

Universidade Federal do Estado do Rio de Janeiro
Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas
Mestrado em Biodiversidade Neotropical

**RELAÇÃO DA PRODUÇÃO SECUNDÁRIA COM A BIODIVERSIDADE
DA MACROFAUNA BENTÔNICA DA PLATAFORMA CONTINENTAL
DA BACIA DE CAMPOS**

Vanessa de Berenguer Fernandes

Rio de Janeiro
Outubro de 2014

Universidade Federal do Estado do Rio de Janeiro
Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas
Mestrado em Biodiversidade Neotropical

**RELAÇÃO DA PRODUÇÃO SECUNDÁRIA COM A BIODIVERSIDADE
DA MACROFAUNA BENTÔNICA DA PLATAFORMA CONTINENTAL
DA BACIA DE CAMPOS**

Vanessa de Berenguer Fernandes

Dissertação de Mestrado
apresentada ao Programa de
Pós-Graduação em Ciências
Biológicas, Universidade
Federal do Estado do Rio de
Janeiro, como requisito parcial
para a obtenção do Título de
Mestre em Biodiversidade
Neotropical.

Rio de Janeiro
Outubro de 2014

- F363 Fernandes, Vanessa de Berenguer.
Relação da produção secundária com a biodiversidade da macrofauna bentônica da plataforma continental da Bacia de Campos / Vanessa de Berenguer Fernandes, 2014
xiv, 39 f. ; 30 cm
- Orientador: Carlos Henrique Soares Caetano.
Dissertação (Mestrado em Ciências Biológicas) – Universidade Federal do Estado do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, 2014.
1. Fauna marinha. 2. Fauna Bentônica. 3. Biodiversidade marinha. 4. Plataforma continental - Campos, Bacia de (RJ e ES). I. Fernandes, Vanessa de. II. Caetano, Carlos Henrique Soares. III. Universidade Federal do Estado do Rio Janeiro. Centro de Ciências Biológicas e de Saúde. Curso de Mestrado em Ciências Biológicas. IV. Título.
- CDD – 578.77098153

*“...To see a world in a grain of sand
And a heaven in a wild flower...”*

William Blake

Dedico este trabalho principalmente à minha mãe, que com certeza estaria muito orgulhosa de mim, e à outra “mãe” que a vida me deu. Mesmo passando tão rápido na minha vida, Valéria, você foi muito importante para mim.

Agradecimentos

Agradeço em primeiro lugar à PETROBRAS pela possibilidade de coleta e análise do material. Em especial a toda equipe CENPES/PETROBRAS, principalmente a Ana Paula Falcão, Venina Pires Ribeiro e Eduardo Marcon. Agradeço pela confiança acima de tudo e por sempre me ajudarem e apoiarem tanto. Ana, obrigada por permitir a realização deste estudo, além de sempre nos incentivar em todos os trabalhos.

Agradeço aos professores que aceitaram participar como membros da banca examinadora: Ricardo Silva Cardoso e Elianne Pessoa Omena; e ao Rafael da Rocha Fortes, que se dispôs como suplente. Tenho certeza de que as críticas serão muito bemvindas para o amadurecimento deste trabalho e futura publicação.

À galera do Laboratório de Ecologia Bêntica que sempre tornava o laboratório um ambiente descontraído (às vezes até demais!). Ilana, Maíra, Diogo e Rafael, obrigada pelos dias de muita ajuda e muito papo! Maíra e Diogo, obrigada pelas pesagens intermináveis dos nossos bichos e pela paciência! Sem vocês este trabalho teria demorado muito mais! Rafael, obrigada por sempre nos ajudar em tudo! Suas críticas e contribuições foram muito úteis para o desenvolvimento deste trabalho.

Muito obrigada ao pessoal do curso de Pós Graduação da UNIRIO. Obrigada a todos os professores, à Giselle da secretaria e ao coordenador Luciano Santos por me apoiar na troca do tema da minha dissertação no meio do caminho! Obrigada também às meninas da minha turma por tornarem as aulas tão divertidas, principalmente as aulas de R!

Henrique Caetano, obrigada por ter aceitado ser meu orientador tão em cima da hora e com tão pouco tempo para a conclusão deste trabalho. A sua calma e paciência certamente me ajudaram a encarar a retomada da dissertação de uma melhor forma.

Quero agradecer a todos da empresa Benthos por sempre cultivarem o ótimo ambiente de trabalho que temos! Cinthia, Natália, Bárbara, Erica, Maíra, Paula, Rafael, Renata, Antônio, Beana, Bruna, Gustavo, Geyze, Jéssica, Marcos, Thiago e Ilana, obrigada pela disposição e bom humor. Sem vocês,

trabalhar seria chato! Thiago, obrigada por ser um “chefinho” tão compreensivo, ainda mais nesse longo período de mestrado e por ser tão paciente nos meus dias de irritação!

Bárbara, minha amiga da vida e pra vida, vizinha, parceira de trabalho confidente.... Muuuuito obrigada por me aturar, por me fazer rir, por me ajudar em tudo, por me apoiar e por ser minha amiga com tudo o que tem direito! Sempre falo isso, mas é bom repetir! Nunca imaginei que fosse criar essa amizade tão linda com você! E ainda bem que eu estava errada! Te amo muito!

Agradeço a toda a minha família. Pai e mãe, obrigada primeiramente pela genética de biólogo! Com certeza a escolha de vocês influenciou na minha escolha e, graças a vocês, mesmo que indiretamente, amo o que eu faço! Pai, apesar de tudo, sei que você está muito orgulhoso de mim. Mãe, tenho certeza de que você também estaria muitíssimo orgulhosa de mim. Você sempre me incentivou e sempre vibrou com as minhas conquistas. Obrigada vovó Dulce, por tudo o que você fez e ainda faz por mim. Te admiro muito! Obrigada vovô Daddy, por ser um pai para mim, por aturar meus dias de irritação máxima, por sempre estar interessado nas coisas que faço e por me apoiar tanto! Você é um exemplo de ser humano. Evita, obrigada por salvar nossa família todos os dias com essa alegria única que você tem! Bianca, Babu, ainda me irrita, mas me enche de orgulho também! Obrigada por ser minha irmã. Mesmo com todos os nossos defeitos, nos entendemos como ninguém. Amo vocês!

Vida! Obrigada Erick, por me apoiar em tudo o que faço, por querer crescer junto comigo, por querer construir junto comigo. Você me orgulha demais. Amo estar com você, começando a nossa vida juntos, construindo nossos sonhos e batalhando todos os dias. Obrigada pelas nossas filhas caninas, Iracema e Paulinha, que nos trazem amor e tranquilidade todos os dias. É muito bom acordar com vocês ao meu lado. Te amo demais, razão!

Como agradecer a Ilana? Literalmente, a irmã que a vida me deu! Acho que isso exemplifica muita coisa! Rimos, brigamos, aprendemos, ensinamos, choramos e crescemos juntas! Em 5 anos que nos conhecemos, parece que sempre convivemos juntas! Obrigada por me ajudar taaaaaaanto em tudo! Obrigada por ter errado nas contas e ter me chamado pra trabalhar no projeto. Obrigada por ter visto em mim uma pessoa para ficar ao seu lado te ajudando.

Obrigada pela extrema confiança sempre e pela dedicação em me ajudar. Amo você!

