GUILHERME AUGUSTO PEDRÃO

Paleoprodutividade dos cocolitoforídeos no Atlântico Sudoeste nos últimos 700 mil anos e sua relação com os ciclos biogeoquímicos: evidências a partir da Sr/Ca nos cocólitos

São Paulo

GUILHERME AUGUSTO PEDRÃO

Paleoprodutividade dos cocolitoforídeos no Atlântico Sudoeste nos últimos 700 mil anos e sua relação com os ciclos biogeoquímicos: evidências a partir da Sr/Ca nos cocólitos

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

Orientador: Prof. Dr. Felipe Antonio de Lima Toledo

São Paulo

PEDRÃO, Guilherme Augusto. **Paleoprodutividade dos cocolitoforídeos no Atlântico Sudoeste nos últimos 700 mil anos e sua relação com os ciclos biogeoquímicos: evidências a partir da Sr/Ca nos cocólitos**: Tese (Doutorado) apresentada ao Instituto Oceanográfico da Universidade de São Paulo para obtenção do título de Doutor em Ciências, Programa de Oceanografia, área de Oceanografia Geológica.

Aprovado em: ___/___/____

Banca Examinadora

Prof. Dr		_ Instituição
	Presidente P	Assinatura
Prof. Dr		_ Instituição
Conceito		_Assinatura
Prof. Dr		_ Instituição
Conceito		_Assinatura
Prof. Dr		_ Instituição
Conceito		_Assinatura

"All that is gold does not glitter, Not all those who wander are lost; The old that is strong does not wither, Deep roots are not reached by the frost." J. R. R. Tolkien

Sumário

Agradecimentos	i
Resumo	ii
Abstract	iii
Lista de Siglas e Abreviaturas	iv
Lista de Tabelas e Figuras	vi
1. Introdução	1
2. Objetivos	3
2.1. Objetivos Específicos	4
3. Fundamentação Teórica	4
3.1. Cocolitoforídeos	4
3.2. Cocolitoforídeos como proxies de produtividade	11
4. Área de Estudo	14
4.1. Bacia de Santos	14
4.2. Oceanografia (Correntes e Massas d'água)	15
4.3. Caracterização Atmosférica	17
4.4. Produtividade no oeste do Atlântico Sul	19
5. Materiais e Métodos	22
5.1. Cronologia	23
5.2. Sedimentologia	24
5.3. Preparação das Lâminas de Cocolitoforídeos	24
5.4. Identificação e análises quantitativas de Nanofósseis Calcários	25
5.5. Índices utilizados a partir das abundancias relativas	27
5.6. Estimativa de Contribuição de Massa (CaCO₃)	28
5.7. Sr/Ca na fração dos cocolitos	28
6. Resultados	30
6.1. Cronologia	30
6.2. Sedimentologia	30
6.3. Assembleia de cocolitoforídeos	31
6.4. Índices ambientais	37
6.5. Estimativa de Massa de CaCO₃	38
6.6. Sr/Ca na fração dos cocolitos	41
7. Discussão	43

	7.1. Processos sedimentares	. 43
	7.2. Processos pós deposicionais	. 45
	7.3. Variações das assembleias de cocolitoforídeos	. 47
	7.4. A Sr/Ca como indicadora da paleoprodutividade	. 53
	7.5. Caracterização da Paleoprodutividade	. 56
	7.6. Influência da produtividade nos ciclos biogeoquímicos	. 66
8	. Conclusões	. 72
9	. Referências Bibliográficas	. 73

Agradecimentos

Antes de mais nada, é preciso mencionar que é leviano considerar que em poucas palavras contemplarei todas as pessoas que contribuíram e foram essenciais para a realização deste trabalho que não é meu, é nosso. Portanto, mesmo quem aqui não está, saiba que te considero extremamente importante, pois nem toda ajuda é grande, mas são as muitas pequenas coisas que mudam o curso da vida e tornam tudo possível.

Agradeço primeiramente aos meus pais e meu irmão por serem minha base e minha raiz, sonhando e batalhando comigo, sem eles esse trabalho não faria sentido e muito menos seria possível.

Ao Prof. Dr. Felipe Toledo e a Profa. Dra. Karen Costa acima de tudo pela inspiração e pelo excelente ambiente de trabalho. Agradeço também por toda a orientação e dedicação ao longo de todo esse processo me acompanhando desde a graduação.

Ao. Prof. Dr. Rubens Figueira e a Profa Dra. Bianca Kim por toda a ajuda na determinação e implementação das análises de metais que possibilitaram a parte principal do trabalho.

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico que financiou parte do trabalho através da bolsa de doutorado (Processo: 167794/2018-3), sem a qual o trabalho não seria possível.

A toda equipe do Laboratório de Paleoceanografia do Atlântico Sul, tanto pela ajuda na elaboração da tese quanto pelas conversas descontraídas.

Agradeço, por fim, as inúmeras pessoas que, por falta de espaço e de memória, não mencionei, mas que sabem que foram essenciais para a realização da tese tanto na esfera profissional quanto na esfera pessoal. Afinal, não só de trabalho vive a pessoa.

i

Resumo

Os cocolitoforídeos são um dos principais grupos de produtores primários marinhos de regiões subtropicais oligotróficas e os maiores integrantes do carbonato de cálcio depositado no fundo das regiões de talude e oceano aberto, sendo parte essencial no ciclo do carbono. Portanto, é importante compreender o papel desses organismos durante períodos de variação abrupta do gás carbônico, como nas Terminações glaciais. Com esse objetivo foram analisados o conteúdo e a geoquímica dos cocolitoforídeos de 150 amostras do testemunho marinho GL-854, que abrange os últimos 770 mil anos e oito períodos de Terminação. As espécies Gephyrocapsa spp., Florisphaera profunda e placolitos pequenos dominaram a assembleia de cocolitoforídeos. Durante as Terminações, a paleoprodutividade primária estimada pela Sr/Ca destes organismos atingiu seus valores máximos, e espécies maiores como Helicosphaera spp., Calcidiscus spp. e Coccolithus pelagicus foram mais abundantes. Estes períodos foram associados a uma alta estratificação e uma maior presença da Água Central do Atlântico Sul em subsuperfície, aumentando as porcentagens de *F. profunda*. Este processo ocorreu em momentos de altos valores na excentricidade da órbita terrestre, o que intensifica a sazonalidade, ocasionando variações na Alta Subtropical do Atlântico Sul, permitindo uma maior permanência dos ventos de nordeste na região de ressurgência costeira. Conjuntamente a esse processo foi observado um acoplamento entre a produtividade gerada em superfície e a transferência desse carbono para o fundo, confirmando que os cocolitoforídeos são essenciais no ciclo do carbono em regiões subtropicais oligotróficas, e ainda mais durante períodos transição e variação abrupta de gás carbônico. Consequentemente, esse conhecimento é essencial para o desenvolvimento de modelos biogeoquímicos mais eficazes que possam prever com estes processos com maior precisão e ajudar a mitigar o impacto do dióxido de carbono em nosso meio ambiente.

Palavras-chave: Terminações, bomba biológica, bacia de Santos, excentricidade, paleoceanografia, Pleistoceno

Abstract

Coccolithophores are one of the main marine primary producers in oligotrophic subtropical regions, and the largest contributors to calcium carbonate deposits on the continental slope and open ocean regions seafloor, playing an essential role in the carbon cycle. Therefore, it is important to understand the role of these organisms during periods of abrupt carbon dioxide variation, such as glacial terminations. To achieve this, the assemblages and geochemistry of coccolithophores from 150 samples of the marine core GL-854 were analyzed, covering the last 770 thousand years and eight termination periods. Gephyrocapsa spp., Florisphaera profunda, and small placoliths dominated the coccolithophore assemblage. During terminations, primary paleoproductivity estimated by coccoliths Sr/Ca ratio reached its maximum values, and larger species such as Helicosphaera spp., Calcidiscus spp., and Coccolithus pelagicus were more abundant. These periods were associated with high stratification and a stronger presence of South Atlantic Central Water in the sub-surface, increasing the percentages of *F. profunda*. This process occurred during high eccentricity in the Earth's orbit, intensifying seasonality and causing variations in the South Atlantic Subtropical High, allowing for intensified and more persistent northeast winds enhancing the coastal upwelling region. Along with this process, a coupling between surface-generated productivity and the transfer of this carbon to the seafloor was observed, confirming that coccolithophores are essential in the carbon cycle of oligotrophic subtropical regions, especially during transitional periods as abrupt variations in carbon dioxide. Therefore, this knowledge is essential for developing more effective biogeochemical models that can accurately predict and help mitigate carbon dioxide's impact on our environment.

Keywords: Terminations, biological pump, Santos Basin, eccentricity, paleoceanography, Pleistocene

iii

Lista de Siglas e Abreviaturas

ACAS - Água Central do Atlântico Sul

AFA - Água de Fundo Antártica

AIA - Água Intermediária Antártica

APAN - Água Profunda do Atlântico Norte

ASAS - Alta Subtropical do Atlântico Sul

AT - Água Tropical

BFAR - sigla em inglês para *Benthic Foraminiferal Accumulation Rate* (Taxa de acumulação de foraminíferos bentônicos)

CaCO₃ - carbonato de cálcio

CB - Corrente do Brasil

CEX' - sigla em inglês para Coccolith Dissolution Index (Índice de dissolução de cocolitos)

CF Sr/Ca - Sr/Ca medida na fração dos cocolitos

CF Sr/Ca Residual - Sr/Ca medida na fração dos cocolitos após a remoção do efeito da temperatura da superfície do mar

CO₂ - Gás Carbônico

COT - Carbono Orgânico Total

CSE - Corrente Sul Equatorial

Delta T - Estimativa da estratificação baseada na subtração do sinal entre superfície e sub-superficie do mar

ITCZ - sigla em inglês para Intertropical Convergence Zone (Zona de Convergência Intertropical)

MIS - sigla em inglês para Marine Isotopic Stage (estágio isotópico marinho)

iv

rain ratio - sigla em inglês para a razão entre CaCO3 e carbono orgânico

SST - sigla em inglês para Sea surface temperature (Temperatura da Superfície do Mar)

SST_{10m} - Temperatura da superfície (10 m) do Mar

SST_{100m} - Temperatura da sub-superfície (100m) do Mar

Lista de Tabelas e Figuras

Tabela 2 - Datações Radiocarbono realizadas no GL-854 e suas idades calendário. 24

Figura 5 – Circulação superficial do oceano Atlântico Sul, baseada em Peterson e Stramma (1991). O ponto preto representa a localização do testemunho GL-854 16

Figura 11 – (a) Modelo de idade e (b) taxa de sedimentação ao longo do testemunho GL854. As barras verticais ao fundo em azul, na Figura 11b, apontam os períodos glaciais.
30

Figura 12 – Resultados referentes a sedimentologia do testemunho GL-854, sendo: a) A quantidade em porcentagem de fração fina (tamanho de grão menor do que 63 μm), b) a quantidade em porcentagem de carbonato de cálcio e c) a taxa de sedimentação estimada a partir do modelo de idade. As barras verticais em azul ao fundo apontam os períodos glaciais e os números acima do gráfico os estágios isotópicos marinhos. 31

Figura 13 – (a) O índice CEX' de dissolução calculado baseado em Boeckel e Baumann (2004). Resultado das abundâncias relativas das espécies principais de cocolitoforídeos do testemunho GL-854, sendo b) *Gephyrocapsa* spp., c) *F. profunda* e d) os placolitos pequenos, com este último sendo a somatória de *E. huxleyi* com os cocolitos do gênero *Gephyrocapsa* menores do que 3,5 μm. As barras verticais em azul ao fundo apontam os períodos glaciais e os números acima do gráfico os estágios isotópicos marinhos.. 33

Figura 15 – Abundâncias relativas das espécies subordinadas mais abundantes em relação a assembleia total. a) *Helicosphaera* spp., b) *Calcidiscus* spp., c) *C. pelagicus* e d) o grupo Subtropical, composto por: *Rhabdosphaera* spp, *Syracosphaera* spp. e

Figura 23 – Comparação entre as espécies subordinadas: a) *Helicosphaera* spp., b) *Calcidiscus* spp., c) *C. pelagicus* e d) grupo Subtropical com a d) CF Sr/Ca Residual. As

barras amarelas ao fundo representam as Terminações segundo Lisiecki e Raymo (2004). 52

Figura 29 – Comparação entre as abundancia relativas dos foraminíferos bentônicos (de Almeida et al., 2015), com a paleoprodutividade para analisar o acoplamento bentopelágico no testemunho GL-854. Com as principais espécies de foraminíferos bentônicos, sendo: (a) *G. crassa*, (b) *A. weddellensis*, (c) *Bolivina* spp. e (d) *E. exígua* com a variação na paleoprodutividade dos cocolitoforídeos representada pela CF Sr/Ca residual.

Figura 30 – Parâmetros relacionados ao ciclo do carbono. (a) variação da abundância relativa do foraminífero bentônico *Bolivina* spp. (de Almeida et al., 2015). (b) porcentagem de CaCO₃ ao longo do testemunho GL-854. (c) Registro de CO₂ atmosférico composto de diversos estudos compreendendo os últimos 650 mil anos A.P. O registro resulta da combinação de três testemunhos de gelo da Antártica: Dome C, 0 a 22 kanos, (Monnin et al., 2001) e 390 a 650 kanos, (Siegenthaler et al., 2005); Vostok – 0 a 420 kanos (Petit et al., 1999) e Taylor Dome indo de 20 a 62 kanos (Indermühle et al., 2000). (d) Variação da paleoprodutividade dos cocolitoforídeos no oeste do Atlântico Sul representada pela CF Sr/Ca Residual. As faixas em amarelo ao fundo representam as Terminações.

1. Introdução

O clima do nosso planeta é modificado por mudanças na insolação e na composição e circulação da atmosfera, assim como também é influenciado por oscilações nos processos continentais e oceânicos, variações na distribuição da vegetação e de cobertura de gelo (Pépin *et al.*, 2001). A paleoceanografia atua de modo a compreender melhor como, no passado, os oceanos afetaram e foram afetados por estas variações climáticas, investigando estes processos em escalas de tempo mais longas que a escala humana e medições meteorológicas. Deste modo um objetivo central da paleoceanografia é elucidar o papel dos processos oceânicos nas mudanças climáticas e no ambiente global em geral (Wefer *et al.*, 1999).

O oceano é de extrema importância para o controle do clima terrestre, principalmente devido ao fato de ser um grande armazenador e transportador de calor. Portanto, exerce influência direta nos processos ocorridos na atmosfera, sendo a troca de gases entre estes compartimentos uma importante forçante da variabilidade climática, tanto de forma global quanto regional. Adicionalmente, ele possui cerca de 50 vezes mais carbono inorgânico dissolvido em suas águas do que há gás carbônico (CO₂) na atmosfera, fazendo com que tenha grande impacto nos níveis atmosféricos de CO₂. Consequentemente, o ciclo do carbono entre oceano, atmosfera e o sistema terrestre é um importante influenciador do clima terrestre e um componente fundamental no estudo da oceanografia.

Os cocolitoforídeos são os principais produtores primários em regiões subtropicais oligotróficas de oceano aberto (Brand, 1994), produzindo carbonato de cálcio (CaCO₃) biogênico e influenciando no ciclo do carbono através do seqüestro e da exportação de carbono orgânico e inorgânico para camadas mais profundas do oceano (Rost and Riebesell, 2004). Estes organismos são constituídos de pequenas placas chamadas de cocolitos, sendo os cocolitos responsáveis pela exportação do carbono inorgânico para o fundo marinho, além de atuar como um lastro para o transporte de carbono orgânico (Rost and Riebesell, 2004; Dunne *et al.*, 2007).

Essa formação biológica de carbono orgânico e a formação de CaCO₃ tem efeitos inversos no pCO_2 (Marsh, 2003) assim sendo, os cocolitoforídeos podem alterar o equilíbrio do sistema do carbono inorgânico e a alcalinidade da água do mar (Denman and Peña, 1999). Estas microalgas assimilam CO₂ e convertem em compostos orgânicos através da fotossíntese, reduzindo o pCO_2 da camada fótica superior dos oceanos (Marsh, 2003). A exportação desta matéria orgânica para o fundo, em geral, causa uma redução do CO₂ na superfície do oceano e a sua remineralização enquanto afunda na coluna d'água libera CO₂ nas camadas mais profundas (Rost and Riebesell, 2004). Esse processo de transferência do carbono é frequentemente chamado de bomba de carbono orgânico. Por outro lado, estes organismos também aumentam o pCO_2 das águas superficiais devido a formação e exportação dos cocolitos, um processo conhecido como contra-bomba de carbonato. Sendo assim, modificações na produção de calcita dos cocolitos influenciam a exportação de carbono para camadas mais profundas dos oceanos, afetando o ciclo do carbono global (Zondervan, 2007).

Em pequenas escalas temporais, menores do que mil anos, a calcificação dos cocolitos leva a um desequilíbrio no sistema carbonato e favorece uma liberação de CO_2 para a atmosfera. Ajustes na profundidade da lisoclina e o enterramento de sedimentos carbonáticos (1-10 mil anos) retornam o sistema para o equilíbrio. Essas variações de curto prazo, muito menores do que um milhão de anos, no fluxo de CaCO₃ podem ter impactos significantes no ciclo do carbono global (Iglesias-Rodríguez *et al.*, 2002; Beaufort *et al.*, 2011; Zeebe, 2012; Saavedra-Pellitero *et al.*, 2017a). Consequentemente, uma diminuição na calcificação marinha, sem uma diminuição na exportação de carbono orgânico para camadas mais profundas, levaria a uma diminuição da razão entre CaCO₃ e carbono orgânico (*rain ratio*), o que levaria a uma diminuição da com compreender as mudanças no *p*CO₂, bem como o papel dos organismos carbonáticos no ciclo do carbono.

A acumulação de matéria orgânica nos sedimentos, principalmente medidas de Carbono Orgânico Total (COT), representam o registro mais direto da produtividade primária dos organismos da zona fótica como um todo (Schoepfer *et al.*, 2015). Este

indicador já foi utilizado por diversos autores como *proxy* de paleoprodutividade (Ruhlemann *et al.*, 1999; Stein *et al.*, 2009), baseando-se que modificações no conteúdo de carbono orgânico no sedimento são causadas principalmente por variações da paleoprodutividade ao longo do tempo (Wefer *et al.*, 1999).

Sabe-se que a produtividade das águas superficiais determina, em parte, o fluxo de matéria orgânica na coluna d'água, com uma pequena porção chegando ao fundo marinho e menos ainda sendo finalmente enterrada e preservada no sedimento (Rullköter, 2006). Essas variações na produção da matéria orgânica superficial, realizada pelos cocolitoforídeos juntamente com outros organismos fitoplanctônicos, ficam registradas pelas associações de foraminíferos bentônicos (Sun *et al.*, 2006), tornando-os também possíveis indicadores da variação da produtividade da coluna d'água superior.

No entanto, todos estes indicadores não dependem apenas da fonte de produtividade, mas também da diluição deste material por outros tipos de materiais, da sedimentação ou taxas de acumulação e condições de preservação (Rullkötter, 2006). Análises da Sr/Ca realizadas na fração sedimentar dos cocolitoforídeos (menor que 20 µm) são utilizadas como proxies da taxa de crescimento, assim como de produtividade, destes organismos (Stoll *et al.*, 2002b; Stoll e Ziverii, 2004; Stoll *et al.*, 2007; Muller *et al.*, 2014). Com isso é possível estimar mudanças na quantidade de matéria orgânica gerada e exportada para o fundo. É neste sentido que o presente estudo visa comparar a diferença entre estes proxies de produtividade, com a Sr/Ca medida na fração dos cocolitos (CF Sr/Ca) que não é afetada por processos de diluição, nem dissolução, uma vez que ela não tem relação direta com as taxas de sedimentação (Stoll e Ziveri, 2004). Comparando estas com os registros de CO₂ atmosférico podemos ter uma melhor compreensão de como a produtividade primária dos cocolitoforídeos afeta e é afetada por mudanças no ciclo do carbono.

2. Objetivos

É nesse contexto que o presente estudo visa comparar as variações na exportação de matéria orgânica para o fundo marinho, registrada pelos foraminíferos

bentônicos, com a variação da produtividade e calcificação das associações de cocolitoforídeos. Portanto, o objetivo do presente estudo é avaliar as variações na paleoprodutividade dos cocolitoforídeos do oeste do Atlântico Sul, bem como analisar os processos responsáveis por essas oscilações, por fim, investigando se este aumento na produtividade foi associado a um aumento na matéria orgânica transferida para o fundo, influenciando assim os ciclos biogeoquímicos, principalmente o ciclo do carbono.

