



Universidade Federal do Rio Grande - FURG
Instituto de Oceanografia
Programa de Pós-Graduação em Oceanografia Biológica



UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE – FURG
INSTITUTO DE OCEANOLOGIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM OCEANOLOGIA
BIOLÓGICA

RESPOSTAS DA ASSEMBLEIA DE SIFONÓFOROS
(CNIDARIA, HYDROZOA) A VARIAÇÃO SAZONAL E
FATORES OCEANOGRÁFICOS NA REGIÃO DA
PLATAFORMA EXTERNA E TALUDE SUL E SUDESTE DO
BRASIL

JÚLIA ORTIZ KESSLER DE MORAES

Dissertação apresentada ao
Programa de Pós-graduação em
Oceanografia Biológica da Universidade
Federal do Rio Grande - FURG, como
requisito parcial à obtenção do título de
MESTRE.

Orientador: Prof.(a.) Dr.(a.) Renato Mitsuo Nagata

RIO GRANDE/RS, Brasil

Agosto de 2026



Universidade Federal do Rio Grande - FURG
Instituto de Oceanografia
Programa de Pós-Graduação em Oceanografia Biológica



RESPOSTAS DA ASSEMBLEIA DE SIFONÓFOROS (CNIDARIA, HYDROZOA) A VARIAÇÃO SAZONAL E FATORES OCEANOGRÁFICOS NA REGIÃO DA PLATAFORMA EXTERNA E TALUDE SUL E SUDESTE DO BRASIL

JÚLIA ORTIZ KESSLER DE MORAES

Dissertação apresentada ao
Programa de Pós-graduação em
Oceanografia Biológica da Universidade
Federal do Rio Grande - FURG, como
requisito parcial à obtenção do título de
MESTRE.

RIO GRANDE/RS, Brasil

Agosto de 2026

© A cópia parcial e a citação de trechos desta dissertação/tese são permitidas sobre a condição de que qualquer pessoa que a consulte reconheça os direitos autorais do autor. Nenhuma informação derivada direta ou indiretamente desta obra deve ser publicada sem o consentimento prévio e por escrito do autor.

M827r

Moraes, Júlia Ortiz Kessler de

Respostas da assembleia de sifonóforos (cnidaria, hydrozoa) a variação sazonal e fatores oceanográficos na região da plataforma externa e talude sul e sudeste do Brasil / Júlia Ortiz Kessler de Moraes. – 2026.

79f.

Dissertação (Mestrado) – Universidade Federal do Rio Grande – Programa de Pós-Graduação em Oceanografia Biológica, 2026.

Orientador: Dr. Renato Mitsuo Nagata

1. Atlântico Sul 2. Zooplâncton gelatinoso. 3. Siphonophorae.
4. Zooplâncton. I. Nagata, Renato Mitsuo. II. Título

CDU 573 (26)

Catálogo na fonte: Bibliotecária Doris Santana CRB10/1806



UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE - FURG
IO – INSTITUTO DE OCEANOGRAFIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM OCEANOGRAFIA BIOLÓGICA
E-mail: ccpgob@furg.br – home-page: www.ppgocbio.furg.br

ATA DE DEFESA DE DISSERTAÇÃO DE MESTRADO – 04/2026

Às quatorze horas do dia onze de agosto do ano de dois mil e vinte e seis, de forma virtual sala: <https://conferenciaweb.rnp.br/sala/renato-nagata>, Presencial: Auditório João Rocha - FURG/C. Carreiros, reuniu-se a Comissão Examinadora de Dissertação de Mestrado da Acad. **Julia Ortiz Kessler de Moraes**, composta pelos seguintes membros: Prof. Dr. Renato Mitsuo Nagata - Orientador – (PPGOB–IO/FURG); Prof. Dr. Erik Muxagata - (PPGOB IO-FURG); Profa. Dra. Érica Caroline Becker - (IO-USP) e Prof. Dr. Miodeli Nogueira Júnior - (UFPB). Título da Dissertação: “RESPOSTAS DA ASSEMBLEIA DE SIFONÓFOROS (CNIDARIA, HYDROZOA) À VARIAÇÃO FENOLÓGICA E FATORES OCEANOGRÁFICOS NA REGIÃO DA PLATAFORMA EXTERNA E TALUDE SUL E SUDESTE DO BRASIL”. Dando início à reunião, o orientador Prof. Dr. Renato Mitsuo Nagata agradeceu a presença de todos e fez a apresentação da Comissão Examinadora. Logo após, explicou que a candidata teria um tempo de 45 a 60 min. para explanação do tema, e cada membro da Comissão, um máximo de 30 min. para perguntas. Dando prosseguimento, passou a palavra a candidata que apresentou o tema e respondeu às perguntas formuladas. Após explanação, a Comissão aprovou o que segue: As sugestões de todos os membros da Comissão Examinadora, que seguem em pareceres em anexo, foram aceitas pelo orientador/candidata para incorporação na versão final. Foi atribuída a seguinte classificação a candidata: Prof. Dr. Erik Muxagata - Classificação: Aprovada, Profa. Dra. Erica Caroline Becker – Classificação: Aprovada e Prof. Dr. Miodeli Nogueira Júnior - Classificação: Aprovada. A candidata foi considerada APROVADA por UNANIMIDADE. Nada mais havendo a tratar eu, Clabisnei Moura de Melo – Secretário do PPGOB lavro a presente ata que após lida e aprovada, será assinada pela Comissão Examinadora, pelo aluno e pela Coordenadora do PPGOB.

Prof. Dr. Renato Mitsuo Nagata
Orientador

Prof. Dr. Erik Muxagata

Profa. Dra. Erica Caroline Becker

Prof. Dr. Miodeli Nogueira Júnior

Acad. Julia Ortiz Kessler de Moraes

Profa. Dra. Silvina Botta
Coordenadora a PPGOB

AGRADECIMENTOS

À minha mãe, Fabiane Barcelos Ortiz, que garantiu que desse tudo certo no final. Obrigada por todo o esforço, empenho e apoio nesses anos, sem ti, não teria sido possível. Te amo infinitamente.

À minha avó, Zenair Barcelos Ortiz, por toda força e apoio, por todas as vezes em que minha vida ficou mais fácil por causa do teu auxílio.

À minha irmã, Manuela Ortiz Kessler de Moraes, obrigada por estar ao meu lado independente de qualquer coisa, pela força nos momentos difíceis. Te amo infinitamente.

Ao meu parceiro, Luan Justamant Soulue, obrigada pelo apoio incondicional, por acreditar em mim, pelo amor e cuidado nos dias mais estressantes, por me lembrar que é importante comemorar até as menores conquistas.

Ao meu pai, Fábio Kessler de Moraes (*in memoriam*), um pouco deste trabalho nasceu junto com a curiosidade que despertei sobre o mar, por tua causa.

À minha amiga, Andressa Rodrigues da Silva, obrigada por caminhar ao meu lado por todos esses anos, por acompanhar as mudanças da vida e ser compreensiva, pela vida da Malu, o presente mais precioso que tu me deu.

À minha tia, Villian Cruz, obrigada por escolher nossa família, por estar presente sempre, por acreditar em mim e me apoiar.

Aos meus tios, Ana Paula Ortiz Oliveira e Cristiano Queiroz, obrigada por acreditarem em mim, acreditar que eu podia mais, por todas as vezes em que vieram ao meu socorro enquanto eu estudava.

Aos meus sogros, Sabrina Ferreira Justamant e Jorge Alberto da Silva Soulue Filho, e cunhado, Jorge Alberto da Silva Soulue Neto, que desde o início me incentivaram e viveram os altos e baixos do mestrado comigo. Obrigada pela amizade e carinho que temos.

A minha amiga, Vitória Rodrigues de Lemos, obrigada por tornar meus dias melhores, por ser um exemplo de pesquisadora, pela parceria de trabalho e amizade que

construímos.

Ao meu orientador, Renato Mitsuo Nagata, obrigada por me receber, ainda no segundo ano de graduação, por me guiar nesse caminho, por ser compreensivo. Obrigada por todo auxílio e orientação nesses anos.

A Letícia Cazarin Baldoni, que sempre me socorreu nos momentos em que eu não sabia nem por onde começar a pedir ajuda, e que, mesmo longe, consegue se fazer presente nos momentos que precisei.

A todos os meus colegas de laboratório, obrigada pela parceria e auxílio, pela disponibilidade em compartilhar conhecimento, nos momentos de lupa e de embarque.

ÍNDICE

	Página
ÍNDICE.....	6
LISTA DE TABELAS.....	8
LISTA DE FIGURAS.....	10
LISTA DE ACRÔNIMOS.....	12
RESUMO.....	13
ABSTRACT.....	14
Prefácio.....	15
1. Introdução.....	16
Figura 1. Subordem de Siphonophora.....	18
2. Objetivos.....	20
2.1 Objetivo geral.....	20
2.1. 2 Objetivos específicos.....	20
3. Material e Métodos.....	20
3.1 Área de estudo.....	20
Figura 2. Esquema de correntes e massas de água da região.....	22
3.2 Amostragens.....	22
Figura 3. Localização das estações de coleta de zooplâncton.....	24
3.3 Análise de dados.....	24
4. Resultados.....	28
Figura 4. Diagrama TS dos cruzeiros do Projeto Talude.....	30
Figura 5. Diagrama TS dos cruzeiros do Projeto Talude.....	31
Figura 6. Perfis de salinidade e temperatura.....	32
Tabela 1. Tabela faunística.....	33
Figura 7. Distribuição espacial da assembleia de sifonóforos.....	36
Figura 8. Índices de diversidade alfa da assembleia de sifonóforos.....	37
Tabela 2. Espécies indicadoras.....	38
Figura 9. Relação entre a densidade de sifonóforos e a latitude.....	39
Figura 10. Relação entre a densidade de copépodes e a densidade total de sifonóforos	40
Figura 11. Análise de Redundância (RDA).....	41
Figura 12. Curvas ajustadas dos modelos aditivos generalizados (GAMs).....	43
5. Discussão.....	44
2.3.1. Considerações sobre fauna de sifonóforos na região da plataforma e talude sul e sudeste do Brasil.....	44
2.3.2. Respostas sazonais da assembleia de sifonóforos.....	45
2.3.3. Limitações do trabalho.....	50

LISTA DE TABELAS

Tabela	Página
Tabela 1. Tabela faunística.....	32
Tabela 2. Espécies indicadoras.....	37

LISTA DE FIGURAS

Figura	Página
Figura 1. Subordem de Siphonophora.....	16
Figura 2. Esquema de correntes e massas de água da região.....	20
Figura 3. Localização das estações de coleta de zooplâncton.....	22
Figura 4. Diagrama TS dos cruzeiros do Projeto Talude de outono de 2013 (A) e primavera de 2014 (B).....	28
Figura 5. Diagrama TS dos cruzeiros de inverno de 2023 (A) e verão de 2023 (B) do Projeto Talude.....	29
Figura 6. Perfis de salinidade e temperatura.....	30
Figura 7. Distribuição espacial da assembleia de sifonóforos.....	34
Figura 8. Índices de diversidade alfa da assembleia de sifonóforos.....	35
Figura 9. Relação entre a densidade de sifonóforos (col. m ⁻³) e a latitude ao longo da área de estudo.....	37
Figura 10. Relação entre a densidade de copépodes e a densidade total de sifonóforos (col. m ⁻³).....	38
Figura 11. Análise de Redundância (RDA) da composição da assembleia em função das variáveis ambientais.....	39
Figura 12. Curvas ajustadas dos modelos aditivos generalizados (GAMs) para as espécies A. tetragona (a), E. mitra (b) e C. appendiculata (c).....	41

LISTA DE ACRÔNIMOS

Água Subantártica de Plataforma.....	ASAP
Água da Pluma do Rio da Prata	APRP
Água subtropical de plataforma	ASTP
Água Central do Atlântico Sul.....	ACAS
Confluência Brasil- Malvinas.....	CBM
Corrente das Malvinas.....	CM
Corrente da Patagônia.....	CP
Corrente do Brasil.....	CB
Água Costeira	AC
Água Tropical.....	AT

RESUMO

Sifonóforos são organismos gelatinosos coloniais amplamente distribuídos nos oceanos, os quais ocorrem desde a superfície, até aproximadamente 4500 m de profundidade. São predadores importantes das teias tróficas pelágicas, alimentando-se de pequenos crustáceos, larvas e peixes, e podem atingir elevadas biomassas e atuar na estruturação da comunidade zooplancônica. Amostras deste estudo (N= 95) foram coletadas entre 2013 e 2023 por meio de arrastos oblíquos com rede bongo sobre a plataforma externa e o talude das regiões Sul e Sudeste do Brasil. Análises multivariadas descreveram como os fatores oceanográficos, e gradientes espaciais e sazonais influenciam a assembléia de sifonóforos. Foram registradas 103.175 colônias, classificadas em 38 taxa. *Ceratocymba dentata* foi registrada pela primeira vez no Rio Grande do Sul. *Diphyes bojani* e *Bassia bassensis* apresentaram as maiores abundâncias e frequências de ocorrência. Os sifonóforos ocorreram em toda a área de estudo e estações do ano, porém a sazonalidade foi o principal fator estruturador da assembleia, com redução da densidade e alterações na composição de espécies durante o inverno. Nesta estação, o extremo sul da área de estudo foi influenciado pela Água da Pluma do Rio da Prata e apresentou uma assembleia distinta, caracterizada por espécies costeiras como *Muggiaea kochii*. A análise de redundância indicou que salinidade superficial, temperatura superficial, temperatura profunda e salinidade profunda explicaram, conjuntamente, 9,28% da variação observada na assembleia e a temperatura superficial foi a variável mais importante para a estruturação da assembleia. A densidade de sifonóforos apresentou relação positiva com a densidade de copépodes. A distribuição geral dos sifonóforos tendeu a maiores densidades em latitudes intermediárias, com redução em direção ao norte e ao sul. A abundância e composição dos sifonóforos foram influenciadas principalmente pelo efeito sazonal, por fatores abióticos associados a feições oceanográficas (e.g. APRP) e, em menor escala, pela produtividade secundária da região. Esse trabalho ampliou o conhecimento espacial e temporal dos sifonóforos, servindo como base para o monitoramento de futuras alterações associadas à variabilidade climática.

Palavras-chave: Atlântico Sul, zooplâncton gelatinoso, Siphonophorae, Zooplâncton

ABSTRACT

Siphonophores are colonial gelatinous organisms widely distributed throughout the oceans, occurring from surface waters to depths of approximately 4500 m. They are important predators in pelagic food webs, feeding mainly on small crustaceans, larvae, and fish, and may reach high biomasses, contributing to the structuring of zooplankton communities. In this study, 95 samples were collected between 2013 and 2023 through oblique bongo net tows over the outer continental shelf and slope of the southern and southeastern Brazilian regions. Multivariate analyses were applied to investigate how oceanographic conditions, spatial gradients, and seasonal variability influence siphonophore assemblages. A total of 103,175 colonies were recorded and classified into 40 taxa. *Ceratocymba dentata* was recorded for the first time in Rio Grande do Sul. *Diphyes bojani* and *Bassia bassensis* showed the highest abundances and frequencies of occurrence. Although siphonophores were present throughout the study area and during all seasons, seasonality was the main factor structuring the assemblage, with reduced densities and changes in species composition during winter. During this season, the southernmost region was influenced by the presence of the La Plata River plume, resulting in a distinct assemblage characterized by the occurrence of coastal species such as *Muggiaea kochii*. Redundancy analysis (RDA) indicated that surface salinity, surface temperature, bottom salinity, and bottom temperature together explained 9.28% of the variation in siphonophore assemblage composition, with surface temperature showing the strongest association with the observed assemblage structure. Siphonophore density showed a positive relationship with copepod density; however, this relationship had low explanatory power. Overall, siphonophore distribution showed a tendency toward higher densities at intermediate latitudes, with decreases toward northern and southern limits of the study area. The distribution and abundance of siphonophores were primarily influenced by seasonal dynamics and abiotic factors associated with oceanographic features (e.g. LPRP), while secondary productivity appeared to play a smaller role. This study expands the knowledge of the spatial and temporal patterns of siphonophore assemblages in the South Atlantic, providing a baseline for monitoring future changes associated with climate variability. **Keywords:** South Atlantic; gelatinous zooplankton; Siphonophorae; zooplankton

Prefácio

Esta dissertação foi desenvolvida junto ao Programa de Pós-Graduação em Oceanografia Biológica da Universidade Federal do Rio Grande (FURG). Os dados utilizados foram obtidos durante cruzeiros oceanográficos realizados entre os anos de 2013 e 2023 a bordo do Navio Oceanográfico Atlântico Sul, sob o escopo do Projeto Talude III (“Avaliação da distribuição e abundância de cetáceos no talude e plataforma externa do Sudeste-Sul do Brasil: uma abordagem ecossistêmica”).

O interesse pelo tema surgiu, inicialmente, pela curiosidade sobre organismos tão pouco conhecidos e de morfologia tão complexa, com formas completamente distintas para a mesma espécie. A pesquisa teve continuidade devido a necessidade de preencher as lacunas de conhecimento sobre os sifonóforos, especialmente nesta região do oceano Atlântico Sul, visto que, há pouco tempo, o importante papel que esses organismos desempenham como predadores nas teias tróficas ainda era insuficientemente conhecido. No entanto, sabe-se que o grupo ocorre na maioria das coletas de zooplâncton oceânico e, inclusive, pode dominar numericamente amostras de zooplâncton, eventualmente se sobressaindo sobre outros grupos usualmente mais abundantes, como os copépodes. Além disso, devido ao cenário atual de mudanças climáticas, é de extrema importância que essas espécies sejam estudadas e seus padrões de distribuição e abundância, bem como os fatores que interferem nisto, sejam explicados, visto que esse grupo atinge altas densidades. Essa dissertação está distribuída em dois capítulos. O Capítulo 1 apresenta a introdução e os objetivos deste trabalho. O capítulo 2 reúne os materiais e métodos, os resultados e sua discussão, formando a base para a elaboração do manuscrito que será destinado à publicação.

1. Introdução

O zooplâncton desempenha um importante papel nas teias tróficas marinhas, por conter grande parte dos consumidores primários responsáveis pela transferência de energia para os níveis tróficos superiores (Banse 1995; Thorpe 2024). Podem ser bioindicadores e também desempenham um importante papel no sequestro de carbono, através do processo da bomba biológica (Schnack- Schiel & Isla 2005; Richardson 2008).

Entre os animais do zooplâncton, encontramos organismos de diferentes filos que compartilham algumas características, como o corpo frágil e composto por mais de 95% de água (Larson 1986). Apesar de não existir uma história evolutiva comum entre esses organismos, esse grande grupo artificial é comumente denominado de “zooplâncton gelatinoso” (Haddock 2004). Dentro deste agrupamento é comum encontrar diversos organismos carnívoros como os ctenóforos, as medusas e os sifonóforos (Purcell 1997; Mapstone 2014). Esses animais eventualmente atingem altas densidades, quando as condições ambientais são favoráveis (Condon et al. 2012) e se alimentam de outros organismos do zooplâncton, podendo exercer pressão predatória estruturadora na comunidade zooplancônica (Mills 1995; Pagès et al. 2001; Damian-Serrano et al. 2022; von Montfort et al. 2026).

Os sifonóforos (Hydrozoa, Siphonophorae) são organismos coloniais, com uma grande variedade morfológica, inclusive entre diferentes fases do ciclo de vida de uma mesma espécie. As colônias são formadas por zoóides geralmente tentaculados, que podem se expandir por dezenas de metros. Segundo o Guinness Book, o maior organismo colonial de vida livre já encontrado pertence a espécie *Apolemia uvaria* (Lesueur, 1815) e possuía cerca de 119 metros de comprimento, tornando-se eventualmente um dos maiores invertebrados conhecidos (Mapstone 2014; Schmidt Ocean Institute 2020, Guinness World of Records 2020). Em sua maioria, são holoplanctônicos, com exceção de espécies da família Rhodaliidae, que é bentônica, vivendo associada ao fundo marinho (Hissmann 2005; Mapstone 2014). Ocupam todos os oceanos e vivem na coluna de água desde a superfície até, aproximadamente, 4500 metros. A maior parte das espécies são oceânicas, mas algumas podem ocorrer em zonas costeiras rasas, inclusive dentro de estuários (Nogueira Jr. 2012; Nagata et al.

2014). Porém, a grande maioria das espécies está restrita a águas com salinidade próxima a do oceano aberto (35) (Pugh 1999).

O ciclo de vida dos sifonóforos é complexo, a fase larval da maioria das espécies ainda é desconhecida (Mapstone 2014). Algumas colônias possuem zoóides com gametas femininos e masculinos, sendo portanto espécies monóicas, enquanto outras espécies dióicas. A colônia possui zoóides adaptados às diferentes funções, as brácteas servem para proteção e reserva de energia, os gastrozoóides, para alimentação, gonozoóides, para a reprodução, e os nectóforos e pneumatóforos, para natação e flutuação, respectivamente (Mackie et al 1987; Carré & Carré 1991).

Existem 192 espécies conhecidas de sifonóforos no mundo (Hetherington et al. 2022), entre elas, 88 ocorrem no Brasil (Oliveira et al 2016; Tosetto et al. 2022, 2024). Tradicionalmente, esses organismos eram divididos em três subordens: Physonectae, Cystonectae e Calycophorae, separados principalmente pela presença ou ausência dos zoóides específicos para locomoção (Figura 1). Porém, estudos filogenéticos com dados moleculares sugerem uma reorganização taxonômica, já que a subordem Cystonectae foi considerada monofilética, porém Physonectae foi considerada um agrupamento parafilético, pois algumas linhagens possuem uma proximidade maior com Calycophorae. Assim, as duas antigas subordens, Physonectae e Calycophorae, foram agrupadas no clado Codonophora (Dunn et al. 2005; Mapstone 2014; Munro et al. 2018).

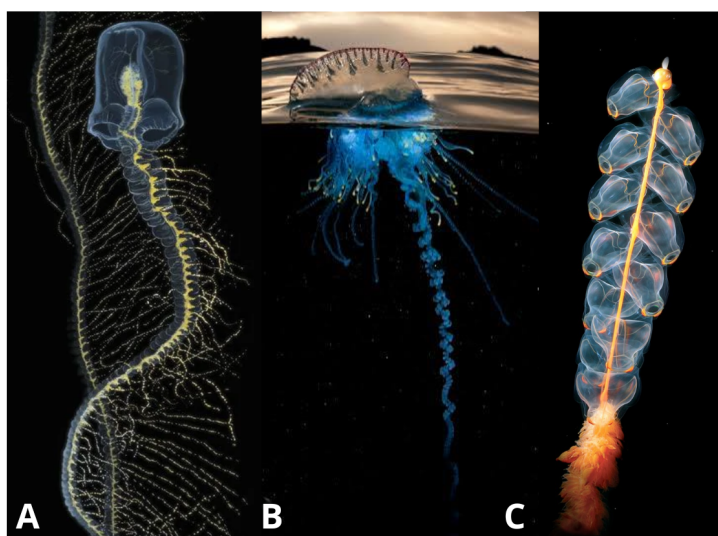


Figura 1. Subordem de Siphonophora. A) Calycophorae; B) Cystonectae; C) Physonectae.