Agradeço, finalmente, à minha orientadora, à minha chefe, à minha “mãezona”, à minha amiga, Valéria. Não tenho como colocar em palavras toda a gratidão que tenho por você. Você me incentivou a crescer, mesmo que na marra às vezes! Você me ensinou muita coisa, tanto do meio científico quanto da vida! Você foi um exemplo para mim. Um exemplo de pessoa batalhadora, com garra, que eu admiro e sempre vou admirar muito. Sua partida foi muito dura e muito rápida, mas o tempo que passei ao seu lado foi intenso. Obrigada por TUDO!

Universidade Federal do Estado do Rio de Janeiro
Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas
Mestrado em Biodiversidade Neotropical

SUMÁRIO

1. Introdução.....	1
2. Objetivo	4
3. Metodologia	5
3.1. Área de estudo	5
3.2. Metodologia de Campo e Laboratório	5
3.3. Análise de dados	6
4. Resultados	8
5. Discussão	20
5.1. Razão P/B e produção total da comunidade	20
5.2. Fatores que influenciam a produtividade	23
6. Conclusão	27
7. Referências bibliográficas	28

Universidade Federal do Estado do Rio de Janeiro
Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas
Mestrado em Biodiversidade Neotropical

LISTA DE TABELAS

- Tabela 1: Análise de correlação de Spearman (ρ) entre a razão P/B e a produção secundária (P) com os principais parâmetros ambientais e descritores da comunidade da plataforma continental da Bacia de Campos. Valores significativos em destaque, $p < 0,05$ 18
- Tabela 2: Resultado do teste a posteriori de Tukey aplicado ao resultado da ANOVA unifatorial para a comparação entre os valores da razão P/B dos grupos entre as isóbatas. Valores de $p < 0,05$. Isóbatas representadas por uma mesma letra indicam ausência de diferenças significativas. 19
- Tabela 3: Resultado do teste a posteriori de Tukey aplicado ao resultado da ANOVA unifatorial para a comparação entre os valores de produção secundária dos grupos entre as isóbatas. Valores de $p < 0,05$. Isóbatas representadas por uma mesma letra indicam ausência de diferenças significativas..... 19

Universidade Federal do Estado do Rio de Janeiro
Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas
Mestrado em Biodiversidade Neotropical

LISTA DE FIGURAS

Figura 1: Mapa de localização da Bacia de Campos e das estações de coleta da Plataforma Continental.	5
Figura 2: Diagrama de ordenação com resultado do PCA para os períodos chuvoso (A) e seco (B). Variáveis ambientais (Temp = temperatura; Prof = profundidade; Silt/Arg = % de silte/argila; Areia = % de areia; Casc = % de cascalho; Carb = % carbonatos no sedimento; COT = carbono orgânico total; Clorof = clorofila; Feoft = feoftina).	9
Figura 3: Mapas representativos da proporção da biomassa úmida (g m^{-2}) total da macrofauna bentônica nas estações de coleta na plataforma continental da Bacia de Campos, nos períodos chuvoso (A) e seco (B). Proporção baixa: de 1,7592 a 19,2960 g m^{-2} ; média: de 19,2961 a 36,8329 g m^{-2} ; alta: de 36,8330 a 89,4429 g m^{-2}	10
Figura 4: Mapas representativos da proporção da riqueza de espécies (S) total da macrofauna bentônica nas estações de coleta na plataforma continental da Bacia de Campos, nos períodos chuvoso (A) e seco (B). Proporção baixa: de 9,33 a 48,00; média: de 48,01 a 86,68; alta: de 86,69 a 125,33. (Adaptado de Veloso et al., no prelo).	11

Figura 5: Mapas representativos da proporção da diversidade (H') total da macrofauna bentônica nas estações de coleta na plataforma continental da Bacia de Campos, nos períodos chuvoso (A) e seco (B). Proporção baixa: de 2,01 a 4,00; média: de 4,01 a 5,38; alta: de 5,39 a 6,12. (Adaptado de Veloso et al., no prelo). 12

Figura 6: Mapas representativos da proporção da razão P/B (ano^{-1}) total da macrofauna bentônica (A e B) e da proporção entre Polychaeta, Crustacea e Mollusca (C e D) nas estações de coleta na plataforma continental da Bacia de Campos, nos períodos chuvoso (1) e seco (2). Proporção baixa: de 0,72 a 1,33 ano^{-1} ; média: de 1,34 a 1,95 ano^{-1} ; alta: de 1,96 a 2,56 ano^{-1} 14

Figura 7: Mapas representativos da proporção da produção secundária ($\text{kJ m}^{-2} \text{ano}^{-1}$) total da macrofauna bentônica (A e B) e da proporção entre Polychaeta, Crustacea e Mollusca (C e D) nas estações de coleta na plataforma continental da Bacia de Campos, nos períodos chuvoso (1) e seco (2). Proporção baixa: de 13,05 a 68,58 $\text{kJ m}^{-2} \text{ano}^{-1}$; média: de 68,59 a 124,12 $\text{kJ m}^{-2} \text{ano}^{-1}$; alta: de 124,13 a 179,64 $\text{kJ m}^{-2} \text{ano}^{-1}$; alta em negrito: de 232,67 a 265,66 $\text{kJ m}^{-2} \text{ano}^{-1}$ 16

Universidade Federal do Estado do Rio de Janeiro
Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas
Mestrado em Biodiversidade Neotropical

Resumo

A produção secundária é uma importante medida para entender a relevância de uma população dentro da comunidade, pois integra a influência de variáveis bióticas e abióticas. Desta forma, a estimativa de produção é fundamental para entender o funcionamento do ecossistema, sendo de extrema importância para o monitoramento e o manejo de recursos marinhos. A composição e distribuição da produção secundária (razão P/B e produção total) da macrofauna bentônica da plataforma continental da Bacia de Campos foram investigadas em dois períodos distintos, através da utilização do modelo empírico de Brey (2001). Os valores por estação de coleta variaram entre 0,72 e 2,56 ano⁻¹ para a razão P/B e entre 13,05 e 265,66 kJ m⁻² ano⁻¹ para a produção secundária. A região estudada mostrou ser uma área com diferentes subambientes, que proporcionam uma alta diversidade de organismos bentônicos, onde Polychaeta foi o grupo dominante. A região norte da plataforma apresentou os maiores valores de riqueza, de razão P/B e de produção secundária. Além disso, regiões mais rasas da plataforma (25 metros) também se destacaram por apresentarem elevadas estimativas de produtividade, evidenciando que áreas mais rasas são mais produtivas. As variáveis que mais influenciaram a produção secundária foram clorofila, temperatura e profundidade, todas basicamente relacionadas à disponibilidade e qualidade de alimento que chega ao fundo. A diversidade e a riqueza da macrofauna não evidenciaram uma forte relação com as variações de produção secundária. Uma grande proporção da variação espacial da produção secundária não foi explicada pelas características do ambiente. A natureza das comunidades bentônicas (tipos taxonômicos) varia entre esses habitats, já que um conjunto de variáveis ambientais pode afetar de formas distintas as características de cada táxon. Portanto, torna-se difícil identificar o mecanismo preciso que causa mudanças na produção secundária de comunidades bentônicas.

Palavras Chave: Produção secundária; Macrofauna; Plataforma continental; Biodiversidade.