2.1. Objetivos Específicos

 Obter o registro quantitativo das associações de cocolitoforídeos ao longo das últimas oito Terminações;

 Calcular e comparar os diferentes proxies de paleoprodutividade derivados das abundancias relativas de cocolitoforídeos;

- Comparar os resultados da Sr/Ca com os outros diversos indicadores e analisar como mudanças na associação de cocolitoforídeos levam a mudanças nesta razão elementar;

- Realizar as estimativas de massa de CaCO₃ derivada dos cocolitos realizadas a partir do comprimento médio (Young e Ziveri, 2000) e comparar com as medições da CF Sr/Ca;

- Compreender quais processos oceanográficos atuam nestas variações da paleoprodutividade e como eles influenciam nas abundancias relativas das assembleias;

 Investigar associações entre a paleoprodutividade inferida pelas análises em cocolitoforídeos com as análises de fluxo de matéria orgânica obtidos por análises faunísticas de foraminíferos bentônicos, com o propósito de verificar variações no aporte de matéria orgânica para o fundo.

3. Fundamentação Teórica

3.1. Cocolitoforídeos

Nanofósseis Calcários é o termo utilizado para todos os fósseis majoritariamente de carbonato de cálcio com tamanho menor do que 20µm, excluindo fragmentos e juvenis de fósseis maiores (Chiu e Broecker, 2008). Este grupo é formado principalmente

por cocolitoforídeos, dinoflagelados e espiculas de ascídias, podendo conter também organismos carbonáticos sem posição taxonômica definida (Young *et al*, 2014). Quando utilizado neste trabalho, o termo cocolitoforídeo refere-se a este grupo como um todo.

Cocolitoforídeos, ou cocolitóforos, são organismos exclusivamente marinhos, fitoplanctônicos da divisão *Haptophyta*, caracterizados pela presença de um haptonema e de um envoltório inorgânico de carbonato de cálcio (Figura 1). Este envoltório quando completo é chamado de cocosfera, a cocosfera, por sua vez, é formada por pequenas placas discoides, chamadas de cocolitos. O número de cocolitos que formam uma cocosfera é muito variável entre as diferentes espécies, podendo ir de poucos, a centenas de cocolitos (Monteiro *et al.*, 2016). Dentro das espécies este número também pode variar, porém em uma escala menor. Como exemplo, uma cocosfera de espécies como *Gephyrocapsa oceanica e Gephyrocapsa ericsonii* é composta por entre doze e vinte cocolitos. Por outro lado, espécies como *Florisphaera profunda* podem variar de noventa até aproximadamente cento e vinte cocolitos formando sua cocosfera (Baumann et al., 2008).



Figura 1 – Estrutura celular de um cocolitoforídeo. A imagem mostra diversas morfologias de cocólitos, sendo os cocólitos gradeados holococólitos e os coloridos em preto heterococólitos. P1 e P2 são dois tipos de pirenóides distintos, sendo, respectivamente, o primeiro típico nos cocolitoforídeos e o segundo nos gêneros *Emiliania* e *Gephyrocapsa*. As abreviações significam: ES: escamas orgânicas não mineralizadas, F: flagelo, H: haptonema, M: mitocôndrias, VC: vesícula formadora de cocólitos, N: núcleo. Modificado de Billard e Inoue, 2004.

Há também a ocorrência de formas não discoides, chamadas de nanolitos. Grande parte deste grupo é extinta, tornando difícil a compreensão de suas afinidades ecológicas, bem como sua definição taxonômica (Bown e Young, 1998). Sendo assim, ao longo do trabalho o uso do termo "cocolito" refere-se a ambos, os cocolitos propriamente ditos e aos nanolitos.

A calcificação dos cocolitos é um processo intracelular que ocorre ao longo da vida destes organismos (Brownlee e Taylor, 2004). Com a sua morte, geralmente, ocorre o processo de degradação da cocosfera, fazendo com que nos sedimentos sejam encontrados majoritariamente os cocolitos individuais (Bown e Young, 1998). Após a morte, parte do carbonato dos cocolitos dissolve nas águas superficiais, e a outra parte

afunda para fora da superfície, principalmente via pellets fecais do zooplâncton ou em agregados de neve marinha (Tyrell e Young, 2009).

Os cocolitos podem ser separados em dois grupos morfológicos: os holococolitos e os heterococolitos (Young *et al.,* 1997). Os holococolitos são formados por pequenos cristais (<1µm) todos de mesmo formato e tamanho. Os heterococolitos são formados com as unidades dos cristais tipicamente arranjados em ciclos de simetria radial e possuem diversas formas e tamanhos. Diferentes espécies podem produzir estes tipos de cocolitos ao longo dos diferentes períodos de vida (haploide-diploide). Durante a fase de vida diploide, os cocolitoforídeos produzem os heterococolitos, por outro lado, na fase haploide, muitas espécies produzem os holococolitos.

Essa diversidade de formas e morfologias leva a questão sobre qual é a função da biomineralização destes organismos, uma vez que a calcificação demanda muitos custos energéticos para os cocolitoforídeos (Monteiro *et al.*, 2016). Young (1994) apontou os cocolitos como sendo mecanismos funcionais de: proteção da membrana celular, proteção contra predadores, auxílio na flutuabilidade, armazenamento de substâncias químicas, reguladores da intensidade luminosa e como facilitadores para a fotossíntese. Corroborando com esta interpretação Monteiro *et al.* (2016) salienta que as principais possíveis funções para os cocolitos seriam separadas em três tipos: auxiliar na fotossíntese, proteção contra o fotodano, e como armadura contra infecções e herbivoria (Figura 2).



Figura 2 – Principais benefícios propostos para a calcificação. A. Acelerar a fotossíntese consiste em 1) um mecanismo concentrador de carbono e 2) melhora na absorção de luz via espalhamento de fótons escassos para espécies da zona fótica inferior. B. Regular a intensidade luminosa 1) visando diminuir o fotodano causado pelos raios UV e 2) dissipação da energia em condições de alta luminosidade. C. Proteção contra inclui 1) vírus e bactérias, 2) herbivoria por predadores seletivos e 3) herbivoria por predadores não seletivos. Modificado de Monteiro *et al.* (2016)

Os cocolitoforídeos possuem ampla distribuição geográfica, estando presente em ambientes costeiros e estuarinos, contudo a maioria das espécies atualmente vive em oceano aberto (Brand, 1994). Considerando critérios morfológicos e ecológicos, Young (1994) separou os cocolitoforídeos em três grupos: *placolitos, umbeliformes* e *floriformes* (Figura 3).

As espécies do tipo *placolito* são características de regiões superficiais mais eutróficas, estando presentes e sendo dominantes nas regiões equatoriais, de altas latitudes e de ressurgência. São consideradas espécies oportunistas que respondem rapidamente a um aumento no conteúdo de nutrientes na zona fótica, portanto sendo classificadas como r-estrategistas. As principais espécies deste grupo são as espécies formadoras de *blooms* tais como *Emiliania huxleyi* e *Gephyrocapsa* spp.

As espécies *umbeliformes* são atribuídas a regiões superficiais mais oligotróficas, com baixo conteúdo de nutrientes na zona fótica, sendo relacionadas principalmente as latitudes subtropicais e, especialmente, aos giros subtropicais oligotróficos. São classificadas como K-estrategistas e tem como principais espécies: *Rhabdosphaera* spp., *Umbellosphera* spp. e *Umbilicosphaera* spp.

As espécies *floriformes* são representadas por serem habitantes da zona fótica profunda, com as assembleias em baixas e médias latitudes sendo dominadas por este grupo. A ausência destes organismos em águas mais superficiais sugere que eles vivem em ambientes caracterizados por uma baixa intensidade luminosa e pela elevada quantidade de nutrientes. A maior representante deste grupo é a espécie *Florisphaera profunda*.

Young (1994) acrescenta ainda as espécies miscelanaceas. Estas espécies não têm um padrão de distribuição geográfico simples, mesmo que sejam dominantes em algumas regiões. As espécies características deste grupo são *Helicosphaera* spp. e *Calcidiscus leptoporus*.



Figura 3 - Distribuição ecológica dos tipos de cocolitoforídeos: A - Assembleias dominadas por espécies do tipo placolito em ambientes costeiros e de ressurgência; B - Assembleias com maior quantidade de espécies umbeliformes em ambientes oligotróficos; C - Assembleias dominadas por espécies floriformes em águas profundas e estratificadas. Modificado de Young (1994).

Os cocolitoforídeos são capazes de exercer sua motilidade através de dois flagelos e com seu comportamento fototático (Mjaaland, 1956). O zoneamento vertical destes organismos é controlado principalmente pela temperatura da camada fótica superior e pela sua estratificação, sendo a estratificação relacionada principalmente ao conteúdo de nutrientes em superfície (Brand, 1994; Winter *et al.*, 1994; Baumann *et al.*, 2008; Poulton *et al.*, 2017). Este zoneamento está mais definido em regiões subtropicais e na zona tropical dos oceanos (Winter *et al.*, 1994)

Winter *et al.* (1994) separaram a zona fótica em três categorias baseadas no conteúdo de cocolitoforídeos: zona fótica superior (0-80m), zona fótica média (80-120m) e zona fótica inferior (120-220m). Baumann *et al.* (2008) realizando um transecto leste-oeste no Atlântico Sul subtropical, separaram a zona fótica em dois grupos distintos, a zona fótica superior e a zona fótica inferior. Os dois trabalhos citados acima, consideraram as espécies do tipo placolito como uma exceção ao zoneamento, por se distribuem ao longo de toda a coluna fótica.

Poulton *et al.* (2017) analisaram a distribuição vertical dos cocolitoforídeos ao longo de um transecto norte-sul no oceano Atlântico. No Atlântico equatorial e subtropical três grupos distintos foram observados com base na irradiação solar na superfície, sendo o primeiro o da zona eufótica superior, na qual a irradiação solar é maior do que 10%, em relação à superficial, o segundo da zona eufótica inferior, com irradiação solar entre 10% e 1%, e o terceiro da zona sub-eufótica com irradiação solar menor do que 1%. Os autores denominaram a zona mais profunda de "sub-eufótica" pelo fato dela ser delimitada pelo máximo de clorofila profunda, ou seja, estar abaixo da delimitação da zona eufótica.

Todos os trabalhos citados acima concordam com as principais características da distribuição vertical dos cocolitoforídeos para o Atlântico Sul (Tabela 1). Com membros característicos da zona fótica superior sendo *Syracosphaera spp.*, as *Rhabdosphaera spp.* e *Umbellosphaera spp* (Tabela 1). A zona fótica média ou zona eufótica inferior é caracterizada majoritariamente pela presença de *Emiliania huxleyi, Gephyrocapsa ericsonii, Gephyrocapsa oceânica* e *Helicosphaera* spp.

A zona fótica inferior ou zona sub-eufótica, zona na qual a luz solar é considerada o limitante para a fotossíntese e não os nutrientes (Poulton *et al.*, 2017), é representada principalmente pela espécie *Florisphaera profunda* (Winter *et al.*, 1994; Baumann *et al.*, 2008; Poulton *et al.*, 2017). O que seria indicativo de que a maioria, se não todas as espécies desta zona, têm hábito mixotrófico (Poulton *et al.*, 2017). **Tabela 1** – Zoneamento vertical dos cocolitoforídeos em diferentes estudos. Winter *et al.* (1994) e Poulton *et al.* (2017) para o oceano Atlântico, e Baumann *et al.*, 2008 em um transecto oeste-leste no oceano Atlântico Sul.



3.2. Cocolitoforídeos como proxies de produtividade

Uma vez que os cocolitoforídeos constituem um dos principais grupos dos produtores primários marinhos e sua abundancia e distribuição são dependentes diretamente de variáveis ambientais como a quantidades de nutrientes, disponibilidade de luz e temperatura (Winter et al., 1994), eles são excelentes indicadores da variação da produtividade primária marinha ao longo do tempo geológico. As análises da paleoprodutividade através destes organismos podem se dar de diversas formas, sendo as principais: a) análises da abundância total e fluxo dos cocolitos para o sedimento (Steinmetz, 1994; Baumann et al., 2000; Baumann e Freitag, 2004 Lopez-Otalvaro et al., 2008; Amore et al., 2012); b) oscilações das abundâncias relativas de espécies chave (Beaufort et al., 1997; Baumann et al., 1999; Flores et al., 2000; Beaufort et al., 2001; Leonhardt et al., 2013; Hernandez-Almeida et al. 2019); c) análises geoquímicas em seus cocolitos (Stoll et al., 2002; Rickaby et al., 2007; Saavedra-Pellitero et al., 2017a; Tangunan et al., 2017; Cavaleiro et al., 2018; Tangunan et al., 2020).

A utilização da abundância total ou da taxa de acumulação de cocolitos como proxy de produtividade se baseia na premissa de que quanto maior é a concentração destes organismos no sedimento maior é a produtividade. Em algumas regiões é possível aplica-lo como um indicador de produtividade (Steinmetz, 1994; Baumann et al., 2000; Lopez-Otalvaro et al., 2008; Amore et al., 2012; Saavedra-Pellitero et al., 2013). Ainda que esse indicador possa ser influenciado pela diluição por outros tipos de sedimentos, já que a taxa de sedimentação é importante, e pela dissolução de carbonatos (Flores et al., 2003),

As oscilações das abundâncias relativas das espécies de cocolitoforídeos nos sedimentos refletem a variação de diversos parâmetros da coluna d'água superficial (Boeckel et al., 2006; Saavedra-Pellitero et al., 2010). Proposta por Flores et al. (2000) a Razão Nutriclina é um dos indicadores mais utilizados para estimar a estratificação da coluna superficial (Beaufort et al., 2001; Lopes-Otalvaro et al., 2008; Leonhardt et al., 2013, Cabarcos et al., 2014; Costa et al., 2016). Sua aplicação baseia-se nas abundâncias relativas de dois dos mais abundantes taxas de cocolitoforídeos no oeste do Atlântico Sul com preferências ecológicas diferentes. A Razão Nutriclina utiliza os cocolitos das espécies características de ambientes de alta produtividade e das profundidades mais rasas da zona fótica, família Noelaerhabdaceae (Emiliania huxleyi e Gephyrocapsa spp.), e os compara aos de Florisphaera profunda, representante da zona fótica inferior de ambientes oligotróficos e indicadora da posição da termo/nutriclina (Molfino e McIntyre, 1990). Quando a nutriclina é mais rasa, os nutrientes estão presentes na zona fótica superior dos oceanos, com isso a abundância relativa das espécies oportunistas da família Noelaerhabdaceae aumenta, em relação à de F. profunda. Por outro lado, quando a nutriclina é mais profunda, os nutrientes presentes nas porções mais profundas da zona fótica favorecem o aumento de indivíduos de F. profunda em relação ao da zona superior, mais oligotrófica neste cenário. Portanto, este indicador foi utilizado para analisar a estratificação da coluna d'água local.

Ainda dentro do tópico da aplicação das abundancias relativas como indicadoras de produtividade outro parâmetro bastante utilizado é a regressão linear (Beaufort et al., 1997) ou logarítmica (Hernandez-Almeida et al., 2019) entre a porcentagem de *F. profunda* e a produtividade atual. Primeiramente proposta por Beaufort et al. (1997) em amostras do Oceano Índico, esta regressão é amplamente utilizada (Henriksson 2000, Beaufort et al., 2001; Tangunan et al. 2017), pois consegue estimar quantitativamente a paleoprodutividade e compara-la numericamente com valores atuais ou de períodos específicos. Posteriormente, Henriksson (2000), testou a equação gerada pela regressão linear de Beufort et al., (1997) no lado africano do Atlântico Equatorial com sucesso. Hernandez-Almeida et al., (2019) organizou um extenso banco

de dados de abundancias relativas de *F. profunda* e calculou uma equação global para a utilização deste parâmetro, no entanto, com um coeficiente de determinação (r^2) variável entre as bacias oceânicas.

Por mais que estes indicadores que funcionam em função das abundancias relativas das espécies sejam muito utilizados e consagrados ao longo da literatura, eles têm o problema da somatória fechada como qualquer porcentagem, ou seja, a variação de uma espécie pode estar atrelada na verdade a uma oscilação de uma outra. Adicionalmente, eles podem ser modificados por outros processos que não são de causa ambiental, como a dissolução ou retrabalhamento dos sedimentos (Flores et al., 2003; Boeckel e Baumann, 2004).

As análises geoquímicas baseiam-se no fato de que os cocolitoforídeos constroem seus envoltórios majoritariamente de CaCO₃, com diversos estudos demonstrando uma relação direta e proporcional entre a CF Sr/Ca e a taxa de calcificação/crescimento dos cocolitos (Stoll et al., 2002b; Rickaby et al., 2007). Basicamente o quanto mais rápido os cocolitoforídeos crescem, mais rápido eles calcificam e mais Sr é incorporado nos cristais de calcita de seus cocolitos (Stoll e Schrag, 2000; Stoll et al., 2002b; Cavaleiro et al., 2020). Além da sua relação com a taxa de crescimento dos cocolitos, a CF Sr/Ca pode ser influenciada pela temperatura (Stoll e Ziveri, 2002; Stoll e Ziveri, 2004; Muller et al., 2014). Esse indicador torna-se único e excelente, porque não é alterado pela dissolução e nem pela diluição dos organismos, por não ter relação com as taxas de sedimentação (Stoll et al., 2002a), tornando a análise geoquímica muito robusta. No entanto, como utilizaremos a assembleia de cocolitoforídeos total, sem distinção de espécie, é importante fazer a estimativa de massa de CaCO₃ de cada espécie (Young e Ziveri, 2000), porque espécies diferentes tendem a ter a CF Sr/Ca diferente (Stoll et al., 2002a; Stoll et al., 2007; Fink et al., 2010; Muller *et al.,* 2014).

Dessa maneira todos os indicadores possuem limitações, o que não impede seu emprego, e por isso que utilizamos os mais diversos parâmetros para no fim obtermos a melhor e mais robusta interpretação paleoambiental.

4. Área de Estudo

4.1. Bacia de Santos

A área de estudo compreende a porção oeste do Atlântico Sul, mais especificamente a Bacia de Santos. A bacia está localizada na margem sudeste do Brasil, uma margem passiva, formada no Cretáceo Inferior, pelos esforços durante a separação entre a América do Sul e Gondwana (Gonzaga, 2005).

A Bacia de Santos situa-se na margem continental oeste brasileira, entre as latitudes 23°S e 28°S tendo como limites, ao norte, o Alto estrutural de Cabo Frio, que a separa da Bacia de Campos e, ao sul, o Alto de Florianópolis, que a separa da Bacia de Pelotas (Figura 4).

Mahiques *et al.* (2004) separa a sedimentação na plataforma continental da Bacia de Santos em duas zonas distintas, sendo que ao norte da Ilha de São Sebastião a sedimentação é predominantemente influenciada por meandramentos da Corrente do Brasil (CB), esta que promoveria a mistura entre as frações sedimentares terrígena e pelágica, sugerindo uma hidrodinâmica complexa, diferentemente do setor sul que caracterizaria uma sedimentação predominantemente pelágica, decorrente do incremento na produtividade oceânica devido a penetrações da pluma do Rio da Prata.

Devido ao soerguimento da Serra do Mar no sudeste do Brasil a maior parte dos rios flui para o interior do continente, alimentando as bacias de drenagem dos rios Paraná-La Plata. Sendo assim poucos rios drenam sedimentos diretamente para o mar e os que o fazem possuem pequena dimensão e pouco fluxo (Conti e Furtado, 2006).



Figura 4 – Mapa da região estudada produzido com o software Ocean Data View (Schlitzer, 2017). Os pontos em preto demonstram o local de coleta dos dois testemunhos mais utilizados ao longo do trabalho. As linhas pontilhadas em branco demarcam os limites da Bacia de Santos.

4.2. Oceanografia (Correntes e Massas d'água)

A circulação superficial do Atlântico Sul é caracterizada por um giro subtropical anticiclônico limitado ao leste pela Corrente de Benguela, ao norte pela Corrente Sul Equatorial (CSE), ao sul pela Corrente do Atlântico Sul e, fechando o giro, no contorno oeste está a Corrente do Brasil (Figura 5).

A CB é formada próxima a 10°S pelo ramo sul da bifurcação da CSE. Após a bifurcação a maior parte das águas vindas da CSE flui para norte, dando origem a Corrente Norte do Brasil (Stramma *et al.*, 1990). A CB então flui para sul nos primeiros 500 m de coluna d'água, seguindo as linhas batimétricas escoando ao longo do talude continental, sendo considerada uma corrente fraca, com águas quente e salina, com temperaturas entre 18 e 27°C e salinidade acima de 36, transportando majoritariamente a Água Tropical até 20°S, quando então passa a transportar também Água Central do Atlântico Sul (Stramma and England, 1999; Silveira *et al.*, 2000).

Em profundidades maiores que 500m no oeste do Atlântico Sul destacam-se as correntes: Corrente de Contorno Intermediária, que flui para norte após a bifurcação de Santos (Biló *et al.*, 2014) e a Corrente de Contorno Profunda, próxima à isóbata de

1300m que flui para sul transportando a Água Profunda do Atlântico Norte (Stramma e England, 1999).



