C. Direct observations of the mass flocculation of diatom blooms: characteristics, settling velocities and formation of diatom aggregates. *Deep Sea Research Part A. Oceanographic Research Papers*, v. 36, p. 159–171, 1989. Citado na página 25.
- ALVARENGA, A. *Foraminíferos plânctônicos como proxies de condições oceanográficas: implicações para a paleoceanografia da margem continental sudeste brasileira nos últimos 50.000 anos*. 70 p. Tese (Dissertação) — Universidade Federal do Paraná, 2020. Citado na página 61.
- BAIRBAKHISH, A. N.; BOLLMANN, J.; SPRENGEL, C.; THIERSTEIN, H. R. Disintegration of aggregates and coccospheres in sediment trap samples. *Marine Micropaleontology*, v. 37, p. 219–223, 1999. Citado na página 43.
- BARRON, J. A.; BUKRY, D. Development of the California Current during the past 12,000 yr based on diatoms and silicoflagellates. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, v. 248, n. 3-4, p. 313–338, 2007. Citado na página 59.
- BAUERFEIND, E.; GARRITY, C.; KRUMBHOLZ, M.; RAMSEIER, R. O.; VOß, M. Seasonal variability of sediment trap collections in the northeast water polynya. part 2. biochemical and microscopic composition of sedimenting matter. *Journal of Marine Systems*, v. 10, p. 371–389, 1997. Citado 2 vezes nas páginas 25 e 43.
- BEAUMONT, K.; NASH, G.; DAVIDSON, A. Ultrastructure, morphology and flux of microzooplankton faecal pellets in an east Antarctic fjord. *Marine Ecology Progress Series*, v. 245, p. 133–148, 2002. Citado na página 54.
- BERGO, N. M.; SIGNORI, C. N.; AMADO, A. M.; BRANDINI, F. P.; PELLIZARI, V. H. The partitioning of carbon biomass among the pico- and nano-plankton community in the South Brazilian Bight during a strong summer intrusion of South Atlantic Central Water. *Frontiers in Marine Science*, v. 4, p. 12, 2017. Citado na página 29.

BIARD, T. *et al.* In situ imaging reveals the biomass of giant protists in the global ocean. *Nature*, v. 532, n. 7600, p. 504–507, 2016. Citado na página 55.

BLOESCH, J.; BURNS, N. M. A critical review of sedimentation trap technique. *Schweizerische Zeitschrift für Hydrologie*, v. 42, n. 1, p. 15–55, 1980. Citado na página 30.

BOLCH, C. J. S. The use of sodium polytungstate for the separation and concentration of living dinoflagellate cysts from marine sediments. *Phycologia*, v. 36, n. 6, p. 472–478, 1997. Citado na página 43.

BOLLI, H.; SAUNDERS, J.; PERCH-NIELSEN, K. *Plankton Stratigraphy: Volume 2, Radiolaria, Diatoms, Silicoflagellates, Dinoflagellates and Ichthyoliths*. [S.l.]: Cambridge University Press, 1989. (Cambridge Earth Science Series). ISBN 9780521367202. Citado na página 55.

BOLTOVSKOY, D. Radiolaria Polycystina. In: BOLTOVSKOY, D. (Ed.). *South Atlantic Zooplankton*. [S.l.: s.n.], 1999. v. 1, p. 149–212. Citado 2 vezes nas páginas 33 e 55.

BOLTOVSKOY, D. *South Atlantic Zooplankton*. [S.l.]: Backhuys, 1999. (South Atlantic Zooplankton, v. 1). ISBN 9789057820359. Citado na página 55.

BOLTOVSKOY, D. Seasonality in the vertical flux and species composition of Radiolaria Polycystina (Protista): Patterns and drivers. *Marine Ecology Progress Series*, v. 578, p. 51–72, 2017. Citado na página 58.

BOLTOVSKOY, D. Vertical distribution patterns of Radiolaria Polycystina (Protista) in the World Ocean: Living ranges, isothermal submersion and settling shells. *Journal of Plankton Research*, v. 39, n. 2, p. 330–349, 2017. Citado 3 vezes nas páginas 43, 55 e 58.

BOLTOVSKOY, D.; CORREA, N. Worldwide distribution patterns of the planktonic shelled protists radiolaria (Polycystina) and foraminifera: similarities and contrasts. *Paleontological Journal*, v. 53, n. 8, p. 768–773, 2019. Citado 2 vezes nas páginas 55 e 61.

BOLTOVSKOY, D.; KLING, S. A.; TAKAHASHI, K.; BJØRKLUND, K. World atlas of distribution of recent polycystina (Radiolaria). *Palaeontologia Electronica*, v. 13, n. 3, 2010. Citado na página 55.