Estes organismos ainda são tradicionalmente subamostrados em amostragens de zooplâncton convencionais conduzidas com redes de plâncton pequenas. Devido a seus corpos gelatinosos e extensos, as colônias frágeis costumam ser destruídas pelas redes de coleta convencionais, tornando difícil uma compreensão mais profunda sobre a morfologia e funcionamento das colônias, assim como os estudos e experimentos com os organismos vivos ainda são escassos (Haddock 2004; Mapstone 2014). Atualmente, com o uso de veículos operados remotamente (ROV's), mergulhos científicos e estudos envolvendo genética, tornou-se possível observar os sifonóforos no ambiente natural, estudar seus hábitos de vida e ecologia, e coletar colônias sem que ocorra fragmentação (Silgueiro & Robison 2000; Araújo 2012; Gershwin et al. 2014; Panasiuk et al. 2020). A maior parte das espécies conhecidas pertence à subordem Calycophorae (150 spp.), que abrange os menores organismos do grupo, essas colônias são coletadas com maior facilidade, sofrendo menos fragmentação (Pugh 1999).

O papel que os sifonóforos representavam nas teias alimentares marinhas era pouco conhecido, porém, estudos recentes mostram que esses organismos estão presentes como presas e como predadores no ambiente marinho (Damian-Serrano et al. 2022; Hetherington et al. 2022, 2024). Animais do zooplâncton gelatinoso, como medusas e ctenóforos, podem predação colônias de sifonóforos, principalmente calicóforos, além disso, também são predados por peixes, alguns tubarões, aves marinhas e tartarugas (Hetherington et al. 2022). Os sifonóforos são predadores carnívoros, consumindo zooplâncton gelatinoso, como ctenóforos e salpas, além de algumas medusas, também se alimentam de quetognatas, poliquetas e moluscos. Além desses organismos, pequenos peixes e crustáceos, como os copépodes, também são presas frequentes dos sifonóforos (Purcell 1981a; Damian-Serrano et al. 2022; Hetherington et al. 2022, 2024).

As colônias desses organismos podem atingir altas densidades (>140 col. m^{-3}) (Nagata et al. 2014) principalmente em condições favoráveis, assim, podem competir por alimento com espécies de peixes de importância econômica, além de predação os juvenis (Pagés et al. 2001). Também existem registros de grandes agregações desses organismos causando prejuízos econômicos a fazendas de salmão (Båmstedt et al.

1998). As agregações de sifonóforos podem causar impacto de predação significativo na comunidade zooplancônica (Purcell 1985; Pagès et al. 2001), podendo restringir a transferência trófica e prejudicar o recrutamento de várias espécies pelágicas, visto que consomem, principalmente, pequenos copépodes (Biggs 1977; Purcell 1982; Purcell & Kremer 1983; Hetherington et al. 2022). Por isso, os sifonóforos são populações-chave de grande impacto trófico sobre os ecossistemas pelágicos (Pugh 1984; Greve 1994).

Além da importância ecológica no funcionamento das teias tróficas, muitas espécies podem ser consideradas indicadoras de massas de água, como *Muggiaea kochii* (Will, 1844) e *Muggiaea atlantica* Cunningham, 1892 que indicam a presença de águas costeiras, com baixa salinidade ($\leq 33,5$) (Blackett M. 2018; Nogueira Jr. et al. 2018; McGuinness et al. 2025), já *Diphyes antarctica* Moser, 1925 e *Muggiaea bargmannae* Totton, 1954 são espécies que costumam habitar águas mais frias de origem antártica (Palma et al. 2014). Espécies como *Bassia bassensis* (Quoy & Gaimard, 1833) e *Diphyes dispar* Chamisso & Eysenhardt, 1821 costumam estar associadas a ambientes oceânicos ou regiões de ressurgência (Pages et al. 2001; Palma & Silva 2006).

Devido a essas características específicas, a ocorrência de assembleias distintas de sifonóforos associadas a diferentes massas de água tem sido amplamente registrada na literatura (Mackie et al. 1987; Pagés & Gili 1991). Porém, os estudos sobre sifonóforos ainda são limitados no Brasil (Lopes 2007; Nogueira Jr. 2012; Mapstone, 2014, Nogueira Jr. 2018) e em sua grande maioria, abrangem áreas espacialmente mais restritas, com pouca variação latitudinal (Abreu & Nogueira 1989; Lopes, 2007; Nogueira Jr. 2012). Assim torna-se difícil entender de maneira completa como a assembleia de sifonóforos se comporta em larga escala e quais fatores ambientais a influenciam.

Visto que o papel dos sifonóforos nas teias tróficas, assim como a capacidade de atingir altas densidades vem sendo registrado na literatura (Purcell 1982; Pagés et al. 2001; Nagata et al. 2014), é de extrema importância que se conheça como as variáveis ambientais podem afetar a abundância e distribuição dessas espécies. Além disso, no cenário atual, existe uma grande preocupação com as mudanças climáticas e como elas alteram as dinâmicas oceanográficas e populacionais (Purcell 2005; Licandro et al. 2012). Quando se trata de espécies cosmopolitas e adaptadas a climas tropicais e

subtropicais, é necessário que se entenda como os fatores ambientais afetam a dinâmica das assembleias e a capacidade de distribuição das espécies. Com isso, essas espécies podem ser usadas como indicadoras de mudanças ambientais em curso.

2. Objetivos

2.1 Objetivo geral

Analisar a distribuição e a abundância dos sifonóforos da região da Plataforma continental externa e Talude do Sudeste e Sul do Brasil, e descrever a influência dos fatores abióticos e bióticos nos padrões de distribuição do grupo.

2.2 Objetivos específicos

I. Realizar um levantamento faunístico da assembleia de sifonóforos (Cnidaria, Hydrozoa) das regiões da Plataforma Continental externa e Talude do Sudeste e Sul do Brasil;

II. Identificar padrões de distribuição latitudinal e sazonal das assembleias de sifonóforos;

III. Identificar as possíveis relações das variáveis abióticas (*i.e* temperatura, salinidade) e bióticas (densidades de copépodes) com as assembleias de sifonóforos.

3. Material e Métodos

3.1 Área de estudo

As amostragens compreenderam a plataforma externa e talude continental do sudeste e sul do Brasil, desde Cabo Frio, no Rio de Janeiro (22° 52' 46"S), até Chuí, no Rio Grande do Sul (33° 41' 28"S), totalizando uma extensão de costa de, aproximadamente, 2.000km, entre as isóbatas de 90 á 3000 m (Rossi- Wongtschowski & Madureira 2006). A área de estudo é composta por correntes oceânicas que carregam massas de água distintas (Silveira et al. 2000), locais com ressurgência, como ao largo de Cabo Frio e Cabo de Santa Marta Grande (Castro & Miranda 1998; Castelao & Barth 2006) e também, várias regiões com grandes aportes continentais (Piola et al.

2005). Assim, a totalidade da área de amostragem abrange diferentes processos costeiros e oceanográficos. No Oceano Atlântico oeste, a Corrente Sul Equatorial sofre uma bifurcação que dá origem a outras duas correntes, a Corrente Norte do Brasil e a Corrente do Brasil (CB). A CB flui em direção ao sul, transportando águas mais quentes e salinas, como a Água Tropical (AT) (temperatura $>18,5\text{ }^{\circ}\text{C}$, salinidade >36) e essa massa de água ocupa os primeiros 200m da coluna de água (Cirano et al 2006).

A CB é uma feição oceanográfica muito importante da margem oeste do Oceano Atlântico Sul (Piola et al. 2000; Silveira et al. 2000). Na região entre $33\text{-}38^{\circ}\text{S}$, a CB converge com a Corrente das Malvinas (CM), formando a região da Confluência Brasil-Malvinas (CBM) (Rossi-Wongtschowski & Madureira, 2006). Assim, é formada a Água Central do Atlântico Sul (ACAS), que se distribui dos 200 aos 750 metros de profundidade. Sazonalmente, essa massa de água pode ascender à zona eufótica e até à superfície, devido à ação dos ventos nordeste, que são intensificados durante a primavera e verão, empurrando a Água Costeira (AC) para fora da costa (Silveira et al. 2000; Pereira et al. 2005; Brandini et al. 2014; Sasaki et al. 2024). Na região de Cabo Frio, RJ, ocorre uma ressurgência, onde as águas costeiras são empurradas pelos ventos de nordeste para longe da costa, permitindo que a ACAS ascenda a superfície (Castro et al. 2005). Assim como no Cabo de Santa Marta Grande, onde também ocorrem eventos de ressurgência influenciados pelos ventos de nordeste. Dessa forma, a interação entre os meandros da CB, a orientação da linha de costa, a declividade e a largura da plataforma continental e a interação com processos meteorológicos (e.g. ventos) possuem um papel importante nesses eventos de ressurgência e nas intrusões sazonais da ACAS sobre a plataforma continental (Campos et al. 2013; Acha et al. 2004).

A Água Costeira (AC) é formada pela mistura entre AT e ACAS com as águas de aportes continentais, que ocupam a maior parte da plataforma continental rasa, em regiões internas a isóbata de 50 m (Pereira et al. 2005; Nogueira Jr et al. 2018). Na parte sul da plataforma existe a influência da Água Subantártica de Plataforma (ASAP) durante o inverno, que é transportada para o norte pela Corrente da Patagônia (CP). A interação da ASAP com a água do Estuário do Rio da Prata e, em menor escala, com a água do Estuário da Lagoa dos Patos forma a Água da Pluma do Rio da Prata (APRP), uma massa de água pouco salina (<26) e fria ($<11^{\circ}\text{C}$), que segue para o norte

empurrada pela ação de sistemas frontais com predominância de ventos do quadrante sul (Piola et al. 2000; Piola et al. 2008). A mistura entre AT, ACAS e APRP forma a Água subtropical de plataforma (ASTP), que vai se distribuir entre a plataforma interna e externa durante o inverno (Piola et al. 2000).

Assim, a área de estudo é influenciada pela sazonalidade desses processos oceanográficos e meteorológicos e essas variações alteram os regimes de posicionamento das massas de água e de mistura na plataforma e talude (Figura 2) (Castro et al. 2005; Sasaki et al. 2024). Essas variações também alteram a dinâmica da distribuição e abundância das espécies, influenciando diretamente o ecossistema marinho (Bonecker et al. 2014; Brandini et al. 2018).

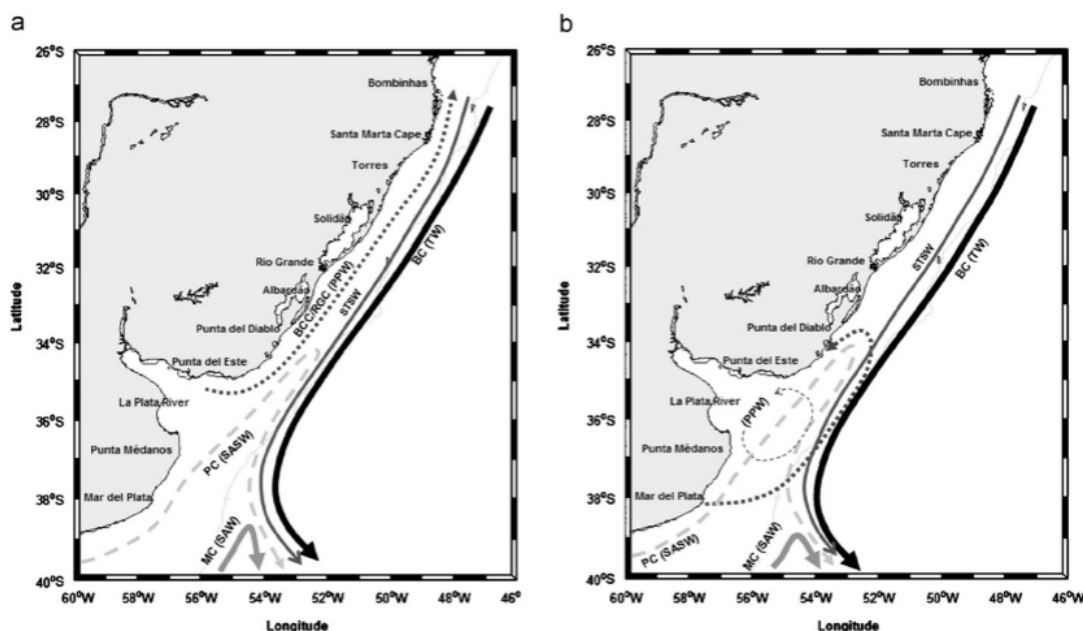


Figura 2. Esquema de correntes e massas de água da região. (a) inverno, (b) verão, BC: Corrente do Brasil, PC: Corrente da Patagônia, MC: Corrente das Malvinas, BCC: Corrente Costeira do Brasil. Fonte: Piola et al., 2000

3.2 Amostragens

As amostras foram coletadas no escopo do Projeto Talude III (“Avaliação da distribuição e abundância de cetáceos no talude e plataforma externa do Sudeste-Sul do Brasil: uma abordagem ecossistêmica”), um projeto interdisciplinar, financiado pelas empresas CHEVRON (CHEVRON BRASIL UPSTREAM FRADE LTDA) e PRIO

S.A. Os cruzeiros foram realizados a bordo do Navio Oceanográfico Atlântico Sul, da Universidade Federal do Rio Grande - FURG.

Foram utilizados dados coletados durante um cruzeiro de primavera, que ocorreu entre novembro e dezembro de 2014, com 22 amostras coletadas, um cruzeiro de outono, entre maio e junho de 2013, com 17 amostras coletadas, um cruzeiro de verão, entre fevereiro e março de 2023, com 37 amostras, e um cruzeiro de inverno, entre agosto e setembro de 2023, com 29 amostras coletadas (Figura 3). Todas as amostras foram triadas para a obtenção dos dados de biodiversidade, porém, amostras com problemas nos dados de volume amostrado foram desconsideradas nas análises estatísticas. As amostragens de plâncton foram realizadas com rede bongo (diâmetro da boca de 60 cm e malha de 300 μ m e 500 μ m). A rede bongo foi rebocada de forma oblíqua, dos 200 metros de profundidade até a superfície, na região do talude. Sobre a plataforma externa, foi rebocada desde cinco metros acima do fundo, até a superfície. A rede foi equipada com um fluxômetro calibrado (General Oceanics 2030R) para se estimar o volume filtrado. As amostras foram preservadas em solução de formaldeído a 4%. Neste trabalho foram analisadas apenas amostras da rede de malha de 300 micrômetros.

Para se estimar o volume de água filtrado e calcular-se a densidade de organismos por metro cúbico, foi utilizada a fórmula:

$$V = A \times N \times F \quad (1)$$

Onde, A= área da boca da rede, m^2 ($\pi \times R^2$), R= raio da rede (m), N= número de revoluções do fluxômetro e F= fator de calibração do fluxômetro ($m \cdot revolução^{-1}$). Em todas as estações, dados abióticos foram obtidos com o CTD Seabird (SBE19), desde a superfície, até aproximadamente 5 metros do fundo.

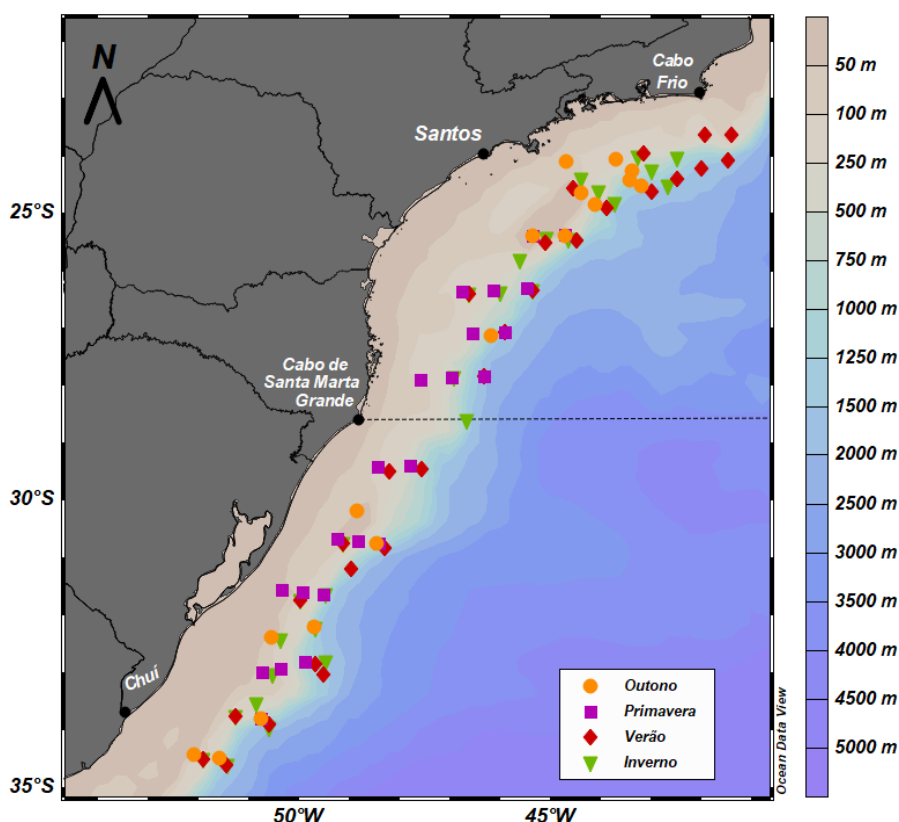


Figura 3. Localização das estações de coleta de zooplâncton amostradas durante os cruzeiros de primavera (2014), verão (2023), outono (2013) e inverno (2023) do Projeto Talude, realizados nas regiões da plataforma continental externa e talude do Sul e Sudeste do Brasil. A linha tracejada indica o limite utilizado para a divisão entre os setores sul e sudeste, correspondente ao Cabo de Santa Marta Grande ($28^{\circ} 36' 14''\text{S}$).

3.3 Análise de dados

Em laboratório, as amostras foram triadas em sua totalidade sob microscópio estereoscópio para a identificação dos sifonóforos até o menor nível taxonômico possível, segundo a literatura (e.g. Totton 1965; Pugh 1999). Para cada espécie foi calculada a frequência de ocorrência (FO), porcentagem de amostras que uma determinada espécie ocorreu do total de amostras, e a abundância relativa (RA), porcentagem de espécimes de uma única espécie em relação ao total de organismos.

As variáveis abióticas de temperatura superficial e salinidade superficial foram obtidas a partir da medição realizada pelo CTD nos 2 metros de profundidade, ou na primeira medição realizada, em casos de erro na medição nos primeiros metros. Já a

salinidade profunda e a temperatura profunda foram obtidas a partir da medição do CTD realizada nos 200m de profundidade, para estações de coleta onde a profundidade local era mais rasa, o dado de fundo foi considerado a última medição realizada pelo CTD. O índice de estratificação de salinidade e temperatura foi calculado através da subtração do dado de profundidade pelo dado de superfície, e para as médias, foi calculada a média aritmética dos valores da coluna de água. Com os dados de temperatura e salinidade obtidos pelo CTD foram feitos os diagramas TS das estações que apresentaram alguma característica de assembleia distinta do padrão observado nas demais, além do diagrama total para cada um dos cruzeiros. Para definir as massas de água presentes nessas estações, foi utilizada a tabela de índices termohalinos compilados e apresentados em Baldoni (2019), e o software Ocean Data View (ODV) (Schlitzer, 2023). Posteriormente, foi adicionada a variável biótica abundância de copépodes (org. 100m³), que foi calculada somando a abundância total de copépodes de cada estação. Esse dado foi disponibilizado através dos relatórios dos cruzeiros de Outono, Verão e Inverno do Projeto Talude III, onde foi realizada a contagem de uma alíquota representativa de cada amostra e a identificação dos copépodes presentes.

O conjunto completo de amostras foi separado em três fatores. Latitudinalmente, as amostras foram divididas em dois níveis: *i*- “setor sudeste”, aquelas situadas ao norte do cabo de Santa Marta Grande (28° 36′ 14″ S); e *ii*- “setor sul” para aquelas situadas ao sul deste ponto. Em relação às estações do ano, uma vez que cada cruzeiro foi realizado em uma estação, considerou-se os níveis Primavera, Verão, Outono e Inverno. Em relação à batimetria, as amostras foram divididas entre região da plataforma, onde a profundidade local era igual ou menor que 200 m, e região do talude, onde a profundidade local era maior que 200 m.

Todas as análises estatísticas foram realizadas no software R (R Core Team, 2021). As análises multivariadas, incluindo a Análise de Correspondência Destendenciada (DCA), Análise de Redundância (RDA), Análise de Variância Multivariada Permutacional (PERMANOVA) e os cálculos dos índices de diversidade, foram conduzidos utilizando o pacote *vegan* (Oksanen et al. 2026). A análise de Valor Indicativo das Espécies (IndVal) foi realizada com o pacote *indicspecies* (De Cáceres & Legendre 2009), enquanto os Modelos Aditivos Generalizados (GAMs) foram ajustados

com o pacote *mgcv* (Wood 2017). A elaboração dos gráficos foi realizada com o pacote *ggplot2* (Wickham 2016). Os testes de Kruskal-Wallis, Wilcoxon foram executados utilizando funções nativas do R, já o teste de Dunn foi executado utilizando o pacote *FSA* (Ogle et al. 2023).

Para visualizar os padrões de distribuição e abundância dos sifonóforos foram produzidos gráficos de pizza através do Microsoft excel, com porcentagem simples, o tamanho dos gráficos de pizza reflete as classes de abundância. Posteriormente, os mapas foram adicionados às suas respectivas estações através do software Ocean Data View e de um editor de imagem.

Para se testar possíveis diferenças nas densidades dos sifonóforos entre os fatores setor, estação do ano e batimetria, além da interação entre eles, foi realizado um teste de Kruskal-Wallis (Kruskal e Wallis, 1952), para as estações do ano, quando foi observado diferenças estatísticas foi aplicado o teste de Dunn com correção de Holm (Dunn, 1964; Holm, 1979). Para avaliar a diferença de densidade entre setor e região, foi aplicado o teste não paramétrico de Wilcoxon (Wilcoxon, 1945).

Para cada estação de coleta foi calculada a riqueza de espécies (S), o índice de diversidade de Shannon-Wiener (H') e o índice de equitabilidade de Pielou (J'). Inicialmente foi aplicado o teste de Shapiro-Wilk (Shapiro e Wilk, 1965) para avaliar se os dados possuíam distribuição normal. Como o pressuposto de normalidade não foi atendido, as comparações entre as estações do ano foram realizadas por meio do teste de Kruskal-Wallis, seguido do teste de Dunn com correção de Holm (Dunn, 1964; Holm, 1979).