Figura 5 – Circulação superficial do oceano Atlântico Sul, baseada em Peterson e Stramma (1991). O ponto preto representa a localização do testemunho GL-854

A área de estudo é caracterizada pelo empilhamento das seguintes massas de água: Água Tropical (AT), Água Central do Atlântico Sul (ACAS), Água Intermediária Antártica (AIA), Água Profunda do Atlântico Norte (APAN) e Água de Fundo Antártica (AFA), como demonstrado na Figura 6.

A AT flui em superfície, geralmente de 0 a 200m, e possui temperaturas que vão de 18 a 27°C e salinidade sempre acima de 36 (Silveira *et al.*, 2000). Com baixo conteúdo de nutrientes, a AT é considerada uma massa d'água oligotrófica que limita a produção primária na região de estudo (Ciotti *et al.*, 1995).

A ACAS é a massa d'água caracterizada por uma amplitude de temperatura de 6 a 18 °C e salinidade que vai de 34,5 a 36 (Silveira *et al.*, 2000). Ela está presente logo abaixo da AT, em profundidades entre 200 e 800m e é formada na área da confluência Brasil-Malvinas fluindo na camada termoclina da região estudada (Stramma e England, 1999). A ACAS é rica em nutrientes e é a massa d'água responsável por aumentos na produtividade quando presente na zona fótica na região oeste do oceano Atlântico Sul (Gaeta e Brandini, 2006; Brandini *et al.*, 2018). A AIA destaca-se no diagrama T-S como o mínimo de salinidade, sendo caracterizada por salinidades variando de 34,2 a 34,6 e temperaturas de 3 a 6 °C (Silveira *et al.*, 2000). Esta massa d'água é importante no contexto da Bacia de Santos, pois é onde ela bifurca próximo a 25°C, fluindo para norte através da Corrente de Contorno Intermediária (Stramma e England, 1999; Biló *et al.*, 2014).

A APAN formada no oceano Atlântico Norte, está logo abaixo da AIA, ocupa os níveis de 1500m a 3000m é representada por temperaturas entre 3 e 4 °C e salinidades entre 34,6 e 35, sendo seu fluxo continuo para o sul (Silveira *et al*. 2000).



Figura 6 – Empilhamento de massas de água (a) no transecto em vermelho demonstrado (b). Em branco destacam-se os limites das principais massas de água identificadas baseadas na salinidade. Em preto estão as correntes responsáveis pelo transporte das respectivas massas de água. Baseado em Stramma e England (1999).

4.3. Caracterização Atmosférica

A circulação atmosférica no Atlântico Sul é caracterizada principalmente por seu giro anticiclônico chamado de Alta Subtropical do Atlântico Sul (ASAS). Um sistema de alta pressão semi permanente, localizado em 30°S (Figura 7), estando associado à circulação média meridional da atmosfera surgindo devido as Células de Hadley (Bastos e Ferreira, 2000). Na borda oeste do sistema de alta pressão do Atlântico Sul estão os ventos de nordeste responsáveis por gerar as ressurgências costeiras na margem brasileira (Reboita *et al.*, 2019).

Atualmente, esse giro anticiclônico é maior e mais intenso durante o verão do hemisfério Sul (Sun *et al.*, 2019), podendo ter deslocamentos para sul e oeste o que levaria a uma expansão do campo de ventos de nordeste no oeste do Atlântico Sul (Reboita *et al.*, 2019), levando a verões mais secos e quentes para o sudeste brasileiro (Silva *et al.*, 2015). Cenário que já foi observado em estudos de paleoclima (Cruz *et al.* 2006).

A Zona de Convergência Intertropical (ITCZ) é outro importante elemento da configuração atmosférica da América do Sul e, portanto, extremamente importante também para a circulação oceânica e processos de precipitação. Ela é formada pela confluência dos ventos alísios e caracterizada por um cinturão tropical de convecção profunda, de um sistema de baixa pressão e máxima precipitação.

A ITCZ é móvel, variando sua posição durante o verão e o inverno, e está situada sobre ou próxima a altas temperaturas da superfície do mar (Figura 7), no verão austral quando os alísios de nordeste se intensificam ela se desloca para o sul, o movimento oposto é observado no inverno. Como dito anteriormente, a ressurgência de Cabo Frio e, portanto, os processos de ressurgência próximo a Bacia de Santos também, tem mais relação com os ventos da Alta Subtropical do que com os ventos alísios e, sendo assim, com as variações na posição da ITCZ (Figura 7).



Figura 7 - Principais processos atmosféricas do Atlântico Sul. Demonstrando o deslocamento dos sistemas durante o verão (a) e durante o inverno (b).

4.4. Produtividade no oeste do Atlântico Sul

De modo geral, o oeste do Atlântico Sul é considerado uma região oligotrófica (Behrenfeld e Falkowski, 1997; Rühlemann *et al.*, 1999 – Figura 8). No entanto, alguns processos relacionados principalmente a maiores quantidades de nutrientes na superfície, como a ressurgência de águas mais profundas ricas em nutrientes, podem fazer com que as águas superficiais sejam mais eutróficas, pois estes são os principais limitantes da produtividade no oeste do Atlântico Sul (Gaeta e Brandini 2006, Rodrigues *et al.*, 2014; Brandini, *et al.* 2018).



Figura 8 – Produtividade primária líquida estimada para o Atlântico Sul, baseada nos dados de Behrenfeld e Falkowski, 1997.

Os cocolitoforídeos são predominantes em regiões mais oceânicas, fora da plataforma, e, mesmo estando adaptados a regiões oligotróficas e com grande quantidade de irradiância (Iglesias-Rodrigues *et al.*, 2002), na margem continental brasileira, estão associados a ambientes com alta concentração de nutrientes e alta disponibilidade de luz, sendo importantes na região da Bacia de Santos, principalmente em maiores profundidades da zona fótica (Rodrigues *et al.*, 2014).

Gaeta e Brandini (2006) destacam que o transporte vertical da ACAS é um mecanismo importante para disponibilizar nutrientes para as águas da plataforma. Uma vez que a estratificação física da coluna d'água na área de estudo pode estar mais relacionada à intrusão da ACAS do que ao aquecimento das águas superficiais propriamente ditos (Castro, 2014; Brandini *et al.*, 2014; Brandini *et al.*, 2018 – Figura 9).


Figura 9 – Mapa da temperatura da superfície do mar na superfície e a 100 metros de profundidade. As colunas (a), (b) e (c) representam, respectivamente, a média anual, o verão e o inverno. A maior estratificação durante o verão, associada à intrusão da Água Central do Atlântico Sul (ACAS), é evidenciada. Já durante o inverno, observa-se uma coluna de água menos estratificada.

Brandini et al. (2018) destacam as forças de maré e regime de vento sazonal como causadores de frontogênese no sul do Brasil. A diversidade do fitoplâncton, por exemplo, depende dos processos sazonais e espaciais que formam estes processos frontais Demonstrando que o sistema de ventos é extremamente importante para a produtividade na Bacia de Santos.

Ao longo do seu fluxo pela área de estudo a CB apresenta a formação de meandros (Campos *et al.* 1995; Campos *et al.*, 2000). Meandros ciclônicos e anticiclônicos ocorrem nas regiões ao sul de 20°S e já foram descritos por diversos autores (Calado *et al.*,2006; Silveira *et al.*, 2008; Soutelino *et al.* 2011). O papel desses meandros já foi modelado teoricamente e demonstra que eles podem modificar a produtividade na área de estudo (Pereira *et al.*, 2019), assim como observado em outros estudos que sugerem estes mecanismos de sub-mesoescala como importantes disponibilizadores de nutrientes da ACAS para zona fótica (Silveira *et al.*, 2000; Gaeta e Brandini *et al.*, 2006).

No contexto paleoclimático, dois processos que influenciam diretamente a produtividade se destacam: a) o deslocamento da CB (Mahiques *et al*. 2007; Nagai *et al.*, 2010; Lourenço *et al.*, 2016) e b) períodos de ressurgência durante elevada excentricidade (Lessa *et al.*, 2017; Lessa *et al.*, 2019).

No primeiro caso, a CB se desloca para offshore durante períodos glaciais escoando águas mais quentes e oligotróficas em superfície, fazendo com que a produtividade primária seja maior no talude superior e próximo à quebra da plataforma continental (Mahiques *et al.* 2007; Nagai *et al.*, 2010, Lourenço *et al.*, 2016).

Nos períodos de ressurgência apontados por Lessa *et al.* (2017) variações na excentricidade da orbita terrestre, são o principal fator controlando a expansão ou retração do sistema de ressurgências causado por prolongados ventos de nordeste, resultando em uma região de ressurgência que abrangeria toda a Bacia de Santos. Este processo seria observado durante diversos períodos interglaciais (Lessa *et al.*, 2019).

5. Materiais e Métodos

O testemunho sedimentar marinho utilizado no presente estudo, GL-854, foi coletado a pistão pela Petrobras, durante a campanha Fugro Explorer 2007 na profundidade de 2220 m de coluna d'água (Figura 10). Está localizado na porção oeste do Atlântico Sul, mais precisamente no talude da Bacia de Santos (25°12'S, 42°37'W).

O GL-854 é um testemunho com uma coluna sedimentar recuperada de 2038 cm e, de acordo com sua descrição, a litologia consiste da variação entre lama rica em carbonato, lama pobre em carbonato e marga (Figura 10).



Figura 10 – Imagem do testemunho marinho GL-854 ao longo dos seus 2038 centímetros. A imagem apresenta a estratigrafia do sedimento, revelando as variações na cor, textura e composição do material depositado ao longo do tempo. As camadas mais profundas correspondem ao sedimento mais antigo, enquanto as camadas mais superficiais são mais recentes.

5.1. Cronologia

A cronologia do testemunho já foi estabelecida e publicada previamente (de Almeida *et al.*, 2015; Toledo *et al.*, 2016). O modelo de idade foi construído com base na correlação entre o registro dos isótopos de oxigênio (δ^{18} O), medidos na espécie de foraminífero bentônico *Cibicidoides wuellerstorfi*, com o registro da curva de referência LR-04 (Lisiecki e Raymo, 2005).

Adicionalmente, três datações radiocarbono (Tabela 2) e as terminações glaciais foram utilizadas como pontos de controle no modelo de idade (de Almeida *et al.*, 2015; Toledo *et al.*, 2016).

			Efeito	Idade	
Profundidade	Idade ¹⁴ C	Erro	Reservatório	Calendário	Erro (1ơ)
(cm)		(anos 14C)	(anos)	(anos)	(Idade Calendário)
0	3982	35	268	4442	40
14	20032	130	268	23931	164
51	37832	250	268	42850	275

 Tabela 2 - Datações Radiocarbono realizadas no GL-854 e suas idades calendário.

5.2. Sedimentologia

As amostras após retiradas do armazenamento passaram por uma pesagem úmida, posteriormente elas foram secas em estufa a 60°C e pesadas novamente obtendo o peso seco. As amostras secas foram então peneiradas a úmido com o auxílio de um pincel na malha de 63 µm. Essa peneira é o que separa a fração grossa (grãos com tamanho maior do que 63 µm) da fração fina (grãos com tamanho menor do que 63 µm). Com a fração grossa sendo a fração característica dos foraminíferos, e a fração fina caracterizada pela presença dos cocolitoforídeos e demais nanofósseis calcários.

O conteúdo ou teor de CaCO₃ foi medido na fração fina a partir da acidificação com ácido clorídrico (10%). Esta fração granulométrica foi escolhida por ser a fração na qual os foraminíferos contribuem muito pouco para o valor de teor de carbonato, quando comparado à contribuição dos cocolitoforídeos.

Basicamente, o método consiste em medir a diferença de massa na amostra antes e após a acidificação e consequente destruição do carbonato de cálcio, o que corresponde diretamente ao conteúdo em gramas ou em porcentagem de CaCO₃.

5.3. Preparação das Lâminas de Cocolitoforídeos

As 150 amostras analisadas no presente estudo haviam sido analisadas previamente para conteúdo de cocolitoforídeos (Quadros, 2017) e seguiram a técnica de preparação de Flores e Sierro (1997) descrita abaixo.

Uma alíquota de 0,200 g de amostra é separada e colocada em tubos Falcon identificados, logo após adiciona-se 10 ml de água tamponada medidos em proveta volumétrica. As amostras são então agitadas a 250 rpm até sua homogeneização. No caso das amostras não se desagregarem elas são submetidas à no máximo 10 segundos em ultrassom. A lamínula para a fabricação da lâmina de cada uma das amostras é colocada em placa de petri, as placas então são identificadas com números progressivos e preenchidas com água tamponada. O conteúdo, 0,200 µl, é retirado de uma camada intermediaria de cada tubo Falcon com o auxílio de uma micropipeta e, posteriormente, é pipetado em uma placa de petri, anotando em qual placa está o conteúdo de cada tubo, portanto identificando cada amostra. As amostras ficam em decantação por um período mínimo de 12h. Retira-se o excesso de água tamponada da placa de petri com o auxílio de sifões feitos de papel e colocam-se as amostras em estufa, a aproximadamente 60°C, para a secagem completa do material.

Após a secagem do material a lamínula é retirada da placa de petri com o auxílio de um bisturi, evitando o contato da mão com a amostra. A lamínula é então colocada sobre uma chapa aquecedora e uma gota de Bálsamo do Canadá é pingada sobre a lamínula e esta é virada sobre a lâmina finalizando sua preparação. A lâmina do bisturi então é imersa em ácido clorídrico para remover qualquer conteúdo de carbonato que tenha acidentalmente a contaminado. A seguir, ela é imersa em água destilada, para evitar que sobre qualquer resquício de ácido clorídrico que vá dissolver organismos da próxima amostra, o bisturi então é seco e está pronto para ser utilizado na próxima amostra. Depois da preparação das lâminas a análise quantitativa dos cocolitoforídeos será realizada utilizando um microscópio óptico.

5.4. Identificação e análises quantitativas de Nanofósseis Calcários

Para a quantificação dos cocolitoforídeos foram contabilizados 300 espécimes em campos visuais aleatórios para cada amostra, já que com este número de indivíduos podemos detectar espécies com níveis de abundância relativa de 1 a 2% da associação total, considerando um intervalo de confiança de 90 a 95% (Roth, 1994). A estratégia de contagem por número de espécimes foi utilizada para a análise quantitativa dos cocolitoforídeos, devido ao fato do método ser bem acurado e exigir menos tempo de laboratório, quando comparado com o método de contagem por campos visuais (Quadros, 2007).

Os cocolitos da espécie *F. profunda* não foram contabilizados para a obtenção dos 300 espécimes mínimos de cada análise quantitativa, devido ao fato dessa espécie ser extremamente abundante e poder mascarar as variações das abundâncias relativas de espécies mais raras.

As espécies *Gephyrocapsa ericsonii* e *Emiliania huxleyi* foram contabilizadas em conjunto, pela dificuldade na identificação de suas formas menores (cocolito < 3,5 μ m) e por representarem a mesma afinidade ecológica (Boeckel *et al.*, 2006), formando o grupo Placolitos Pequenos e dando mais força a sua interpretação. Adicionalmente, essa somatória objetiva minimizar a forçante "evolutiva" deixando o registro do grupo de forma mais contínua, uma vez que *E. huxleyi* é uma espécie que surge próximo a 200 mil anos AP e torna-se extremamente abundante ao longo do período estudado (Toledo *et al.*, 2016).

Rhabdosphaera spp., *Syracosphaera* spp. e *Umbellosphaera* spp. foram contabilizadas em conjunto formando o grupo Subtropical. Estas espécies são espécies subordinadas e foram agrupadas por apresentarem a mesma afinidade ecológica (Boeckel *et al.*, 2006, Pedrão, 2018) e para obterem mais importância, quando relacionado a suas abundancias relativas.

Calcidiscus spp., *C. pelagicus* e *Helicosphaera* spp. formam o grupo das espécies maiores e são destacadas em alguns momentos como Espécies maiores. Esse agrupamento se dá por elas serem espécies nas quais os cocolitos tem um tamanho maior do que as outras em geral (>5,5µm), e também a afinidade por ambientes semelhantes, ricos em nutrientes (Boeckel et al., 2006, Pedrão, 2018) e por serem mais resistentes a dissolução (Boeckel e Baumann, 2004).

Para analisar a preservações dos cocolitos, após as análises quantitativas, foi empregado o índice de dissolução de cocolitos (CEX' – sigla em inglês), sugerido por Boeckel e Baumann (2004). Este índice se baseia nas variações das abundâncias relativas de espécies mais frágeis e susceptíveis à dissolução, *Emiliania huxleyi* e *Gephyrocapsa*

26

spp. pequenas, em relação a uma espécie mais resistente, *Calcidiscus leptoporus*. Porém, como *C. leptoporus* é pouco abundante nesta região do oceano Atlântico Sul (Pedrão, 2018), para tentar diminuir o fator ambiental neste indicador de dissolução, foram adicionadas duas outras espécies mais robustas: *C. pelagicus* e *Helicosphaera* spp.

5.5. Índices utilizados a partir das abundancias relativas

O Índice de Shannon (H') foi escolhido para calcular a diversidade das amostras. Esse índice foi escolhido pois leva em consideração o número de indivíduos, assim como o número de taxa encontrados em cada amostra (Shannon e Weaver, 1949). O menor valor possível é 0 em comunidades com apenas um táxon e os valores vão subindo conforme há muitos taxa com poucos indivíduos de acordo com a Equação 1.

$$H' = -\sum_{i}^{S} \frac{ni}{N} ln \frac{ni}{N}$$
 Equação 1

Onde *S* é o número de espécies. *N* é o número total de todos os indivíduos. *ni* é o número de indivíduos do táxon *i*.

O índice foi calculado no software PAST 3.20 (Hammer et al., 2001). Para calcular este índice utilizamos as contagens das amostras adicionando as espécies que apareciam em porcentagens acima de 1%, isso para cada amostra, ou seja, nas contagens próximas a 300 cocolitos, as formas que apareciam mais de 3 vezes foram incluídas no índice. Isso foi feito para evitar que o índice ficasse maior numericamente nas amostras onde eram encontradas raras espécies retrabalhadas.

A Razão Nutriclina foi calculada a partir das abundancias relativas de grupos de espécies de preferencias ambientais distintas, utilizando a Equação 2.

$$RN = \frac{Nb}{Nb + F.profunda}$$
 Equação 2

Onde *Nb* é a abundância relativa dos cocólitos da família *Noelaerhabdaceae* e *F. profunda* a abundancia relativa dos cocolitos da espécie Florisphaera profunda.

5.6. Estimativa de Contribuição de Massa (CaCO₃)

Young e Ziveri (2000) desenvolveram um estudo morfológico e morfométrico no qual estabeleceram valores médios de área e volume dos cocolitos de diversas espécies. Estes autores estabeleceram um método de conversão do volume de cocolitos em massa de carbonato, multiplicando o volume do cocolito de cada espécie pela densidade da calcita (2,7 g/cm³ = 2,7 pg/µm³) de acordo com a Equação 3:

Onde "Peso Cocolito (spp)" é a massa de um cocolito da espécie "ssp" em picogramas (pg) e "Volume (spp)" é o volume do cocolito desta espécie. A partir deste cálculo Young e Ziveri (2000) disponibilizaram o valor de massa média dos cocolitos de um determinado tamanho de cada espécie. Este valor foi empregado no presente estudo para as estimativas da contribuição de massa de carbonato por espécie, como demonstrado na Equação 4:

$$CaCO_{3esp} = AR * Peso Cocólito (spp)$$
 Equação 4

Onde CaCO_{3esp} é a contribuição de carbonato (pg) de cada uma das espécies do nanoplâncton calcário por grama de sedimento seco, AR é a abundância relativa de cocolitos de uma espécie spp e Peso Cocolito (spp) é a massa de um cocolito desta mesma espécie conforme Young e Ziveri (2000).

5.7. Sr/Ca na fração dos cocolitos

A metodologia para as análises desta razão elementar foi baseada em Stoll e Ziveri (2002) e Tangunan *et al.* (2017). A primeira etapa do processo é a separação da fração dos cocolitoforídeos, ela ocorre a partir do peneiramento úmido do sedimento em uma peneira de malha de 20 μm (Baumann *et al.*, 2004; Chiu e Broecker, 2008). Após a separação desta fração (menor que 20 μm) o sedimento passa por uma remoção de possíveis interferentes no processo de medição das concentrações de Sr e Ca.

A remoção possui três etapas. Na primeira ocorre à redução dos óxidos e hidróxidos de Fe e Mn pela adição do reagente MNX (25 g de Cloreto de hidroxilamonio,

200 ml de amônia concentrada e 300 ml de água ultra pura). Pois estes óxidos retiram metais da água do mar e contém Sr de outras fontes que não são os cocolitoforídeos.

A segunda etapa é para garantir que todo o Sr que não seja proveniente dos cocolitoforídeos foi realmente removido e consiste da adição de 15 ml de uma solução de 2% de amônia. E, por fim, a última etapa é a de limpeza do sedimento através da remoção de todo o material resultante das etapas anteriores, realizada pelo enxágue do sedimento uma vez com água destilada e duas vezes com água ultra-pura.