BOLTOVSKOY, E.; BOLTOVSKOY, D.; CORREA, N.; BRANDINI, F. Planktic foraminifera from the southwestern Atlantic (30°-60°S): Species-specific patterns in the upper 50 m. *Marine Micropaleontology*, v. 28, n. 1, p. 53–72, 1996. Citado na página 61.

BRANDINI, F. P. Produção primária e características fotossintéticas do fitoplâncton na região sueste do Brasil. *Brazilian Journal of Oceanography*, v. 38, n. 2, p. 147–159, 1990. Citado 4 vezes nas páginas 29, 30, 45 e 69.

BRANDINI, F. P.; NOGUEIRA, M.; SIMIÃO, M.; CODINA, C. U. J.; NOERNBERG, M. A. Deep chlorophyll maximum and plankton community response to oceanic bottom intrusions on the continental shelf in the South Brazilian Bight. *Continental Shelf Research*, v. 89, p. 61–75, 2014. Citado 5 vezes nas páginas 29, 30, 45, 46 e 69.

BRANDINI, F. P.; TURA, P. M.; SANTOS, P. P. Ecosystem responses to biogeochemical fronts in the South Brazil Bight. *Progress in Oceanography*, v. 164, p. 52–62, 2018. Citado 3 vezes nas páginas 29, 30 e 45.

BUESSELER, K. O. The decoupling of production and particulate export in the surface ocean. *Global Biogeochemical Cycles*, v. 2, p. 297–310, 1998. Citado na página 24.

BUESSELER, K. O.; BOYD, P. W. Shedding light on processes that control particle export and flux attenuation in the twilight zone of the open ocean. *Limnology and Oceanography*, v. 54, p. 1210–1232, 2009. Citado 3 vezes nas páginas 24, 25 e 54.

CALADO, L.; GANGOPADHYAY, A.; DA SILVEIRA, I. C. A. Feature-oriented regional modeling and simulations (FORMS) for the western South Atlantic: Southeastern Brazil region. *Ocean Modelling*, v. 25, n. 1-2, p. 48–64, 2008. Citado na página 30.

CAMPOS, E. J.; VELHOTE, D.; DA SILVEIRA, I. C. A. Shelf break upwelling driven by Brazil current cyclonic meanders. *Geophysical Research Letters*, v. 27, n. 6, p. 751–754, 2000. Citado 2 vezes nas páginas 30 e 45.

CASTRO, B. M. Summer/winter stratification variability in the central part of the South Brazil Bight. *Continental Shelf Research*, v. 89, p. 15–23, 2014. Citado na página 29.

CASTRO, B. M.; BRANDINI, F. P.; PIRES-VANIN, A. M. S.; MIRANDA, L. B. Multidisciplinary oceanographic processes on the western atlantic continental shelf between 4°N and 34°S. *The Global Coastal Ocean: Interdisciplinary Regional Studies and Syntheses*, v. 14, p. 259–294, 2005. Citado 5 vezes nas páginas 29, 30, 44, 45 e 69.

CASTRO, B. M.; MIRANDA, L. B. Physical oceanography of the western atlantic continental shelf located between 4 n and 34 s. *The Sea*, v. 11, n. 1, p. 209–251, 1998. Citado na página 29.

CASTRO, B. M.; MIRANDA, L. B.; MIYAO, S. Y. Condições hidrográficas na plataforma continental ao largo de Ubatuba: variações sazonais e em média escala. *Boletim do Instituto Oceanográfico*, v. 35, n. 2, p. 135–151, 1987. Citado na página 45.

CAVAN, E. L.; GIERING, S. L. C.; WOLFF, G. A.; TRIMMER, M.; SANDERS, R. Alternative particle formation pathways in the eastern tropical north pacific’s biological carbon pump. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, v. 123, p. 2198–2211, 2018. Citado na página 25.

CHANG, F. H.; SUTHERLAND, J.; BRADFORD-GRIEVE, J. Taxonomic revision of Dictyochales (Dictyochophyceae) based on morphological, ultrastructural, biochemical and molecular data. *Phycological Research*, v. 65, n. 3, p. 235–247, 2017. Citado na página 33.

COLLINS, M.; KNUTTI, R. *Long-term Climate Change: Projections, Commitments and Irreversibility*. [S.l.: s.n.], 2013. v. 9781107057. 1029-1136 p. ISBN 9781107415324. Citado na página 23.

COMBER, T. The limits of species in the diatomaceae. *Journal of the Royal Microscopical Society*, p. 455–466, 1897. Citado na página 69.

CRISTÓBAL, G. *Modern Trends in Diatom Identification: Fundamentals and Applications*. [S.l.: s.n.], 2020. ISBN 9783030392116. Citado na página 33.

CRUTZEN, P. J. *The “Anthropocene”*. [S.l.: s.n.], 2006. 13-18 p. Citado na página 23.