Universidade Federal do Estado do Rio de Janeiro
Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas
Mestrado em Biodiversidade Neotropical

Abstract

The secondary production is a fundamental measure to comprehend the population significance inside a community, since it integrates the influence of biotic and abiotic variables. Therefore, estimates of secondary production are crucial to understand the ecosystem functioning, and it is essential for the monitoring and management of marine resources. Composition and distribution of benthic macrofauna secondary production (P/B ratio and total production) of Campos Basin continental shelf were investigated in two different periods, through Brey's (2001) empirical model. Values for sampling stations varied from 0,72 to 2,56 y^{-1} for community P/B ratio and 13,05 to 265,66 $kJ\ m^{-2}\ y^{-1}$ for total production. The studied region seems to be an area with different sub environments, which offers a large benthic diversity, where Polychaeta was the dominant group. The shelf north region presented the highest values of species richness, P/B ratio and secondary production. Besides that, shallow regions (25 meters) have also highlighted for presenting higher estimations of various parameters, evidencing that shallow areas are more productive. The variables that most had influenced the secondary production were chlorophyll, temperature and depth, all those are essentially related to the availability and quality of food that reaches the bottom. The macrofauna diversity and species richness didn't evidence a strong relation with secondary production variations. A large proportion of the spatial variation in secondary production estimates was not explained by environmental characteristics. The nature of benthic communities (taxonomic types) varies between those habitats, since a combination of environmental variables can affect in distinct ways the characteristics of each taxon. Therefore, it is difficult to recognize the precise mechanism that causes changes in the secondary production of benthic communities.

Keywords: Secondary production; Macrofauna; Continental shelf; Biodiversity.

1. Introdução

Em um ecossistema, a produção é o principal meio pelo qual a energia torna-se disponível para ser transmitida de um nível trófico para outro, e é uma medida importante para entender a relevância de uma população dentro da comunidade e do ecossistema. Por definição, a produção secundária é a estimativa da incorporação de matéria orgânica ou energia por unidade de tempo e área (Cusson & Bourget 2005). Integra a influência de inúmeras variáveis bióticas e condições ambientais que afetam o crescimento de um indivíduo e a mortalidade de uma população (Cusson & Bourget 2005). Esse descritor varia basicamente em função do crescimento dos indivíduos, do padrão de recrutamento, das taxas metabólicas, da mortalidade, da imigração e emigração observadas na natureza (Sardá 1997). A produção é diretamente relacionada à dinâmica das populações e é um parâmetro chave em ecologia (Sardá 1997, Sardá et al. 1999). Desta forma, é uma medida fundamental para entender o funcionamento e para avaliar a disponibilidade de recursos do ecossistema (Tagliapietra et al. 2007).

A produção secundária assume um papel fundamental na quantificação da dinâmica do ecossistema por identificar mais de um caminho para o fluxo de energia (Tumbiolo & Downing 1994), sendo um parâmetro mais funcional que a biomassa. A produção secundária pode subsidiar o entendimento de importantes questões ecológicas como a transferência de energia dentro de comunidades, o monitoramento e o manejo racional de recursos marinhos (Tumbiolo & Downing 1994, Bolam et al. 2010, Dolbeth et al. 2011). Apesar da evidente relevância desse parâmetro ecológico, observa-se uma escassez de estudos em ambientes marinhos, principalmente para comunidades e ecossistemas. Além disso, o número limitado de estudos geralmente impede o desenvolvimento e acurácia de modelos ecossistêmicos (Salvanes et al. 1992, Heath 2005). A relação entre produção, biodiversidade e estabilidade das comunidades pode ter profundas implicações para o manejo dos ecossistemas e para a conservação da biodiversidade (Bolam et al. 2010).

Os ecossistemas marinhos apresentam diversas condições ambientais, como diferentes tipos de sedimento, variadas temperaturas e amplo gradiente batimétrico. Esses fatores são considerados como importantes variáveis que

afetam o metabolismo e crescimento de invertebrados, assim como a disponibilidade (Bayne & Worrall 1980, Fréchette & Bourget 1985, Brey & Hain 1992) e qualidade de alimento (Willows 1987, Vetter 1998), aumentando os níveis de produção (Nakaoka 1992, Littorin & Gilek 1999). As tendências nas taxas de P/B entre os ambientes têm sido investigadas, indicando a importância tanto de fatores bióticos (origem taxonômica) quanto de abióticos (temperatura e profundidade) (Brey & Clarke 1993).

Os invertebrados bentônicos representam um importante elo no fluxo de energia de um ecossistema, incluindo a reciclagem da matéria orgânica no sedimento. Logo, conhecer dos padrões ecológicos da macrofauna bentônica e entender a variação da produção bentônica, assim como os fatores que influenciam esta produção, é de importância central para o entendimento do fluxo de energia no ambiente (Bolam et al. 2010). Assim, a diversidade da macrofauna fornece uma ferramenta ideal para explorar as relações entre biodiversidade e funcionamento do ecossistema (Snelgrove 1999).

A produção secundária bentônica pode ser medida através de métodos denominados diretos ou indiretos. Os métodos diretos geram uma medida real da produção secundária, porém requerem intensos e repetidos programas de amostragem e intenso esforço laboratorial que inclui minuciosa atividade de medição dos indivíduos amostrados (Benke 1993). Além disso, estes programas levam muito tempo e são muito custosos (Rigler & Downing 1984, Sprung 1993, Medernach 1999, Dolbeth et al. 2003).

Em decorrência das dificuldades supracitadas na aplicação de métodos denominados clássicos ou diretos, pesquisadores desenvolveram, durante as últimas décadas, vários métodos para estimar a produção secundária bentônica, conhecidos também como modelos empíricos (ou indiretos) (e.g., Robertson 1979, Banse & Mosher 1980, Schwinghamer et al. 1986, Brey 1990, 2001, Edgar 1990, Morin & Bourassa 1992, Sprung 1993, Tumbiolo & Downing 1994). Os modelos empíricos foram desenvolvidos para estimar a produção secundária através de parâmetros e variáveis ambientais facilmente obtidos (e.g. Zaika 1970, Banse & Mosher 1980, Tumbiolo & Downing 1994, Brey 1999, 2001), sem o requerimento de intensos programas de amostragem (Cusson & Bourget 2005). Modelos para habitats de água doce já foram amplamente abordados na literatura (Banse & Mosher 1980, Plante & Downing 1989, Morin

& Bourassa 1992, Benke 1993), assim como modelos marinhos (Robertson 1979, Edgar 1990, Tumbiolo & Downing 1994, Cartes et al. 2002), ou ambos os ambientes (Schwinghamer et al. 1986, Brey 1990, 1999, 2001). Estes estudos exploraram o efeito de variáveis bióticas como massa individual máxima, expectativa de vida, massa corporal média, biomassa populacional, mobilidade e variáveis abióticas, como profundidade e temperatura, nas taxas de produção e renovação (P/B). Apesar de fornecer apenas uma estimativa da produção secundária, os métodos indiretos têm a vantagem de serem aplicados a *posteriori* a dados já existentes (Tagliapietra et al. 2007).