Após a limpeza, a fase carbonática, composta principalmente pelos cocolitos, é dissolvida com um ácido fraco durante 12hrs para minimizar a contribuição iônica das fases não carbonáticas. As medições das concentrações de Sr e Ca foram realizadas então em um Espectrômetro de Emissão Óptica por Plasma Indutivamente Acoplado no Laboratório de Química Inorgânica Marinha, no Instituto Oceanográfico da Universidade de São Paulo, com as amostras diluídas para uma concentração de 100 ppm.

Como relatado anteriormente a variação da temperatura do mar pode influenciar nas medições da CF Sr/Ca, então para remover este efeito estimamos a variação da Sr/Ca da água a partir dos valores calculados a partir do método análogo moderno em foraminíferos planctônicos (Lessa *et al.*, 2019). Inserimos esse valor na equação utilizada para amostras de assembleia total segundo a equação estabelecida por Mejía et al. (2014). Após esse processo denominamos este de CF Sr/Ca Residual indicando um resultado mais confiável da taxa de crescimento (produtividade) dos cocolitos, assim como realizado em outros estudos (Fink *et al.*, 2010; Meier *et al.*, 2014; Saavedra-Pellitero *et al.*, 2017b; Tangunan *et al.*, 2017; Cavaleiro *et al.*, 2018).

Para testar a metodologia aplicada e a precisão na medição da CF Sr/Ca, a análise de uma mesma amostra foi repetida doze vezes. Alguns estudos sugerem que a matéria orgânica sedimentar influencia as medições destes metais e, portanto, ela deve ser retirada antes da realização das etapas citadas anteriormente (Bairbakhish *et al.*, 1999; Stoll *et al.*, 2002b). Entretanto, para sedimentos com baixo teor de carbono orgânico e alto teor de carbonato esta etapa de oxidação é dita não ser necessária (Tangunan *et al.*, 2017; Saavedra-Pellitero *et al.*, 2017b; Cavaleiro *et al.*, 2018; Cavaleiro *et al.*, 2020). Sendo assim, metade dessas réplicas foram analisadas aplicando uma etapa de remoção

da matéria orgânica (método A) seguindo o método de Bairbakhish *et al.* (1999), com o uso de peróxido de hidrogênio, e a outra metade das réplicas foram analisadas sem esta etapa (método B) para avaliar se esta seria necessária para o tipo de sedimento encontrado no testemunho estudado.

6. Resultados

6.1. Cronologia

O testemunho completo compreende os últimos 772 mil anos antes do presente, compreendendo os estágios isotópicos marinhos (MIS - sigla em inglês) 19 ao 1 (de Almeida *et al.*, 2015). As informações cronológicas do GL-854 possibilitaram estimar uma taxa de sedimentação média de 4 cm/mil anos, com os valores mínimos encontrados nas Terminações VII e VI, enquanto as maiores taxas de sedimentação foram registradas ao longo do MIS 5 (Figura 11).



Figura 11 – (a) Modelo de idade e (b) taxa de sedimentação ao longo do testemunho GL-854. As barras verticais ao fundo em azul, na Figura 11b, apontam os períodos glaciais.

6.2. Sedimentologia

Medido na fração sedimentar com tamanho menor do que 63 μ m, o teor de carbonato variou entre 15% e 60% do conteúdo total das amostras. Este parâmetro teve como principal característica seus valores máximos ocorrendo sempre durante as terminações glaciais e os valores mínimos durante os períodos glaciais (Figura 12b).

A Fração Fina, por sua vez, obteve a distribuição inversa, sendo máxima durante os períodos glaciais. Seus valores mínimos foram observados ao longo dos períodos de terminação glacial, quando a porcentagem de areia (fração mais grossa) constituída majoritariamente por foraminíferos foi a maior componente da amostra. É importante destacar que os valores mínimos de teor de carbonato e máximos de Fração Fina estão diretamente ligados aos períodos de máxima taxa de sedimentação (Figura 12a e b).



Figura 12 – Resultados referentes a sedimentologia do testemunho GL-854, sendo: a) A quantidade em porcentagem de fração fina (tamanho de grão menor do que 63 μ m), b) a quantidade em porcentagem de carbonato de cálcio e c) a taxa de sedimentação estimada a partir do modelo de idade. As barras verticais em azul ao fundo apontam os períodos glaciais e os números acima do gráfico os estágios isotópicos marinhos.

6.3. Assembleia de cocolitoforídeos

Ao longo do testemunho analisado foram encontrados 16 gêneros e 24 espécies de cocolitoforídeos. As espécies mais abundantes foram *F. profunda* e *Gephyrocapsa*

spp. As abundancias relativas destes taxa, quando contabilizados em conjunto, obtiveram uma média de 88,9%, variando entre 59,2% a 99,7% da assembleia total. Portanto, a variação entre esses dois *taxa* determinou a principal oscilação do registro, com *Gephyrocapsa caribbeanica* dominando o período entre os MIS 12 e 8 (Figura 13). Outros seis *taxa* foram considerados importantes para a assembleia, por alcançarem porcentagens acima de 5% e/ou por seu importante papel como indicador ambiental, sendo eles: *Calcidiscus* spp., *Coccolithus pelagicus*, placolitos pequenos, *Helicosphaera* spp. e o grupo Subtropical.



Figura 13 – (a) O índice CEX' de dissolução calculado baseado em Boeckel e Baumann (2004). Resultado das abundâncias relativas das espécies principais de cocolitoforídeos do testemunho GL-854, sendo b) *Gephyrocapsa* spp., c) *F. profunda* e d) os placolitos pequenos, com este último sendo a somatória de *E. huxleyi* com os cocolitos do gênero *Gephyrocapsa* menores do que 3,5 μm. As barras verticais em azul ao fundo apontam os períodos glaciais e os números acima do gráfico os estágios isotópicos marinhos.

O Índice CEX' variou entre 1 e 0,5 com a maioria dos valores próximos a 0,8. Este índice apresentou uma tendência geral de valores sempre altos, com a exceção a três períodos nos quais os valores estão abaixo de 0,7, sendo eles: a) transição entre os MIS 19 e 18, (b) transição entre os MIS 16 e 15 e, por fim, (c) no início do MIS 5 (Figura 13a). O táxon mais abundante no testemunho foi *Gephyrocapsa* spp. (Figura 13b), sendo representado principalmente pelas espécies *G. oceanica e G. caribbeanica*, com abundâncias relativas médias de 18,9 e 31,4%, respectivamente (Figura 14c e d). *G. caribbeanica* tem sua média elevada devido a seu período de dominância entre os MIS 12 e 8 quando esta espécie chega a ser mais de 90% da assembleia total. Por sua vez, *G. oceanica* manteve sua abundancia relativa entre 10 e 40% ao longo de todo o testemunho, com valores máximos sendo observados principalmente durante as transições de períodos glaciais para interglaciais. *G. ericsonii e G. muellerae* foram as espécies menos abundantes deste gênero, sendo presentes mais frequentemente nas amostras após o MIS 7, com uma tendência a aparecerem em maior abundancia relativa nas Terminações I, II e III (Figura 14a e b).



Figura 14 – Variação das abundâncias relativas das espécies do gênero *Gephyrocapsa* em relação a assembleia total, sendo: a) *G. muellerae*, b) *G. ericsonii*, c) *G. oceanica* e d) *G. caribbeanica*. As barras verticais em azul ao fundo apontam os períodos glaciais e os números acima do gráfico os estágios isotópicos marinhos.

Com uma abundância relativa média de 19,4%, *F. profunda* apresentou um padrão inverso ao do gênero *Gephyrocapsa* spp., com seus valores máximos (~40%) próximos a base e ao topo do testemunho, enquanto os valores mínimos são observados durante o período de dominância de *G. caribbeanica*. Essa espécie apresenta também uma variação perceptível na abundância relativa que tende a ir aumentando durante períodos glaciais e atinge seus valores máximos nas Terminações (Figura 13c).

O grupo dos Placolitos Pequenos em geral, foi pouco abundante, com abundância relativa média de 4,3%, sendo representado, em sua maioria, pela espécie *E. huxleyi* e em minoria pela espécie *G. ericsonii*. Assim como descrito anteriormente por Toledo *et al.* (2016), devido ao acme de *E. huxleyi*, este grupo começa a ser mais expressivo e com uma maior amplitude de valores a partir do MIS 5, exibindo porcentagens próximas a 20% da assembleia total, com valores máximos no fim do MIS 5 e início do MIS 3 (Figura 13d).

Helicosphaera spp., *Calcidiscus* spp. e *Coccolithus pelagicus*, formam o grupo das espécies de cocolitos grandes (tamanho médio > 5μm) e apresentam similaridades em suas distribuições. *Helicosphaera* spp. foi a espécie mais abundante desse grupo. Contudo, mesmo em número reduzido *Calcidiscus* spp. e *C. pelagicus* são importantes, pois apenas sua presença ou ausência são indicadores ambientais valiosos (Boeckel *et al.*, 2006). O grupo teve como característica principal aumento em suas abundancias relativas durante as Terminações, especialmente para *Helicosphaera* spp. e *Calcidiscus* spp. *e Calcidiscus* spp. *e 15* (Figura 15a-b). *C. pelagicus*, por sua vez, esteve presente em pontos próximos as Terminações na base e no topo do testemunho, com suas abundancias relativas durante períodos de transição durante os MIS 2, 4, 6 e 8 (Figura 15c).

O grupo de espécies formado por *Rhabdosphaera* spp., *Umbellosphaera* spp. E *Syracosphaera* spp. Foi chamado de Subtropical. Este grupo teve como seu principal representante as espécies do gênero *Rhabdosphaera*, sendo representado pelas espécies *R. clavigera* e *R. stylifera*. O grupo de espécies subtropicais, em geral, apresentou seus maiores valores durante os períodos glaciais, exceto no MIS 15 próximo a base do testemunho no qual observamos valores máximos (Figura 15d).



Figura 15 – Abundâncias relativas das espécies subordinadas mais abundantes em relação a assembleia total. a) *Helicosphaera* spp., b) *Calcidiscus* spp., c) *C. pelagicus* e d) o grupo Subtropical, composto por: *Rhabdosphaera* spp, *Syracosphaera* spp. e *Umbellosphaera* spp. As barras verticais em azul ao fundo apontam os períodos glaciais e os números acima do gráfico os estágios isotópicos marinhos.

6.4. Índices ambientais

A diversidade de Shannon (H') variou entre 1,6 e valores próximos a 0, demonstrando uma grande variação. Os maiores valores de diversidade foram observados próximo a base e ao topo do testemunho, por outro lado, os menores valores foram observados entre os MIS 13 e 8, período no qual esse índice é praticamente zero (Figura 16a), dada a dominância de *Gephyrocapsa* spp.

A Razão Nutricilina variou de forma oposta ao índice de diversidade. De maneira geral este índice foi maior durante o intervalo entre os MIS 13 e 8, sendo menor na base e no topo do testemunho (Figura 16b). É possível notar que durante as Terminações e início dos períodos interglaciais este parâmetro apresenta uma queda nos valores, oscilando de forma muito similar aos dados de *F. profunda* (Figura 13c – Figura 16b).



Figura 16 – Índices calculados a partir das abundancias relativas. a) Índice de diversidade de Shannon ('H) calculado a partir de Shannon e Weaver (1949) e apresentado com o eixo vertical invertido. b) Razão Nutriclina calculada baseada em Flores et al., (2000). As barras verticais em azul ao fundo apontam os períodos glaciais e os números acima do gráfico os estágios isotópicos marinhos.

6.5. Estimativa de Massa de CaCO₃

Ao longo de todo o registro *Gephyrocapsa* spp. foi o gênero que mais contribuiu para o carbonato (Figura 17). Por outro lado, a espécie *F. profunda* e os Placolitos pequenos, contribuem muito pouco para as quantidades de carbonato, mesmo que em grande abundancia relativa (Figura 17), *Helicosphaera* spp. mesmo que com baixa abundancia relativa ao longo do registro, é uma importante formadora de carbonato, com suas maiores contribuições indo do início do registro ao MIS 15, período no qual este gênero se destaca chegando a ser o maior contribuinte de massa durante a transição do MIS 16 para o MIS 15 (Figura 17). Outro grupo que demonstra característica semelhante de baixa abundancia relativa, mas alta contribuição na formação de carbonato de cálcio é o grupo subtropical, representado principalmente por *Rhabdosphaera* spp., que é um grande contribuinte durante os MIS 15 e MIS 12. Após este período este grupo só vai ter uma maior porcentagem no MIS 7 quando mantém uma contribuição significante até o MIS 1 (Figura 17).

As espécies maiores (*C. pelagicus* e *Calcidiscus* spp.) são relevantes em períodos esporádicos, com uma contribuição mais destacada no fim dos períodos glaciais, ou seja, nos períodos de transição entre os glaciais e interglaciais. Essas espécies também aumentam de abundancia relativa principalmente em períodos nos quais *Gephyrocapsa* spp. não é extremamente dominante, ou seja, entre o MIS 19 e o MIS 14, assim como entre o MIS 8 e o MIS 1 (Figura 17).



Figura 17 – Composição relativa de cada uma das espécies de cocolitoforídeos para o carbonato total no GL-854. Cada uma das cores representa uma espécie ou grupo de espécies como descrito abaixo da Figura. As faixas verticais em azul ao fundo apontam os períodos glaciais, segundo Lisiecki e Raymo (2004).

6.6. Sr/Ca na fração dos cocolitos

No que diz respeito a validação do método de medição da CF Sr/Ca, o método com a etapa de oxidação (método A) teve como valor médio 3,102, com o máximo de 3,156 e mínimo de 3,022. Por sua vez, o método sem a etapa de oxidação (método B) atingiu uma média de 3,132, com o máximo de 3,198 e mínimo de 3,060 (Figura 18).





Uma ANOVA foi realizada para avaliar se esses valores médios são diferentes. Como o p-valor foi de 0,320 as médias foram consideradas iguais e, portanto, ambos os métodos obtiveram valores semelhantes. Com isso a etapa de oxidação não foi realizada nas amostras analisadas para a CF Sr/Ca.

Quando comparadas as doze réplicas em conjunto, obtivemos um valor médio para a CF Sr/Ca de 3,117 e um desvio padrão de 0,0457, demonstrando a boa aplicabilidade do método e que ele representa bem a razão elementar das amostras. Os valores da CF Sr/Ca das 150 amostras analisadas atingiram valores máximos por volta de 3,4 e valores mínimos próximos a 1,8, com uma média de 2,5 (Figura 19a), o que demonstra uma grande amplitude de valores quando comparados a outros estudos (Tangunan *et al.*, 2017; Saavedra-Pellitero *et al.*, 2017a; Saavedra-Pellitero *et al.*, 2017b; Cavaleiro, *et al.* 2018; Cavaleiro *et al.*, 2020).

Os maiores valores da CF Sr/Ca foram observados durante as terminações glaciais, sendo que logo após estes valores máximos a CF Sr/Ca passa a decair durante o período interglacial, chegando aos seus mínimos valores durante o início dos períodos glaciais. Em uma escala maior notamos que os valores, em geral, são maiores até o MIS 13, após este período os valores decrescem.

O Sr/Ca previsto para a água do mar obteve valores entre 3,0 e 2,5 para 10m de profundidade e entre 2,7 e 2,3 para 100m de profundidade. As curvas variaram de maneira similar, com os menores valores na base do testemunho indo do MIS 19 até o início do MIS 12 quando os valores passam a subir gradualmente (Figura 19b-c).

Como o Sr/Ca previsto para a água devido a variação de temperatura foi semelhante em ambas as profundidades (Figura 19), a curva de superfície (10m) foi utilizada para o cálculo do CF Sr/Ca Residual (Figura 19d). O CF Sr/Ca Residual variou entre 0,8 e -1,2 atingindo seus valores máximos durante as Terminações e os mínimos durante a transição dos períodos interglaciais para os glaciais, maiores valores são observados do MIS 19 ao MIS 13, apresentando uma distribuição similar à da medida direta, e.g., CF Sr/Ca (Figura 19). Apenas durante o MIS 11 que observamos uma diferença mais significativa entre as curvas, neste período os valores residuais são constantes, enquanto a medida direta revela um aumento (Figura 19).

42



Figura 19 – Resultados obtidos para a (a) CF Sr/Ca realizada diretamente. Sr/Ca previsto para a água do mar calculado a partir das paleotemperaturas estimadas por Lessa et al., 2019 nas profundidades de (b) 10m e (c) 100m. (d) CF Sr/Ca Residual calculado utilizando a CF Sr/Ca e o Sr/Ca previsto para água do mar a 0m e a partir da equação estabelecida por Mejía et al., (2014). As barras verticais em azul ao fundo apontam os períodos glaciais e os números acima do gráfico os estágios isotópicos marinhos.

7. Discussão

7.1. Processos sedimentares

As maiores taxas de sedimentação estão associadas a: períodos glaciais, maiores porcentagens de fração fina e as menores de carbonato (Figura 12). Isto sugere que durante estes períodos a sedimentação pode ser preferencialmente composta por argilominerais de origem não-marinha, uma vez que seria esperado maiores concentrações de carbonato com as maiores taxas de sedimentação, caso a sedimentação fosse majoritariamente de origem biogênica e pelágica. Dois processos que influenciam essa maior deposição de material mais fino e não carbonático seriam as variações do nível do mar e oscilações na velocidade de correntes de fundo que poderiam permitir ou não a deposição deste material mais fino. Um terceiro processo que pode influenciar tanto as taxas de sedimentação quanto as porcentagens de sedimentos finos e de carbonato seria a influência de processos pós deposicionais, sendo o principal deles a dissolução.

As variações do nível do mar representam um importante fator para a composição das taxas de sedimentação, uma vez que períodos de nível do mar baixo tendem a facilitar a chegada de material terrígeno ao local do testemunho (Mahiques et al., 2004; Nagai et al., 2010; Pedrão et al., 2022). Neste caso, maiores taxas de sedimentação estariam correlacionadas a uma maior chegada de material terrígeno.

Outro processo que pode contribuir para a deposição destes sedimentos mais finos são variações na velocidade de correntes de fundo. Velocidades menores de corrente de fundo possibilitariam a maior deposição de sedimentos mais finos aumentando a taxa de sedimentação. Contudo, velocidades de fundo maiores foram encontradas durante os períodos glaciais causadas pela menor formação de massas de água de origem norte (Kotarski, 2018), demonstrando que este processo não é tão influente na deposição destes sedimentos, e que as variações do nível do mar seriam o principal regulador desse processo.

Processos de dissolução e diluição já foram avaliados em outros trabalhos (Tomazella, 2016; Gonzales et at., 2017; Battaglin, 2019) sugerindo que estes processos são os principais controladores da variação no carbonato na área de estudo, ocorrendo principalmente durante os períodos glaciais. Contudo, apesar da dissolução e da diluição serem fatores importantes para a variação do carbonato, a produtividade não pode ser completamente descartada, uma vez que durante a maior parte das Terminações, uma alta no carbonato é observada junto com uma alta produtividade (Figura 20).

Portanto, cálculos de fluxo como quantidades de cocolitos por grama de sedimento não são bons indicadores de variações na produtividade desta região, uma vez que os fluxos sedimentares variariam principalmente de acordo com esses processos de deposição mais associados a processos não correlacionados com a produção realizada na coluna d'água.

44

7.2. Processos pós deposicionais

Os processos deposicionais que podem interferir diretamente nas nossas interpretações ambientas são o transporte sedimentar, partículas sendo advectadas para a área estudada, a dissolução, podendo ser responsável por dificultar e até mesmo modificar a composição e proporção das espécies de cocolitoforídeos, e a diluição por matérias não carbonáticos que afeta todos os registros baseados em fluxo sedimentar.

Não há indícios de que o transporte sedimentar influenciou fortemente as nossas observações, uma vez que há poucas amostras com espécies retrabalhadas e as velocidades de fundo analisadas por Kotarski (2018) não apontam para grandes valores ou variações que poderiam causar a remoção ou adição de material suficiente para distorcer as interpretações ambientais.

Observando a conservação das feições de detalhes e birrefringência dos cocolitos, a preservação das amostras foi em sua maioria visualmente ótima, boa e moderada. Com exceção a períodos próximos a base do testemunho, principalmente durante as transições do MIS 19 para o MIS 18 e do MIS 16 para o 15, nos quais os cocolitos não estavam em bom estado de preservação, aparentando ter sido expostos a processos de dissolução. Como os valores do índice CEX' destas amostras estavam abaixo de 0,7 (Figura 20) é provável que estes processos influenciaram as assembleias de modo à enviesar as interpretações ambientais, uma vez que o índice de dissolução está correlacionado as observações no microscópio ótico.

