



**MINISTÉRIO DA EDUCAÇÃO
UNIVERSIDADE FEDERAL RURAL DA AMAZÔNIA
PRÓ-REITORIA DE PESQUISA E DESENVOLVIMENTO TECNOLÓGICO
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM AQUICULTURA E
RECURSOS AQUÁTICOS TROPICAIS - PPGAqRAT**

LUDMILLA KARINA LIMA OLIVEIRA

**ZOOPLÂNCTON GELATINOSO NO ATLÂNTICO TROPICAL OESTE:
DISTRIBUIÇÃO, ESTRUTURA POPULACIONAL E ÊNFASE EM *Pyrosoma***

BELÉM - PA

2026

LUDMILLA KARINA LIMA OLIVEIRA

**ZOOPLÂNCTON GELATINOSO NO ATLÂNTICO TROPICAL OESTE:
DISTRIBUIÇÃO, ESTRUTURA POPULACIONAL E ÊNFASE EM *Pyrosoma***

Dissertação de Mestrado apresentado ao Programa de Pós-graduação em Aquicultura e Recursos Aquáticos Tropicais (PPGAqRAT), da Universidade Federal Rural da Amazônia (UFRA), como parte dos requisitos para a obtenção do título de Mestre.

Orientador(a): Prof^a Dr^a. Xiomara Franchesca Garcia Diaz.

Coorientador Prof. Dr. Edson Régis Tavares Pessoa Pinho De Vasconcelos.

BELÉM - PA

2026

LUDMILLA KARINA LIMA OLIVEIRA

**ZOOPLÂNCTON GELATINOSO NO ATLÂNTICO TROPICAL OESTE:
DISTRIBUIÇÃO, ESTRUTURA POPULACIONAL E ÊNFASE EM *Pyrosoma***

Dissertação de Mestrado apresentado ao Programa de Pós-graduação em Aquicultura e Recursos Aquáticos Tropicais (PPGAqRAT), da Universidade Federal Rural da Amazônia (UFRA), como parte dos requisitos para a obtenção do título de Mestre.

Orientador(a): Prof^ª Dr^ª. Xiomara Franchesca Garcia Diaz.

Coorientador Prof. Dr. Edson Régis Tavares Pessoa Pinho De Vasconcelos.

Aprovada em: 30/06/2026

BANCA EXAMINADORA:

Documento assinado digitalmente
 XIOMARA FRANCESCA GARCIA DIAZ
Data: 08/07/2026 10:24:46-0300
Verifique em <https://validar.itl.gov.br>

Orientadora

Prof^ª. Dra. Xiomara Franchesca Garcia Diaz

Documento assinado digitalmente
 EDSON REGIS TAVARES PESSOA PINHO DE VAS
Data: 08/07/2026 08:02:36-0300
Verifique em <https://validar.itl.gov.br>

Coorientador

Prof. Dr. Edson Régis Tavares Pessoa Pinho De Vasconcelos



Avaliador

Dr. Everton Giachini Tosetto

Documento assinado digitalmente
 NUNO FILIPE ALVES CORREIA DE MELO
Data: 08/07/2026 12:42:42-0300
Verifique em <https://validar.itl.gov.br>

Avaliador(a)

Prof. Dr. Nuno Filipe Alves Correia de Melo

Documento assinado digitalmente
 PAULA NEPOMUCENO CAMPOS
Data: 08/07/2026 10:15:08-0300
Verifique em <https://validar.itl.gov.br>

Avaliador(a)

Prof. Dra. Paula Nepomuceno Campos

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação (CIP)
Bibliotecas da Universidade Federal Rural da Amazônia
Gerada automaticamente mediante os dados fornecidos pelo(a) autor(a)

OLIVEIRA, LUDMILLA KARINA LIMA

ZOOPLÂNCTON GELATINOSO NO ATLÂNTICO TROPICAL OESTE: DISTRIBUIÇÃO,
ESTRUTURA POPULACIONAL E ÊNFASE EM Pyrosoma / LUDMILLA KARINA LIMA OLIVEIRA.
- 2026.

111 f. : il. color.

Dissertação (Mestrado) - Programa de PÓS-GRADUAÇÃO em Aquicultura e Recursos Aquáticos
Tropicais (PPGARAT), Campus Universitário de Belém, Universidade Federal Rural Da Amazônia,
Belém, 2026.

Orientador: Profa. Dra. Xiomara Franchesca Garcia Diaz

Coorientador: Prof. Dr. Edson Régis Tavares Pessoa Pinho De Vasconcelos.

1. Ecologia de Plâncton. 2. Zooplâncton Gelatinoso. 3. Pyrosoma. I. Franchesca Garcia Diaz, Xiomara,
orient. II. Título

592.1776098115

CDD

LISTA DE FIGURAS

Capítulo I

Figura 1: Aspectos morfológicos comparativos de colônias e zooides de *Pyrosoma aherniosum* (Seeliger, 1895) e *Pyrosoma atlanticum* (Péron, 1804). **(A–C)** *Pyrosoma aherniosum*: (A) vista geral da colônia, (B) corte transversal da colônia evidenciando a disposição dos zooides e (C) detalhe anatômico de um zooide maduro. **(D–E)** *Pyrosoma atlanticum*: (D) vista geral da colônia com suas características projeções superficiais e (E) secção longitudinal da colônia associada ao detalhe da estrutura interna de um zooide isolado. **Fonte:** Zooplâncton do Atlântico Sul (1999)..... 20

Figura 2: Principais correntes superficiais do Atlântico Equatorial: CCE = Contracorrente Equatorial, CNB = Corrente Norte do Brasil, SCE = Subcorrente Equatorial, CSE = Corrente Sul Equatorial com as vertentes norte (CSEn), equatorial (CSEe) e central (CSEc). Modificado de Edwards e Lubbock (1983). **Fonte:** Santos (2021)..... 23

Figura 3: Esquema da circulação oceânica ao largo do Nordeste do Brasil, destacando os ramos central e sul da Corrente Sul Equatorial (cSEC e sSEC), a Subcorrente Norte do Brasil (NBUC), a Corrente Norte do Brasil (NBC), a Corrente do Brasil (BC) e a Subcorrente Sul Equatorial (SEUC), bem como a zona de transição NBUC–NBC e recirculações/vórtices associados. **Fonte:** adaptado de Dossa et al. (2021)..... 25

Figura 4: Resumo das atividades a serem desenvolvidas. **Fonte:** A Autora..... 32

Capítulo II

Figura 1: Estações de amostragem com rede mesopelágica e de micronekton das campanhas oceanográficas ABRAÇOS e AMAZOMIX ao longo do Atlântico Tropical Oeste, regiões sob plataforma e região oceânica adjacente. **Fonte:** A autora (2026)..... 46

Figura 2: Frota oceanográfica francesa – ANTEA. **Fonte:** Ifremer, Olivier Dugornay (2023).46

Figura 3: Rede de Mesopelágica utilizada na campanha oceanográfica dos Projetos ABRAÇOS

e AMAZOMIX. **Fonte:** Relatório de embarque R/V ANTEA (2021)..... 47

Figura 4: Quadro de variáveis bióticas: densidade (colônias·h⁻¹), tamanho (mm) e profundidade registrada (m) e físico-químicas (temperatura (°C), salinidade (PSU), oxigênio dissolvido (mL·L⁻¹), turbidez (%) e fluorescência (mg·m⁻³)) utilizadas nas análises de *Pyrosoma* nas campanhas ABÇ I, ABÇ II e AMX, bem como das categorias de análise da distribuição vertical (CM, AcT, T e AbT), da distribuição horizontal por áreas nas regiões Norte (ARP, P, Q e O) e Nordeste (C, O) e da distribuição temporal (dia/noite). **Fonte:** A autora (2026)..... 50

Figura 5: Boxplots das variáveis físico-químicas registradas nas estações com ocorrência de *Pyrosoma* spp. nas campanhas ABÇ I (verde; n = 8), ABÇ II (azul; n = 23) e AMX (laranja; n = 7). As variáveis apresentadas são temperatura da água (°C), salinidade (PSU), oxigênio dissolvido (mL·L⁻¹), fluorescência (mg·m⁻³) e turbidez (%). **Fonte:** A autora (2026)..... 53

Figura 6: Exemplares de colônias do gênero *Pyrosoma*. **Fonte:** A autora (2026)..... 54

Figura 7: Frequência das colônias de *Pyrosoma* por classes de tamanho nas três campanhas (ABÇ I, ABÇ II e AMX). O eixo x representa as classes de tamanho (1–10) e o eixo y a frequência (número de colônias), evidenciando a predominância de colônias nas classes menores e a redução progressiva da frequência nas classes maiores, com variações entre as campanhas. **Fonte:** A autora (2026)..... 55

Figura 8: Boxplot de densidade (colônias·hora⁻¹) e comprimento (mm) de *Pyrosoma* por zona (COSTR, OCNC). **Fonte:** A autora (2026)..... 57

Figura 9: Densidade (colônias·hora⁻¹) e comprimento (mm) de *Pyrosoma* em função da profundidade (m) para as campanhas ABRAÇOS II (azul) e AMAZOMIX (laranja), com linha de tendência LOESS. **Fonte:** A autora (2026)..... 59

Figura 10: Boxplot de densidade (colônias·hora⁻¹) e comprimento (mm) de *Pyrosoma* por camada (termoclina vs. abaixo da termoclina). Os pontos sobrepostos representam os valores individuais e os pontos vermelhos indicam outliers. **Fonte:** A autora

(2026)..... 60

Figura 11: Boxplot de densidade (colônias·hora⁻¹) e comprimento (mm) de *Pyrosoma* por área (PCNE, MONTES e ILHAS) na campanha ABRAÇOS II. Os pontos sobrepostos representam os valores individuais e os pontos vermelhos indicam outliers. **Fonte:** A autora (2026)..... 62

Figura 12: Boxplot de densidade (colônias·hora⁻¹) e comprimento (mm) de *Pyrosoma* por período (DIA vs. NOITE) para todas as campanhas. Os pontos sobrepostos representam os valores individuais e os pontos vermelhos indicam outliers. **Fonte:** A autora (2026)..... 64

Figura 13: Diagrama de ordenação RDA de *Pyrosoma* vs. variáveis ambientais, por zona (COSTR e OCNC) e camada (círculo = TERMOC; triângulo = ABAIXO TERMOC). **Fonte:** A autora (2026)..... 66

Figura 14: Coeficientes estimados dos Modelos Lineares Generalizados (GLM Gamma, link = log) para densidade de colônias (colônias·hora⁻¹; painel esquerdo) e comprimento médio das colônias (mm; painel direito) de *Pyrosoma* spp. **Fonte:** A autora (2026)..... 69

Capítulo III

Figura 1: (A) Estações de amostragem com rede Multinet e (B) estações de amostragem com rede de micronekton das campanhas oceanográficas AMAZOMIX, regiões sob a plataforma continental e regiões oceânicas adjacentes. **Fonte:** Os autores, 2025. Preparado por: Hayanna Barros.....95

Figura 2: Espécimes de *Leuckartiara octona* analisados. Onde (A): 2,5 mm de largura e 4,2 mm de altura, e (B): 3,2 mm de largura e 3 mm de altura; (1): projeção cônica apical; (2): manúbrio crenulado com gônadas associadas; (3): bulbos basais com formato de esporão abaxial; (4): ocelos (manchas escuras) na base do bulbo tentacular; (5): bulbos marginais com formato de gota entre os tentáculos. **Fonte:** Os autores, 2025.....98

Figura 3: (A) Um dos exemplares analisados de *Calycopsis papillata*, medindo 12,5 mm de largura e 11,5 mm de altura; (B) close das papilas gelatinosas (1). **Fonte:** Os autores, 2025..... 99

Figura 4: Distribuição global de *Leuckartiara octona* e *Calycopsis papillata*, respectivamente. Os pontos cinzentos representam registros anteriores de ambas as espécies; o ponto laranja indica o registro de *Leuckartiara octona* relatado neste estudo, representando um novo registro; e o ponto vermelho indica o registro de *Calycopsis papillata* relatado neste estudo, também representando um novo registro. **Fonte:** Os autores, 2025. Preparado por: Hayanna Barros..... 101

LISTA DE ABREVIATURAS E SIGLAS

ABÇ I – Campanha ABRAÇOS I
ABÇ II – Campanha ABRAÇOS II
ABRAÇOS – Acoustics along the BRAZilian COaSt
ACAS – Água Central do Atlântico Sul
AcT – Camada acima da termoclina
AIA – Água Intermediária Antártica
AMAZOMIX – Amazon Shelf Mixing and its Impacts on Ecosystems
AMX – Campanha oceanográfica AMAZOMIX
ANOVA – Análise de variância
AR – Atol das Rocas
ARP – Área de influência da pluma do Rio Amazonas
AT – Água Tropical
AbT – Camada abaixo da termoclina
BC – Corrente do Brasil
CCE – Contracorrente Equatorial Norte
CM – Camada de mistura
CNB – Corrente Norte do Brasil
CNRS – Centre National de la Recherche Scientifique
CNES – Centre National d'Études Spatiales
CO₂ – Dióxido de carbono
COSTR – Região costeira (código de amostragem)
CPUE – Captura por Unidade de Esforço
cSEC – Ramo central da Corrente Sul Equatorial
CSE – Corrente Sul Equatorial
CSEc – Corrente Sul Equatorial, ramo central
CSEe – Corrente Sul Equatorial, ramo equatorial
CSEn – Corrente Sul Equatorial, ramo norte
CTD – Conductivity–Temperature–Depth (perfilador de condutividade, temperatura e profundidade)
CTDO – CTD com sensor de oxigênio dissolvido
db-RDA – Análise de Redundância Canônica baseada em distância
DCM – Profundidade do máximo de clorofila-a
DVM – Migração vertical nictemeral (Diel Vertical Migration)
FN – Fernando de Noronha
FO – Frequência de ocorrência
GLM – Modelo Linear Generalizado (Generalized Linear Model)
IRD – Institut de Recherche pour le Développement
IS – Região das ilhas oceânicas
LABZOO/UFPE – Laboratório de Zooplâncton da Universidade Federal de Pernambuco
LECAT/UFRA – Laboratório de Ecologia Aquática e Aquicultura Tropical da Universidade Federal Rural da Amazônia
LMI – Laboratoire Mixte International (Laboratório Misto Internacional)
LPD – Limite inferior da picnoclina
LTD – Limite inferior da termoclina

MLD – Profundidade da camada de mistura
MS – Região dos montes submarinos
NBC – Corrente Norte do Brasil (North Brazil Current)
NBUC – Subcorrente Norte do Brasil (North Brazil Undercurrent)
OCNC – Região oceânica (código de amostragem)
OD – Oxigênio dissolvido
P – Plataforma continental
PA – Estado do Pará
PCA – Plataforma Continental Amazônica
PLAT – Região de plataforma (código de amostragem)
PPGAqRAT – Programa de Pós-Graduação em Aquicultura e Recursos Aquáticos Tropicais
PSU – Unidade Prática de Salinidade (Practical Salinity Unit)
RDA – Análise de Redundância (Redundancy Analysis)
R/V – Navio de pesquisa (Research Vessel)
SCE – Subcorrente Equatorial
SEUC – Subcorrente Sul Equatorial (South Equatorial Undercurrent)
sSEC – Ramo sul da Corrente Sul Equatorial
T – Termoclina
TAPIOCA – Tropical Atlantic Interdisciplinary Laboratory on Physical, Biogeochemical, Ecological and Human Dynamics
TT – Intervalo da termoclina (entre UTD e LTD)
UFPE – Universidade Federal de Pernambuco
UFRA – Universidade Federal Rural da Amazônia
UFRPE – Universidade Federal Rural de Pernambuco
UTD – Limite superior da termoclina

RESUMO

Os tunicados planctônicos do gênero *Pyrosoma* integram o zooplâncton gelatinoso e exercem papel relevante na transferência de energia e matéria no oceano, embora sejam subestimados e pouco estudados no Atlântico Tropical, em parte pela elevada fragilidade e pelas limitações dos métodos tradicionais de amostragem. As hidromedusas, outro componente do zooplâncton gelatinoso, compartilham esse histórico de negligência científica, com registros taxonômicos ainda escassos para a margem equatorial brasileira. Esta dissertação investigou, em dois capítulos complementares, a distribuição e a ecologia desses grupos no Atlântico Tropical Oeste. O Capítulo II analisou a estrutura espacial (horizontal e vertical) e temporal (dia e noite) do gênero *Pyrosoma* nas regiões Norte e Nordeste do Brasil, caracterizando as variáveis físico-químicas da coluna d'água (temperatura, salinidade, oxigênio dissolvido, turbidez e fluorescência) e correlacionando-as com a densidade das colônias (CPUE; colônias·hora⁻¹) e a estrutura de tamanho (comprimento em mm). Os dados provieram de três campanhas oceanográficas realizadas a bordo do R/V Antea, ABRAÇOS I (2015), ABRAÇOS II (2017) e AMAZOMIX (2021), com arrastos diurnos e noturnos por rede mesopelágica de micronekton. As análises incluíram comparações entre regiões, camadas e períodos (Kruskal–Wallis, Wilcoxon), correlação de Spearman, Análise de Redundância baseada em distâncias (db-RDA) e Modelos Lineares Generalizados com distribuição Gamma. O Capítulo III relata os primeiros registros das hidromedusas *Leuckartiara octona* e *Calycopsis papillata* (Hydrozoa: Filifera) para a Margem Equatorial Brasileira, com base em amostras coletadas durante a campanha AMAZOMIX. Foram apresentadas descrições morfológicas dos espécimes, dados de densidade e distribuição vertical, e análise das condições ambientais associadas à ocorrência de cada espécie em relação à influência da pluma do Rio Amazonas. Em conjunto, os dois capítulos contribuíram para ampliar o conhecimento sobre a diversidade e a ecologia do zooplâncton gelatinoso no Atlântico Tropical Oeste, evidenciando como os gradientes físico-oceanográficos regionais, em especial o contraste entre a pluma amazônica e as condições oceânicas do Nordeste, modulam a distribuição, a abundância e a estrutura populacional dos grupos estudados.

ABSTRACT

Planktonic tunicates of the genus *Pyrosoma* are part of the gelatinous zooplankton and play a relevant role in the transfer of energy and matter in the ocean, yet they remain underestimated and understudied in the Tropical Atlantic, partly due to their fragility and the limitations of traditional sampling methods. Hydromedusae, another component of the gelatinous zooplankton, shared this history of scientific neglect, with taxonomic records still scarce for the Brazilian equatorial margin. This dissertation investigated, in two complementary chapters, the distribution and ecology of these groups in the Western Tropical Atlantic. Chapter II analyzed the spatial (horizontal and vertical) and temporal (day–night) structure of the genus *Pyrosoma* in the North and Northeast regions of Brazil, characterizing the physical and chemical variables of the water column (temperature, salinity, dissolved oxygen, turbidity, and fluorescence) and correlating them with colony density (CPUE; colonies·hour⁻¹) and size structure (length in mm). Data were obtained from three oceanographic surveys conducted aboard the R/V Antea , ABRAÇOS I (2015), ABRAÇOS II (2017), and AMAZOMIX (2021), using diurnal and nocturnal oblique trawls with a mesopelagic micronekton net. Analyses included comparisons among regions, depth layers, and time periods (Kruskal–Wallis, Wilcoxon), Spearman correlation, distance-based Redundancy Analysis (db-RDA), and Generalized Linear Models with a Gamma distribution. Chapter III reported the first records of the hydromedusae *Leuckartiara octona* and *Calycopsis papillata* (Hydrozoa: Filifera) for the Brazilian Equatorial Margin, based on samples collected during the AMAZOMIX survey. Morphological descriptions of the specimens, density data, vertical distribution, and the environmental conditions associated with the occurrence of each species in relation to the Amazon River plume were presented. Together, both chapters contributed to expanding the knowledge of gelatinous zooplankton diversity and ecology in the Western Tropical Atlantic, highlighting how regional physical-oceanographic gradients, particularly the contrast between the Amazon plume and the oceanic conditions of Northeast Brazil, modulate the distribution, abundance, and population structure of the studied groups.

SUMÁRIO

Capítulo I: <i>Gênero Pyrosoma</i>: Estado da Arte no Atlântico Tropical Oeste e Motivação da Pesquisa.....	9
1 INTRODUÇÃO.....	9
1.1 APRESENTAÇÃO DO PROBLEMA E JUSTIFICATIVA.....	11
2 OBJETIVOS.....	15
2.1 OBJETIVO GERAL.....	15
2.2 OBJETIVOS ESPECÍFICOS.....	15
3 HIPÓTESES.....	16
4 ESTRUTURA GERAL DO DOCUMENTO.....	17
4.1 PROPOSTA DE ESTRUTURA: DISSERTAÇÃO EM ARTIGOS.....	17
5 REFERENCIAL TEÓRICO.....	19
5.1 ZOOPLÂNCTON GELATINOSO.....	19
5.2 SUBFILO TUNICATA.....	19
5.3 ORDEM PYROSOMATIDA.....	20
5.4 GÊNERO <i>Pyrosoma</i>	21
5.5 PROCESSOS OCEANOGRÁFICOS NO ATLÂNTICO TROPICAL OESTE.....	23
5.6 CONCLUSÃO DO CAPÍTULO: SÍNTESE DO PERCURSO TEÓRICO.....	28
6 MÉTODO.....	29
7 PROCEDIMENTOS ÉTICOS DA PESQUISA.....	30
8 LIMITAÇÕES DO ESTUDO.....	31
9 CRONOGRAMA.....	32
10 ORÇAMENTO.....	34
REFERÊNCIAS.....	35
 Capítulo II: Distribuição Espacial e Estrutura de Tamanhos dos Tunicados Planctônicos do Gênero <i>Pyrosoma</i> no Atlântico Tropical Oeste.....	 41
1 INTRODUÇÃO.....	41
2 MATERIAIS E MÉTODOS.....	42
2.1 ÁREA DE ESTUDO.....	42
2.1.1 Região Nordeste do Brasil.....	42

2.2.2 Região Norte do Brasil.....	43
2.2 CAMPANHAS OCEANOGRÁFICAS.....	44
2.3 ANÁLISE DAS AMOSTRAS.....	47
2.4 PARÂMETROS BIÓTICOS.....	48
2.5 DISTRIBUIÇÃO HORIZONTAL, VERTICAL E TEMPORAL.....	48
2.6 ANÁLISE ESTATÍSTICA.....	51
3 RESULTADOS PARCIAIS.....	52
4 DISCUSSÃO.....	63
5 CONCLUSÃO.....	67
REFERÊNCIAS.....	68

Capítulo III: Primeiros Registros de *Leuckartiara octona* e *Calycopsis papillata* (Hydrozoa: Filifera) no Atlântico Tropical Sudoeste..... 70

RESUMO.....	70
INTRODUÇÃO.....	71
MATERIAIS E MÉTODOS.....	73
Amostragem.....	74
Laboratório e Análise de Dados.....	75
RESULTADOS.....	76
DISCUSSÃO.....	79
AGRADECIMENTOS.....	81
FINANCIAMENTO.....	81
REFERÊNCIAS.....	82
MATERIAL SUPLEMENTAR.....	87

Capítulo I

ZOOPLÂNCTON GELATINOSO NO ATLÂNTICO TROPICAL OESTE: ESTADO DA ARTE E MOTIVAÇÃO DA PESQUISA

1 INTRODUÇÃO

Os organismos zooplanctônicos compõem um dos principais componentes da biota pelágica e exercem papel central na transferência de energia e matéria nos ecossistemas marinhos (Ratnarajah *et al.*, 2023). Em razão de sua mobilidade limitada, sua distribuição é fortemente modulada pela dinâmica das massas de água e por deslocamentos verticais próprios, como a migração vertical diária, que influencia a estrutura trófica e o transporte de matéria no oceano (Brierley, 2014). Dentro desse conjunto, destaca-se o zooplâncton gelatinoso, caracterizado por organismos com elevada proporção de água nos tecidos, aparência translúcida e alta fragilidade estrutural (Raskoff *et al.*, 2003), o que dificulta a compreensão ecológica em amostragens tradicionais.

Apesar das limitações metodológicas, o zooplâncton gelatinoso é reconhecido como componente funcional importante em ecossistemas marinhos, pois atua como consumidor e como recurso alimentar para diferentes níveis tróficos, influenciando o fluxo de energia e a organização das redes alimentares pelágicas (Purcell, 2005). Entre os organismos frequentemente incluídos no zooplâncton gelatinoso, os tunicados pelágicos da classe Thaliacea se destacam por estratégias de alimentação baseadas em filtração e pela capacidade de explorar partículas pequenas disponíveis na coluna d'água, o que pode favorecer sua ocorrência em ambientes oceânicos oligotróficos e sob fortes influências de circulação, uma vez que, correntes e ressurgências promovem a mistura e o transporte de partículas em suspensão, ampliando a disponibilidade de alimento para esses organismos (Tosetto *et al.*, 2022a). É nesse contexto que se insere a ordem Pyrosomatida, cujo principal representante em regiões tropicais é o gênero *Pyrosoma*. As colônias de *Pyrosoma* podem formar agregações densas e exercer forte pressão de pastagem, com implicações para o estoque de fitoplâncton e para o fluxo de carbono orgânico, ao integrar processos de produção, consumo e exportação de matéria na coluna d'água (Drits *et al.*, 1992).

No Atlântico Tropical Oeste, estudos recentes indicam que *Pyrosoma* ocorre de forma consistente em setores associados a diferentes configurações termohalinas e de circulação na margem oeste tropical (Tosetto *et al.*, 2022b). Em particular, foi observado que *Pyrosoma atlanticum* pode apresentar alta abundância sobre o talude continental, sob influência da Subcorrente Norte do Brasil, enquanto, em áreas oceânicas associadas a ilhas e montes oceânicos sob influência do ramo central da Corrente Sul-Equatorial, a espécie ocorre, porém em menor abundância, coexistindo com outros taliáceos (Tosetto *et al.*, 2022a).

A complexidade ambiental do Atlântico Tropical Oeste é ainda ampliada pelo forte contraste entre o setor Norte e o Nordeste do Brasil. Ao Norte, a pluma do rio Amazonas constitui um dos principais forçantes regionais, com grande variabilidade espaço-temporal, alterando características físicas e ópticas da água (incluindo a distribuição de águas de baixa salinidade) e influenciando padrões de dispersão associados a ventos e correntes de superfície (Molleri; Novo; Kampel, 2010). Em escala biogeográfica, essa pluma também tem sido descrita como um “modulador” hidrológico capaz de estruturar diferenças de ocorrência e compartilhamento de espécies ao longo da plataforma do Atlântico Tropical Oeste, atuando como uma barreira difusa para grupos com menor capacidade de dispersão (Tosetto *et al.*, 2022b). Já no Nordeste, predominam condições mais oceânicas, nas quais feições insulares e a circulação associada a estruturas de mesoescala podem redefinir a disponibilidade local de recursos e a conectividade biológica, gerando cenários contrastantes de habitat e potencialmente de estrutura populacional (Figueiredo *et al.*, 2023; Tosetto *et al.*, 2022b).

Dessa forma, considerando a relevância ecológica de *Pyrosoma* e sua ocorrência em setores sob diferentes controles oceanográficos no Atlântico Tropical Oeste, este trabalho busca compreender de que maneira a variabilidade físico-oceanográfica regional (incluindo regimes influenciados pela pluma amazônica e por condições mais oceânicas no Nordeste) pode moldar a distribuição e a estrutura espacial (horizontal e vertical) das colônias, contribuindo para reduzir lacunas sobre a ecologia do grupo em uma das regiões mais heterogêneas do Atlântico tropical.

1.1 APRESENTAÇÃO DO PROBLEMA E JUSTIFICATIVA

O zooplâncton gelatinoso desempenha funções ecológicas centrais nos ecossistemas pelágicos marinhos, atuando na regulação dos fluxos de energia, no controle de populações fitoplanctônicas e na exportação de carbono orgânico para o oceano profundo (Tosetto *et al.*, 2022; Lilly *et al.*, 2023a). Entre seus representantes, o gênero *Pyrosoma* (Tunicata: Pyrosomatida) se destaca pela capacidade de formar agregações densas com elevadas taxas de filtração, capazes de remover entre 22% e 95% da biomassa fitoplanctônica disponível na coluna d'água (Drits *et al.*, 1992; Henschke *et al.*, 2019; Lilly *et al.*, 2023a), além de intensificar a bomba biológica de carbono por meio da produção de pelotas fecais e do afundamento de colônias mortas (Perissinotto *et al.*, 2007; Stenvers *et al.*, 2021). As hidromedusas (Cnidaria: Hydrozoa), por sua vez, atuam como predadores vorazes de outros organismos zooplanctônicos, exercendo papel relevante na estruturação das teias tróficas pelágicas (Haddock, 2004; Boero *et al.*, 2016). Apesar dessa relevância funcional, ambos os grupos permanecem sistematicamente sub-representados na literatura científica para regiões tropicais, gerando lacunas que comprometem a compreensão dos ecossistemas pelágicos nessas áreas.

Essa lacuna é particularmente expressiva no Atlântico Tropical Oeste, onde o contraste entre os regimes oceanográficos do Norte e do Nordeste do Brasil cria um dos gradientes ambientais mais marcantes da margem equatorial. Ao Norte, a pluma do rio Amazonas impõe condições de baixa salinidade, alta turbidez e estratificação intensa, que alteram profundamente a disponibilidade de luz e nutrientes na coluna d'água (Moller; Novo; Kampel, 2010; Tosetto *et al.*, 2022). No Nordeste, predominam condições oceânicas, plataforma estreita (~50 km) e a influência de ilhas e montes submarinos que geram estruturas de mesoescala, *hotspots* de mistura e enriquecimento local da zona eufótica (Costa da Silva *et al.*, 2021). Esses regimes distintos têm potencial para estruturar de formas contrastantes a distribuição, a densidade e a composição do zooplâncton gelatinoso.

Um segundo problema está na dificuldade metodológica inerente ao estudo desses organismos. A fragilidade estrutural do zooplâncton gelatinoso inviabiliza o uso de redes de amostragem convencionais, enquanto a investigação de sua distribuição vertical exige redes mesopelágicas e de micronekton integradas a perfis hidrográficos, que por sua vez, são

equipamentos de logística complexa e custo elevado, raramente disponíveis de forma rotineira (Harris *et al.*, 2000; Raskoff *et al.*, 2003; Nogueira Júnior, 2011). É precisamente esse cenário que torna as campanhas ABRAÇOS (I e II, Nordeste) e AMAZOMIX (Norte) oportunidades científicas únicas ao combinarem redes de arrasto mesopelágico, micronekton e levantamentos acústicos, essas expedições possibilitaram a amostragem sistemática de tunicados e cnidários pelágicos em diferentes estratos da coluna d'água, em uma região ainda carente de dados.

Diante disso, a ausência de estudos integrados sobre o zooplâncton gelatinoso no Atlântico Tropical Oeste representa uma lacuna tanto ecológica quanto biogeográfica. Não se conhece com clareza como *Pyrosoma* se comporta, em termos de densidade, tamanho e distribuição espacial, ao gradiente oceanográfico Norte-Nordeste; tão pouco existem registros consolidados da ocorrência de hidromedusas como *Leuckartiara octona* e *Calycopsis papillata* para a Margem Equatorial Brasileira. Preencher essas lacunas é fundamental não apenas para compreender o papel funcional destes organismos nos ecossistemas pelágicos tropicais, mas também para subsidiar modelos biogeoquímicos e avaliações da biodiversidade marinha em uma das regiões mais heterogêneas e menos estudadas do Atlântico.

2 OBJETIVOS

Capítulo II:

2.1 OBJETIVO GERAL

Caracterizar a distribuição espacial (horizontal/vertical) e temporal (dia-noite) do gênero *Pyrosoma* no Norte e Nordeste do Brasil e sua relação com as condições oceanográficas.

2.2 OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- I. Caracterizar as diferentes áreas e profundidades amostradas nas campanhas oceanográficas de acordo com as variáveis físico-químicas (temperatura, salinidade, oxigênio dissolvido, fluorescência e turbidez).
- II. Descrever a densidade e o tamanho das colônias nas duas regiões geográficas (Norte e Nordeste), quanto a áreas, profundidades e períodos do dia.
- III. Analisar a distribuição espacial (horizontal e vertical) do gênero *Pyrosoma* nas duas regiões geográficas (Norte e Nordeste do Brasil) do oceano Atlântico tropical oeste.
- IV. Avaliar a variação temporal (dia-noite) do gênero *Pyrosoma* na região Norte e Nordeste do Brasil.
- V. Verificar a relação entre as variáveis ambientais e a distribuição do gênero *Pyrosoma* nas duas regiões geográficas.

Capítulo III:

2.3 OBJETIVO GERAL:

Relatar a primeira ocorrência das hidromedusas *Leuckartiara octona* e *Calycopsis papillata* na Margem Equatorial Brasileira e caracterizar sua distribuição em relação às condições oceanográficas da Plataforma Continental Amazônica.

2.4 OBJETIVOS ESPECÍFICOS:

- I. Registrar e descrever morfologicamente a nova ocorrência de hidromedusas *Leuckartiara octona* e *Calycopsis papillata* coletadas nas campanhas oceanográficas.
- II. Caracterizar as diferentes áreas e profundidades em que as espécies foram registradas durante a campanha oceanográfica de acordo com as variáveis físico-químicas (temperatura, salinidade, oxigênio dissolvido, fluorescência e turbidez).
- III. Verificar a relação entre as variáveis ambientais e a ocorrência das hidromedusas *Leuckartiara octona* e *Calycopsis papillata*, ampliando o conhecimento sobre a distribuição geográfica e os parâmetros abióticos dessas espécies no Atlântico Tropical Ocidental.

3 HIPÓTESES

3.1 Capítulo II:

H1: H1: A densidade e a frequência de ocorrência de *Pyrosoma* diferem entre o Norte e o Nordeste do Brasil, refletindo os contrastes oceanográficos entre a Plataforma Continental Amazônica e as áreas oceânicas do Nordeste.

H2: H2: A estrutura de tamanho das colônias varia entre estratos verticais, indicando possível segregação ontogenética.

H3: H3: Salinidade, temperatura, fluorescência e turbidez explicam parte significativa da variação na densidade e no tamanho das colônias.

3.2 Capítulo III

H1: Considerando a heterogeneidade ambiental gerada pela pluma do Rio Amazonas, espera-se que a ocorrência das hidromedusas *Leuckartiara octona* e *Calycopsis papillata* seja modulada pelo regime hidrográfico local.

4 ESTRUTURA GERAL DO DOCUMENTO

4.1 PROPOSTA DE ESTRUTURA: DISSERTAÇÃO EM ARTIGOS

Capítulo I: Pré-Textual

- I. Título sugerido:** Zooplâncton Gelatinoso No Atlântico Tropical Oeste: Estado Da Arte e Motivação Da Pesquisa.
- II. Introdução Geral:** Contextualização do zooplâncton gelatinoso, com foco na importância ecológica do gênero *Pyrosoma* (Tunicata: Pyrosomatida) e das hidromedusas (Cnidaria: Hydrozoa) no Atlântico Tropical Oeste.
- III. Objetivos e Hipóteses:** Apresentação dos objetivos e hipóteses para estudar a distribuição espacial, temporal e estrutura de tamanhos de *Pyrosoma*, os objetivos específicos relacionados à biometria e à influência ambiental, e os objetivos referentes ao registro e caracterização da distribuição de hidromedusas na Plataforma Continental Amazônica.
- IV. Justificativa:** Problema de estudo e lacunas que motivaram a pesquisa, abrangendo a escassez de estudos integrados sobre *Pyrosoma* e cnidários pelágicos em ambientes tropicais sob regimes oceanográficos contrastantes.
- V. Referencial Teórico:** Estado da arte dos grupos objeto de estudo. Revisão sobre a biologia de Thaliacea e Hydrozoa, o papel do zooplâncton gelatinoso no fluxo de carbono e a oceanografia regional do Atlântico Tropical Oeste.
- VI. Material e Métodos Gerais:** Descrição breve do delineamento do estudo e das campanhas oceanográficas utilizadas (ABRAÇOS I/II e AMAZOMIX), comuns aos dois capítulos subsequentes.