Todas as análises estatísticas foram realizadas utilizando-se uma matriz de densidade de espécies e uma matriz com os dados das estações amostrais, as variáveis bióticas, abióticas e os fatores. A matriz da comunidade possui uma alta ocorrência de zeros e espécies muito abundantes, para atenuar esses efeitos, a matriz passou pela transformação de Hellinger (Legendre & Gallagher, 2001). A transformação faz o cálculo da raiz quadrada das frequências relativas de cada taxon por unidade amostral.

As diferenças na composição da assembleia foram avaliadas por meio de uma Análise de Variância Multivariada Permutacional (PERMANOVA) (Anderson, 2001),

utilizando 999 permutações. Para identificar as espécies indicadoras dos diferentes fatores (estações do ano, setor e região), foi realizada uma Análise de Valor Indicativo (Indicator Value Analysis – IndVal), com o índice proposto por Dufrêne & Legendre (1997). A significância das espécies indicadoras foi testada por meio de 999 permutações. As análises foram realizadas no *software* R utilizando o pacote *vegan* (Oksanen et al. 2026) e também a função *multipatt* do pacote *indicspecies* (De Cáceres & Legendre 2009).

Para avaliar variação latitudinal da densidade de sifonóforos foram realizados Modelos Aditivos Generalizados (GAMs) (Hastie e Tibshirani, 1990) , utilizando a latitude como variável explicativa. Também foi realizado um modelo incluindo o efeito da estação do ano para avaliar possíveis variações sazonais na resposta latitudinal. Os modelos foram realizados no pacote *mgcv* (Wood 2017) e avaliados por meio dos valores de deviança explicada, R^2 ajustado e significância dos termos suavizados. A relação entre a densidade total de sifonóforos e a densidade de copépodes foi avaliada por meio de um Modelo Aditivo Generalizado (GAM), utilizando o *software* R. Ambas as variáveis foram transformadas por meio de logaritmo natural de $((x + 1))$ [$\log(1p)$], visando reduzir a influência de valores extremos e permitir a inclusão de valores iguais a zero. Foi ajustado um GAM com distribuição Gaussiana, utilizando uma função suavizadora (*smooth*) para avaliar a relação entre a densidade de copépodes e a densidade total de sifonóforos. A escolha da complexidade da função suavizadora foi realizada automaticamente durante o ajuste do modelo, e os parâmetros foram estimados pelo método REML (*Restricted Maximum Likelihood*).

Para se analisar possíveis correlações nas densidades das espécies e variáveis abióticas, foram utilizados métodos de ordenação canônica. Uma Análise de Correspondência Destendenciada (DCA) (Hill e Gauch, 1980). foi realizada para determinar o comprimento do gradiente ecológico e decidir entre o método de Análise de Correlação Canônica (CCA) (Hotelling, 1936) e Análise de Redundância (RDA) (Legendre e Legendre, 2012) . Foi realizada a transformação na matriz de densidades das espécies, utilizando o método Hellinger, para reduzir a influência de espécies extremamente abundantes (Legendre & Gallagher 2001). O comprimento do primeiro eixo da DCA foi de 3,26 desvios padrão, situando-se na zona de transição entre

respostas lineares e unimodais (Lepš & Šmilauer 2003). Assim, modelos de RDA e CCA foram ajustados e comparados. O modelo linear apresentou maior poder explicativo ($R^2_{\text{adj}} = 0,301$) em relação ao modelo unimodal ($R^2_{\text{adj}} = 0,199$), indicando maior adequação da RDA para avaliar a relação entre a composição da assembleia e as variáveis ambientais. As variáveis ambientais foram padronizadas e a multicolinearidade foi avaliada por meio do Fator de Inflação da Variância (VIF). Foi realizada a avaliação da colinearidade entre as variáveis ambientais por meio do fator de inflação da variância (VIF). Os valores obtidos foram 1,08 para salinidade superficial, 1,19 para temperatura superficial, 8,76 para temperatura profunda e 8,46 para salinidade profunda. Apesar dos valores elevados de VIF para temperatura e salinidade profundas, as quatro variáveis foram mantidas no modelo de RDA, que foi ajustado considerando salinidade superficial, temperatura superficial, temperatura profunda e salinidade profunda.

Para avaliação individual das respostas das espécies aos gradientes ambientais foram ajustados GAMs univariados. Utilizando a densidade da espécie a cada uma das variáveis ambientais consideradas (latitude, temperatura e salinidade de superfície e de fundo, índices de temperatura e salinidade, isóbata e densidade de copépodes), totalizando 9 variáveis testadas por espécie. Foi utilizada a distribuição Tweedie, adequada para dados de densidade contínuos, positivos e com ocorrência de zeros. Os modelos foram ajustados pelo método REML (*Restricted Maximum Likelihood*), com controle de convergência de até 200 iterações. Para cada combinação espécie $\times$ variável ambiental, foram extraídos os graus de liberdade efetivos (edf) do termo suave, o valor de p, a deviança explicada e o R^2 ajustado, sendo consideradas significativas as relações com $p < 0,01$. As relações significativas foram posteriormente representadas graficamente, mostrando a curva de resposta ajustada pelo GAM (com intervalo de confiança de 95%).

4. Resultados

4.1 Dados abióticos

Os diagramas TS realizados nos pontos amostrais mais ao norte, mais ao sul e próximo as regiões da ressurgência de Cabo Frio e Cabo de Santa Marta Grande mostraram a presença das massas de água AT, ASTP, ACAS e APRP. Durante o outono

e a primavera, a maior parte das amostragens foi realizada sob influência da AT e ASTP, principalmente nos primeiros 100 m da coluna de água. Já a ACAS foi observada em estações mais profundas, a partir dos 150 m de profundidade (Figura 4).

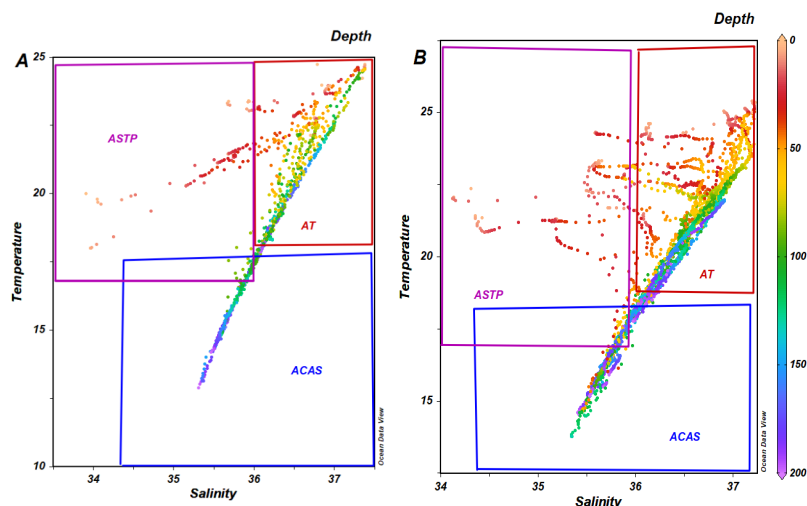


Figura 4. Diagrama TS dos cruzeiros do Projeto Talude de outono de 2013 (A) e primavera de 2014 (B) sobre a plataforma continental externa e talude sul e sudeste do Brasil.

Já durante o inverno, além da presença da ACAS, AT e ASTP, também foi observada a presença da APRP em profundidades mais rasas, até 40 m de profundidade (Figura 5 A). Durante o verão, a AT e a ASTP ocorreram novamente nas camadas mais superficiais, principalmente até 100 m de profundidade. A ACAS esteve presente principalmente abaixo dos 100 m, porém, algumas estações localizadas em profundidades menores que 100 m também apresentaram valores dentro dos limites termohalinos característicos dessa massa de água (Figura 5 B).

Na área de estudo, os valores máximos de temperatura e salinidade foram de 28 °C e 37, respectivamente, enquanto os valores mínimos foram de 10 °C e 31, respectivamente. Durante o outono, a temperatura superficial permaneceu próxima de 25 °C, com exceção da plataforma na região Sul, onde foram registrados valores próximos ou inferiores a 20 °C. A temperatura profunda, por sua vez, ficou em torno de 15 °C. A salinidade superficial variou entre 36 e 37 na maior parte da área de estudo, exceto na plataforma da região Sul, onde alguns pontos apresentaram valores próximos

de 34. A salinidade profunda apresentou distribuição mais homogênea, com valores em torno de 36 em toda a área (Figura 6).

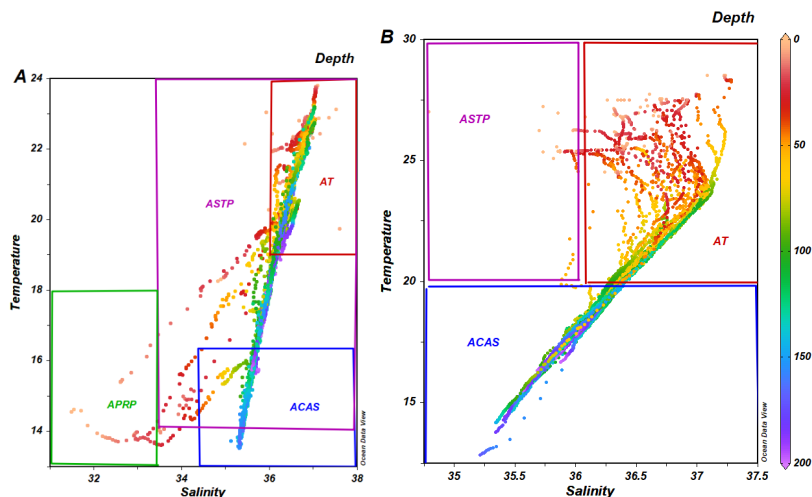


Figura 5. Diagrama TS dos cruzeiros de inverno de 2023 (A) e verão de 2023 (B) do Projeto Talude, sobre a plataforma continental externa e talude sul e sudeste do Brasil.

Na primavera, a temperatura superficial apresentou valores mais baixos na região Sul, em torno de 20 °C, aumentando em direção à região Sudeste, onde atingiu aproximadamente 25 °C. A temperatura profunda permaneceu próxima de 15 °C, com exceção de alguns pontos distribuídos ao longo da área de estudo, nos quais os valores se aproximaram de 20 °C. A salinidade superficial também apresentou valores mais baixos na região Sul, em torno de 32, aumentando em direção ao norte, onde ultrapassou 36. A salinidade profunda apresentou um padrão mais homogêneo, com valores próximos de 36 em toda a área de estudo (Figura 6).

Durante o verão, as temperaturas superficiais ultrapassaram 25 °C em toda a área de estudo, com valores ligeiramente mais elevados na região Sudeste. A temperatura profunda variou entre aproximadamente 14 e 20 °C. A salinidade superficial permaneceu em torno de 36, apresentando um leve aumento em direção à região Sudeste. Já a salinidade profunda apresentou distribuição homogênea em toda a área de estudo, com valores próximos de 36 (Figura 6).

No inverno, a temperatura superficial apresentou os menores valores no extremo Sul, em torno de 15 °C, aumentando em direção à região Sudeste, onde ultrapassou 20

°C. A temperatura profunda permaneceu, de modo geral, em torno de 15 °C, com exceção de alguns pontos localizados na porção sul da região Sudeste, onde os valores chegaram a aproximadamente 20 °C. A salinidade superficial também foi mais baixa na região Sul, variando principalmente entre 32 e 34, com um ponto apresentando valor inferior a 32. Na região Sudeste, os valores ficaram entre 36 e 37. A salinidade profunda, assim como nas demais estações, apresentou um padrão mais homogêneo em toda a área de estudo (Figura 6).

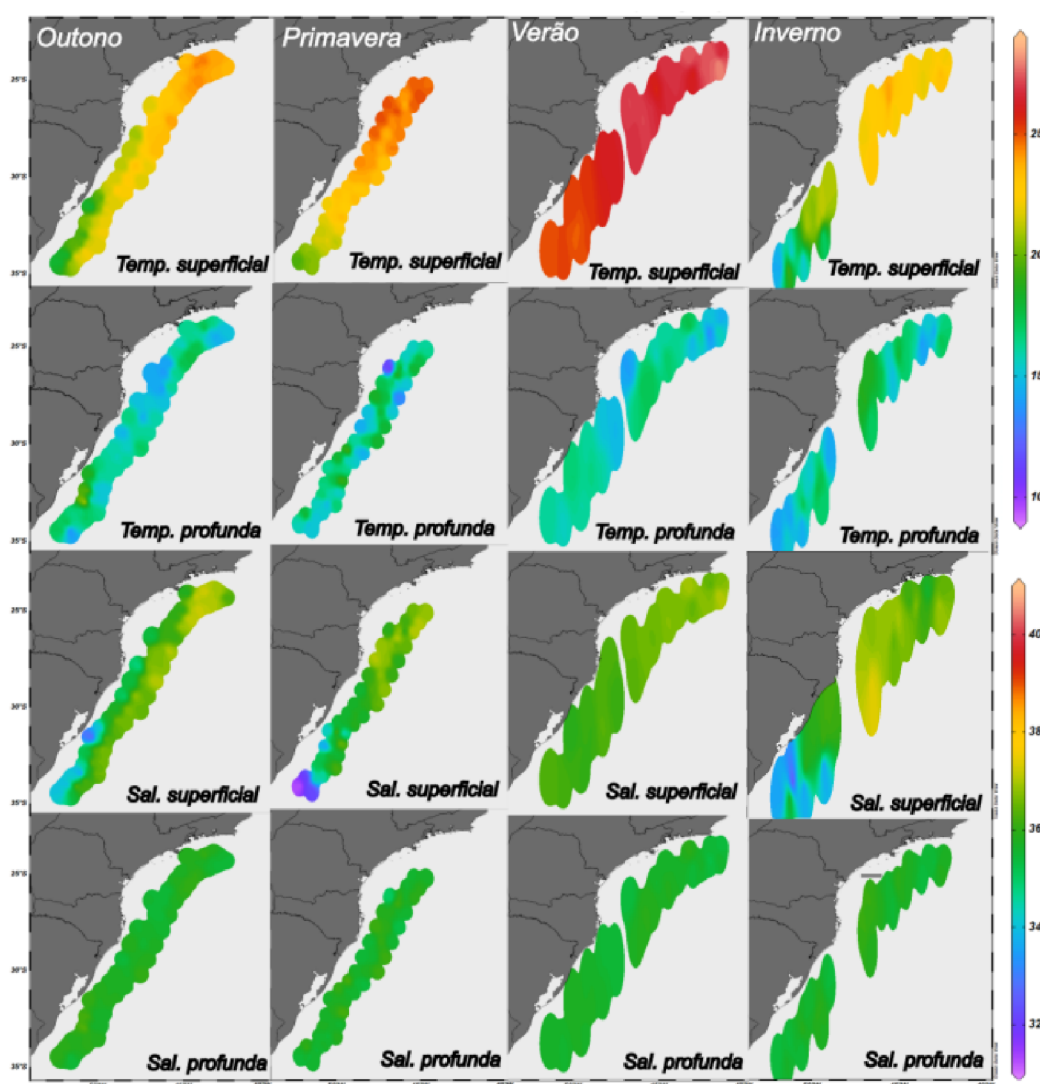


Figura 6. Perfis de salinidade e temperatura superficiais e profundas dos quatro cruzeiros amostrais do Projeto Talude

4.2 Dados bióticos

Os sifonóforos estiveram presentes em 100% das 95 amostras analisadas,

totalizando 103.175 colônias. Foram encontrados 38 taxa, dos quais 35 foram identificados a nível de espécie e 3 a nível de gênero (tabela 1). As espécies distribuíram-se entre as famílias Abylidae (8 espécies), Diphyidae (20 espécies), Hippopodiidae (2 espécies), Prayidae (2 espécies) e Agalmatidae (5 espécies). A densidade máxima ocorreu na primavera, em uma estação ao sul e próximo da costa (11,79 col. m⁻³). Na mesma estação, a espécie *Abylopsis tetragona* (Otto, 1823) atingiu 6,77 col. m⁻³, representando a maior densidade registrada entre todas as espécies, seguida por *Diphyes bojani* (Eschscholtz, 1825) (6,37 col. m⁻³), que apresentou sua maior densidade no verão, em uma estação localizada no setor sul da área de estudo. A espécie *Ceratocymba dentata* (Bigelow, 1918) foi registrada pela primeira vez no Rio Grande do Sul, o que ampliou sua distribuição anteriormente conhecida. O espécime foi coletado na estação 12 durante o cruzeiro de primavera (-32.83 S, -49.86 O).

Tabela 1. Taxa, número total de colônias (nºtotal), frequência de ocorrência (FO%), abundância relativa (AR%) e densidade máxima atingida (col. m⁻³).

ESPÉCIES	Nº TOTAL	FO% TOTAL	AR%	DENS MÁX (col.m ³)
Filo CNIDARIA				
Classe HYDROZOA				
Ordem Siphonophorae				
<i>Siphonophora</i> spp.	95	03,16	00,09	00,32
Subordem Calycophorae				
Família Abylidae				
<i>Abyla trigona</i> Quoy & Gaimard, 1827	1	01,05	00,00	00,00
<i>Abylopsis tetragona</i> (Otto, 1823)	6474	97,89	06,27	06,77
<i>Abylopsis eschscholtzii</i> (Huxley, 1859)	4895	96,84	04,74	00,83
<i>Abylopsis</i> spp. Chun, 1888	947	55,79	00,92	00,44
<i>Bassia bassensis</i> (Quoy & Gaimard, 1833)	19441	96,84	18,82	01,99
<i>Ceratocymba dentata</i> (Bigelow, 1918)	1	01,05	00,00	00,00
<i>Ceratocymba leuckartii</i> (Huxley, 1859)	12	09,47	00,01	00,00
<i>Ceratocymba sagittata</i> (Quoy & Gaimard, 1827)	3	03,16	00,00	00,00
<i>Enneagonum hyalinum</i> Quoy & Gaimard, 1827	284	34,74	00,27	00,57
ESPÉCIES	Nº TOTAL	FO% TOTAL	AR%	DENS MÁX (col.m ³)
Família Diphyidae				

<i>Chelophyes appendiculata</i> (Eschscholtz, 1829)	1878	81,05	01,82	00,61
<i>Chelophyes contorta</i> (Lens & van Riemsdijk, 1908)	3	02,11	00,00	00,00
<i>Diphyes antarctica</i> Moser, 1925	1	01,05	00,00	00,00
<i>Diphyes bojani</i> (Eschscholtz, 1825)	51780	97,89	50,12	06,37
<i>Diphyes dispar</i> Chamisso & Eysenhardt, 1821	2291	71,58	02,22	01,25
<i>Diphyes</i> spp. Cuvier, 1817	4	03,16	00,00	00,00
<i>Eudoxoides mitra</i> (Huxley, 1859)	2658	92,63	02,57	00,17
<i>Eudoxoides spiralis</i> (Bigelow, 1911)	9821	93,68	09,51	00,85
<i>Lensia campanella</i> (Moser, 1917)	360	52,63	00,35	00,04
<i>Lensia cossack</i> Totton, 1941	121	38,95	00,12	00,01
<i>Lensia hotspur</i> Totton, 1941	22	15,79	00,02	00,01
<i>Lensia meteori</i> (Leloup, 1934)	4	02,11	00,00	00,00
<i>Lensia subtilis</i> (Chun, 1886)	201	38,95	00,19	00,03
<i>Lensia</i> spp. Totton, 1932	196	29,47	00,19	00,01
<i>Muggiaea kochii</i> (Will, 1844)	602	32,63	00,58	00,25
<i>Muggiaea</i> spp. Busch, 1851	15	02,11	00,01	00,01
<i>Sulculeolaria biloba</i> (Sars, 1846)	1	01,05	00,00	00,00
<i>Sulculeolaria chuni</i> (Lens & van Riemsdijk, 1908)	34	09,47	00,03	00,01
<i>Sulculeolaria monoica</i> (Chun, 1888)	1	01,05	00,00	00,00
<i>Sulculeolaria quadrivalvis</i> de Blainville, 1830	21	07,37	00,02	00,01
<i>Sulculeolaria turgida</i> (Gegenbaur, 1854)	1	01,05	00,00	00,00
<i>Sulculeolaria</i> spp. Blainville, 1830	2	02,11	00,00	00,00
Família Hippopodiidae				
<i>Hippopodius hippopus</i> (Forsskål, 1776)	475	36,84	00,46	00,06
<i>Vogtia glabra</i> Bigelow, 1918	30	12,63	00,03	00,00
<i>Hippopodiidae</i> spp. Kölliker, 1853	4	02,11	00,00	00,00
Família Prayidae				
<i>Amphicaryon acaule</i> Chun, 1888	9	05,26	00,01	00,00
<i>Amphicaryon ernesti</i> Totton, 1954	6	05,26	00,01	00,00
<i>Amphicaryon</i> spp. Chun, 1888	27	11,58	00,03	00,01
<i>Rosacea</i> sp. Quoy & Gaimard, 1827	1	01,05	00,00	00,00
Subordem Physonectae				
<i>Physonectae</i> spp.	12	03,16	00,01	00,00
ESPÉCIES	Nº TOTAL	FO% TOTAL	AR%	DENS MÁX (col.m³)
<i>N.A de Physonectae</i> spp.	197	11,58	00,19	00,15

Família Agalmatidae				
<i>Agalma elegans</i> (M. Sars, 1846)	124	13,68	00,12	00,04
<i>Agalma okenii</i> Eschscholtz, 1825	79	06,32	00,08	00,06
<i>Halistemma rubrum</i> (Vogt, 1852)				
<i>Lychnagalma utricularia</i> (Claus, 1879)	1	01,05	00,00	00,00
<i>Nanomia bijuga</i> (Delle Chiaje, 1844)	134	12,63	00,13	00,03
<i>Athorybia</i> sp Eschscholtz, 1829				
Família Cordagalmatidae				
<i>Cordagalma</i> sp. Totton, 1932	1	01,05	00,00	00,00

D. bojani e *B. bassensis* foram as espécies que atingiram o maior número de colônias (51.780 e 19.441, respectivamente), apresentaram as maiores frequências de ocorrência (FO= 97,89% e 96,84%, respectivamente) e as maiores abundâncias relativas (AR=50,12% e 18,82%, respectivamente). As espécies *A.eschscholtzii* e *E. spiralis* também foram muito frequentes (FO= 96,84% e 93,68%, respectivamente).