Diversos estudos apontam para um incremento de indivíduos maiores (*Helicosphaera* spp.) em detrimento de organismos menores (*Gephyrocapsa* spp. e *E. huxleyi*) em amostras sujeitas a processos de dissolução (Boeckel e Baumann, 2004; Gerotto et al., 2022). Processo que parece estar acontecendo nos períodos com o baixo valor do índice CEX' nos quais observamos um abrupto aumento nas espécies maiores em detrimento das menores, destacando que isso ocorre em uma proporção que não é observada em nenhum outro período do registro (Figura 20). Outro fator que destaca essa possível dissolução seletiva é o fato de que a CF Sr/Ca aumenta para valores acima

45

do esperado (Figura 20), provavelmente pelo fato de que organismos maiores tendem a ter maiores valores desta fração quando comparados aos menores (Stoll et al., 2002b).

Também foi possível observar que durante estes períodos de dissolução ocorrem mínimos de carbonato de cálcio, mesmo que as amostras com características de dissolução estejam próximas a amostras ricas em carbonato, o que corrobora ainda mais essa interpretação, como podemos observar mais claramente nos pontos próximos a Terminação II e durante a Terminação VII (Figura 20).



Figura 20 – Comparação entre os índices calculados a partir das abundancias relativas dos cocolitoforídeos, a) índice CEX', b) Diversidade de Shannon, c) Razão Nutriclina e os parâmetros d) Porcentagem de Carbonato de Cálcio e e) CF Sr/Ca Residual. As barras em amarelo representam as Terminações, períodos de transição dos glacias para os interglaciais.

Esse processo de dissolução está atrelado a redução na produção de NADW durante os períodos glaciais (Gonzales et al., 2017), apesar disso um aumento na produtividade primária não pode ser descartado como causa da dissolução (Suárez-Ibarra et al., 2022). Uma vez que estes períodos de dissolução seletiva foram encontrados no início dos períodos interglaciais, logo após um período de altos valores da CF Sr/Ca, podendo indicar uma alta taxa de crescimento de cocolitoforídeos (maior produtividade), no entanto este fato, como ressaltado anteriormente, pode estar atrelado a um incremento de organismos maiores.

É importante ressaltar que estes períodos de dissolução aparente possuem uma alta proporção de sedimentos finos e uma baixa nos valores de carbonato de cálcio, o que é mais um indicativo de dissolução, uma vez que as frações maiores tendem a se fragmentar em frações menores em períodos nos quais a dissolução é um fator preponderante (Tomazella, 2016).

Foi também calculada a diversidade de Shannon ao longo do testemunho e a mesma foi comparada ao índice CEX', no intuito de avaliar se há uma dissolução significativa nestes períodos citados anteriormente, pois se a diversidade diminui nos períodos de índice CEX' baixo, pode ser um indício da dissolução dos cocolitos mais suscetíveis (Figura 20). Porém este processo não foi observado, com o MIS5b e o MIS 4 não apresentando quedas drásticas na diversidade e com altos valores do índice CEX', levando a conclusão de que mesmo que ocorra dissolução durante estes períodos ela não influência diretamente nas interpretações ambientais deste testemunho.

7.3. Variações das assembleias de cocolitoforídeos

As variações no percentual composicional das espécies de cocolitoforídeos é um indicativo das condições ambientais dos períodos no quais aqueles organismos foram depositados (Baumann et al., 1999, Flores et al., 2000). Portanto, é importante analisar essas variações mais profundamente.

A principal oscilação observada no registro foi a variação na dominância entre o gênero *Gephyrocapsa* e a espécie *F. profunda* (Figura 21). Estas espécies já foram utilizadas em conjunto por Flores et al., (2000) no cálculo da Razão Nutriclina para inferir

variações na posição da nutriclina, posto que elas refletem características ambientais distintas.

A disponibilidade de nutrientes é o fator que limita a produtividade na área de estudo (Brandini et al., 2018), portanto era de se esperar que comparando a Razão Nutriclina com a CF Sr/Ca Residual obtivéssemos resultados semelhantes, pois ambos os indicadores estariam vinculados a variações na produtividade, no entanto, não é o que observamos. Nos períodos com alta produtividade observamos valores mais baixos da Razão Nutriclina, correlacionando estes períodos a uma alta estratificação (Figura 20). Simultaneamente, nota-se um aumento nas abundancias relativas das espécies maiores (Figura 22), especialmente durante as Terminações, é possível notar que espécies como *Helicosphaera* spp., *Calcidiscus* spp. e *C. pelagicus*, indicadoras de condições mais eutróficas (Cachão e Moita, 2000; Boeckel et al., 2006; Schwab *et al.*, 2013), foram mais abundantes em conjunto com *F. profunda*.



Figura 21 – Comparação entre o (a) Índice CEX', as abundâncias relativas das espécies principais: b) *Gephyrocpasa* spp., c) *F. profunda* e d) Placolitos pequenos com a CF Sr/Ca Residual. As barras em amarelo representam as Terminações.

Essa questão também pode estar ligada ao aspecto evolutivo que permeia este período analisado, nos referimos ao surgimento e crescimento em abundância relativa dos Placolitos pequenos que passam a ser uma das espécies mais abundantes com a aparição e rápido crescimento da abundância da espécie, *E. huxleyi* após 80 mil anos AP (Toledo et al., 2016). Assim como ao desenvolvimento extremo de *G. caribbeanica* durante o MIS 11, que é um evento global (Bollmann et al.1998; Flores et al., 1999) no qual a dominância dessa espécie ainda é de difícil compreensão (Flores et al., 2003). Consequentemente, tornando a interpretação da paleoprodutividade através da Razão Nutriclina mais complicada, sendo utilizada aqui como um indicativo da estratificação apenas. Adicionalmente, para o Atlântico Sul a regressão linear global estimada por

Hernadez-Almeida et al. (2019) possui um baixo coeficiente de determinação ($r^2 = 0.27$) e, portanto, optamos por não utilizar a abundancia relativa de *F. profunda* como indicadora direta da paleoprodutividade. Logo, é extremamente importante analisarmos também as espécies subordinadas e não apenas as dominantes.

Quando comparamos a abundancia relativa das espécies maiores com as SSTs estimadas por Lessa et al., (2017), observamos que quando há a ocorrência de *C. pelagicus* e um aumento nas abundancias relativas de *Helicosphaera* spp. e *Calcicidiscus* spp. durante as Terminações é provavelmente devido a um aumento de nutrientes na zona fótica, pois concomitantemente a esse aumento não ocorrem indícios de diminuição na temperatura de superfície (SST10_m). Deste modo, as Terminações, seriam períodos de alta temperatura em superfície, características da AT, por volta de 25°C, e alto conteúdo de nutrientes em sub-superfície com temperaturas próximas a 16°C, o que seria característico da ACAS (Figura 22). Tornando estes períodos ideais para um aumento nas taxas de crescimento dos cocolitos, como observado nos valores da CF Sr/Ca, com exceção da Terminação V (Figura 23). O aumento de *G. oceanica* durante as Terminações também reforça essa interpretação, uma vez que esta espécie está correlacionada a ambientes com água mais quentes e ricos em nutrientes (Flores et al., 2000; Amore et al., 2012).



Figura 22 - Comparação entre as espécies maiores indicadoras de maior aporte de nutrientes: a) *Helicosphaera* spp., b) *Calcidiscus* spp., c) *C. pelagicus* com as temperaturas da superfície do mar estimadas por Lessa *et al.*, (2017), sendo d) a temperatura em superfície (10m) e e) em sub-superficie (100m). As barras amarelas ao fundo representam as Terminações segundo Lisiecki e Raymo (2004).

Claramente há um padrão diferente nas abundancias das espécies e grupos de cocolitoforídeos antes e depois do evento Mid Brunmhes (Figuras 20-23). Antes desse evento observamos maiores valores da CF Sr/Ca Residual, assim como maior diversidade de espécies de cocolitoforídeos e menores valores da Razão Nutriclina, o que indica um ambiente mais estratificado, contudo com uma produtividade intermediária, diferentemente da região oligotrófica atual (Figura 20).

Antes da Terminação VI, nós observamos que há uma diferença nas abundancias relativas dos cocolitoforídeos, sendo um período com maior diversidade (Figura 20), no qual as espécies subordinadas, como o grupo subtropical, *Calcidiscus* spp. e

Helicosphaera ssp. contribuem mais para a assembleia (Figura 23). Esse aumento na diversidade das espécies pode estar atrelado a duas possibilidades ou a soma dessas duas, sendo elas: a) um ambiente diferente, como sugerido por Lessa et al., (2019) mais rico em nutrientes e com uma maior produtividade. b) Esse período é afetado por uma dissolução seletiva, que removeria os cocolitos mais frágeis do gênero *Gephyrocapsa* cedendo espaço para essas outras espécies, principalmente durante a Terminação VI por apresentar os maiores valores de diversidade, menor valor do índice CEX', associado a uma contribuição fora do padrão de espécies maiores em detrimento das menores e por fim, ser a única Terminação a apresentar uma queda na porcentagem de carbonato (Figura 20).



Figura 23 – Comparação entre as espécies subordinadas: a) *Helicosphaera* spp., b) *Calcidiscus* spp., c) *C. pelagicus* e d) grupo Subtropical com a d) CF Sr/Ca Residual. As barras amarelas ao fundo representam as Terminações segundo Lisiecki e Raymo (2004).

Apesar das espécies do grupo subtropical serem correlacionadas a águas quentes e oligotróficas das regiões subtropicais no Atlântico Sul (Boeckel et al., 2006; Pedrão, 2018), Triantaphyllou et al. (2004) encontrou uma maior abundancia dessas espécies, especialmente *Rhabdosphaera* spp., em períodos com maior produtividade, salientando que essas espécies podem ser indicativas de ambientes intermediários, portanto a maior abundancia relativa desse grupo antes do MBE pode estar relacionada também a um ambiente mais produtivo do que a região oligotrófica atual (Figura 23).

7.4. A Sr/Ca como indicadora da paleoprodutividade

Diversos estudos utilizando espécies em cultura apontam uma variação de 0,03 mmol/mol da CF Sr/Ca para cada °C de aumento na temperatura da água (Stoll et al., 2002a; Muller et al., 2014). No presente estudo, a variação nos valores da CF Sr/Ca é muito maior do que 0,03. Essa variação mais ampla de valores pode ser atribuída à variação das espécies na assembleia de cocolitoforídeos, pois diferentes espécies registram diferentes razões elementares (Stoll et al., 2002a; Stoll et al., 2007; Fink et al., 2010; Muller et al., 2014).

Como dito anteriormente a CF Sr/Ca é um indicador da paleoprodutividade dos cocolitoforídeos que não é afetada por processos de diluição, pelas taxas de sedimentação e nem diretamente pela dissolução (Stoll et al., 2002). No entanto, espécies maiores tem uma maior CF Sr/Ca (Stoll et al., 2002a; Stoll et al., 2007; Fink et al., 2010; Muller et al., 2014). Portanto, foi necessário realizar a análise das estimativas de quanto cada espécie contribui para o carbonato total.

A maior contribuinte para o carbonato total são as espécies do gênero *Gephyrocapsa* spp. (Figura 24), essa maior contribuição já havia sido observada por Quadros (2017) para os últimos 200 mil anos AP. O fato deste grupo contribuir com mais de 70% do carbonato durante a maior parte do registro indica que essa espécie é a que está sendo majoritariamente analisada pelas medidas da CF Sr/Ca, o que aponta para uma maior segurança de que as variações na CF Sr/Ca são causadas por mudanças na taxa de crescimento dos cocolitos e não apenas pela variação das espécies. Isso se dá

principalmente entre o fim do MIS 15 e o MIS 8, onde *Gephyrocapsa* spp. é praticamente o único grupo a contribuir expressivamente tanto para o carbonato quanto para as abundancias relativas (Figura 24). Ainda assim podemos observar grandes variações da CF Sr/Ca residual neste período o que reforça que este indicador está referindo-se a variações na taxa de crescimento dos cocolitos.



Figura 24 – Comparação entre a (a) CF Sr/Ca residual, (b) a Contribuição de cada espécie para o carbonato total e (c) as abundancias relativas de cada espécie. As faixas em cinza ao fundo representam os períodos glaciais. As cores preenchendo o gráfico representam cada uma das espécies conforme o diagrama abaixo da figura.

Helicosphaera spp. também é uma das maiores contribuintes para o carbonato total do início do registro até o MIS 14 (Figura 24), a maior contribuição destas espécies pode ser apontada por possuírem cocolitos maiores e mais robustos em comparação a espécies como *F. profunda* e os placolitos pequenos (Young et al., 2004). Esse fato pode ter levado a maiores valores de CF Sr/Ca residual uma vez que as espécies maiores (*Calcidiscus* spp., *C. pelagicus* e *Helicosphaera* spp.) registram maiores valores da CF Sr/Ca, principalmente indivíduos com tamanhos de cocolitos entre 5 e 15 μm (Stoll et al., 2007; Fink et al. 2010). O mesmo acontece para as outras espécies maiores, *Calcidiscus* spp. e *C. pelagicus*, sendo assim é possível afirmar que o sinal de produtividade pode estar sendo mascarado devido as espécies maiores apresentarem uma CF Sr/Ca maior.

Essa maior contribuição das espécies maiores não inviabiliza nossas análises de produtividade e taxas de calcificação, pois estas espécies estão relacionadas a ambientes com maiores quantidades de nutrientes (Flores et al., 2003; Boeckel et al., 2006; Pedrão, 2018) e até mesmo áreas de ressurgência, como é o caso de *C. pelagicus* (Cachão e Moita, 2000; Schwab et al., 2013), portanto o aumento da CF Sr/Ca devido a maior presença destas espécies também representa um aumento na produtividade. Somado a isso, estudos em laboratório já obtiveram resultados na mesma amplitude de valores que o presente estudo, associando-os a altas taxas de crescimento dos cocolitos, por variações na temperatura e pCO_2 da água (Muller et al., 2014). Portanto, essa variação da CF Sr/Ca por conta de variações na assembleia de cocolitoforídeos não distorce a interpretação de que a produtividade é mais alta quando a CF Sr/Ca residual é mais alta.

As espécies do grupo Subtropical atingiram altos valores de contribuição para o carbonato a partir do MIS 6 até o fim do registro, por mais que tenham ficado em baixa abundancia relativa, ao longo de todo o registro (Figura 24). *Rhabsdosphaera* spp., é o gênero mais abundante deste grupo e também possui cocolitos robustos e com maior quantidade de carbonato que as espécies menores e mais abundantes como *F. profunda* (Young e Ziveri, 2000). É importante ressaltar que observando essas espécies subordinadas, a maior contribuição do grupo Subtropical se dá nos mesmos períodos nos quais *Helicosphaera* spp., contudo é possível notar que o grupo Subtropical contribui mais para o carbonato durante os períodos de baixa CF Sr/Ca residual quando comparado a *Helicosphaera* spp., ou seja, nos períodos com menor produtividade e com menor conteúdo de nutrientes, este grupo representa uma maior parte do carbonato,

enquanto nos períodos de maior produtividade Helicosphaera spp. tem suas maiores contribuição.

Quadros (2017) observou a relação direta entre as porcentagens de CaCO₃ e a abundancia absoluta dos cocolitoforídeos no testemunho GL-1090. Assumindo que os mesmos processos ocorreram em ambos os testemunhos, notamos que as maiores taxas de produtividade de cocolitoforídeos durante as Terminações estão associadas aos máximos de CaCO₃ que também ocorrem nestes períodos apontando para uma maior abundancia absoluta de todas as espécies em geral. No entanto, como não estimamos o fluxo carbonático no testemunho não podemos afirmar diretamente que o CaCO₃ está ligado somente a este incremento na produtividade, como dito anteriormente ele também pode estar associado a uma maior preservação do carbonato na região.

7.5. Caracterização da Paleoprodutividade

Assumindo que a paleoprodutividade dos cocolitoforídeos é caracterizada pelas variações na CF Sr/Ca Residual, podemos notar que os maiores valores de produtividade foram encontrados durante as Terminações no período estudado (Figura 25). Diversos trabalhos já apontaram para o incremento da produtividade destes organismos nesses períodos transicionais tanto na mesma região estudada (Quadros, 2017), quanto em outras regiões do globo, como no leste do Atlântico Sul (Tangunan et al., 2020), Atlântico Norte (Cavaleiro et al., 2018), no oceano Pacifico (Duncan et al., 2016), no Oceano Indico (Tangunan et al., 2017) e na Margem Ibérica (Cavaleiro et al., 2020). Esse incremento da produtividade é geralmente associado tanto a um aumento na taxa de calcificação destes organismos, quanto a variações de frentes oceânicas e ventos, associadas a um aumento no aporte de nutrientes para a zona fótica.

As Terminações também podem oferecer uma melhora geoquímica da água para a calcificação dos cocolitos, pois as condições do sistema carbonato da água do mar podem ser favoráveis para a calcificação desses organismos regionalmente, tornando difícil prever ou inferir de maneira geral sobre a quantidade total de produção de calcita nos oceanos passados, presentes e futuros (Meier et al., 2014). Há indícios de que esse sinal de maior produtividade durante as Terminações seja observado globalmente, como destacado anteriormente, este aumento na taxa de crescimento dos cocolitos
(produtividade) seria observado em todas as bacias oceânicas. Flores et al. (2003) sugeriram que ocorreria um aumento na concentração de fósforo nos oceanos durante as Terminações devido à maior transferência desse nutriente das margens continentais para o oceano, relacionado ao degelo e rápida variação de nível do mar.



Figura 25 – Caracterização da coluna d'água superficial do talude do oeste do Atlântico Sul. Temperatura da superfície do mar calculadas a partir dos foraminíferos planctônicos pelo método do análogo moderno retiradas de Lessa et al. (2019) em (a) 10m e (b) 100m. (c) Estimativa da estratificação a partir dos foraminíferos planctônicos com o delta T calculado a partir da subtração da temperatura em 10m da temperatura em 100m. (d) Índice *G. bulloides/G ruber*, calculado a partir de suas abundâncias relativas obtidas por Lessa et al., (2019) (e) Curva de produtividade dos cocolitoforídeos (CF Sr/Ca Residual). Todos os parâmetros são do testemunho GL-854. As faixas em amarelo ao fundo apontam as Terminações.

Atualmente o talude do Atlântico Sudoeste é considerada uma região oligotrófica com a produtividade primária sendo limitada pelo conteúdo de nutrientes (Ciotti et al., 1995; Gaeta e Brandini, 2006; Rodrigues et al., 2014). Todavia, na plataforma continental, sazonalmente ocorrem períodos nos quais a produtividade é aumentada sendo controlada pela interação entre os nutrientes provenientes da

ressurgência de Cabo Frio durante o verão, quando há um domínio dos ventos de nordeste trazendo nutrientes de águas sub-superficiais e durante o inverno pela pluma vinda do Rio da Prata sob a plataforma carregando nutrientes majoritariamente de fontes continentais (Brandini et al., 2018).

Quadros (2017) observou que a produtividade primária na região durante os últimos 200 mil anos demonstrou uma variação oposta a oscilação do aporte de sedimentos terrígenos para o talude continental. Sabendo que a taxa de sedimentação local observada no presente estudo é principalmente controlada por sedimentos não carbonáticos do que por sedimentos carbonáticos, é provável assumirmos que o aporte de nutrientes via Rio da Prata, não seja o principal provedor dos nutrientes para esta região durante o período estudado, ou pelo menos este aporte está em uma escala menor daquela observada durante as Terminações.

É importante salientar que este processo é válido para os testemunhos mais profundos do oeste do Atlântico Sul, ou seja, com maiores distâncias da influência do continente, sendo observado nos testemunhos GL-1090 e no GL-854, diferentemente de testemunhos sob uma maior influência da plataforma continental como o GL-824 (525m, Pedrão et al., 2022), o GeoB2107-3 (1.048m, Pereira et al., 2018) e o JPC-17 (1.627m Portilho-Ramos et al., 2019), nos quais uma maior taxa de produtividade foi observada durante o Último Máximo Glacial quando comparados ao Holoceno, sendo esse processo associado geralmente a uma maior influência do continente devido ao rebaixamento do nível do mar, assim como uma maior contribuição da influência do Rio da Prata e distanciamento da CB desses locais. Tangunan et al. (2020) observou um processo similar ocorrendo no lado leste do Atlântico Sul, onde durante os glaciais a produtividade é incrementada na região mais costeira, sob a influência da ressurgência de Benguela, enquanto o oposto é observado na região adjacente (oceânica) na qual a produtividade primária é maior durante os interglaciais (Figura 26).

Portanto, é importante investigar a outra possível fonte de nutrientes para a zona fótica: as variações na área ou na intensidade do sistema de ressurgência que ocorre na região de Cabo Frio. Neste sentido, os foraminíferos planctônicos, principalmente a relação entre as espécies Globigerina bulloides e Globigerinoides ruber,

foram estudados por Lessa et al., (2019) no mesmo testemunho utilizado no presente estudo. Comparando nossos dados com estes resultados observamos que as altas taxas de produtividade primária estimadas pela CF Sr/Ca Residual ocorrem durante os mesmos períodos nos quais Lessa et al. (2019) apontam para um incremento no conteúdo de nutrientes na zona fótica, inferidos por variações na razão *G. bulloides/G. ruber* (Figura 25). A variação entre as duas curvas provenientes de indicadores de fontes diferentes aponta com mais força para a conclusão de que durante as Terminações e/ou os máximos interglaciais, de fato, temos um aumento na produtividade, seja registrado pelos foraminíferos ou pelos cocolitoforídeos.