Capítulo II: Manuscrito

- I. Título Sugerido:** Distribuição Espacial e Estrutura de tamanhos dos Tunicados planctônicos do Gênero *Pyrosoma* no Atlântico Tropical Oeste.
- II. Conteúdo:** Este capítulo analisa a distribuição espacial (horizontal e vertical) e temporal (dia-noite) do gênero *Pyrosoma* nas regiões Norte e Nordeste do Brasil, no Atlântico Tropical Oeste, com base em dados das campanhas oceanográficas ABRAÇOS I (setembro–outubro de 2015), ABRAÇOS II (abril–maio de 2017) e AMAZOMIX (agosto–outubro de 2021). As variáveis bióticas investigadas foram a densidade das colônias (CPUE; colônias·hora⁻¹) e o comprimento total (mm) por classes de tamanho. A distribuição horizontal foi avaliada em áreas

com características termohalinas contrastantes em cada região, e a distribuição vertical foi investigada em estratos definidos pela estrutura da coluna d'água. As diferenças entre os períodos diurno e noturno foram examinadas como possíveis indicadores de migração vertical nictemeral. As variáveis físico-químicas, temperatura (°C), salinidade (PSU), oxigênio dissolvido (mL·L⁻¹), turbidez (%) e fluorescência (mg·m⁻³), foram utilizadas como variáveis explicativas, investigadas por correlação de Spearman, Kruskal–Wallis, db-RDA e GLM Gamma, integrando os padrões biológicos às características físico-oceanográficas das duas regiões.

Capítulo III: Artigo

I. Título sugerido: Primeiros registros de *Leuckartiara octona* e *Calycopsis papillata* (Hydrozoa: Filifera) no Atlântico Tropical Sudoeste

II. Conteúdo: Este capítulo relata a primeira ocorrência das hidromedusas *L. octona* e *C. papillata* para a Margem Equatorial Brasileira, com base em amostras coletadas durante a campanha AMAZOMIX (agosto–outubro de 2021). São apresentadas descrições morfológicas detalhadas dos espécimes, dados de densidade (CPUE) e distribuição vertical, além de comparação com os registros históricos das espécies. Os resultados ampliam o conhecimento sobre a diversidade de cnidários planctônicos na região Norte do Brasil e reforçam a importância da Plataforma Continental Amazônica como área-chave para a biodiversidade marinha tropical. O artigo está redigido na formatação exigida para a revista *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*.

5 REFERENCIAL TEÓRICO

5.1 ZOOPLÂNCTON GELATINOSO

O termo zooplâncton, derivado do grego *planktos* ("errante"), foi estabelecido por Victor Hensen em 1887 para designar o conjunto de organismos heterotróficos que habitam a coluna d'água e que, embora possam possuir apêndices para locomoção, são predominantemente transportados pelas correntes oceânicas (Melo Júnior; Martinelli Filho, 2008). Esta comunidade é redefinida por Haeckel em 1890 como seres que vivem "ao sabor das águas", evidenciando a sua dependência da dinâmica das massas de água. Dentro desta vasta comunidade, o zooplâncton gelatinoso destaca-se como um grupo funcional parafilético que inclui representantes de Filos como Cnidaria, Ctenophora e Tunicata, caracterizados por uma convergência adaptativa: corpos com teor hídrico frequentemente superior a 95%, transparência tecidual e baixo conteúdo de carbono orgânico por unidade de volume (Nogueira Júnior, 2011; Barkokébas Silva, 2020).

A transparência tecidual atua como uma estratégia de camuflagem essencial em ambientes pelágicos desprovidos de refúgios físicos, reduzindo drasticamente a vulnerabilidade perante predadores visuais (Johnsen, 2001). Além disso, a baixa densidade de carbono orgânico permite que estes organismos atinjam grandes dimensões com um custo metabólico reduzido para o crescimento e manutenção, facilitando a ocorrência de eventos populacionais massivos, frequentemente descritos como swarms ou blooms (Sieburth, 1979; Lilly *et al.*, 2023). Estudos contemporâneos indicam que a importância ecológica deste grupo transcende a sua biomassa bruta, atuando como elos fundamentais na transferência de energia para predadores de topo e na exportação de matéria orgânica para o oceano profundo (Barkokébas, 2020).

5.2 CLASSE HYDROZOA

A classe Hydrozoa é subdividida em duas subclasses principais: Trachylina, cujos representantes completam o ciclo de vida diretamente no plâncton sem passagem pela fase de pólipó bentônico, e Hydroidolina, grupo mais diverso que inclui as ordens Anthoathecata e Leptothecata, cujas medusas são produzidas por pólipos coloniais fixos ao substrato (Marques; Collins, 2004; Bouillon, 1999). As hidromedusas pertencentes à subordem Filifera, inserida na ordem Anthoathecata, caracterizam-se pela ausência de véu marginal completo e pela organização complexa de estruturas marginais como bulbos tentaculares, ocelos e projeções

apicais, que conferem alta especificidade taxonômica e permitem a identificação em nível de espécie a partir de caracteres morfológicos observáveis em espécimes preservados (Schuchert, 2012; Bouillon, 1999).

No contexto do presente estudo, duas espécies pertencentes à subordem Filifera foram registradas pela primeira vez para a Margem Equatorial Brasileira: *Leuckartiara octona* (Fleming, 1823), da família Pandeidae, e *Calycopsis papillata* (Bigelow, 1918), da família Bythotiaridae. *Leuckartiara octona* distingue-se morfológicamente pela presença de projeção apical cônica distinta, manúbrio crenulado que ocupa mais da metade da cavidade subumbrelar, bulbos basais abaxiais em forma de esporão no exumbrela, ocelos na base de cada bulbo tentacular e bulbos marginais rudimentares em forma de gotícula nos espaços intertentaculares (Schuchert, 2012; Oliveira *et al.*, 2016). *Calycopsis papillata*, por sua vez, é reconhecida pela presença de papilas gelatinosas proeminentes nos lóbulos da base do guarda-chuva, gônadas dobradas externamente, dois canais centrípetos radiais por quadrante e de 8 a 12 tentáculos marginais (Bigelow, 1918; Bouillon, 1999).

Do ponto de vista ecológico, as hidromedusas da subordem Filifera apresentam ampla distribuição vertical na coluna d'água e realizam migrações verticais nictemerais, ascendendo em direção às camadas superficiais durante a noite e recuando a estratos mais profundos durante o dia, comportamento amplamente descrito para *L. octona*, que ocorre preferencialmente entre 0 e 300 m de profundidade (Schuchert, 2012; Buecher; Gibbons, 2003; Brierley, 2014). Já *C. papillata* demonstra distribuição predominantemente oceânica e meso-batipelágica, com registros entre 110 e 400 m de profundidade em águas subsuperficiais do Atlântico Tropical Ocidental (Kramp, 2024; Schuchert; Collins, 2024). A tolerância dos cnidários planctônicos a baixas concentrações de oxigênio dissolvido está associada às suas taxas metabólicas reduzidas, o que lhes confere capacidade de habitar camadas com déficit de oxigênio, como aquelas abaixo da termoclina sob influência da pluma amazônica (Diaz; Rosenberg, 2008; Tosetto *et al.*, 2023).

5.3 SUBFILO TUNICATA

Os tunicados (Subfilo Tunicata ou Urochordata) são cordados marinhos que se distinguem pela presença de uma túnica extracelular que envolve o corpo, formando uma matriz secretada pela epiderme, além de estar associada a funções ecológicas como proteção e outras interações com o ambiente (Hirose; Nakashima; Nishino, 2011). Esta matriz é composta por proteínas e uma rede de microfibrilas de um polissacarídeo quimicamente análogo à celulose

vegetal, conhecido como tunicina (Bone, 1998). A fisiologia destes organismos é marcada por um sistema de alimentação por filtração altamente especializado, no qual a água é bombeada através de uma faringe perfurada por fendas branquiais, denominadas estigmas, onde as partículas são retidas por uma rede de muco secretada pelo endóstilo (Godeaux; Bone; Braconnot, 1998).

Dentro do subfilo, a classe Thaliacea reúne as formas exclusivamente holoplanctônicas, adaptadas evolutivamente à vida em mar aberto, e tem como principais representantes as ordens Salpida, Pyrosomatida e Doliolida (Deibel; Lowen, 2012). Estes animais apresentam ciclos de vida complexos que alternam gerações solitárias e coloniais, um processo conhecido como metagênese (Deibel; Lowen, 2012; Godeaux; Bone; Braconnot, 1998). Essa plasticidade reprodutiva, que inclui alternância entre fases assexuadas (por brotamento) e sexuadas, permite que os taliáceos respondam rapidamente a variações na produtividade ambiental, com crescimento populacional frequentemente mais rápido do que o observado para copépodes calanoides em determinadas condições (Alldredge; Madin, 1982; Paffenhöfer *et al.*, 1995). Essa capacidade de resposta rápida é um fator determinante para a sua dominância em diversos ecossistemas pelágicos globais e para o seu papel na regulação dos fluxos biogeoquímicos (Lilly *et al.*, 2023a).

5.4 ORDEM PYROSOMATIDA

A ordem Pyrosomatida compreende tunicados pelágicos exclusivamente coloniais. Diferente das ordens Salpida e Doliolida, os pirossomas não possuem uma fase de vida solitária proeminente, e a colônia cresce através de brotamento assexual (gemulação) dos zoóides para expandir a sua estrutura tubular (Van Soest, 1981). A colônia consiste num cilindro rígido, fechado numa das extremidades, cujas paredes abrigam centenas ou milhares de pequenos indivíduos mergulhados na matriz de tunicina comum. A coordenação fisiológica da colônia é mantida por conexões nervosas e vasculares que percorrem a túnica, permitindo que a colônia responda como um organismo integrado a estímulos externos (Godeaux *et al.*, 1998).

A ordem Pyrosomatida é composta por oito espécies pertencentes à família Pyrosomatidae, que se divide nas subfamílias Pyrosomatinae e Pyrostremmatinae. As espécies dos gêneros *Pyrosoma* Péron, 1804 (figura 1) (*Pyrosoma aherniosum* - Seeliger, 1895; *Pyrosoma atlanticum* - Péron, 1804; *Pyrosoma godeauxi* - van Soest, 1981; *Pyrosoma ovatum* - Neumann, 1909) e *Pyrosomella* van Soest, 1979 (*Pyrosomella operculata* - Neumann, 1909 e *Pyrosomella*

verticillata - Neumann, 1909) pertencem a subfamília Pyrosomatinae. Enquanto as espécies do gênero *Pyrostremma* Garstang, 1929 (*Pyrostremma agassizi* - Ritter & Byxbee, 1905) e *Pyrostremma spinosum* Herdman, 1888) pertencem a subfamília Pyrostremmatinae.

O fluxo hídrico nos pirossomas é gerado exclusivamente pelo batimento ciliar sincronizado dos estigmas branquiais de cada zooide, ao contrário das salpas, que utilizam contrações musculares (Van Soest, 1981; Lilly *et al.*, 2023a). A água entra pelos sifões orais individuais, passa pela faringe para a retenção de partículas e é expelida numa cavidade cloacal comum (lúmen central) (Van Soest, 1981). A expulsão somada deste volume pela abertura posterior da colônia gera uma propulsão a jato constante e eficiente (Van Soest, 1981; Godeaux *et al.*, 1998). Adicionalmente, a ordem é caracterizada por uma intensa bioluminescência, produzida por órgãos luminescentes pareados em cada zooide (figura 1) que abrigam bactérias simbiotes (Photobacterium), servindo possivelmente para coesão colonial e defesa (Bone, 1998; Lilly *et al.*, 2023b).

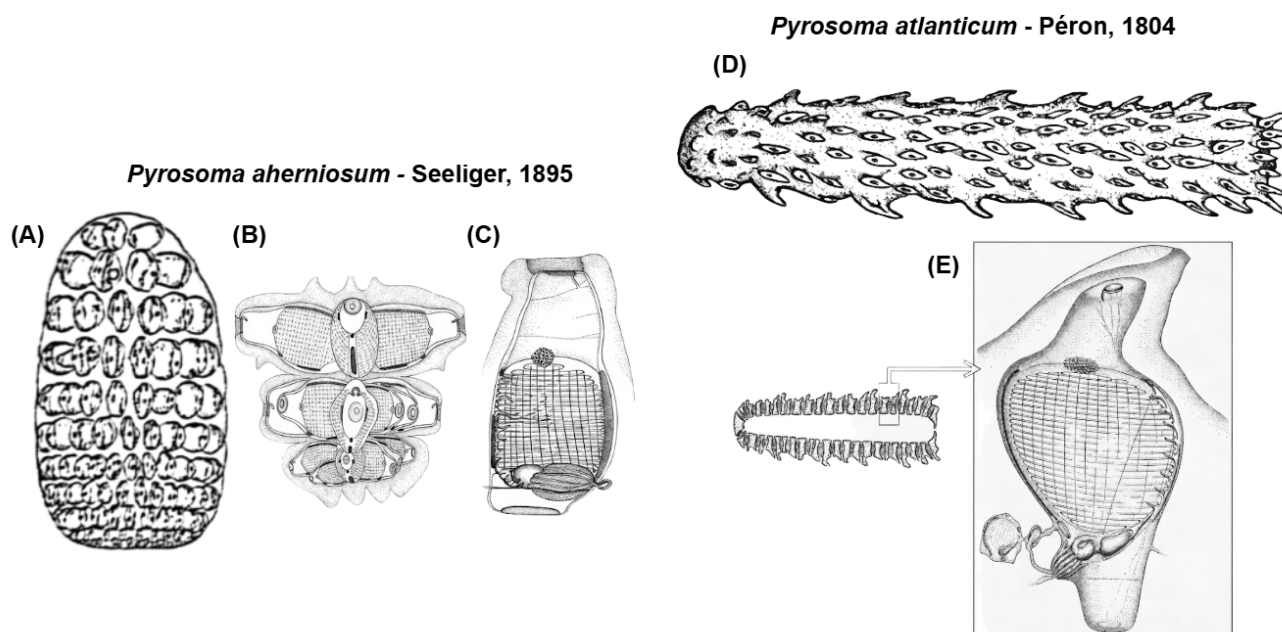


Figura 1: Aspectos morfológicos comparativos de colônias e zooides de *Pyrosoma aherniosum* (Seeliger, 1895) e *Pyrosoma atlanticum* (Péron, 1804). (A–C) *Pyrosoma aherniosum*: (A) vista geral da colônia, (B) corte transversal da colônia evidenciando a disposição dos zooides e (C) detalhe anatômico de um zooide maduro. (D–E) *Pyrosoma atlanticum*: (D) vista geral da colônia com suas características projeções superficiais e (E) secção longitudinal da colônia associada ao detalhe da estrutura interna de um zooide isolado. **Fonte:** Zooplâncton do Atlântico Sul (1999).

5.5 GÊNERO *Pyrosoma*

O gênero *Pyrosoma* (Pyrosomatida) reúne tunicados pelágicos coloniais que formam tubos gelatinosos, constituídos por centenas a milhares de zooides integrados por uma túnica

gelatinosa (Lilly *et al.*, 2023a; Lyle *et al.*, 2022). A água filtrada por cada zooide é descarregada via sifão atrial (excurrente) na cavidade cloacal comum e, ao ser expelida pela abertura terminal da colônia, pode produzir um jato de baixa intensidade associado à propulsão do organismo colonial (Lyle *et al.*, 2022; Holland, 2016). Funcionalmente, a combinação entre altas taxas de filtração e retenção eficiente de partículas $>10\ \mu\text{m}$ pode intensificar o pastejo sobre o microfitoplâncton e reduzir o estoque disponível na coluna d'água, sobretudo durante eventos de agregação densa (Perissinotto *et al.*, 2007). Além disso, *Pyrosoma* é notável pela bioluminescência, descrita como intensa e sustentada e responsiva a estímulos; há evidências tanto de um componente endógeno quanto de associações bacterianas em estruturas relacionadas aos órgãos de luz (Bowlby; Widder; Case, 1990; Tessler *et al.*, 2020; Berger *et al.*, 2021).

Em termos ecológicos, o gênero *Pyrosoma* pode atuar como um importante agente de regulação ascendente (controle por recursos) na teia trófica pelágica, em razão do pastejo por filtração eficiente e pouco seletivo, que permite explorar uma ampla faixa de tipos e tamanhos de partículas (incluindo fitoplâncton e material detrítico) e, assim, converter carbono do nano- e picoplâncton em biomassa colonial, tornando essa energia diretamente disponível a predadores de maior porte e conectando a produção microbiana e fitoplanctônica a níveis tróficos superiores (Drits *et al.*, 1992; Perissinotto *et al.*, 2007; Lilly *et al.*, 2023a). Em condições de alta densidade, a combinação entre abundância de colônias e elevadas taxas de filtração pode causar impacto expressivo sobre os estoques de fitoplâncton, com estimativas de remoção de 53–95% da biomassa fitoplanctônica total em enxames de *P. atlanticum*, evidenciando potencial para competir com outros grupos zooplantônicos e reestruturar o fluxo de energia no ambiente pelágico (Drits *et al.*, 1992; Henschke *et al.*, 2019; Lilly *et al.*, 2023b). Além disso, ao transformar carbono de partículas diminutas em biomassa colonial relativamente grande, os organismos que pertencem a esse gênero tornam energia diretamente disponível para predadores de maior porte, incluindo diversos peixes e quelônios, reforçando seu papel como elo trófico em sistemas oceânicos (Sutherland; Thompson, 2022; Harbison, 1998; Lilly *et al.*, 2023a).

A importância biogeoquímica do gênero também é marcante, especialmente em função da migração vertical nictemeral e da dinâmica “floração–colapso” típica desses organismos. Em geral, *P. atlanticum* é registrado com maior frequência nas camadas superficiais à noite (por exemplo, no topo de $\sim 75\ \text{m}$) e tende a ocorrer em maiores profundidades durante o dia (comumente entre 100 e 500 m), variando regionalmente e podendo percorrer dezenas a centenas de metros na coluna d'água entre os períodos claro e escuro (Andersen; Sardou, 1994; Angel; Pugh, 2000; Stenvers *et al.*, 2021; Lilly *et al.*, 2023a). Esse comportamento favorece o transporte

ativo de carbono para o oceano profundo; somam-se a isso as pelotas fecais e, sobretudo, os eventos de mortalidade em massa, nos quais pelotas e carcaças podem intensificar a exportação vertical e o aporte ao bentos. Em um exemplo, um enxame de *P. atlanticum* foi associado a aumento de três vezes na exportação de carbono (considerando fluxos fecais e respiratórios), e eventos de deposição no fundo podem elevar substancialmente os estoques de carbono bentônico (Stenvers *et al.*, 2021; Lebrato; Jones, 2009; Lilly *et al.*, 2023a). Adicionalmente, florações recentes chamam atenção por impactos socioeconômicos, como obstrução de redes de pesca e bloqueio de sistemas de captação costeira, o que reforça a necessidade de incorporar *Pyrosoma* em avaliações ecossistêmicas e modelos biogeoquímicos (Kuo *et al.*, 2015; Brodeur *et al.*, 2018; Sutherland *et al.*, 2018; Lilly *et al.*, 2023a).

5.6 PROCESSOS OCEANOGRÁFICOS NO ATLÂNTICO TROPICAL OESTE

A distribuição espacial e a densidade de *Pyrosoma* no Atlântico Tropical Oeste sofre influência dos sistemas oceanográficos contrastantes entre as regiões Norte e Nordeste do Brasil (Tosetto *et al.*, 2022). Diversos estudos apontam que a ocorrência e a densidade de *Pyrosoma* estão associadas a gradientes ambientais, como temperatura, salinidade e produtividade primária (Tosetto *et al.*, 2022; de Santana *et al.*, 2025). Entretanto, a maior parte dessas investigações concentra-se em regiões temperadas (Schram *et al.*, 2020; Pastor-Prieto *et al.*, 2022), sendo escassas as análises em ambientes tropicais sob influência de grandes sistemas fluviais, como a pluma do Rio Amazonas (Santana *et al.*, 2023; de Santana *et al.*, 2025).

No Atlântico Tropical, a circulação de superfície responde diretamente ao cisalhamento do vento imposto pelos alísios e à posição sazonal da Zona de Convergência Intertropical, cuja migração latitudinal ao longo do ano reorganiza o campo de ventos e, consequentemente, o padrão das correntes e das zonas de convergência na porção equatorial-oeste (Dimoune *et al.*, 2023). Esse acoplamento oceano/atmosfera é importante porque controla o transporte de propriedades, a formação de frentes e a intensidade de estruturas de mesoescala, que tendem a concentrar material particulado e biomassa planctônica em faixas específicas do oceano superior (Dimoune *et al.*, 2023).

O setor equatorial-oeste é estruturado pelo sistema de correntes zonais e, principalmente, pelo sistema de contorno oeste formado pela Corrente Norte do Brasil (figura 2), que atravessa o Equador e atua como via de transporte de águas tropicais do Hemisfério Sul para o Hemisfério

Norte, fechando o giro equatorial e contribuindo para a troca inter-hemisférica de massa e calor (Bub e Brown, 1996).

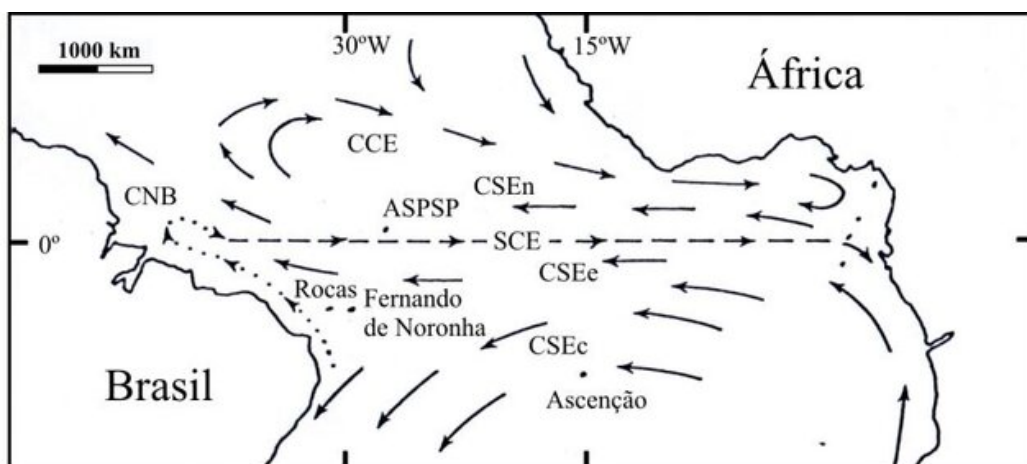


Figura 2: Principais correntes superficiais do Atlântico Equatorial: CCE = Contracorrente Equatorial, CNB = Corrente Norte do Brasil, SCE = Subcorrente Equatorial, CSE = Corrente Sul Equatorial com as vertentes norte (CSEn), equatorial (CSEe) e central (CSEc). Modificado de Edwards e Lubbock (1983). **Fonte:** Santos (2021).

Na região Norte do Brasil, a dinâmica da Corrente Norte do Brasil (CNB) é particularmente relevante por sua forte variabilidade de mesoescala: ao longo de sua trajetória, a CNB sofre retroflexões que podem gerar anéis anticiclônicos, os quais se propagam para noroeste e contribuem para o transporte inter-hemisférico de massa; além disso, parte do escoamento retroflexo alimentando a Contracorrente Norte Equatorial na superfície e componentes do sistema equatorial em subsuperfície (Fratantoni e Richardson, 2006).

De forma sazonal, entre março e junho, quando a pluma do rio Amazonas tende a se estender mais sobre o oceano adjacente, o escoamento para noroeste ao longo da margem favorece a advecção de águas superficiais de baixa salinidade e alta carga particulada, intensificando frentes e gradientes termohalinos na interface pluma–oceano (Moller; Novo; Kampel, 2010). No restante do ano, parte do escoamento superficial da Corrente Norte do Brasil tende a se separar da costa entre $\sim 6\text{--}7^\circ\text{N}$ e retrofletido em direção à Contracorrente Norte Equatorial, processo frequentemente associado à formação de anéis anticiclônicos que redistribuem, para noroeste e para o oceano aberto, propriedades transportadas pela pluma (Fonseca *et al.*, 2004). Em conjunto, pluma e retroflexão atuam como mecanismos de concentração, retenção e redistribuição de material e biomassa no oceano superior, reforçando a heterogeneidade espacial de condições tróficas que pode modular a ocorrência e agregação de *Pyrosoma* na região (Moller; Novo; Kampel, 2010).

Essa organização física é relevante para *Pyrosoma* por dois mecanismos complementares. Primeiro, estruturas como frentes, bordas de vórtices e zonas de convergência podem favorecer a agregação de colônias ao concentrar presas planetônicas e partículas orgânicas, elevando a disponibilidade trófica local (Guerrero *et al.*, 2016; Bellido *et al.*, 2020). Segundo, o próprio transporte pelas correntes e por anéis/vórtices pode influenciar a conectividade entre áreas oceânicas e de quebra de plataforma, redistribuindo colônias em escala regional (Guerrero *et al.*, 2016; Pitt *et al.*, 2023). Em síntese, a literatura indica que enxames de *Pyrosoma* têm relação com condições ambientais (correntes e produtividade) e que o grupo apresenta migração vertical diel com amplitude variável, como estratégia para lidar com a variabilidade térmica e de habitat (Lilly *et al.*, 2023a). Ao mesmo tempo, há divergências entre estudos quanto aos sinais e intensidades dessas relações (por exemplo, temperatura e clorofila *a*), reforçando que o efeito das correntes tende a atuar de forma indireta, mediado por produtividade e estrutura físico-química local (Lilly *et al.*, 2023b).

Na região Norte, soma-se ainda a influência da pluma do Rio Amazonas, que cria uma camada superficial de baixa salinidade e elevada turbidez, intensificando a estratificação e alterando as condições ópticas e tróficas (Araújo *et al.*, 2017; Tosetto *et al.*, 2022b). Nessa porção, a própria CNB incorpora grande parte da água doce descarregada pelo Amazonas em superfície (Moller; Novo; Kampel, 2010), o que pode reforçar gradientes horizontais de salinidade e favorecer a ocorrência do gênero em setores mais oceânicos e em zonas de borda, onde a interação entre pluma, frentes e estruturas de mesoescala tende a reorganizar a oferta alimentar e o transporte (Lilly *et al.*, 2023b; Tosetto *et al.*, 2022a).

Em contraste, na região Nordeste, o cenário de fundo é predominantemente oligotrófico, embora sujeito a variações locais associadas à topografia insular, bancos oceânicos, recifes, recirculações e processos de mesoescala. A circulação dominante, de modo geral, não corresponde à Corrente do Brasil. Isso porque a porção sul da Corrente Sul Equatorial, ao atingir a margem oeste do Atlântico Sul, bifurca-se em torno de 10°–14°S na camada superficial, com deslocamentos sazonais e verticais da latitude de bifurcação. Essa bifurcação dá origem a dois ramos principais ao longo da fronteira oeste: um ramo dirigido para sul, que alimenta a Corrente do Brasil, e outro dirigido para norte/noroeste, associado à Subcorrente Norte do Brasil/Corrente Norte do Brasil, NBUC/NBC (Stramma; Schott, 1999; Peterson; Stramma, 1991; Rodrigues; Rothstein; Winbush, 2007).

Assim, por estarem ao norte dessa faixa, o arquipélago de Fernando de Noronha e o atol das Rocas ficam inseridos principalmente no domínio de influência do sistema que alimenta a

Corrente Norte do Brasil, e não do escoamento típico da Corrente do Brasil (Dossa *et al.*, 2021). Esse arranjo pode ser visualizado na Figura 3, que sintetiza: (i) a chegada dos ramos central e sul da Corrente Sul Equatorial (cSEC e sSEC) à margem; (ii) a bifurcação que alimenta, para sul, a Corrente do Brasil (BC) e, para norte, a Subcorrente Norte do Brasil (NBUC); e (iii) a zona de transição NBUC–NBC, na qual o cSEC se incorpora ao sistema de contorno oeste e, juntamente com a NBUC, contribui para a formação/fortalecimento da Corrente Norte do Brasil (NBC), além do escoamento leste da Subcorrente Sul Equatorial (SEUC) em subsuperfície (Dossa *et al.*, 2021).

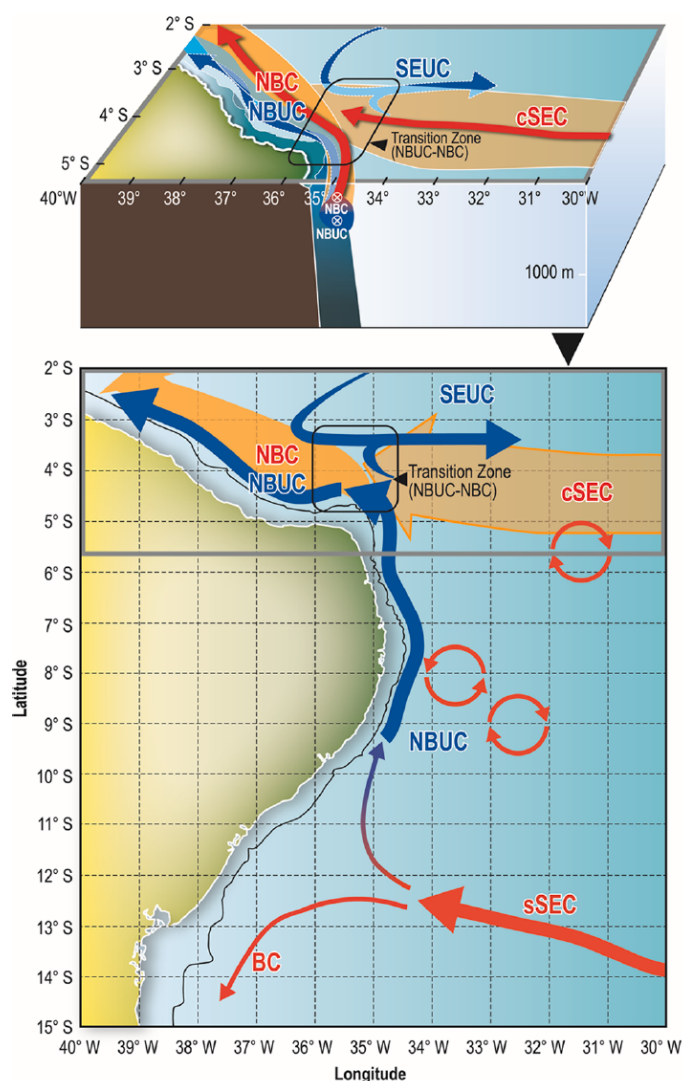


Figura 3 – Esquema da circulação oceânica ao largo do Nordeste do Brasil, destacando os ramos central e sul da Corrente Sul Equatorial (cSEC e sSEC), a Subcorrente Norte do Brasil (NBUC), a Corrente Norte do Brasil (NBC), a Corrente do Brasil (BC) e a Subcorrente Sul Equatorial (SEUC), bem como a zona de transição NBUC–NBC e recirculações/vórtices associados. **Fonte:** adaptado de Dossa *et al.* (2021).

Nesse setor, a Subcorrente Norte do Brasil é intensificada em subsuperfície, com núcleo geralmente situado na termoclina superior, aproximadamente entre 100 e 200 m. A partir de cerca de 5°S, esse escoamento recebe contribuição superficial do ramo central da Corrente Sul Equatorial, configurando a Corrente Norte do Brasil, que segue ao longo do talude e se conecta ao sistema equatorial do Atlântico Tropical (Silveira; Miranda; Brown, 1994).

A intensidade e a distribuição desse escoamento ao longo da costa leste e norte do Nordeste variam sazonalmente em resposta aos ventos alísios e ao deslocamento da Zona de Convergência Intertropical, com registros de fortalecimento do sistema associado ao fortalecimento do vento zonal quando a Zona de Convergência Intertropical se desloca mais para norte (Stramma; Schott, 1999; Talley *et al.*, 2011).

Além disso, a conexão com correntes zonais (como a Contra-Corrente Norte Equatorial, alimentada pela Corrente Norte do Brasil) apresenta ciclo sazonal, incluindo períodos de mínimo e até inversão de sentido, atribuídos ao transporte de Ekman gerado pelos alísios de nordeste quando a Zona de Convergência Intertropical se encontra mais ao sul (Bourlès *et al.*, 1999; Fonseca *et al.*, 2004; Garzoli *et al.*, 2004; Stramma; Schott, 1999; Urbano; Jochum; Silveira, 2006).

Para *Pyrosoma*, esse conjunto de processos é importante porque, mesmo em um contexto oligotrófico, a circulação e a topografia podem criar heterogeneidade espacial (convergências, retenção e vórtices) e, assim, hotspots de alimento em torno de ilhas e montes (efeito de massa de ilha), aumentando a probabilidade de agregações do gênero (McClain, 2007; Genin, 2004 e Gove *et al.*, 2016). Em escala ecológica, revisões globais indicam que *Pyrosoma* ocorre em ampla faixa de condições de clorofila e apresenta migração vertical diária variável (mais raso à noite e mais profundo durante o dia), o que reforça que a disponibilidade trófica e a estrutura físico-química moduladas pelas correntes podem afetar tanto a distribuição horizontal quanto a ocupação vertical das colônias (Lilly *et al.*, 2023a).

5.7 CONCLUSÃO DO CAPÍTULO: SÍNTESE DO PERCURSO TEÓRICO

O referencial teórico apresentado estabelece a base conceitual e ecológica que sustenta os dois estudos desenvolvidos nesta dissertação. O capítulo iniciou-se na contextualização do zooplâncton gelatinoso como grupo funcional estratégico nos ecossistemas pelágicos, avançando em duas direções complementares: a biologia dos tunicados e a diversidade dos cnidários pelágicos.

No âmbito dos tunicados, a análise da anatomia e fisiologia do Subfilo Tunicata, da Ordem Pyrosomatida e do gênero *Pyrosoma* revelou organismos de elevada eficiência filtradora, com papel central na Bomba Biológica de Carbono mediado pela migração vertical diel e pela dinâmica de floração e colapso populacional. No âmbito dos cnidários, a revisão do Filo Cnidaria e da Classe Hydrozoa situou as hidromedusas *Leuckartiara octona* e *Calycopsis papillata* como componentes funcionalmente relevantes das teias tróficas pelágicas, historicamente subestimados nos levantamentos de zooplâncton tropical, e cujas distribuições verticais e preferências ambientais contrastantes refletem a heterogeneidade da coluna d'água na Plataforma Continental Amazônica.

A integração dos processos oceanográficos demonstrou que a estrutura espacial de ambos os grupos não ocorre de forma aleatória, mas é reflexo dos gradientes ambientais que caracterizam o Atlântico Tropical Oeste. Na região Norte, a pluma do Rio Amazonas atua como filtro restritivo para *Pyrosoma*, favorecendo sua ocorrência em setores mais oceânicos, ao mesmo tempo que cria condições de baixa salinidade e elevada turbidez que modulam a distribuição das hidromedusas, com *L. octona* associada à zona de influência nerítica e *C. papillata* restrita a ambientes oceânicos mais profundos. Na região Nordeste, a estabilidade oligotrófica e a presença de ilhas e montes submarinos funcionam como hotspots de agregação para *Pyrosoma*, mediados pela topografia e pela circulação de mesoescala associada ao sistema da Corrente Norte do Brasil.

Essa síntese fundamenta as hipóteses centrais deste trabalho: de que as condições oceanográficas regionais são as principais modeladoras da densidade e da estrutura de tamanho das colônias de *Pyrosoma* no Atlântico Tropical Oeste e de que a heterogeneidade ambiental gerada pela pluma amazônica determina os padrões de ocorrência e distribuição das hidromedusas registradas na Plataforma Continental Amazônica.