DA SILVA, N. M. L.; VALENTIN, J. L.; BASTOS, C. T. B. O microfitoplâncton das águas costeiras do litoral fluminense (estado do Rio de Janeiro): Lista de espécies e aspectos ecológicos. *Boletim do Instituto Oceanográfico*, v. 36, n. 1/2, p. 1–16, 1988. Citado na página 46.

DE LA ROCHA, C.; PASSOW, U. Factors influencing the sinking of poc and the efficiency of the biological carbon pump. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, v. 54, p. 639–658, 2007. Citado 2 vezes nas páginas 24 e 25.

DE MASTER, D. Marine silica cycle. *Encyclopedia of Ocean Sciences*, p. 1659–1667, 2001. Citado na página 25.

DE NOOIJER, L.; SPERO, H.; EREZ, J.; BIJMA, J.; REICHAERT, G. Biomineralization in perforate foraminifera. *Earth-Science Reviews*, v. 135, p. 48–58, 2014. Citado na página 61.

DOLAN, J. R. Introduction to Tintinnids. In: *The Biology and Ecology of Tintinnid Ciliates*. [S.l.: s.n.], 2012. p. 1–16. Citado na página 63.

DUCKLOW, H.; STEINBERG, D.; BUESSELER, K. Upper ocean carbon export and the biological pump. *Oceanography*, v. 14, p. 50–58, 2001. Citado 4 vezes nas páginas 13, 23, 24 e 25.

DUGDALE, R. C.; GOERING, J. J. Uptake of new and regenerated forms of nitrogen in primary productivity. *Limnology and Oceanography*, v. 12, p. 196–206, 1967. Citado 3 vezes nas páginas 25, 46 e 51.

EBERSBACH, F. *et al.* Particle flux characterisation and sedimentation patterns of protistan plankton during the iron fertilisation experiment LOHAFEX in the Southern Ocean. *Deep-Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, v. 89, p. 94–103, 2014. Citado na página 43.

EYNAUD, F.; GIRAUDEAU, J.; PICHON, J. J.; PUDSEY, C. J. Sea-surface distribution of coccolithophores, diatoms, silicoflagellates and dinoflagellates in the South Atlantic Ocean during the late austral summer 1995. *Deep-Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, v. 46, n. 3, p. 451–482, 1999. Citado na página 59.

FALKOWSKI, P. G.; BARBER, R. T.; SMETACEK, V. Biogeochemical controls and feedbacks on ocean primary production. *Science*, v. 281, p. 200–206, 1998. Citado na página 24.

FERNANDES, L. F. Tintininos (Ciliophora, Tintinnina) de águas subtropicais na região Sueste-Sul do Brasil: I. Famílias Codonellidae, Codonellopsidae, Coxliellidae, Cyttarocylidae, Epiplocylidae, Petalotrichidae, Ptychocylidae, Tintinnididae e Undellidae. *Revista Brasileira de Zoologia*, v. 21, n. 3, p. 551–576, 2004a. Citado 2 vezes nas páginas 33 e 63.

FERNANDES, L. F. Tintininos (Ciliophora, Tintinnina) de águas subtropicais na região Sueste-Sul do Brasil: II. Famílias Dictyocystidae, Rhabdonellidae, Tintinnidae e Xystonellidae. *Revista Brasileira de Zoologia*, v. 21, n. 3, p. 605–628, 2004b. Citado 2 vezes nas páginas 33 e 63.

FRIEDLINGSTEIN, P. *et al.* Global carbon budget 2020. *Earth System Science Data*, v. 12, p. 3269–3340, 2020. Citado na página 23.

FRYDAS, D.; KEUPP, H. Late Cenozoic silicoflagellates from Zakynthos and Aegina Islands, Greece, and their comparison to C.G. Ehrenberg's microgeological collection. *Annales de Paleontologie*, v. 101, n. 1, p. 43–53, 2015. Citado na página 59.

GARDNER, W. Sediment trap dynamics and calibration: a laboratory evaluation. *Journal of Marine Research*, v. 38, p. 17–39, 1980. Citado na página 30.

GIFFORD, D. J. The protozoan-metazoan trophic link in pelagic ecosystems. *The Journal of Protozoology*, v. 38, n. 1, p. 81–86, 1991. Citado na página 63.

GONZÁLEZ, H. E. Distribution and abundance of minipellets around the Antarctic peninsula. Implications for protistan feeding behaviour. *Marine Ecology Progress Series*, v. 90, n. 3, p. 223–236, 1992. Citado na página 54.

GONZÁLEZ, H. E. The distribution and abundance of krill faecal material and oval pellets in the Scotia and Weddell Seas (Antarctica) and their role in particle flux. *Polar Biology*, n. 12, p. 81–91, 1992. Citado na página 53.

GONZÁLEZ, H. E. The role of faecal material in the particulate organic carbon flux in the northern Humboldt current, Chile (23 degrees), before and during the 1997–1998 El Niño. *Journal of Plankton Research*, v. 22, p. 499–529, 2002. Citado na página 26.