Figura 26 – Figura resumo da situação durante (a) períodos com baixa produtividade primária que ocorrem durante os glaciais e interglaciais com excentricidade reduzida e (b) períodos com alta

produtividade e alta estratificação que ocorrem durante as Terminações e máximos interglaciais com a maior influência da ACAS em sub-superfície aumentando a quantidade de cocolitoforídeos e incrementando as abundancias relativas de *F. profunda* e das espécies maiores em detrimento das espécies do tipo placolito (*Gephyrocapsa* spp. e placolitos pequenos).

Comparando as taxas de produtividade com as Temperatura da Superfície do Mar (SST) estimadas por Lessa et al., (2019) observamos que há altas taxas de produtividade dos cocolitoforídeos durante as Terminações, apesar das altas temperaturas de superfície (Figura 25).

Adicionalmente, para analisar a estrutura da coluna d'água e tentar inferir como os nutrientes estão chegando na zona fótica utilizamos estas temperaturas para realizamos uma estimativa da estratificação (delta T). Para tal subtraímos da SST de superfície (SST_{10m}) a SST de sub-superfície (SST_{100m}), calculando assim um gradiente de temperatura (delta T), que compara a diferença entre a temperatura de superfície da de sub-superfície (Figura 25).

O delta T exibiu maiores valores durante as Terminações, principalmente após o evento Mid-Brunhes, ou seja, períodos de alta estratificação foram observados nos mesmos períodos de alta produtividade. As abundancias relativas de *F. profunda*, corroboram para essa interpretação, uma vez que observamos uma tendência de aumento desta espécie durante os períodos glaciais até a chegada aos valores máximos durante as Terminações.

A princípio esta interpretação pode parecer contraditória: um aumento na produtividade associado a períodos de alta estratificação. Entretanto, na área estudada, atualmente, um aumento na estratificação está mais associado a presença da ACAS em sub-superfície do que a um aumento na temperatura da superfície do mar (Castro, 2014; Brandini et al., 2014; Brandini et al., 2018). Com isso, concluímos que durante as Terminações há um aumento na produtividade dos cocolitoforídeos com a ACAS atingindo a zona fótica inferior e, portanto, associada a uma alta estratificação com maiores abundancias relativas da espécie característica dessa zona (*F. profunda*) e valores mais altos de delta T (Figura 25). Estes períodos de alta estratificação associados a uma alta produtividade são os mesmos períodos nos quais observamos uma alta nas abundancia relativas das espécies maiores de cocolitoforídeos, e em alguns deles até o

aparecimento de *C. pelagicus*, mesmo que com uma alta de *F. profunda*, o que também concorda com essa interpretação (Figura 26).

Lessa et al., (2017) concluíram que esse aumento na ressurgência que ocorre em Cabo Frio se expandiria ao longo de todo o talude da Bacia de Santos durante os máximos interglaciais, e que temperaturas de cerca de 18°C marcariam a presença da ACAS em sub-superfície, processo que também foi observado no presente estudo durante as Terminações, quando mesmo com uma alta SST de superfície há um aumento na produtividade por essa presença de águas mais frias que 18°C na sub-superfície (Figura 25). Consequentemente, parte desses nutrientes disponíveis na plataforma chegariam a oceano aberto. Tangunan et al. (2020) também já documentou na parte atlântica da África do Sul uma relação semelhante, na qual um filamento de ressurgência costeira poderia intensificar a produtividade primária dos cocolitoforídeos em uma área mais oceânica.

Para que ocorra um aumento na intensidade da ressurgência de Cabo Frio no sudoeste do Atlântico, é necessário um fortalecimento ou uma maior predominância dos ventos de nordeste (Castro, 2014). Os ventos responsáveis por esse processo são os ventos da ASAS (Reboita *et al.*, 2019). Com a predominância desses ventos que ocorre durante o verão a ACAS estaria por mais tempo e mais frequentemente na zona fótica, aumentando a taxa de crescimento dos cocolitos.

Durante os períodos interglaciais Tangunan et al., (2020) observaram um incremento na produtividade oceânica causada por uma intensificação dos ventos de oeste na margem leste do Atlântico Sul, na porção mais oceânica da costa da África do Sul. Consequentemente, estes processos podem estar correlacionados ao proposto anteriormente, uma vez que altas taxas de produtividade são encontradas nos mesmos períodos em ambos os locais. As variações na ASAS que ocorrem na margem leste também estariam ocorrendo na margem oeste, ou seja, uma intensificação dos ventos de oeste na parte oceânica da margem da África do Sul, também acarreta numa intensificação dos ventos nordeste na parte oceânica da margem do sudeste brasileiro (Figura 27). O que faz sentido ocorrer durante os máximos interglaciais ou Terminações, uma vez que a ASAS atualmente é mais intensa durante o verão (Sun et al., 2019).



Figura 27 – Processos atmosféricos e oceanográficos propostos ao longo da discussão. Os pontos pretos são as localizações dos testemunhos mais utilizados ao longo da discussão, sendo: GL-854 (este estudo), GL-1090 (Lessa et al., 2017; Santos et al., 2017; Figueiredo et al., 2020), CAMEL-1 (Flores et al., 2000), Site 1266 (Tangunan et al., 2020) e Site 1082 (Baumann e Freitag, 2004). As áreas coloridas em azul (laranja) representam os períodos com uma maior (menor) paleoprodutividade para os períodos das (a) Terminações e máximos interglaciais e (b) para os períodos glaciais e interglaciais de baixa excentricidade.

As cores ao fundo são as temperaturas da superfície do mar retiradas do World Ocean Atlas 2018 no (a) verão e (b) inverno para facilitar como seria uma visualização dos estágios (a) interglaciais e (b) glaciais em relação a Zona de Convergência Intertropical (ITCZ) e a Alta Subtropical do Atlântico Sul (ASAS).

Por mais que alguns estudos apontem para ventos de oeste mais intensos durante os glaciais, durante estes períodos também ocorre um movimento em direção aos polos dos ventos de oeste em resposta ao aumento da insolação orbital (Jiang e Yan, 2020), o que acarretaria em menos ventos de oeste na posição do testemunho na Cordilheira de Walvis (Site 1266 – Tangunan et al., 2020), salientando que para os testemunhos mais oceânicos mais importante do que a intensidade dos ventos é a posição da ASAS. Essa interpretação também faz sentido quando comparamos nossos resultados com as inferências realizadas por Flores et al., (2000) que indicam uma maior produtividade durante os períodos glaciais no nordeste da África associada a ventos alísios de nordeste mais intensos. Pois com a ASAS deslocada mais para sul durante os glaciais é de se esperar que ela estivesse numa condição mais próxima a de inverno, favorecendo a ressurgência costeira na região mais próxima ao testemunho CAMEL-1 (Flores et al., 2000), ou seja, maior produtividade no nordeste Africano é associada a uma menor produtividade da parte oceânica no sudoeste Africano e no sudeste brasileiro.

Durante os glaciais a expansão do gelo no hemisfério norte induz o deslocamento da ZCIT para sul, deslocando o anticiclone subtropical do Atlântico Sul para o leste da bacia levando os ventos de oeste mais longe do sudeste brasileiro, intensificando os ventos alísios de NE fazendo com o que a SEC se bifurque mais ao sul. Adicionalmente os ventos de NE da própria ASAS fortalecem a CB para sul, aumentando seu transporte e armazenando mais calor e sal na região sudoeste do Atlântico (Baumann et al., 1999, Leonhardt et al., 2013, Santos et al., 2017). Também é documentado o deslocamento para sul do giro subtropical durante períodos climáticos mais frios (Pinho et al., 2021). Todos estes processos dificultariam ou diminuiriam a presença dos ventos de oeste na região de ressurgência costeira não permitindo a expansão desse processo para localidades mais offshore do sudoeste e sudeste do Atlântico. Por outro lado, durante os interglaciais com a ITCZ na sua posição mais ao norte (Portilho-Ramos et al., 2017), ocorre o deslocamento da ASAS para oeste e para sul, favorecendo a presença dos ventos de nordeste na região de Cabo Frio e intensificaria os ventos de oeste aumentando a produtividade tanto do lado leste quanto oeste do Atlântico Sul (Figura 27).

A variação na intensidade e posição dos ventos que causam esse processo de ressurgência é influenciada diretamente pelas oscilações na orbita terrestre e, por consequência, pela insolação. No presente estudo é clara a influência da excentricidade no registro (Figura 28), inferindo que a alta excentricidade causa uma maior sazonalidade, o que intensificaria os ventos de nordeste responsáveis pela ressurgência sazonal ao largo de Cabo Frio. Adicionalmente, a excentricidade seria importante nesses movimentos de deslocamento da ASAS citados anteriormente.

Diversos estudos baseados em cocolitoforídeos encontraram a produtividade destes organismos respondendo a diferentes parâmetros orbitais. Flores et al. (2000), no nordeste da África, e Amore et al. (2012), no atlântico nordeste, encontraram a excentricidade como principal forçante orbital. Em contrapartida, Beaufort et al. (1997) e Tangunan et al., (2017) apontam que a precessão e obliquidade controlaram a distribuição de *F. profunda* e, portanto, a produtividade no Oceano Índico. Cavaleiro et al., (2018), por sua vez, encontraram ciclicidades suborbitais. Isso deixa claro que a resposta destes organismos em relação aos parâmetros orbitais, assim como a insolação, é complexa e repleta de variabilidades regionais.

Observamos neste estudo que picos de produtividade ocorrem durante a máxima insolação de outono (Figura 28a-e), sendo representado pelo mês de Abril, o que indicaria que nutrientes trazidos para a superfície durante o verão seriam consumidos durante o início e meio do outono. Contudo, para afirmar com mais clareza sobre essa sazonalidade são necessários estudos sobre a distribuição da produção atual dos cocolitoforídeos na região de estudo.



Figura 28 – Associação entre a paleoprodutivdade estimada para o oeste do Atlântico Sul e os parâmetros orbitais. (a) Insolação de Outono (Abril) em 30°S (Laskar et al., 2004). Parâmetros orbitais de Milankovitch (b) Precessão, (c) Obliquidade e (d) Excentricidade. (e) Paleoprodutividade dos cocolitoforídeos (CF Sr/Ca Residual) no testemunho GL-854. As faixas amarelas ao fundo representam as Terminações.

Mesmo as variações orbitais sendo importantes, elas parecem estar sendo sobrepostas por outros processos de escala menores (e.g. milenares, seculares...) em alguns momentos e, sendo assim, há outras variações que influenciam no registro. A sistemática permanência e aquecimento da CB na região do GL-854 durante períodos frios (*stadials*) e glaciais, devido a um enfraquecimento da AMOC (Santos et al., 2017), pode influenciar negativamente a produtividade (Quadros, 2017). Por outro lado, uma maior instabilidade da CB que ocorreria durante os períodos transicionais pode influenciar positivamente a produtividade (Lessa et al., 2017). A alta produtividade dos cocolitoforídeos durante os interglaciais também pode estar correlacionada a uma menor contribuição das diatomáceas, uma vez que estas tendem a ser dominantes durante os períodos glaciais (Amore et al., 2012), complementarmente a hipótese de um mecanismo responsável por um vazamento de ácido silícico poderia aumentar a produção das diatomáceas em relação ao cocolitoforídeos e poderiam influenciar as regiões do Atlântico tropical e subtropical (Matsumoto et al., 2002; Portilho-Ramos et al., 2019; Dauner et al., 2022).

Assim como observado nas assembleias de cocolitoforídeos, durante os períodos Pré MBE nós também observamos maiores valores de produtividade registrados na CF Sr/Ca residual (Figura 25e). Outro parâmetro que também tem uma variação diferente antes deste período é o delta T (Figura 25c), variando de modo que durante as Terminações não observamos altos valores, mas ainda há a concordância de altos valores de estratificação encontrados durante altos valores de produtividade.

7.6. Influência da produtividade nos ciclos biogeoquímicos

O fluxo vertical de matéria orgânica particulada produzida de forma episódica, que pode ocorrer em frentes de pequena escala, afeta diretamente o ecossistema bentônico (Brandini et al., 2018). Portanto, é importante analisar se estas altas taxas de crescimento dos cocolitos e produtividade primária observadas neste estudo estão contribuindo para o maior incremento dos organismos bentônicos da região e, consequentemente, transferindo carbono para maiores profundidades. Adicionalmente, estudos reconstruindo as características da paleoprodutividade na superfície dos oceanos e a comparando a condições ambientais bentônicas nos permite compreender melhor a efetividade da bomba biológica ao longo do tempo (Suárez-Ibarra et al., 2022).

Foraminíferos bentônicos são indicadores importantes para analisar a estrutura dos ambientes de mar profundo (McKay et al., 2014). Um dos principais fatores que limitam o crescimento de suas comunidades é a disponibilidade de alimento provinda da produtividade primária realizada em superfície (Gooday, 1988; Sousa et al. 2006; Gooday e Jorissen, 2012; Yamashita et al., 2018).

Espera -se que o aumento de produtividade observado nos dados da CF Sr/Ca Residual também seja observado nestes indicadores. Portanto, o principal objetivo deste tópico é identificar se a produtividade registrada na superfície do oceano foi de fato transferida para o fundo, uma vez que esse parâmetro também é registrado pelos foraminíferos bentônicos.

As assembleias de foraminíferos bentônicos foram analisadas por de Almeida et al. (2015) no mesmo testemunho no qual o presente estudo foi realizado. Um dos parâmetros mais abordados pelos autores foi a variação da produtividade primária, sendo observado uma maior produtividade nos períodos anteriores ao evento Mid-Brunhes concordando com o que foi apresentado anteriormente. Vale ressaltar que a resolução das amostras nas quais realizamos a estimativa de produtividade (CF Sr/Ca Residual) é maior do que a das amostras utilizadas no estudo citado (Figura 29).

Para tentar identificar se a maior paleoprodutividade estimada em superfície chega ao fundo comparamos o resultado obtido pela CF Sr/Ca residual com a variação das quatro principais espécies encontradas por de Almeida et al., (2015) são elas: *Globocassidulina crassa, Bolivina* spp., *Epistominella exígua*

Globocassidulina crassa apresentou uma variação oposta à da paleoprodutividade, sendo menos abundante no início do registro e subindo sua abundancia relativa após o MIS 11. Durante todos os picos de produtividade após o MIS 11, ocorre uma diminuição das abundancias relativas do foraminífero bentônico G. crassa (Figura 29), este que é um indicador de águas profundas com pouco fluxo de matéria orgânica (de Almeida et al., 2015), ou seja, o aumento da produtividade superficial é refletido no fundo, tanto quando observamos o COT, quanto quando analisamos a fauna de foraminíferos bentônicos. É importante salientar que outros processos também podem ser responsáveis por esse aumento na disponibilidade de alimento, como correntes de turbidez e/ou correntes de contorno (Sousa *et al.,* 2006).

Muitas similaridades podem ser observadas entre a paleoprodutividade superficial e a variação da abundância relativa do gênero *Bolivina* spp. (Figura 29). Este gênero foi o parâmetro mais determinante na análise fatorial calculada por de Almeida et al. (2015) para encontrar as espécies principais, diminuir o número de variáveis a

serem analisadas e agrupar as espécies diferentes. *Bolivina* spp, foi então caracterizada como um gênero relacionado a um maior fluxo de matéria orgânica para o fundo. Concordando com a nossa interpretação de que a paleoprodutividade aumentou nos períodos de alta CF Sr/Ca residual, assim como essa maior quantidade de matéria orgânica estaria sendo transferida para o sistema bentônico.

Durante os períodos com alta produtividade relacionados à presença da ACAS em sub-superfície, somados a diminuição de *G. crassa* e aumento de *Bolivina* spp. também notamos grandes aumentos do índice BFAR (Benthic Foraminiferal Accumulation Rate), que indica a taxa de acumulação de foraminíferos bentônicos. Adicionalmente, há um aumento no COT dos sedimentos do GL-1090 (Figueiredo et al., 2020) durante os aumentos da produtividade dos cocolitoforídeos observado no GL-854. Nestes mesmos períodos de presença da ACAS, temos uma relação pontual entre *E. exígua* e a paleoprodutividade (Figura 29). *E. exígua* é uma espécie indicativa de aumento no pulso sazonal de matéria orgânica, geralmente fitodetritos (Sousa *et al.,* 2006; de Almeida *et al.,* 2015; Yamashita *et al.,* 2018), acordando com as interpretações feitas anteriormente.

Como todos estes dados apontam para um forte acoplamento bentopelágico é provável que os cocolitoforídeos são importantes influenciadores dos ciclos biogeoquímicos na região estudada, especialmente durante as Terminações, pois seriam importantes membros da base da cadeia trófica mesmo em épocas passadas, além de serem muito importantes no ciclo do carbono.

O aumento nas taxas de crescimento dos cocolitos é um processo importante para o aumento de matéria orgânica que chega ao fundo, seja incrementando a quantidade de matéria orgânica que afunda apenas pelo aumento na produção primária propriamente dita, ou aumentando a quantidade de carbonato na superfície, auxiliando o efeito lastro da matéria orgânica superficial em geral. Contudo, são necessários estudos de caráter mais especifico visando compreender melhor como estes organismos estão distribuídos e reagindo as mudanças climáticas em períodos recentes (atual).

Em cultura, as espécies maiores, com as maiores taxas de produção de carbono orgânico, apresentam os maiores valores para a CF Sr/Ca (Stoll et al., 2002), portanto o

aumento no COT pode ser devido ao aumento na produção de COT dos cocolitoforídeos, com isso, estes organismos estariam modificando sua razão COT/CaCO₃ nestes períodos, o que modificaria a forma como eles atuam na troca de gases entre o oceano e a atmosfera.



Figura 29 – Comparação entre as abundancia relativas dos foraminíferos bentônicos (de Almeida et al., 2015), com a paleoprodutividade para analisar o acoplamento bentopelágico no testemunho GL-854. Com as principais espécies de foraminíferos bentônicos, sendo: (a) *G. crassa*, (b) *A. weddellensis*, (c) *Bolivina* spp. e (d) *E. exígua* com a variação na paleoprodutividade dos cocolitoforídeos representada pela CF Sr/Ca residual.

Como há indícios desse acoplamento bentopelágico é importante compararmos a variação desse processo e da paleoprodutividade primária com outros parâmetros do ciclo do carbono como a preservação do CaCO₃ e a variação do CO₂ na atmosfera (Figura 30). Podemos observar que as oscilações desses parâmetros se comportam de maneira muito semelhante entre si ao longo do testemunho e com a variação do CO₂ na atmosfera (Figura 30). O que era de certa forma, esperado, uma vez que, os organismos calcificadores planctônicos desempenham um papel fundamental na regulação da química dos carbonatos oceânicos e do CO₂ atmosférico, estudos no Pacifico Norte demonstraram que os cocolitoforídeos dominam o *standing stock* de CaCO₃, sendo ~90% da produção total de calcita (Ziveri et al., 2023).

No presente estudo podemos notar que os períodos indicados como mais produtivos foram durante as Terminações glacias. Durante estes períodos nos quais o CO₂ sobe "rapidamente", foram encontrados também a melhor preservação do carbonato e o maior aporte de matéria orgânica para o fundo, como observado pela variação dos organismos do gênero *Bolivina* spp. Indicando que durante estes períodos teríamos uma bomba biológica aprimorada no oeste do Atlântico Sul. No entanto, é importante salientar que há a exceção do que ocorre na Terminação V, na qual os mesmos processos acontecem, mas o aumento na produtividade primária não é tão aparente (Figura 30).

No que diz respeito a modelagem biogeoquímica, os cocolitoforídeos vêm sendo objetivo direto de estudos que utilizam modelos biogeoquímicos como ferramenta, tanto em uma escala global (Krumhardt et al, 2017; Krumhardt et al, 2019) quanto em escala regional, (Joassin et al, 2011; Nissen et al, 2018). O principal limitante nestes modelos é que os cocolitoforídeos são analisados a partir de parametrizações bastante simples, devido a seu papel ecológico ser pouco compreendido, assim como o papel dos controles top-down (ataques de vírus e herbivoria pelo zooplâncton) e bottom-up (quantidade de nutrientes) em suas populações (Yool et al, 2013).