6 MATERIAL E MÉTODOS

O estudo apresenta delineamento observacional, descritivo e analítico, baseado na análise de dados primários provenientes de três campanhas oceanográficas realizadas no Atlântico Tropical Oeste: duas na região Nordeste (ABRAÇOS I, entre setembro e outubro de 2015; e ABRAÇOS II, entre abril e maio de 2017) e uma na região Norte (AMAZOMIX, entre agosto e outubro de 2021), todas a bordo do navio de pesquisa R/V Antea, sendo a AMAZOMIX conduzida no contexto de cooperação franco-brasileira articulada pelo LMI TAPIOCA. A área de estudo abrangeu a plataforma continental do estado de Pernambuco e a região oceânica adjacente, incluindo o Atol das Rocas, o Arquipélago de Fernando de Noronha e os montes submarinos associados (Nordeste), e a Plataforma Continental Amazônica e sua região oceânica adjacente, entre os estados do Amapá, Pará e Maranhão (Norte).

Em cada estação oceanográfica, a estrutura físico-química da coluna d'água foi caracterizada por perfis verticais entre 10 e 1000 m de profundidade, obtidos com CTD/CTDO *Sea-Bird Scientific* previamente calibrado, registrando temperatura da água (°C), salinidade (PSU), oxigênio dissolvido ($\text{mL}\cdot\text{L}^{-1}$), turbidez (%) e fluorescência da clorofila-a ($\text{mg}\cdot\text{m}^{-3}$). Essas variáveis descrevem as condições físicas e químicas da coluna d'água e foram utilizadas para investigar sua relação com a presença, a abundância e a estrutura de tamanhos das colônias de *Pyrosoma* e com a ocorrência das hidromedusas registradas no Capítulo III.

A coleta de organismos pelágicos foi realizada por arrastos oblíquos diurnos e noturnos com rede mesopelágica (malha de 40 mm no corpo e 10 mm no coletor; boca de 100 m^2) e rede de micronekton (malha de 1 mm), com profundidade ajustada conforme as camadas de dispersão acústica detectadas por sonar e ecossonda, a uma velocidade média de 2 a 3 nós por aproximadamente 30 minutos. No Capítulo III, foi utilizada adicionalmente uma Multinet Midi composta por cinco redes com abertura de malha de 300 μm , realizando arrastos oblíquos estratificados entre 0 e 200 m de profundidade em 22 estações, totalizando 131 amostras. Na campanha ABRAÇOS I foram realizados arrastos em 27 das 49 estações, na ABRAÇOS II em 23 das 60 estações, e na AMAZOMIX em 16 das 33 estações, com profundidades variando de 20 a 1113 m. As amostras da região Nordeste foram triadas in situ e fixadas em formaldeído tamponado a 4%, enquanto as da região Norte foram preservadas em álcool P.A. e armazenadas em freezer a $-80\text{ }^{\circ}\text{C}$, seguindo os protocolos padronizados de cada campanha. Embora a duração média de arrasto (~ 30 min) e a velocidade (2–3 nós) tenham sido comparáveis entre as três campanhas, a cobertura amostral efetiva variou entre regiões (ABRAÇOS I: 27 de 49 estações;

ABRAÇOS II: 23 de 60 estações; AMAZOMIX: 16 de 33 estações) e a ABRAÇOS I utilizou adicionalmente a rede mesopelágica, ausente nas demais campanhas — razão pela qual as análises estatísticas comparativas foram restritas às campanhas metodologicamente equivalentes (ABRAÇOS II e AMAZOMIX).

A triagem e identificação das colônias de *Pyrosoma* foram realizadas nos laboratórios LECAT/UFRA e LABZOO/UFPE, com identificação morfológica baseada em Esnal (1999), aplicando-se quarteamento quando necessário devido à alta abundância. O comprimento das colônias foi aferido com paquímetro de precisão de 0,03 mm, e classes de tamanho foram estabelecidas a partir dos valores mínimo e máximo registrados. Para o Capítulo III, todos os cnidários foram identificados ao menor nível taxonômico possível com base em Bigelow (1918), Boltovskoy (1999), Schuchert (2012) e Oliveira *et al.* (2016), e tiveram altura e diâmetro de umbrela medidos, com registro fotográfico dos espécimes.

A abundância foi definida pela Captura por Unidade de Esforço (CPUE; colônias·hora⁻¹ para *Pyrosoma*; ind.·100 m⁻³ (para os cnidários do Capítulo III), padronizada pela área da boca da rede. A distribuição horizontal foi avaliada por áreas com características termohalinas distintas: na região Nordeste, zona costeira (COSTR) e zona oceânica (OCNC), com subáreas plataforma oceânica do Nordeste (PCNE), montes submarinos (MONTES) e ilhas oceânicas (ILHAS); na região Norte, zona oceânica (OCNC) e zona oceânica não associada à pluma do Rio Amazonas (NARP). A distribuição vertical foi analisada com base nos estratos definidos pela estrutura termohalina da coluna d'água, com os registros de *Pyrosoma* concentrados em dois estratos: termoclina (TERMOC) e camada abaixo da termoclina (ABAIXO TERMOC). Para a comparação entre os períodos diurno e noturno, o dia foi definido como o intervalo de uma hora após o nascer do sol até uma hora antes do pôr do sol, e a noite como o intervalo de uma hora após o pôr do sol até uma hora antes do nascer do sol.

As análises estatísticas foram conduzidas nos softwares R 4.6.0 (R Core Team, 2025), com o desenvolvimento e a otimização dos scripts realizados com suporte do assistente de inteligência artificial Claude (Anthropic, 2025). Ressalta-se que todos os scripts e os resultados obtidos foram revisados pelos autores, sendo a interpretação científica dos dados de inteira responsabilidade da equipe de pesquisa. Previamente às comparações, os dados foram avaliados quanto à normalidade pelos testes de Shapiro-Wilk e Lilliefors e transformados por $\log_{10}(x+1)$. Para garantir a equivalência metodológica, as análises comparativas foram aplicadas exclusivamente às campanhas ABRAÇOS II e AMAZOMIX, que utilizaram o mesmo método amostral, rede de micronekton (malha de 1 mm), totalizando 28 amostras. A análise da

distribuição horizontal, vertical e temporal foi conduzida por meio de PERMANOVA (Anderson, 2001), com distância euclidiana e 999 permutações, complementada pelo teste PERMDISP (Anderson, 2006) para verificação da homogeneidade de dispersão. A relação entre as variáveis bióticas e as variáveis ambientais foi investigada por meio de Análise de Redundância (RDA), e Modelos Lineares Generalizados (GLM) com distribuição Gamma e função de ligação logarítmica foram ajustados separadamente para densidade e comprimento, incluindo como preditores os fatores categóricos zona, camada e período do dia, além das variáveis ambientais contínuas temperatura, salinidade, oxigênio dissolvido, turbidez, fluorescência e profundidade. Em todos os testes, o nível de significância adotado foi $\alpha = 0,05$.

7 PROCEDIMENTOS ÉTICOS DA PESQUISA

A coleta das amostras foi aprovada e realizada seguindo as diretrizes e regulamentações do Ministério do Meio Ambiente do Brasil SISBIO – Campanha ABRAÇOS I: 47270-4 e SISBIO – Campanha ABRAÇOS II: 47270-5; SISBIO Campanha AMAZOMIX números de autorização: 79249-1 e 75424-1). O estudo não envolve experimentação com invertebrados ou vertebrados vivos.

8 LIMITAÇÕES DO ESTUDO

As limitações do estudo incluem a dependência de dados provenientes de campanhas oceanográficas, bem como restrições relacionadas ao controle do esforço amostral e à resolução temporal das coletas, fatores inerentes a estudos observacionais em larga escala.

9 CRONOGRAMA

O cronograma de atividades planejado para o período de março de 2025 a junho de 2026 contempla as principais etapas de um projeto de pesquisa científica, desde a concepção do problema até a redação final e submissão de artigos (figura 4). A seguir, cada atividade é descrita de forma detalhada:

1) **Definição do Problema (março – abril/2025):** A etapa inicial consistiu na delimitação do tema de pesquisa e formulação das perguntas norteadoras, objetivos e hipóteses. Esse processo foi essencial para estabelecer o foco do trabalho e orientar todas as etapas subsequentes.

2) **Pesquisa Bibliográfica (março/2025 – junho/2026):** Ao longo de todo o período, foi realizada busca contínua por literatura científica relacionada ao tema em bases de dados acadêmicas, com atualização do estado da arte para sustentar as análises e a discussão dos resultados.

3) **Revisão Bibliográfica (março – junho/ 2026):** A revisão bibliográfica foi organizada e redigida com base na pesquisa bibliográfica, estruturando o referencial teórico e apoiando a identificação de lacunas na literatura.

4) **Triagem dos Organismos (março – junho/2025):** A triagem do material biológico consistindo na separação preliminar, organização e classificação inicial das amostras que seriam analisadas nas etapas seguintes.

5) **Identificação dos Organismos (maio – outubro/2025):** Após a triagem, os organismos foram identificados com base em chaves taxonômicas, literatura especializada e, quando necessário, consulta a especialistas, consolidando a base biológica do estudo.

6) **Cumprimento das Disciplinas e Créditos (maio – outubro/2025).**

7) **Computação e Organização dos Dados (julho – dezembro/2025):** Esta etapa contemplou a digitalização, padronização e consolidação dos dados biológicos e ambientais, além da estruturação do banco de dados para análises estatísticas e construção de produtos gráficos.

8) **Análise Estatística (janeiro – abril/2026):** As análises estatísticas foi aplicadas aos dados biológicos e ambientais para identificar padrões, relações e significância dos resultados, utilizando ferramentas apropriadas à estatística e à ecologia. Esta é uma das etapas centrais do período atual do projeto.

9) **Elaboração de Mapas de Diagnóstico Ambiental (fevereiro – abril/2026):** A partir dos dados organizados e dos resultados das análises, foi gerados mapas temáticos representando variáveis ambientais e biológicas, apoiando a visualização espacial e a interpretação dos padrões observados.

10) **Participação em Eventos Científicos (agosto/2025 – junho/2026):** O projeto foi divulgado em eventos acadêmicos por meio de apresentações orais e pôsteres, promovendo a troca de conhecimentos e a obtenção de contribuições da comunidade científica.

11) **Redação do artigo (janeiro – junho/2026):** Com a base de dados consolidada e as análises em andamento/concluídas, foi elaborada a monografia, incluindo introdução, metodologia, resultados, discussão e conclusões, com revisões sucessivas até a versão final.

12) **Qualificação e Defesa (qualificação: fevereiro/2026; defesa: junho/2026):** A qualificação ocorrerá em fevereiro de 2026, como etapa intermediária do trabalho, e a defesa será realizada em junho de 2026, perante banca avaliadora, como requisito final para conclusão do curso.

13) **Submissão de Artigos Científicos (maio – junho/2026):** Após a consolidação dos resultados e finalização da redação, os achados serão organizados para submissão de artigos a periódicos especializados, ampliando a divulgação e contribuindo com a produção científica da área.

Atividades/Etapas	1º Ano - 1º Sem	1º Ano - 2º Sem	2º Ano - 1º Sem	2º Ano - 2º Sem
Definição do problema	X			
Pesquisa bibliográfica	X	X	X	X
Revisão bibliográfica	X	X	X	X
Triagem dos organismos	X	X		
Cumprimento de Disciplinas/Créditos	X	X		
Identificação dos organismos	X	X	X	X
Computação e gerenciamento dos dados		X	X	X
Análise estatística		X	X	X
Mapas de diagnóstico ambiental		X	X	
Participação em eventos científicos	X	X	X	X
Exame de Qualificação		X		
Redação de Artigos Científicos		X	X	X
Submissão de artigos científicos		X	X	
Defesa da Dissertação			X	
Conclusão e Depósito da Dissertação			X	X

Figura 4: Resumo das atividades a serem desenvolvidas. **Fonte:** A Autora.

10 ORÇAMENTO

O estudo não demanda custos adicionais significativos, uma vez que utiliza dados já coletados. O estudo utilizou financiamento dos projetos TAPIOCA (*Tropical Atlantic Interdisciplinary laboratory on physical, biogeochemical, ecological and human dynamics*) e IRD (*Institut de recherche pour le développement*) para sua execução.

REFERÊNCIAS

- ALLDREDGE, A. L.; MADIN, L. P. Pelagic tunicates: unique herbivores in the marine plankton. **BioScience**, v. 32, n. 8, p. 655–663, 1982.
- ANDERSEN, V.; SARDOU, J. *Pyrosoma atlanticum* (Tunicata, Thaliacea): diel migratory behaviour and vertical distribution. **Journal of Plankton Research**, v. 16, n. 4, p. 337–349, 1994.
- ANGEL, M. V.; PUGH, P. R. Quantification of diel vertical migration by micronektonic taxa in the northeast Atlantic. **Hydrobiologia**, v. 440, p. 161–179, 2000.
- ARAUJO, M. *et al.* Modulation of tropical Atlantic circulation, thermohaline structure and heat transport by the Amazon River discharge. **Ocean Science**, v. 7, n. 1, p. 63–73, 2011. DOI: 10.5194/os-7-63-2011.
- ARAUJO, M. *et al.* On the variability in the CO₂ system and water productivity in the western tropical Atlantic off north and northeast Brazil. **Journal of Marine Systems**, v. 189, p. 62–77, 2019. DOI: 10.1016/j.jmarsys.2018.09.008.
- ARÍSTEGUI, J. *et al.* Interdecadal variability of plankton biomass and community structure in the subtropical northeast Atlantic Ocean. **Limnology and Oceanography**, v. 49, n. 3, p. 701–714, 2004.
- ASSUNÇÃO, R. V.; BERTRAND, A. 3D characterisation of the Amazon plume during the low discharge season by multivariate analyses of satellite ocean colour. **Ocean Dynamics**, v. 56, p. 197–210, 2006.
- BARKOKÉBAS, B. *et al.* **Distribuição espaço-temporal do zooplâncton gelatinoso nerítico e oceânico do Nordeste do Brasil**. 2020. Dissertação (Mestrado em Oceanografia) – Universidade Federal de Pernambuco, Recife, 2020.
- BERGER, A. *et al.* Microscopic and genetic characterization of bacterial symbionts with bioluminescent potential in *Pyrosoma atlanticum*. **Frontiers in Marine Science**, v. 8, art. 606818, 2021. DOI: 10.3389/fmars.2021.606818.
- BELLIDO, J. J.; BÁEZ, J. C.; SOUVIRON-PRIEGO, L.; FERRI-YAÑEZ, F.; SALAS, C.; LÓPEZ, J. A.; REAL, R. Atmospheric indices allow anticipating the incidence of jellyfish coastal swarms. **Mediterranean Marine Science**, v. 21, n. 2, p. 289–297, 2020. DOI: 10.12681/mms.20983.
- BIGELOW, H. B. Some medusae and siphonophores from the western Atlantic. **Bulletin of the Museum of Comparative Zoology, Harvard College**, v. 62, p. 365–442, 1918.
- BITTENCOURT, L. P. **Resposta da circulação no Oceano Atlântico Tropical Oeste ao Modo Meridional do Atlântico**. 2016. 81 f. Dissertação (Mestrado em Ciências Marinhas Tropicais) – Instituto de Ciências do Mar, Universidade Federal do Ceará, Fortaleza, 2016.

- BOERO, F. *et al.* Impacts and effects of ocean warming on jellyfish. *In*: LAFFOLEY, D.; BAXTER, J. M. (ed.). **Explaining ocean warming: causes, scale, effects and consequences**. Gland: IUCN, 2016. p. 213–237.
- BOERO, F. *et al.* Jelly and trophic cascade: a paradigm revisited. *In*: GILI, J. M. *et al.* (ed.). **Jellyfish blooms**. Dordrecht: Springer, 2016.
- BONE, Q. (ed.). **The biology of pelagic tunicates**. Oxford: Oxford University Press, 1998.
- BOUILLON, J. Hydromedusae. *In*: BOLTOVSKOY, D. (ed.). **South Atlantic zooplankton**. Leiden: Backhuys Publishers, 1999. p. 424–512.
- BOURLÈS, B. *et al.* On the circulation in the upper layer of the western equatorial Atlantic. **Journal of Geophysical Research: Oceans**, v. 104, n. C9, p. 21151–21170, 1999. DOI: 10.1029/1999JC900058.
- BOWLBY, M. R.; WIDDER, E. A.; CASE, J. F. Patterns of stimulated bioluminescence in two pyrosomes (Tunicata: Pyrosomatidae). **Biological Bulletin**, v. 179, n. 3, p. 340–350, 1990.
- BRIERLEY, A. S. Diel vertical migration. **Current Biology**, v. 24, n. 22, p. R1074–R1076, 2014. DOI: 10.1016/j.cub.2014.08.054.
- BRODEUR, R. D. *et al.* The 2017 Pyrosoma aggregation in the NE Pacific: distribution, ecology, and effects. **PICES Press**, v. 26, n. 2, p. 8–10, 2018.
- BUB, F. L.; BROWN, W. S. Intermediate layer water masses in the western tropical Atlantic Ocean. **Journal of Geophysical Research: Oceans**, v. 101, n. C5, p. 11855–11869, 1996. DOI: 10.1029/95JC03372.
- BUECHER, E.; GIBBONS, M. J. Observations on the diel vertical distribution of hydromedusae in the southern Benguela. **African Journal of Marine Science**, v. 25, p. 231–238, 2003.
- CHARVET, S. *et al.* Small pigmented eukaryote assemblages of the western tropical North Atlantic around the Amazon River plume during spring discharge. **Scientific Reports**, v. 11, art. 16200, 2021. DOI: 10.1038/s41598-021-95676-2.
- CIRANO, M. *et al.* A circulação oceânica de larga escala na região oeste do Atlântico Sul com base no modelo de circulação global OCCAM. **Revista Brasileira de Geofísica**, v. 24, n. 2, p. 209–230, 2006.
- COSTA DA SILVA, A. *et al.* Physical and biogeochemical responses of the tropical Atlantic to the West Africa coastal upwelling. **Journal of Geophysical Research: Oceans**, v. 126, n. 3, 2021.
- COSTA DA SILVA, A. C. *et al.* Seasonal variability of the Amazon River plume at the sea surface based on satellite ocean color. **Continental Shelf Research**, v. 30, p. 342–352, 2010.
- DEIBEL, D.; LOWEN, B. A review of the life cycles and life-history adaptations of pelagic tunicates to environmental conditions. **ICES Journal of Marine Science**, v. 69, n. 3, p. 358–369, 2012. DOI: 10.1093/icesjms/fss006.

DIAZ, R. J.; ROSENBERG, R. Spreading dead zones and consequences for marine ecosystems. **Science**, v. 321, p. 926–929, 2008.

DIMOUNE, D. M. *et al.* Revisiting the tropical Atlantic western boundary circulation from a 25-year time series of satellite altimetry data. **Ocean Science**, v. 19, p. 251–268, 2023. DOI: 10.5194/os-19-251-2023.

DIPPNER, J. W. *et al.* The Amazon River plume — a Lagrangian view. **Limnology and Oceanography: Methods**, v. 22, p. 572–589, 2024. DOI: 10.1002/lom3.10626.

DOSSA, A. N. *et al.* Near-surface western boundary circulation off Northeast Brazil. **Progress in Oceanography**, v. 190, art. 102475, 2021. DOI: 10.1016/j.pocean.2020.102475.

DRITS, A. V.; ARASHKEVICH, E. G.; SEMENOVA, T. N. *Pyrosoma atlanticum* (Tunicata, Thaliacea): grazing impact on phytoplankton standing stock and role in organic carbon flux. **Journal of Plankton Research**, v. 14, n. 6, p. 799–809, 1992. DOI: 10.1093/plankt/14.6.799.

EMILSON, I. The shelf and coastal waters off Northeastern Brazil. **Boletim do Instituto Oceanográfico**, v. 11, n. 2, p. 101–112, 1961.

ESNAL, G. Pyrosomatida. *In*: BOLTOVSKOY, D. (ed.). **South Atlantic zooplankton**. Leiden: Backhuys Publishers, 1999. v. 2, p. 1423–1444.

FIGUEIREDO, G. G. A. A. *et al.* Zooplankton abundance and biovolume size-spectra in the western tropical Atlantic — from the shelf towards complex oceanic current systems. **Marine Environmental Research**, v. 204, p. 106906, 2025. DOI: 10.1016/j.marenvres.2024.106906.

FONSECA, C. A.; GONI, G. J.; JOHNS, W. E. Investigation of the North Brazil Current retroflection and North Equatorial Countercurrent variability. **Geophysical Research Letters**, v. 31, 2004. DOI: 10.1029/2004GL020054.

FRATANTONI, D. M.; RICHARDSON, P. L. The evolution and demise of North Brazil Current rings. **Journal of Physical Oceanography**, v. 36, n. 7, p. 1241–1264, 2006. DOI: 10.1175/JPO2907.1.

GARZOLI, S. L. *et al.* North Brazil Current retroflection and transports. **Journal of Geophysical Research: Oceans**, v. 109, n. C1, 2004. DOI: 10.1029/2003JC001775.

GENIN, A. Bio-physical coupling in the formation of zooplankton and fish aggregations over abrupt topographies. **Journal of Marine Systems**, v. 50, n. 1–2, p. 3–20, 2004. DOI: 10.1016/j.jmarsys.2003.10.008.

GUERRERO, E.; MARRODÁN, A.; SABATÉS, A.; OREJAS, C.; GILI, J. M. High spatial heterogeneity of two planktonic cnidarian species related to the variability of a shelf-slope front at short time scales. **Scientia Marina**, v. 80, n. 4, p. 487–497, 2016. DOI: 10.3989/scimar.04452.03A.

GODEAUX, J. E. A.; BONE, Q.; BRACONNOT, J.-C. Anatomy of Thaliacea. *In*: BONE, Q. (ed.). **The biology of pelagic tunicates**. Oxford: Oxford University Press, 1998. p. 1–24.

- GOULDING, M.; BARTHEM, R.; FERREIRA, E. **Smithsonian atlas of the Amazon**. Washington: Smithsonian Institution Press, 2003.
- GOVINDARAJAN, A. F.; BUCKLIN, A.; MADIN, L. P. A molecular phylogeny of the Thaliacea. **Journal of Plankton Research**, v. 33, n. 6, p. 843–853, 2011. DOI: 10.1093/plankt/fbq157.
- GOVE, J. M. *et al.* Near-island biological hotspots in barren ocean basins. **Nature Communications**, v. 7, art. 10581, 2016. DOI: 10.1038/ncomms10581.
- HADDOCK, S. H. D. A golden age of gelata: past and future research on planktonic ctenophores and medusae. **Hydrobiologia**, v. 530/531, p. 549–556, 2004.
- HARBISON, G. R. The life history of pelagic tunicates. *In*: BONE, Q. (ed.). **The biology of pelagic tunicates**. Oxford: Oxford University Press, 1998. p. 47–70.
- HARRIS, R. P. *et al.* **ICES zooplankton methodology manual**. London: Academic Press, 2000.
- HAYS, G. C. A review of the adaptive significance and ecosystem consequences of zooplankton diel vertical migrations. **Hydrobiologia**, v. 503, p. 163–170, 2003. DOI: 10.1023/B:HYDR.0000008476.23617.b0.
- HENSCHKE, N. *et al.* Large vertical migrations of *Pyrosoma atlanticum* play an important role in active carbon transport. **Journal of Geophysical Research: Biogeosciences**, v. 124, n. 4, p. 1056–1070, 2019. DOI: 10.1029/2018JG004918.
- HENSCHKE, N. *et al.* Rethinking the role of salps in the ocean. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 31, n. 9, p. 720–733, 2016. DOI: 10.1016/j.tree.2016.06.007.
- HIROSE, E.; NAKASHIMA, T.; NISHINO, A. Tunicin: a unique biomaterial in tunicates. **Communicative & Integrative Biology**, v. 4, n. 4, p. 1–3, 2011. DOI: 10.4161/cib.17757.
- HOLLAND, L. Z. Tunicates. **Current Biology**, v. 26, n. 4, p. R146–R152, 2016. DOI: 10.1016/j.cub.2015.12.024.
- JOHNSEN, S. Hidden in plain sight: the ecology and physiology of transparency in pelagic organisms. **Biological Bulletin**, v. 201, n. 3, p. 301–318, 2001.
- KJERFVE, B. *et al.* Oceanographic characteristics of the north Brazil shelf and the Amazon River plume. *In*: SEELIGER, U.; KJERFVE, B. (ed.). **Coastal marine ecosystems of Latin America**. Berlin: Springer, 2002.
- KRAMP, P. L. **The hydromedusae of the Atlantic Ocean and adjacent waters**. Leiden: Brill, 2024.
- KUO, C.-H. *et al.* Satellite remote sensing reveals a vast bloom of *Pyrosoma atlanticum* in the tropical North Pacific Ocean. **Bulletin of Marine Science**, v. 91, n. 3, p. 363–364, 2015. DOI: 10.5343/bms.2014.1090.

LEBRATO, M.; JONES, D. O. B. Mass deposition event of *Pyrosoma atlanticum* carcasses off Ivory Coast (West Africa). **Limnology and Oceanography**, v. 54, n. 4, p. 1197–1209, 2009. DOI: 10.4319/lo.2009.54.4.1197.

LEBRATO, M. *et al.* Jelly biomass sinking speed reveals a fast carbon export mechanism. **Limnology and Oceanography**, v. 58, n. 3, p. 1113–1122, 2013. DOI: 10.4319/lo.2013.58.3.1113.

LILLY, L. E. *et al.* A global review of pyrosomes: shedding light on the ocean's elusive gelatinous "fire-bodies". **Limnology and Oceanography Letters**, v. 8, n. 6, p. 812–829, 2023. DOI: 10.1002/lol2.10350.

LUMPKIN, R.; GARZOLI, S. L. Near-surface circulation in the tropical Atlantic Ocean. **Deep-Sea Research Part I**, v. 52, n. 3, p. 495–518, 2005. DOI: 10.1016/j.dsr.2004.09.001.

LUO, J. Y. *et al.* Gelatinous zooplankton-mediated carbon flows in the global oceans: a data-driven modeling study. **Global Biogeochemical Cycles**, v. 34, e2020GB006704, 2020. DOI: 10.1029/2020GB006704.

LYLE, J. T. *et al.* Fine-scale vertical distribution and diel migrations of *Pyrosoma atlanticum* in the northern California Current. **Journal of Plankton Research**, v. 44, n. 2, p. 288–302, 2022. DOI: 10.1093/plankt/fbac006.

MAHADEVAN, A. The impact of submesoscale physics on primary productivity of plankton. **Annual Review of Marine Science**, v. 8, p. 161–184, 2016. DOI: 10.1146/annurev-marine-010814-015912.

MARQUES, A. C.; COLLINS, A. G. Cladistic analysis of Medusozoa and cnidarian evolution. **Invertebrate Biology**, v. 123, n. 1, p. 23–42, 2004.

MARQUES, A. C.; MORANDINI, A. C.; MIGOTTO, A. E. Synopsis of knowledge on Cnidaria Medusozoa from Brazil. **Biota Neotropica**, v. 3, n. 2, p. 1–18, 2003. DOI: 10.1590/S1676-06032003000200007.

MCCLAIN, C. R. Seamounts: identity crisis or split personality? **Journal of Biogeography**, v. 34, p. 2001–2008, 2007.

MENEZES, B. S. **Distribuição de Euphausiacea (Crustacea) no Arquipélago de São Pedro e São Paulo**. 2012. 65 f. Dissertação (Mestrado em Ecologia) – Universidade Federal de Santa Catarina, Florianópolis, 2012.

MIRANDA, L. B.; CASTRO, B. M.; KJERFVE, B. **Principles of physical oceanography of estuaries**. São Paulo: Edusp, 2002.

MOLLERI, G. S. F.; NOVO, E. M. L. de M.; KAMPEL, M. Space-time variability of the Amazon River plume based on satellite ocean color. **Continental Shelf Research**, v. 30, n. 3, p. 342–352, 2010. DOI: 10.1016/j.csr.2009.11.015.

NOGUEIRA JÚNIOR, A. V. **Variabilidade do balanço de calor na camada de mistura no Atlântico Tropical**. 2011. Dissertação (Mestrado em Meteorologia) – Universidade Federal de Alagoas, Maceió, 2011.

NOGUEIRA JÚNIOR, M. **Composição, migração vertical e distribuição espaço-temporal do zooplâncton gelatinoso (Cnidaria, Ctenophora e Thaliacea) da plataforma sudeste do Brasil**. 2011a. Tese (Doutorado em Oceanografia) – Universidade Federal do Paraná, Pontal do Paraná, 2011a.

NOGUEIRA JÚNIOR, M. **Sifonóforos (Cnidaria, Hydrozoa) oceânicos do Atlântico Sul Ocidental**. 2011b. Tese (Doutorado em Zoologia) – Universidade Federal do Paraná, Curitiba, 2011b.

NOGUEIRA NETO, A. V. *et al.* Seasonal and interannual mixed-layer heat budget variability in the western tropical Atlantic from Argo floats (2007–2012). **Journal of Geophysical Research: Oceans**, v. 123, p. 5298–5322, 2018. DOI: 10.1029/2017JC013436.

NUNES, Y. B. S. *et al.* Distribuição das comunidades zooplanctônicas ao longo do litoral norte do Maranhão, Brasil. **Brazilian Journal of Development**, v. 6, n. 4, p. 18416–18423, 2020.

OLIVEIRA, M. F. **Vórtices da Corrente Norte do Brasil: estruturas de velocidade e massas de água**. 2009. Monografia (Bacharelado em Oceanografia) – Instituto Oceanográfico, Universidade de São Paulo, São Paulo, 2009.

OLIVEIRA, O. M. P. *et al.* Census of Cnidaria (Medusozoa) and Ctenophora from South American marine waters. **Zootaxa**, v. 4194, p. 1–256, 2016.

OLIVEIRA, R. R. *et al.* Fonte ou sumidouro? Uma revisão sobre os fluxos de CO₂ na plataforma continental brasileira. **Química Nova**, v. 46, n. 6, p. 561–572, 2023. DOI: 10.21577/0100-4042.20170970.

PAFFENHÖFER, G.-A. *et al.* Distribution and abundance of thaliaceans and copepods off the southeastern U.S.A. during winter. **Continental Shelf Research**, v. 15, n. 2–3, p. 255–280, 1995. DOI: 10.1016/0278-4343(94)E0004-6.

PASTOR-PRIETO, M. *et al.* The role of oceanographic conditions and colony size in shaping the spatial structure of *Pyrosoma atlanticum* in the NW Mediterranean Sea. **Journal of Plankton Research**, v. 44, n. 6, p. 984–1011, 2022.

PEREIRA, L. C. C. *et al.* A zona costeira amazônica brasileira. **Revista de Gestão Costeira Integrada**, v. 9, n. 2, p. 3–7, 2009.

PEREIRA, L. C. C. *et al.* Seasonal effects of oceanographic and hydrological processes on the water properties of the Amazon continental shelf. **Continental Shelf Research**, v. 29, n. 17, p. 2137–2147, 2009.

PERISSINOTTO, R. *et al.* Feeding and grazing impact of the co-occurring euphausiid *Euphausia crystallorophias* and colonial tunicate *Pyrosoma atlanticum* in the Cape Basin. **Journal of Plankton Research**, v. 29, n. 1, p. 81–90, 2007a.

PERISSINOTTO, R.; MAYZAUD, P.; NICHOLS, P. D.; LABAT, J.-P. Grazing by *Pyrosoma atlanticum* (Tunicata, Thaliacea) in the south Indian Ocean. **Marine Ecology Progress Series**, v. 330, p. 1–11, 2007b. DOI: 10.3354/meps330001.

PITT, K. A.; LAWLEY, J. W.; HINCHLIFFE, C.; MATIS, P. A.; OLGUÍN-JACOBSON, C.; ARAFEH-DALMAU, N.; LINDHOLM, P.; ARNOLD, J.; SUTHERS, I. M. Assemblages of pelagic thaliaceans in oceanographic features at the tropical-temperate transition zone of a western boundary current. **Journal of Plankton Research**, v. 45, n. 4, p. 677–692, 2023. DOI: 10.1093/plankt/fbad024.

PURCELL, J. E. Climate effects on formation of jellyfish and ctenophore blooms: a review. **Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom**, v. 85, n. 3, p. 461–476, 2005.

RASKOFF, K. A. *et al.* Collection and culture techniques for gelatinous zooplankton. **Biological Bulletin**, v. 204, n. 1, p. 68–80, 2003. DOI: 10.2307/1543497.

RATNARAJAH, L. *et al.* Monitoring and modelling marine zooplankton in a changing climate. **Nature Communications**, v. 14, art. 564, 2023. DOI: 10.1038/s41467-023-36241-5.

RODRIGUES, R. R.; ROTHSTEIN, L. M.; WIMBUSH, M. Seasonal variability of the South Equatorial Current bifurcation in the Atlantic Ocean: a numerical study. **Journal of Physical Oceanography**, v. 37, n. 1, p. 16–30, 2007. DOI: 10.1175/JPO2983.1.

SCHOTT, F. A. *et al.* Transports and pathways of the upper-layer circulation in the western tropical Atlantic. **Journal of Physical Oceanography**, v. 28, p. 1904–1928, 1998. DOI: 10.1175/1520-0485(1998)028<1904:TAPOTU>2.0.CO;2.

SCHRAM, J. B. *et al.* Abundance, distribution, and feeding ecology of *Pyrosoma atlanticum* in the Northern California Current. **Marine Ecology Progress Series**, v. 651, p. 97–110, 2020.

SCHUCHERT, P. North-West European athecate hydroids and their medusae: keys and notes for the identification of the species. **Synopses of the British Fauna (New Series)**, v. 59. Telford: Field Studies Council, 2012.

SCHUCHERT, P.; COLLINS, R. Additional observations on hydromedusae during night dives in the Gulf Stream. **Revue suisse de Zoologie**, v. 131, p. 43–120, 2024.

SIEBURTH, J. McN. **Sea microbes**. New York: Oxford University Press, 1979.

SILVEIRA, I. C. A. *et al.* On the origins of the North Brazil Current. **Journal of Geophysical Research: Oceans**, v. 99, n. C11, p. 22501–22512, 1994. DOI: 10.1029/94JC01776.

STEEDMAN, H. F. (ed.). **Fixation and preservation of zooplankton**. Monographs on Oceanographic Methodology, 4. Paris: UNESCO Press, 1976.

STENVERS, V. I. *et al.* Distribution, associations and role in the biological carbon pump of *Pyrosoma atlanticum* (Tunicata, Thaliacea) off Cabo Verde, NE Atlantic. **Scientific Reports**, v. 11, p. 9231, 2021. DOI: 10.1038/s41598-021-88208-5.

STRAMMA, L.; ENGLAND, M. On the water masses and mean circulation of the South Atlantic Ocean. **Journal of Geophysical Research: Oceans**, v. 104, n. C9, p. 20863–20883, 1999. DOI: 10.1029/1999JC900139.

STRAMMA, L.; SCHOTT, F. The mean flow field of the tropical Atlantic Ocean. **Deep-Sea Research Part II**, v. 46, n. 1–2, p. 279–303, 1999. DOI: 10.1016/S0967-0645(98)00109-X.

SUTHERLAND, K. R.; MADIN, L. P.; STOCKER, R. Filtration of submicron particles by pelagic tunicates. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 107, n. 34, p. 15129–15134, 2010. DOI: 10.1073/pnas.1003599107.

SUTHERLAND, K. R. *et al.* Range expansion of tropical pyrosomes in the northeast Pacific Ocean. **Ecology**, v. 99, n. 10, p. 2397–2399, 2018. DOI: 10.1002/ecy.2429.

SUTHERLAND, K. R.; THOMPSON, E. M. Pelagic tunicate grazing on marine microbes revealed by integrative approaches. **Limnology and Oceanography**, v. 67, n. 1, p. 102–121, 2022. DOI: 10.1002/lno.11979.