Os sifonóforos se distribuíram de forma ampla por toda a área de estudo, em todas as estações do ano, porém, apresentaram uma diferença de densidade entre as estações (Kruskal-Wallis, $\chi^2 = 25,63$; gl = 3; $p < 0,001$). O verão e a primavera apresentaram as maiores médias de densidades e não diferiram entre si (Dunn-Holm, $p= 0,947$), porém, ambas as estações apresentaram densidades superiores às encontradas no outono ($p= 0,013$ e $p= 0,009$, respectivamente) e no inverno ($p < 0,001$ para ambas). Já, entre o outono e o inverno, não foi observada diferença significativa ($p= 1,000$). Entre as regiões (plataforma e talude), a densidade total de sifonóforos não mostrou diferença significativa (teste de Wilcoxon, $W = 962$; $p = 0,835$), porém, a plataforma apresentou valores médios um pouco superiores (1,87 col. m⁻³) aos observados no talude (1,20 col. m⁻³). Também não houve diferença significativa entre os setores sul e sudeste (teste de Wilcoxon, $W = 1230$; $p = 0,062$), mas foi encontrada uma tendência a maiores densidades no setor sudeste (média 1,87 col. m⁻³) em comparação ao setor sul (média 1,18 col. m⁻³) (Figura 7).

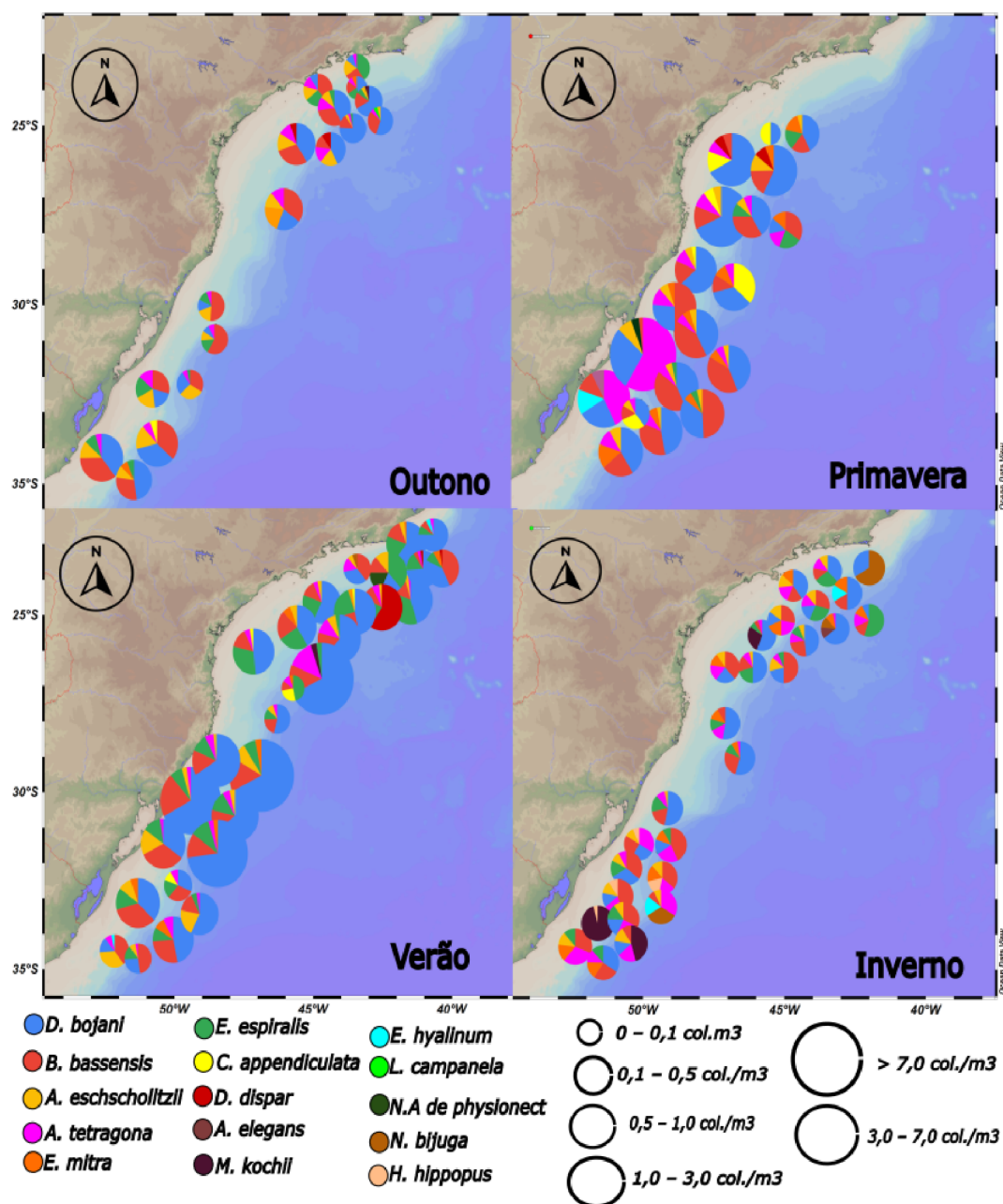


Figura 7. Distribuição espacial da assembleia de sifonóforos durante as quatro estações do ano. Os gráficos representam a abundância relativa das espécies com frequência de ocorrência > 10% e o tamanho dos círculos indica a densidade total de sifonóforos (col. m⁻³), de acordo com as classes apresentadas na legenda.

Os índices de diversidade mostraram a variação sazonal na estrutura da assembleia de sifonóforos (Figura 8) a riqueza de espécies (S) foi maior durante o verão ($15,77 \pm 4,04$) quando comparado às outras estações do ano ($p < 0,05$), que não diferiram entre si, além disso, o verão apresentou os menores valores de equitabilidade de Pielou ($J' =$

0,55 $\pm$ 0,12) entre as estações. Para o outono, a riqueza de espécies reduziu (9,76 $\pm$ 2,08), semelhante ao inverno (12,00 $\pm$ 3,61) e primavera (9,40 $\pm$ 2,66), no entanto, os valores de equitabilidade entre as estações aumentaram significativamente em comparação com o verão ($p < 0,001$), mas sem apresentar diferença significativa entre si ($p > 0,05$). A dinâmica entre riqueza e equitabilidade influenciou diretamente a diversidade de Shannon (H'), que alcançou seu ápice no inverno (1,78 $\pm$ 0,43), diferenciando-se significativamente do verão (1,49 $\pm$ 0,26) e da primavera (1,48 $\pm$ 0,26) ($p < 0,05$), enquanto o outono (1,61 $\pm$ 0,24) foi um período intermediário.

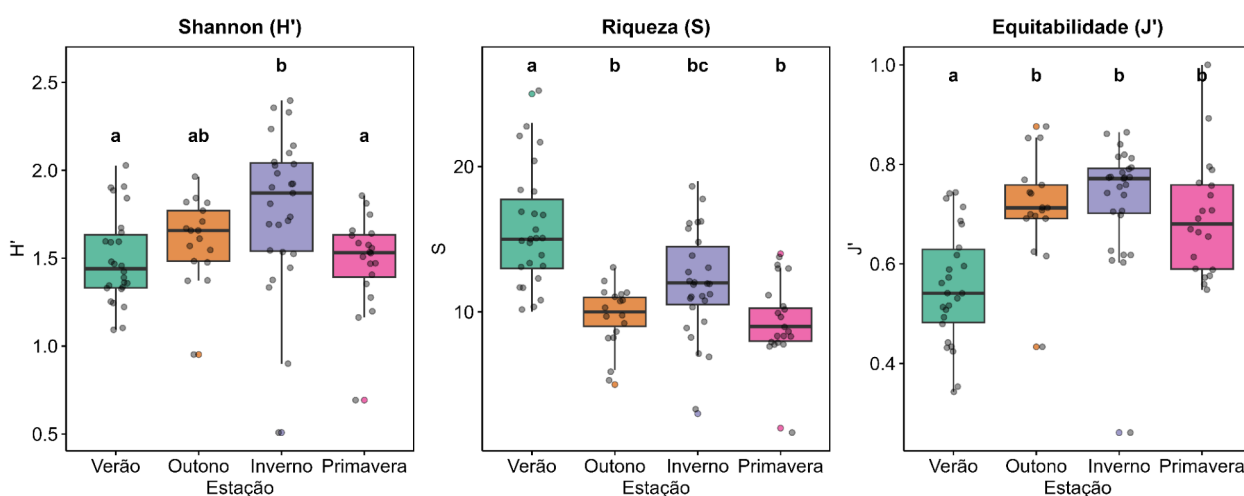


Figura 8. Índices de diversidade alfa da assembleia de sifonóforos ao longo das estações do ano (Verão, Outono, Inverno e Primavera) na costa do Brasil: Diversidade de Shannon-Wiener (H'), Riqueza de espécies (S) e Equitabilidade de Pielou (J'). As linhas horizontais internas indicam a mediana, os limites das caixas representam o primeiro e o terceiro quartil, e as hastes (whiskers) indicam os valores máximos e mínimos. Os pontos cinzas representam os valores individuais das amostras. Letras minúsculas distintas no topo das caixas indicam diferenças estatisticamente significativas ($p < 0,05$) entre as estações, de acordo com o teste post-hoc.

A análise de valor indicativo (IndVal) mostrou que as espécies *A. elegans* e *S. quadrivalvis* (IV 0,537 e 0,519, respectivamente) foram espécies indicadoras do verão, enquanto *V. glabra* (IV 0,475) foi a principal indicadora do inverno. O teste apontou *E. hyalinum* e *N. bijuga* (IV 0,653 e 0,531, respectivamente) como espécies indicadoras da região da plataforma, enquanto *H. hippopus* e *V. glabra* foram consideradas indicadoras do talude (IV 0,639 e 0,48, respectivamente). O setor sul não apresentou nenhuma

espécie indicadora, porém, no setor sudeste, *E. hyalinum* foi considerada como um indicador (IV 0,698) (Tabela 2).

Tabela 2. Espécies indicadoras identificadas pela análise IndVal para as estações do ano, setor e região.

Categoria / Fator	Espécies Indicadoras	IV	p-valor
Sazonalidade			
Verão	<i>A. elegans</i>	0,537	0,003
	<i>S. quadrivalvis</i>	0,519	0,001
	n.a de physionect	0,474	0,022
	Physionect	0,34	0,037
Inverno	<i>V. glabra</i>	0,475	0,009
Primavera	Siphonophora sp.	0,387	0,014
Outono e Verão	<i>L. campanella</i>	0,859	0,001
	<i>L. hotspur</i>	0,461	0,047
Inverno e Verão	<i>L. subtilis</i>	0,728	0,001
	<i>H. hippopus</i>	0,697	0,003
	<i>Lensia sp.</i>	0,592	0,032
	<i>N. bijuga</i>	0,476	0,029
	<i>C. leuckarti</i>	0,412	0,034
Inverno, Outono e Verão	<i>L. cossack</i>	0,717	0,001
Inverno, Primavera e Verão	<i>Abylopsis sp.</i>	0,819	0,001
Outono, Primavera e Verão	<i>D. dispar</i>	0,966	0,001
	<i>C. appendiculata</i>	0,941	0,001
Região			
Plataforma	<i>E. hyalinum</i>	0,653	0,01
	<i>N. bijuga</i>	0,452	0,016
Talude	<i>H. hippopus</i>	0,639	0,007
	<i>V. glabra</i>	0,48	0,002
Setor			
Sudeste	<i>E. hyalinum</i>	0,698	0,001

A latitude influenciou de forma significativa a densidade de sifonóforos, de maneira geral, e também, considerando o efeito sazonal. O modelo GAM considerando apenas a latitude foi significativo (gle = 3,261; F = 7,956; p < 0,001), e explicou 26,9% da deviança (R^2 ajustado = 0,157), já o modelo que considerou as estações do ano (gle =

2,638; $F = 7,899$; $p < 0,001$), explicou 50,1% da deviança observada (R^2 ajustado = 0,293). A relação apresentou um padrão não linear, com as maiores densidades concentradas em latitudes intermediárias (30° - 25°) e com redução gradual em direção às latitudes mais ao norte e ao sul da área amostrada. Esse padrão foi mais evidente no verão e primavera, com as densidades aumentando até as latitudes intermediárias e posteriormente diminuíram em direção a menores latitudes (Figura 9).

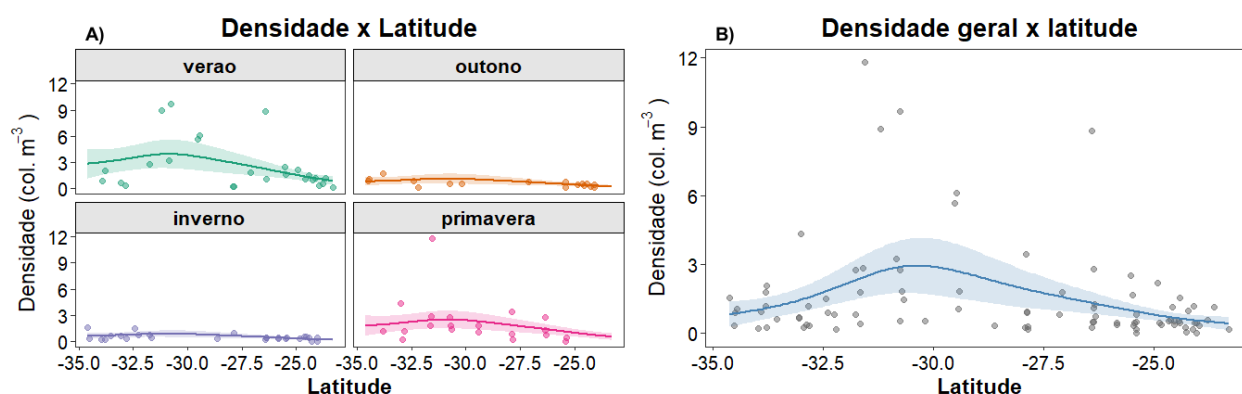


Figura 9. Relação entre a densidade de sifonóforos (col. m^{-3}) e a latitude ao longo da área de estudo. Curvas ajustadas por modelos aditivos generalizados (GAM) para cada estação do ano (verão, outono, inverno e primavera). Curva GAM ajustada para o conjunto total de amostras. Ambos com intervalos de confiança de 95%. Os pontos representam as observações individuais e as linhas contínuas representam a tendência estimada pelo modelo.

O modelo GAM ajustado entre a densidade de copépodes e a densidade total de sifonóforos indicou uma relação positiva e estatisticamente significativa ($\text{edf} = 1$; $F = 6,62$; $p = 0,012$), com 12,8% da deviance explicada pelo modelo (Figura 10). A relação apresentou comportamento essencialmente linear na escala logarítmica, conforme indicado pelo valor de $\text{edf} = 1$, evidenciando que maiores densidades de copépodes estiveram associadas a maiores densidades de sifonóforos. Apesar da significância estatística da relação, a baixa proporção de deviance explicada indica que a densidade de copépodes, isoladamente, apresentou capacidade limitada de explicar a variação observada na densidade total de sifonóforos.

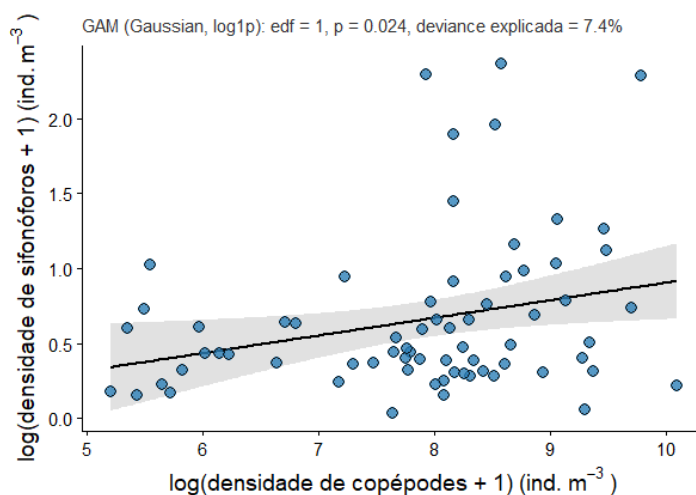


Figura 10. Relação entre a densidade de copépodes e a densidade total de sifonóforos, ambas transformadas em escala logarítmica [$\log(x + 1)$]. A curva representa o ajuste de um Modelo Aditivo Generalizado (GAM) com distribuição Gaussiana. A área sombreada corresponde ao intervalo de confiança de 95%. edf = 1; $p = 0,012$; deviança explicada = 12,8%.

A análise de redundância (RDA) (Figura 11) mostrou quatro variáveis ambientais, explicando 9,28% da variância total ($R^2_{adj} = 0,0491$; $p = 0,072$) na assembleia de sifonóforos. A temperatura superficial foi o principal fator estruturador ($F = 5,8273$; $p = 0,008$), seguida pela temperatura profunda ($F = 2,2791$; $p = 0,095$), pela salinidade profunda ($F = 0,2213$; $p = 0,808$) e pela salinidade superficial ($F = 0,1621$; $p = 0,689$). O primeiro eixo canônico (RDA1) explicou 8,32% da variância total e esteve positivamente relacionado à temperatura superficial, temperatura profunda e salinidade profunda, e negativamente relacionado à salinidade superficial. O segundo eixo (RDA2) explicou 0,86% da variância total, sendo positivamente relacionado à temperatura superficial e salinidade superficial, e negativamente associado à temperatura profunda e salinidade profunda. Juntos, os dois primeiros eixos representaram 9,18% da variância total explicada pelo modelo.

Foram observadas respostas da assembleia aos gradientes ambientais avaliados. *E. spiralis* aparece no quadrante superior direito, associado principalmente à temperatura superficial, indicando relação com maiores valores dessa variável. No quadrante superior esquerdo, *E. mitra* apresentou associação positiva com a salinidade

superficial e negativa com a temperatura superficial, indicando maior relação com ambientes de maior salinidade superficial e menores valores de temperatura superficial. *D. dispar*, localizado também na região superior do gráfico, apresentou associação positiva com a temperatura superficial e salinidade superficial. No lado direito do gráfico, *D. bojani* apresentou forte associação positiva com a temperatura superficial, enquanto *B. bassensis* apresentou associação positiva com o RDA1 e relação mais fraca com os gradientes ambientais representados pelo RDA2. No lado esquerdo inferior, *M. kochi* e *E. hyalinum* apresentaram relação negativa com a temperatura superficial, indicando associação com menores valores desse gradiente ambiental. *A. tetragona*, localizada no quadrante inferior direito, apresentou associação positiva com a temperatura profunda e a salinidade profunda, enquanto *A. eschscholtzii* e *C. appendiculata*, localizadas próximas à origem, apresentaram baixa associação com os gradientes ambientais representados pelos dois primeiros eixos, indicando distribuição menos influenciada pelas variáveis consideradas no modelo.

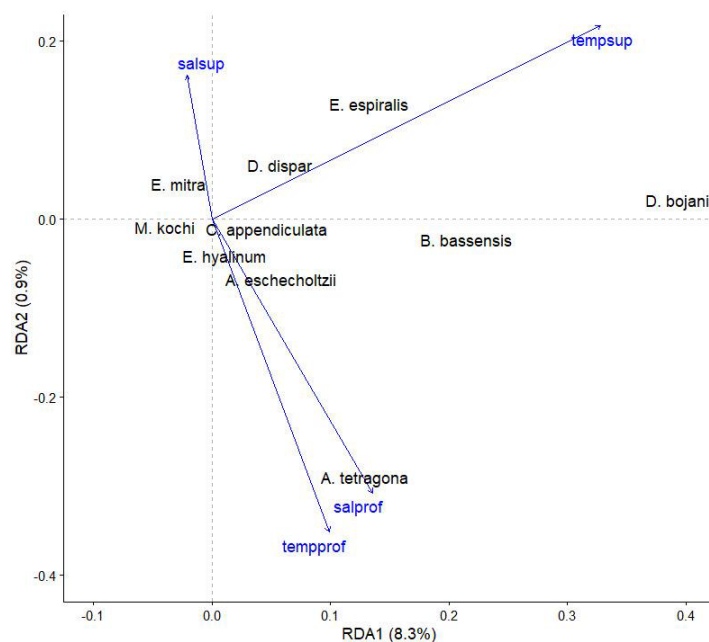


Figura 11. Análise de Redundância (RDA) da composição da assembleia em função das variáveis ambientais selecionadas pelo modelo de seleção forward. As variáveis ambientais estão representadas por vetores (setas), indicando a direção e intensidade das relações com os gradientes ambientais.

Para avaliar de forma isolada as respostas das espécies aos gradientes

ambientais foram aplicados Modelos Aditivos Generalizados (GAMs) entre a densidade das espécies e as variáveis ambientais. Entre as espécies mais abundantes, *Abylopsis eschscholtzii*, *E. mitra*, *E. hyalinum* e *H. hippopus* tiveram associações significativas aos principais gradientes ambientais encontrados. Os resultados completos, de todas as espécies que apresentaram relações significativas, estão no apêndice IX.

Para *A. eschscholtzii*, foram observadas relações significativas com salinidade superficial e profunda, temperatura superficial e profunda, latitude (Figura 12). A latitude foi a variável que apresentou maior poder explicativo, respondendo por 36,6% da deviança observada, com maiores densidades registradas em latitudes de 32°S. A temperatura superficial explicou 33,8% da deviança, apresentando maiores densidades em temperaturas entre 17°C e 20°C. A salinidade profunda explicou 30,8% da deviança, com maiores densidades em salinidades entre 35.5 e 36. Já a temperatura profunda explicou 29,7% da deviança, com as maiores densidades concentradas em temperaturas entre 15 e 20°C. Já a salinidade superficial explicou 29% da deviança, concentrando as maiores densidades entre 30 e 35.

E. mitra apresentou relações significativas com latitude, isóbata e temperatura profunda (Figura 12). A latitude explicou 20,2% da deviança observada, apresentando uma tendência geral de redução da densidade em direção às menores latitudes. A isóbata explicou 17,3% da deviança observada. Essa relação foi linear ($\text{edf} = 1,000$), com a densidade da espécie aumentando gradualmente com a profundidade. A temperatura profunda explicou 20,1% da deviança observada, apresentando uma relação não linear ($\text{edf} = 1,948$), com redução da densidade à medida que a temperatura aumenta, seguida de uma tendência de estabilização nos valores mais elevados de temperatura.

Para *E. hyalinum*, foram observadas relações significativas com temperatura superficial e profunda, salinidade superficial e profunda, isóbata e latitude (Figura 12). A isóbata foi a variável que apresentou maior poder explicativo, respondendo por 58,1% da deviança observada, com maiores densidades em menores profundidades, principalmente entre 0 e 500 m. A temperatura superficial explicou 55,1% da deviança, apresentando maiores densidades em temperaturas entre aproximadamente 15°C e 18°C. A salinidade superficial explicou 46,5% da deviança, com maiores densidades

concentradas entre aproximadamente 30 e 35. A salinidade profunda explicou 44,6% da deviança, apresentando maiores densidades em salinidades próximas a 35,5–36. A temperatura profunda explicou 40,5% da deviança, com aumento das densidades em temperaturas mais elevadas, principalmente entre 15°C e 20°C. Já a latitude explicou 38% da deviança, com maiores densidades concentradas principalmente entre aproximadamente 32°S e 34°S.