Krumhardt et al (2017) compilou uma série de dados obtidos em campo e laboratório para sintetizar como são as relações entre as taxas de crescimento e calcificação (razão PIC/POC) dos cocolitoforídeos com os parâmetros ambientais. Para realizar as parametrizações os autores calcularam a variação das taxas de crescimento e calcificação não apenas como função de temperatura, luz e nutrientes, como também da variação do pCO₂ na superfície do oceano, uma vez que a fotossíntese destes

organismos muitas vezes é limitada pelo carbono (Rost et al, 2003). Posteriormente, estas parametrizações foram utilizadas para isolar os efeitos do CO₂ e demonstrar que, similarmente ao proposto no presente estudo para períodos como as Terminações, as taxas de crescimentos e calcificação dos cocolitos são sensíveis a variações do CO₂ aquoso (Krumhardt et al, 2019). Sendo que a principal variação se dá pelo aumento de CO₂, tanto na atmosfera quanto no meio aquoso, influenciando positivamente as taxas de crescimento (produtividade) dos cocolitoforídeos, contudo diminuindo seu grau de calcificação.

É clara a evidencia de que a influência dos cocolitoforídeos nos ciclos biogeoquímicos não pode ser negligenciada, principalmente nas regiões oligotróficas de oceano aberto nas quais esses organismos são mais abundantes. Isso fica ainda mais claro comparando os parâmetros que influenciam diretamente o ciclo do carbono como: a produção de matéria orgânica em superfície e a produção de carbonato com as curvas de produtividade obtidas (Figura 30).



Figura 30 – Parâmetros relacionados ao ciclo do carbono. (a) variação da abundância relativa do foraminífero bentônico *Bolivina* spp. (de Almeida et al., 2015). (b) porcentagem de CaCO₃ ao longo do testemunho GL-854. (c) Registro de CO₂ atmosférico composto de diversos estudos compreendendo os últimos 650 mil anos A.P. O registro resulta da combinação de três testemunhos de gelo da Antártica: Dome C, 0 a 22 kanos, (Monnin et al., 2001) e 390 a 650 kanos, (Siegenthaler et al., 2005); Vostok – 0 a 420 kanos (Petit et al., 1999) e Taylor Dome indo de 20 a 62 kanos (Indermühle et al., 2000). (d) Variação da paleoprodutividade dos cocolitoforídeos no oeste do Atlântico Sul representada pela CF Sr/Ca Residual. As faixas em amarelo ao fundo representam as Terminações.

8. Conclusões

O CF Sr/Ca residual refletiu a produtividade dos cocolitoforídeos (com a exceção dos períodos de dissolução seletiva). As maiores taxas de produtividade foram observadas durante as Terminações Glaciais e durante o início dos interglaciais. Essa alta produtividade está associada a um maior ajuste geoquímico da água durante esses períodos de transição e ao regime de ventos durante os interglaciais, principalmente ao

deslocamento da ASAS para oeste aumentando a predominância dos ventos de nordeste, permitindo a chegada da ACAS a sub-superficie dentro da zona fótica, tornando a região oceânica mais produtiva.

Esse processo aparenta estar associado a altos valores na excentricidade da órbita terrestre, o que seria responsável por intensificar a sazonalidade e aumentar o processo de ressurgência durante o verão do Hemisfério Sul. Comparando nossos resultados com a assembleia de foraminíferos bentônicos pudemos perceber que parte deste incremento na produtividade superficial foi transferida para a camada profunda do oceano, demonstrando que os cocolitoforídeos são parte essencial do ciclo do carbono em regiões subtropicais. Evidenciando a importância de se integrar os cocolitoforídeos em modelos biogeoquímicos, uma vez que os cocolitoforideos são protagonistas nas variações do pCO₂ em escalas orbitais e suborbitais.

9. Referências Bibliográficas

Amore, F. O., Flores, J. A., Voelker, A. H. L., Lebreiro, S. M., Palumbo, E., & Sierro, F. J. (2012). A Middle Pleistocene Northeast Atlantic coccolithophore record: Paleoclimatology and paleoproductivity aspects. *Marine Micropaleontology*, 90, 44-59.

Bairbakhish, A. N., Bollmann, J., Sprengel, C., & Thierstein, H. R. 1999. Disintegration of aggregates and coccospheres in sediment trap samples. *Marine Micropaleontology*, 37(2), 219-223.

Bastos, C. C., & Ferreira, N. J. 2000. Análise climatológica da alta subtropical do Atlântico Sul. Anais do XI Congresso Brasileiro de Meteorologia. Rio de Janeiro. Sociedade Brasileira de Meteorologia, pp, 612-619.

Battaglin, B. B. F. 2018. Dissolução do carbonato na Bacia de Santos durante o último ciclo glacial (150 mil anos): registros micropaleontológicos, geoquímicos e sedimentares. Tese de Doutorado. Universidade de São Paulo. São Paulo, SP.

Baumann, K. H., & Freitag, T. (2004). Pleistocene fluctuations in the northern Benguela Current system as revealed by coccolith assemblages. *Marine Micropaleontology*, 52(1-4), 195-215.

Baumann, K. H., Čepek, M., & Kinkel, H. (1999). Coccolithophores as indicators of ocean water masses, surface-water temperature, and paleoproductivity—examples from the South Atlantic. Use of proxies in paleoceanography: Examples from the South Atlantic, 117-144.

Baumann, K. H., Andruleit, H., & Samtleben, C. (2000). **Coccolithophores in the Nordic Seas: comparison of living communities with surface sediment assemblages.** *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 47(9-11), 1743-1772.

Baumann, K. -H., Böckel, B. & Frenz, M. 2004. Coccolith contribution to South Atlantic carbonate sedimentation. In, Thierstein, H. R. & Young, J. R. (eds) *Coccolithophores - From molecular processes to global impact*. Springer, Berlin 367-402.

Baumann, K. H., Boeckel, B. & Cepek, M. (2008). Spatial distribution of living coccolithophores along an east- west transect in the subtropical South Atlantic. *Journal of Nannoplankton Research*. 30(1): 9-21.

Beaufort, L., Lancelot, Y., Camberlin, P., Cayre, O., Vincent, E., Bassinot, F., & Labeyrie, L. 1997. Insolation cycles as a major control of equatorial Indian Ocean primary production. *Science*, 278(5342), 1451-1454.

Beaufort, L., de Garidel-Thoron, T., Mix, A. C., & Pisias, N. G. 2001. ENSO-like forcing on oceanic primary production during the late Pleistocene. *Science*, 293(5539), 2440-2444.

Beaufort, L., Probert, I., de Garidel-Thoron, T., Bendif, E.M., Ruiz-Pino, D., Metzl, N., Goyet, C., Buchet, N., Coupel, P., Grelaud, M., Rost, B., Rickaby, R.E.M. & de Vargas, C. 2011. **Sensitivity of coccolithophores to carbonate chemistry and ocean acidification**, *Nature*, 476(7358), 80–83.

Behrenfeld, M. J., & Falkowski, P. G. 1997. Photosynthetic rates derived from satellite-based chlorophyll concentration. *Limnology and oceanography*, 42(1), 1-20.

Billard, C. & Inoue, I. 2004. What is new in coccolithophore biology? In Coccolithophores From molecular processes to global impact (pp. 1-29). Springer, Berlin, Heidelberg.

Biló, T. C., Silveira, I., Rocha, C. B., & Ceccopieri, W. 2014. On the Brazil Current thickening in Santos Basin (23-28 S). OSM, ID, 14707.

Boeckel, B. & Baumann, K-H. 2004. Distribution of coccoliths in surface sediments of the southeastern South Atlantic Ocean: ecology, preservation and carbonate contribution. *Marine Micropaleontology*, 51(3-4), 301-320.

Boeckel, B., Baumann, K.-H., Henrich, R. & Kinkel, H. 2006. Coccolith distribution patterns in South Atlantic and Southern Ocean surface sediments in relation to environmental gradients. Deep-Sea Research I: Oceanographic Research Papers 53, pp. 1073–1099.

Bollmann, J., Baumann, K. H., & Thierstein, H. R. (1998). Global dominance of Gephyrocapsa coccoliths in the late Pleistocene: selective dissolution, evolution, or global environmental change? *Paleoceanography*, 13(5), 517-529.

Bown P.R. & Young J.R. 1998. Introduction. In: Bown P.R. ed. 1998. *Calcareous Nannofossil Biostratigraphy*. London: British Microp. Soc. Series. Chapman and Hall/Kluwer Acad. Publ. pp. 1-15.

Brand, L.E., 1994. **Physiological ecology of marine coccolithophores**. In: Winter, A., Siesser, W.G. (Eds.), *Coccolithophores*. Cambridge University Press, pp. 39-49.

Brandini, F. P., Nogueira Jr, M., Simião, M., Codina, J. C. U., & Noernberg, M. A. 2014. **Deep** chlorophyll maximum and plankton community response to oceanic bottom intrusions on the continental shelf in the South Brazilian Bight. *Continental Shelf Research*, 89, 61-75.

Brandini, F. P., Tura, P. M., & Santos, P. P. 2018. Ecosystem responses to biogeochemical fronts in the South Brazil Bight. *Progress in Oceanography*, 164, 52-62.

Brownlee, C., & Taylor, A. 2004. **Calcification in coccolithophores: a cellular perspective.** In *Coccolithophores From molecular processes to global impact* (pp. 31-49). Springer, Berlin, Heidelberg.

Cabarcos, E., Flores, J. A., & Sierro, F. J. (2014). High-resolution productivity record and reconstruction of ENSO dynamics during the Holocene in the Eastern Equatorial Pacific using coccolithophores. *The Holocene*, 24(2), 176-187.

Cachão, M. & Moita, M. T. 2000. *Coccolithus pelagicus*, a productivity proxy related to moderate fronts off Western Iberia. *Marine Micropaleontology*, 39: 131-155.

Calado, C., Gangopadhyay, A. & Silveira, I. C. A. 2006. A parametric model for the Brazil Current meanders and eddies off southeastern Brazil. *Geophys. Res. Lett.*, 33, L12602.

Campos, E.J.D., Goncalves, J.E. & Ikeda, Y. 1995. Water mass characteristics and geostrophic circulation in the South Brazil Bight: Summer of 1991. *J. Geophys. Res. Oceans*, 100, 18537–18550.

Campos, E. J., Velhote, D., & da Silveira, I. C. 2000. Shelf break upwelling driven by Brazil Current cyclonic meanders. *Geophysical Research Letters*, 27(6), 751-754.

Castro, B. M. 2014. Summer/winter stratification variability in the central part of the South Brazil Bight. *Continental Shelf Research*, 89, 15-23.

Cavaleiro, C., Voelker, A.H.L., Stoll, H., Baumann, K.-H., Kulhanek, D.K., Naafs, B.D.A., Stein, R., Grützner, J., Ventura, C. & Kucera, M. 2018. Insolation forcing of coccolithophore productivity in the North Atlantic during the Middle Pleistocene, *Quaternary Science Reviews*, 191, 318-336.

Cavaleiro, C., Voelker, A. H., Stoll, H., Baumann, K. H., & Kucera, M. (2020). Coccolithophore productivity at the western Iberian Margin during the Middle Pleistocene (310–455 ka)– evidence from coccolith Sr/ Ca data. *Climate of the Past*, 16(6), 2017-2037.

Chiu, T. C., & Broecker, W. S. 2008. Toward better paleocarbonate ion reconstructions: New insights regarding the CaCO3 size index. *Paleoceanography*, 23(2).

Ciotti, Á. M., Odebrecht, C., Fillmann, G., & Moller Jr, O. O. 1995. Freshwater outflow and Subtropical Convergence influence on phytoplankton biomass on the southern Brazilian continental shelf. *Continental shelf research*, 15(14), 1737-1756.

Conti, L. A., & Furtado, V. V. 2006. Geomorfologia da plataforma continental do Estado de São Paulo. *Revista Brasileira de Geociências*, 36(2), 305-312.

Costa, K. B., Cabarcos, E., Santarosa, A. C. A., Battaglin, B. B. F., & Toledo, F. A. D. L. (2016). A multiproxy approach to the climate and marine productivity variations along MIS 5 in SE Brazil: A comparison between major components of calcareous nannofossil assemblages and geochemical records. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 449, 275-288.

Cruz Jr, F. W., Burns, S. J., Karmann, I., Sharp, W. D., & Vuille, M. 2006. Reconstruction of regional atmospheric circulation features during the late Pleistocene in subtropical Brazil from oxygen isotope composition of speleothems. *Earth and Planetary Science Letters*, 248(1-2), 495-507.

Dauner, A. L. L., Mollenhauer, G., Hefter, J., Bicego, M. C., de Mahiques, M. M., & Martins, C. D. C. (2022). Late Pleistocene to Holocene variations in marine productivity and terrestrial material delivery to the western South Atlantic. *Climate and Ocean Dynamics at the Brazilian Margin-Past and Present*. Front. Mar. Sci.

de Almeida, F.K., de Mello, R.M., Costa, K.B. & Toledo, F.A.L. 2015. **The response of deepwater benthic foraminiferal assemblages to changes in paleoproductivity during the Pleistocene (last 769.2 kyr), western South Atlantic Ocean.** *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 440, 201–212.

Denman, K. L., & Peña, M. A. 1999. A coupled 1-D biological/physical model of the northeast subarctic Pacific Ocean with iron limitation, *Deep Sea Res.*, Part II, 46(11-12), 2877–2908.

Duncan, B., Carter, L., Dunbar, G., Bostock, H., Neil, H., Scott, G., Hayward, B. W., & Sabaa, A. (2016). Interglacial/glacial changes in coccolith-rich deposition in the SW Pacific Ocean: An analogue for a warmer world? *Global and Planetary Change*, 144, 252-262.

Dunne, J. P., Sarmiento, J. L., & Gnanadesikan, A. 2007. A synthesis of global particle export from the surface ocean and cycling through the ocean interior and on the seafloor. *Global Biogeochemical Cycles*, 21(4).

Figueiredo, T. S., Santos, T. P., Costa, K. B., Toledo, F., Albuquerque, A. L. S., Smoak, J. M., Bergquist, B. A. & Silva-Filho, E. V. 2020. Effect of deep Southwestern Subtropical Atlantic Ocean circulation on the biogeochemistry of mercury during the last two glacial/interglacial cycles. *Quaternary Science Reviews*, 239, 106368.

Fink, C., Baumann, K.-H., Groeneveld, J., Steinke, S., 2010. Strontium/Calcium ratio, carbon and oxygen stable isotopes in coccolith carbonate from different grain size fractions in South Atlantic surface sediments. *Geobios* 43, 151-164.

Flores, J. A. & Sierro, F. 1997. Revised technique for calculation of calcareous nannofossil accumulation rates. *Micropaleontology* 43, 321–324.

Flores, J. A., Bárcena, M. A. & Sierro, F. J. 2000. Ocean-surface and wind dynamics in the Atlantic Ocean off Northwest Africa during the last 140 000 years. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 161(3-4), pp.459-78.

Flores, J. A., Marino, M., Sierro, F. J., Hodell, D. A., & Charles, C. D. (2003). Calcareous plankton dissolution pattern and coccolithophore assemblages during the last 600 kyr at ODP Site 1089 (Cape Basin, South Atlantic): paleoceanographic implications. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 196(3-4), 409-426.

Gaeta, S. A., & Brandini, F. P. (2006). **Produção primária do fitoplâncton na região entre o Cabo de São Tomé (RJ) eo Chuí (RS).** *O ambiente oceanográfico da plataforma continental e do talude na região sudeste-sul do Brasil*, São Paulo, SP, Brasil, EDUSP, 219-264.

Gerotto, A., Zhang, H., Nagai, R. H., Stoll, H. M., Figueira, R. C. L., Liu, C., & Hernández-Almeida, I. (2022). **Responses of fossil coccolith morphology to preservation conditions in the deep ocean**. *EGUsphere*, 1-29.

Gonzaga, F.G. 2005. Simulação geoquímica 1D ao longo de uma seção geológica da Bacia de Campos. Dissertação de Mestrado, Rio de Janeiro, UFRJ/COPPE, 79p.

Gonzales, M. V., De Almeida, F. K., Costa, K. B., Santarosa, A. C. A., Camillo Jr, E., De Quadros, J. P., & Toledo, F. A. (2017). HelP index: *Hoeglundina elegans* preservation index for marine sediments in the western South Atlantic. *Journal of Foraminiferal Research*, 47(1), 56-69.

Gooday, A. J. 1988. A response by benthic foraminifera to the deposition of phytodetritus in the deep sea. *Nature*, 332(6159), 70-73.

Gooday, A. J., & Jorissen, F. J. 2012. Benthic foraminiferal biogeography: controls on global distribution patterns in deep-water settings. *Annual Review of Marine Science*, 4, 237-262.

Hammer, \emptyset ., Harper, D. A., & Ryan, P. D. (2001). **PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis**. *Palaeontologia electronica*, 4(1), 9.

Henriksson, A.S., 2000. Coccolithophore response to oceanographic changes in the equatorial Atlantic during the last 200,000 years. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 156(1-2), pp.161-73.

Hernández-Almeida, I., Ausín, B., Saavedra-Pellitero, M., Baumann, K. H., & Stoll, H. M. 2019. Quantitative reconstruction of primary productivity in low latitudes during the last glacial maximum and the mid-to-late Holocene from a global *Florisphaera profunda* calibration dataset. *Quaternary Science Reviews*, 205, 166-181.

Iglesias-Rodríguez, M. D., C. W. Brown, S. C. Doney, J. Kleypas, D. Kolber, Z. Kolber, P. K. Hayes & P. G. Falkowski. 2002. Representing key phytoplankton functional groups in ocean carbon cycle models: Coccolithophorids, *Global Biogeochem. Cycles*, 16(4), 1100. Iglesias-Rodriguez, M. D., Halloran, P. R., Rickaby, R. E. M., Hall, I. R., Hidalgo, E. C., Gittins, J. R., Green, D. R. H., Tyrrell, T., Gibbs, S. J., Dassow, P., Rehm, E., Armbrust, E. V. & Boessenkool, K. P. 2008. Phytoplankton Calcification in a High-CO₂ World, *Science*, 320, 336-340.

Jiang, N., & Yan, Q. (2020). Evolution of the meridional shift of the subtropical and subpolar westerly jet over the Southern Hemisphere during the past 21,000 years. *Quaternary Science Reviews*, 246, 106544.

Joassin, P., Delille, B., Soetaert, K., Harlay, J., Borges, A. V., Chou, L., Riebesell, U., Suykens, K & Grégoire, M. 2011. Carbon and nitrogen flows during a bloom of the coccolithophore Emiliania huxleyi: Modelling a mesocosm experiment. *Journal of Marine Systems*, 85(3-4), 71-85.

Kotarski, E. L. (2018). Variações glacial-interglacial nos últimos 800 mil anos inferidas a partir da deposição de sedimentos da fração fina (Sortable Silt) em um testemunho da bacia de santos. Dissertação de Mestrado, Instituto Oceanográfico, Universidade de São Paulo. 107 p.

Krumhardt, K. M., Lovenduski, N. S., Iglesias-Rodriguez, M. D., & Kleypas, J. A. 2017. **Coccolithophore growth and calcification in a changing ocean**, Prog. Oceanogr., 159, 276–295.

Krumhardt, K. M., Lovenduski, N. S., Long, M. C., Levy, M., Lindsay, K., Moore, J. K., & Nissen, C. 2019. Coccolithophore growth and calcification in an acidified ocean: Insights from Community Earth System Model simulations. *Journal of Advances in Modeling Earth Systems*, 11(5), 1418-1437.

Laskar, J., Robutel, P., Joutel, F., Gastineau, M., Correia, A. C. M., & Levrard, B. 2004. A long-term numerical solution for the insolation quantities of the Earth. *Astronomy & Astrophysics*, 428(1), 261-285.

Leonhardt, A., Toledo, F. A. D. L., & Coimbra, J. C. (2013). The productivity history in the Southwestern Atlantic as inferred from coccolitophore record fot the last 130 kyr. *Revista Brasileira de Paleontologia*, 16(3), 361-374.

Lessa, D. V., Santos, T. P., Venancio, I. M., & Albuquerque, A. L. S. 2017. Offshore expansion of the Brazilian coastal upwelling zones during Marine Isotope Stage 5. *Global and Planetary Change*, 158, 13-20.

Lessa, D. V., Santos, T. P., Venancio, I. M., Santarosa, A. C. A., dos Santos Junior, E. C., Toledo, F. A., Costa, K. B. & Albuquerque, A. L. S. 2019. Eccentricity-induced expansions of Brazilian coastal upwelling zones. *Global and Planetary Change*, 179, 33-42.

Lisiecki, L.E. & Raymo, M.E., 2005. A Pliocene-Pleistocene stack of 57 globally distributed benthic δ^{18} O records. *Paleoceanography* 20.

López-Otálvaro, G. E., Flores, J. A., Sierro, F. J., Cacho, I., Grimalt, J. O., Michel, E., Cortijo, E., & Labeyrie, L. (2008). Late Pleistocene paleoproductivity patterns during the last climatic cycle in the Guyana Basin as revealed by calcareous nannoplankton. *Earth Discussions*, 3(1), 11-40.