TALLEY, L. D. *et al.* **Descriptive physical oceanography: an introduction**. 6. ed. Amsterdam: Elsevier, 2011.

TESSLER, M. *et al.* A putative chordate luciferase from a cosmopolitan tunicate indicates convergent bioluminescence evolution across phyla. **Scientific Reports**, v. 10, art. 17724, 2020. DOI: 10.1038/s41598-020-73446-w.

TOSETTO, E. G. **Diversidade, distribuição e abundância dos cnidários pelágicos do Oceano Atlântico Equatorial sob influência da pluma do rio Amazonas**. 2021. Tese (Doutorado em Oceanografia) – Universidade Federal de Pernambuco, Recife, 2021.

TOSETTO, E. G. *et al.* Amazon River plume as a barrier to animal dispersal in the Western Tropical Atlantic. **Scientific Reports**, v. 12, art. 537, 2022a. DOI: 10.1038/s41598-021-04165-z.

TOSETTO, E. G. *et al.* Abundance data of planktonic cnidarians collected during the ABRACOS 1 and 2 surveys performed along the northeast Brazilian continental shelf, slope and open ocean. **SEANOE**, 2022b. DOI: 10.17882/92011.

TOSETTO, E. G. *et al.* Thaliacean community responses to distinct thermohaline and circulation patterns in the Western Tropical South Atlantic Ocean. **Hydrobiologia**, v. 849, n. 21, p. 4679–4692, 2022c.

TOSETTO, E. G. *et al.* Amazon River plume habitats shape planktonic cnidarian assemblages in the Western Atlantic. **PLOS ONE**, v. 18, e0290667, 2023.

VAN SOEST, R. W. M. A monograph of the order Pyrosomatida (Tunicata, Thaliacea). **Journal of Plankton Research**, v. 3, n. 4, p. 603–631, 1981. DOI: 10.1093/plankt/3.4.603.

VARONA, H. L. *et al.* Amazon River plume influence on Western Tropical Atlantic dynamic variability. **Dynamics of Atmospheres and Oceans**, v. 85, p. 1–15, 2019.

Capítulo II

DISTRIBUIÇÃO ESPACIAL, TEMPORAL E ESTRUTURA DE TAMANHOS DOS TUNICADOS PLANCTÔNICOS DO GÊNERO *Pyrosoma* NO ATLÂNTICO TROPICAL OESTE

1 INTRODUÇÃO

Os tunicados planctônicos são organismos de corpo gelatinoso, que habitam a região pelágica de todos os oceanos e que se caracterizam por ser filtradores de nano e microzooplâncton. Eles são componentes fundamentais dos ecossistemas marinhos, atuando como engrenagens essenciais na ciclagem de energia e nutrientes (Stenvers, 2021; Luo *et al.*, 2022; Cardoso *et al.*, 2025). No entanto, apesar de sua importância ecológica, os tunicados planctônicos são profundamente subestimados e pouco estudados, e isso se aplica de forma ainda mais pronunciada ao Atlântico tropical.

Dentro desse grupo, a ordem Pyrosomatida, representada principalmente pelo gênero *Pyrosoma*, constitui o único grupo pelágico colonial. Alimentam-se por filtração de microrganismos da coluna d'água (Bone; Carré; Chang, 2003; Deibel; Lowen, 2012). Consomem, entre outros itens, fitoplâncton, estabelecendo uma conexão direta entre a produção primária e níveis tróficos superiores (Drits *et al.*, 1992), sendo eles consumidos principalmente por grandes vertebrados marinhos (Stukel, *et al.*, 2024). Além disso, eliminam fezes e estruturas mucosas que aceleram o transporte de carbono para águas profundas, influenciando diretamente a bomba biológica de carbono oceânica (Henschke *et al.*, 2019). Podem ainda formar agregações densas denominadas “enxames”, com potencial para impactar a dinâmica trófica marinha e o fluxo vertical de carbono (Drits *et al.*, 1992; Henschke *et al.*, 2019; Lilly *et al.*, 2023). Ademais, apresentam bioluminescência, característica marcante amplamente documentada na literatura e que dá origem ao nome do grupo (Bowlby; Widder; Case, 1990; Tessler *et al.*, 2020).

A relação específica entre as condições oceanográficas e a dinâmica espacial (horizontal e vertical) de suas colônias permanece pouco explorada, especialmente em regiões de alta complexidade ambiental como ocorre no Atlântico Tropical Oeste (Henschke *et al.*, 2019;

Lilly *et al.*, 2023). A distribuição, densidade e tamanho das colônias do gênero *Pyrosoma* podem ser diretamente moldadas pelas características oceanográficas distintas de cada região.

Visto isto, espera-se que nas regiões Norte (com uma plataforma larga, influenciada pela descarga do Rio Amazonas e a Corrente Norte do Brasil) e Nordeste (com plataforma estreita, maior influência oceânica e potenciais processos de ressurgência, incluindo ressurgência orográfica associada a montes submarinos e ilhas oceânicas, bem como hipóteses de ressurgência em plataforma relacionadas a *canyons* e paleocanais (Morais *et al.*, 2020; Figueiredo *et al.*, 2025), em um contexto de predominância oligotrófica da costa nordeste) do Brasil a população tenha distribuição e tamanhos diferentes.

Dessa forma, o presente trabalho tem como objetivo central analisar a estrutura espacial (vertical e horizontal) do gênero *Pyrosoma* em duas regiões tropicais do Brasil: Norte e Nordeste. Para alcançar este objetivo, este estudo caracterizou as regiões quanto a suas principais características físico-químicas, analisou a distribuição da densidade e tamanho das colônias entre áreas, camadas verticais e períodos do dia diferentes e, por fim, correlacionou a distribuição espacial e temporal das densidades e tamanhos do gênero com os fatores ambientais, a fim de elucidar as principais condições ecológicas que atuam sobre essa população e propor padrões de distribuição no Atlântico Tropical Oeste.

2 MATERIAL E MÉTODOS

2.1 ÁREA DE ESTUDO

A área de estudo compreende duas regiões do Atlântico Tropical Oeste, abrangendo uma região com uma plataforma continental estreita e maior influência oceânica (Região Nordeste do Brasil) e outra com uma plataforma continental larga sob forte influência da pluma do Rio Amazonas (Região Norte do Brasil). Essas regiões constituem cenários com características ambientais diferentes que refletem a variabilidade da região do Atlântico Tropical Oeste.

2.1.1 Região Nordeste do Brasil

A primeira área de estudo compreende a Plataforma Continental do Nordeste é relativamente estreita, com largura entre 30 e 70 km (Muehe, 2006; Diniz, 2016). A região é

caracterizada por temperaturas elevadas, geralmente acima de 26 °C, e pela constante influência de ventos alísios, assim, contribuindo para baixos índices de pluviosidade em comparação com a região norte do país (Andreoli; Kayano, 2007). A circulação oceânica local é fortemente influenciada pelo sistema da Corrente Sul Equatorial (CSE) e suas ramificações (Stramma e England, 1999; Rodrigues *et al.*, 2007; Emilson, 1961).

Além disso, esta plataforma apresenta uma vasta variedade de substratos, variando desde fundos arenosos a recifes, apresentando também a presença de gradientes de profundidade, salinidade e temperatura (Morais *et al.*, 2020). A produtividade primária tende a ser baixa, principalmente nas áreas oceânicas mais afastadas da costa. Entretanto, zonas de ressurgência local ou a presença de diferentes topografias como montes submarinos e ilhas oceânicas podem apresentar maior produtividade (Morais *et al.*, 2020; Figueiredo *et al.*, 2025).

A área de estudo é caracterizada pela presença de variadas regiões, como: a zona costeira, as ilhas oceânicas e os montes submarinos. Cada uma dessas regiões possui características específicas na profundidade da coluna d'água, produtividade primária, influência de correntes e características do substrato (Marengo; Nobre, 2009). Estas características estruturais e ambientais criam diferentes condições para a diversidade de comunidades pelágicas, incluindo grupos como os tunicados gelatinosos (Marengo; Nobre, 2009; Araújo, 2023).

2.1.2 Região Norte do Brasil

Já a segunda área de estudo compreende a Plataforma Continental Amazônica (PCA) e região oceânica adjacente constituindo um ambiente dinâmico, fortemente influenciado pelo ciclo hidrológico da região, que apresenta índices pluviométricos em torno de 23 mm/ano (Marengo; Nobre, 2009). A região é caracterizada por altas temperaturas superiores a 20 °C, um regime de macromarés semidiurnas cruciais para a dinâmica das águas costeiras (Araújo, 2023), afetando a mistura de águas e a sedimentação, além de influenciar os ecossistemas de manguezal e as áreas intertidais (Pereira *et al.*, 2009). Além disso, esta região está situada na maior faixa contínua de manguezais do planeta (Miranda *et al.*, 2002). Essa combinação de fatores resulta em uma variedade de paisagens e uma alta diversidade biológica (Abreu *et al.*, 2020). O padrão climatológico sazonal desempenha um papel crucial na distribuição e composição das espécies aquáticas presentes neste ambiente (Martins *et al.*, 2006). Entre os diversos grupos zoológicos da Plataforma Continental Amazônica, a comunidade zooplancônica, composta por organismos microscópicos e heterotróficos, se destaca pela elevada biomassa e diversidade (Nunes *et al.*, 2020).

A região oceânica adjacente à PCA é fortemente influenciada pela pluma do Rio Amazonas, que se estende por toda a região, alcançando até 1000 km dentro do Atlântico tropical (De Jesus Amore, 2017). Essa pluma é a maior fonte de água doce do mundo, com uma vazão média de aproximadamente 222.800 m³/s, sendo responsável por quase 20% da descarga fluvial global depositada na plataforma continental equatorial do Oceano Atlântico (Goulding *et al.*, 2003). A área influenciada pela pluma é marcada por uma intensa interação terra-oceano, que envolve o transporte de sedimentos e matéria orgânica, além de ser impactada por altos índices de precipitação (Nittrouer *et al.*, 2021). Essa combinação de fatores faz da região um ambiente dinâmico com interações que geram características oceanográficas únicas (Siqueira; Aprile, 2012). Acredita-se que a pluma do Rio Amazonas influencia o equilíbrio térmico da superfície oceânica e sua interação com a atmosfera, afetando a circulação no Oceano Atlântico Norte Tropical Ocidental (Varona *et al.*, 2019).

2.2 CAMPANHAS OCEANOGRÁFICAS

Neste trabalho foram analisadas três campanhas oceanográficas, duas na região nordeste e uma na região norte (figura 1). As campanhas oceanográficas da Região Nordeste foram realizadas em dois períodos distintos: ABRAÇOS I, entre setembro a outubro de 2015; e ABRAÇOS II, entre abril e maio de 2017 (Figura 2), a bordo do navio de pesquisa R/V Antea (Figura 3), como parte do projeto científico ABRACOS (*Acoustics along the BRAzilian COaSt*). A região de estudo abrangeu a plataforma continental do estado de Pernambuco, nordeste do Brasil (entre 02°20' S – 09°05' S e 30°50' O - 36°30' O) e a região oceânica incluindo o Atol das Rocas (3°51' S, 33°49' O), o Arquipélago de Fernando de Noronha (03°51'S, 32°25'O) e os montes submarinos adjacentes.

Na Região Norte, a campanha oceanográfica “*Amazon Shelf Mixing and its Impacts on Ecosystems - AMAZOMIX (AMX)*” ocorreu entre 27 de agosto e 08 de outubro de 2021, também a bordo do R/V Antea (figura 3), no âmbito de uma cooperação franco-brasileira organizada por instituições como o Instituto Francês de Desenvolvimento (IRD), CNRS e CNES, em parceria com universidades brasileiras, com papel estruturante do Laboratório Internacional Conjunto (LMI) TAPIOCA (IRD, UFPE, UFRPE) (Bertrand; De Saint Léger; Koch-Larrouy, 2021). A região de estudo compreendeu a plataforma continental amazônica e a região oceânica adjacente do norte do Brasil, abrangendo áreas situadas aproximadamente entre as latitudes 0°58'22" S e 5°21'07" N e as longitudes 45°15'44" W e 50°31'58" W. A campanha foi dividida em

duas pernas, a primeira com foco nos ecossistemas associados ao talude e à área oceânica e a segunda voltada à plataforma continental amazônica, abrangendo os estados do Amapá, Pará e Maranhão.

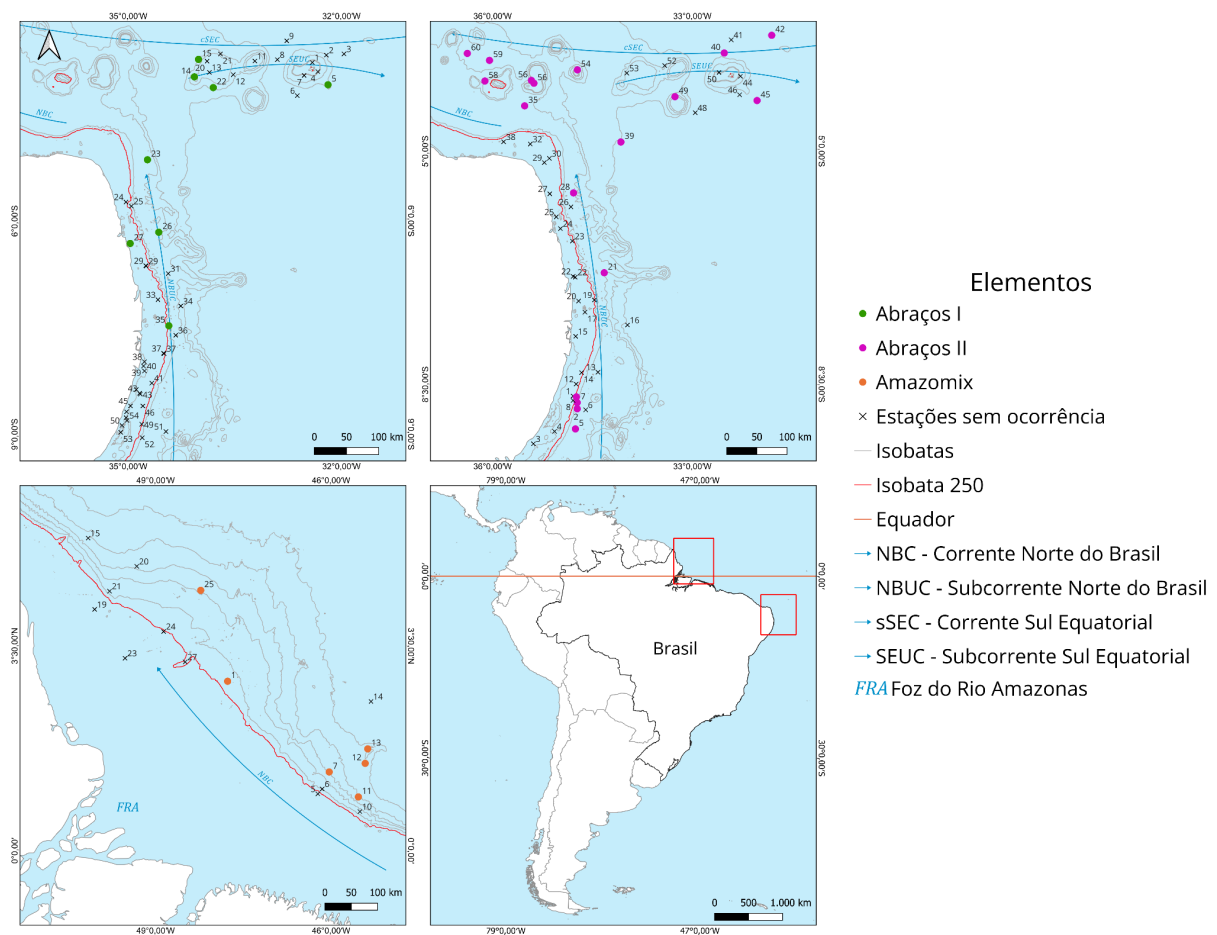


Figura 1: Estações de amostragem com redes mesopelágica e de micronekton das campanhas oceanográficas ABRAÇOS (região nordeste) e AMAZOMIX (região norte) no Atlântico Tropical Oeste, localizadas na plataforma continental e área oceânica adjacente. Em (A) Campanha ABRAÇOS I, (B) Campanha ABRAÇOS II e (C) Campanha AMAZOMIX **Fonte:** A autora (2026).



Figura 2: Frota oceanográfica francesa - ANTEA utilizada para a realização das campanhas ABRAÇOS (região nordeste) e AMAZOMIX (região norte). **Fonte:** Ifremer - Olivier Dugornay (2023).

Em cada estação oceanográfica, a estrutura físico-química da coluna d'água foi caracterizada por perfis verticais obtidos com CTD/CTDO Sea-Bird Scientific previamente calibrado, registrando temperatura, salinidade, oxigênio dissolvido e fluorescência da clorofila-*a* (Figura 3), com perfis entre 10 e 1000 m. Os valores ambientais associados a cada amostra biológica foram extraídos na camada da profundidade-alvo do arrasto, determinada pela informação acústica da camada amostrada. A coleta de organismos pelágicos foi realizada por arrastos oblíquos diurnos e noturnos (~30 min) com rede mesopelágica (malha de 40 mm no corpo e 10 mm no coletor; boca de 100 m²) e rede de micronekton (malha de 1 mm), com profundidade ajustada conforme camadas de dispersão acústica detectadas por sonar/ecossonda. Na campanha "ABRAÇOS I e ABRAÇOS II" as profundidades variaram de 20 m a 1113 m. As amostras foram triadas *in situ* para remoção de organismos gelatinosos e fixadas em formaldeído tamponado a 4%, sendo armazenadas em frascos plásticos com registro padronizado dos dados. Já na campanha AMAZOMIX (Região Norte), a coleta com rede mesopelágica de micronekton ocorreu em 16 estações das 33 amostras, com arrastos entre a superfície e 1000 m de profundidade, a 2–3 nós por ~30 min. As amostras foram preservadas em álcool P.A. e armazenadas em freezer (–80 °C), seguindo os protocolos de cada campanha.



Figura 3: Rede Mesopelágica utilizada nas campanhas oceanográficas dos Projetos ABRAÇOS (região nordeste) e AMAZOMIX (região norte). **Fonte:** Relatório de embarque R/V ANTEA, (2021).

2.3 ANÁLISE DAS AMOSTRAS

A triagem das amostras da região nordeste foi realizada nos Laboratórios de Ecologia Aquática e Aquicultura Tropical (LECAT-UFRA) e de Zooplâncton (LABZOO-UFPE). As colônias de *Pyrosoma* foram triadas das amostras completas e devido à alta abundância da espécie, foi aplicado um procedimento de quarteamento. A partir da subamostra, o comprimento das colônias foi aferido utilizando um paquímetro com precisão de 0,03 mm. A triagem das amostras da região norte foi conduzida na sua totalidade no Laboratório de Ecologia Aquática e Aquicultura Tropical (LECAT/UFRA). Todas as colônias de *Pyrosoma* foram triadas, contadas e medidas no seu comprimento. As colônias foram identificadas até o nível de espécie utilizando a bibliografia de Esnal (1999). Os exemplares da região nordeste estão armazenados no acervo do Museu de Oceanografia da Universidade Federal de Pernambuco, e os da região norte estão armazenados no Laboratório de Ecologia Aquática e Aquicultura Tropical (LECAT) da Universidade Federal Rural da Amazônia.

2.4 PARÂMETROS BIÓTICOS

Para estimar a densidade das colônias por amostra foi utilizada a medida de abundância de Captura Por Unidade de Esforço (CPUE), comumente utilizada para avaliar estoques pesqueiros. O cálculo foi realizado a partir do número de colônias coletadas na operação pelo tempo de arrasto em hora ($\text{col} \cdot \text{hora}^{-1}$), padronizado para uma área de boca da rede de 120 m² (Eduardo *et al*, 2020).

Para determinar as classes de tamanhos foram identificados o menor e maior tamanho e foram estabelecidos grupos de acordo com os valores definindo assim as classes de tamanhos que foram analisadas. Foram estimados a frequência de ocorrência (%) e o número de colônias por classes de tamanho (número de colônias). A profundidade de registro das colônias (m) para cada estação foi determinada pela profundidade do arrasto determinada a partir da informação acústica.

2.5 DISTRIBUIÇÃO HORIZONTAL, VERTICAL E TEMPORAL

Na região Nordeste, a distribuição horizontal foi organizada em três zonas com características termohalinas significativamente diferentes. A primeira zona, denominada costeira (COSTR; $n = 7$), está localizada ao longo da plataforma e talude continental e corresponde ao sistema de corrente de borda oeste. A segunda zona, denominada oceânica (OCNC; $n = 20$), está situada ao longo da cadeia de Fernando de Noronha e corresponde ao sistema de corrente equatorial sul (Assunção *et al.*, 2020). Dentro da zona oceânica, as estações foram agrupadas em três áreas distintas: ilhas oceânicas (ILHAS; $n = 5$), montes submarinos (MONTES; $n = 8$) e plataforma continental do Nordeste (PCNE; $n = 8$).

Para a região Norte, correspondente à campanha AMAZOMIX, as amostras com ocorrência de *Pyrosoma* foram registradas exclusivamente na zona oceânica (OCNC) e na zona oceânica não associada à pluma do Rio Amazonas (NARP; $n = 8$), conforme classificação estabelecida por Artana *et al.* (em desenvolvimento). As demais áreas amostradas na região Norte não apresentaram registros do gênero nas amostras analisadas com rede demicronekton.

A distribuição vertical foi avaliada em ambas as campanhas por meio da comparação de estratos definidos a partir da estrutura termohalina da coluna d'água, seguindo a abordagem proposta por Assunção *et al.* (2021) e Artana *et al.*, em desenvolvimento. Assim, foram utilizadas as profundidades de Camada de mistura (MLD), limite superior da termoclina (UTD), termoclina (TT) e limite inferior da termoclina (LTD/LPD) para determinar os estratos em cada estação. Também foi considerada a profundidade do máximo de clorofila-a (DCM) e, quando presente, a camada de barreira, caracterizada pela diferença entre MLD e UTD, conforme os critérios adotados no estudo de referência. Dessa forma, tanto na região Norte quanto na região Nordeste, esses limites foram padronizados e definidos em quatro estratos: camada de mistura (CM), delimitada da superfície até a MLD; camada acima da termoclina (AcT), compreendida entre a base da CM e o limite superior da termoclina (entre MLD e UTD), correspondendo à camada de barreira quando existente; termoclina (T; $n = 12$), definida pelo intervalo entre UTD e LTD/LPD (TT); e camada abaixo da termoclina (AbT; $n = 17$), correspondente às profundidades inferiores a LTD/LPD. A partir dessa estratificação padronizada, foram analisados os perfis e a distribuição vertical por estrato e entre campanhas.

Para comparação entre os períodos (Dia; $n = 17$ e Noite; $n = 12$), o dia foi considerado desde uma hora após o nascer do sol até uma hora antes do pôr do sol, enquanto à noite foi desde uma hora após o pôr do sol até uma hora antes do nascer do sol.

Uma matriz biótica foi construída a partir das informações identificadas e foram plotadas as ocorrências e densidades no mapa de distribuição horizontal. A frequência de ocorrência foi determinada dividindo-se o número de amostras com colônias pelo número total de amostras coletadas, multiplicado por 100. Foram analisadas as variáveis de densidade e comprimento em milímetros (mm) para as espécies encontradas.

As variáveis consideradas neste estudo estão sintetizadas na figura 4, que apresenta para cada campanha, Abraços I (ABÇ I), Abraços II (ABÇ II) e Amazomix (AMX), as variáveis biológicas (Densidade expressa como captura por unidade de esforço (colônias.hora⁻¹) e Tamanho representado pelo comprimento total das colônias (mm) e profundidade de registro das colônias (m)) e as variáveis ambientais (espaciais e temporais) utilizadas para explicar os parâmetros observados, incluindo parâmetros físico-químicos da água (temperatura da água (°C), salinidade (PSU), oxigênio dissolvido (mL·L⁻¹), turbidez (%) e fluorescência (mg·m⁻³), área, estrato e período do dia.

VARIÁVEIS BIÓTICAS	DISTRIBUIÇÃO VERTICAL – Estratos	
- Densidade (colônias·hora⁻¹); - Tamanho (mm) e - Profundidade registrada (m)	- Termoclina (TERMOC); - Abaixo da Termoclina (ABAIXO TERMOC)	
VARIÁVEIS FÍSICO-QUÍMICAS	DISTRIBUIÇÃO HORIZONTAL – Áreas	
- Temperatura da água (°C); - Salinidade (PSU); - Oxigênio dissolvido (mL·L⁻¹); - Turbidez (%) e - Fluorescência (mg·m⁻³)	NORTE - Oceânica (OCNC); - Oceânica não assoc. à pluma (NARP)	NORDESTE - Costeira (COSTR); - Oceânica (OCNC): - PCNE; - MONTES; - ILHAS
DISTRIBUIÇÃO TEMPORAL – Períodos		
Dia (06:00 – 17:59) / Noite (18:00 – 05:59)		

Figura 4: Quadro de variáveis bióticas (densidade (colônias·h⁻¹), tamanho (mm) e profundidade registrada (m)) e físico-químicas (temperatura (°C), salinidade (PSU), oxigênio dissolvido (mL·L⁻¹), turbidez (%) e fluorescência (mg·m⁻³)) utilizadas nas análises de *Pyrosoma* nas campanhas ABÇ I, ABÇ II e AMX, bem como das categorias de análise da distribuição vertical (TERMOC e ABAIXO TERMOC), da distribuição horizontal por áreas nas regiões Norte (OCNC e NARP) e Nordeste (COSTR e OCNC: PCNE, MONTES e ILHAS) e da distribuição temporal (dia/noite). **Fonte:** A autora (2026).

2.6 ANÁLISE ESTATÍSTICA

As análises estatísticas foram conduzidas nos softwares R 4.6.0, Past 4.17 (Hammer; Harper; Ryan, 2001) e GraphPad Prism 8.0 (Motulsky, 2003), amplamente empregados em estudos ecológicos, assegurando reprodutibilidade, transparência e robustez analítica. O desenvolvimento e a otimização dos scripts em R foram realizados com suporte do assistente de inteligência artificial Claude (Anthropic, 2025), utilizado como ferramenta auxiliar na elaboração e revisão dos códigos.

Para garantir a equivalência entre as campanhas, as análises estatísticas comparativas foram aplicadas apenas para as campanhas que utilizaram o mesmo método amostral. A campanha ABRAÇOS I foi realizada com rede mesopelágica (malha de 40 mm no corpo e 10 mm no coletor; boca de 100 m²), enquanto as campanhas ABRAÇOS II e AMAZOMIX utilizaram rede de micronekton (malha de 1 mm). Previamente à aplicação dos testes, os dados de densidade e comprimento foram avaliados quanto à normalidade por meio dos testes de Shapiro-Wilk e Lilliefors e transformados pela função $\log_{10}(x+1)$ onde os resultados estão descritos na tabela 1 apresentada no material suplementar.

A análise da distribuição horizontal, vertical e temporal foi conduzida por meio de Análise de Variância Multivariada Permutacional (PERMANOVA; Anderson, 2001), utilizando distância euclidiana sobre a matriz padronizada (z-score) de densidade e comprimento, com 999 permutações. Para verificar a homogeneidade de dispersão entre os grupos, foi aplicado o teste PERMDISP (Anderson, 2006), complementar à PERMANOVA. Os fatores testados individualmente e em modelo completo (efeitos marginais) foram: zona, camada e período (dia/noite). A análise de área foi conduzida separadamente com os dados de área para a campanha ABRAÇOS II. Em todos os testes, o nível de significância adotado foi de $\alpha = 0,05$.

A relação entre as variáveis bióticas (densidade e comprimento) e as variáveis ambientais (temperatura, salinidade, oxigênio dissolvido, turbidez, fluorescência e profundidade) foi investigada por meio de Análise de Redundância (RDA), utilizando as variáveis físico-químicas contínuas padronizadas (z-score) como preditoras e a matriz $\log_{10}(x+1)$ de densidade e comprimento como resposta. A significância do modelo global e dos efeitos marginais por preditor foi testada por permutação (999 permutações).

Para os Modelos Lineares Generalizados (GLM) foram aplicados separadamente para densidade e comprimento, com família de distribuição Gamma e função de ligação logarítmica (link = log), adequada para variáveis contínuas positivas com variância crescente com a média. As variáveis preditoras incluíram os fatores categóricos zona, camada e período do dia, além das variáveis ambientais contínuas temperatura, salinidade, oxigênio dissolvido, turbidez, fluorescência e profundidade. O ajuste dos modelos foi avaliado pelo Pseudo-R² e pelo Critério de Informação de

Akaike (AIC).

3 RESULTADOS

3.1 COMPONENTES AMBIENTAIS

As estações amostradas com ocorrência de *Pyrosoma* apresentaram variações nas características físico-químicas da coluna d'água, com maior amplitude na temperatura (TEM) e fluorescência (FLU) e menor variação na salinidade (SAL), oxigênio dissolvido (OD) e turbidez (TUR) (Tabela 2, Material Suplementar). Considerando o conjunto das três campanhas ($n = 38$ estações) (figura 5), a temperatura média registrada foi de $13,49\text{ }^{\circ}\text{C}$, com intervalos variando entre $4,32$ e $28,40\text{ }^{\circ}\text{C}$, refletindo a ampla faixa de profundidade amostrada na coluna d'água (20 a 1.113 m), com valores mais elevados nas camadas superficiais e declínio acentuado com o aumento da profundidade. A salinidade apresentou pouca variação entre as estações, com média de 35,37 psu e amplitude de 34,45 a 37,40 psu. O oxigênio dissolvido apresentou média de $3,86\text{ mL L}^{-1}$, oscilando entre 2,65 e $4,71\text{ mL L}^{-1}$. Já a fluorescência teve média de $0,15\text{ mg m}^{-3}$ com amplitude expressiva de 0,01 a $0,83\text{ mg m}^{-3}$, indicando forte variação na concentração de clorofila entre as estações. A turbidez manteve-se elevada e relativamente estável, com média de 96,89% e variação de 90,00 a 99,94%.

Entre as campanhas, observaram-se diferenças nas condições oceanográficas. Na campanha ABRAÇOS I ($n = 8$; Nordeste), a temperatura média foi de $10,65\text{ }^{\circ}\text{C}$ ($6,15$ a $19,16\text{ }^{\circ}\text{C}$), a salinidade de 35,07 psu ($34,51$ a $36,25$ psu), o oxigênio dissolvido de $3,60\text{ mL L}^{-1}$ ($2,87$ a $4,55\text{ mL L}^{-1}$) e a fluorescência de $0,10\text{ mg m}^{-3}$ ($0,03$ a $0,26\text{ mg m}^{-3}$), com profundidades de arrasto variando entre 20 e 560 m (média = 325 m). Na campanha ABRAÇOS II ($n = 23$; Nordeste), as condições foram mais variáveis, com temperatura média de $14,74\text{ }^{\circ}\text{C}$ ($4,32$ a $28,40\text{ }^{\circ}\text{C}$), salinidade de 35,55 psu ($34,45$ a $37,40$ psu), oxigênio dissolvido de $4,01\text{ mL L}^{-1}$ ($3,20$ a $4,71\text{ mL L}^{-1}$) e os maiores valores de fluorescência entre as campanhas (média = $0,20\text{ mg m}^{-3}$; máximo = $0,83\text{ mg m}^{-3}$), com arrastos entre 50 e 1.113 m (média = 378 m). Na campanha AMAZOMIX ($n = 7$; Norte), a temperatura média foi de $12,59\text{ }^{\circ}\text{C}$ ($6,33$ a $26,97\text{ }^{\circ}\text{C}$), a salinidade de 35,14 psu ($34,57$ a $36,24$ psu), o oxigênio dissolvido de $3,63\text{ mL L}^{-1}$ ($2,65$ a $4,63\text{ mL L}^{-1}$) e a fluorescência de $0,04\text{ mg m}^{-3}$ ($0,01$ a $0,22\text{ mg m}^{-3}$), com profundidades entre 110 e 630 m (média = 350 m).

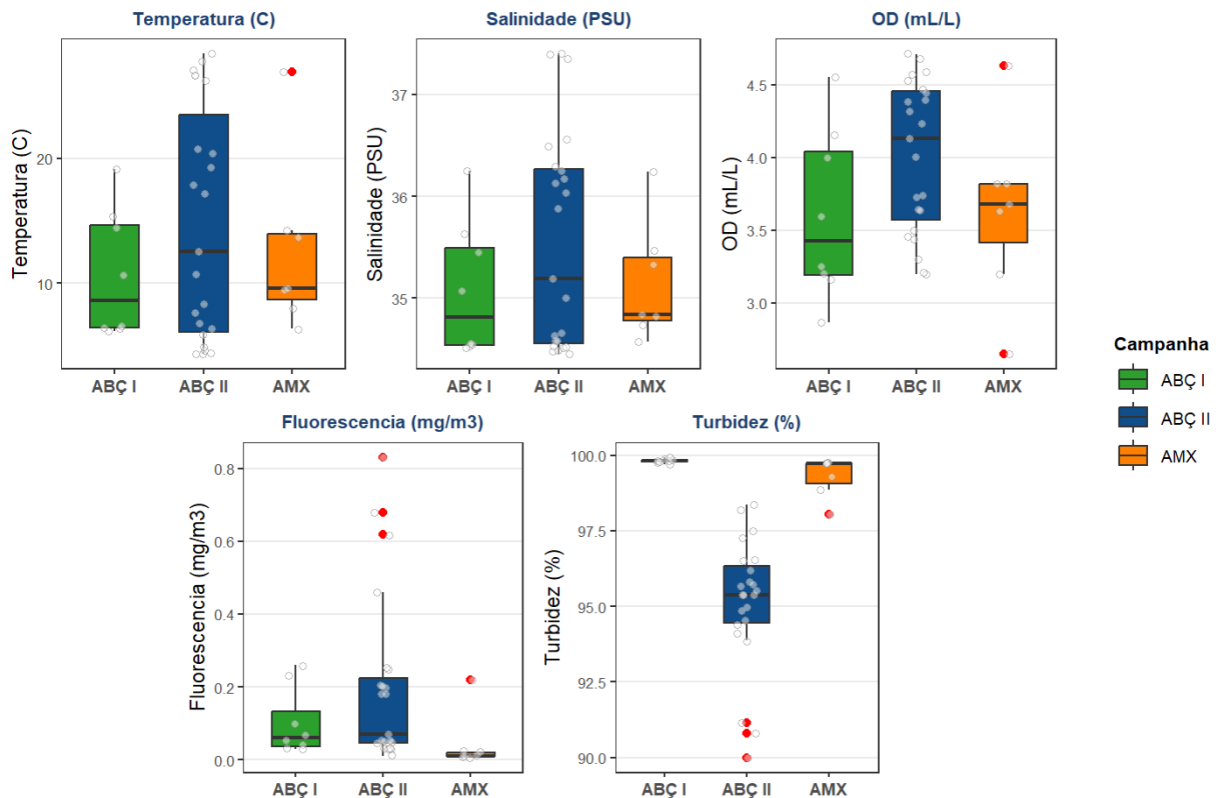


Figura 5: Boxplots das variáveis físico-químicas registradas nas estações com ocorrência de *Pyrosoma* spp. nas campanhas ABÇ I (verde; n = 8), ABÇ II (azul; n = 23) e AMX (laranja; n = 7). As variáveis apresentadas são temperatura da água (°C), salinidade (PSU), oxigênio dissolvido (OD) (mL·L⁻¹), fluorescência (mg·m⁻³) e turbidez (%). A linha central representa a mediana, os limites da caixa correspondem ao primeiro e terceiro quartis, as hastes indicam os valores mínimo e máximo, e os pontos vermelhos representam outliers. **Fonte:** A autora (2026).