GOWING, M. M.; SILVER, M. W. Minipellets: A new and abundant size class of marine fecal pellets. *Journal of Marine Research*, v. 43, n. 2, p. 395–418, 1985. Citado na página 53.

GUERREIRO, C. V. *et al.* Carbonate fluxes by coccolithophore species between NW Africa and the Caribbean: Implications for the biological carbon pump. *Limnology and Oceanography*, v. 66, n. 8, p. 3190–3208, 2021. Citado na página 66.

GUERRERO, R. A.; ACHA, E. M.; FRAMIÑAN, M. B.; LASTA, C. A. Physical oceanography of the Río de la Plata Estuary, Argentina. *Continental Shelf Research*, v. 17, n. 7, p. 727–742, 1997. Citado na página 30.

GUPTA, B. K. S. *Modern Foraminifera*. [S.l.: s.n.], 2003. Citado na página 61.

HANSEN, A. N.; VISSER, A. W. The seasonal succession of optimal diatom traits. *Limnology and Oceanography*, v. 64, n. 4, p. 1442–1457, 2019. Citado na página 47.

HAQ, B. U. Silicoflagellates and ebridians. In: *Introduction to Marine Micropaleontology*. [S.l.: s.n.], 1998. p. 267–275. Citado na página 59.

HE, Q.; SILLIMAN, B. R. Climate change, human impacts, and coastal ecosystems in the Anthropocene. *Current Biology*, v. 29, n. 19, p. 1021–1035, 2019. Citado na página 69.

HENSON, S. A.; YOOL, A.; SANDERS, R. Variability in efficiency of particulate organic carbon export: A model study. *Global Biogeochemical Cycles*, v. 29, p. 33–45, 2015. Citado na página 26.

HOLM-HANSEN, O.; PACKARD, T. T.; POMEROY, L. R. Efficiency of the reverse-flow filter technique for concentration of particulate matter. *Limnology and Oceanography*, v. 15, n. 5, p. 832–835, 1970. Citado 3 vezes nas páginas 13, 31 e 32.

HONJO, S.; DYMOND, J.; COLLIER, R.; MANGANINI, S. J. Export production of particles to the interior of the equatorial Pacific ocean during the 1992 EqPac experiment. *Deep-Sea Research Part II*, v. 42, p. 831–870, 1995. Citado na página 25.

HONJO, S.; MANGANINI, S. J.; KRISHFIELD, R. A.; FRANCOIS, R. Particulate organic carbon fluxes to the ocean interior and factors controlling the biological pump: A synthesis of global sediment trap programs since 1983. *Progress in Oceanography*, v. 76, n. 3, p. 217–285, 2008. Citado 2 vezes nas páginas 30 e 54.

HUBBE, A.; HUBBE, M. Current climate change and the future of life on the planet. v. 7, p. 1–9, 2019. Citado na página 23.

IVERSEN, M. H.; PLOUG, H. Ballast minerals and the sinking carbon flux in the ocean: carbon-specific respiration rates and sinking velocity of marine snow aggregates. *Biogeosciences*, v. 7, p. 2613–2624, 2010. Citado na página 25.

IWAI, F. S. *Assembléias de foraminíferos planctônicos - implicações paleoceanográficas nos últimos 450.000 anos em testemunhos do sudoeste no Atlântico Sul*. 108 p. Tese (Dissertação) — Universidade de São Paulo, 2010. Citado na página 61.

JONKERS, L.; HILLEBRAND, H.; KUCERA, M. Global change drives modern plankton communities away from the pre-industrial state. *Nature*, v. 570, n. 7761, p. 372–375, 2019. Citado na página 69.

KARLSON, B.; GODHE, A.; CUSACK, C.; BRESNAN, E. *Intergovernmental Oceanographic Commission Manuals and Guides*. [S.l.: s.n.], 2010. 5-12 p. ISBN IOC/2010/MG/55. Citado 2 vezes nas páginas 32 e 33.

KARWATH, B.; JANOFKSKE, D.; WILLEMS, H. Spatial distribution of the calcareous dinoflagellate *Thoracosphaera heimii* in the upper water column of the tropical and equatorial Atlantic. *International Journal of Earth Sciences*, v. 88, n. 4, p. 668–679, 2000. Citado na página 51.

KEMP, A. E.; PIKE, J.; PEARCE, R. B.; LANGE, C. B. The 'fall dump' - a new perspective on the role of a 'shade flora' in the annual cycle of diatom production and export flux. *Deep-Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, v. 47, p. 2129–2154, 2000. Citado na página 25.

KLING, S. A.; BOLTOVSKOY, D. Radiolaria Phaeodaria. In: BOLTOVSKOY, D. (Ed.). *South Atlantic Zooplankton*. [S.l.: s.n.], 1999. v. 1, p. 213–264. Citado 2 vezes nas páginas 33 e 55.