Outra questão a ser ressaltada diz respeito à velocidade de resposta. Tempo e custo são importantes restrições para a maioria dos estudos, e quando comunidades inteiras são estudadas, a aplicação de tais modelos é de grande ajuda. Cusson & Bourget (2005) avaliaram alguns destes modelos e concluíram que eles predizem com sucesso os valores de produção observados. O ideal seria obter informações separadamente para todas as espécies no sistema, mas, considerando os custos na obtenção dos dados, estimativas de produção de grandes grupos taxonômicos são consideradas uma alternativa aceitável (Nilsen et al. 2006), uma vez que a maioria dos modelos ecossistêmicos utilizam grupos específicos como indicadores de toda comunidade. Ainda assim, estimativas obtidas por estes métodos devem ser analisadas com cautela, já que em alguns casos, podem trazer informações errôneas (Sprung 1993, Morin 1997, Medernach 1999, Brey 2001, Mistri et al. 2001).

A escolha do método dependerá do objetivo e tipo de amostragem proposta. Para estudos sobre o entendimento de padrões de larga escala, métodos indiretos têm sido largamente utilizados, com a vantagem de poderem ser aplicados a *posteriori* utilizando a base de dados. Contudo, diferenças metodológicas como a amostragem, o processamento das amostras e a estimativa decorrente dos métodos para o cálculo da produtividade impedem a comparação entre os estudos e a harmonização de estimativas através de diferentes áreas. Consequentemente, pouco se sabe a respeito das variações espaciais das estimativas de produção secundária e os fatores que contribuem para essas diferenças no ambiente.

O presente estudo é parte de uma pesquisa na região da Bacia de

Campos intitulada Projeto de Caracterização Regional da Bacia de Campos (PCR-BC), que teve por objetivo a caracterização física, química e biológica dos diferentes ambientes (Plataforma Continental e Talude) da Bacia de Campos. Este projeto atende ao Termo de Ajuste de Conduta (TAC) das atividades de perfuração marítima da Petrobras na Bacia de Campos, firmado entre o Instituto Brasileiro do Meio Ambiente e dos Recursos Naturais Renováveis (IBAMA) e Petróleo Brasileiro S.A. (PETROBRAS) em 11 de agosto de 2004 (plano de trabalho BR-Bentos-2009/Cenpes/Petrobras). Para viabilizar o desenvolvimento das análises do meio natural (água, sedimento e biota), foi criado o projeto Habitats - Heterogeneidade Ambiental da Bacia de Campos, sob a coordenação geral do Centro de Pesquisas da Petrobras (CENPES/PETROBRAS), e o envolvimento de 20 instituições de pesquisa brasileiras. O conhecimento gerado prevê melhorias no planejamento e na gestão ambiental da região.

O presente trabalho levantou a hipótese de que as características abióticas, tais como profundidade, temperatura, granulometria, carbonato, carbono orgânico total, clorofila e feoftina; e bióticas, tais como riqueza e diversidade, influenciam a produção secundária da macrofauna bentônica. A hipótese nula seria de que estas variáveis não influenciam a variação da produção secundária da macrofauna bentônica.

2. Objetivos

O presente estudo teve como objetivo verificar a relação entre a produção secundária dos principais grupos da macrofauna – Polychaeta, Crustacea e Mollusca – com a biodiversidade bentônica da Plataforma Continental da Bacia de Campos. Para isso, a) foi estimada a produção secundária dos três principais grupos da macrofauna bentônica (Polychaeta, Crustacea e Mollusca); b) foram discutidas as variações de produção em diferentes ambientes da plataforma, particularmente nos diferentes substratos e isóbatas; e c) a produção secundária foi relacionada com a riqueza e diversidade da macrofauna bentônica.

3. Metodologia

3.1. Área de estudo

A área de estudo compreende parte da Plataforma Continental da Bacia de Campos (20.5°S, 23°S, Figura 1), localizada nos estados do Rio de Janeiro e Espírito Santo, Brasil. O fundo oceânico é complexo, formado por areias de diferentes frações granulométricas, com áreas que apresentam elevadas porcentagens de lama e cascalho (Lana et al. 1996, Saavedra et al. 1999, ver Veloso et al., no prelo).

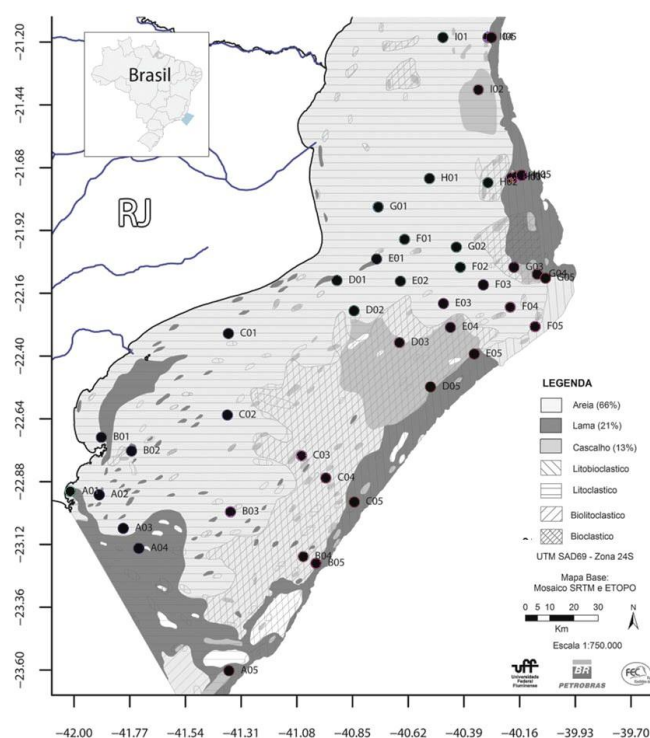


Figura 1: Mapa de localização da Bacia de Campos e das estações de coleta da Plataforma Continental.

3.2. Metodologia de Campo e Laboratório

As coletas foram realizadas durante os meses de janeiro (período chuvoso) e agosto (período seco) do ano de 2009. Foram amostradas em triplicata 45 estações distribuídas nas isóbatas de 25, 50, 75, 100 e 150 metros

sobre 9 transectos distribuídos perpendiculares à costa. A descrição detalhada da metodologia pode ser vista em Veloso et al. (no prelo). Apenas organismos da macrofauna retidos em malha de 0,5 mm foram considerados nas análises. A biomassa úmida dos três principais grupos da macrofauna em nível de família foi estimada utilizando-se uma balança digital com acurácia de 0,0001 gramas. Os dados de biomassa foram convertidos para valores por m^2 para as análises.

3.3. Análise de dados

O número de organismos da macrofauna bentônica foi estimado pela área amostral equivalente a $0,04 m^2$, e foram calculados os parâmetros descritores da comunidade (abundância relativa, riqueza absoluta e índice de diversidade Shannon-Wiener) por estação de coleta para os dois períodos amostrados (chuvoso e seco) (Veloso et al., no prelo).

A Análise de Componentes Principais (PCA) foi realizada para avaliar as relações entre as variáveis abióticas e os pontos de coleta (Pielou 1984). Para esta análise, foram utilizados os parâmetros: temperatura da água (fundo); profundidade; porcentagem de silte/argila, areia média e cascalho; carbonato; carbono orgânico total; clorofila e feoftina.