3.2 DESCRIÇÃO DAS COLÔNIAS

O esforço amostral variou entre as campanhas. Foram registradas ocorrências de *Pyrosoma* em 8 estações na campanha ABRAÇOS I, 23 na campanha ABRAÇOS II e 6 na campanha AMAZOMIX. Considerando os arrastos de rede mesopelágica com a presença de colônias de *Pyrosoma*, obtivemos um esforço amostral correspondente a 109,8 min e 109,8 km de arrasto para a campanha ABRAÇOS I; 739,21 min e 163,49 km para a campanha ABRAÇOS II e o esforço amostral correspondeu a 309 min e 16,10 km de arrasto para a campanha AMAZOMIX.

Foram registradas 11.391 colônias do gênero *Pyrosoma* ao longo da área de estudo, distribuídas entre as campanhas ABRAÇOS I, ABRAÇOS II e AMAZOMIX. Foram identificadas duas espécies do gênero *Pyrosoma*: *Pyrosoma atlanticum* (Péron, 1804) e *Pyrosoma aherniosum* (Seeliger, 1895). A ocorrência de *P. aherniosum* foi registrada exclusivamente na campanha ABRAÇOS I, nas estações E14, E23 e E27 (n = 18). A frequência de ocorrência (FO) de *Pyrosoma* (número de estações com ocorrência / total de estações amostradas) foi de 23,53% na campanha

ABRAÇOS I, 46,94% na ABRAÇOS II e 37,50% na AMAZOMIX.

As colônias apresentaram formato tubular, com estrutura rígida a levemente gelatinosa, superfície rugosa e variação de coloração entre tons variando de amarelos e beges (figura 6). A identificação das espécies baseou-se na morfologia dos zooides, especialmente na posição e proporção dos sifões oral e cloacal, visivelmente mais estreitos que a cesta branquial, além da observação de estruturas internas como intestino, testículo e endóstilo, conforme descrito por Esnal (1999).

Para as duas Regiões, as classes de tamanho, das duas espécies encontradas, foram divididas com amplitude de 14 mm, variando de 1 a 139.9 mm (Tabela 3, Material Suplementar). Os tamanhos das colônias, considerando todo o conjunto amostral, oscilaram entre 3,5 mm e 139,9 mm de comprimento, com média de 23,4 mm e desvio padrão de $\pm 27,4$ mm. A distribuição de frequências por classes de tamanho (Figura 7) evidenciou predominância nas classes iniciais (principalmente classes 1 a 3), com redução acentuada da frequência nas classes subsequentes, e ocorrência pontual de colônias nas classes mais elevadas (classes superiores), indicando uma distribuição assimétrica com concentração de indivíduos menores no conjunto total.



Figura 6: Exemplos de colônias da espécie *Pyrosoma atlanticum*. **Fonte:** A autora (2026).

Na campanha ABRAÇOS I, as colônias foram registradas nas estações E5, E14, E15, E22, E23, E27 e E35, com baixa abundância e reduzido porte corporal. As densidades variaram entre 3,9 colônias·hora⁻¹ e 90.9 colônias·hora⁻¹, com densidade média de aproximadamente 24.7 colônias·hora⁻¹. Os comprimentos médios das colônias oscilaram entre 3,5 mm e 12,1 mm, com comprimento médio de 7,0 mm, caracterizando populações compostas predominantemente por

colônias de pequeno porte.

A campanha ABRAÇOS II concentrou a maior abundância e variabilidade morfométrica do estudo. As densidades apresentaram ampla variação, com valores mínimos de 1,3 colônias·hora⁻¹ e máximos de 3.506 colônias·hora⁻¹, resultando em densidade média de 863,9 colônias·hora⁻¹. Os comprimentos das colônias variaram entre 7,4 mm e 139,9 mm, com comprimento médio de 27,0 mm. Foram registradas colônias pertencentes a todas as classes de tamanho, incluindo indivíduos de grande porte.

Na campanha AMAZOMIX, as colônias foram registradas nas estações E1, E7, E11, E12, E13, e E25, apresentando valores intermediários de densidade quando comparados às demais campanhas. As densidades variaram entre 1,47 colônias·hora⁻¹ e 215,07 colônias·hora⁻¹, com densidade média aproximada de 43,6 colônias·hora⁻¹. Os comprimentos médios oscilaram entre 11,5 mm e 64,5 mm, com comprimento médio de aproximadamente 30,6 mm, evidenciando a ocorrência de colônias de médio porte (figura 7).

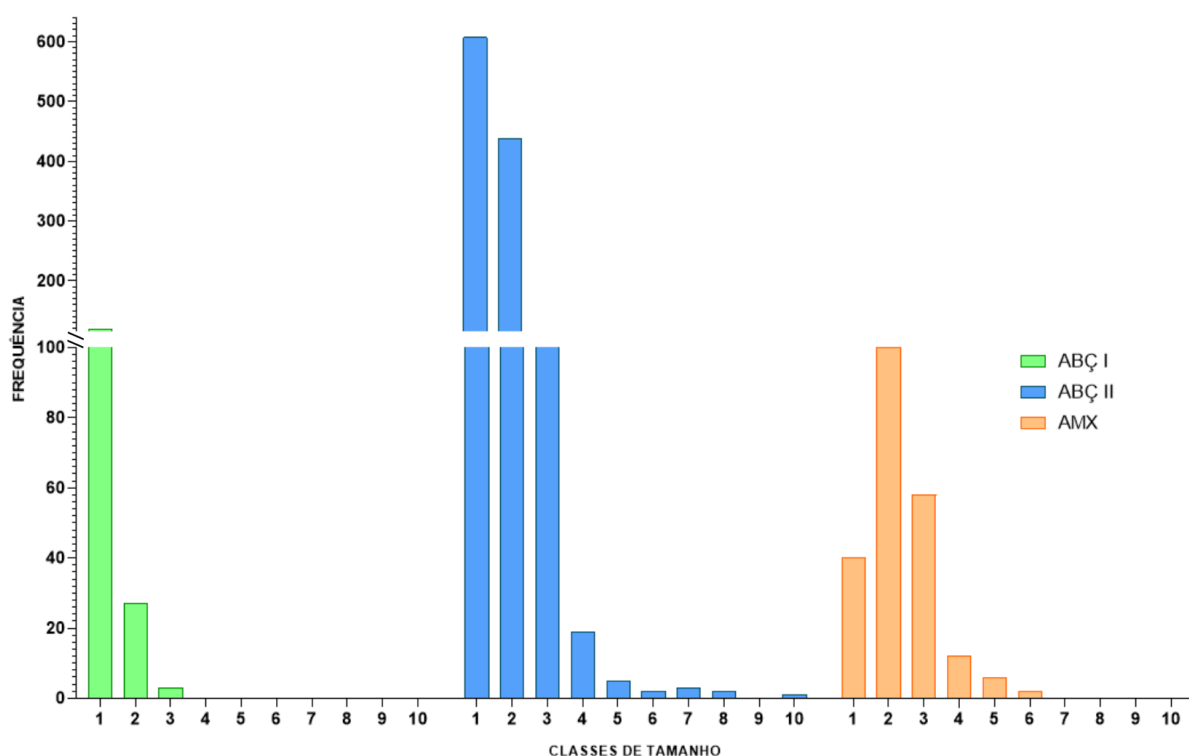


Figura 7: Frequência das colônias do Gênero *Pyrosoma* por classes de tamanho nas três campanhas (ABÇ I, ABÇ II e AMX). O eixo x representa as classes de tamanho (1–10) e o eixo y a frequência (número de colônias), evidenciando a predominância de colônias nas classes menores e a redução progressiva da frequência nas classes maiores, com variações entre as campanhas. **Fonte:** A autora (2026).

A espécie *P. aherniosum*, registrada na campanha ABRAÇOS I, em três estações da região Nordeste, sendo elas, E14 (zona oceânica, área ILHAS, 530 m, período noturno), E23 (zona oceânica, área PCNE, 100 m, período diurno) e E27 (zona costeira, área PCNE, 20 m, período noturno). As colônias dessa espécie apresentaram comprimentos médios reduzidos, variando entre 3,5 mm (E23) e 4,9 mm (E14), e baixas densidades, entre 3,8 colônias·hora⁻¹ (E23) e 13,7 colônias·hora⁻¹ (E14), totalizando 18 colônias registradas. Diante da baixa abundância dessa espécie em todo o conjunto amostral, todas as análises estatísticas foram conduzidas exclusivamente com base nos registros de *P. atlanticum*, espécie dominante e com representação amostral adequada para análises quantitativas.

De forma geral, as três campanhas apresentaram padrões contrastantes de abundância e estrutura populacional, com ABRAÇOS I caracterizada por baixas densidades e colônias pequenas, ABRAÇOS II por elevada abundância e ampla variação de tamanhos, e AMAZOMIX por valores intermediários de densidade e colônias de maior comprimento médio.

3.3 ANÁLISE DA DESCRIÇÃO ESPACIAL

A frequência de ocorrência (FO) geral de *Pyrosoma atlanticum* foi de 38,4% do total de estações amostradas (38,3% em ABRAÇOS II; 43,8% em AMAZOMIX). Considerando as zonas de amostragem, a maior FO foi registrada na zona oceânica (OCNC: 71,4%), seguida da costeira (COSTR: 28,6%).

A distribuição horizontal de *Pyrosoma atlanticum* evidenciou padrões distintos entre as zonas amostradas (Figura 8). Na zona costeira (COSTR; 60–250 m), registraram-se as maiores densidades do estudo, com pico em E9 (95 m: 3.506,1 colônias·hora⁻¹), seguida por E28 (130 m: 2.620,5 colônias·hora⁻¹), E31 (450 m: 2.533,3 colônias·hora⁻¹) e E5 (117 m: 2.045,2 colônias·hora⁻¹), com densidade média de 1.752,7 colônias·hora⁻¹. As estações rasas associadas à termoclina (60–130 m) concentraram as maiores densidades e as colônias de menor porte (7,4 a 20,9 mm), enquanto a estação mais profunda (E21; 800 m) apresentou a maior colônia da zona (29,2 mm) associada à menor densidade registrada (234,9 colônias·hora⁻¹), sugerindo um padrão inverso entre abundância e tamanho ao longo do gradiente batimétrico, corroborado pela correlação positiva e significativa entre profundidade e comprimento (Spearman: $\rho = 0,538$; $p = 0,003$) e pela ausência de correlação significativa entre profundidade e densidade ($\rho = -0,151$; $p = 0,435$). Na zona oceânica (OCNC; 50–1.113 m), a densidade média foi substancialmente inferior (307,3 colônias·hora⁻¹), porém com maior amplitude de comprimento (11,5 a 139,9 mm).

A densidade média da zona COSTR foi aproximadamente 5,7 vezes superior à da zona OCNC, diferença confirmada estatisticamente pela PERMANOVA ($R^2 = 0,231$; $p = 0,002$) e pelo GLM (zona OCNC: estimativa = $-2,831$; $p < 0,001$).

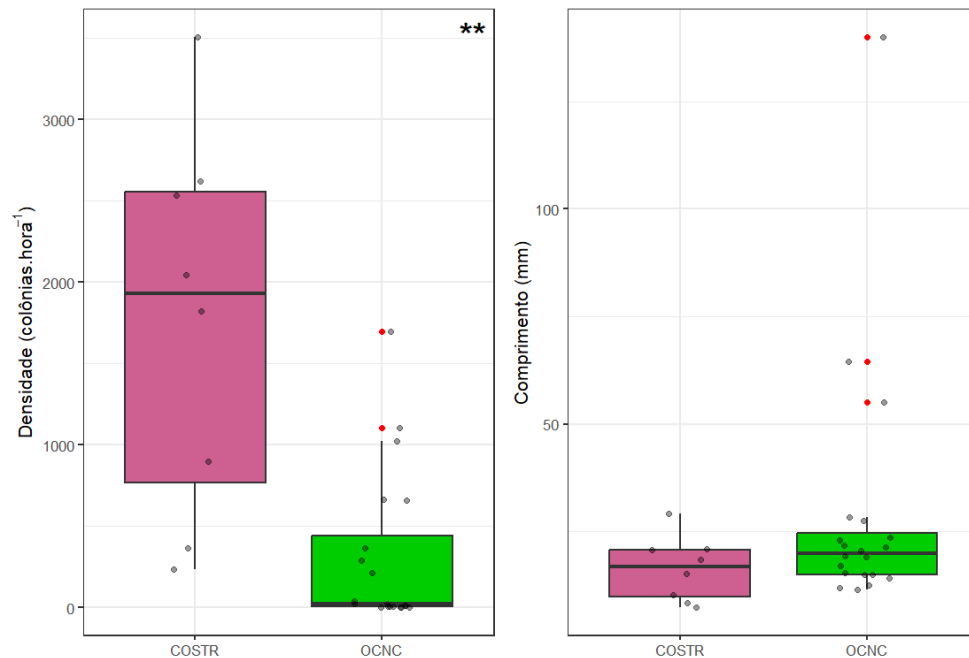


Figura 8: Boxplot de densidade (colônias·hora⁻¹) e comprimento (mm) de *Pyrosoma atlanticum* por zona (COSTR, OCNC). Os pontos sobrepostos representam os valores individuais e os pontos vermelhos indicam outliers
Fonte: A autora (2026).

Para garantir a equivalência entre as campanhas na análise da distribuição vertical, as comparações entre camadas foram realizadas apenas para os estratos com representação amostral suficiente. Embora a estratificação tenha sido definida em quatro camadas, os registros de *Pyrosoma atlanticum* concentraram-se em apenas dois estratos: termoclina e camada abaixo da termoclina, sendo as análises comparativas conduzidas entre esses dois estratos. A frequência de ocorrência (FO) foi de 42,9% para a camada da Termoclina e de 57,1% para a camada Abaixo da Termoclina.

A distribuição vertical de *Pyrosoma atlanticum* foi investigada com base nas profundidades de arrasto (figura 9), que variaram de 50 a 1.113 m ao longo das duas campanhas. A correlação de Spearman indicou relação positiva e significativa entre profundidade e comprimento das colônias ($\rho = 0,538$; $p = 0,003$), sugerindo que colônias maiores tendem a ocorrer em maiores profundidades. A correlação entre profundidade e densidade não foi significativa ($\rho = -0,151$; $p = 0,435$).

Na campanha ABRAÇOS II (50–1.113 m; $n = 23$), o pico de densidade ocorreu em estação rasa (95 m; E9: 3.506,1 colônias·hora⁻¹), seguida por E28 (130 m: 2.620,5 colônias·hora⁻¹), E31 (450 m: 2.533,3 colônias·hora⁻¹) e E5 (117 m: 2.045,2 colônias·hora⁻¹). As estações rasas e intermediárias (50 a 130 m), associadas à camada da termoclina, concentraram as maiores densidades e colônias de menor porte (7,4 a 20,9 mm). À medida que a profundidade aumentou, a densidade tendeu a diminuir e o comprimento médio das colônias aumentou progressivamente. O maior comprimento registrado em toda a campanha foi obtido na estação mais profunda (1.030 m; E54b: 139,9 mm; densidade = 1,7 colônias·hora⁻¹). Outras estações profundas também apresentaram colônias de porte considerável: E39 (800 m: 110,9 mm), E21 (800 m: 29,2 mm) e E59a (1.113 m: 21,8 mm).

Na campanha AMAZOMIX (110–630 m; $n = 7$), a maior densidade foi registrada em 150 m (E1: 215,1 colônias·hora⁻¹), na camada da termoclina, com comprimento médio de 28,3 mm. Nas estações abaixo da termoclina (240 a 630 m), a densidade decresceu acentuadamente, de 19,8 colônias·hora⁻¹ em 240 m (E12) a 1,5 colônias·hora⁻¹ em 520 m (E7), enquanto o comprimento médio aumentou com a profundidade. As maiores colônias foram registradas nas estações mais profundas: E25 (630 m: 64,5 mm) e E7 (520 m: 55,0 mm).

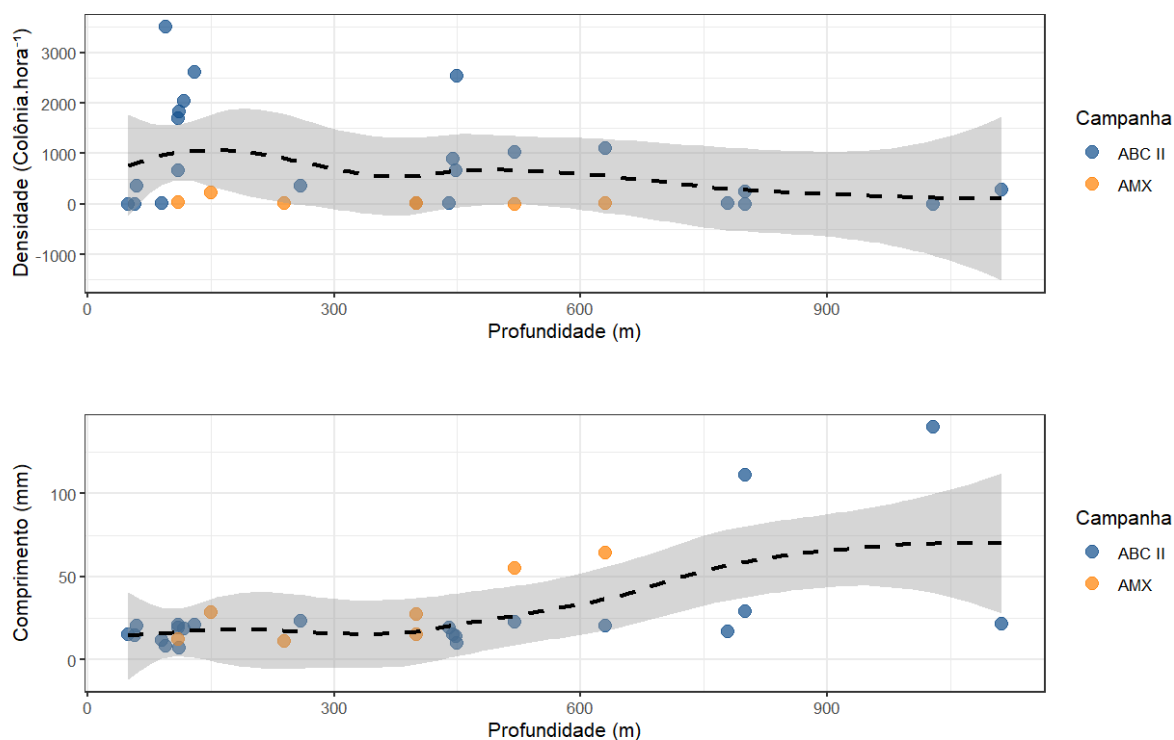


Figura 9: Densidade (colônias·hora⁻¹) e comprimento (mm) de *Pyrosoma atlanticum* em função da profundidade (m) para as campanhas ABRAÇOS II (azul) e AMAZOMIX (laranja), com linha de tendência LOESS. **Fonte:** A autora (2026).

Assim, as estações na camada da termoclina (profundidade média = 135 m) apresentaram densidade média de 639,6 colônias·hora⁻¹ e comprimento médio de 16,0 mm, enquanto as estações abaixo da termoclina (profundidade média = 583 m) exibiram densidade média menor (423,2 colônias·hora⁻¹) e comprimento médio superior (36,4 mm; intervalo: 10,2 a 139,9 mm) (figura 10). A PERMANOVA não detectou diferença significativa entre as camadas ($R^2 = 0,086$; $F = 2,43$; $p = 0,104$), resultado confirmado pelo PERMDISP ($p = 0,644$), possivelmente em função da alta variabilidade intra-camada.

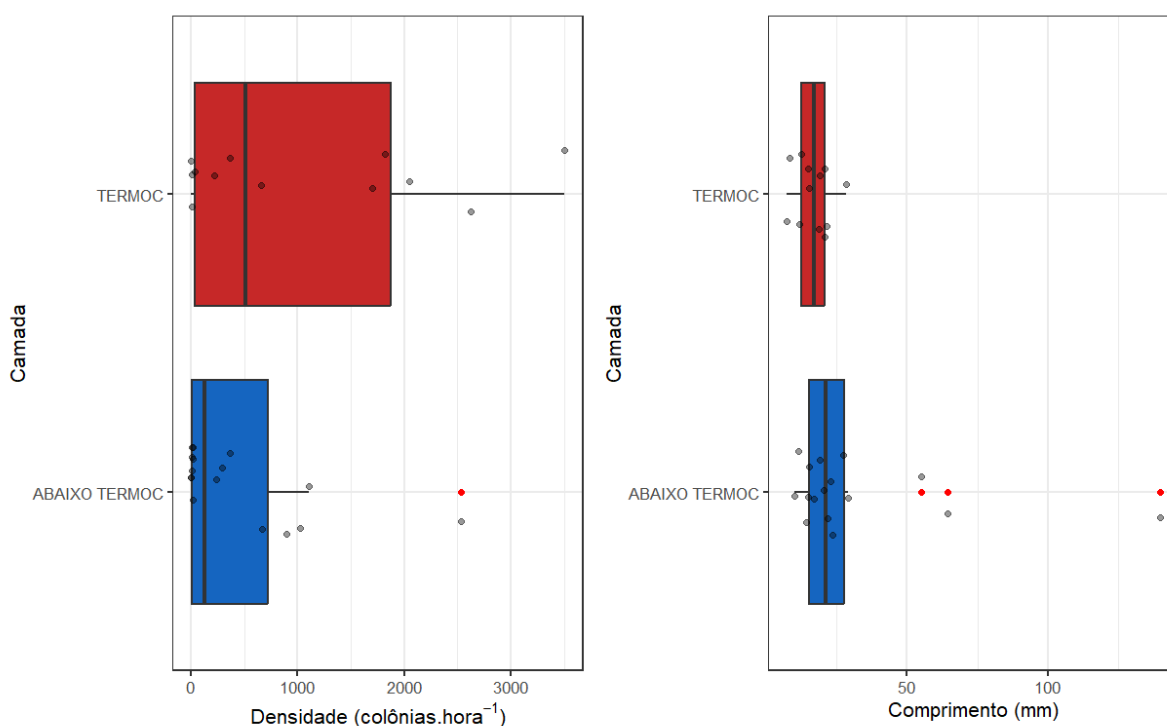


Figura 10: Boxplot geral de densidade (colônias·hora⁻¹) e comprimento (mm) de *Pyrosoma atlanticum* por Camada Vertical para todas as campanhas. Os pontos sobrepostos representam os valores individuais e os pontos vermelhos indicam outliers **Fonte:** A autora (2026).

3.4. DESCRIÇÃO PAISAGEM PARA REGIÃO NORDESTE

A análise de área foi conduzida com os dados da campanha ABRAÇOS II, utilizando exclusivamente as estações amostradas com rede de micronekton (malha de 1 mm). As comparações foram realizadas entre as três áreas com representação amostral suficiente: plataforma continental do Nordeste (PCNE), montes submarinos (MONTES) e ilhas oceânicas (ILHAS). A frequência de ocorrência foi de 38,1% para a área PCNE, 38,1% para MONTES e 23,8% para ILHAS, totalizando 21 estações analisadas (Figura 11).

A análise por área evidenciou diferenças expressivas tanto na densidade quanto no comprimento das colônias. A área da plataforma continental do Nordeste (PCNE; 60–800 m) registrou a maior densidade média do estudo ($1.558,1 \text{ colônias} \cdot \text{hora}^{-1}$), com pico em E9 (95 m: $3.506,1 \text{ colônias} \cdot \text{hora}^{-1}$), seguida por E28 (130 m: $2.620,5 \text{ colônias} \cdot \text{hora}^{-1}$) e E31 (450 m: $2.533,3 \text{ colônias} \cdot \text{hora}^{-1}$). As maiores densidades concentraram-se na camada da termoclina durante o período noturno, enquanto a maior colônia da área foi registrada em E39 (800 m: 110,9 mm; densidade = $1,3 \text{ colônias} \cdot \text{hora}^{-1}$), abaixo da termoclina, ilustrando o padrão inverso entre abundância e tamanho ao longo do gradiente batimétrico.

Na área dos montes submarinos (MONTES; 110–1.113 m), a densidade média foi de $725,3 \text{ colônias} \cdot \text{hora}^{-1}$, com pico em E59b (110 m: $1.698,5 \text{ colônias} \cdot \text{hora}^{-1}$), na termoclina durante a noite, e os maiores comprimentos registrados em todo o estudo: E54b (1.030 m: 139,9 mm; densidade = $1,7 \text{ colônias} \cdot \text{hora}^{-1}$), E56b (260 m: 23,6 mm) e E58b (520 m: 22,9 mm). A área dos montes apresentou a maior amplitude de comprimento (14,2–139,9 mm), possivelmente associada à grande variação batimétrica amostrada.

Na área das ilhas oceânicas (ILHAS; 50–780 m), as densidades variaram entre 1,8 e $20,0 \text{ colônias} \cdot \text{hora}^{-1}$, com densidade média de $7,7 \text{ colônias} \cdot \text{hora}^{-1}$, a menor entre as três áreas. Os comprimentos oscilaram entre 11,8 e 19,2 mm, com comprimento médio de 15,7 mm. Os registros ocorreram tanto na camada da termoclina (E42b: 50 m; E49b: 90 m; E50c: 58 m) quanto abaixo dela (E40a: 440 m; E42a: 780 m), com predominância de coletas diurnas em relação às noturnas. A PERMANOVA detectou diferença significativa entre as áreas ($R^2 = 0,452$; $F = 7,413$; $p = 0,001$), resultado corroborado pela homogeneidade de dispersão entre os grupos (PERMDISP: $F = 0,394$; $p = 0,831$).

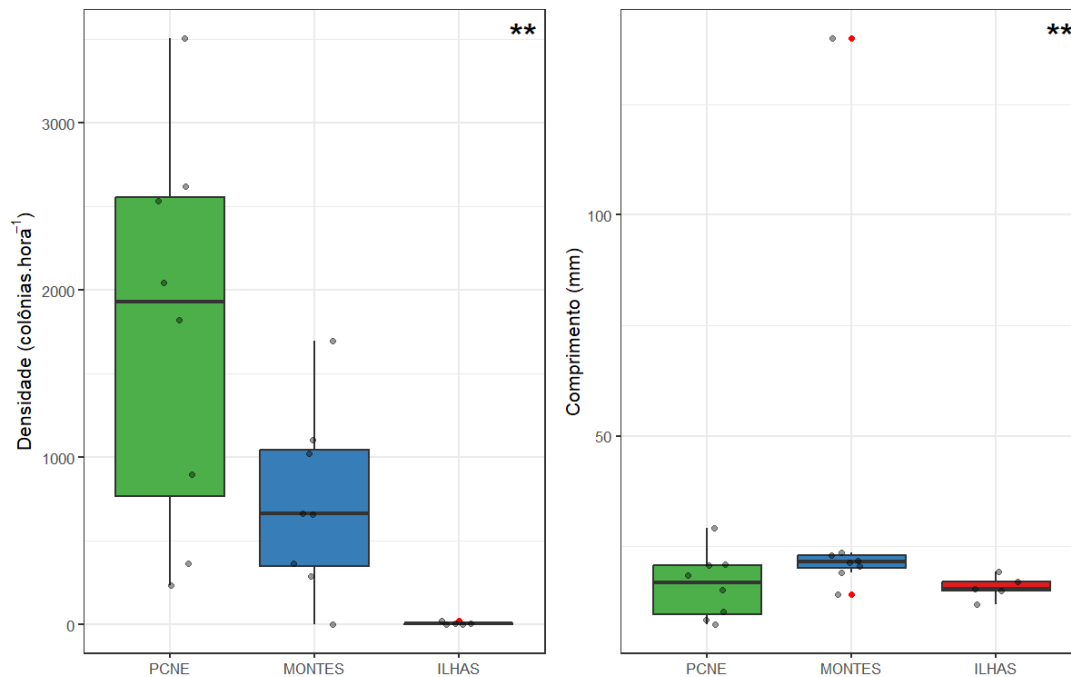


Figura 11:Boxplot geral de densidade (colônias·hora⁻¹) e comprimento (mm) de *Pyrosoma atlanticum* por área (PCNE, MONTES e ILHAS) para todas as campanhas. Os pontos sobrepostos representam os valores individuais e os pontos vermelhos indicam outliers. **Fonte:** A autora (2026).

3.5 ANÁLISE DA DESCRIÇÃO TEMPORAL

A variação nictemeral foi analisada considerando o conjunto das campanhas ABRAÇOS II e AMAZOMIX (n = 29). Do total de arrastos, 58,6% foram realizados durante o dia e 41,4% durante a noite. No período noturno, as densidades variaram entre 1,3 e 3.506,1 colônias·hora⁻¹, com densidade média de 991,6 colônias·hora⁻¹, valor superior ao registrado durante o dia, cujas densidades oscilaram entre 1,5 e 2.533,3 colônias·hora⁻¹, com densidade média de 486,5 colônias·hora⁻¹. Em relação ao comprimento, as colônias diurnas apresentaram comprimentos entre 7,4 e 139,9 mm, com comprimento médio de 29,9 mm, superior ao das colônias noturnas, que oscilaram entre 8,3 e 110,9 mm, com comprimento médio de 25,7 mm, sugerindo um padrão de segregação nictemeral entre abundância e tamanho colonial (Figura 12).

A análise permutacional (PERMANOVA) não detectou efeito significativo do período nictemeral sobre a densidade (pseudo-F = 1,5503; p = 0,2212) nem sobre o comprimento das colônias (pseudo-F = 0,14417; p = 0,7068), resultado corroborado pela homogeneidade de dispersão entre os grupos (PERMDISP: p > 0,05 para ambas as variáveis). A ausência de significância reflete a elevada variabilidade intragrupo, esperada em dados de CPUE de

zooplâncton gelatinoso com distribuição assimétrica, e não implica ausência de padrão biológico. O efeito nictemeral emerge como significativo no modelo GLM Gamma (densidade: estimativa = +1,282; $p = 0,010$; comprimento: estimativa = $-0,604$; $p = 0,011$), que apresenta maior poder analítico ao modelar explicitamente a estrutura de variância e controlar os demais preditores do modelo. Os dois métodos são complementares: a PERMANOVA avalia diferenças na estrutura multivariada de dispersão, enquanto o GLM estima o efeito líquido do período após remoção dos efeitos de zona, camada e variáveis ambientais.

O padrão geral, maior densidade noturna em camadas rasas e colônias maiores durante o dia em maiores profundidades, é consistente com o fenômeno de migração vertical diária (MVD) seletiva por tamanho, no qual colônias menores ascendem preferencialmente às camadas superiores à noite, enquanto colônias maiores permanecem em profundidades maiores durante o dia. Esse padrão torna-se mais evidente quando as campanhas são analisadas individualmente, sugerindo que a expressão da MVD é modulada pelas condições oceanográficas locais de cada região amostrada.

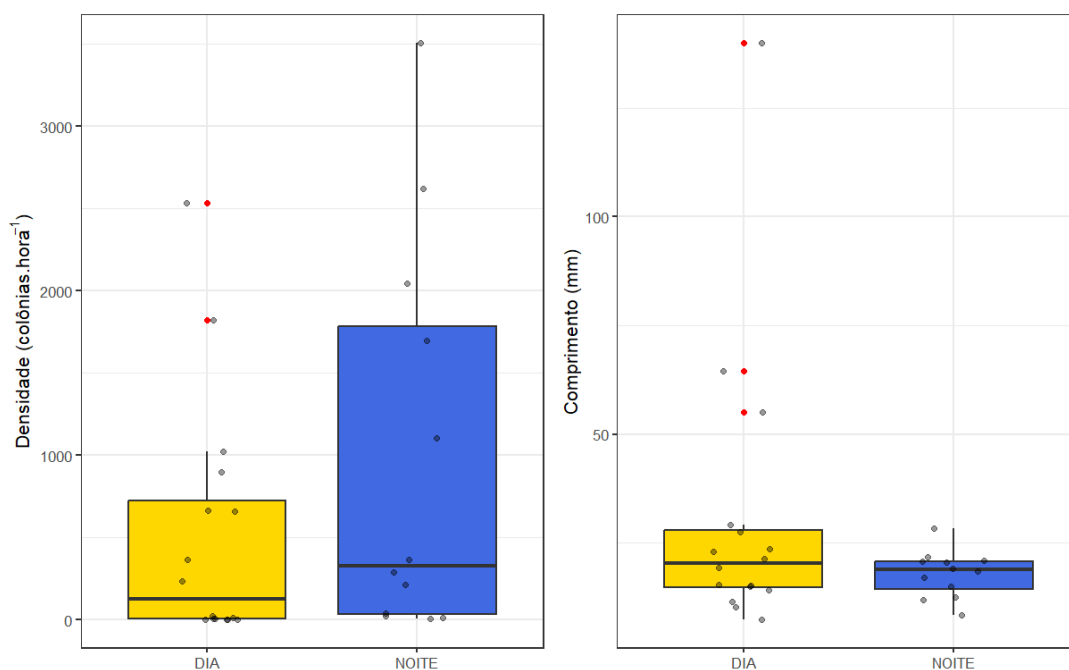


Figura 12: Boxplot geral de densidade (colônias.hora⁻¹) e comprimento (mm) de *Pyrosoma atlanticum* por período (DIA vs. NOITE) para todas as campanhas. Os pontos sobrepostos representam os valores individuais e os pontos vermelhos indicam outliers **Fonte:** A autora (2026).

3.6 RELAÇÃO ENTRE VARIÁVEIS AMBIENTAIS E A DISTRIBUIÇÃO DAS COLÔNIAS

O modelo RDA com as variáveis ambientais temperatura, salinidade, oxigênio dissolvido, fluorescência, turbidez e profundidade se apresentou significativo ($F = 4,08$; $p = 0,001$), explicando 55,1% da variação total na estrutura da assembleia de *Pyrosoma atlanticum* em relação ao ambiente (figura 13). O primeiro eixo canônico (RDA1) explicou 41,3% da variação total ($F = 18,39$; $p = 0,003$), refletindo o gradiente batimétrico, onde temperatura, salinidade, oxigênio dissolvido e profundidade variam de forma correlacionada (tabela 4). O segundo eixo (RDA2) explicou 13,7% adicionais ($F = 7,64$; $p = 0,007$) que, por sua vez, associado principalmente à fluorescência e turbidez, que refletem gradientes de produtividade e material particulado em suspensão. Os eixos residuais (PC1: 32,8%; PC2: 12,1%) indicam variação não estruturada pelos preditores incluídos no modelo.

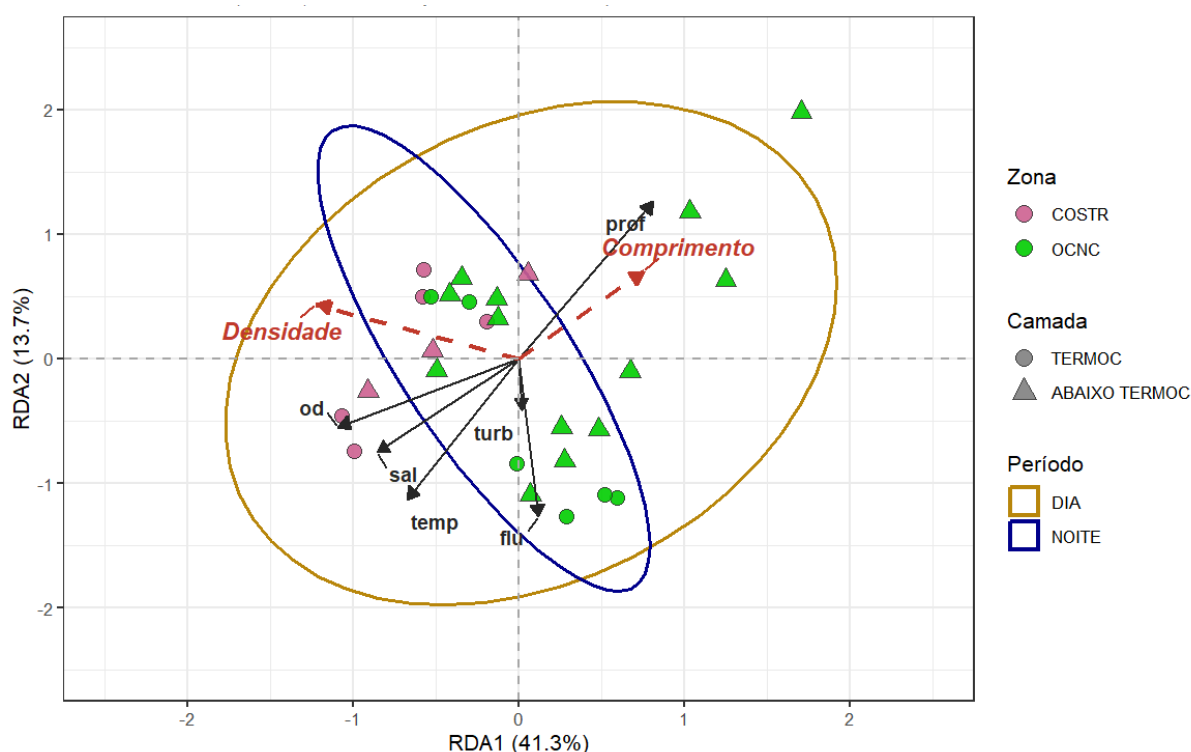


Figura 13: Diagrama de ordenação RDA de *Pyrosoma atlanticum* vs. variáveis ambientais, variáveis ambientais por zona (COSTR e OCNC) período (círculo = TERMOC; triângulo = ABAIXO TERMOC). **Fonte:** A autora (2026).