KOHN, M.; ZONNEVELD, K. A. Calcification depth and spatial distribution of *Thoracosphaera heimii* cysts: Implications for palaeoceanographic reconstructions. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, v. 57, n. 12, p. 1543–1560, 2010. Citado na página 51.

LANGE, C. B.; TREPPKE, U. F.; FISCHER, G. Seasonal diatom fluxes in the Guinea Basin and their relationships to trade winds, hydrography and upwelling events. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, v. 41, n. 5-6, p. 859–878, 1994. Citado na página 43.

LEE, C.; HEDGES, J. I.; WAKEHAM, S. G.; ZHU, N. Effectiveness of various treatments in retarding microbial activity in sediment trap material and their effects on the collection of swimmers. *Limnology and Oceanography*, v. 37, n. 1, p. 117–130, 1992. Citado na página 30.

LIPPS, J. H.; STOECK, T.; DUNTHORN, M. Fossil Tintinnids. In: *The Biology and Ecology of Tintinnid Ciliates*. [S.l.: s.n.], 2012. p. 186–197. Citado na página 63.

LLOPIS MONFERRER, N. *et al.* Estimating biogenic silica production of rhizaria in the global ocean. *Global Biogeochemical Cycles*, v. 34, n. 3, 2020. Citado na página 55.

MALINVERNO, E.; MAFFIOLI, P.; GARIBOLDI, K. Latitudinal distribution of extant fossilizable phytoplankton in the Southern Ocean: Planktonic provinces, hydrographic fronts and palaeoecological perspectives. *Marine Micropaleontology*, v. 123, p. 41–58, 2016. Citado na página 59.

MARONE, E.; KNOPPERS, B.; SILVEIRA, I.; LANDIM, W.; GODOI, S. The brazil current: typology and physical-biogeochemical domains. *Carbon and Nutrient Fluxes in Continental Margins: A Global Synthesis*, p. 153–170, 2010. Citado na página 30.

MESQUITA, H. S. L. Densidade e distribuição do bacterioplâncton nas águas de Ubatuba (23 ° S 45 ° W), Estado de São Paulo. *Revista Brasileira de Oceanografia*, n. 10, p. 45–63, 1993. Citado na página 45.

MICHAELS, A. F.; SILVER, M. W.; GOWING, M. M.; KNAUER, G. A. Cryptic zooplankton “swimmers” in upper ocean sediment traps. *Deep Sea Research Part A. Oceanographic Research Papers*, v. 37, n. 8, p. 1285–1296, aug 1990. Citado na página 31.

MILLERO, F. J. The carbonate system in marine environments. In: _____. *Chemical Processes in Marine Environments*. [S.l.: s.n.], 2000. p. 9–41. Citado na página 26.

MIRANDA, F. E. *Diatomáceas (Bacillariophyta) Na Plataforma Continental De Itajaí, Santa Catarina, Brasil*. 129 p. Tese (Doutorado) — Universidade Federal do Paraná, 2015. Citado 2 vezes nas páginas 33 e 47.

MOORE, H. B. The specific identification of faecal pellets. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, v. 17, n. 2, p. 359–365, 1931. Citado na página 33.

MÜCKE, S. K.; HEMLEBEN, C. Foraminifera. In: BOLTOVSKOY, D. (Ed.). *South Atlantic Zooplankton*. [S.l.: s.n.], 1999. v. 1, p. 43–74. Citado 2 vezes nas páginas 33 e 61.

MÜLLER-MELCHERS, F. Las diatomeas del plancton marino de las costas del Brasil. *Boletim do Instituto Oceanográfico*, v. 6, n. 1-2, p. 93–141, 1955. Citado na página 47.

NEUER, S. *et al.* Differences in the biological carbon pump at three subtropical ocean sites. *Geophysical Research Letters*, v. 29, p. 32–1–32–4, 2002. Citado na página 24.

NIGRINI, C. A Guide to Modern Radiolaria. *Cushman Foundation for Foraminiferal Research, Special Publication*, v. 16, n. March, p. i–xii; S1–S142, N1–N106, 1979. Citado 2 vezes nas páginas 33 e 55.

ORESHKINA, T. V.; LYGINA, E. A.; VOZHYZHOVA, O. A.; IVANOV, A. V. Diatoms and silicoflagellates of the Upper Cretaceous from Saratov Region: Biostratigraphy and sedimentation settings. *Stratigraphy and Geological Correlation*, v. 21, n. 2, p. 222–236, 2013. Citado na página 59.

PERASSOLI, F.; GHISOLFI, R. D.; LEMOS, A. T. Spatial distribution of nutrients associated with water masses in the tubarão bight (20°s–22°s), Brazil. *Journal of Marine Systems*, v. 212, p. 103425, 2020. Citado na página 29.