Foram estimadas a razão P/B (ano^{-1}) e a produção secundária (P, $kJ m^{-2} ano^{-1}$) de Polychaeta, Crustacea, Mollusca e macrofauna total (que consistiu no cálculo a partir da soma dos indivíduos dos três grandes grupos) para cada estação de coleta da plataforma continental da Bacia de Campos, através do modelo empírico sugerido por Brey (2001). Este modelo se mostrou como o mais adequado para as condições ambientais do presente trabalho, já que incorpora diferentes variáveis em sua equação, além de ser o modelo mais utilizado na literatura. Para isso, os dados de biomassa úmida foram convertidos para dados em peso seco livre de cinzas (PSLC) e depois para valores de energia (kJ) utilizando-se fatores de conversão publicados na literatura. Em seguida, foram convertidos em valores de produção através da planilha disponível na Internet: <http://www.thomas-brey.de/science/virtualhandbook/navlog/index.html> (Brey 2001), cujo modelo é representado abaixo:

$$\log_{10} P/B = 7.947(-2.294 \log_{10} M - 2409.856 \times (1 / (T+273))) + 0.168 \times (1 / D) + \\ 0.194SubT + 0.180InEpi + 0.277MoEpi + 0.174Taxon1 - 0.188Taxon2 + \\ 0.33Taxon3 - 0.062Habitat1 + 582.851 \times (\log_{10} M \times (1 / (T+273)))$$

onde *P*, produção; *B*, biomassa média; *M*, massa corporal individual média; *T*, temperatura média da água junto ao fundo (°C) para cada estação; *D*, profundidade (m) para cada estação; *SubT*, subtidal (*SubT*=1) ou intertidal (*SubT*=0); *InEpi*, infauna (*InEpi*=1) ou epifauna (*InEpi*=0); *MoEpi*, epifauna móvel (*MoEpi*=1) ou não (*MoEpi*=0); *Taxon1*, Annelida ou Crustacea (*Taxon1*=1) ou outro taxon (*Taxon1*=0); *Taxon2*, se Echinodermata (*Taxon2*=1) ou outro taxon (*Taxon2*=0); *Taxon3*, se Insecta (*Taxon3*=1) ou outro taxon (*Taxon3*=0); *Habitat1*, lago (*Habitat1*=1) ou outro habitat (*Habitat1*=0).

Foram realizadas análises de correlação (Correlação de Spearman) entre a razão *P/B* e as variáveis ambientais. O mesmo teste foi aplicado para a comparação desta razão com a riqueza e a diversidade. Em seguida, foi utilizada a análise de variância (ANOVA unifatorial) para a comparação da razão *P/B* entre as isóbatas. Nos casos em que ocorreram diferenças significativas, aplicou-se o teste *a posteriori* de Tukey. Para verificar se ocorreram diferenças significativas para a razão *P/B* entre os dois períodos analisados (chuvoso e seco) foi realizado o teste *t de Student*. Para as análises de variância e teste *t*, os dados de normalidade e homocedastidade foram previamente testados, por meio dos testes Kolmogorov-Smirnov e Shapiro-Wilk, respectivamente. No caso de valores não normais, foi utilizado o teste de Mann-Whitney (para comparação de duas médias).

Todos os testes citados acima foram repetidos para a produção secundária (*P*). As análises foram realizadas através dos softwares de estatística MVSP 3.13 e Statistica 7.0 para Windows.

4. Resultados

No período chuvoso, os dois principais eixos da Análise dos Componentes Principais obtiveram 70,58% de explicação da variância dos dados (Figura 2A). O eixo I (43,76%) evidenciou elevada correlação de estações lamosas localizadas principalmente ao sul da plataforma com proporção de silte/argila e COT, e carbonato, relacionado às estações profundas. No lado negativo, este eixo apresentou maior correlação com estações localizadas em águas rasas com grande contribuição de fração de areia, teor de clorofila e temperatura. O eixo II (26,82%) apresentou os maiores valores de correlação para as variáveis cascalho e carbonato, relacionadas às estações localizadas na isóbata de 150 m. Para o período seco, os dois principais eixos apresentaram uma variação associada de 37,44% no eixo I e 27,85% no eixo II, somando uma variância total de 65,30%, com $p < 0,0001$ (Figura 2B). A relação das variáveis com as estações de coleta evidenciou um padrão muito similar ao apresentado no período chuvoso.