Eixo	Autovalor	% explicada	% acumulada	F	p-valor	Sig.?
RDA1	0,827	41,3%	41,3%	18,39	0,003	Sim **
RDA2	0,275	13,7%	55,1%	7,64	0,007	Sim **
PC1 (res.)	0,657	32,8%	87,9%	—	—	—

PC2 (res.)	0,242	12,1%	100,0%	—	—	—
Modelo global	—	55,1%	—	4,08	0,001	Sim **

Tabela 4: Variância explicada por eixo na Análise de Redundância (RDA). RDA = Análise de Redundância; PC (res.) = eixos residuais. Preditores: temperatura, salinidade, OD, fluorescência, turbidez e profundidade (z-score). Resposta: densidade e comprimento [$\log_{10}(x+1)$, z-score]. n = 27 amostras. ** p < 0,01; *** p < 0,001. **Fonte:** A autora (2026).

Na análise dos efeitos marginais por variável (Tabela 5), apenas profundidade (F = 5,73; p = 0,008) e oxigênio dissolvido (F = 4,82; p = 0,016) apresentaram efeitos individualmente significativos, sendo a profundidade o preditor de maior contribuição marginal. A turbidez apresentou tendência marginalmente não significativa (F = 2,82; p = 0,082).

Variável ambiental	df	Variância	F	p-valor	Sig.?
Profundidade	1	0,258	5,73	0,008	Sim **
Oxigênio dissolvido	1	0,217	4,82	0,016	Sim *
Turbidez	1	0,127	2,82	0,082	Não (tend.)
Salinidade	1	0,092	2,04	0,128	Não
Temperatura	1	0,089	1,98	0,140	Não
Fluorescência	1	0,086	1,92	0,167	Não
Resíduo	20	0,899	—	—	—

Tabela 5: Efeito marginal por variável ambiental na RDA. Efeitos marginais testados por permutação (999 permutações), controlando os demais preditores. Ordenado pela variância explicada. ** p < 0,01; * p < 0,05; tend. = tendência marginal (p < 0,10). **Fonte:** A autora (2026).

A ausência de significância para temperatura e salinidade é esperada pela elevada colinearidade dessas variáveis com a profundidade ao longo do gradiente batimétrico amostrado. Os diagramas de ordenação revelam segregação das estações por zona e camada, com estações rasas associadas à termoclina e ao período noturno agrupadas em uma extremidade do gradiente do RDA1 e estações profundas, abaixo da termoclina e predominantemente diurnas, na extremidade oposta, associadas a maior profundidade e colônias de maior comprimento médio.

O GLM Gamma (link = log) foi ajustado separadamente para densidade (colônias·hora⁻¹) e comprimento (mm), incluindo como preditores os fatores categóricos (zona, camada, período) e as variáveis físico-químicas contínuas (temperatura, salinidade, oxigênio dissolvido, fluorescência, turbidez e profundidade). O ajuste foi elevado para ambas as variáveis resposta,

onde, Pseudo-R² = 0,755 (AIC = 353,4) para densidade e Pseudo-R² = 0,716 (AIC = 206,9) para comprimento (n = 27 amostras completas).

Para a densidade (Tabela 6), os preditores significativos revelam forte estruturação espacial e ambiental da abundância. A zona OCNC apresentou efeito negativo significativo (estimativa = -2,831; p < 0,001), indicando densidade é menor na região oceânica em relação à costeira. O período noturno foi associado a maior densidade (estimativa = +1,282; p = 0,010), sugerindo comportamento de migração vertical diurna (MVD), com densidade aproximadamente 3,6 vezes maior à noite [$\exp(1,282) \approx 3,60$]. A fluorescência exerceu efeito negativo expressivo (estimativa = -11,773; p < 0,001), assim como a turbidez (estimativa = -0,743; p < 0,001) e a profundidade (estimativa = -0,007; p < 0,001).

Preditor	Estimativa	EP	t	p-valor	Sig.?
Zona: OCNC	-2,831	0,693	-4,08	< 0,001 ***	Sim
Camada: Abaixo termoclina	-2,287	1,273	-1,80	0,090 ns	Tend.
Período: Noite	+1,282	0,440	+2,91	0,010 **	Sim
Fluorescência	-11,773	2,275	-5,18	< 0,001 ***	Sim
Turbidez	-0,743	0,095	-7,79	< 0,001 ***	Sim
Profundidade	-0,007	0,001	-5,06	< 0,001 ***	Sim
Temperatura	-0,053	0,156	-0,34	0,739 ns	Não
Salinidade	-1,223	1,170	-1,05	0,310 ns	Não
OD	+0,298	0,726	+0,41	0,687 ns	Não

Tabela 6: Coeficientes do Modelo Linear Generalizado (GLM Gamma, link = log) para a densidade de colônias de *Pyrosoma atlanticum*. (colônias·hora⁻¹). EP = erro padrão; t = estatística t; ns = não significativo; tend. = tendência marginalmente não significativa (p < 0,10). Pseudo-R² = 0,755. OD = oxigênio dissolvido. * p < 0,05; ** p < 0,01; *** p < 0,001. **Fonte:** A autora (2026).

Para o comprimento (Tabela 7), os preditores significativos indicam que o tamanho das colônias é moldado por gradientes distintos dos observados para a abundância. O período noturno foi associado a menor comprimento (estimativa = -0,604; p = 0,011), indicando que as colônias capturadas à noite são em média menores do que as capturadas durante o dia [fator $\approx \exp(-0,604) \approx 0,55$]. A profundidade foi preditor positivo significativo (estimativa = +0,002; p = 0,003), confirmando que colônias maiores tendem a ocorrer em maiores profundidades.

Preditor	Estimativa	EP	t	p-valor	Sig.?
----------	------------	----	---	---------	-------

Período: Noite	-0,604	0,213	-2,84	0,011 *	Sim
Profundidade	+0,002	0,001	+3,41	0,003 **	Sim
Turbidez	+0,094	0,046	+2,03	0,058 ns	Tend.
Zona: OCNC	+0,472	0,335	+1,41	0,178 ns	Não
Camada: Ab. termoc.	-0,728	0,616	-1,18	0,253 ns	Não
Temperatura	-0,084	0,075	-1,11	0,282 ns	Não
Salinidade	+0,835	0,566	+1,48	0,158 ns	Não
OD	-0,135	0,351	-0,38	0,705 ns	Não
Fluorescência	+0,398	1,101	+0,36	0,722 ns	Não

Tabela 7: Coeficientes do Modelo Linear Generalizado (GLM Gamma, link = log) para o comprimento de colônias de *Pyrosoma atlanticum* (mm). EP = erro padrão; t = estatística t; ns = não significativo; tend. = tendência marginalmente não significativa ($p < 0,10$). Pseudo- $R^2 = 0,755$. OD = oxigênio dissolvido. * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$. **Fonte:** A autora (2026).

De maneira geral, os dois modelos evidenciam dinâmicas independentes entre densidade e comprimento (figura 14), onde os principais preditores de alta densidade (período noturno, zona COSTR) tendem a estar associados a colônias menores, à medida que os preditores de maior comprimento (maior profundidade e período diurno) correspondem a situações de menor densidade. Essa separação sugere que a população de *Pyrosoma atlanticum* na área de estudo é estruturada por processos ecológicos distintos que atuam simultaneamente sobre a abundância e o crescimento das colônias.

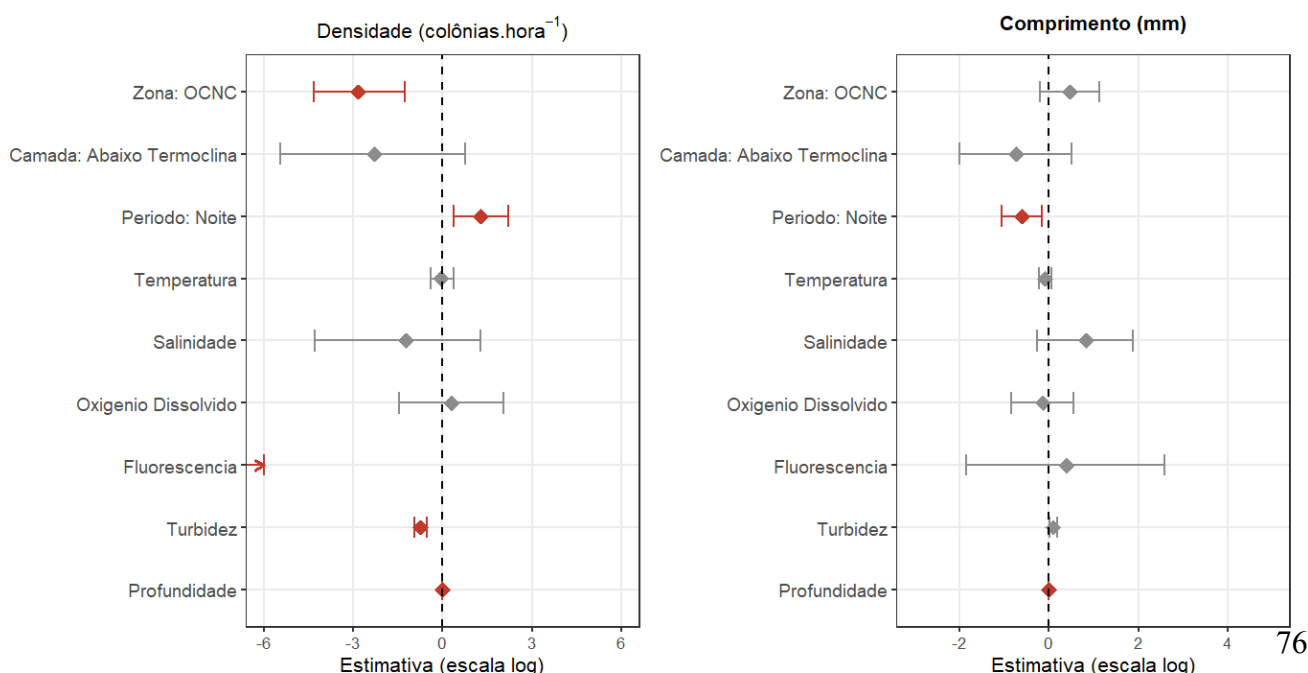


Figura 14: Coeficientes estimados dos Modelos Lineares Generalizados (GLM Gamma, link = log) para densidade de colônias (colônias·hora⁻¹; painel esquerdo) e comprimento médio das colônias (mm; painel direito) de *Pyrosoma atlanticum*. Os pontos representam as estimativas dos coeficientes e as barras horizontais os intervalos de confiança (95%). Preditores em vermelho indicam efeito estatisticamente significativo ($p < 0,05$); em cinza, efeito não significativo. A linha tracejada vertical representa o valor zero (ausência de efeito). Preditores categóricos têm como referência: zona costeira (COSTR), camada da termoclina (TERMOC) e período diurno (DIA). **Fonte:** A autora (2026).

4 DISCUSSÃO

Os resultados obtidos nas três campanhas oceanográficas evidenciaram diferenças marcantes na estrutura populacional de *Pyrosoma* ao longo do Atlântico Tropical Oeste. A campanha ABRAÇOS II destacou-se pela maior abundância, maior frequência de ocorrência e maior amplitude de variação morfométrica das colônias. Por outro lado, embora a campanha ABRAÇOS I tenha sido a única a registrar as duas espécies do gênero, as densidades observadas foram baixas e as colônias apresentaram menor porte. A campanha AMAZOMIX ocupou uma posição intermediária em termos de densidade, mas apresentou os maiores comprimentos médios de colônia.

Esses padrões evidenciam que tanto a variabilidade temporal entre campanhas quanto o contexto oceanográfico regional são determinantes para a distribuição e estrutura do gênero. A variabilidade ambiental observada em ABRAÇOS II, com os maiores valores médios de fluorescência e temperatura e arrastos abrangendo de 50 a 1.113 m, pode ter favorecido a retenção e detecção de colônias em múltiplos estágios de desenvolvimento. Schram *et al.* (2020), ao investigarem a distribuição de *P. atlanticum* na Corrente da Califórnia, identificaram a temperatura superficial e a salinidade como preditores significativos da densidade da espécie, reforçando que variações nas condições oceanográficas são capazes de modular expressivamente a abundância local.

Semelhante a esse estudo, Pastor-Prieto *et al.* (2022) documentaram no Mediterrâneo Noroeste que a abundância de *P. atlanticum* variou expressivamente entre dois anos consecutivos, com colônias pequenas excepcionalmente abundantes em um dos períodos, padrão que os autores associaram ao desenvolvimento antecipado de condições primaveris e ao subsequente bloom fitoplanctônico. As diferenças entre as campanhas ABRAÇOS I e II, realizadas na mesma região em períodos distintos, são coerentes com essa variabilidade interanual observada em outras regiões, podendo refletir flutuações na posição e intensidade das correntes, na estratificação termohalina e na disponibilidade de alimento (Henschke *et al.*, 2019; Luo *et al.*, 2022).

Além disso, é fundamental considerar o papel restritivo do tipo de rede amostral na comparação entre as campanhas. As campanhas ABRAÇOS I e ABRAÇOS II utilizaram redes com especificações distintas, o que impõe limitações diretas à comparação das densidades absolutas. A rede de micronekton, com malha de 1 mm, retém colônias de tamanhos menores, incluindo indivíduos jovens que atravessam livremente a malha de 10 mm da rede mesopelágica.

Como consequência, densidades obtidas com redes de malha de abertura maior tendem a subestimar a abundância real do gênero, especialmente em populações compostas predominantemente por colônias menores, como as observadas na ABRAÇOS I.

Essa tendência é particularmente relevante para organismos gelatinosos de dimensões variáveis como *Pyrosoma*, cujas colônias em estágios iniciais de desenvolvimento podem ser perdidas durante a amostragem (Bone; Carré; Chang, 2003). Luo *et al.* (2022), em revisão global sobre o papel ecológico dos tunicados pelágicos, destacaram que a quantificação precisa da abundância de indivíduos da família Pyrosomatidae permanece limitada pela escassez de amostragens direcionadas e pela inadequação frequente das redes utilizadas. Lilly *et al.* (2023), ao sintetizar dados de múltiplos cruzeiros no Pacífico Nordeste subártico, observaram que redes de zooplâncton com malha de abertura menor e arrastos rasos tendem a subestimar a presença do gênero, dada a combinação de grande porte colonial, baixa densidade populacional e hábitos predominantemente mesopelágicos.

Registros mais expressivos provêm consistentemente de arrastos profundos com redes de maior abertura de boca (malha de 10 mm no coletor; boca de 100 m²), padrão documentado tanto no Atlântico (Stenvers *et al.*, 2021; Eduardo *et al.*, 2020) quanto no Pacífico (Schram *et al.*, 2020; Lyle *et al.*, 2022). Portanto, embora ABRAÇOS I forneça informações relevantes sobre a ocorrência e composição específica do gênero na região Nordeste, incluindo o registro exclusivo de *P. aherniosum*, suas estimativas de densidade não são diretamente comparáveis às de ABRAÇOS II e AMAZOMIX, razão pela qual as análises estatísticas comparativas foram restritas a essas duas últimas campanhas

A campanha AMAZOMIX, realizada na região Norte sob influência das condições da Plataforma Continental Amazônica (PCA), apresentou densidades intermediárias e o maior comprimento médio entre as campanhas, sugerindo uma estrutura populacional diferente em relação ao Nordeste. A região Norte caracteriza-se por um regime oceanográfico distinto, fortemente modulado pela descarga do Rio Amazonas e pela dinâmica da Corrente Norte do Brasil (CNB), que geram um ambiente de alta variabilidade física e química na coluna d'água (Marengo; Nobre, 2009; Nittrouer *et al.*, 2021). Notavelmente, todas as ocorrências de *Pyrosoma* nessa campanha foram registradas exclusivamente na zona oceânica não associada à pluma (NARP).

Esse padrão é ecologicamente relevante, visto que as condições características da pluma amazônica, como a baixa salinidade, alta turbidez e predominância de partículas terrígenas, podem criar um ambiente desfavorável para organismos filtradores como *Pyrosoma*, cuja

eficiência de filtração é sensível à qualidade e ao tamanho das partículas ingeridas (Bone; Carré; Chang, 2003; Deibel; Lowen, 2012). O estudo de Conley *et al.* (2018) evidenciou que os pirossomos ingerem partículas de um amplo espectro de tamanho (entre $<1\ \mu\text{m}$ a $10\mu\text{m}$), mas quando partículas muito grandes ou inadequadas entram no sistema filtrador, ocorre a interrupção do batimento ciliar das fendas branquiais reduzindo ou impedindo sua ingestão. (2018). Tosetto *et al.* (2022), ao investigarem a diversidade animal ao longo do Atlântico Tropical Ocidental, demonstraram que a pluma do Rio Amazonas atua como uma barreira biogeográfica efetiva, estruturando espacialmente a diversidade de espécies entre as ecorregiões do Caribe e do Nordeste do Brasil.

Os resultados do presente estudo são coerentes com os achados descritos acima e sugerem que a pluma funciona como barreira ecológica para *Pyrosoma*, restringindo sua ocorrência às porções oceânicas onde as condições são mais estáveis. A ocorrência exclusiva de *Pyrosoma atlanticum* na zona oceânica não associada à pluma (NARP) durante a campanha AMAZOMIX sugere que a descarga do Rio Amazonas impõe um forte filtro biogeográfico horizontal. No entanto, o registro de colônias com comprimentos médios marcadamente superiores aos do Nordeste indica que, na periferia desse sistema dinâmico, os indivíduos sobreviventes encontram um ambiente de estabilidade trófica ideal. Isso ocorre porque a campanha foi realizada entre agosto e outubro, período de vazão mínima do rio Amazonas, no qual a retroflexão da Corrente Norte do Brasil (CNB) desvia o fluxo principal da pluma para leste. Esse cenário oceanográfico reduz a turbidez nas zonas de talude e quebra de plataforma, permitindo que as colônias de grande porte realizem sua migração vertical sem a interferência mecânica de sedimentos terrígenos em suspensão nas camadas superficiais.

Em períodos de descarga fluvial máxima, tipicamente entre março e junho (Pereira et al., 2009), a pluma se expande expressivamente, aumentando a turbidez e reduzindo a salinidade superficial (Moller; Novo; Kampel, 2010; De Jesus Amore, 2017). Nessas condições, é provável que a distribuição de *Pyrosoma* na região Norte seja deslocada a áreas mais oceânicas, com as fronteiras hidrológicas da pluma funcionando como limites efetivos à ocupação da plataforma. A campanha AMAZOMIX foi realizada entre agosto e outubro de 2021 durante um período de menor descarga da pluma, favorecendo a presença da espécie na quebra de plataforma e áreas adjacentes. A comparação entre as regiões Norte e Nordeste evidencia diferenças marcantes na ecologia de *Pyrosoma*. No Nordeste, a distribuição foi mais ampla e contínua, abrangendo desde a plataforma continental até ambientes oceânicos profundos, com as maiores densidades associadas às estações rasas da plataforma, à termoclina e ao período noturno. A heterogeneidade

topográfica dessa região, que por sua vez, inclui plataforma continental, ilhas oceânicas e montes submarinos, somada à influência de processos de ressurgência costeira que ampliam localmente a produção primária (Morais et al., 2020; Figueiredo et al., 2025), parece favorecer a concentração de colônias em diversas zonas de produtividade, como demonstrado pelas diferenças significativas entre as áreas PCNE, MONTES e ILHAS.

Stenvers et al. (2021), em Cabo Verde (Atlântico NE), observaram que a abundância de *P. atlanticum* é provavelmente impulsionada pela produtividade local induzida pelas ilhas, um padrão semelhante ao observado para os montes submarinos e ilhas oceânicas do Nordeste brasileiro. Já para a região Norte, a distribuição foi geograficamente mais restrita, limitada à área oceânica afastada da influência fluvial, com densidades menores, porém colônias de comprimento médio superior. Essa diferença estrutural pode refletir tanto as condições oceanográficas contrastantes entre as regiões quanto estratégias populacionais distintas: no Nordeste, a disponibilidade de habitats produtivos ao longo de um gradiente costeiro-oceânico diversificado sustenta populações de maior densidade com renovação de colônias jovens; no Norte, a exclusão das áreas sob influência da pluma restringe a população a ambientes oceânicos mais estáveis, onde colônias de maior porte dominam a assembleia.

A diferença observada é coerente com os modelos GLM, que identificaram a zona costeira (COSTR) como o principal preditor positivo de densidade e a profundidade como o principal preditor positivo de comprimento, na região Nordeste. Além disso, o registro exclusivo de *P. aherniosum* na região Nordeste reforça o caráter diferenciado dessa região em termos de diversidade específica, ampliando o conhecimento sobre a distribuição deste táxon no Atlântico Tropical Ocidental, onde *P. aherniosum* ainda é pouco documentada (Esnaol, 1999).

Ademais, a análise da distribuição horizontal revelou diferença significativa na densidade entre zonas, esse resultado é particularmente relevante, pois *Pyrosoma* é muitas vezes associado a ambientes oceânicos e mesopelágicos (Henschke et al., 2019; Lilly et al., 2023). A maior densidade costeira pode estar relacionada às condições da Plataforma Continental do Nordeste, região sob influência de processos de ressurgência e de estruturas topográficas que aumentam localmente a disponibilidade de partículas em suspensão e a produção primária (Morais et al., 2020; Figueiredo et al., 2025).

Trabalhos recentes demonstram a plasticidade ecológica do gênero em relação ao gradiente costeiro-oceânico: Schram et al. (2020) observaram na Corrente da Califórnia que *P. atlanticum* explora ambientes de maior produtividade, e Henschke et al. (2019), no Mar da Tasmânia, registraram abundância das ordens de magnitude superior em vórtices de núcleo frio

com elevadas concentrações de clorofila-a. Os montes submarinos (MONTES) também foram identificados como *hotspots* de abundância no presente estudo, padrão semelhante ao descrito por Stenvers et al. (2021) para Cabo Verde, onde a produtividade local motivada pelas ilhas impulsionou a abundância de *P. atlanticum*.

De maneira geral, não houve diferença significativa no comprimento das colônias na distribuição horizontal, sugerindo que a estrutura de tamanho é modulada primariamente por gradientes verticais, padrão também descrito por Pastor-Prieto et al. (2022), que observaram no Mediterrâneo que colônias grandes concentraram-se ao longo do talude e da frente de densidade, enquanto colônias menores estendem sua distribuição sobre a plataforma.

A distribuição vertical evidenciou um padrão consistente de estratificação na coluna d'água por tamanho, com correlação positiva e significativa entre profundidade e comprimento das colônias. Colônias de menor porte concentraram-se nas camadas rasas e intermediárias, associadas à termoclina, enquanto colônias maiores foram mais registradas nas camadas abaixo da termoclina. Embora a PERMANOVA não tenha detectado diferença sinificativa entre os estratos, possivelmente em função da alta variabilidade entre as camadas, o gradiente observado é biologicamente coerente e amplamente documentado na literatura.

Andersen e Sardou (1994), em estudo no Mediterrâneo, descreveram que a amplitude de migração vertical de *P. atlanticum* varia de 90 m para colônias de 3 mm a 760 m para colônias de 51 mm, com amplitude média de 410 m para a população total, demonstrando que o tamanho colonial é diretamente determinante da distribuição vertical. Lyle *et al.* (2022), na Corrente da Califórnia, confirmaram esse padrão por meio de perfis de câmara *in situ* e arrastos estratificados (MOCNESS), observando que os pirossomas não se distribuem de maneira uniforme na coluna d'água, concentrando-se na base da camada de mistura, com colônias maiores consistentemente em maiores profundidades e menor densidade. Pastor-Prieto *et al.* (2022) documentaram resultado semelhante no Mediterrâneo, onde colônias pequenas não apresentaram migração vertical, permanecendo nos primeiros 40 m, enquanto colônias médias e grandes migraram progressivamente para camadas mais profundas durante o dia.

Na campanha ABRAÇOS II, esse contraste é igualmente evidente, onde a estação rasa de 95 m registrou a maior densidade do estudo (3.506,1 colônias·hora⁻¹) com colônias pequenas, enquanto a estação mais profunda (1.030 m) registrou a maior colônia (139,9 mm), valores superiores aos reportados por Andersen e Sardou (1994) para o Mediterrâneo (profundidade máxima de 965 m; colônias de até 51 mm), sugerindo que o presente estudo registrou as maiores profundidades e os maiores tamanhos coloniais para a espécie no conjunto de trabalhos

comparados, com baixa densidade ($1,7 \text{ colônias} \cdot \text{hora}^{-1}$), reforçando a ideia de que a termoclina funciona como barreira estruturante vertical e, em conjunto com a pluma do Rio Amazonas, horizontal da distribuição do gênero.

A análise de redundância (RDA) corrobora a importância dos gradientes verticais na estruturação das assembleias, com o modelo global explicando 55,1% da variação total. O primeiro eixo canônico (RDA1), responsável por 41,3% da variação, refletiu o gradiente de profundidade dominante ao longo do qual temperatura, salinidade, oxigênio dissolvido e profundidade variaram. Na análise dos efeitos marginais, profundidade e oxigênio dissolvido, foram os únicos preditores individualmente significativos. Stenvers *et al.* (2021), ao analisarem a distribuição de *P. atlanticum* no Atlântico Nordeste, identificaram igualmente a profundidade e as características da massa d'água como fatores estruturantes primários, com a distribuição diurna das colônias coincidindo com o núcleo da zona de mínimo de oxigênio entre 300 e 400 m.

A ausência de significância marginal para temperatura e salinidade no presente estudo é esperada pela elevada colinearidade dessas variáveis com a profundidade ao longo do gradiente amostrado. O efeito negativo da fluorescência sobre a densidade na análise do GLM pode ser interpretado em função da distribuição espacial da clorofila-a, onde, as maiores concentrações foram registradas nas estações costeiras rasas, onde fatores como turbidez elevada podem exercer efeitos limitantes. Esse padrão pode também refletir uma preferência por ambientes de produtividade moderada, visto que Henschke *et al.* (2019) e Lilly *et al.* (2023) registraram maior abundância de *P. atlanticum* em regiões afastadas de áreas de ressurgência intensa.

O padrão de migração vertical diária (MVD) não foi confirmado pela PERMANOVA na comparação global entre períodos. Contudo, o teste GLM Gamma identificou efeitos temporais significativos, onde, o período noturno foi associado a densidade aproximadamente 3,6 vezes maior e a comprimento médio cerca de 45% menor em relação ao diurno. Esses resultados são consistentes com o fenômeno de MVD seletiva por tamanho, onde colônias menores ascendem preferencialmente às camadas superiores durante a noite, enquanto colônias maiores permanecem em profundidades maiores.

Andersen e Sardou (1994) foram os primeiros a documentar essa seletividade em *P. atlanticum*, demonstrando que a profundidade diurna e a amplitude da migração correlacionam-se diretamente com o tamanho colonial, e que colônias maiores atingem as camadas superiores mais tardiamente após o pôr do sol. Henschke *et al.* (2019) demonstraram que colônias grandes no Mar da Tasmânia realizam migrações verticais expressivas, contribuindo ativamente para o transporte de carbono (Stenvers *et al.*, 2021). Lyle *et al.* (2022) descreveram

padrão semelhante na Corrente da Califórnia, com colônias menores dominando capturas noturnas nas camadas rasas. Pastor-Prieto *et al.* (2022) observaram no Mediterrâneo que, à noite, colônias de todos os tamanhos permaneciam próximas à superfície onde os níveis de clorofila-a eram elevados, enquanto durante o dia migravam para camadas mais profundas de acordo com o tamanho. No presente estudo, a MVD seletiva por tamanho é evidente nas campanhas ABRAÇOS II e AMAZOMIX, enquanto a ABRAÇOS I apresentou padrão distinto, provavelmente em função das limitações amostrais já discutidas.

A separação funcional observada entre os modelos de densidade e comprimento constitui um dos achados centrais deste estudo. Os principais preditores de alta densidade, período noturno e zona costeira, estão sistematicamente associados a colônias menores, enquanto os preditores de maior comprimento, maior profundidade e período diurno, correspondem a situações de menor densidade. Essa dinâmica pode indicar que a população de *Pyrosoma* na área de estudo é estruturada por processos ecológicos independentes que atuam sobre a abundância e o crescimento das colônias, refletindo estágios ontogenéticos e comportamentais diferenciados. Andersen e Sardou (1994) e Lyle *et al.* (2022), em regiões oceânicas distintas, documentaram segregações verticais semelhantes.

Em conjunto, os resultados indicam que a estrutura populacional de *Pyrosoma* no Atlântico Tropical Ocidental é moldada simultaneamente por gradientes de profundidade, estratificação termohalina, influência fluvial, produtividade e fotoperíodo, configurando uma dinâmica multifatorial coerente com o descrito para o gênero em outras regiões tropicais e subtropicais (Henschke *et al.*, 2019; Lilly *et al.*, 2023; Luo *et al.*, 2022). O presente estudo reforça esse conhecimento ao demonstrar que, em regiões tropicais fortemente influenciadas por descargas fluviais, a pluma do rio pode atuar como barreira ecológica que restringe espacialmente a distribuição do gênero, um padrão pouco descrito na literatura específica para *Pyrosoma* e que reforça o papel biogeográfico da descarga amazônica na estruturação das comunidades pelágicas no Atlântico Tropical Oeste.

5 CONCLUSÃO

Este estudo caracterizou a distribuição espacial, temporal e a estrutura de tamanhos do gênero *Pyrosoma* em duas regiões oceanograficamente contrastantes do Atlântico Tropical Oeste, a partir de três campanhas oceanográficas. Os resultados confirmaram a hipótese central de que as diferenças ambientais entre as regiões se refletem em padrões distintos de densidade, tamanho e ocupação do espaço pelo gênero. O Nordeste, com plataforma estreita, maior influência oceânica e diversidade topográfica, abrigou populações mais densas, com ampla variação morfométrica e distribuição mais contínua, enquanto o Norte, sob influência da pluma do Rio Amazonas, apresentou populações mais restritas espacialmente, com menores densidades.

A análise da distribuição horizontal demonstrou que a zona costeira concentrou densidades significativamente superiores às da zona oceânica, com a plataforma continental do Nordeste e os montes submarinos atuando como *hotspots* de abundância, evidenciando o papel das estruturas topográficas e dos processos de produtividade local na agregação do gênero. A distribuição vertical revelou um padrão consistente de segregação batimétrica por tamanho, com colônias menores predominando nas camadas rasas associadas à termoclina e colônias maiores nas camadas mais profundas, e a termoclina atuando como barreira para acesso às camadas superficiais. A análise temporal, por sua vez, indicou maior densidade noturna em camadas rasas e colônias maiores em maiores profundidades durante o dia, padrão coerente com a migração vertical diária seletiva por tamanho descrita para o gênero.

A relação com as variáveis ambientais, investigada por meio de análise de redundância e modelos lineares generalizados, apontou a profundidade e o oxigênio dissolvido como os principais determinantes da estrutura das assembleias, refletindo o gradiente batimétrico dominante. Além disso, os modelos evidenciaram dinâmicas independentes entre densidade e comprimento, onde, os preditores associados à alta densidade relacionaram-se a colônias menores, enquanto os de maior comprimento corresponderam a situações de menor densidade, sugerindo que a abundância e o crescimento colonial são regulados por processos ecológicos distintos atuando simultaneamente.

Cabe ressaltar que as diferenças metodológicas entre as redes utilizadas impuseram limitações à comparação direta das densidades absolutas, reforçando a necessidade de padronização amostral em estudos futuros sobre o gênero. Ademais, o registro exclusivo de *Pyrosoma aherniosum* na região Nordeste e a ausência de *Pyrosoma* nas áreas diretamente

influenciadas pela pluma amazônica constituem contribuições originais que ampliam o conhecimento sobre a biogeografia do gênero no Atlântico Tropical Ocidental.

Em síntese, a estrutura populacional de *Pyrosoma* na região estudada é moldada simultaneamente por gradientes de profundidade, estratificação termohalina, influência fluvial, produtividade e fotoperíodo, configurando uma dinâmica multifatorial. Ao demonstrar que a pluma do Rio Amazonas pode atuar como barreira ecológica à ocupação do espaço pelo gênero, este estudo oferece subsídios para a compreensão dos padrões de distribuição dos tunicados planctônicos coloniais em regiões tropicais sob forte influência continental. Recomenda-se que investigações futuras contemplem amostragens sazonais, sobretudo durante o pico de descarga fluvial, maior esforço amostral na região Norte e a integração de abordagens tróficas e moleculares, de modo a aprofundar o entendimento sobre o papel ecológico de *Pyrosoma* e sua contribuição para a bomba biológica de carbono no Atlântico Tropical Oeste.

REFERÊNCIAS

- ABREU, W. L. de *et al.* Zoneamento geoambiental a partir das unidades de conservação: subsídios para a gestão integrada da zona costeira paraense–Brasil. **Revista Brasileira de Geografia Física**, v. 13, n. 2, p. 870–897, 2020.
- ANDERSEN, V.; SARDOU, J. *Pyrosoma atlanticum* (Tunicata, Thaliacea): diel migration and vertical distribution as a function of colony size. **Journal of Plankton Research**, v. 16, n. 4, p. 337–349, 1994. DOI: 10.1093/plankt/16.4.337.
- ANDREOLI, R. V.; KAYANO, M. T. A importância relativa do Atlântico Tropical Sul e Pacífico leste na variabilidade de precipitação do Nordeste do Brasil. **Revista Brasileira de Meteorologia**, v. 22, n. 1, p. 63–74, 2007.
- ARAÚJO, F. C. L. de. **Distribuição espaço-temporal de espécies da comunidade zooplanctônica na plataforma continental amazônica**. 2023. 102 f. Dissertação (Mestrado em Aquicultura e Recursos Aquáticos Tropicais) – Universidade Federal Rural da Amazônia, Belém, 2023.
- ARAÚJO, A. T. P. C., Silva, T. R. C., Silva, E. A. C., Díaz, X. F. G., & Leitão, S. N. (2025). The invisible architects: evaluating our understanding of planktonic tunicates in the Atlantic. *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi. Ciências Naturais*, 20(2), e2025-1035. <http://doi.org/10.46357/bcnaturais.v20i2.1035>
- ASSUNÇÃO, R. V. **Stratification thermohaline dans l’Atlantique tropical sud-ouest: des processus physiques à l’écologie acoustique**. 2021. Tese (Doutorado em Oceanografia) – Université de Bretagne Occidentale; Universidade Federal de Pernambuco, Brest/Recife, 2021.
- ASSUNÇÃO, R. V.; SILVA, A. C.; ROY, A. *et al.* 3D characterisation of the thermohaline structure in the southwestern tropical Atlantic derived from functional data analysis of in situ profiles. **Progress in Oceanography**, v. 187, p. 102399, 2020. DOI: 10.1016/j.pocean.2020.102399.
- BERTRAND, A.; DE SAINT LÉGER, E.; KOCH-LARROUY, A. **Cruzeiro AMAZONMIX 2021 (RV Antea)**. 2021. DOI: 10.17600/18001364.
- BONE, Q.; CARRÉ, C.; CHANG, P. Thaliacea. *In*: BONE, Q.; MARSHALL, N. B.; BLAXTER, J. H. S. (eds.). **The biology of pelagic tunicates**. Oxford: Oxford University Press, 2003. p. 1–57.
- BOWLBY, N. R.; WIDDER, E. A.; CASE, J. F. Patterns of stimulated bioluminescence in two pyrosomes (Tunicata: Pyrosomatidae). **Biological Bulletin**, v. 179, n. 3, p. 340–350, 1990.
- CARDOSO, A. T. P. et al. The invisible architects: evaluating our understanding of planktonic tunicates in the Atlantic. *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi. Ciências Naturais*, Belém, v. 20, n. 2, e2025-1035, 2025. DOI: 10.46357/bcnaturais.v20i2.1035.