PEREIRA, F.; SILVEIRA, I. C. da; FLIERL, G. R.; TANDON, A. NPZ response to eddy-induced upwelling in a Brazil Current ring: A theoretical approach. *Dynamics of Atmospheres and Oceans*, v. 87, p. 101096, 2019. Citado na página 45.

PEREIRA, L. S.; ARZ, H. W.; PÄTZOLD, J.; PORTILHO-RAMOS, R. C. Productivity Evolution in the South Brazilian Bight During the Last 40,000 Years. *Paleoceanography and Paleoclimatology*, v. 33, n. 12, p. 1339–1356, 2018. Citado na página 44.

PERRETTI, A. R.; ALBERGARIA-BARBOSA, A. C. R.; KERR, R.; CUNHA, L. C. Ocean acidification studies and the uncertainties relevance on measurements of marine carbonate system properties. *Brazilian Journal of Oceanography*, v. 66, p. 234–242, 2018. Citado na página 26.

PIERCE, R.; TURNER, J. Global biogeography of marine tintinnids. *Marine Ecology Progress Series*, v. 94, n. 1, p. 11–26, 1993. Citado na página 63.

PROBERT, I. *et al.* Brandtodinium gen. nov. and B.nutricula comb. Nov. (Dinophyceae), a dinoflagellate commonly found in symbiosis with polycystine radiolarians. *Journal of Phycology*, v. 50, n. 2, p. 388–399, 2014. Citado na página 55.

RATMEYER, V.; FISCHER, G.; WEFER, G. Lithogenic particle fluxes and grain size distributions in the deep ocean off northwest Africa: Implications for seasonal changes of aeolian dust input and downward transport. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, v. 46, p. 1289–1337, 1999. Citado na página 25.

RICHTER, D.; VINK, A.; ZONNEVELD, K. A.; KUHLMANN, H.; WILLEMS, H. Calcareous dinoflagellate cyst distributions in surface sediments from upwelling areas off NW Africa, and their relationships with environmental parameters of the upper water column. *Marine Micropaleontology*, v. 63, n. 3–4, p. 201–228, 2007. Citado na página 51.

ROMERO, O. E. *et al.* Flux variability of phyto- and zooplankton communities in the Mauritanian coastal upwelling between 2003 and 2008. *Biogeosciences*, v. 17, n. 1, p. 187–214, 2020. Citado 2 vezes nas páginas 43 e 51.

SEARS, H. A.; DARLING, K. F.; WADE, C. M. Ecological partitioning and diversity in tropical planktonic foraminifera. *BMC Evolutionary Biology*, v. 12, n. 1, p. 54, 2012. Citado na página 61.

SIQUEIRA, A.; KOLM, H. E.; BRANDINI, F. P. Offshore distribution patterns of the cyanobacterium *Trichodesmium erythraeum* Ehrenberg and associated phyto- and bacterioplankton in the southern Atlantic coast (Paraná, Brazil). *Brazilian Archives of Biology and Technology*, v. 49, n. 2, p. 323–337, 2006. Citado na página 30.

STUKEL, M. R.; BIARD, T.; KRAUSE, J.; OHMAN, M. D. Large Phaeodaria in the twilight zone: Their role in the carbon cycle. *Limnology and Oceanography*, v. 63, n. 6, p. 2579–2594, 2018. Citado na página 55.

SYVEETSEN, E. E.; HASLE, G. R. Cap. 2 Marine Diatoms. In: *Identifying Marine Phytoplankton*. [S.l.: s.n.], 1997. p. 381. Citado na página 33.

TAKAHASHI, K.; HONJO, S. Radiolarian skeletons: size, weight, sinking speed, and residence time in tropical pelagic oceans. *Deep Sea Research Part A, Oceanographic Research Papers*, v. 30, n. 5, p. 543–568, 1983. Citado na página 55.

TANGEN, K.; BRAND, L. E.; BLACKWELDER, P. L.; GUILLARD, R. R. Thoracosphaera heimii (Lohmann) Kamptner is a dinophyte: Observations on its morphology and life cycle. *Marine Micropaleontology*, v. 7, n. 3, p. 193–212, 1982. Citado 2 vezes nas páginas 33 e 51.

TAYLOR, J.; HARDING, W.; ARCHIBALD, C. *A methods manual for the collection, preparation and analysis of diatom samples*. [S.l.: s.n.], 2007. v. 16. 49 p. ISBN 1770054839. Citado na página 43.

TENENBAUM, D. R. Dinoflagelados e Tintinídeos da região central da ZEE brasileira. *Série Livros / Documentos REVIZEE Score Central*, v. 15, p. 37, 2006. Citado 2 vezes nas páginas 33 e 63.

THIERSTEIN, H. R.; YOUNG, J. R. *Coccolithophores: from molecular processes to global impact*. [S.l.: s.n.], 2013. Citado na página 66.

THUNELL, R.; KEIR, R.; HONJO, S. Calcite dissolution: An in situ study in the panama basin. *Science*, v. 212, p. 659–61, 1981. Citado na página 61.