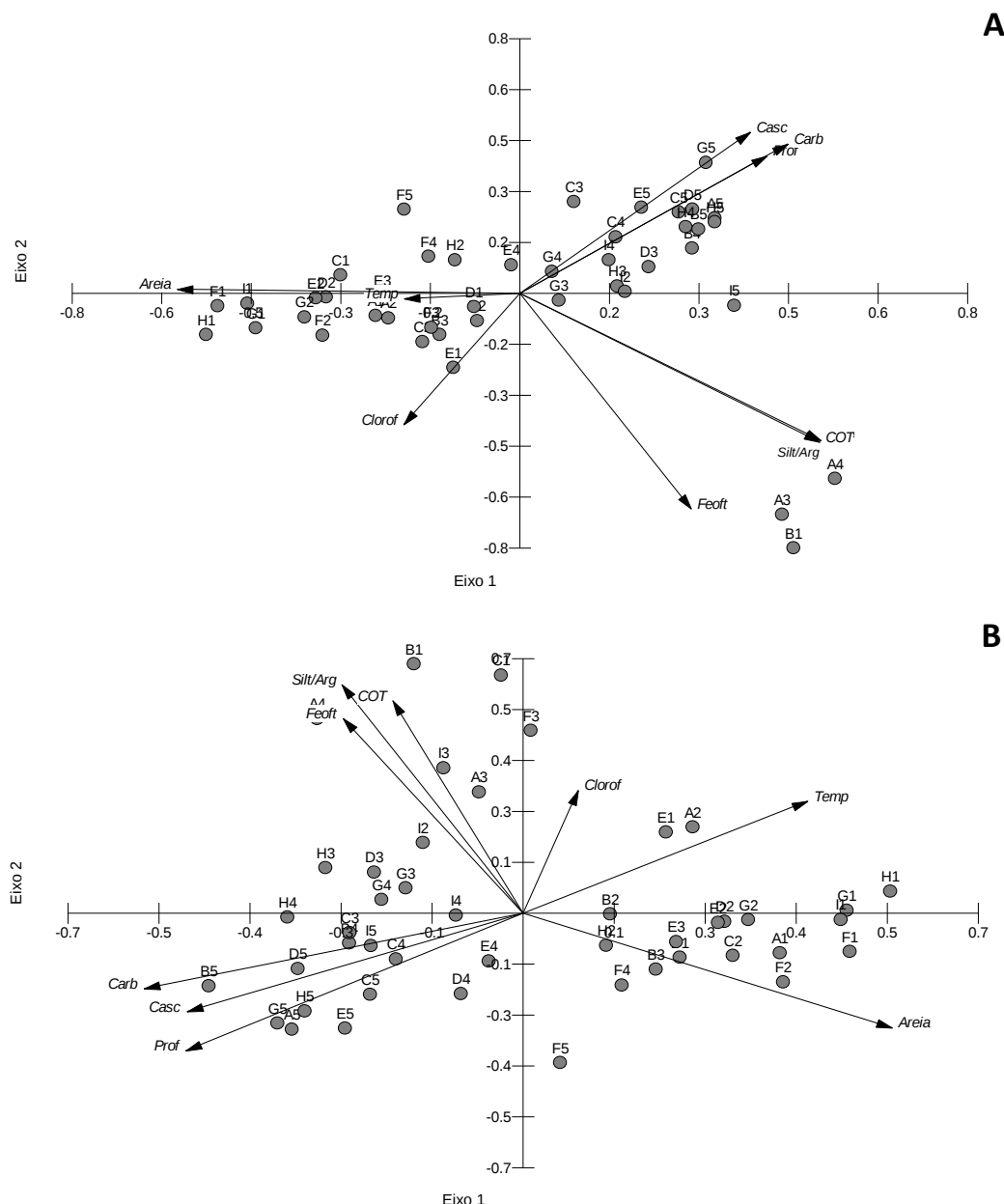


Figura 2: Diagrama de ordenação com resultado do PCA para os períodos chuvoso (A) e seco (B). Variáveis ambientais (Temp = temperatura; Prof = profundidade; Silt/Arg = % de silte/argila; Areia = % de areia; Casc = % de cascalho; Carb = % carbonatos no sedimento; COT = carbono orgânico total; Clorof = clorofila; Feoft = feoftina).

A abundância total da macrofauna bentônica durante o período chuvoso foi de 36.477 indivíduos ($\bar{x}$ = 268,14 ind./0,04m² $\pm$ 147,57) e 28.011 indivíduos ($\bar{x}$ = 193,24 ind./0,04m² $\pm$ 95,18) no período seco. Em ambos os períodos, Polychaeta foi o grupo dominante (de 52% a 65% do total de indivíduos coletados no período chuvoso e seco, respectivamente), seguido por Crustacea

(38% e 26%) e Mollusca (3% e 2%). Os demais grupos (Echinodermata, Nemertea, Sipuncula, Echiura, Picnogonida e Priapulida) foram encontrados no sedimento, mas em menor abundância (7% em ambos os períodos), portanto não foram incluídos nas análises.

A biomassa úmida total foi de $732,8543 \text{ g m}^{-2}$ ($\bar{x} = 17,0431 \pm 16,9383$) para o período chuvoso e $558,0193 \text{ g m}^{-2}$ ($\bar{x} = 12,4004 \pm 9,6639$) para o período seco. No período chuvoso, os maiores valores de biomassa concentraram-se principalmente nas isóbatas de 25 e 50 metros (Figura 3). No período seco, a região ao sul da plataforma apresentou valores mais elevados de biomassa, com destaque para as estações A03 e C01. Em ambos os períodos, o grupo Polychaeta foi o principal contribuinte para a biomassa, seguido de Crustacea e Mollusca.

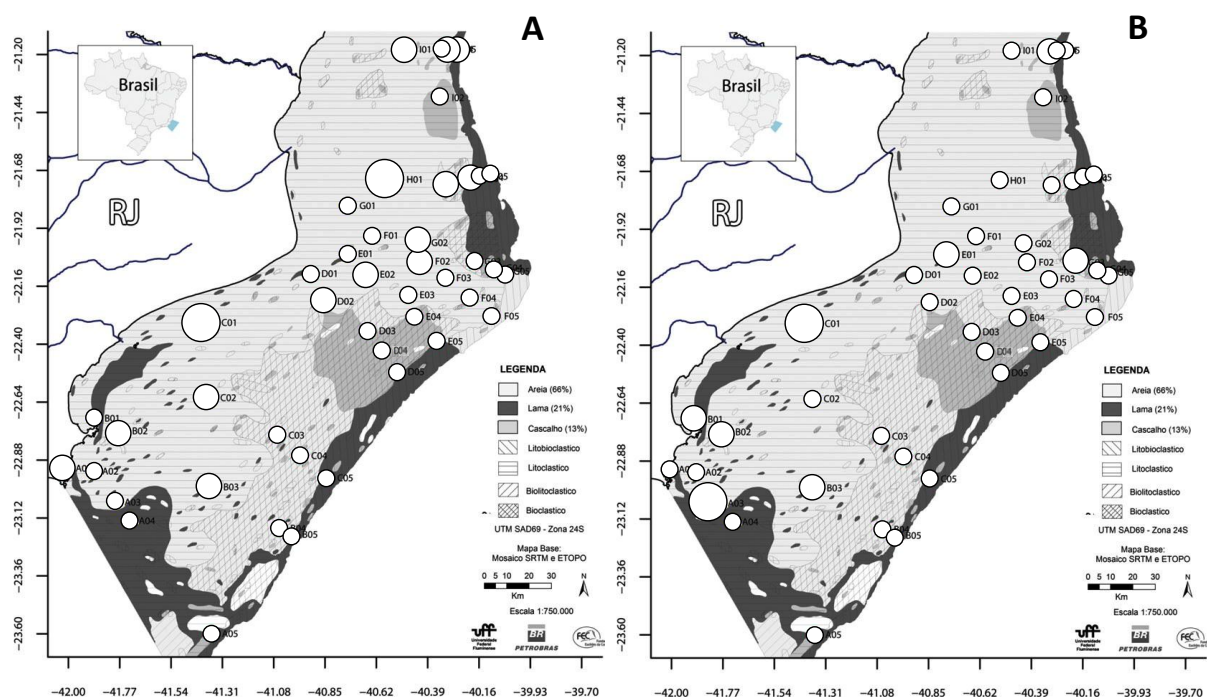


Figura 3: Mapas representativos da proporção da biomassa úmida (g m^{-2}) total da macrofauna bentônica nas estações de coleta na plataforma continental da Bacia de Campos, nos períodos chuvoso (A) e seco (B). Proporção baixa: de 1,7592 a 19,2960 g m^{-2} ; média: de 19,2961 a 36,8329 g m^{-2} ; alta: de 36,8330 a 89,4429 g m^{-2} .

A riqueza de espécies (S) pouco variou entre os dois períodos amostrados, no entanto, o período seco apresentou uma tendência a menores valores de riqueza comparados ao período chuvoso (Figura 4). No período

chuvoso, a riqueza variou de 21 a 125 espécies ($\bar{x} = 65,59 \pm 24,81$) e, no período seco, de 9 a 99 espécies ($\bar{x} = 51,08 \pm 18,71$). Os maiores valores foram observados na região ao norte da plataforma, principalmente nas isóbatas de 50 e 75 m. O índice de diversidade de Shannon Wiener (H') variou de 2,29 a 6,12 ($\bar{x} = 4,84 \pm 0,68$) no período chuvoso e de 2,01 a 5,86 ($\bar{x} = 4,61 \pm 0,74$) no período seco, evidenciando valores inferiores nas estações B01, C01 e F05 para os dois períodos de estudo (Figura 5). Valores elevados de diversidade foram observados nas isóbatas de 50 a 100 m, em ambos os períodos apontados nas estações C04, G04 e I02.