CONLEY, K. R.; LOMBARD, F.; SUTHERLAND, K. R. Mammoth grazers on the ocean's minuteness: a review of selective feeding using mucous meshes. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 285, p. 20180056, 2018. DOI: 10.1098/rspb.2018.0056.

DEIBEL, D.; LOWEN, B. A review of the life cycles and life-history adaptations of pelagic tunicates to environmental conditions. **ICES Journal of Marine Science**, v. 69, n. 3, p. 358–369, 2012. DOI: 10.1093/icesjms/fsr159.

DE JESUS AMORE, D. **Primeiro registro do zooplâncton gelatinoso da plataforma continental amazônica e sua relação com variáveis ambientais**. 2017. Dissertação (Mestrado em Aquicultura e Recursos Aquáticos Tropicais) – Universidade Federal Rural da Amazônia, Belém, 2017.

DINIZ, M. T. M.; OLIVEIRA, G. P. Proposta de compartimentação em mesoescala para o litoral do Nordeste brasileiro. **Revista Brasileira de Geomorfologia**, v. 17, n. 3, p. 565–590, 2016.

DRITS, A. V.; ARASHKEVICH, E. G.; SEMENOVA, T. N. *Pyrosoma atlanticum* (Tunicata, Thaliacea): grazing impact on phytoplankton standing stock and role in organic carbon flux. **Journal of Plankton Research**, v. 14, n. 6, p. 799–809, 1992. DOI: 10.1093/plankt/14.6.799.

EDUARDO, L. N. *et al.* Hatchetfishes (Stomiiformes: Sternoptychidae) biodiversity, trophic ecology, vertical niche partitioning and functional roles in the western Tropical Atlantic. **Progress in Oceanography**, v. 186, p. 102389, 2020. DOI: 10.1016/j.pocean.2020.102389.

EMILSON, I. The shelf and coastal waters off Northeastern Brazil. **Boletim do Instituto Oceanográfico**, v. 11, n. 2, p. 101–112, 1961.

ESNAL, G. B. Salps: a conflict between ecological success and morphological simplicity. *In*: BONE, Q. (ed.). **The biology of pelagic tunicates**. Oxford: Oxford University Press, 1999. p. 1–57.

FIGUEIREDO, G. G. A. A. *et al.* Zooplankton abundance and biovolume size-spectra in the western tropical Atlantic — from the shelf towards complex oceanic current systems. **Marine Environmental Research**, v. 204, p. 106906, 2025. DOI: 10.1016/j.marenvres.2024.106906.

GOULDING, M.; BARTHEM, R.; FERREIRA, E. J. G. **The Smithsonian Atlas of the Amazon**. Washington, DC: Smithsonian Books, 2003.

HAMMER, Ø.; HARPER, D. A. T.; RYAN, P. D. PAST: paleontological statistics software package for education and data analysis. **Palaeontologia Electronica**, v. 4, n. 1, art. 4, p. 1–9, 2001.

HENSCHKE, N. *et al.* Large vertical migrations of *Pyrosoma atlanticum* play an important role in active carbon transport. **Journal of Geophysical Research: Biogeosciences**, v. 124, n. 5, p. 1056–1070, 2019. DOI: 10.1029/2018JG004918.

LILLY, L. E.; SUTHERS, I. M.; EVERETT, J. D.; RICHARDSON, A. J. A global review of pyrosomes: shedding light on the ocean's elusive gelatinous "fire-bodies". **Limnology and Oceanography Letters**, v. 8, n. 6, p. 812–829, 2023. DOI: 10.1002/lol2.10350.

LUO, J. Y. *et al.* Global ecological and biogeochemical impacts of pelagic tunicates. **Progress in Oceanography**, v. 205, p. 102822, 2022. DOI: 10.1016/j.pocean.2022.102822.

LYLE, J. T. *et al.* Fine-scale vertical distribution and diel migrations of *Pyrosoma atlanticum* in the northern California Current. **Journal of Plankton Research**, v. 44, n. 2, p. 288–302, 2022. DOI: 10.1093/plankt/fbac006.

MARENGO, J. A.; NOBRE, C. A. Clima da região Amazônica. *In*: CAVALCANTI, I. F. A. *et al.* (org.). **Tempo e clima no Brasil**. São Paulo: Oficina de Textos, 2009. p. 197–212.

MARTINS, E. S. F. *et al.* Características hidroquímicas de ecossistemas aquáticos da Reserva Biológica do Lago Piratuba, Amapá, Brasil. **Revista Ambiente & Água**, v. 1, n. 1, p. 66–75, 2006.

MIRANDA, L. B. de; CASTRO, B. M. de; KJERFVE, B. **Princípios de oceanografia física de estuários**. São Paulo: Editora da Universidade de São Paulo, 2002.

MOLLERI, G. S. F.; NOVO, E. M. L. de M.; KAMPEL, M. Space-time variability of the Amazon River plume based on satellite ocean color. **Continental Shelf Research**, v. 30, n. 3, p. 342–352, 2010. DOI: 10.1016/j.csr.2009.11.015.

MORAIS, J. O. *et al.* Morphological and sedimentary patterns of the Ceará continental shelf (NE Brazil): systematics and implications for benthic habitats. **Geo-Marine Letters**, v. 40, p. 835–842, 2020. DOI: 10.1007/s00367-019-00587-x.

MOTULSKY, H. J. **Prism 4 Statistics Guide** – Statistical analyses for laboratory and clinical researchers. San Diego, CA: GraphPad Software Inc., 2003.

MUEHE, D. (org.). **Erosão e progradação do litoral brasileiro**. Brasília: MMA, 2006.

NEUMANN-LEITÃO, S. *et al.* Zooplankton from a reef system under the influence of the Amazon River plume. **Frontiers in Microbiology**, v. 9, p. 355, 2018. DOI: 10.3389/fmicb.2018.00355.

NITTROUER, C. A. *et al.* Amazon sediment transport and accumulation along the continuum of mixed fluvial and marine processes. **Annual Review of Marine Science**, v. 13, p. 501–536, 2021. DOI: 10.1146/annurev-marine-010816-060457.

NUNES, B. A. *et al.* Assessment of heavy metal contamination in Amazonian aquatic ecosystems. **Revista Ambiente & Água**, v. 15, n. 3, p. 1–12, 2020. DOI: 10.4136/ambi-agua.2503.

PASTOR-PRIETO, M. *et al.* The role of oceanographic conditions and colony size in shaping the spatial structure of *Pyrosoma atlanticum* in the NW Mediterranean Sea. **Journal of Plankton Research**, v. 44, n. 6, p. 984–999, 2022. DOI: 10.1093/plankt/fbac056.

PEREIRA, L. C. C. *et al.* Seasonal effects of oceanographic and hydrological processes on the water properties of the Amazon continental shelf. **Continental Shelf Research**, v. 29, n. 17, p. 2137–2147, 2009. DOI: 10.1016/j.csr.2009.07.010.

RODRIGUES, R. R.; ROTHSTEIN, L. M.; WIMBUSH, M. Seasonal variability of the South

Equatorial Current bifurcation in the Atlantic Ocean: a numerical study. **Journal of Physical Oceanography**, v. 37, n. 1, p. 16–30, 2007. DOI: 10.1175/JPO2983.1.

SCHRAM, J. B. *et al.* Abundance, distribution, and feeding ecology of *Pyrosoma atlanticum* in the Northern California Current. **Marine Ecology Progress Series**, v. 651, p. 97–110, 2020. DOI: 10.3354/meps13465.

SILVEIRA, O. M. *et al.* Distribuição espacial e temporal do zooplâncton na plataforma continental do Amazonas. **Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi**, Série Ciências Naturais, v. 1, n. 1, p. 55–80, 2000.

SIQUEIRA, G. W.; APRILE, F. M. Fontes de mercúrio para sedimentos e organismos aquáticos da bacia inferior do Rio Tapajós, Amazônia. **Acta Amazonica**, v. 42, n. 4, p. 569–582, 2012. DOI: 10.1590/S0044-59672012000400014.

STENVERS, V. I. *et al.* Distribution, associations and role in the biological carbon pump of *Pyrosoma atlanticum* (Tunicata, Thaliacea) off Cabo Verde, NE Atlantic. **Scientific Reports**, v. 11, p. 9231, 2021. DOI: 10.1038/s41598-021-88208-5.

STRAMMA, L.; ENGLAND, M. On the water masses and mean circulation of the South Atlantic Ocean. **Journal of Geophysical Research: Oceans**, v. 104, n. C9, p. 20863–20883, 1999. DOI: 10.1029/1999JC900139.

TESSLER, M. G. *et al.* Sedimentological and morphological changes in the Amazon coastal zone driven by river discharge. **Journal of South American Earth Sciences**, v. 103, p. 102741, 2020. DOI: 10.1016/j.jsames.2020.102741.

TOSETTO, E. G. *et al.* The Amazon River plume, a barrier to animal dispersal in the Western Tropical Atlantic. **Scientific Reports**, v. 12, p. 537, 2022. DOI: 10.1038/s41598-021-04165-z.

VARONA, H. L. *et al.* Observations of terrigenous dissolved organic matter and chlorophyll-a in the Amazon River plume during high discharge. **Dynamics of Atmospheres and Oceans**, v. 85, p. 1–15, 2019. DOI: 10.1016/j.dynatmoce.2018.11.001.

Capítulo III

PRIMEIROS REGISTROS DE *Leuckartiara octona* E *Calycopsis papillata* (Hydrozoa: Filifera) NO ATLÂNTICO TROPICAL SUDOESTE

Título da Resumido: Primeiros Registros de Cnidários Planctônicos

Ludmilla Karina Lima Oliveira^{1*}, Beatriz Maria Dornelas de Alcântara¹, Hayanna Lucy Barbosa Barros¹, Everton Giachini Tosetto², Arnaud Pierre Alexis Bertrand³, Paula Nepomuceno Campos⁴, Nuno Filipe Alves Correia de Melo⁴, Xiomara Franchesca Garcia Diaz⁴.

L.K.L.O: [ORCID® 0009-00084-9150-3290](#)

B.M.D.A: [ORCID® 0009-0003-6344-4418](#)

H.L.B.B: [ORCID 0009-0008-8327-6171](#)

E.G.T: [ORCID® 0000-0002-4020-0942](#)

A.P.A.B: [ORCID® 0000-0003-4723-179X](#)

P.N.C: [ORCID® 0000-0002-4253-441X](#)

N.F.A.C.M: [ORCID® 0000-0003-4163-4133](#)

X.F.G.D: [ORCID® 0000-0002-6140-5373](#)

1 Programa de Pós-Graduação em Aquicultura e Recursos Aquáticos Tropicais (PPGAqRAT) na Universidade Federal Rural da Amazônia (UFRA); Avenida Presidente Tancredo Neves, nº 2501, Terra Firme, Belém, PA, 66077-830, Brasil.

2 Universidade Federal de Pernambuco (UFPE) e Institut de Recherche pour le Développement (IRD), Recife, Pernambuco, Brasil / França.

3 MARBEC, Universidade de Montpellier, CNRS, Ifremer, IRD, Sète, França

4 Universidade Federal Rural da Amazônia, Instituto Socioambiental e de Recursos Hídricos, Avenida Presidente Tancredo Neves, nº 2501, Terra Firme, Belém, PA, 66077-830, Brasil

*Autor correspondente: ludmillakoliveira@gmail.com

Resumo

Este estudo relata os primeiros registros das hidromedusas *Leuckartiara octona* e *Calycopsis papillata* para a Margem Equatorial Brasileira. Amostras foram coletadas durante o cruzeiro oceanográfico AMAZOMIX, realizado de agosto a outubro de 2021 a bordo do *R/V Antea*, utilizando um Multinet Midi e uma rede micronekton em estações neríticas e oceânicas na Plataforma Continental Amazônica e águas oceânicas adjacentes. Foram registradas 27 espécies de cnidários planctônicos, incluindo 13 coletadas com a Multinet e 4 com a rede micronekton. Entre eles, *Leuckartiara octona* foi registrada em uma única estação nerítica sob a influência da pluma amazônica, a 45 m de profundidade, apresentando baixa abundância e ocorrência rara. Em contraste, *Calycopsis papillata* foi registrada em três estações oceânicas fora da influência direta da pluma, entre 110 e 400 m de profundidade, sugerindo uma distribuição predominantemente oceânica. Essas descobertas ampliam a distribuição conhecida de ambas as espécies para o norte do Brasil e destacam a Plataforma Continental Amazônica como uma região chave para melhorar nossa compreensão da diversidade, ecologia e padrões biogeográficos dos cnidários planctônicos no Atlântico tropical ocidental.

Palavras-chave: zooplâncton gelatinoso; hidromedusas; Plataforma Continental da Amazônia; Margem Equatorial Brasileira; Distribuição das espécies

INTRODUÇÃO

As hidromedusas constituem um componente ecologicamente importante do zooplâncton marinho, apresentando ampla diversidade morfológica e ecológica ao longo dos ambientes oceânicos e costeiros (Haddock, 2004; Boero *et al.*, 2016). Esses organismos desempenham papéis relevantes nas teias alimentares pelágicas, atuando tanto como predadores de outros organismos zooplancônicos quanto como presas de peixes e outros invertebrados, além de participarem ativamente do ciclo de carbono oceânico (Haddock, 2004; Boero *et al.*, 2016). Apesar dessa relevância ecológica, o conhecimento sobre a diversidade e a distribuição de muitas espécies permanece fragmentado, especialmente em áreas tropicais do Atlântico Ocidental, onde esforços de amostragem historicamente limitados têm contribuído para lacunas persistentes, sobretudo em relação a grupos taxonomicamente complexos como as hidromedusas (Tosetto *et al.*, 2023). Nesse contexto, novos registros de ocorrência são fundamentais para ampliar o entendimento da composição taxonômica e dos padrões biogeográficos do grupo. Durante o cruzeiro oceanográfico AMAZOMIX, realizado ao longo da costa amazônica brasileira, foram coletados espécimes pertencentes a dois gêneros distintos de hidromedusas da subordem Filifera: *Leuckartiara* (Pandeidae) e *Calycopsis* (Bythotiaridae).

A família Pandeidae Haeckel, 1879 compreende atualmente 22 gêneros válidos (WoRMS Editorial Board, 2026) e agrupa hidromedusas caracterizadas por apresentarem manúbrio com margens bucais dobradas, gônadas restritas ao manúbrio e tentáculos originados de bulbos bem desenvolvidos (Schuchert, 2012). Dentro dessa família, *Leuckartiara* Hartlaub, 1914 distingue-se de *Neoturris* Hartlaub, 1914 pela presença de um manúbrio volumoso conectado aos canais radiais por mesentérios e pela margem bucal extensamente dobrada e crenulada, ao passo que *Neoturris* apresenta manúbrio simples e não crenulado; diferencia-se de *Merga* Hartlaub, 1914 pelos bulbos tentaculares alongados e lateralmente comprimidos e pela ausência de cordyli; e distingue-se de *Catablema* Haeckel, 1879 pelas gônadas bipartidas localizadas nas paredes inter-radiais do manúbrio, pelos canais radiais largos e por uma projeção apical distinta (Schuchert, 2012).

A família Bythotiaridae Maas, 1905 compreende atualmente 10 gêneros válidos (WoRMS Editorial Board, 2026) e reúne hidromedusas caracterizadas pela presença de canais centrípetos e por uma mesogléia espessa e rígida (Schuchert, 2012). Dentro dessa família,

Calycopsis Fewkes, 1882 caracteriza-se pela presença de quatro canais radiais inicialmente não ramificados e quatro ou mais canais centrípetos originados do canal anelar, que terminam de forma cega ou se unem ao estômago cruciforme; diferencia-se de *Bythotiara* Günther, 1903 pela presença desses canais centrípetos, ausentes neste último gênero; e distingue-se de *Sibogita* Maas, 1905 por apresentar canais radiais primários não ramificados, em contraste com os canais repetidamente ramificados que caracterizam *Sibogita* (Schuchert, 2012).

No presente trabalho, descrevemos espécimes atribuídos a *Leuckartiara octona* (Fleming, 1823) e *Calycopsis papillata* Bigelow, 1918, coletados na Plataforma Continental Amazônica e região oceânica adjacente, representando seus primeiros registros de ocorrência no Atlântico Tropical Sudoeste. Além dos novos registros, são apresentadas informações sobre a morfologia dos espécimes examinados, as condições ambientais associadas à sua ocorrência e uma revisão da distribuição geográfica conhecida de ambas as espécies.

Os cnidários planctônicos são um componente ecologicamente importante do zooplâncton gelatinoso marinho. Eles são altamente sensíveis à variabilidade ambiental, física e biogeoquímica e podem desempenhar um papel predatório significativo nas teias alimentares pelágicas (Haddock, 2004; Boero *et al.*, 2016; Tosetto *et al.*, 2023). No entanto, esses organismos historicamente foram negligenciados nos estudos tradicionais sobre zooplâncton, o que contribuiu para lacunas persistentes de conhecimento sobre sua diversidade, distribuição e ecologia, especialmente em sistemas tropicais (Tosetto *et al.*, 2023).

Nesse contexto, a Plataforma Continental Amazônica representa uma região particularmente importante para investigar a biodiversidade. Esse ambiente altamente dinâmico é simultaneamente influenciado pela vazão do Rio Amazonas, pela Corrente do Norte do Brasil (NBC), pelos processos em mesoescala e pela marcada sazonalidade hidroclimática (Lentz, 1995; Richardson *et al.*, 1994; Pereira *et al.*, 2012; Santos *et al.*, 2019). A descarga do Rio Amazonas gera uma extensa pluma superficial de baixa salinidade, rica em nutrientes e material suspenso, que pode se estender por centenas a milhares de quilômetros através do Equador e do Atlântico Norte, modificando substancialmente as propriedades físicas, químicas e biológicas da região (Lentz, 1995; Santos *et al.*, 2008; Richardson *et al.*, 1994; Olivier *et al.*, 2024). Ao longo da costa amazônica brasileira, a sazonalidade das precipitações também é pronunciada, com um período mais úmido concentrado na primeira metade do ano e um período menos chuvoso prevalecendo na segunda metade, aumentando ainda mais a variabilidade ambiental desse sistema (Pereira *et al.*, 2012; Santos *et al.*, 2019; Lentz, 1995; Tosetto *et al.*, 2023).

Dada a ainda evidente subamostragem desses organismos, a região é reconhecida como abrigadora de alta riqueza de cnidários pelágicos. O levantamento mais abrangente disponível para a costa amazônica e o adjacente Atlântico Equatorial registrou 97 táxons, com uma predominância clara de Hidrozoários (89 táxons) e uma representação menor de Scyphozoa, compreendendo oito espécies registradas (Tosetto, 2021). Apesar dessa riqueza reconhecida, estudos taxonômicos recentes focados especificamente em cnidários pelágicos no norte do Brasil continuam sendo escassos. Entre os registros publicados nos últimos anos estão o primeiro registro de *Solmundella bitentaculata* na plataforma do Pará por Banha, Stampar e Martinelli-Filho (2018); novos registros de espécies de *Pegantha* para o norte do Brasil por Tosetto, Neumann-Leitão e Nogueira Jr. (2018); a descrição de *Eutima marajoara* da costa amazônica por Tosetto, Neumann-Leitão e Nogueira Júnior (2020); e o primeiro registro de *Cirrholovenia polynema* no Atlântico Ocidental, relatado para o Norte e Nordeste do Brasil por Tosetto *et al.* (2021).

Estudos focados no ambiente marinho amazônico são essenciais para melhorar nossa compreensão dos cnidários planctônicos e sua relevância ecológica em ecossistemas marinhos tropicais. Dentro desse esforço mais amplo, o projeto franco-brasileiro AMAZOMIX, que investiga o funcionamento do sistema estuarino-marinho da Plataforma Continental Amazônica (ACS), a ruptura da plataforma e a região oceânica adjacente, fornece a estrutura para o presente estudo. O objetivo deste trabalho é relatar a primeira ocorrência das hidromedusas *Leuckartiara octona* (Fleming, 1823) e *Calycopsis papillata* (Bigelow, 1918) na costa do Estado do Pará, contribuindo assim para o conhecimento desses organismos no norte do Brasil.

MATERIAIS E MÉTODOS

Área de Estudo

A Plataforma Continental Amazônica (PCA) é um ambiente altamente dinâmico, fortemente influenciado pelo aporte de água doce e sedimentos dos rios Amazonas e Pará, bem como pela ação dos ventos, marés e correntes, particularmente a Corrente Norte do Brasil (CNB), que desempenha um papel fundamental na circulação oceânica regional e na dispersão da pluma fluvial (Lentz, 1995; Santos *et al.*, 2008; Neumann-Leitão *et al.*, 2018). A pluma do Rio Amazonas, rica em nutrientes e matéria orgânica, promove elevada produtividade primária e influencia diretamente a biodiversidade marinha local, além de alterar as propriedades físicas e

químicas da coluna d'água, podendo atuar como uma barreira à dispersão de organismos (Santos *et al.*, 2008; Tosetto *et al.*, 2022; Richardson *et al.*, 1994).

A dinâmica da pluma amazônica sobre a plataforma continental é fortemente modulada pela sazonalidade climática e pela ação da CNB. Entre janeiro e julho, período correspondente à estação chuvosa ao longo da costa amazônica brasileira, o aumento da vazão dos rios intensifica a influência da pluma na região. Durante esse período, a retroflexão da CNB e a formação de vórtices promovem a redistribuição da pluma amazônica, transportando suas águas e sedimentos para o Norte e Nordeste, com efeitos significativos nos processos oceanográficos e na dinâmica ecológica da plataforma (Richardson *et al.*, 1994; Silva, Araújo e Bourlès, 2010; Moraes, 2011).

Entre agosto e outubro, meses correspondentes à estação menos chuvosa, a pluma amazônica permanece fortemente influenciada pela dinâmica da CNB, embora apresente maior dispersão oceânica. Durante essa fase, a retroflexão da corrente favorece o desvio para leste de uma parte substancial de suas águas em direção à contracorrente Equatorial Norte (Lentz, 1995). Além disso, estruturas de mesoescala associadas à CNB, como anéis de corrente, podem promover o desprendimento de manchas de baixa salinidade e seu transporte para noroeste, reforçando a alta variabilidade espacial da pluma mesmo durante os meses de menor precipitação (Olivier *et al.*, 2024). Assim, tanto durante o período chuvoso quanto no período menos chuvoso, a pluma amazônica desempenha um papel central na modulação dos processos físicos e ecológicos da Plataforma Continental Amazônica (Pereira *et al.*, 2012; Santos *et al.*, 2019).

Cruzeiro Oceanográfico

O cruzeiro oceanográfico "Mistura da Plataforma Amazônica e seus Impactos nos Ecossistemas – AMAZOMIX (AMX)" foi realizado entre 27 de agosto e 8 de outubro de 2021, durante o período de baixa precipitação, a bordo do N/Oc. Antea, no âmbito de uma cooperação franco-brasileira organizada pelo Institut de Recherche pour le Développement (IRD), pelo Centre National de la Recherche Scientifique (CNRS) e pelo Centre National d'Études Spatiales (CNES), em parceria com universidades brasileiras, com o Laboratório Misto Internacional (LMI) TAPIOCA (IRD, UFPE, UFRPE) desempenhando um papel estruturador no projeto (Bertrand, De Saint Léger e Koch-Larrouy, 2021). O levantamento foi organizado em duas fases (Figura 1): a Etapa 1, focada no estudo dos ecossistemas associados à encosta continental e à

região oceânica adjacente; e a Etapa 2, concentrada na Plataforma Continental Amazônica, abrangendo as áreas costeiras dos estados do Amapá, Pará e Maranhão.

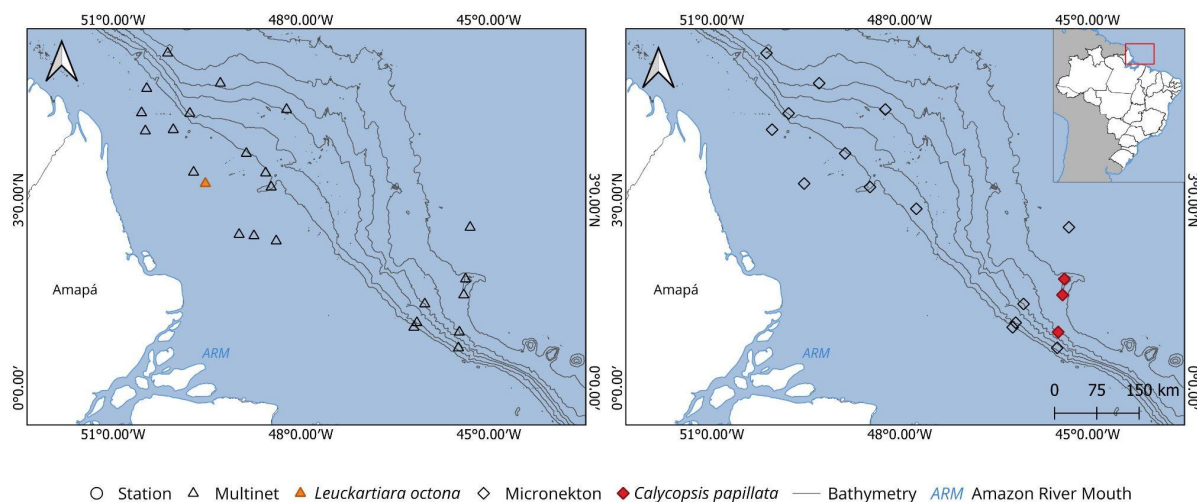


Fig. 1. (A) Estações de amostragem com rede Multinet e (B) Estações de amostragem com rede de micronekton. Das campanhas oceanográficas AMAZOMIX, regiões sob a plataforma continental e regiões oceânicas adjacentes. **Fonte:** Os autores, 2025. **Preparado por:** Hayanna Barros.

Amostragem

Os organismos foram coletados com duas redes de diferentes características, a fim de investigar camadas distintas da coluna d'água e organismos pertencentes a diferentes classes de tamanho: a Multinet Midi e a rede de micronekton. A Multinet Midi era composta por cinco redes com abertura de malha de 300 μ m e realizava arrastos oblíquos do fundo em direção à superfície. A amostragem de zooplâncton foi realizada com a Multinet em 22 estações, permitindo a coleta estratificada de organismos entre 0 e 200 m de profundidade, distribuídos em três a cinco camadas definidas in situ de acordo com a profundidade local e as características físico-químicas da água, totalizando 131 amostras analisadas. As amostras coletadas foram fixadas em formaldeído neutralizado a uma concentração final de 4%.

A coleta de organismos macrozooplancônicos foi realizada em 16 estações oceanográficas com uma rede de arrasto de micronekton com malha de 1 mm no corpo da rede. Os arrastos foram realizados em profundidades que variam da superfície até aproximadamente 1.000 m, definidas de acordo com a presença de camadas de dispersão acústica detectadas pelo ecossonda. Cada arrasto foi conduzido a uma velocidade média de 2 a 3 nós, com duração aproximada de 30 minutos após atingir a profundidade-alvo. Como a rede não possuía

mecanismo de abertura e fechamento, a fuga de organismos durante a descida e a recuperação foi minimizada, reduzindo-se a velocidade do navio e aumentando-se a velocidade do guincho. A bordo, os organismos gelatinosos pelágicos foram separados, fixados em etanol grau analítico e posteriormente armazenados em freezer a $-80\text{ }^{\circ}\text{C}$ até o processamento laboratorial. Em cada estação oceanográfica, os dados físico-químicos da coluna d'água foram obtidos por meio de sonda CTD.

Laboratório e Análise de Dados

A análise taxonômica das amostras coletadas com a Multinet foi realizada utilizando-se um quarto de cada amostra; para as amostras da rede de micronekton, utilizou-se a amostra completa. Todos os cnidários foram triados e identificados ao menor nível taxonômico possível com base em literatura especializada (Bigelow, 1918; Boltovskoy, 1999; Schuchert, 2012; Oliveira *et al.*, 2016). A altura e o diâmetro da umbrela (mm) foram medidos para cada indivíduo identificado, e registros fotográficos foram obtidos. Com base nos resultados quantitativos das amostras da Multinet, foram calculadas a densidade (ind. 100 m^{-3}), a abundância relativa (%) e a frequência de ocorrência (%) para as espécies registradas. Para estimar a abundância das espécies coletadas com a rede de micronekton, foi utilizado o índice de Captura Por Unidade de Esforço (CPUE), calculado a partir do número de indivíduos coletados por operação dividido pelo tempo de arrasto em horas (ind. h^{-1}), padronizado para uma área de abertura de boca de 120 m^2 (Eduardo *et al.*, 2020). A distribuição geográfica das espécies foi avaliada com base em registros do World Register of Marine Species (WoRMS) e do censo de Oliveira *et al.* (2016).

Divulgação do Uso de Inteligência Artificial

Ferramentas de inteligência artificial, especificamente ChatGPT Pro e Gemini, foram utilizadas como auxílio na tradução inicial e na revisão textual. Todos os resultados gerados por essas ferramentas foram cuidadosamente revisados pelos autores, que assumem total responsabilidade pela precisão e interpretação do conteúdo apresentado.

RESULTADOS

Foram registradas 27 espécies de cnidários planctônicos na área de estudo, sendo 23 coletadas com a Multinet e quatro com a rede de micronekton. Entre essas, *Leuckartiara octona*

(Fleming, 1823) e *Calycopsis papillata* (Bigelow, 1918) representam novos registros para a Margem Equatorial Brasileira. Ambas as espécies pertencem à subordem Filifera.

Subfilo Medusozoa Classe Hydrozoa Subclasse Hydroidolina Ordem Anthoathecata
Subordem Filifera

Família Pandeidae

Gênero *Leuckartiara*

***Leuckartiara octona* (Fleming, 1823) (Figura 2)**

Espécimes examinados: 2

Os exemplares examinados de *Leuckartiara octona* mediam 3,0 mm e 4,2 mm de diâmetro de umbrela e apresentavam mesoglêia fina e projeção apical distinta, de forma mais cônica do que esférica (Figura 2A, 1). O manúbrio era crenulado e ocupava mais da metade da cavidade subumbrellar, com base larga e gônadas associadas (Figura 2B, 2). Os espécimes apresentavam oito tentáculos marginais lisos, característica que dificultou a determinação precisa do estágio ontogenético. Segundo Schuchert (2012), esse número de tentáculos é típico de indivíduos recém-liberados, geralmente com cerca de 4 mm de diâmetro; contudo, os espécimes analisados no presente estudo apresentavam gônadas claramente desenvolvidas, bulbos basais abaxiais em forma de esporão bem desenvolvidos no exumbrela (Figura 2B, 3) e dimensões corporais condizentes com um estágio ontogenético mais avançado. Ocelos foram observados na base de cada bulbo tentacular (Figura 2C, 4), embora nenhuma pigmentação avermelhada tenha sido detectada, diferindo das descrições disponíveis na literatura (Bouillon, 1999; Kramp, 2024; Mills *et al.*, 2007; Oliveira *et al.*, 2016; Schuchert, 2012). A ausência dessa pigmentação pode estar relacionada à fixação em formaldeído a 4% (Steedman, 1976). Foram ainda observados bulbos marginais rudimentares em forma de gota nos espaços interradiais entre os tentáculos (Figura 2A, 5), bem como canais radiais estreitos com margens lisas.

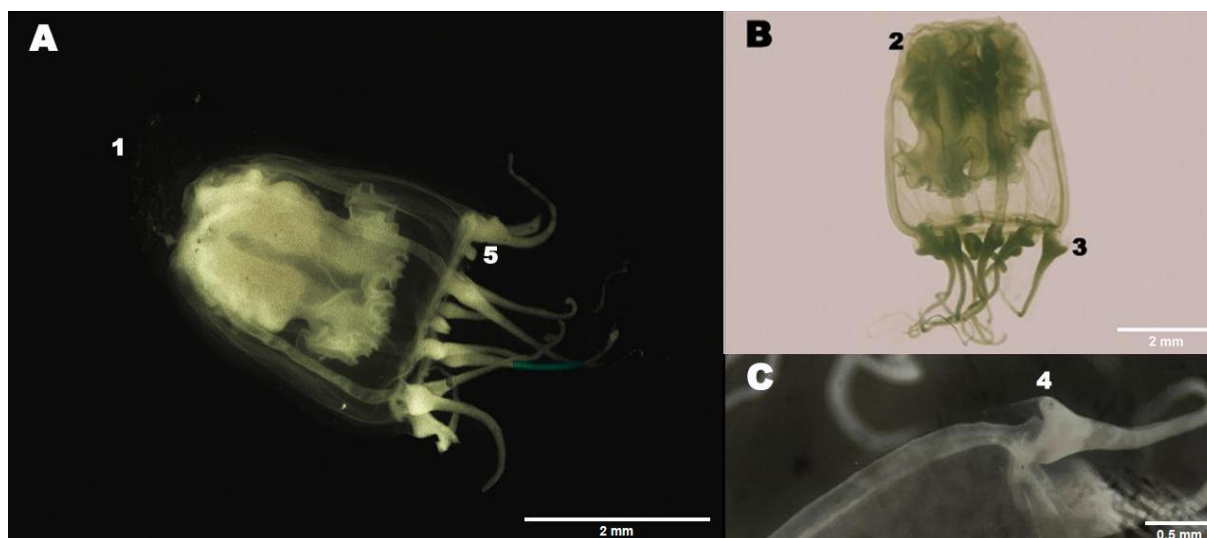


Fig. 2. Espécimes de *Leuckartiara octona* analisados. Onde (A): 2,5 mm de largura e 4,2 mm de altura, e (B): 3,2 mm de largura e 3 mm de altura; (1): projeção cônica apical; (2): manúbrio crenulado com gônadas associadas; (3): bulbos basais com formato de esporão abaxial; (4): ocelos (manchas escuras) na base do bulbo tentacular; (5): bulbos marginais com formato de gota entre os tentáculos. **Fonte:** Os autores, 2025.

A atribuição dos espécimes ao gênero *Leuckartiara* baseou-se na presença de projeção apical distinta, manúbrio crenulado e bulbos tentaculares marginais diferenciados. A identificação como *L. octona* é sustentada principalmente pelos pronunciados bulbos basais abaxiais em forma de esporão, pelos bulbos marginais rudimentares entre os tentáculos e pelos ocelos na base dos bulbos tentaculares. Embora os indivíduos examinados apresentassem apenas oito tentáculos marginais, número inferior ao comumente relatado para a espécie, essa variação pode estar associada a diferenças ontogenéticas. O conjunto de caracteres observado é consistente com o diagnóstico de *L. octona* disponível na literatura especializada.