TOLEDO, F. A. *et al.* Plankton biochronology for the last 772,000 years from the western South Atlantic Ocean. *Marine Micropaleontology*, v. 127, p. 50–62, 2016. Citado na página 61.

TRÉGUER, P. J.; DE LA ROCHA, C. L. The world ocean silica cycle. *Annual Review of Marine Science*, v. 5, p. 477–501, 2012. Citado 2 vezes nas páginas 25 e 55.

TSOY, I.; PRUSHKOVSKAYA, I.; AKSENTOV, K.; ASTAKHOV, A. Environmental changes in the Amur Bay (Japan/East Sea) during the last 150 years revealed by examination of diatoms and silicoflagellates. *Ocean Science Journal*, v. 50, n. 2, p. 433–444, 2015. Citado na página 59.

TURA, P. M.; PILSKALN, C. H.; BRANDINI, F. P. A first assessment of particle flux over the South Brazil Bight continental slope. *Deep-Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, v. 178, 2021. Citado 10 vezes nas páginas 13, 17, 26, 31, 43, 44, 46, 61, 66 e 83.

TURNER, J. T. Zooplankton fecal pellets, marine snow and sinking phytoplankton blooms. *Aquatic Microbial Ecology*, v. 27, n. February 18, p. 57–102, 2002. Citado 2 vezes nas páginas 33 e 53.

TURNER, J. T. Zooplankton fecal pellets, marine snow, phytodetritus and the ocean's biological pump. *Progress in Oceanography*, v. 130, p. 205–248, 2015. Citado 4 vezes nas páginas 24, 25, 53 e 55.

VAN DER SPOEL, S.; HALLEGRAEFF, G. M.; VAN SOEST, R. W. Notes on variation of diatoms and silicoflagellates in the South Atlantic Ocean. *Netherlands Journal of Sea Research*, v. 6, n. 4, p. 518–541, 1973. Citado na página 59.

VAN DER WAAL, D. B. *et al.* Ocean acidification reduces growth and calcification in a marine dinoflagellate. *PLoS ONE*, v. 8, p. e65987, 2013. Citado na página 26.

VILLAC, M. C.; APARECIDA, V.; CABRAL-NORONHA, P.; OLIVEIRA, T. P. The phytoplankton biodiversity of the coast of the state of São Paulo, Brazil. v. 8, n. 3, 2008. Citado 2 vezes nas páginas 46 e 47.

VINK, A. Calcareous dinoflagellate cysts in South and equatorial Atlantic surface sediments: diversity, distribution, ecology and potential for palaeoenvironmental reconstruction. *Marine Micropaleontology*, v. 50, n. 1-2, p. 43–88, 2004. Citado 4 vezes nas páginas 33, 43, 50 e 51.

VOLK, T.; HOFFERT, M. I. Ocean carbon pumps: Analysis of relative strengths and efficiencies in ocean-driven atmospheric CO₂ changes. *Geophysical Monograph Series*, v. 32, p. 99–110, 1985. Citado na página 23.

WEFER, G.; BERGER, W. H.; BIJMA, J.; FISCHER, G. Clues to ocean history: a brief overview of proxies. In: *Use of Proxies in Paleooceanography*. [S.l.: s.n.], 1999. p. 1–68. Citado na página 61.

WEVER, P. D.; DUMITRICA, P.; CAULET, J.; NIGRINI, C.; CARIDROIT, M. *Radiolarians in the Sedimentary Record*. [S.l.: s.n.], 2002. ISBN 9056993364. Citado na página 43.

WILSON, S. E.; RUHL, H. A.; SMITH JR., K. L. Zooplankton fecal pellet flux in the abyssal northeast Pacific: A 15 year time-series study. *Limnology and Oceanography*, v. 58, n. 3, p. 881–892, 2013. Citado 2 vezes nas páginas 43 e 55.

WILSON, S. E.; STEINBERG, D. K.; BUESSELER, K. O. Changes in fecal pellet characteristics with depth as indicators of zooplankton repackaging of particles in the mesopelagic zone of the subtropical and subarctic North Pacific Ocean. *Deep-Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 2008. Citado na página 54.

YOON, W.; KIM, S.; HAN, K. Morphology and sinking velocities of fecal pellets of copepod, molluscan, euphausiid, and salp taxa in the northeastern tropical Atlantic. *Marine Biology*, v. 139, n. 5, p. 923–928, 2001. Citado 2 vezes nas páginas 33 e 53.

ZHANG, C. *et al.* Evolving paradigms in biological carbon cycling in the ocean. *National Science Review*, v. 5, p. 481–499, 2018. Citado 2 vezes nas páginas 25 e 26.

ZHONGMING, Z. *et al.* AR6 climate change 2021: The physical science basis. 2021. Citado na página 23.