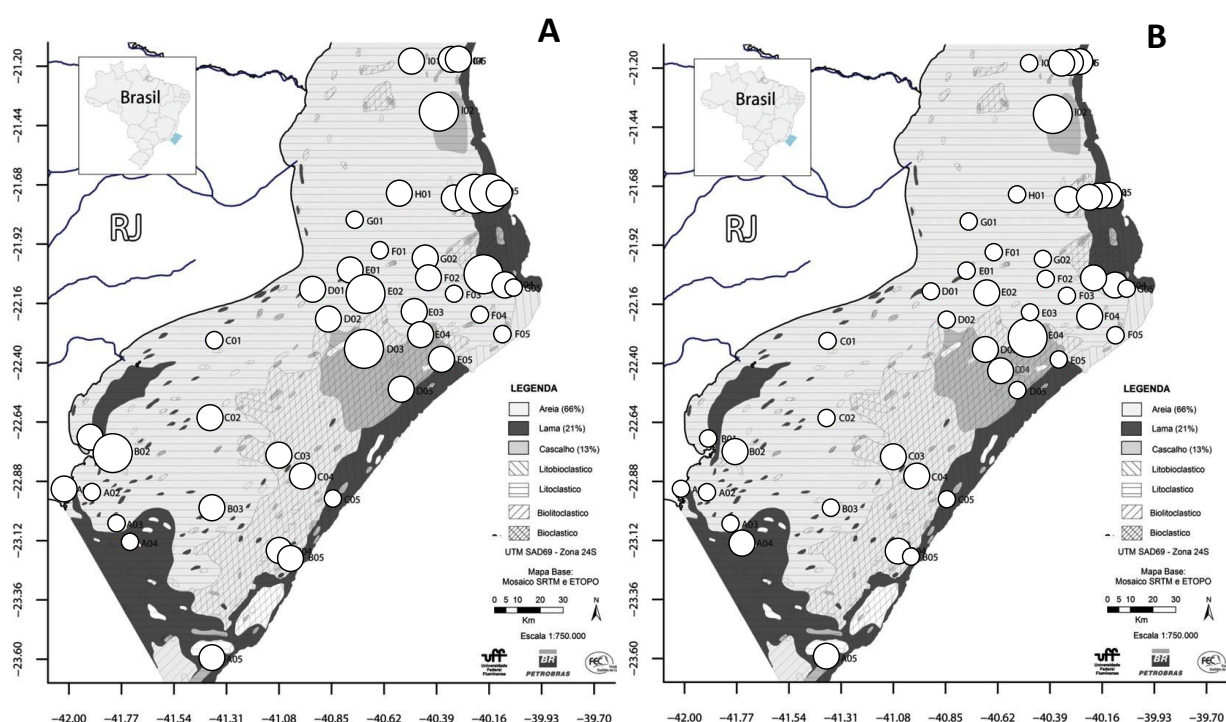


Figura 4: Mapas representativos da proporção da riqueza de espécies (S) total da macrofauna bentônica nas estações de coleta na plataforma continental da Bacia de Campos, nos períodos chuvoso (A) e seco (B). Proporção baixa: de 9,33 a 48,00; média: de 48,01 a 86,68; alta: de 86,69 a 125,33. (Adaptado de Veloso et al., no prelo).

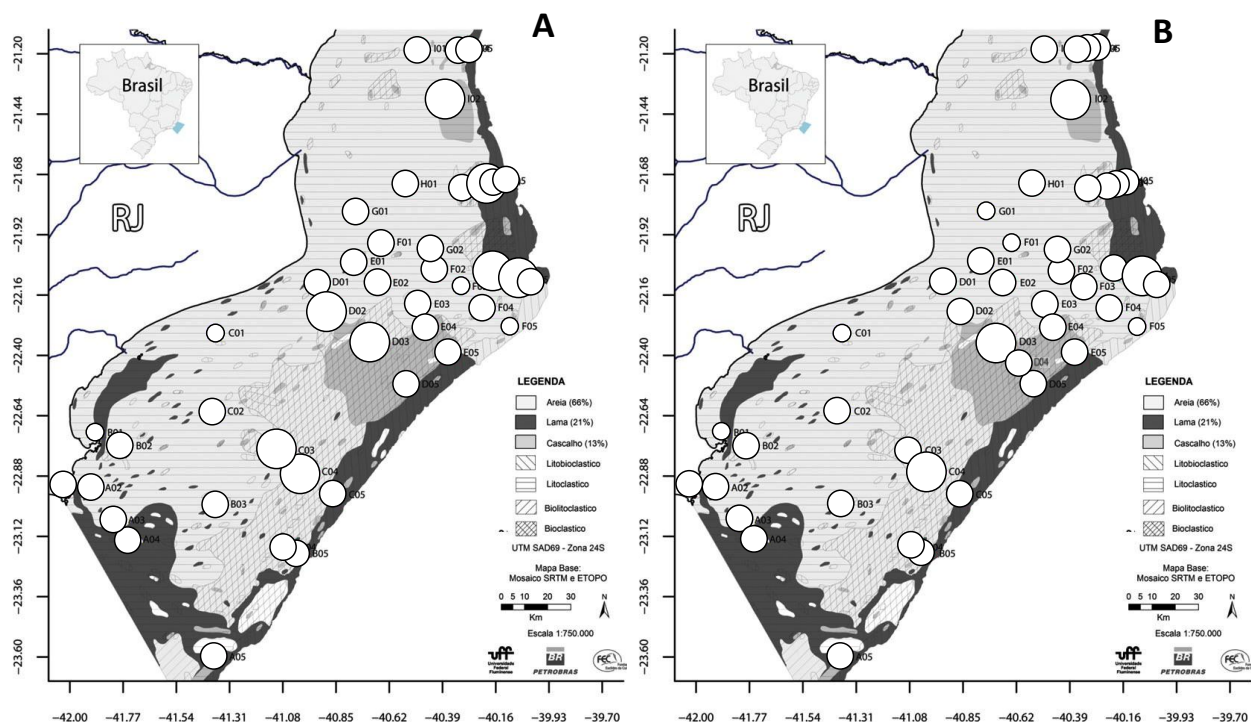


Figura 5: Mapas representativos da proporção da diversidade (H') total da macrofauna bentônica nas estações de coleta na plataforma continental da Bacia de Campos, nos períodos chuvoso (A) e seco (B). Proporção baixa: de 2,01 a 4,00; média: de 4,01 a 5,38; alta: de 5,39 a 6,12. (Adaptado de Veloso et al., no prelo).

A razão P/B total variou entre 0,72 e 2,40 ano⁻¹ no período chuvoso e entre 1,01 e 2,56 ano⁻¹ no período seco, com média total de 1,35 ($\pm 0,31$) e 1,65 ($\pm 0,37$), respectivamente. Quando os valores de P/B foram comparados entre os períodos amostrados, o resultado foi significativo para todos os grupos (Polychaeta: $U=498$; $p=0,0000$; Crustacea: $U=597$; $p=0,0019$; Mollusca: $t=-3,1872$; $p=0,0020$; Macrofauna: $t=-4,1835$; $p=0,0000$), com valores significativamente maiores no período seco. De um modo geral, a proporção total de P/B ao longo da plataforma continental apresentou suas maiores taxas no norte da plataforma, principalmente no período seco (Figura 6). Entre os principais grupos, a razão P/B mostrou-se mais elevada para Mollusca na maioria das estações, com exceção de A04, D05, E05 e G01, estações onde Crustacea foi o grupo predominante. Polychaeta apresentou sempre as menores taxas de P/B.