Para *H. hippopus*, foram observadas relações significativas com temperatura profunda, salinidade profunda e isóbata (Figura 12). A temperatura profunda foi a variável que apresentou maior poder explicativo, respondendo por 54,2% da deviança observada, com maiores densidades em temperaturas mais baixas, principalmente entre 2°C e 5°C, diminuindo progressivamente em temperaturas superiores. A isóbata explicou 53,5% da deviança, apresentando um aumento das densidades com o aumento da profundidade, entre aproximadamente 500 e 2000 m. Já a salinidade profunda explicou 52,7% da deviança, com maiores densidades em salinidades mais baixas, principalmente entre 34,0 e 34,5, apresentando redução progressiva em valores superiores.

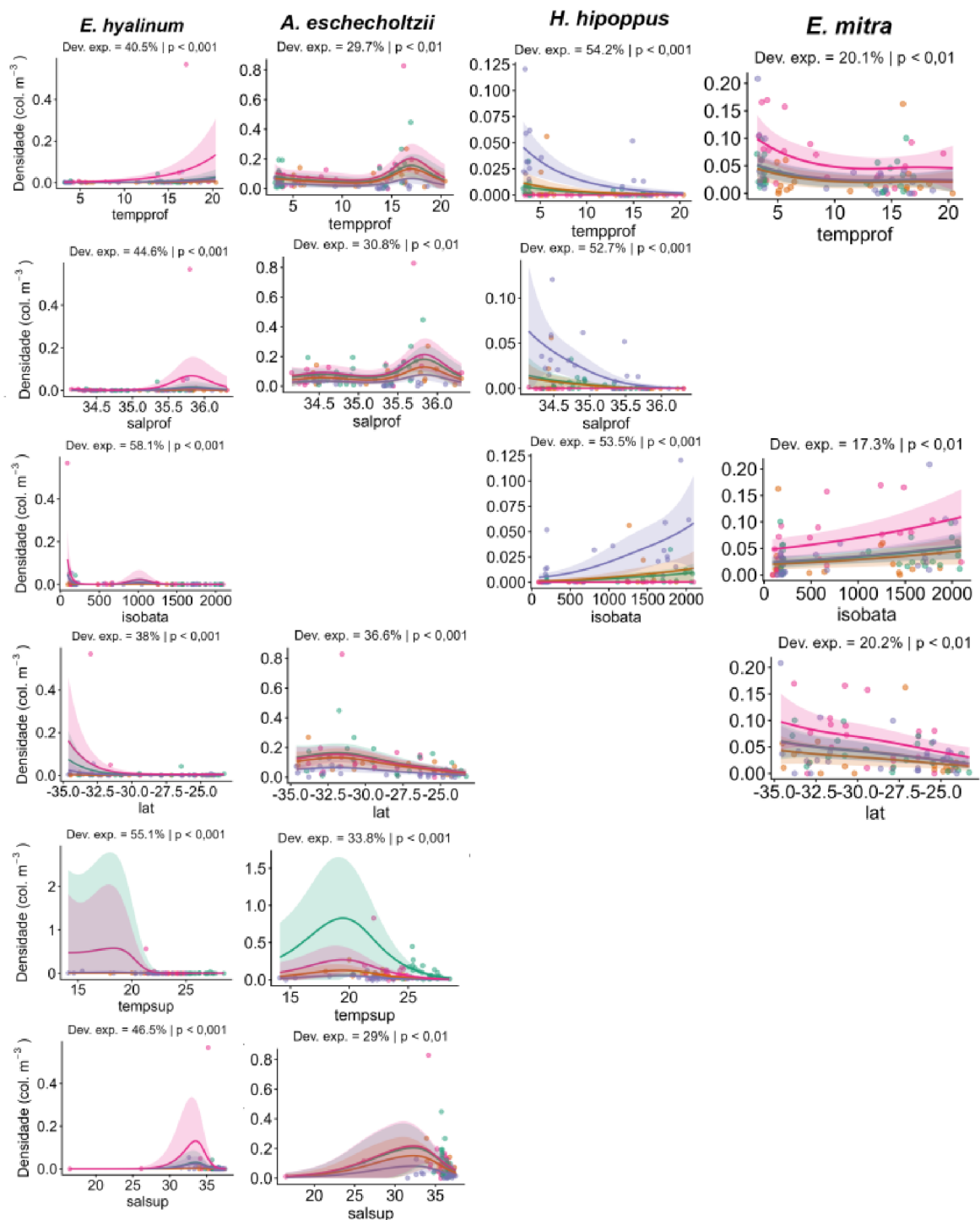


Figura 12. Curvas ajustadas dos modelos aditivos generalizados (GAMs) para as espécies *A. eschscholtzii*, *E. mitra*, *E. hyalinum*, e *H. hippopus*, em função das variáveis ambientais significativas. As linhas representam os valores preditos pelos modelos, enquanto as áreas sombreadas indicam os intervalos de confiança de 95%. Os pontos correspondem às densidades observadas em cada estação do ano.

5. Discussão

5.1 Considerações sobre fauna de sifonóforos na região da plataforma e talude sul e sudeste do Brasil

Os estudos sobre sifonóforos no Brasil ainda são relativamente escassos e apresentam uma distribuição geográfica desigual. Grande parte das pesquisas foram realizadas na região sudeste, especialmente ao largo dos estados de São Paulo e Rio de Janeiro (Abreu e Nogueira 1989; Nogueira & Oliveira 1991; Araujo 2012; Bonecker et al 2014; Oliveira et al. 2016a; Oliveira et al. 2016b). Essa concentração de estudos reflete o maior esforço amostral realizado nessa região. Já no sul do Brasil, os conhecimentos sobre a fauna de sifonóforos permanecem mais limitados, estando concentrados principalmente em levantamentos realizados nos estados do Paraná e Santa Catarina (Cordeiro & Montu 1991; Nogueira Jr. 2012; Nogueira Jr. et al. 2014; Nagata et al. 2014; Nogueira Jr. et al. 2018).

Para o extremo sul, ao largo do estado do Rio Grande do Sul, este trabalho é o primeiro levantamento faunístico abrangente das espécies de sifonóforos em áreas de plataforma externa e talude continental. Os dados de distribuição das espécies para águas do estado previamente referiam-se apenas aos dados publicados por Montú (1997), porém, os registros publicados não incluem informações sobre os locais de coleta ou se os registros são um compilado de dados de outros trabalhos ou oriundos de novas amostragens. Além disso, existem revisões publicadas como Oliveira et al. (2016), que reuniu diversas informações sobre a distribuição desses organismos, incluindo teses e dissertações não publicadas, que não incluíram dados amostrais inéditos. Destacam-se também alguns trabalhos não publicados que também compilaram dados de distribuição para essa região (Araújo 2012; Nishiyama 2021). Assim, o presente estudo registrou uma nova ocorrência para o Rio Grande do Sul, *Ceratocymba dentata*. Até o momento, os registros de *C. dentata* no Atlântico Sul estavam restritos aos 18° S, no máximo (Araujo 2012; Oliveira et al. 2016), o que torna este o registro mais austral conhecido para a espécie no Atlântico Sudoeste. No cenário atual, as mudanças climáticas têm promovido alterações na circulação oceânica e na distribuição das massas de água, resultando em mudanças na composição e na

distribuição geográfica do zooplâncton gelatinoso, que é particularmente sensível a essas mudanças, uma vez que sua distribuição está intimamente relacionada às características hidrográficas do ambiente (Boero et al. 2016; Guerrero et al. 2018a, 2018b). Em regiões de transição climática, como a plataforma e talude sul e sudeste do Brasil (Spalding et al. 2007), o monitoramento dos limites de distribuição das espécies fornece importantes informações para detectar possíveis deslocamentos biogeográficos associados às mudanças climáticas e a expansão dos domínios tropicais (e.g. Dutra et al. 2023). Tais processos são especialmente importantes de serem caracterizados para organismos como os sifonóforos, cujas assembleias respondem rapidamente a variações na temperatura, salinidade e massas de água (Carré & Carré 1991; Park et al. 2023).

5.2. Respostas sazonais da assembleia de sifonóforos

D. bojani, *B. bassensis* e *A. tetragona* foram as espécies mais abundantes e frequentes, dominando grande parte das estações de coleta. Esse padrão também foi encontrado em outros estudos realizados na região sul e sudeste do Brasil. Trabalhos prévios descreveram as espécies como características das assembleias associadas às massas de água que são carregadas pela CB, que possuem características quentes e oligotróficas, como a AT, embora *A. tetragona* também seja frequentemente registrada em camadas sob influência da ACAS (Abreu & Nogueira 1989; Pagès et al. 2001; Nagata et al. 2014; Nogueira Jr. et al. 2014; Tosetto et al. 2021).

O fator sazonal foi o principal estruturador da assembleia, explicando a maior parte da variabilidade dos dados (17%). Esse resultado foi influenciado pelas variações de densidade ao longo das estações do ano, com densidades menores no inverno do que no verão e na primavera. Padrões semelhantes foram observados para a plataforma sudeste brasileira, onde a densidade da assembleia de sifonóforos apresentou maiores densidades nos meses mais quentes (Nagata et al. 2014; D'ambrosio et al. 2019) e quando ocorre a intrusão da ACAS sobre a plataforma continental (Nogueira Jr & Brandini 2018). Apesar de que estudos sobre a sazonalidade dos sifonóforos para o Brasil sejam raros, padrões parecidos aos encontrados neste estudo já foram registrados em outras regiões, como na costa leste da África do Sul (Thibault-botha et al. 2004), no Mar Mediterrâneo (Licandro et al. 2012), e em fiordes na Noruega (Hosia A & Bamsted, 2007). Apesar da sazonalidade influenciar as assembleias, alguns estudos

indicam que as espécies de sifonóforos respondem a outros fatores, como as mudanças de curto prazo na distribuição de massas de água (Nagata et al. 2014) ou a eventos de ressurgência (Silgueiro & Hobson. 2000).

As maiores densidades e riqueza de sifonóforos foram registradas durante o período de verão. Apesar da escassez de estudos para a região sul do Brasil, um padrão parecido já foi encontrado em outros locais. Palma et al. (2011) encontrou uma densidade de sifonóforos maior nos meses de primavera, no mar de Chiloé, já Li et al. (2013) registrou um aumento na abundância e na riqueza durante o verão, no norte do Mar da China. Além disso, nesse período também houve um aumento de espécies associadas a águas oceânicas, como *E. spiralis* e *C. appendiculata*, o que já foi observado em outras áreas do Brasil, que registraram as espécies no centro da Corrente do Brasil (Nogueira & Oliveira 1991). Outros trabalhos também encontraram a espécie associada à distância da costa e a presença da ACAS (Nogueira Jr. et al. 2014; Panasiuk et al. 2020; Tosetto et al. 2021). A presença dessas espécies, favorecendo o aumento da densidade total do grupo, sugere uma possível influência dos eventos de intrusão da ACAS sobre a plataforma, que se torna mais intenso durante o verão, devido a ação dos ventos de nordeste, carregando esta massa de água mais salinas e rica em nutrientes para a zona eufótica, causando aumentos da produtividade local (Castro & Miranda 1998; Sasaki et al. 2024). Além disso, o verão apresenta uma riqueza alta, porém uma baixa equitabilidade, assim, ocorrem a presença de espécies mais raras, como *A. elegans* e *S. quadrivalvis*, que foram as espécies indicadoras do verão e que possuem hábitos oceânicos (Abreu & Nogueira 1989; Araújo 2012; Tosetto et al. 2021), as quais podem sugerir uma maior influência de massas d' água oceânicas na região. Por outro lado, as temperaturas mais altas também favoreceram os picos de densidade das espécies mais comuns e dominantes (*i.e D. bojani*, *B. bassensis*, *A. tetragona*). Dessa forma, a diversidade no verão pode não ser tão alta pois as estações são dominadas por poucas espécies muito abundantes.

Durante o inverno, as densidades diminuíram significativamente. Estudos em diferentes regiões oceânicas mostraram que existem variações sazonais na abundância de sifonóforos, frequentemente apresentando maiores densidades nos períodos mais quentes, e menores nos períodos frios (Li et al. 2013; Nogueira Jr. et al 2014). A

equitabilidade foi maior nessa estação do ano, indicando que a assembléia de sifonóforos estava equilibrada, com diferentes espécies dominando igualmente as estações de coleta. Espécies como *M. kochii*, *N. bijuga* e *E. hyalinum* apareceram entre as mais dominantes neste período, o que não ocorreu nas outras estações do ano. Próximo ao limite sul da área de estudo, *M. kochii* dominou duas estações. Esta espécie possui distribuição tipicamente nerítica, com registros no interior de estuários, inclusive no estuário da Lagoa dos Patos, assim como *E. hyalinum*, que também foi registrado nesse local (Teixeira- Amaral et al. 2021), e foi abundante em uma estação próxima a com ocorrência de *M. kochii* (Abreu & Nogueira 1989; Nogueira & Oliveira 1991; Nogueira Jr. 2012; Araujo 2012; Nogueira Jr. et al. 2014; Nagata et al. 2014; Tosetto et al. 2021;). Durante o inverno, a ação dos ventos de sudoeste, empurram as águas da pluma do Rio da Prata sobre a plataforma sul e sudeste do Brasil, trazendo uma massa de água menos salina (<33.5), mais fria ($<18^{\circ}\text{C}$) e carregada de nutrientes (Figura 5, Figura 6) (Huret et al. 2005; Piola et al. 2005; Garcia & Garcia 2008). Esse fenômeno pode favorecer a presença de espécies como *M. kochii* e *E. hyalinum*, que apresentam características neríticas. De fato, observando os diagramas T-S (Figura 5) das estações no extremo sul da área de estudo, identificamos a presença da APRP nas camadas mais superficiais (0-20m). A análise de RDA mostrou que de fato essas espécies ficaram associadas a mais altas latitudes e menores isóbatas, o que reforça a possível influência da APRP sobre a ocorrência e abundância dessas espécies, o que foi complementado pela análise de indicadores termohalinos. Assim como as análises GAM, onde *E. hyalinum* mostrou densidades maiores em latitudes em torno de 35°S , e temperatura superficial menor que 20°C .

O gradiente batimétrico exerceu menor influência sobre a estrutura da assembleia. Embora estatisticamente significativo, este fator explicou apenas 3% da variabilidade observada. Esse resultado sugere que a assembleia de sifonóforos se distribui de forma homogênea ao longo da plataforma externa e talude na área amostrada. Apesar da distribuição ser homogênea, algumas espécies possuem preferências mais definidas, como *M. kochii*, associada a regiões costeiras (Nagata et al. 2014; Teixeira-Amaral et al. 2021) e *E. spiralis*, associado a águas oceânicas e um maior afastamento da costa (Palma & Silva 2006; Tosetto et al. 2021). A baixa estruturação espacial da assembleia se deve à presença de espécies amplamente

distribuídas, como *D. bojani*, *B. bassensis* e *A. tetragona*. A diferença entre plataforma e talude foi determinada por um pequeno conjunto de espécies indicadoras, onde *N. bijuga* e *E. hyalinum* foram características da plataforma e são consideradas espécies neríticas (Nagata et al. 2014; Oliveira 2016), enquanto *H. hippopus* e *V. glabra* foram associadas ao talude. De fato, *H. hippopus* apresentou ampla distribuição em águas oceânicas tropicais e subtropicais, nas análises GAMS, a espécie apresentou maiores densidades em isóbatas maiores e temperaturas profundas menores, o que pode indicar uma preferência por condições influenciadas por massas de água oceânicas. A espécie *V. glabra* também é considerada uma espécie oceânica e mesopelágica (Pugh 1974; Palma & Silva 2006). Grande parte dos estudos que sugerem um gradiente costa-oceano significativo para sifonóforos no oceano atlântico sudoeste inclui amostragens que se iniciam em zonas muito mais rasas da plataforma interna (Nogueira & Oliveira 1991; Nagata et al. 2014). Já, nas estações amostrais analisadas nesse estudo, que se iniciam na região da plataforma externa até o talude, o ambiente apresenta um menor contraste, em comparação com desenhos amostrais que abrangem regiões de plataforma rasa, o que pode explicar a influência reduzida deste fator espacial na assembleia estudada.

Os sifonóforos mostraram uma relação não linear com a latitude, concentrando as maiores densidades nas latitudes intermediárias (30°S- 25°S), em todas as estações do ano. Porém, durante a primavera e verão, o efeito foi acentuado. Essa região central possui uma grande variabilidade oceanográfica, a interação entre diferentes massas de água e processos físicos favorece o desenvolvimento do zooplâncton. Durante os meses de inverno, a expansão da pluma do Rio da Prata e Lagoa dos Patos altera a estrutura da região, encontrando-se com as massas de água salinas da plataforma, contribui para a formação da Frente Subtropical da Plataforma (Piola et al. 2005; Piola et al. 2018). A presença da frente durante o inverno atinge a borda da plataforma (Piola et al. 2008), e pode funcionar como uma zona de convergência de alta produtividade concentrando organismos e nutrientes na região (Muelbert et al. 2008; Brandão et al. 2020).

Já durante o final da primavera e verão, há eventos de ressurgência e intrusão da ACAS sobre a plataforma (Brandini et al. 2014; Sasaki et al. 2024). Essas dinâmicas podem favorecer o enriquecimento nutricional da região, favorecendo a disponibilidade de nutrientes na zona eufótica e estimulando a produção primária (Anexo V) (Castro &

Miranda 1998). Esse aumento na biomassa de fitoplâncton pode ser transferido a níveis tróficos superiores, favorecendo a abundância de copépodes e de outros organismos do zooplâncton (Nogueira & Brandini 2018). Visto que os copépodes são as principais presas de diversas espécies de sifonóforos (Damian- serrano 2022), o aumento da disponibilidade desse recurso pode favorecer as maiores densidades desses predadores. Os resultados obtidos nesse trabalho, indicaram uma relação positiva entre a densidade de sifonóforos e a densidade de copépodes, um padrão semelhante ao que já foi registrado em outros trabalhos (Pugh 1991; Uribe- Palomino et al. 2019).

Além disso, a redução da densidade ao sul ($>32^{\circ}\text{S}$) pode estar relacionada à maior influência de massas de água de origem subantártica e de águas de plataforma vindas da Argentina, caracterizadas por temperaturas relativamente mais baixas ($\leq 14^{\circ}\text{C}$) (Piola et al. 2000; Möller et al. 2008). Isso pode desfavorecer espécies dominantes como *D. bojani* e *B. bassensis*, que são associadas a águas tropicais e subtropicais mais quentes (Abreu & Nogueira 1989; Nagata et al. 2014; Tosetto et al. 2021). Já a redução das densidades ao norte ($<24^{\circ}\text{S}$), pode ser explicada pela característica predominantemente oligotrófica da região tropical do Brasil, influenciada principalmente pela Corrente do Brasil, que é caracterizada pelo aporte reduzido de nutrientes (Pereira et al. 2005; Eça et al. 2014). Com exceção da região influenciada pela ressurgência de Cabo Frio, que permite com que massas de água rica em nutrientes aflore, porém, esse é um fenômeno predominantemente costeiro (Coelho-Souza et al 2012) e as poucas estações de coletas realizadas em latitudes próximas a de Cabo Frio, foram amostradas próximas a quebra do talude ou em região oceânica. Assim, é improvável que a ressurgência tenha influenciado a área, visto que a produção primária impulsionada por ela, atinge aproximadamente 20km da costa (Valentin 1987).

A relação positiva encontrada entre a densidade de sifonóforos e a densidade de copépodes mostra a importância da disponibilidade de alimento na estruturação da assembleia. Grande parte dos sifonóforos da subordem *Calycophorae* possuem os copépodes como principais presas (Biggs 1977; Purcell 1982; Purcell & Kremer 1983, Hetherington et al. 2022). Os dados sobre a relação da abundância dos sifonóforos com suas presas são escassos, porém, essa relação foi descrita por Uribe- Palomino et al (2019), que encontrou uma relação positiva entre a abundância de sifonóforos com a

abundância de copépodes e larvas de peixes, e correlação positiva das espécies mais abundantes com pelo menos um tipo de presa, outro estudo também encontrou uma associação positiva entre sifonóforos e a abundância de zooplâncton (Lo et al. 2014; D’ambrosio et al. 2019). Além disso, alguns trabalhos mostram que o crescimento das colônias e as taxas de alimentação estão positivamente ligados à abundância de presas (Purcell 1982).

As análises GAM demonstraram nichos ecológicos mais específicos distintos, pois as espécies podem responder de forma diferente e não linear aos gradientes ambientais. A espécie *A. tetragona* apresentou maior densidade em valores intermediários de temperatura (19–21 °C) e salinidade (34–35), esses resultados indicam uma maior ocorrência em condições intermediárias, encontradas principalmente na plataforma continental. Estudos sugerem que a espécie possui ampla distribuição em águas tropicais e subtropicais (Pugh 1999; Mapstone 2014), porém, neste trabalho a espécie mostrou maior densidade associadas a zonas de transição entre massas de água. *E. mitra* apresentou um padrão oceânico, com um aumento de densidade conforme o aumento da profundidade, e redução com o aumento de temperatura profunda, indicando preferência por massas de água mais frias de fundo como a ACAS. A espécie é considerada oceânica (Palma & Silva 2006; Nogueira Jr. et al. 2014; Tosetto et al. 2021) o que corrobora o padrão aqui encontrado. Esses resultados indicaram que a distribuição dos sifonóforos é influenciada principalmente pelos gradientes de temperatura e salinidade, associados às massas de água da região. Enquanto algumas espécies apresentam uma alta tolerância ambiental, outras são restritas a condições mais específicas.

5.3 Limitações do trabalho

A principal limitação do trabalho está relacionada ao método de amostragem, a coleta com rede bongo agrupa toda a coluna de água em uma única amostra, dificultando a interpretação ecológica e a associação de determinadas espécies com alguns fatores oceanográficos. Além disso, o conjunto de amostras de Primavera abrangeu uma área amostral menor do que o restante dos cruzeiros, assim, não cobriu os extremos da área e gerou certo desbalanço entre o número de amostras no setor sul

(n=50) e setor norte (n=39). Porém, apesar da diferença no desenho amostral, a variação entre o setor sul e sudeste não foi significativa e nem abordada no trabalho, dessa forma, tal limitação não interferiu nos resultados. A falta de replicação das estações do ano, pode levar a um problema de inferência, visto que cada cruzeiro ocorreu em um ano diferente, e existe apenas um conjunto de amostras para cada estação do ano, assim, se torna mais difícil associar as diferenças na assembléia ao efeito da sazonalidade.