Lourenço, R. A., de Mahiques, M. M., Wainer, I. E. K. C., Rosell-Melé, A., & Bícego, M. C. 2016. Organic biomarker records spanning the last 34,800 years from the southeastern Brazilian upper slope: links between sea surface temperature, displacement of the Brazil Current, and marine productivity. *Geo-Marine Letters*, 36(5), 361-369.

Mahiques, M. M., Tessler, M. G., Ciotti, A. M., da Silveira, I. C. A., e Sousa, S. H. D. M., Figueira, R. C. L., Tassinari, C. C. G., Furtado, V. V. & Passos, R. F. 2004. Hydrodynamically driven patterns of recent sedimentation in the shelf and upper slope off Southeast Brazil. *Continental Shelf Research*, 24(15), 1685-1697.

Mahiques, M. M., Fukumoto, M. M., Silveira, I. C., Figueira, R. C., Bícego, M. C., Lourenço, R. A., & Sousa, S. H. M. 2007. Sedimentary changes on the Southeastern Brazilian upper slope during the last 35,000 years. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 79(1), 171-181.

Marsh, M. E. 2003. **Regulation of CaCO₃ formation in coccolithophores**, *Comput. Biochem. Phys.* B, 136(4), 743–754.

Matsumoto K., Sarmiento J. L., Brzezinski M. A. (2002). Silicic acid leakage from the southern ocean: A possible explanation for glacial atmospheric *p*CO2. *Global Biogeochem. Cycles* 16, 5-1-5-123.

McKay, C. L., Filipsson, H. L., Romero, O. E., Stuut, J. B., & Donner, B. 2014. Pelagic–benthic coupling within an upwelling system of the subtropical northeast Atlantic over the last 35 ka BP. *Quaternary Science Reviews*, 106, 299-315.

Meier, K. J. S., C. Berger, & H. Kinkel. 2014. Increasing coccolith calcification during CO₂ rise of the penultimate deglaciation (Termination II), *Mar. Micropaleontol.*, 112, 1–12.

Mejía, L.M., Ziveri, P., Cagnetti, M., Bolton, C., Zahn, R., Marino, G., Martínez-Méndez, G. & Stoll, H. 2014. Effects of midlatitude westerlies on the paleoproductivity at the Agulhas Bank slope during the penultimate glacial cycle: evidence from coccolith Sr/Ca ratios. *Paleoceanography* 29, 697-714.

Mjaaland, G.1956. Some laboratory experiments on the Coccolithophorid, *Coccolithus huxleyi*. *Oikos*, 7: 251-255.

Molfino, B., & McIntyre, A. 1990. Precessional forcing of nutricline dynamics in the equatorial Atlantic. *Science*, 249(4970), 766-769.

Monteiro, F. M., Bach, L. T., Brownlee, C., Bown, P., Rickaby, R. E., Poulton, A. J., Tyrrell, A., Beaufort, L., Dutkiewicz, S., Gibbs, S., Gutowska, M. A., Lee, R., Riebesell, U., Young, J. & Ridgwell, A. 2016. Why marine phytoplankton calcify. Science Advances, 2(7), e1501822.

Müller, M. N., Lebrato, M., Riebesell, U., Barcelos e Ramos, J., Schulz, K. G., Blanco-Ameijeiras, S., Sett, S., Eisenhauer, A., & Stoll, H. M. 2014. Influence of temperature and CO₂ on the strontium and magnesium composition of coccolithophore calcite. *Biogeosciences*, 11, 1065–1075.

Nagai, R. H., Lourenço, R. A., Bícego, M. C., & Mahiques, M. M. D. 2010. Paleoproductivity changes during the late quaternary in the Southeastern Brazilian upper continental margin of the Southwestern Atlantic. *Brazilian Journal of Oceanography*, 58(SPE1), 31-41.

Nissen, C., Vogt, M., Münnich, M., Gruber, N., & Haumann, F. A. 2018. Factors controlling coccolithophore biogeography in the Southern Ocean. *Biogeosciences*, 15(22), 6997-7024.

Pedrão, G. A. 2018. Padrões de distribuição dos cocolitoforídeos no oeste do Atlântico Sul e sua relação com os parâmetros ambientais. Dissertação de Mestrado em Oceanografia Química e Geológica – Instituto Oceanográfico - Universidade de São Paulo.

Pedrão, G. A., Hirama, M. V., Tomazella, M. O., Albuquerque, A. L. S., Chiessi, C. M., Costa, K. B., & Toledo, F. A. (2022). Marine Paleoproductivity From the Last Glacial Maximum to the Holocene in the Southwestern Atlantic: A Coccolithophore Assemblage and Geochemical Proxy Perspective. *Climate and Ocean Dynamics at the Brazilian Margin-Past and Present*. Front. Mar. Sci. Pépin, L., D. Raynaud, J. M. Barnola, & M. F. Loutre. (2001). Hemispheric roles of climate forcings during glacial-interglacial transitions as deduced from the Vostok record and LLN-2D model experiments, *J. Geophys. Res.*, 106(D23), 31,885–31,892.

Pereira L. S., Arz H. W., Pätzold J., Portilho-Ramos R. C. (2018). **Productivity evolution in the** south Brazilian bight during the last 40,000 years. *Paleoceanogr. Paleoclimatol.* 33, 1339–1356.

Pereira, F., da Silveira, I. C., Flierl, G. R., & Tandon, A. (2019). NPZ response to eddy-induced upwelling in a Brazil Current ring: A theoretical approach. *Dynamics of Atmospheres and Oceans*, 87, 101096.

Peterson, R. G., & Stramma, L. (1991). **Upper-level circulation in the South Atlantic Ocean.** *Progress in oceanography*, 26(1), 1-73.

Pinho, T. M., Chiessi, C. M., Portilho-Ramos, R. C., Campos, M. C., Crivellari, S., Nascimento, R. A., Albuquerque, A. L. S., Bahr, A., & Mulitza, S. (2021). Meridional changes in the South Atlantic Subtropical Gyre during Heinrich Stadials. *Scientific Reports*, 11(1), 9419.

Portilho-Ramos, R. C., Chiessi, C. M., Zhang, Y., Mulitza, S., Kucera, M., Siccha, M., Prange, M., & Paul, A. (2017). Coupling of equatorial Atlantic surface stratification to glacial shifts in the tropical rainbelt. *Scientific Reports*, 7(1), 1561.

Portilho-Ramos, R. D. C., Pinho, T. M. L., Chiessi, C. M., & Barbosa, C. F. (2019). Understanding the mechanisms behind high glacial productivity in the southern Brazilian margin. *Climate of the Past*, 15(3), 943-955.

Poulton, A. J., Holligan, P. M., Charalampopoulou, A. & Adey, T. R. 2017. Coccolithophore ecology in the tropical and subtropical Atlantic Ocean: New perspectives from the Atlantic meridional transect (AMT) programme. *Progress in Oceanography*, 158, pp 150-170.

Quadros, J. P. 2017. Nannoplâncton calcário e a dinâmica oceanográfica no oeste do Atlântico Sul nos últimos 200.000 anos. Tese de doutorado, p.163.

Quadros, J. P. 2007. Nanofósseis calcários da margem continental nordeste do Brasil: uma contribuição à paleoceanografia do Atlântico Sul nos últimos 25.000 anos. Dissertação de Mestrado em Oceanografia Química e Geológica - Instituto Oceanográfico, Universidade de São Paulo, São Paulo. Reboita, M. S., Ambrizzi, T., Silva, B. A., Pinheiro, R. F., & Da Rocha, R. P. 2019. **The South Atlantic subtropical anticyclone: present and future climate.** *Frontiers in Earth Science*, 7, 8.

Rickaby, R. E. M., Bard, E., Sonzogni, C., Rostek, F., Beaufort, L., Barker, S., Rees, G., & Schrag, D. P. (2007). Coccolith chemistry reveals secular variations in the global ocean carbon cycle? *Earth and Planetary Science Letters*, 253(1-2), 83-95.

Rodrigues, S. V., Marinho, M. M., Jonck, C. C. C., Gonçalves, E. S., Brant, V. F., Paranhos, R., ... & Falcão, A. P. 2014. Phytoplankton community structures in shelf and oceanic waters off southeast Brazil (20–25 S), as determined by pigment signatures. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 88, 47-62.

Rost, B. & Riebesell, U. 2004. Coccolithophores and the biological pump: responses to environmental changes. In: *Coccolithophores From molecular processes to global impact*. Springer Berlin Heidelberg, Berlin, Heidelberg, pp. 99-125.

Rost, B., Riebesell, U., Burkhardt, S. & Sültemeyer, D. 2003. Carbon acquisition of bloomforming marine phytoplankton. *Limnol. Oceanogr.* 48, 55–67.

Roth, P., 1994. **Distribution of coccoliths in oceanic sediments**. In A. Winter & W. Siesser, eds. *Coccolithophores*. Cambridge: Cambridge University Press. pp.199-218.

Rühlemann, C., Müller, P.J. & Schneider, R.R. 1999. Organic Carbon and Carbonate as **Paleoproductivity Proxies: examples from High and Low Productivity Areas of the Tropical Atlantic.** In: Fischer, G., Wefer, G. (Eds.) *Use of Proxies in Paleoceanography: Examples from the South Atlantic*. Springer Berlin Heidelberg, Berlin, Heidelberg, pp. 315-344.

Rullkötter, J., 2006. Organic matter: the driving force for early diagenesis. In: *Marine Geochemistry*. Springer-Verlag, Berlin/Heidelberg, pp. 125-168.

Saavedra-Pellitero, M., Flores, J. A., Baumann, K. H., & Sierro, F. J. (2010). Coccolith distribution patterns in surface sediments of Equatorial and Southeastern Pacific Ocean. *Geobios*, 43(1), 131-149.

Saavedra-Pellitero, M., Baumann, K. H., Hernández-Almeida, I., Flores, J. A., & Sierro, F. J. (2013). Modern sea surface productivity and temperature estimations off Chile as detected by coccolith accumulation rates. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 392, 534-545. Saavedra-Pellitero, M., Baumann, K.-H., Lamy, F. & Köhler, P. 2017a. Coccolithophore variability across Marine Isotope Stage 11 in the Pacific sector of the Southern Ocean and its potential impact on the carbon cycle, *Paleoceanography*, 32, 864–880.

Saavedra-Pellitero, M., Baumann, K. H., Ullermann, J., & Lamy, F. 2017b. Marine Isotope Stage 11 in the Pacific sector of the Southern Ocean; a coccolithophore perspective. *Quaternary Science Reviews*, 158, 1-14.

Santos, T. P., Lessa, D. O., Venancio, I. M., Chiessi, C. M., Mulitza, S., Kuhnert, H., Govin, A., Machado, T., Costa, K. B., Toledo, F. A. L., Dias, B. B., & Albuquerque, A. L. S. (2017). **Prolonged** warming of the Brazil Current precedes deglaciations. *Earth and Planetary Science Letters*, 463, 1-12.

Schlitzer, R. 2017. Ocean Data View, odv.awi.de.

Schoepfer, S.D., Shen, J., Wei, H., Tyson, R.V., Ingall, E. & Algeo, T.J. 2015. Total organic carbon, organic phosphorus, and biogenic barium fluxes as proxies for paleomarine productivity. *Earth Sci. Rev.* 149, 23-52.

Schwab, C., Kinkel, H., Weinelt, M., & Repschläger, J. 2013. A coccolithophore based view on paleoenvironmental changes in the open ocean mid-latitude North Atlantic between 130 and 48 ka BP with special emphasis on MIS 5e. *Quaternary Science Reviews*, 81, 35-47.

Shannon, C. E., & Weaver, W. (1949). A mathematical model of communication. Urbana, IL: University of Illinois Press, 11, 11-20.

Silva, W. L., Nascimento, M. X., & Menezes, W. F. 2015. Atmospheric blocking in the South Atlantic during the summer 2014: a synoptic analysis of the phenomenon. *Atmospheric and Climate Sciences*, 5(04), 386.

Silveira, I. C. A. D., Schmidt, A. C. K., Campos, E. J. D., Godoi, S. S. D. & Ikeda, Y. 2000. A corrente do Brasil ao largo da costa leste brasileira. *Revista Brasileira de Oceanografia*, 48(2), pp. 171-183.

Silveira, I.C.A., Lima, J.A.M., Schmidt, A.C.K., Ceccopieri, W., Sartori, A., Franscisco, C.P.F., Fontes, R.F.C. 2008. Is the meander growth in the Brazil current system off Southeast Brazil due to baroclinic instability? *Dyn. Atmos. Oceans.* 45, 187-207.

Sousa, S.H.M., Passos, R.F., Fukumoto, M.M., Silveira, I.C.A., Figueira, R.C.L., Koutsoukos, E.A., Mahiques, M.M. & Rezende, C.E. 2006. Mid-lower bathyal benthic foraminifera of the Campos Basin, Southeastern Brazilian margin: biotopes and controlling ecological factors. *Mar. Micropaleontol*. 61, 40-57.

Soutelino, R. G., Silveira, I. C. A., Gangopadhyay, A. & Miranda, J. A. 2011. Is the Brazil Current eddy-dominated to the north of 20°S? *Geophys. Res. Lett.*, 38, L03607.

Stein, R., Hefter, J., Grützner, J., Voelker, A. & Naafs, B.D.A. 2009. Variability of surface water characteristics and heinrich-like events in the Pleistocene midlatitude North Atlantic ocean: biomarker and XRD records from IODP site U1313 (MIS 16-19). *Paleoceanography* 24.

Steinmetz, J. C. (1994). **Stable isotopes in modern coccolithophores**. *Coccolithophores*. Cambridge University Press, Cambridge, 219-229.

Stoll, H. M., & Schrag, D. P. 2000. Coccolith Sr/Ca as a new indicator of coccolithophorid calcification and growth rate. *Geochem. Geophys. Geosyst.*, 1(5).

Stoll, H.M. & Ziveri, P. 2002. Separation of monospecific and restricted coccolith assemblages from sediments using differential settling velocity. *Mar. Micropaleontol.* 46, 209-221.

Stoll, H. & Ziveri, P. 2004. **Coccolithophorid-based geochemical proxies**. In: Thierstein, H.R., Young, J.R. (Eds.), *Coccolithophores*: from Molecular Processes to a Global Impact. Springer, Berlin-Heidelberg, Germany, pp. 529-562.

Stoll, H. M., Klaas, C. M., Probert, I., Encinar, J. R., & Alonso, J. I. G. 2002a. Calcification rate and temperature effects on Sr partitioning in coccoliths of multiple species of coccolithophorids in culture. Global and Planetary Change, 34(3-4), 153-171.

Stoll, H. M., Rosenthal, Y., & Falkowski, P. 2002b. Climate proxies from Sr/Ca of coccolith calcite: calibrations from continuous culture of *Emiliania huxleyi*. *Geochimica et cosmochimica acta*, 66(6), 927-936.

Stoll, H. M., Ziveri, P., Shimizu, N., Conte, M., & Theroux, S. 2007. Relationship between coccolith Sr/Ca ratios and coccolithophore production and export in the Arabian Sea and Sargasso Sea. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 54(5-7), 581-600.

Stramma, L. & England, M. 1999. On the water masses and mean circulation of the South Atlantic Ocean. J. Geophys. Res., 104(C9): 20863-20883.

Stramma, L., Ikeda, Y., & Peterson, R. G. (1990). **Geostrophic transport in the Brazil Current region north of 20 S**. *Deep Sea Research Part A. Oceanographic Research Papers*, 37(12), 1875-1886.

Suárez-Ibarra, J. Y., Frozza, C. F., Palhano, P. L., Petró, S. M., Weinkauf, M. F., & Pivel, M. A. (2022). Calcium Carbonate Dissolution Triggered by High Productivity During the Last Glacial– Interglacial Interval in the Deep Western South Atlantic. *Frontiers in Earth Science*, 10, 830984.

Sun, X., Corliss, B.H., Brown, C.W. & Showers, W.J. 2006. The effect of primary productivity and seasonality on the distribution of deep sea benthic foraminifera in the North Atlantic. *Deep-Sea Res*. 1 53, 28–47.

Sun, X., Vizy, E. K., & Cook, K. H. 2019. Land–atmosphere–ocean interactions in the southeastern Atlantic: interannual variability. *Climate Dynamics*, 52(1-2), 539-561.

Tangunan, D., Baumann, K.-H., Pätzold, J., Henrich, R., Kucera, M., De Pol-Holz, R. & Groeneveld, J. 2017. Insolation forcing of coccolithophore productivity in the western tropical Indian Ocean over the last two glacial-interglacial cycles. *Paleoceanography* 32, 692-709.

Tangunan, D., Baumann, K. H., & Fink, C. (2020). Variations in coccolithophore productivity off South Africa over the last 500 kyr. *Marine Micropaleontology*, 160, 101909.

Toledo, F. A. L., Quadros, J. P., Camillo Jr., E., Santarosa, A. C. A., Flores, J. A. & Costa, K. B. 2016. Plankton biochronology for the last 772,000 years from the western South Atlantic Ocean, *Marine Micropaleontology*, 127, 50–62.

Tomazella, M.O. 2016. Avaliação dos fatores que controlam as variações do teor de carbonato ao longos dos últimos 140 mil anos em um testemunho marinho profundo da Bacia de Santos. Trabalho de Graduação. Universidade de São Paulo. Instituto Oceanográfico. São Paulo, SP. 53 p.

Triantaphyllou, M. V., Ziveri, P., & Tselepides, A. (2004). Coccolithophore export production and response to seasonal surface water variability in the oligotrophic Cretan Sea (NE Mediterranean). *Micropaleontology*, 50(Suppl_1), 127-144.

Tyrrell, T. e Young, J.R. 2009. **Coccolithophores**. In, Steele, John H., Turekian, Karl K. and Thorpe, Steve A. (eds.) Encyclopedia of Ocean Sciences, 2nd ed. San Diego, US. Academic Press, pp. 3568-3576.

Wefer, G., Berger, W.H., Bijma, J. & Fischer, G. 1999. **Clues to Ocean history: a brief overview of Proxies,** In: Fischer, G., Wefer, G. (Eds.), *Use of Proxies in Paleoceanography: Examples from the South Atlantic.* Springer Berlin Heidelberg, Berlin, Heidelberg, pp. 1-68.

Winter, A., Jordan, R.W. & Roth, P.H., 1994. **Biogeography of living coccolithophores in ocean waters.** In: Winter, A., Siesser, W.G. (Eds.), *Coccolithophores*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 161–177.

Yamashita, C., Sousa, S. H. D. M., Vicente, T. M., Martins, M. V., Nagai, R. H., Frontalini, F., Godoi SS, Napolitano D, Burone L, Carreira R, Figueira, R. C. L., Taniguchi NK, de Rezende CE & Koutsoukos EAM. 2018. Environmental controls on the distribution of living (stained) benthic foraminifera on the continental slope in the Campos Basin area (SW Atlantic). Journal of Marine Systems, 181, 37-52.

Yool, A., Popova, E. E., & Anderson, T. R. 2013. **MEDUSA-2.0:** an intermediate complexity biogeochemical model of the marine carbon cycle for climate change and ocean acidification studies. *Geoscientific Model Development*, 6(5), 1767-1811.

Young, J.R. & Ziveri, P. 2000. Calculation of coccolith volume and it use in calibration of carbonate flux estimates. *Deep Sea Res.* Part II Top. Stud. Oceanogr. 47, 1679-1700.

Young, J.R. 1994. Functions of coccoliths. In: Winter, A & Siesser, W. (Eds.). *Coccolithophores*. Cambridge: Cambridge University Press, pp. 63-82.

Young, J. R.,. Bergen, J.A., Bown, P.R., Burnett, J.A., Fiorentino, A. Jordan, R.W., Kleijne, A., van Niel, B.E., Romein A.J.T. & Salis K.V. (1997). Guidelines for coccolith and calcareous nannofossil terminology. *Palaeontology*. 40: 875-912.

Young, J. R., Henriksen, K., & Probert, I. (2004). **Structure and morphogenesis of the coccoliths of the CODENET species.** In: *Coccolithophores: From molecular processes to global impact.* (191-216). Springer, Berlin, Heidelberg.

Young, J.R., Bown P.R. & Lees J.A. 2014. Nannotax3 website. International Nannoplankton Association. URL: http://ina.tmsoc.org/Nannotax3.

Zeebe, R.E. 2012. History of seawater carbonate chemistry, atmospheric CO2, and ocean acidification. *Annu. Rev. Earth Planet. Sci.* 40 (1), 141–165.

Ziveri, P., Gray, W. R., Anglada-Ortiz, G., Manno, C., Grelaud, M., Incarbona, A., Rae., J. W. B., Subhas., A. V., Pallacks., S., White, A., Adkins., J. F., & Berelson, W. (2023). Pelagic calcium carbonate production and shallow dissolution in the North Pacific Ocean. *Nature communications*, 14(1), 805.

Zondervan, I., 2007. The effects of light, macronutrients, trace metals and CO2 on the production of calcium carbonate and organic carbon in coccolithophores—a review. *Deep-Sea Res.* II 54, 521–537.