Como esta espécie pertence à subordem Filifera, seu ciclo de vida inclui obrigatoriamente uma fase de pólipó bentônico colonial. A captura de espécimes em estágio de maturação avançada (apresentando gônadas desenvolvidas, apesar de possuírem apenas 8 tentáculos) sugere fortemente que o substrato consolidado ou as estruturas biogênicas da Plataforma Continental Amazônica abrigam colônias bentônicas ativas de *L. octona*. Esse achado reforça a hipótese de que a bacia amazônica não atua apenas como zona de passagem ou advecção de cnidários oceânicos, mas sim como um habitat completo que sustenta o ciclo de vida bentônico de hidrozoários tropicais.

Espécimes de *L. octona* foram registrados exclusivamente na Estação 23, em amostras diurnas (período 01), com densidade de 44,44 ind. 100 m⁻³. A espécie foi considerada de baixa abundância relativa (28%) e ocorrência rara (3,1%) entre as espécies registradas durante o

cruzeiro. Na camada específica em que os espécimes foram coletados, a temperatura foi de 25,9 °C e a salinidade de 36,29 psu (Tabela 1). A Estação 23 caracteriza-se como nerítica e está sob influência da pluma do Rio Amazonas.

Família Bythotiaridae

Gênero *Calycopsis*

***Calycopsis papillata* Bigelow, 1918 (Figura 3)**

Espécimes examinados: 10

Os exemplares de *Calycopsis papillata* foram identificados pela presença de papilas gelatinosas proeminentes e bem definidas nos lóbulos da margem basal da umbrela, localizadas entre os sulcos profundos onde se inserem as bases dos tentáculos. A espécie apresenta ainda gônadas com dobramento externo, dois canais centrípetos radiais por quadrante e entre 8 e 12 tentáculos marginais (Bouillon, 1999). Os espécimes coletados no norte do Brasil diferem em tamanho daqueles originalmente descritos por Bigelow (1918), que relatou indivíduos com 27 mm de altura e 26 mm de diâmetro de umbrela, enquanto os espécimes do presente estudo variaram de 4,5 a 15,5 mm de altura e de 10 a 17 mm de diâmetro de umbrela. A mesoglêia era espessa e rígida, permitindo visualização clara de todas as estruturas internas. O manúbrio era pequeno, com lábios simples e reduzidos, posicionado centralmente, com gônadas dispostas em massas alongadas. Os canais radiais eram visíveis, estreitos e com bordas aparentemente lisas. Numerosos tentáculos originados de bulbos basais foram observados ao longo da margem.

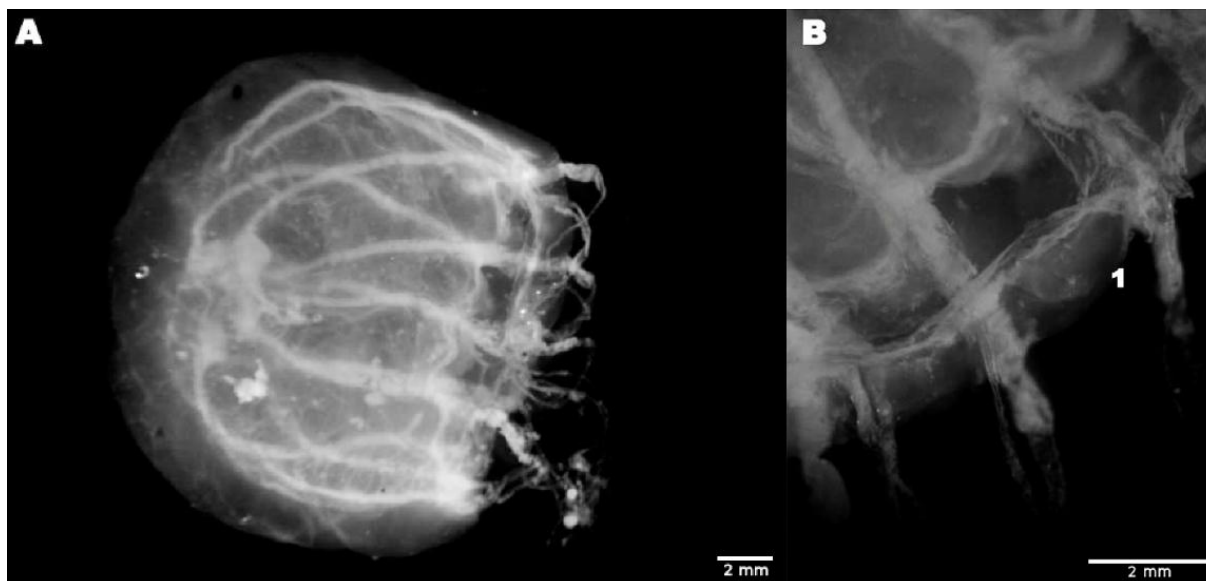


Fig. 3. (A) Um dos exemplares analisados de *C. papillata*, medindo 12,5 mm de largura e 11,5 mm de altura; (B) Close das papilas gelatinosas, 1. **Fonte:** Os autores, 2025.

A atribuição dos espécimes ao gênero *Calycopsis* baseou-se na morfologia geral da umbrela, nas gônadas com dobramento externo e na organização dos canais. A identificação como *C. papillata* é sustentada principalmente pelas papilas gelatinosas evidentes nos lóbulos marginais da umbrela, associadas a dois canais centrípetos por quadrante e entre 8 e 12 tentáculos marginais. A mesogléia espessa observada no material examinado está em conformidade com descrições anteriores da espécie. Embora os espécimes examinados fossem menores do que os da descrição original, a combinação dos caracteres diagnósticos apoia sua atribuição a *C. papillata*.

Calycopsis papillata foi registrada nas Estações 11, 12 e 13: a primeira exclusivamente no período noturno (período 02), a segunda exclusivamente no período diurno (período 01) e a terceira em ambos os períodos. Todos os registros ocorreram em áreas oceânicas fora da influência direta da pluma amazônica, em arrastos realizados a profundidades-alvo entre 110 e 400 m. Um total de 10 indivíduos foi amostrado, com valores de CPUE variando de 1,43 a 7,14 ind. h⁻¹, sendo o valor mais alto registrado na Estação 13 durante o período noturno. As condições físico-químicas da água nas camadas de coleta apresentaram temperatura entre 7,95 e 13,67 °C (média de 10,15 °C) e salinidade entre 34,74 e 35,33 psu (média de 34,93 psu).

DISCUSSÃO

A Plataforma Continental Amazônica e a região oceânica adjacente apresentam processos hidrodinâmicos controlados pela pluma amazônica e pela Corrente Norte do Brasil (CNB), criando um ambiente heterogêneo favorável à dispersão de organismos planctônicos (Neumann-Leitão *et al.*, 2018; Toso *et al.*, 2023). No entanto, embora a pluma represente um fator ecologicamente relevante na distribuição das espécies, não foi possível associar diretamente a presença de *L. octona* e *C. papillata* à influência da pluma amazônica.

L. octona foi registrada em uma camada mais profunda (profundidade-alvo de 45 m) em uma única estação, onde a influência da pluma estava restrita às camadas superficiais. Embora essa espécie realize migrações verticais diárias em direção às camadas superiores durante a noite (Schuchert, 2012), o horário de amostragem coincidiu com o início do período noturno, fase em que muitas espécies de zooplâncton iniciam sua ascensão (Brierley, 2014), padrão também documentado para *L. octona* (Buecher e Gibbons, 2003). A espécie possui ampla distribuição vertical, sendo comumente registrada entre 0 e 300 m de profundidade (Schuchert, 2012). No presente estudo, os indivíduos foram coletados em um estrato profundo, abaixo da termoclina, localizada entre 20 e 37 m. Os valores de oxigênio dissolvido registrados abaixo da termoclina ($3,7 \text{ mg L}^{-1}$) apresentam condição potencialmente menos favoráveis para alguns organismos, embora não exista inferência direta que limite fisiologicamente *L. octona* (Diaz e Rosenberg, 2008), embora esse fator não seja considerado restritivo para cnidários planctônicos, cujas baixas taxas metabólicas permitem a ocupação de camadas mais profundas da coluna d'água (Toso *et al.*, 2023).

L. octona possui ampla distribuição geográfica, com registros em diferentes setores dos oceanos Atlântico e Pacífico. Na América do Sul, Oliveira *et al.* (2016) compilaram registros do estágio de pólipo no Brasil, Argentina, Ilhas Malvinas, Chile e Galápagos, bem como registros do estágio de medusa da Colômbia ao Chile, incluindo a Ilha de Páscoa. No Brasil, os registros históricos concentraram-se nas regiões Sul e Sudeste (Migotto, 1996; Migotto *et al.*, 2002; Oliveira *et al.*, 2016). Registros recentes confirmaram a presença da espécie no Atlântico Sul oriental (Gil e Ramil, 2021), no sudoeste do Mar Mediterrâneo (Kherchouche-Ait Ouadour, Khames e Hafferssas, 2024) e no Mar do Norte (Jensen *et al.*, 2025), reforçando sua ampla distribuição geográfica. O presente registro na Plataforma Continental Amazônica estende a distribuição conhecida de *L. octona* no Brasil até a Margem Equatorial Amazônica (Figura 4).

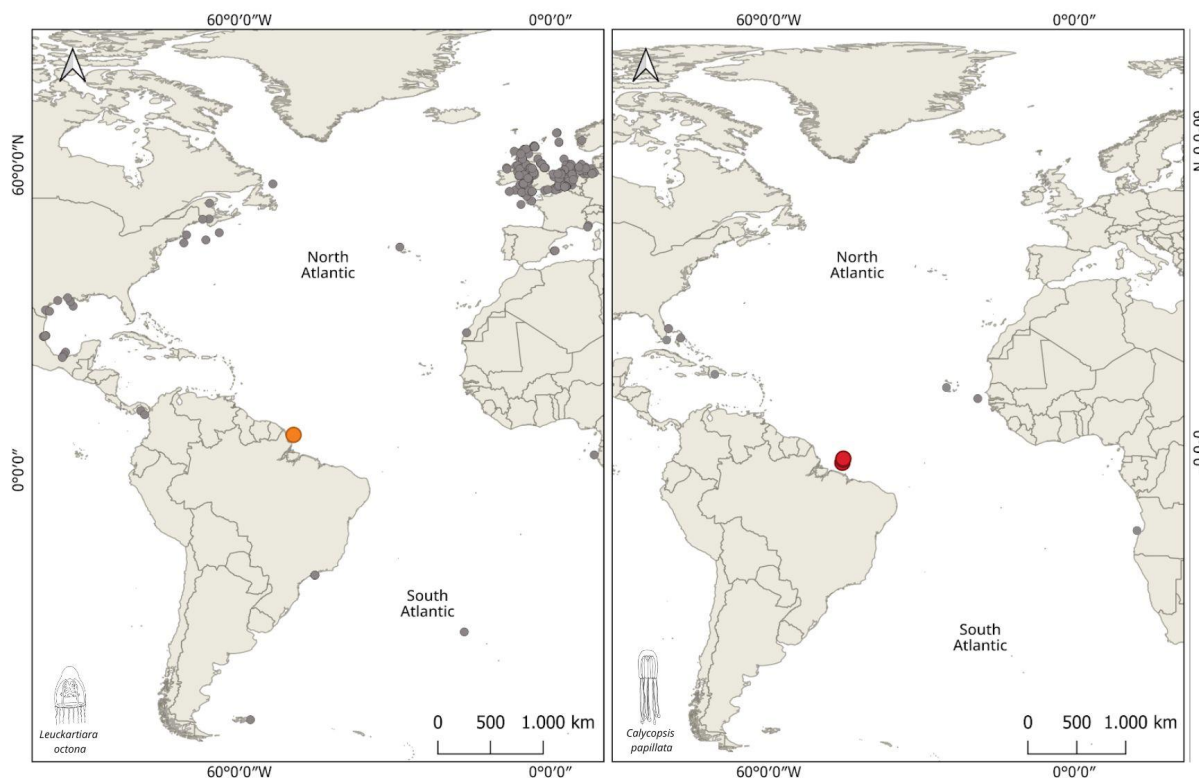


Fig. 4. Distribuição global de *Leuckartiara octona* e *Calycopsis papillata*, respectivamente. Os pontos cinzentos representam registros anteriores de ambas as espécies; o ponto laranja indica o registro de *Leuckartiara octona* relatado neste estudo, representando um novo registro; e o ponto vermelho indica o registro de *Calycopsis papillata* relatado neste estudo, também representando um novo registro. **Fonte:** Os autores, 2025. **Preparado por:** Hayanna Barros.

A ocorrência de *C. papillata* fora da influência da pluma, em águas de caráter oceânico, é consistente com uma distribuição predominantemente oceânica. Seu registro em arrastos realizados a profundidades de até 400 m indica a capacidade dessa espécie de habitar camadas profundas abaixo da termoclina.

C. papillata possui ampla distribuição geográfica, com registros no Atlântico tropical ocidental (Estreito da Flórida, Bahamas e Ilhas Virgens) e no Atlântico tropical centro-oriental (Atlântico central, Cabo Verde e costa ocidental da África), além de um registro incerto para o oeste do Oceano Índico (Kramp, 2024). Apesar da escassez de estudos recentes sobre sua distribuição, dois trabalhos publicados na última década fazem referência à espécie: Xu *et al.* (2016) incluíram *C. papillata* em uma listagem de Bythotiaridae do Mar do Sul da China, enquanto Schuchert e Collins (2024) registraram sua ocorrência na Corrente do Golfo ao largo da Flórida. O presente registro amplia a distribuição conhecida de *C. papillata* até o Atlântico equatorial.

Historicamente, a região oceânica ao largo do norte do Brasil tem sido subamostrada em estudos sobre a composição e a ecologia do zooplâncton (Neumann-Leitão *et al.*, 2018). Essa lacuna é ainda mais acentuada em relação aos organismos gelatinosos, para os quais as dificuldades inerentes aos procedimentos de amostragem e preservação, aliadas à escassez de especialistas em taxonomia do grupo, têm limitado significativamente o avanço do conhecimento (Banha, Stampar e Martinelli-Filho, 2018; Haddock, 2004). Como consequência, a biodiversidade dos cnidários planctônicos na Plataforma Continental Amazônica permanece pouco documentada, a despeito do elevado potencial ecológico da região.

O presente estudo amplia a distribuição geográfica conhecida de *Leuckartiara octona* e *Calyropsis papillata* até a Margem Equatorial Brasileira, contribuindo para o conhecimento da diversidade de cnidários planctônicos no norte do Brasil. Os dados obtidos fornecem ainda informações relevantes sobre a morfologia dos espécimes, as condições ambientais associadas à sua ocorrência e os padrões verticais de distribuição de ambas as espécies.

DECLARAÇÃO DE DISPONIBILIDADE DE DADOS

Todos os dados estão disponíveis junto ao autor correspondente, mediante solicitação fundamentada.

MATERIAL SUPLEMENTAR

Este artigo não inclui material suplementar.

AGRADECIMENTOS

Os autores agradecem aos revisores pelos comentários e sugestões construtivas, que contribuíram para a melhoria deste manuscrito. Agradecem também ao Laboratório de Ecologia Aquática e Aquicultura Tropical (LECAT–UFRA) pelo apoio técnico, logístico e institucional ao longo do desenvolvimento desta pesquisa, ao LMI TAPIOCA (IRD, UFPE, UFRPE), à tripulação do N/Oc. Antea e às instituições parceiras envolvidas na expedição, pelo suporte científico, logístico e operacional durante o cruzeiro oceanográfico e pela coleta do material utilizado neste estudo.

FINANCIAMENTO

Esta pesquisa foi financiada pelo projeto *Amazon Shelf Mixing and its Impacts on Ecosystems* – AMAZOMIX (AMX), no âmbito da cooperação franco-brasileira estabelecida entre o Institut de Recherche pour le Développement (IRD), o Centre National de la Recherche Scientifique (CNRS), o Centre National d'Études Spatiales (CNES) e universidades brasileiras. Os autores também reconhecem o apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) e do Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pela concessão de bolsas aos estudantes envolvidos nesta pesquisa.

CONTRIBUIÇÃO DOS AUTORES

L.K.L.O.; B.M.D.A.: Escrita – rascunho original; Escrita – revisão e edição; Curadoria de dados; Análise formal. E.G.T.: Escrita – revisão e edição; Validação; Suporte à identificação taxonômica. H.L.B.B.: Visualização cartográfica. A.P.A.B.: Recursos; Metodologia; Supervisão; Escrita – revisão e edição. P.N.C.: Revisão e edição. N.F.A.C.M.: Revisão e edição. X.F.G.D.: Supervisão; Redação – revisão e edição.

CONFLITOS DE INTERESSE

Os autores declaram não haver conflitos de interesse.

REFERÊNCIAS

- Banha TNS, Stampar SN e Martinelli-Filho JE (2018) Primeiro registro de *Solmundella bitentaculata* (Cnidaria: Aeginidae) na Plataforma do Estado do Pará, Brasil. *Brazilian Journal of Biology* 78, 176–177.
- Bertrand A, De Saint Léger E e Koch-Larrouy A (2021) Cruzeiro AMAZOMIX 2021 (R/V Antea). doi:10.17600/18001364.
- Bigelow HB (1918) Algumas medusas e sifonóforas do Atlântico ocidental. *Boletim do Museu de Zoologia Comparada do Harvard College* 62, 365–442.
- Boero F, Brotz L, Gibbons MJ, Piraino S e Zampardi S (2016) Impactos e efeitos do aquecimento dos oceanos nas águas-vivas. Em Laffoley D e Baxter JM (eds), *Explicando o aquecimento dos oceanos: causas, escala, efeitos e consequências*. Glândula: IUCN, pp. 213–237.
- Boltovskoy D (ed.) (1999) *Zooplâncton do Atlântico Sul*. Leiden: Editora Backhuys.
- Bouillon J (1999) Hidromedusa. Em Boltovskoy D (ed.), *Zooplâncton do Atlântico Sul*. Leiden: Backhuys Publishers, pp. 424–512.
- Brierley AS (2014) Migração vertical diária. *Atual Biologia* 24, R1074–R1076.
- Buecher E e Gibbons MJ (2003) Observações sobre a distribuição vertical diária de Hidromedusas no sul de Benguela. *African Journal of Marine Science* 25, 231–238.
- Diaz RJ e Rosenberg R (2008) Espalhando zonas mortas e consequências para ecossistemas marinhos. *Science* 321, 926–929.
- Eduardo, L. N.; Bertrand, A.; Mincarone, M. M.; Santos, L. V.; Frédou, T.; Assunção, R. V.; Silva, A.; Ménard, F.; Schwamborn, R.; Le Loc'h, F.; Lucena-Frédou, F. Hatchetfishes (Stomiiformes: Sternoptychidae) biodiversity, trophic ecology, vertical niche partitioning and functional roles in the western Tropical Atlantic. *Progress in Oceanography*, v. 186, p. 102389, 2020. DOI: 10.1016/j.pocean.2020.102389.
- Fleming J (1823) Gleanings of natural history, gathered on the coast of Scotland during a voyage in 1821. *Edinburgh Philosophical Journal* 8, 294–303.
- Gil M e Ramil F (2021) Hydroids (Cnidaria, Hydrozoa) from the Vema and Valdivia seamounts (SE Atlantic). *European Journal of Taxonomy* 758, 49–96. doi:10.5852/ejt.2021.758.1425.
- Haddock SHD (2004) Uma era de ouro da gelata: pesquisas passadas e futuras sobre ctenóforos planctônicos e cnidários. *Hydrobiologia* 530/531, 549–556.
- Jensen CJD, Meffre M, Werner M, Huwer B, Neumann H e Jaspers C (2025) Gelatinous macrozooplankton in the North Sea: Biodiversity and distribution pattern during winter 2023-Q1 dataset. *Data in Brief* 60, 111432. doi:10.1016/j.dib.2025.111432.

- Kherchouche-Ait Ouadour A, Khames YGE e Hafferssas A (2024) Distribution and species composition of planktonic cnidarians in the Algerian coastal waters (SW Mediterranean Sea). *Acta Adriatica* 65, 33–49. doi:10.32582/aa.65.1.5.
- Kramp PL (2024) As hidromedusas do Oceano Atlântico e águas adjacentes. Leiden: Brillhante.
- Lentz SJ (1995) Variações sazonais na estrutura horizontal da pluma amazônica inferidas a partir de dados hidrográficos históricos. *Journal of Geophysical Research: Oceans* 100, 2391–2400.
- Migotto AE (1996) Benthic shallow-water hydroids (Cnidaria, Hydrozoa) of the coast of São Sebastião, Brazil, including a checklist of Brazilian hydroids. *Zoologische Verhandelingen* 306, 1–125.
- Migotto AE, Marques AC, Morandini AC e Silveira FL da (2002) Checklist of the Cnidaria Medusozoa of Brazil. *Biota Neotropica* 2, 1–30.
- Mills CE, Carlton JT, Chapman JW, Haddock SHD, Largier JL, Price MH e Wrobel D (2007) Cnidaria. Em Carlton JT (ed.), *The Light and Smith manual: invertebrados intertidais do centro da Califórnia ao Oregon*, 4ª ed. Berkeley, CA: University of California Press, pp. 118–188.
- Moraes SOC de (2011) Caracterização da Corrente Norte do Brasil na região da retroflexão. MSc dissertation. Rio de Janeiro: Universidade Federal do Rio de Janeiro.
- Neumann-Leitão S, Melo PAMC, Schwamborn R, Diaz XFG, Figueiredo LGP, Silva AP, Campelo RPS, Melo Júnior M, Melo NFAC, Costa AESF, Araújo M, Veleda DRA, Moura RL e Thompson F (2018) Zooplâncton de um sistema recifal sob influência da pluma do rio Amazonas. *Fronteiras em Microbiologia* 9, 355.
- 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 Júnior M, Palma S, Quiñones J, Rodriguez CS, Scarabino F, Schiariti A, Stampar SN, Tronolone VB e Marques AC (2016) Censo de Cnidaria (Medusozoa) e Ctenophora de águas marinhas americanas. *Zootaxa* 4194, 1–256.
- Olivier L, Reverdin G, Boutin J, Laxenaire R, Iudicone D, Pesant S, Calil PHR, Horstmann J, Couet D, Erta JM, Huber P, Sarmiento H, Freire A, Koch-Larrouy A, Vergely J-L, Rousselot P e Speich S (2024) Caminho da pluma amazônica noroeste no final do verão sob a ação dos anéis da Corrente do Norte do Brasil. *Sensoriamento Remoto do Ambiente* 307, 114165.
- Pereira LCC, Silva NIS da, Costa RM da, Asp NE, Costa KG da e Vila-Concejo A (2012) Mudanças sazonais nos processos oceanográficos em uma praia macrotidal equatorial no norte do Brasil. *Pesquisa da Plataforma Continental* 43, 95–106.
- Richardson PL, Hufford GE, Limeburner R e Brown WS (1994) Norte do Brasil Redemoinhos de retroflexão de corrente. *Journal of Geophysical Research: Oceans* 99, 5081–5093.

- Santos MLS, Medeiros C, Muniz K, Feitosa FAN, Schwamborn R e Macedo SJ (2008) Influência dos rios Amazonas e Pará na composição da água e na biomassa de fitoplâncton na plataforma adjacente. *Journal of Coastal Research* 24, 585–593.
- Santos MRS, Vitorino MI e Pereira LCC (2019) Variação espaço-temporal na precipitação da zona costeira amazônica: uso de sensoriamento remoto e análise multivariada. *Revista Brasileira de Climatologia* 25, 35–53.
- Schuchert P (2012) Hidróides atecados do Noroeste da Europa e suas medusas: chaves e notas para a identificação da espécie. *Sinopses da Fauna Britânica (Nova Série)* 59. Telford: Conselho de Estudos de Campo.
- Schuchert P e Collins R (2024) Observações adicionais em hidromedusas durante mergulhos noturnos na Corrente do Golfo. *Revue suisse de Zoologie* 131, 43–120.
- Silva AC, Araújo M e Bourlès B (2010) Variabilidade sazonal da pluma do rio Amazonas durante o Programa REVIZEE. *Oceanografia Tropical* 38, 76–87.
- Steedman HF (ed.) (1976) Fixação e preservação do zooplâncton. *Monografias sobre Metodologia Oceanográfica* 4. Paris: Imprensa da Unesco.
- Tosetto EG (2021) Diversidade, distribuição e abundância dos cnidários pelágicos do Oceano Atlântico Equatorial sob influência da pluma do rio Amazonas. PhD thesis. Recife: Universidade Federal de Pernambuco.
- Tosetto EG, Neumann-Leitão S e Nogueira M (2018) Novos registros de *Pegantha* spp. (Hydrozoa: Narcomedusae) no norte do Brasil. *Papéis Avulsos de Zoologia* 58, e20185849.
- Tosetto EG, Neumann-Leitão S e Nogueira Júnior M (2020) Novas espécies de Eirenidae (Hydrozoa: Leptothecata) da costa amazônica (norte do Brasil). *Scientia Marina* 84, 421–430.
- Tosetto EG, Neumann-Leitão S, Bertrand A e Nogueira Júnior M (2021) Primeiro registro de *Cirrholovenia polynema* (Hydrozoa: Leptothecata) no Atlântico Ocidental. *Ocean and Coastal Research* 69, e21006.
- Tosetto EG, Bertrand A, Neumann-Leitão S e Nogueira Júnior M (2022) A pluma do Rio Amazonas, uma barreira à dispersão animal no Atlântico Tropical Ocidental. *Relatórios Científicos* 12.537.
- Tosetto EG, Neumann-Leitão S, Araujo M, Minto Dimoune D, Bertrand A e Nogueira Júnior M (2023) Habitats de plumas do rio Amazonas moldam conjuntos planctônicos de cnidários no Atlântico Ocidental. *PLoS One* 18, e0290667.
- Conselho Editorial WoRMS (2026) Registro Mundial de Espécies Marinhas. Disponível em <https://www.marinespecies.org> (acessado em 18 de março de 2026). doi:10.14284/170.

Xu Z, Huang J, Lin M, Guo D e Wang C (2016) Notas taxonômicas sobre Hidroidomedusas (Cnidaria) do Mar do Sul da China II: Família Bythotiaridae (Anthomedusae). *Zoological Systematics* 41, 149–157.

MATERIAL SUPLEMENTAR

Variável	Teste	Estatística	Valor	p-valor	Normalidade?
Densidade (colônias·hora ⁻¹)	Shapiro-Wilk	W	0,585	< 0,001	Não
Densidade (colônias·hora ⁻¹)	Lilliefors	D	—	< 0,001	Não
Comprimento (mm)	Shapiro-Wilk	W	0,875	0,003	Não
Comprimento (mm)	Lilliefors	D	—	0,003	Não

Tabela 1: Resultados dos testes de normalidade para densidade e comprimento de *Pyrosoma* spp. Shapiro-Wilk: adequado para amostras pequenas ($n \leq 50$). Lilliefors: versão modificada do teste Kolmogorov-Smirnov. Ambos testam H_0 : distribuição normal. $p < 0,05$ = rejeição da normalidade. A não normalidade confirma a adequação dos métodos não paramétricos (PERMANOVA, PERMDISP) e do GLM Gamma (link = log). $n = 28$ amostras (campanhas ABC II e AMX, rede MICRO). D = estatística do teste de Lilliefors; W = estatística de Shapiro-Wilk; — = valor não reportado. **Fonte:** A autora.

CAMPANHA	EST.OP	PROF (m)	TEMP (°C)	SAL (psu)	OD (mg/L)	FLU (µg/L)	TUR (NTU)	Nº COLÔNIAS	DENSIDADE (Col./h)	TAMANHO (mm)
ABC I	E5	100	15.37	35.63	3.20	0.23	99.76	6	12.0	4.0
	E14	530	6.15	34.53	3.16	0.04	99.83	10	13.7	4.9
	E15	530	6.38	34.54	3.25	0.03	99.88	7	10.6	12.1
	E22	510	6.45	34.56	2.87	0.05	99.78	6	4.2	8.2
	E23	100	19.16	36.25	4.15	0.26	99.71	3	3.8	3.5
	E26	560	6.58	34.51	4.00	0.03	99.85	53	53.4	7.9
	E27	20	10.65	35.07	3.60	0.10	99.82	5	9.3	4.0
	E35	250	14.46	35.45	4.55	0.07	99.94	60	90.9	11.6
ABC II	E2	60	26.63	37.35	4.71	0.25	98.37	92	362.9	20.7
	E5	117	20.76	36.56	4.47	0.18	98.20	784	2045.2	18.6
	E7	112	27.1	37.4	4.59	0.20	95.37	1456	1820.0	7.4
	E9	95	28.4	37.4	4.53	0.20	95.37	1344	3506.1	8.3
	E13	445	8.33	34.65	4.23	0.03	97.26	944	899.0	15.3
	E21	800	4.34	34.45	4.00	0.04	95.52	184	234.9	29.2
	E28	130	20.40	36.49	4.38	0.25	97.49	1616	2620.5	20.9
	E31	450	6.80	34.51	4.40	0.03	96.54	1520	2533.3	10.2
	E35	630	5.83	34.52	3.20	0.05	94.53	736	1104.0	20.5

	E39	800	4.61	34.48	3.64	0.05	93.86	1	1.3	110.9
	E40a	440	10.7	35.0	3.30	0.20	90.00	3	7.8	19.2
	E42a	780	4.88	34.49	3.44	0.05	94.99	1	20.0	17.1
	E42b	50	26.26	36.25	4.57	0.62	95.68	1	1.8	15.3
	E45b	50	27.77	36.13	4.68	0.83	94.85	2	5.5	16.6
	E49a	90	17.16	35.88	3.21	0.46	96.51	3	6.2	11.8
	E50b	58	26.69	36.18	4.44	0.68	95.37	1	2.9	14.9
	E54b	1030	4.39	34.58	3.73	0.05	91.14	1	1.7	139.9
	E56a	110	17.90	36.04	4.13	0.07	96.18	384	658.3	21.3
	E56b	260	12.55	35.19	3.64	0.01	95.83	201	365.5	23.6
	E58b	520	6.36	34.53	3.46	0.03	94.10	528	1021.9	22.9
	E59a	1113	4.32	34.58	3.74	0.05	90.80	192	288.0	21.8
	E59b	110	19.28	36.29	4.32	0.18	95.73	736	1698.5	19.1
	E60a	449	7.64	34.63	3.50	0.03	94.39	288	664.6	14.2
AMX	E1	150	14.24	35.47	3.82	0.01	98.05	157	215.07	28.3
	E7	520	7.95	34.74	2.65	0.02	99.77	1	1.47	55
	E11	110	26.97	36.24	4.63	0.22	98.86	27	38.57	12.5
	E12	240	13.67	35.33	3.82	0.01	99.73	16	19.75	11.5
	E13a	400	9.42	34.82	3.68	0.01	99.75	5	7.14	27.4
	E13b	400	9.56	34.84	3.63	0.01	99.72	9	12.86	15
	E25	630	6.33	34.57	3.20	0.02	99.29	8	10.53	64.5

Tabela 2 - Média e desvio padrão dos parâmetros (Temperatura, Salinidade, Oxigênio dissolvido, Fluorimetria e Turbidez) para as campanhas analisadas..Fonte: A autora (2026).

CLASSES	INICIAL (mm)	FINAL (mm)
1	1	14.89
2	14.89	28.78
3	28.78	42.67
4	42.67	56.56
5	56.56	70.45
6	70.45	84.34
7	84.34	98.23

8	98.23	112.12
9	112.12	126.01
10	126.01	139.9
CLASSES		10

Tabela 3: Classes de tamanho das colônias de *Pyrosoma* utilizadas no presente estudo. **Fonte:** A autora (2026).

CAMPANHA	ESTAÇÃO	LAT	LONG	PROF. DE ARRASTO (m)	PERÍODO	N COLÔNIAS	DENS. (col./h)	COMP. (mm)
ABÇ I	E5	-4.082986	-32.1889	100	NOITE	6	12.0	4.0
ABÇ I	E14	-3.972.385	-34.068.526	530	NOITE	10	13.7	4.9
ABÇ I	E15	-3.726.259	-3.401.055	530	DIA	7	10.6	12.1
ABÇ I	E22	-4.122973	-33.803.199	510	NOITE	6	4.2	8.2
ABÇ I	E23	-5.138449	-34.728.416	100	DIA	3	3.8	3.5
ABÇ I	E26	-6.157835	-34.570.088	560	DIA	53	53.4	7.9
ABÇ I	E27	-6.316097	-34.971.911	20	NOITE	5	9.3	4.0
ABÇ I	E35	-7.473309	-34.428.873	250	DIA	60	90.9	11.6
ABÇ II	E2	-8,84817	-34,7277	60	NOITE	92	362.9	20.7
ABÇ II	E5	-9,18167	-34,758	117	NOITE	784	2045.2	18.6
ABÇ II	E7	-8,77483	-34,7603	112	DIA	1456	1820.0	7.4
ABÇ II	E9	-8,69417	-34,7418	95	NOITE	1344	3506.1	8.3
ABÇ II	E13	-8,31457	-34,455	445	DIA	944	899.0	15.3
ABÇ II	E21	-6,83917	-34,3067	800	DIA	184	234.9	29.2
ABÇ II	E28	-5,61733	-34,7853	130	NOITE	1616	2620.5	20.9
ABÇ II	E31	-4,976	-34,951	450	DIA	1520	2533.3	10.2
ABÇ II	E35	-4,32683	-35,4977	630	NOITE	736	1104.0	20.5
ABÇ II	E39	-4,87413	-34,5897	800	NOITE	1	1.3	110.9
ABÇ II	E40a	-3,52251	-32,5277	440	DIA	3	7.8	19.2
ABÇ II	E42a	-3,2578	-31,8081	780	DIA	1	20.0	17.1
ABÇ II	E42b	-3,26212	-31,8165	50	DIA	1	1.8	15.3
ABÇ II	E45b	-4,23869	-32,2145	50	NOITE	2	5.5	16.6
ABÇ II	E49a	-4,17725	-33,2687	90	NOITE	3	6.2	11.8
ABÇ II	E50b	-3,81169	-32,6398	58	DIA	1	2.9	14.9
ABÇ II	E54b	-3,77108	-34,7274	1030	DIA	1	1.7	139.9
ABÇ II	E56a	-3,93378	-35,421	110	DIA	384	658.3	21.3
ABÇ II	E56b	-3,96225	-35,406	260	DIA	201	365.5	23.6
ABÇ II	E58b	-3,94856	-36,1549	520	DIA	528	1021.9	22.9
ABÇ II	E59a	-3,63379	-36,5295	1113	NOITE	192	288.0	21.8

ABÇ II	E59b	-3,64345	-36,3771	110	NOITE	736	1698.5	19.1
ABÇ II	E60a	-3,53099	-36,3846	449	DIA	288	664.6	14.2
AMX	E1	2,89694	-47,76861	150	NOITE	157	215.07	28.3
AMX	E7	1,34611	-46,03111	520	DIA	1	1.47	55
AMX	E11	0,91944	-45,53194	110	NOITE	27	38.57	12.5
AMX	E12	1,49306	-45,41583	240	DIA	16	19.75	11.5
AMX	E13a	1,74167	-45,37167	400	DIA	5	7.14	27.4
AMX	E13b	1,75028	-45,38833	400	NOITE	9	12.86	15
AMX	E25	4,45167	-48,22917	630	DIA	8	10.53	64.5
TOTAL DAS CAMPANHAS								38

Tabela 4: Dados das estações de amostragem das campanhas ABÇ I (ABRAÇOS I), ABÇ II (ABRAÇOS II) e AMX (AMAZOMIX), contendo ESTAÇÃO (identificação do ponto amostral), LAT (latitude), LONG (longitude), PROF. DE ARRASTO (m) (profundidade do arrasto em metros), PERÍODO (turno da coleta — dia ou noite), N COLÔNIAS (número de colônias registradas), DENS. ($\text{col} \cdot \text{hora}^{-1}$) (densidade em colônias por hora) e COMP. (mm) (comprimento das colônias em milímetros). **Fonte:** A autora.