6. Conclusão

Os resultados obtidos no presente trabalho demonstram que a composição da assembleia de sifonóforos do sudeste e sul do Brasil é, em geral, latitudinalmente homogênea e dominada pelas mesmas espécies. O presente trabalho contribuiu para ampliar o conhecimento sobre os sifonóforos presentes na região sudeste e sul do Brasil, também ampliou a área de distribuição da espécie *C. dentata*. Esta assembleia é influenciada pela sazonalidade e pela dinâmica oceanográfica da região. A distribuição das espécies refletiu a interação entre diferentes massas de água e processos físicos que atuam sobre a plataforma e talude. A sazonalidade predominou sobre os fatores espaciais e explicou a maior parte da variação na assembleia. Esse resultado indica que as mudanças na circulação e nas massas de água exercem um papel importante na reorganização das assembleias. Durante o verão, a influência das águas oceânicas e dos processos de intrusão da ACAS favoreceram o aumento da riqueza e da ocorrência de espécies consideradas oceânicas. Já durante o inverno, a influência da baixa salinidade das águas costeiras da pluma do Rio da Prata, no extremo sul da área de estudo, refletiu em uma assembleia mais heterogênea, com a presença de espécies tipicamente neríticas. Os fatores espaciais foram significativos, mas explicaram muito pouco das variações, o que indica que apesar de algumas espécies apresentarem preferências definidas, não existe uma barreira entre a plataforma externa e o talude para a maioria das espécies de sifonóforos. Assim, conclui-se que a assembleia está constantemente respondendo às variações ambientais e aos diferentes processos que existem na região. Nesse contexto, os sifonóforos podem ser considerados bons indicadores biológicos das condições hidrográficas da região, refletindo a influência dos processos oceanográficos e as mudanças sazonais. Ao conhecer a composição e os padrões de distribuição desse grupo, este trabalho contribuiu para uma compreensão mais ampla dos fatores que

afetam a forma como esses organismos se distribuem e quais os fatores que controlam sua abundância.

7. Agradecimentos

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela concessão da bolsa de mestrado, fundamental para o desenvolvimento desta pesquisa, à Universidade Federal do Rio Grande (FURG) e ao Programa de Pós-Graduação em Oceanografia Biológica, pela formação acadêmica e infraestrutura disponibilizada. Ao Laboratório de Zooplâncton da FURG, pela infraestrutura disponibilizada e pela orientação dos professores responsáveis. Ao Projeto Talude III, pela realização das campanhas de coleta e pela disponibilização dos dados que fundamentaram esta pesquisa. Aos pesquisadores do Projeto Talude, Octavio Garrote, Douglas Rodrigues, Lais Lopes e Judson Rosa, pela triagem dos copépodes.

8. Referências

- Abreu PCO v, Nogueira CR (1989) Spatial distribution of siphonophora species at rio de janeiro coast. *Cienc Cult* 41(9):897–902.
- Acha EM, Mianzan HW, Guerrero RA, Favero M, Bava J (2004) Marine fronts at the continental shelves of austral South America: Physical and ecological processes. *Journal of Marine Systems* 44:83–105.
- Anderson MJ (2001) A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral Ecol* 26:32–46
- Araujo EM (2012) Sistemática y distribución de los sifonóforos (cnidaria/ hydrozoa) del océano atlántico sudoccidental
- Båmstedt U, Fosså JH, Martinussen MB, Fosshagen A (1998) Mass occurrence of the physonect siphonophore *apolemia uvaria* (lesueur) in norwegian waters. *Sarsia* 83:79–85.
- Baldoni LC (2019) Pterotracheoidea (Mollusca, gastropoda) na plataforma externa e talude sudeste e sul do Brasil. MSc thesis, Universidade Federal do Rio Grande, Rio Grande, Brazil

Banse K (1995) Biomass and production measurements Zooplankton: Pivotal role in the control of ocean production. *ICES Journal of Marine Science* 52:265–277.

Biggs DC (1977) Field studies of fishing, feeding, and digestion in siphonophores. *Mar Behav Physiol* 4:261–274.

Blackett M (2018) Biology and ecology of the siphonophore *Muggiaea atlantica* in the northeast Atlantic. University Of Southampton, Faculty Of Natural And Environmental Sciences:1–197.

Boero F, Brotz L, Gibbons MJ, Piraino S, Zampardi S (2016) Impacts and effects of ocean warming on jellyfish. In: *Explaining ocean warming: Causes, scale, effects and consequences*. Laffoley D & BJM (ed) IUCN, p 213–237

Bonecker SLC, de Araujo A v., de Carvalho PF, de Dias C de O, Fernandes LFL, Migotto AE, de Oliveira OMP (2014) Horizontal and vertical distribution of mesozooplankton species richness and composition down to 2,300 m in the southwest atlantic ocean. *Zoologia* 31:413–417.

Brandão MC, Garcia CAE, Freire AS (2020) Meroplankton community structure across oceanographic fronts along the South Brazil Shelf. *Journal of Marine Systems* 208.

Brandini FP, Nogueira Jr M, Simião M, Codina JCU, Noernberg AM (2014) Deep chlorophyll maximum and plankton community response to oceanic bottom intrusions on the continental shelf in the South Brazilian Bight. *Cont Shelf Res* 89:61–75.

Brandini FP, Tura PM, Santos PPGM (2018) Ecosystem responses to biogeochemical fronts in the South Brazil Bight. *Prog Oceanogr* 164:52–62.

Campos PC, Möller OO, Piola AR, Palma ED (2013) Seasonal variability and coastal upwelling near Cape Santa Marta (Brazil). *J Geophys Res Oceans* 118:1420–1433.

Carre C, Carre D (1991) A complete life cycle of the calycophoran siphonophore *Muggiaea kochi* (Will) in the laboratory, under different temperature conditions: ecological implications. *Philosophical Transactions: Biological Sciences* 334:27–32.

Castelao RM, Barth JA (2006) Upwelling around Cabo Frio, Brazil: The importance of wind stress curl. *Geophys Res Lett* 33.

Castro BM, Brandini FP, Pires-Vanin AMS, Miranda LB (2005) Multidisciplinary oceanographic processes on the western atlantic continental shelf between 4°n and 34°s. In: *The Sea*.

Castro BM, Miranda LB (1998) Physical oceanography of the western Atlantic continental shelf located between 4°N and 34°S. In: Robinson AR, Brink KH (eds) *The Sea: The Global Coastal Ocean*, Vol 11. John Wiley & Sons, New York, p 209–251.

Cirano M, Mata MM, Campos EJD, Deiró NFR (2006) A circulação oceânica de larga-escala na região oeste do Atlântico sul com base no modelo de circulação global occam. *Revista Brasileira de Geofísica* 18:209–230.

Coelho-Souza SA, López MS, Guimarães JRD, Coutinho R, Candella RN (2012) Biophysical interactions in the Cabo Frio upwelling system, southeastern Brazil. *Braz J Oceanogr* 60:353–365.

Condon RH, Graham WM, Duarte CM, Pitt KA, Lucas CH, Haddock SHD, Sutherland KR, Robinson KL, Dawson MN, Decker MB, Mills CE, Purcell JE, Malej A, Mianzan H, Uye SI, Gelcich S, Madin LP (2012) Questioning the rise of gelatinous Zooplankton in the world's oceans. *Bioscience* 62:160–169.

Cordeiro T, Montú M (1991) Distribuição dos siphonophorae: calycophorae (cnidaria) em relação às massas de água ao largo dos estados do paran  e de santa catarina, brasil (28°s-31°s). *N ritica* 6(1–2):107–126.

D'Ambrosio M, Primo AL, Pardal MA, Martinho F, Guerrero E, Marques SC (2019) Spatial distribution and seasonal patterns of the siphonophores *Muggiaea atlantica* and *Muggiaea kochii* in a temperate estuarine ecosystem. *Estuar Coast Shelf Sci* 218:179–187.

De C ceres M, Legendre P (2009) Associations between species and groups of sites: indices and statistical inference. *Ecology* 90:3566–3574

Damian-Serrano A, Hetherington ED, Anela C. C, Haddock SHD, Lapid s A, Dunn CW (2022) Characterizing the secret diets of siphonophores (Cnidaria: Hydrozoa) using DNA metabarcoding. *PLoS One* 17.

Dunn CW, Pugh PR, Haddock SHD (2005) Molecular phylogenetics of the siphonophora (Cnidaria), with implications for the evolution of functional specialization. *Syst Biol* 54:916–935.

Dufr ne M, Legendre P (1997) Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecol Monogr* 67:345–366

Dunn OJ (1964) Multiple comparisons using rank sums. *Technometrics* 6:241–252

Dutra, A., Lindner, A., Nagata, R., & Resgalla, C. (2023). *Tamoya haplonema* (F. M ller, 1859)(Cnidaria: Cubozoa): indicator of tropicalization in the Southwestern

Atlantic? *Tamoya haplonema* indicator of tropicalization?. *Brazilian Journal of Aquatic Science and Technology*, 27(2), 30-32.

Eça GF, Lopes JB de BS, de Souza MFL, Belém AL (2014) Dissolved inorganic nutrients and chlorophyll on the narrow continental shelf of eastern Brazil. *Braz J Oceanogr* 62:11–21.

Garcia CAE, Garcia VMT (2008) Variability of chlorophyll-a from ocean color images in the La Plata continental shelf region. *Cont Shelf Res* 28:1568–1578.

Gershwin L, Lewis M, Gowlett-Holmes K, Kloser R (2014) The siphonophores. In: *Pelagic Invertebrates of South-Eastern Australia: A field reference guide*. CSIRO Marine and Atmospheric Research, p 1–28

Greve W (1994) The 1989 German Bight Invasion of *Muggiaea Atlantica*. *ICES Journal of Marine Science* 5:355–358.

Guerrero E, Gili JM, Grinyó J, Raya V, Sabatés A (2018a) Long-term changes in the planktonic cnidarian community in a mesoscale area of the NW Mediterranean. *PLoS One* 13.

Guerrero E, Gili JM, Maynou F, Sabatés A (2018b) Diversity and mesoscale spatial changes in the planktonic cnidarian community under extreme warm summer conditions. *J Plankton Res* 40:178–196

Haddock SHD (2004) A golden age of gelata: past and future research on planktonic ctenophores and cnidarians q. *Hydrobiologia* 530/531:549–556.

Hastie TJ, Tibshirani RJ (1990) *Generalized Additive Models*. Chapman and Hall, New York

Hetherington ED, Close HG, Haddock SHD, Damian-Serrano A, Dunn CW, Wallsgrove NJ, Doherty SC, Choy CA (2024) Vertical trophic structure and niche partitioning of gelatinous predators in a pelagic food web: Insights from stable isotopes of siphonophores. *Limnol Oceanogr* 69:902–919.

Hetherington ED, Damian-Serrano A, Haddock SHD, Dunn CW, Choy CA (2022) Integrating siphonophores into marine food-web ecology. *Limnol Oceanogr Lett* 7:81–95.

Hill MO, Gauch HG (1980) Detrended correspondence analysis: an improved ordination technique. *Vegetatio* 42:47–58

- Hissmann K (2005) In situ observations on benthic siphonophores (Physonectae: Rhodaliidae) and descriptions of three new species from Indonesia and South Africa. *Syst Biodivers* 2:223–249.
- Holm S (1979) A simple sequentially rejective multiple test procedure. *Scand J Stat* 6:65–70
- Hosia A, Båmstedt U (2007) Seasonal changes in the gelatinous zooplankton community and hydromedusa abundances in Korsfjord and Fanafjord, western Norway. *Mar Ecol Prog Ser* 351:113–127.
- Hotelling H (1936) Relations between two sets of variates. *Biometrika* 28:321–377
- Huret M, Dadou I, Dumas F, Lazure P, Garçon V (2005) Coupling physical and biogeochemical processes in the Río de la Plata plume. *Cont Shelf Res* 25:629–653.
- Kruskal WH, Wallis WA (1952) Use of ranks in one-criterion variance analysis. *J Am Stat Assoc* 47:583–621
- Larson RJ (1986) Water content, organic content, and carbon and nitrogen composition of medusae from the northeast pacific. *J Exp Mar Biol Ecol* 99:107–120.
- Legendre P, Legendre L (2012) *Numerical Ecology*, 3rd edn. Elsevier, Amsterdam
- Li K, Yin J, Huang L, Lian S, Zhang J (2013) Spatio-temporal variations in the siphonophore community of the northern South China Sea. *Chinese Journal of Oceanology and Limnology* 31:312–326.
- Legendre P, Gallagher ED (2001) Ecologically meaningful transformations for ordination of species data. *Oecologia* 129:271–280
- Lepš J, Šmilauer P (2003) *Multivariate analysis of ecological data using CANOCO*. Cambridge University Press, Cambridge
- Licandro P, Souissi S, Ibanez F, Carré C (2012) Long-term variability and environmental preferences of calycophoran siphonophores in the Bay of Villefranche (north-western Mediterranean). *Prog Oceanogr* 97–100:152–163.
- Lo WT, Yu SF, Hsieh HY (2014) Hydrographic processes driven by seasonal monsoon system affect siphonophore assemblages in tropical-subtropical waters (western North Pacific Ocean). *PLoS One* 9.
- Longest colonial animal. In: *Guinness World Records*, 2020. Disponível em:

<https://www.guinnessworldrecords.com/world-records/longest-animal-in-the-sea>.

Acesso em: 15/07/2026

Lopes RM (2007) Marine zooplankton studies in Brazil-A brief evaluation and perspectives. *An Acad Bras Cienc* 79(3):369–379.

Mackie GO, Pugh PR, Purcell JE (1987) Siphonophore Biology. *Adv Mar Biol* 24:97–262.

Mapstone GM (2014) Global diversity and review of Siphonophorae (Cnidaria: Hydrozoa). *PLoS One* 9.

McGuinness M, Brownlow H, Fennell S, Doyle TK, Haberlin D (2025) The influence of a seasonal coastal current on the distribution of gelatinous zooplankton, in particular the siphonophore *Muggiaea atlantica*. *Hydrobiologia* 852:5219–5234.

Mills CE (1995) Medusae, siphonophores, and ctenophores as planktivorous predators in changing global ecosystems Introduction Observations from blue-water diving and. *ICES Journal of Marine Science* 52:575581.

Möller OO, Piola AR, Freitas AC, Campos EJD (2008) The effects of river discharge and seasonal winds on the shelf off southeastern South America. *Cont Shelf Res* 28:1607–1624.

Montú MA (1997) Subtropical convergence environments. In: Seeliger U, Odebrecht C, Castello JP (eds) *Subtropical Convergence Environments: the coast and sea in the Southwestern Atlantic*. Springer, Berlin, Heidelberg

Muelbert JH, Acha EM, Mianzan HW, Guerrero RA, Reta R, Braga ELS, Garcia VMT, Berasategui A, Gomez-Erache M, Ramírez F (2008) Biological, physical and chemical properties at the Subtropical Shelf Front Zone in the SW Atlantic Continental Shelf. *Cont Shelf Res* 28:1662–1673.

Munro C, Siebert S, Zapata F, Howison M, Damian-Serrano A, Church SH, Goetz FE, Pugh PR, Haddock SHD, Dunn CW (2018) Improved phylogenetic resolution within Siphonophora (Cnidaria) with implications for trait evolution. *Mol Phylogenet Evol* 127:823–833.

Nagata RM, Nogueira Jr M, Brandini FP, Haddad MA (2014) Spatial and temporal variation of planktonic cnidarian density in subtropical waters of the Southern Brazilian Bight. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 94:1387–1400.

Nogueira CR, Oliveira Jr SR (1991) Siphonophora from the coast of Brazil (17°S to 24°S). *Boletim do Instituto Oceanográfico* 1:61–69.

Nogueira Jr M (2012) Article Gelatinous zooplankton fauna (Cnidaria, Ctenophora and Thaliacea) from Baía da Babitonga (southern Brazil). *Zootaxa* 3398:1–21.

Nogueira Jr M, Brandini FP (2018) Community structure and spatiotemporal dynamics of the zooplankton in the South Brazilian Bight: A review. In: *Plankton Ecology of the Southwestern Atlantic: From the Subtropical to the Subantarctic Realm*. Springer International Publishing, p 149–170

Nogueira Jr M, Brandini FP, Codina JCU (2014) Distribution of planktonic cnidarians in response to South Atlantic Central Water intrusion in the South Brazilian Bight. *Cont Shelf Res* 89:93–102.

Nogueira Jr M, do Nascimento LS, Maciel P v., Tilbert S, Oliveira LD (2018) Diversity, species composition and assemblage dynamics of Estuarine gelatinous and semi-gelatinous zooplankton from Brazil. In: *Plankton Ecology of the Southwestern Atlantic: From the Subtropical to the Subantarctic Realm*. Springer International Publishing, p 375–412

Nishiyama EY (2021) Sifonóforos (Cnidaria, Medusozoa, Hydrozoa) do mundo. PhD thesis, Universidade Federal do ABC, Santo André, Brazil

Oliveira OMP, Araujo EM, Nishiyama EY (2016a) Species of lensia (Cnidaria: Hydrozoa: Siphonophorae) from southeastern Brazilian waters. *Zoologia* 33.

Ogle DH, Doll JC, Wheeler AP, Dinno A (2023) FSA: Simple Fisheries Stock Assessment Methods. R package version 0.9.5. Disponível em: <https://CRAN.R-project.org/package=FSA> (acessado em 21/06/2026)

Oksanen J, Simpson G, Blanchet F, Kindt R, Legendre P, Minchin P, O'Hara R, Solymos P, Stevens M, Szoecs E, Wagner H, Bedward M, Bolker B, Borcard D, Carvalho G, De Caceres M, Durand S, Evangelista H, Hannigan G, Hill M, Lahti L, Martino C, Ouellette M, Ribeiro Cunha E, Smith T, Stier A, Ter Braak C, Weedon J (2026) vegan: Community Ecology Package. R package version 2.8-0. Disponível em: <https://vegandevs.github.io/vegan/>

Oliveira OMP, Miranda TP, Araujo EM, Ayón P, Cedeño-Posso CM, Cepeda-Mercado AA, Córdova P, Cunha AF, Genzano GN, Haddad MA, Mianzan HW, Migotto AE, Miranda LS, Morandini AC, Nagata RM, Nascimento KB, Nogueira Jr M, Palma S,

Quiñones J, Rodriguez CS, Scarabino F, Schiariti A, Stampar SN, Tronolone VB, Marques AC (2016b) Census of Cnidaria (Medusozoa) and Ctenophora from South American marine waters. *Zootaxa* 4194:1–256.

Pages F, Gili JM (1991) Vertical distribution of epipelagic siphonophores at the confluence between Benguela waters and the Angola Current over 48 hours. *Hydrobiologia* 216/217:355–362.

Pages F, Gonzales HE, Ramon M, Sobarzo M, Gili JM (2001) Gelatinous zooplankton assemblages associated with water masses in the Humboldt Current System, and potential predatory impact by *Bassia bassensis* (Siphonophora: Calycophorae). *Mar Ecol Prog Ser*:13–24.

Palma S, Retamal MC, Silva N, Silva C (2014) Distribución horizontal y vertical de los sifonóforos en relación con las condiciones oceanográficas en fiordos patagónicos chilenos. *Sci Mar* 78:339–351.

Palma S, Silva N (2006) Epipelagic siphonophore assemblages associated with water masses along a transect between Chile and Easter Island (eastern South Pacific Ocean). *J Plankton Res* 28:1143–1151.

Palma S, Silva N, Retamal MC, Castro L (2011) Seasonal and vertical distributional patterns of siphonophores and medusae in the Chiloé Interior Sea, Chile. *Cont Shelf Res* 31:260–271.

Panasiuk A, Grzonka L, Prątnicka P, Wawrzynek-Borejko J, Szymelfenig M (2020) Zonal variability of pelagic Siphonophora (Cnidaria) in the atlantic sector of the southern ocean. *J Sea Res* 165.

Park N, Choi H, Shin KH, Lee W (2023) Distribution of siphonophores in the Northwest Pacific Ocean and links to environmental conditions. *Front Mar Sci* 10.

Pereira AF, Belém AL, Castro BM, Geremias R (2005) Tide-topography interaction along the eastern Brazilian shelf. *Cont Shelf Res* 25:1521–1539.

Piola AR, Campos EJD, Moller OO, Charo M, Martinez C (2000) Subtropical Shelf Front off eastern South America. *J Geophys Res* 105:6565–6578.

Piola AR, Möller OO, Guerrero RA, Campos EJD (2008) Variability of the subtropical shelf front off eastern South America: Winter 2003 and summer 2004. *Cont Shelf Res* 28:1639–1648.

Piola AR, Palma ED, Bianchi AA, Castro BM, Dottori M, Guerrero RA, Marrari M, Matano RP, Möller OO Jr, Saraceno M (2018) Physical oceanography of the SW Atlantic Shelf: a review. In: Hoffmeyer MS, Sabatini ME, Brandini FP, Calliari DL, Boltovskoy D (eds) Plankton ecology of the Southwestern Atlantic. Springer, Cham, p 37–56

Piola AR, Möller OO, Palma ED (2005) O impacto do Rio da Prata. *Ciencia Hoje*:31–37.

Pugh PR (1974) The vertical distribution of the siphonophores collected during the sond cruise, 1965. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 54:25–90.

Pugh PR (1984) The Diel Migrations and Distributions within a Mesopelagic Community in the North East Atlantic. *Prog Oceanogr* 13:461–489.

Pugh PR (1991) Co-occurrence of hippopodiid siphonophores and their potential prey. *Hydrobiologia* 216/2017 (1):327–334.

Pugh PR (1999) Siphonophorae. In: Boltovskoy D (ed) South Atlantic Zooplankton. Backhuys Publishers, Leiden, p 467–511

Purcell JE (1981) Selective Predation and Caloric Consumption by the Siphonophore *Rosacea cymbiformis* in Nature. *Mar Biol* 63:283–294.

Purcell JE (1982) Feeding and growth of the siphonophore *Muggzml4 atlantzca* (cunningham 1893). *Mar Biol Ecol* 62:39–54.

Purcell JE (1985) Predation on fish eggs and larvae by pelagic cnidarians and ctenophores. *Bull Mar Sci* 37:739–755.

Purcell JE (1997) Pelagic cnidarians and ctenophores as predators: selective predation, feeding rates and effects on prey populations. *Ann Inst Oceanogr Paris*

Purcell JE (2005) Climate effects on formation of jellyfish and ctenophore blooms: a review. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 85:461.

Purcell JE, Kremer P (1983) Feeding and metabolism of the siphonophore *Sphaeronectes gracilis*. *J Plankton Res* 1.

Richardson AJ (2008) In hot water: zooplankton and climate change. *ICES Journal of Marine Science* 65:279–295.

R Core Team (2025) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. Disponível em: <https://www.R-project.org/> (acessado em 21/06/2026)

Rossi-Wongtschowski CLDB, Madureira LSP (eds) (2006) O ambiente oceanográfico da plataforma continental e do talude na região Sudeste-Sul do Brasil. EDUSP, São Paulo.