ZONNEVELD, K. A.; BRUNE, A.; WILLEMS, H. Spatial distribution of calcareous dinoflagellate cysts in surface sediments of the Atlantic Ocean between 13°N and 36°S. *Review of Palaeobotany and Palynology*, v. 111, n. 3-4, p. 197–223, 2000. Citado 2 vezes nas páginas 33 e 51.

Apêndices

Tabela 4 – Resultados das análises de fluxo representados em $mg \cdot m^{-2} \cdot d^{-1}$. Reproduzido de Tura *et al.* (2021).

evento	início da coleta	fim da coleta	FMT	COP (%)	fluxo de COP	NOP (%)	fluxo de NOP	razão C/N	$\delta^{13}C$ (‰)	$\delta^{15}N$ (‰)	bSi (%)	fluxo de bSi	$CaCO_3$ (%)	fluxo de $CaCO_3$	p. lito. (%)	fluxo de p. lito.
1	5 de dez 2016	20 de dez 2016	6,7	21,4	1,4	2,7	0,2	7,9	-23,1	5,6	30,2	1,9	52,0	3,3	<LD	<LD
2	20 de dez 2016	4 de jan 2017	97,2	7,9	6,7	1,0	0,8	8,1	-25,4	3,7	74,3	63,1	31,3	26,6	<LD	<LD
3	04 de jan 2017	19 de jan 2017	43,5	17,0	8,2	1,6	0,7	10,9	-22,3	4,4	40,8	19,5	24,1	11,5	7,37	3,5
4	19 de jan 2017	3 de fev 2017	37,2	15,5	4,9	1,4	0,7	11,0	-21,6	3,8	45,8	14,4	54,5	17,2	<LD	<LD
5	3 de fev 2017	18 de fev 2017	65,5	13,9	8,3	1,2	0,7	11,2	-20,9	3,3	70,0	41,9	24,3	14,5	<LD	<LD
6	18 de fev 2017	5 de mar 2017	46,0	10,3	5,4	3,2	1,7	3,2	-16,4	9,0	45,2	23,9	28,1	14,9	<LD	<LD
7	5 de mar 2017	20 de mar 2017	5,2	36,2	2,4	2,9	0,2	12,3	-22,1	10,3	<LD	<LD	41,0	2,7	<LD	<LD
8	20 de mar 2017	4 de abr 2017	10,1	27,7	3,2	1,3	0,1	21,8	-21,6	5,2	16,5	1,9	41,1	4,8	<LD	<LD
9	4 de abr 2017	19 de abr 2017	54,5	11,1	6,2	0,9	0,5	12,6	-22,6	4,8	59,5	33,1	26,3	14,7	<LD	<LD
10	19 de abr 2017	4 de mai 2017	16,5	22,9	4,1	1,3	0,2	17,1	-22,4	3,1	30,8	5,5	32,0	5,7	5,7	1,0
11	4 de mai 2017	19 de mai 2017	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
12	19 de mai 2017	3 de jun 2017	3,7	17,2	0,9	1,7	0,7	10,0	-23,6	6,3	<LD	<LD	48,3	2,6	<LD	<LD
13	3 de jun 2017	18 de jun 2017	27,7	9,1	2,5	0,9	0,3	9,7	-23,9	4,6	54,4	15,0	36,3	10,0	<LD	<LD
14	18 de jun 2017	3 de jul 2017	11,7	12,1	1,5	1,0	0,1	12,2	-22,6	2,7	47,9	5,9	33,7	4,2	<LD	<LD
15	3 de jul 2017	18 de jul 2017	10,0	22,2	2,8	0,8	0,1	26,9	-22,4	2,6	39,1	4,9	12,5	1,6	5,1	0,6
16	18 de jul 2017	2 de ago 2017	8,6	13,4	1,3	1,0	0,1	12,8	-24,5	4,9	6,6	0,6	28,9	2,7	10,4	3,8
17	2 de ago 2017	17 de ago 2017	5,4	22,3	1,7	1,1	0,1	19,6	-24,6	5,0	8,4	0,6	41,1	3,0	<LD	<LD
18	17 de ago 2017	1 de set 2017	7,2	15,6	1,3	1,0	0,1	16,2	-23,5	4,3	25,5	2,1	28,1	2,3	17,6	1,4
	Mínimo		3,7	7,9	0,9	0,8	0,1	0,8	-25,4	2,6	<LD	<LD	12,5	1,6	12,5	<LD
	Máximo		97,2	36,2	8,3	3,2	1,7	3,2	-16,8	10,3	74,3	63,1	54,5	26,6	54,5	3,8
	Média		26,9	17,4	3,7	1,5	0,4	1,5	-22,6	4,9	39,7	15,6	34,3	8,4	34,3	2,1
	Desvio Padrão		26,8	7,4	2,5	0,7	0,4	0,7	1,2	2,1	20,4	18,2	11,0	7,1	11,0	1,5