Sasaki DK, Silva D, del Giovannino Jr SR, da Silveira ICA, Belo WC, Martins RP, Dottori M (2024) Hydrographic climatology of the South Brazil Bight continental shelf and slope. *Theor Appl Climatol* 155:9407–9425.

Schnack-Schiel SB, Isla E (2005) The role of zooplankton in the pelagic-benthic coupling of the Southern Ocean. *Sci Mar* 69:39–55.

Shapiro SS, Wilk MB (1965) An analysis of variance test for normality (complete samples). *Biometrika* 52:591–611

Silgueiro JMB, Robison BH (2000) Seasonal abundance and vertical distribution of mesopelagic calycophoran siphonophores in Monterey Bay, CA. *J Plankton Res* 22 (6):1139–1153.

Schlitzer R (2025) Ocean Data View. Disponível em: <https://odv.awi.de/> (21/06/2026)

Silveira A, Campos A, Schmidt K, José ; Edmo, Campos D (2000) A Corrente do Brasil ao Largo da Costa Leste Brasileira (The Brazil Current off the Eastern Brazilian Coast). *Revisão Rev bras oceanogr* 48:171–183.

Spalding MD, Fox HE, Allen GR, Davidson N, Ferdaña ZA, Finlayson M, Halpern BS, Jorge MA, Lombana A, Lourie SA, Martin KD, McManus E, Molnar J, Recchia CA, Robertson J (2007) Marine ecoregions of the world: A bioregionalization of coastal and shelf areas. *Bioscience* 57:573–583.

Schmidt Ocean Institute (2020) R/V Falkor research cruise dataset. Schmidt Ocean Institute, Palo Alto, CA. Disponível em: <https://schmidt-ocean.org> (acessado em 21/06/2026)

Teixeira-Amaral P, Rodrigues de Lemos V, Muxagata E, Nagata RM (2021) Temporal dynamics of mesoplanktonic cnidarians in a subtropical estuary: Environmental drivers

and possible trophic effects. *Estuar Coast Shelf Sci* 249.

Thibault-Botha D, Lutjeharms JRE, Gibbons MJ (2004) Siphonophore assemblages along the east coast of South Africa; mesoscale distribution and temporal variations. *J Plankton Res* 26:1115–1128.

Thorpe RB (2024) We need to talk about the role of zooplankton in marine food webs. *J Fish Biol* 105:444–458.

Tosetto EG, Bertrand A, Neumann-Leitão S, da Silva AC, Nogueira Jr M (2021) Spatial patterns in planktonic cnidarian distribution in the western boundary current system of the tropical South Atlantic Ocean. *J Plankton Res* 43:270–287.

Tosetto EG, Neumann-Leitão S, Araujo M, Bertrand A, Nogueira Jr M (2024) Pelagic cnidarian assemblages show range-edge effect at the boundary of ocean surface, as illustrated in the case of the Amazon River Plume. *PLoS One* 19.

Tosetto EG, Neumann-Leitão S, Araujo M, Nogueira Jr M (2022) Epipelagic cnidarian fauna in the Western Equatorial Atlantic Ocean off the Amazon River Delta. *Marine Biodiversity* 52.

Totton AK (1965) A synopsis of the siphonophora. Bargmann HE (ed) British Museum (Natural History), London.

Uribe-Palomino J, López R, Gibbons MJ, Gusmão F, Richardson AJ (2019) Siphonophores from surface waters of the Colombian Pacific Ocean. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 99:67–80.

Valentin JL (1987) Hydrobiology in the Cabo Frio (Brazil) upwelling: two-dimensional structure and variability during a wind cycle.

von Montfort GM, Sutherland KR, Colin S, Costello JH, Nagata RM (2026) Small jellyfish, large consequences: The overlooked predatory role of hydromedusae in subtropical estuarine ecosystems. *Limnol Oceanogr* 71:1–12.

Wilcoxon F (1945) Individual comparisons by ranking methods. *Biometrics Bull* 1:80–83.

Wickham H (2016) *ggplot2: elegant graphics for data analysis*, 2nd edn. Springer-Verlag, New York, NY

Wood SN (2017) *Generalized additive models: an introduction with R*, 2nd edn. CRC Press, Boca Raton, FL

APÊNDICES

Apêndice I- Dados de coleta do cruzeiro de outono

cruzeiro	data	estação	arrasto	rede 300 um	hora	prof(m)	latitude	longitude	vol amostrado m3
talvi	10/05/2013	#1	oblíquo	bongo	10:20	124	-34,449833	-52,069600	190,79928
talvi	10/05/2013	#2	oblíquo	bongo	13:20	1242	-34,502383	-51,564417	336,25368
talvi	13/05/2013	#5	oblíquo	bongo	14:20	132	-33,809733	-50,735067	253,21464
talvi	13/05/2013	#6	oblíquo	bongo	18:32	1260	-32,392017	-50,534033	232,08444
talvi	18/05/2013	#13	oblíquo	bongo	08:10	97	-32,215067	-49,684533	177,2442
talvi	18/05/2013	#15	oblíquo	bongo	13:40	1872	-30,758600	-48,439967	227,88864
talvi	22/05/2013	#24	oblíquo	bongo	08:20	1445	-30,198667	-48,828217	227,88864
talvi	22/05/2013	#25	oblíquo	bongo	17:55	150	-27,137520	-46,161100	227,88864
talvi	03/06/2013	#37	oblíquo	bongo	12:22	171	-25,393330	-45,338000	499,45896
talvi	07/06/2013	#45	oblíquo	bongo	14:57	135	-25,392420	-44,690520	430,6554
talvi	08/06/2013	#46	oblíquo	bongo	09:00	1578	-24,108170	-44,673520	1102,97376
talvi	08/06/2013	#49	oblíquo	bongo	23:30	138	-24,653170	-44,377580	363,9006
talvi	09/06/2013	#50	oblíquo	bongo	08:45	480	-24,865000	-44,098670	759,5532
talvi	09/06/2013	#51	oblíquo	bongo	13:05	1370	-24,070000	-43,679500	532,92708
talvi	11/06/2013	#55	oblíquo	bongo	14:00	145	-24,276330	-43,369670	454,94568
talvi	11/06/2013	#56	oblíquo	bongo	17:11	642	-24,486670	-43,057830	489,89556
talvi	12/06/2013	#57	oblíquo	bongo	08:30	1436	-24,486767	-43,057833	653,26716

Apêndice II- Dados de coleta do cruzeiro de primavera

cruzeiro	data	estação	arrasto	rede 300 um	hora	prof (m)	latitude	longitude	vol amostrado m3
talviii	11/14/2014	#6	oblíquo	bongo	17:02	1240	-33,809117	-50,734517	868,33404
talviii	11/15/2014	#10	oblíquo	bongo	19:53	91	-33,010700	-50,718433	249,77484
talviii	11/16/2014	#11	oblíquo	bongo	6:40	667	-32,935067	-50,355683	824,44068
talviii	11/16/2014	#12	oblíquo	bongo	16:44	1253	-32,832450	-49,863967	955,56888
talviii	11/21/2014	#16	oblíquo	bongo	12:00	112	-31,563400	-50,316650	20,51784
talviii	11/23/2014	#17	oblíquo	bongo	9:54	183	-31,609033	-49,906617	453,8646
talviii	11/23/2014	#18	oblíquo	bongo	12:51	1792	-31,654467	-49,495500	711,9252
talviii	11/25/2014	#22	oblíquo	bongo	20:01	156	-30,670367	-49,223333	373,72104
talviii	11/26/2014	#23	oblíquo	bongo	6:29	574	-30,715433	-48,811917	724,53528
talviii	11/26/2014	#24	oblíquo	bongo	10:29	1486	-30,760867	-48,400650	913,07412
talviii	12/3/2014	#28	oblíquo	bongo	14:13	138	-29,434350	-48,415033	294,17472
talviii	12/4/2014	#29	oblíquo	bongo	8:54	668	-29,406817	-47,780083	533,42604
talviii	12/6/2014	#34	oblíquo	bongo	11:00	142	-27,903633	-47,579700	329,20776
talviii	12/6/2014	#35	oblíquo	bongo	15:31	595	-27,874317	-46,945417	587,58588
talviii	12/6/2014	#36	oblíquo	bongo	20:17	2096	-27,847167	-46,308867	577,71252
talviii	12/7/2014	#38	oblíquo	bongo	16:17	504	-27,109750	-46,543483	
talviii	12/8/2014	#39	oblíquo	bongo	7:07	1834	-27,081500	-45,891833	
talviii	12/8/2014	#40	oblíquo	bongo	15:42	150	-26,370650	-46,744300	263,49624
talviii	12/9/2014	#41	oblíquo	bongo	6:25	488	-26,343983	-46,110700	441,504
talviii	12/9/2014	#42	oblíquo	bongo	11:52	1447	-26,319250	-45,465833	531,86112
talviii	12/10/2014	#45	oblíquo	bongo	14:45	133	-25,393017	-45,337683	184,9932

talviii	12/10/2014	#46	oblíquo	bongo	19:15	1565	-25,391650	-44,689583	485,85852
---------	------------	-----	---------	-------	-------	------	------------	------------	-----------

Apêndice III- Dados de coleta do cruzeiro de verão

cruzeiro	data	estação	arrasto	rede 300 um	hora	prof(m)	latitude	longitude	vol amostrado m3
talxi	16/02/2023	#1	oblíquo	bongo	10:05	172	-34,531000	-51,889367	759.2463123
talxi	16/02/2023	#2	oblíquo	bongo	14:03	1732	-34,614750	-51,423367	972.1999915
talxi	20/02/2023	#5	oblíquo	bongo	12:03	172	-33,777417	-51,250850	707.3128768
talxi	20/02/2023	#6	oblíquo	bongo	23:40	1565	-33,919450	-50,572783	1460.883362
talxi	22/02/2023	#10	oblíquo	bongo	10:47	180	-33,052817	-49,500867	1165.489628
talxi	22/02/2023	#12	oblíquo	bongo	21:10	1438	-32,871683	-49,662333	1210.197212
talxi	24/02/2023	#16	oblíquo	bongo	10:37	206	-31,759050	-49,955083	1153.16541
talxi	25/02/2023	#21	oblíquo	bongo	16:37	2057	-31,207783	-48,949750	1460.921353
talxi	26/02/2023	#22	oblíquo	bongo	9:52	191	-30,768183	-49,100650	993.1405253
talxi	26/02/2023	#24	oblíquo	bongo	21:38	1987	-30,834167	-48,282817	2341.221578
talxi	28/02/2023	#28	oblíquo	bongo	11:55	197	-29,516717	-48,189700	1131.054759
talxi	05/03/2023	#29	oblíquo	bongo	17:43	1112	-29,466467	-47,554267	1064.38089
talxi	09/03/2023	#34	oblíquo	bongo	23:15	192	-27,915167	-47,370400	6944.788218
talxi	10/03/2023	#36	oblíquo	bongo	10:49	2080	-27,847983	-46,312433	950.8567552
talxi	11/03/2023	#39	oblíquo	bongo	5:55	1793	-27,079833	-45,894900	991.7500617
talxi	11/03/2023	#40	oblíquo	bongo	13:37	195	-26,410883	-46,610600	699.2968161
talxi	12/03/2023	#42	oblíquo	bongo	12:52	1997	-26,356133	-45,349117	822.3718401
talxi	13/03/2023	#45	oblíquo	bongo	10:15	199	-25,530250	-45,097733	953.6984676

talxi	13/03/2023	#46	oblíquo	bongo	21:29	1873	-25,488517	-44,465800	792.0095857
talxi	15/03/2023	#49	oblíquo	bongo	10:19	200	-24,572567	-44,539233	795.778274
talxi	15/03/2023	#51	oblíquo	bongo	20:38	1693	-24,910583	-43,859500	1068.932189
talxi	17/03/2023	#58	oblíquo	bongo	12:00	197	-23,962367	-43,143833	885.9228649
talxi	17/03/2023	#60	oblíquo	bongo	21:24	1576	-24,418800	-42,474883	835.3722948
talxi	18/03/2023	#63	oblíquo	bongo	21:59	1525	-24,230000	-41,987733	993.4596481
talxi	19/03/2023	#64	oblíquo	bongo	12:04	194	-23,642017	-41,925917	713.9080812
talxi	19/03/2023	#66	oblíquo	bongo	20:32	1712	-24,094983	-41,458367	1036.617207
talxi	20/03/2023	#68	oblíquo	bongo	14:32	2064	-23,772917	-41,953000	863.3715208
talxi	20/03/2023	#69	oblíquo	bongo	20:14	197	-23,296850	-41,053017	540.8523493

Apêndice IV- Dados de coleta do cruzeiro de inverno

cruzeiro	data	estação	arrasto	rede 300 um	hora	prof(m)	latitude	longitude	vol amostrado m3
talxii	02/08/2023	#1	oblíquo	bongo	12:51	173	-34,524950	-51,889800	490.5221259
talxii	02/08/2023	#2	oblíquo	bongo	16:58	1758	-34,617050	-51,414783	624.1661928
talxii	04/08/2023	#5	oblíquo	bongo	17:30	177	-33,780700	-51,249617	632.9876586
talxii	05/08/20223	#7	oblíquo	bongo	19:41	192	-33,547917	-50,818717	291.7162238
talxii	08/08/2023	#10	oblíquo	bongo	6:45	177	-33,052033	-50,502733	457.0370271
talxii	08/08/2023	#12	oblíquo	bongo	21:45	1727	-32,815200	-49,450250	713.8472959
talxii	14/08/2023	#13	oblíquo	bongo	6:10	143	-32,436882	-50,343433	481.6930619

talxii	14/08/2023	#15	oblíquo	bongo	18:45	200	-31,761072	-49,963640	648.4499177
talxii	15/08/2023	#16	oblíquo	bongo	0:51	1930	-31,660148	-49,453190	663.6462412
talxii	15/08/2023	#19	oblíquo	bongo	19:38	197	-30,769197	-49,104790	541.5589783
talxii	18/08/2023	#30	oblíquo	bongo	7:20	1700	-28,617258	-46,654733	470.7441109
talxii	18/08/2023	#31	oblíquo	bongo	18:43	195	-27,918220	-47,372570	
talxii	22/08/2023	#32	oblíquo	bongo	11:58	670	-27,878667	-46,891717	558.6700386
talxii	27/08/2023	#37	oblíquo	bongo	15:21	197	-26,412083	-46,609250	436.1800731
talxii	28/08/2023	#38	oblíquo	bongo	11:26	552	-26,383333	-45,980633	630.2903112
talxii	28/08/2023	#39	oblíquo	bongo	20:23	2033	-26,354833	-45,350033	874.654791
talxii	30/08/2023	#42	oblíquo	bongo	19:49	178	-25,450083	-45,054700	580.0968547
talxii	31/08/2023	#43	oblíquo	bongo	13:07	1754	-25,467100	-44,626900	825.5326753
talxii	01/09/2023	#46	oblíquo	bongo	20:01	211	-24,408617	-44,379317	369.468213
talxii	04/08/2023	#48	oblíquo	bongo	19:42	810	-24,624217	-44,031467	504.9662314
talxii	06/09/2023	#52	oblíquo	bongo	10:56	203	-24,023450	-43,244233	594.1610521
talxii	06/09/2023	#53	oblíquo	bongo	17:15	1049	-24,261800	-42,966567	588.0673264
talxii	07/09/2023	#54	oblíquo	bongo	10:19	1712	-24,537417	-42,647417	514.1448107
talxii	09/09/2023	#58	oblíquo	bongo	17:15	199	-23,626083	-42,231767	385.5155306
talxii	10/09/2023	#59	oblíquo	bongo	11:41	1635	-24,123250	-41,757200	339.5998392
talxii	11/09/2023	#62	oblíquo	bongo	12:43	225	-23,561083	-41,270850	363.3288983
talxii	11/09/2023	#63	oblíquo	bongo	16:17	1865	-23,608650	-40,942283	468.9813373
talxii	11/09/2023	#64	oblíquo	bongo	19:42	196	-23,295350	-41,053217	229.3429141

Apêndice V- Tabela de dados abióticos

Cruzeiro	Amostra	ano	estação	região	setor	tempsup	salsup	tempprof	salprof	indtemp	indsal	copepodes
6	1	2013	outono	plataforma	norte	18,00375	33,97275	17,5246	35,98936	-0,47915	2,016614	244,520000
6	2	2013	outono	talude	norte	21,12933	35,55043	4,952667	34,40433	-16,1766663	-1,146096	825,460000
6	5	2013	outono	plataforma	norte	19,99289	33,91233	16,4868	35,8812	-3,506089	1,968867	256,050000
6	6	2013	outono	talude	norte	22,78771	36,76046	5,70925	34,465	-17,078464	-2,295462	904,710000
6	13	2013	outono	plataforma	norte	20,29336	35,1576	20,37633	36,30467	0,082976	1,147067	228,440000
6	15	2013	outono	talude	norte	22,14975	36,70063	5,26125	34,43413	-16,8885	-2,2665	468,300000
6	24	2013	outono	talude	norte	22,20366	36,58125	5,0675	34,42525	-17,136155	-2,156	414,050000
6	25	2013	outono	plataforma	sul	21,45186	35,68043	16,00175	35,785	-5,450107	0,104571	389,780000
6	37	2013	outono	plataforma	sul	22,86784	36,50463	13,1336	35,3712	-9,734242	-1,133432	211,620000
6	45	2013	outono	plataforma	sul	23,40173	35,93324	16,306	35,835	-7,09573	-0,098237	304,610000
6	46	2013	outono	talude	sul	24,21972	37,34747	6,136333	34,491	-18,0833887	-2,856471	182,110000
6	49	2013	outono	plataforma	sul	23,37022	35,68444	16,36	35,8455	-7,010222	0,161056	507,980000
6	50	2013	outono	talude	sul	23,69986	36,89855	11,36367	35,09633	-12,33619	-1,802212	3282,980000
6	51	2013	outono	talude	sul	24,5325	37,36018	6,4684	34,5164	-18,0641	-2,843776	761,390000
6	55	2013	outono	plataforma	sul	24,73871	36,78971	18,31314	36,22557	-6,425571	-0,564143	282,890000

6	56	2013	outono	talude	sul	23,96657	36,83929	5,803889	34,4989	-18,1626821	-2,340386	2433,800000
6	57	2013	outono	talude	sul	23,73169	37,07282	5,100333	34,45767	-18,6313547	-2,615157	339,700000
8	6	2014	primavera	talude	norte	21,3622	34,4272	4,07002	34,1498	-17,29218	-0,2774	
8	10	2014	primavera	plataforma	norte	21,3091	35,192	16,9975	35,7936	-4,3116	0,6016	
8	11	2014	primavera	talude	norte	21,7096	35,7171	4,8461	34,2454	-16,8635	-1,4717	
8	12	2014	primavera	talude	norte	22,2785	35,5187	5,55914	34,2611	-16,71936	-1,2576	
8	16	2014	primavera	plataforma	norte	22,0613	34,1363	16,1966	35,7017	-5,8647	1,5654	
8	17	2014	primavera	plataforma	norte	23,1501	36,3294	16,7608	35,8009	-6,3893	-0,5285	
8	18	2014	primavera	talude	norte	22,3621	34,3161	3,334	34,4249	-19,0281	0,1088	
8	22	2014	primavera	plataforma	norte	23,2196	35,5822	19,5442	36,3091	-3,6754	0,7269	
8	23	2014	primavera	talude	norte	23,0827	35,9076	7,8674	34,5573	-15,2153	-1,3503	
8	24	2014	primavera	talude	norte	23,106	26,1485	3,59837	34,344	-19,50763	8,1955	
8	28	2014	primavera	plataforma	norte	24,298	35,583	14,4833	35,4796	-9,8147	-0,1034	
8	29	2014	primavera	talude	norte	24,1489	36,3182	5,615	34,3401	-18,5339	-1,9781	
8	34	2014	primavera	plataforma	sul	24,4709	36,1093	15,2975	35,5756	-9,1734	-0,5337	
8	35	2014	primavera	talude	sul	24,8767	37,0309	9,3395	34,7233	-15,5372	-2,3076	
8	36	2014	primavera	talude	sul	23,7408	16,4808	3,9669	34,3189	-19,7739	17,8381	

8	40	2014	primavera	plataforma	sul	24,6144	36,1516	13,7645	35,3461	-10,8499	-0,8055	
8	41	2014	primavera	talude	sul	24,2917	36,4868	8,36895	34,6177	-15,92275	-1,8691	
8	42	2014	primavera	talude	sul	25,3506	37,2284	4,21756	34,3109	-21,13304	-2,9175	
8	45	2014	primavera	plataforma	norte	23,3387	35,6539	14,5954	35,4438	-8,7433	-0,2101	
8	46	2014	primavera	talude	norte	25,0186	37,1998	3,752	34,3441	-21,2666	-2,8557	
11	5	2023	verao	plataforma	norte	25,0708	35,8187	16,2897	35,7307	-8,7811	-0,088	13129,440000
11	6	2023	verao	talude	norte	25,2319	36,0098	3,1922	34,6033	-22,0397	-1,4065	4004,150000
11	10	2023	verao	plataforma	norte	25,4063	35,8707	15,8015	35,6424	-9,6048	-0,2283	11317,480000
11	12	2023	verao	talude	norte	24,5283	36,2414	3,3145	34,4943	-21,2138	-1,7471	2382,420000
11	16	2023	verao	talude	norte	25,3451	35,73	16,9196	35,8192	-8,4255	0,0892	8561,940000
11	21	2023	verao	talude	norte	25,3841	35,8547	3,5657	34,9266	-21,8184	-0,9281	2783,270000
11	22	2023	verao	plataforma	norte	25,4284	36,174	15,999	35,6671	-9,4294	-0,5069	5299,650000
11	24	2023	verao	talude	norte	25,9058	36,3604	3,5554	34,929	-22,3504	-1,4314	3499,030000
11	28	2023	verao	plataforma	sul	26,1901	36,3833	14,8982	35,4949	-11,2919	-0,8884	3505,580000
11	29	2023	verao	talude	sul	26,2378	35,6999	3,917	34,3559	-22,3208	-1,344	5050,820000
11	34	2023	verao	plataforma	sul	26,946	35,8563	14,2789	35,4039	-12,6671	-0,4524	1302,460000
11	36	2023	verao	talude	sul	26,8066	36,0802	3,441	34,9367	-23,3656	-1,1435	3237,500000

11	39	2023	verao	talude	sul	27,2629	36,5926	3,7146	34,7423	-23,5483	-1,8503	8538,930000
11	40	2023	verao	plataforma	sul	27,2389	35,7297	13,7773	35,3413	-13,4616	-0,3884	17663,460000
11	42	2023	verao	talude	sul	26,9709	36,5087	3,8398	34,8299	-23,1311	-1,6788	16187,320000
11	45	2023	verao	plataforma	sul	25,5683	35,8439	15,5015	35,5716	-10,0668	-0,2723	12777,200000
11	46	2023	verao	talude	sul	26,8236	36,7264	3,4634	34,5075	-23,3602	-2,2189	6450,810000
11	49	2023	verao	plataforma	sul	27,0175	34,7901	16,0507	35,6611	-10,9668	0,871	4680,700000
11	51	2023	verao	talude	sul	26,8413	36,64	3,8468	34,7674	-22,9945	-1,8726	5951,360000
11	58	2023	verao	plataforma	sul	25,7818	36,7997	14,4031	35,4169	-11,3787	-1,3828	7599,760000
11	60	2023	verao	talude	sul	27,7355	36,6118	3,8422	34,8471	-23,8933	-1,7647	1381,240000
11	63	2023	verao	talude	sul	27,4759	36,8232	3,7558	34,7172	-23,7201	-2,106	7073,460000
11	64	2023	verao	plataforma	sul	27,541	36,7133	12,8369	35,2118	-14,7041	-1,5015	2879,920000
11	66	2023	verao	talude	sul	27,4858	36,264	3,9112	34,8468	-23,5746	-1,4172	9211,500000
11	68	2023	verao	talude	norte	28,5188	37,0857	3,8255	34,7655	-24,6933	-2,3202	3806,470000
11	69	2023	verao	plataforma	norte	26,2753	36,6379	14,1781	35,3421	-12,0972	-1,2958	3239,330000
12	1	2023	inverno	plataforma	norte	14,1101	33,4832	14,0006	35,3522	-0,1095	1,869	3535,550000
12	2	2023	inverno	talude	norte	20,3087	36,4257	3,2403	34,3798	-17,0684	-2,0459	5506,230000
12	5	2023	inverno	plataforma	norte	14,6178	31,5434	13,8227	35,356	-0,7951	3,8126	23922,110000

12	7	2023	inverno	plataforma	norte	13,89	32,895	13,5758	35,325	-0,3142	2,43	70951,140000
12	10	2023	inverno	plataforma	norte	18,3203	34,8868	16,0923	35,6731	-2,228	0,7863	5741,330000
12	12	2023	inverno	talude	norte	20,2997	36,5948	3,4653	34,4631	-16,8344	-2,1317	2140,510000
12	13	2023	inverno	plataforma	norte	15,4004	32,5994	16,5579	35,7582	1,1575	3,1588	4042,410000
12	15	2023	inverno	plataforma	norte	21,5164	32,6174	15,0489	35,5216	-6,4675	-3,5074	3518,540000
12	16	2023	inverno	talude	norte	22,1318	36,2148	3,3701	34,4815	-18,7617	-5,0297	3389,760000
12	19	2023	inverno	plataforma	sul	20,3661	36,1858	14,9023	35,4831	-5,4638	-0,7027	2688,530000
12	30	2023	inverno	talude	sul	21,888	36,7745	3,3855	34,4913	-18,5025	-2,2832	1473,410000
12	32	2023	inverno	talude	sul	23,1253	37,5193	9,2749	34,7118	-13,8504	-2,8075	3841,500000
12	37	2023	inverno	plataforma	sul	23,7404	39,9397	14,0885	35,4046	-9,6519	-4,5351	5464,170000
12	38	2023	inverno	talude	sul	24,9546	37,2598	11,6572	35,0254	-13,2974	-5,5922	4523,630000
12	39	2023	inverno	talude	sul	22,0362	36,9079	3,8766	34,9049	-18,1596	-2,003	3036,630000
12	42	2023	inverno	plataforma	sul	22,5555	36,7844	18,616	36,1046	-3,9395	-0,6798	3022,940000
12	43	2023	inverno	talude	sul	22,4929	36,9022	3,8349	34,792	-18,658	-2,1102	2323,190000
12	46	2023	inverno	talude	sul	21,537	36,3284	14,5209	35,43	-7,0161	-0,8984	10624,280000
12	48	2023	inverno	talude	sul	22,873	37,2178	3,5601	34,4535	-19,3129	-2,6663	2633,050000
12	52	2023	inverno	talude	sul	22,873	37,1198	16,8404	35,7969	-6,0326	-1,3229	4987,200000

12	53	2023	inverno	talude	sul	22,3971	36,7856	5,0955	34,3302	-17,3016	-2,4554	1763,060000
12	54	2023	inverno	talude	sul	22,3971	36,8953	3,6951	34,7035	-18,702	-2,1918	2357,310000
12	58	2023	inverno	plataforma	sul	21,9363	36,0571	13,6673	35,3249	-8,269	-0,7322	11703,810000
12	59	2023	inverno	talude	sul	20,82081	33,2924	3,4361	34,5552	-17,384709	1,2628	4169,610000
12	62	2023	inverno	talude	sul	22,3582	36,5415	13,5483	35,3195	-8,8099	-1,222	10886,000000
12	63	2023	inverno	talude	sul	23,807	37,0911	3,7759	34,433	-20,0311	-2,6581	2101,580000
12	64	2023	inverno	plataforma	sul	21,9979	36,4308	16,7558	35,7534	-5,2421	-0,6774	2082,470000

Apêndice VI- Dados de densidade do cruzeiro de outono

Estação/espécie	#1	#2	#5	#6	#13	#15	#24	#25	#37	#45	#46	#49	#50	#51	#55	#56	#57
D. bojani	0,3826	0,3896	0,5608	0,1422	0,0451	0,0395	0,0658	0,1624	0,3123	0,0766	0,0172	0,2088	0,3502	0,0394	0,1033	0,3307	0,1990
D. dispar	0,0105	0,0238	0,0237	0,0129	0,0000	0,0176	0,0000	0,0044	0,0420	0,0186	0,0036	0,0027	0,0039	0,0075	0,0022	0,0082	0,0031
B. bassensis	0,3459	0,2439	0,5884	0,2154	0,0564	0,2940	0,2633	0,2721	0,2202	0,0232	0,0689	0,1484	0,0671	0,1013	0,0396	0,0837	0,1087
A. tetragona	0,0472	0,0268	0,1027	0,1034	0,0113	0,0395	0,0307	0,0878	0,0841	0,0279	0,0199	0,0605	0,0145	0,0206	0,0176	0,0143	0,0168
A. eschscholtzii	0,1153	0,0803	0,2685	0,1422	0,0508	0,0527	0,0922	0,0922	0,1041	0,0348	0,0254	0,0467	0,0158	0,0713	0,0110	0,0245	0,0153
M. kochi	0,0210	0,0000	0,0079	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0026	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000
L. cossack	0,0052	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0088	0,0020	0,0000	0,0009	0,0000	0,0000	0,0000	0,0022	0,0061	0,0000

L. campanella	0,0052	0,0119	0,0079	0,0000	0,0000	0,0000	0,0088	0,0088	0,0140	0,0000	0,0009	0,0110	0,0000	0,0056	0,0110	0,0225	0,0168
L. subtilis	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0022	0,0000	0,0000
L. hotspur	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0027	0,0000	0,0000	0,0022	0,0000	0,0000
Lensia sp	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0009	0,0000	0,0000	0,0094	0,0066	0,0000	0,0000
S. chuni	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0040	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000
E. mitra	0,0105	0,0565	0,0355	0,0603	0,0000	0,0132	0,0000	0,1624	0,0140	0,0070	0,0109	0,0110	0,0039	0,0206	0,0176	0,0061	0,0046
C. appendiculata	0,0419	0,0149	0,0908	0,0086	0,0000	0,0088	0,0044	0,0000	0,0160	0,0000	0,0000	0,0110	0,0013	0,0094	0,0000	0,0102	0,0092
E. spiralis	0,0839	0,0506	0,0592	0,1422	0,0056	0,0746	0,0614	0,0395	0,0080	0,0000	0,0435	0,0275	0,0145	0,1557	0,0440	0,0306	0,0092
H. hippopus	0,0000	0,0000	0,0000	0,0560	0,0000	0,0000	0,0219	0,0000	0,0000	0,0000	0,0018	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000
V. glabra	0,0000	0,0000	0,0000	0,0043	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000
A. ernesti	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0044	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000
A. acaule	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0027	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000
E. hyalinum	0,0000	0,0030	0,0118	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000

Apêndice VII- Dados de densidade do cruzeiro de primavera

Estação/espécie	#6	#10	#11	#12	#16	#17	#18	#22	#23	#24	#28	#29	#34	#35	#36	#38	#39	#40	#41	#42
<i>D. bojani</i>	0,4296	0,9569	0,0922	0,5253	3,2655	1,1149	0,6180	0,3639	0,7039	1,0930	0,6357	0,5886	2,2478	0,3438	0,0242	-	-	1,7647	0,6614	0,2482
<i>B. bassensis</i>	0,2395	0,4844	0,0352	0,3809	0,2437	1,1127	0,8428	0,6823	0,6832	1,0010	0,1768	0,2081	0,4101	0,2842	0,0589	-	-	0,1632	0,1993	0,2519
<i>A. tetragona</i>	0,1175	1,7376	0,0182	0,1036	6,7746	0,1608	0,0337	0,1605	0,1035	0,1435	0,0986	0,1144	0,2703	0,0579	0,0260	-	-	0,1860	0,0498	0,0188
<i>A. eschscholtzii</i>	0,0910	0,1962	0,0206	0,0356	0,8285	0,1344	0,0702	0,0910	0,0814	0,1139	0,0578	0,0656	0,1671	0,0613	0,0104	-	-	0,1480	0,1268	0,0244
<i>E. spiralis</i>	0,0599	0,0080	0,0024	0,0178	0,0000	0,0925	0,0801	0,0107	0,0635	0,0372	0,0102	0,0187	0,0030	0,0868	0,0381	-	-	0,0038	0,0408	0,0714
<i>D. dispar</i>	0,0138	0,0040	0,0036	0,0105	0,0000	0,0661	0,0169	0,0294	0,0193	0,0931	0,0204	0,0544	0,1458	0,0306	0,0052	-	-	0,1708	0,0951	0,0282
<i>D. antarctica</i>	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0034	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	-	-	0,0000	0,0000	0,0000

<i>E. hyalinum</i>	0,0058	0,5685	0,0073	0,0021	0,0487	0,0000	0,0000	0,0027	0,0041	0,0011	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	-	-	0,0000	0,0000	0,0000
<i>M. kochi</i>	0,0012	0,0000	0,0000	0,0010	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0034	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	-	-	0,0000	0,0000	0,0000
<i>L. campanella</i>	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0120	0,0068	0,0019	0,0000	0,0000	0,0000	-	-	0,0000	0,0000	0,0000
<i>L. subtilis</i>	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0110	0,0102	0,0019	0,0000	0,0000	0,0000	-	-	0,0000	0,0000	0,0000
<i>L. hotspur</i>	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0011	0,0000	0,0019	0,0000	0,0000	0,0000	-	-	0,0000	0,0000	0,0000
<i>Lensia sp</i>	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0044	0,0102	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	-	-	0,0000	0,0000	0,0000
<i>E. mitra</i>	0,1693	0,0000	0,0182	0,0764	0,0487	0,0925	0,1039	0,0722	0,0897	0,1654	0,0102	0,1575	0,0091	0,0289	0,0242	-	-	0,0304	0,0702	0,0790
<i>C. appendiculata</i>	0,0426	0,0040	0,0691	0,0167	0,1462	0,0639	0,0253	0,0428	0,0649	0,0876	0,0306	0,6093	0,1974	0,0306	0,0087	-	-	0,3416	0,0272	0,0056
<i>H. hippopus</i>	0,0012	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	-	-	0,0000	0,0000	0,0000
<i>V. glabra</i>	0,0012	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0014	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	-	-	0,0000	0,0000	0,0000
<i>A. ernesti</i>	0,0000	0,0000	0,0000	0,0010	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	-	-	0,0000	0,0000	0,0000
<i>Abylopsis sp.</i>	0,0127	0,0641	0,0000	0,0000	0,4386	0,0220	0,0056	0,0000	0,0193	0,0153	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	-	-	0,0000	0,0000	0,0000
<i>C. dentata</i>	0,0000	0,0000	0,0000	0,0010	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	-	-	0,0000	0,0000	0,0000

Apêndice VIII- Dados de densidade do cruzeiro de verão

espécie/ estação	#1	#2	#5	#6	#10	#12	#16	#21	#22	#24	#28	#29	#34	#36	#39	#40	#42	#45	#46	#49	#51	#58	#60	#63	#64	#66
<i>D. bojani</i>	0,1054	0,0566	0,6758	0,3963	0,3664	0,1008	0,9209	6,2515	6,3687	1,9742	3,5330	3,9835	0,1456	0,0105	0,8006	5,5870	0,4183	1,3778	0,9116	0,5027	0,0000	0,1005	0,6692	0,1540	0,6710	0,8074
<i>D. dispar</i>	0,0079	0,0021	0,0198	0,0048	0,0009	0,0124	0,0373	0,0335	0,0312	0,0239	0,0256	0,0132	0,0016	0,0105	0,0252	0,0429	0,0097	0,0210	0,0063	0,0138	1,2498	0,0023	0,0084	0,0342	0,0098	0,0270
<i>D. antarctica</i>	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	
<i>B. bassensis</i>	0,2766	0,0998	0,6108	0,2321	0,0952	0,1008	0,8698	1,0267	1,9947	0,4045	0,8072	0,8888	0,0546	0,0294	0,2249	1,0968	0,2177	0,4110	0,1957	0,2651	0,2096	0,1151	0,2131	0,1067	0,1541	0,0453
<i>A. tetragona</i>	0,0553	0,0072	0,0339	0,0685	0,0154	0,0297	0,0633	0,2437	0,1974	0,1444	0,3156	0,3551	0,0154	0,0252	0,0786	1,0797	0,0170	0,2464	0,0631	0,0151	0,1151	0,0463	0,0287	0,0413	0,0126	0,0357
<i>A. eschecholtzii</i>	0,2450	0,0154	0,1725	0,0397	0,1304	0,0099	0,4475	0,1937	0,2668	0,1196	0,0999	0,1926	0,0203	0,0095	0,0393	0,1373	0,0596	0,1583	0,0530	0,0377	0,0496	0,0192	0,0431	0,0966	0,0448	0,0145

<i>Abylopsys sp.</i>	0,0105	0,0031	0,0170	0,0137	0,0026	0,0000	0,0330	0,1047	0,0544	0,0355	0,0274	0,0639	0,0033	0,0021	0,0111	0,0758	0,0000	0,0346	0,0076	0,0088	0,0243	0,0079	0,0084	0,0030	0,0028	0,0029
<i>E. hyalinum</i>	0,0237	0,0000	0,0000	0,0007	0,0009	0,0000	0,0009	0,0000	0,0010	0,0000	0,0027	0,0094	0,0004	0,0000	0,0000	0,0415	0,0000	0,0010	0,0000	0,0000	0,0000	0,0011	0,0000	0,0000	0,0000	0,0019
<i>E. espiralis</i>	0,0026	0,0319	0,2601	0,0842	0,0309	0,0620	0,3469	0,8549	0,6323	0,3844	0,5844	0,4435	0,0327	0,1094	0,5021	0,2088	0,2517	0,0671	0,3750	0,2564	0,4621	0,0158	0,5231	0,3120	0,2255	0,1765
<i>E. mitra</i>	0,0132	0,0031	0,1004	0,0712	0,0129	0,0207	0,0304	0,0616	0,0332	0,0982	0,0460	0,0442	0,0023	0,0116	0,0252	0,0558	0,0705	0,0577	0,0189	0,0038	0,0253	0,0056	0,0239	0,0161	0,0182	0,0174
<i>C. appendiculata</i>	0,0013	0,0041	0,0226	0,0103	0,0043	0,0331	0,0095	0,0493	0,0262	0,0222	0,0999	0,0676	0,0009	0,0599	0,0484	0,1258	0,0328	0,0619	0,0227	0,0226	0,0271	0,0056	0,0215	0,0483	0,0070	0,0203
<i>M. kochi</i>	0,0000	0,0010	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0082	0,0000	0,0141	0,0283	0,0103	0,0000	0,0000	0,0000	0,2517	0,0000	0,0367	0,0000	0,0000	0,0019	0,0068	0,0000	0,0000	0,0000	0,0010
<i>Muggiaea sp.</i>	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0114	0,0000	0,0073	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000
<i>L. subtilis</i>	0,0000	0,0010	0,0000	0,0007	0,0000	0,0008	0,0000	0,0048	0,0050	0,0073	0,0301	0,0113	0,0000	0,0000	0,0000	0,0029	0,0000	0,0042	0,0000	0,0000	0,0037	0,0000	0,0000	0,0000	0,0014	0,0000
<i>L. cossack</i>	0,0000	0,0010	0,0127	0,0000	0,0000	0,0000	0,0017	0,0041	0,0010	0,0034	0,0044	0,0066	0,0000	0,0000	0,0030	0,0043	0,0024	0,0084	0,0038	0,0063	0,0028	0,0000	0,0012	0,0030	0,0084	0,0039
<i>L. campanella</i>	0,0013	0,0010	0,0325	0,0021	0,0000	0,0008	0,0156	0,0157	0,0111	0,0175	0,0212	0,0019	0,0001	0,0011	0,0121	0,0143	0,0012	0,0367	0,0088	0,0138	0,0112	0,0169	0,0060	0,0020	0,0028	0,0116
<i>L. hotspur</i>	0,0000	0,0000	0,0014	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0010	0,0009	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0010	0,0072	0,0000	0,0010	0,0000	0,0000	0,0009	0,0000	0,0012	0,0000	0,0028	0,0000
<i>L. meteori</i>	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000
<i>L. contorta</i>	0,0013	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0017	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000
<i>Lensia sp</i>	0,0000	0,0051	0,0113	0,0041	0,0000	0,0000	0,0009	0,0021	0,0091	0,0000	0,0088	0,0028	0,0000	0,0000	0,0000	0,0143	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0047	0,0000	0,0000	0,0000	0,0028	0,0010
<i>S. monoica</i>	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0008	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000
<i>S. quadrivalvis</i>	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0009	0,0014	0,0040	0,0000	0,0018	0,0000	0,0000	0,0021	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0037	0,0000	0,0000	0,0060	0,0000	0,0000
<i>S. biloba</i>	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000
<i>S. chuni</i>	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0110	0,0020	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0040	0,0043	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0012	0,0000	0,0000	0,0010
<i>S. turgida</i>	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0008	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000
<i>Sulculeolaria sp.</i>	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0009	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0010	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000
<i>H. hippopus</i>	0,0000	0,0000	0,0000	0,0062	0,0000	0,0025	0,0000	0,0103	0,0010	0,0090	0,0000	0,0000	0,0003	0,0084	0,0323	0,0057	0,0122	0,0000	0,0013	0,0013	0,0019	0,0000	0,0072	0,0070	0,0042	0,0000
<i>V. glabra</i>	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000
<i>A. ernesti</i>	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0007	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0020	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000
<i>A. acaule</i>	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0007	0,0010	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000
<i>Amphycarion sp</i>	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0014	0,0000	0,0010	0,0000	0,0000	0,0009	0,0000	0,0000	0,0070	0,0000	0,0000
<i>C. leuckarti</i>	0,0000	0,0000	0,0000	0,0007	0,0000	0,0000	0,0000	0,0021	0,0010	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0010	0,0025	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0010	0,0000	0,0000

<i>C. sagittata</i>	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0008	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0012	0,0000	0,0000	0,0000
<i>C. dentata</i>	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000
<i>A. okeni</i>	0,0000	0,0010	0,0566	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0048	0,0000	0,0000	0,0203	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000
<i>A. elegans</i>	0,0000	0,0000	0,0353	0,0000	0,0009	0,0000	0,0000	0,0048	0,0282	0,0000	0,0000	0,0038	0,0000	0,0053	0,0010	0,0072	0,0000	0,0031	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0060	0,0000	0,0000	0,0174
<i>N. bijuga</i>	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0027	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0343	0,0000	0,0010	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0181	0,0024	0,0000	0,0019
<i>L. utricularia</i>	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	
<i>Cordagalma sp</i>	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0009	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	
<i>Rosacea sp</i>	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0010	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	
<i>Diphyde sp</i>	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0007	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	
<i>hippopodideo sp.</i>	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	
<i>n.a de physionect</i>	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0027	0,0081	0,0000	0,0027	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0072	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0048	0,1470	0,0000	0,0068
<i>Physionect</i>	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0043	0,0000	0,0000	0,0041	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0010	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	
<i>A. trigona</i>	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	
<i>siphonophora sp.</i>	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	

Apêndice IX- Dados de densidade do cruzeiro de inverno

espécie/ estação	#1	#2	#5	#7	#10	#12	#13	#15	#16	#19	#30	#31	#32	#37	#38	#39	#42	#43	#46	#48	#52	#53	#54	#58	#59	#62	#63
<i>D. bojani</i>	0,0082	0,4374	0,0000	0,0274	0,0941	0,0812	0,0062	0,4426	0,0362	0,1810	0,0489	-	0,1736	0,2270	0,1777	0,1669	0,1155	0,0921	0,2625	0,0475	0,1414	0,1190	0,0681	0,2205	0,1502	0,0275	0,0299
<i>D. dispar</i>	0,0000	0,0048	0,0000	0,0000	0,0022	0,0000	0,0000	0,0015	0,0000	0,0000	0,0000	-	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0029	0,0000	0,0000	
<i>D. antarctica</i>	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	-	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	
<i>B. bassensis</i>	0,0836	0,3284	0,0047	0,0171	0,1597	0,2718	0,0208	0,5012	0,2396	0,1754	0,1466	-	0,0644	0,1055	0,0301	0,2858	0,0431	0,2132	0,0217	0,0911	0,0673	0,0527	0,1245	0,0000	0,0530	0,0055	0,0533
<i>A. tetragona</i>	0,0795	0,1618	0,0047	0,0411	0,1247	0,1093	0,0872	0,1187	0,1175	0,2400	0,0786	-	0,0268	0,0092	0,0476	0,1258	0,0172	0,0303	0,0217	0,0693	0,0269	0,0544	0,0603	0,0052	0,0530	0,0028	0,0512
<i>A. eschecholtzii</i>	0,0285	0,0721	0,0016	0,0343	0,0503	0,0742	0,0249	0,1280	0,0829	0,0702	0,0234	-	0,0143	0,0023	0,0143	0,0720	0,0138	0,0618	0,0054	0,0455	0,0168	0,0357	0,0525	0,0000	0,0353	0,0028	0,0320

<i>hippopodideo sp.</i>	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0037	0,0042	-	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000
<i>n.a de physionect</i>	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0109	0,0000	0,0083	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	-	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0178	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000

Apêndice X. Tabela de esforço amostral por níveis dos fatores.

Fator	Nível	Nº de amostras (n)	%
Estação			
	Outono	17	19,1
	Primavera	20	22,5
	Verão	26	29,2
	Inverno	26	29,2
Região			
	Plataforma	37	41,6
	Talude	52	58,4
Setor			
	Norte	39	43,8
	Sul	50	56,2
Total		89	100

Apêndice XI. Análises GAM, para todas as espécies que apresentaram relação significativa com as variáveis