As estações de coleta que apresentaram os maiores valores de P/B para Polychaeta foram G01, C01 e G04 (2,91, 2,31 e 2,26 ano⁻¹, respectivamente), e

os menores ocorreram nas estações G02, C02, A01 (1,06, 1,17 e 1,18 ano⁻¹, respectivamente), em ambos os períodos. Para Crustacea, a estação G01 também apresentou o maior valor, seguido de F01 e D05 (5,79, 4,71 e 4,03 ano⁻¹, respectivamente), e os menores valores foram em C01, D02 e E02 (0,72, 1,07 e 1,08 ano⁻¹, respectivamente). Mollusca obteve as maiores taxas de P/B em F05, F01 e I01 (7,81, 5,90 e 5,15 ano⁻¹, respectivamente), e as menores em A01, A03 e C02 (1,41, 1,44 e 1,50 ano⁻¹, respectivamente) (Figura 6).

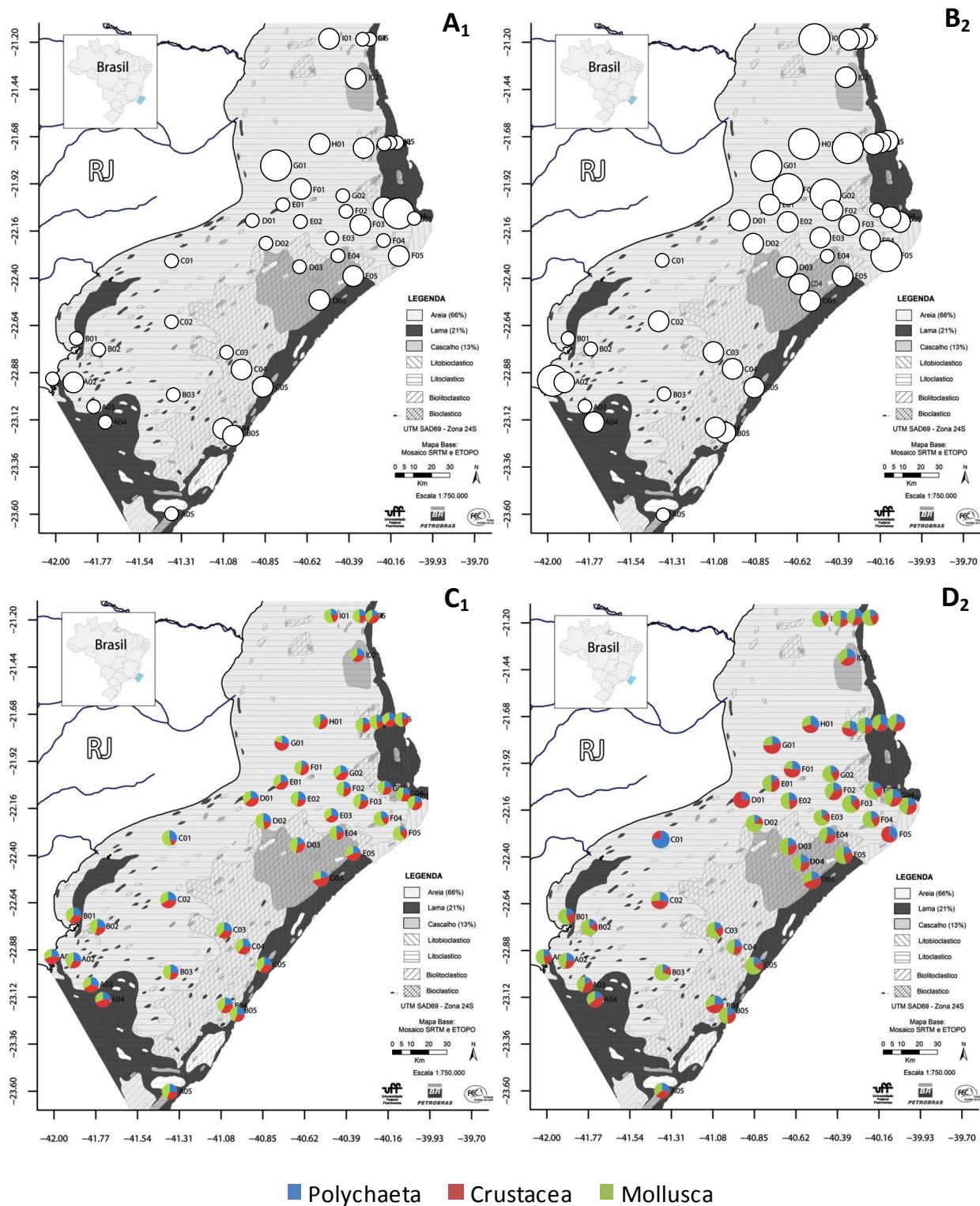


Figura 6: Mapas representativos da proporção da razão P/B (ano⁻¹) total da macrofauna bentônica (A e B) e da proporção entre Polychaeta, Crustacea e Mollusca (C e D) nas estações de coleta na plataforma continental da Bacia de Campos, nos períodos chuvoso (1) e seco (2). Proporção baixa: de 0,72 a 1,33 ano⁻¹; média: de 1,34 a 1,95 ano⁻¹; alta: de 1,96 a 2,56 ano⁻¹.

A produção secundária variou de 17,47 a 265,66 $\text{kJ m}^{-2} \text{ano}^{-1}$ ($\bar{x} = 71,87 \pm 42,95$) no período chuvoso, e de 13,05 a 232,67 $\text{kJ m}^{-2} \text{ano}^{-1}$ ($\bar{x} = 61,86 \pm 37,18$) no período seco. O período chuvoso apresentou valores significativamente maiores apenas para Mollusca ($U=614$; $p=0,0031$) quando comparados os períodos amostrados. Os maiores valores foram observados na região mais ao norte da plataforma, com destaque para a estação H01 e para a estação C01 ao sul, para o período chuvoso (Figura 7). O período seco apresentou as taxas mais elevadas ao sul da plataforma, principalmente nas estações A03 e C01. Polychaeta foi o principal grupo contribuindo para a produção total da macrofauna. No entanto, nas estações C01, D02 e E02, Crustacea foi o mais representativo. Mollusca apresentou valores sempre muito baixos, com exceção da estação G01, onde esta estimativa foi mais elevada do que aquelas verificadas para os outros grupos (Figura 7).

Os maiores valores de produção secundária de Polychaeta ocorreram nas estações H01, H02 e I01 (169,62, 95,79 e 81,86 $\text{kJ m}^{-2} \text{ano}^{-1}$, respectivamente), enquanto C01, F05 e D05 (13,67, 16,59 e 21,27 $\text{kJ m}^{-2} \text{ano}^{-1}$, respectivamente) obtiveram os menores resultados. Crustacea apresentou maior produção nas estações C01, D02 e E02 (262,47, 74,64 e 66,86 $\text{kJ m}^{-2} \text{ano}^{-1}$, respectivamente). As menores estimativas de produção de Crustacea foram em D05, F05 e E05 (1,54, 2,42 e 4,31 $\text{kJ m}^{-2} \text{ano}^{-1}$, respectivamente). Para Mollusca, as maiores taxas ocorreram em G01, A01 e C02 (19,29, 9,79 e 8,32 $\text{kJ m}^{-2} \text{ano}^{-1}$, respectivamente), e as menores em F05, F04 e F03 (0,05, 0,26 e 0,65 $\text{kJ m}^{-2} \text{ano}^{-1}$, respectivamente) (Figura 7).

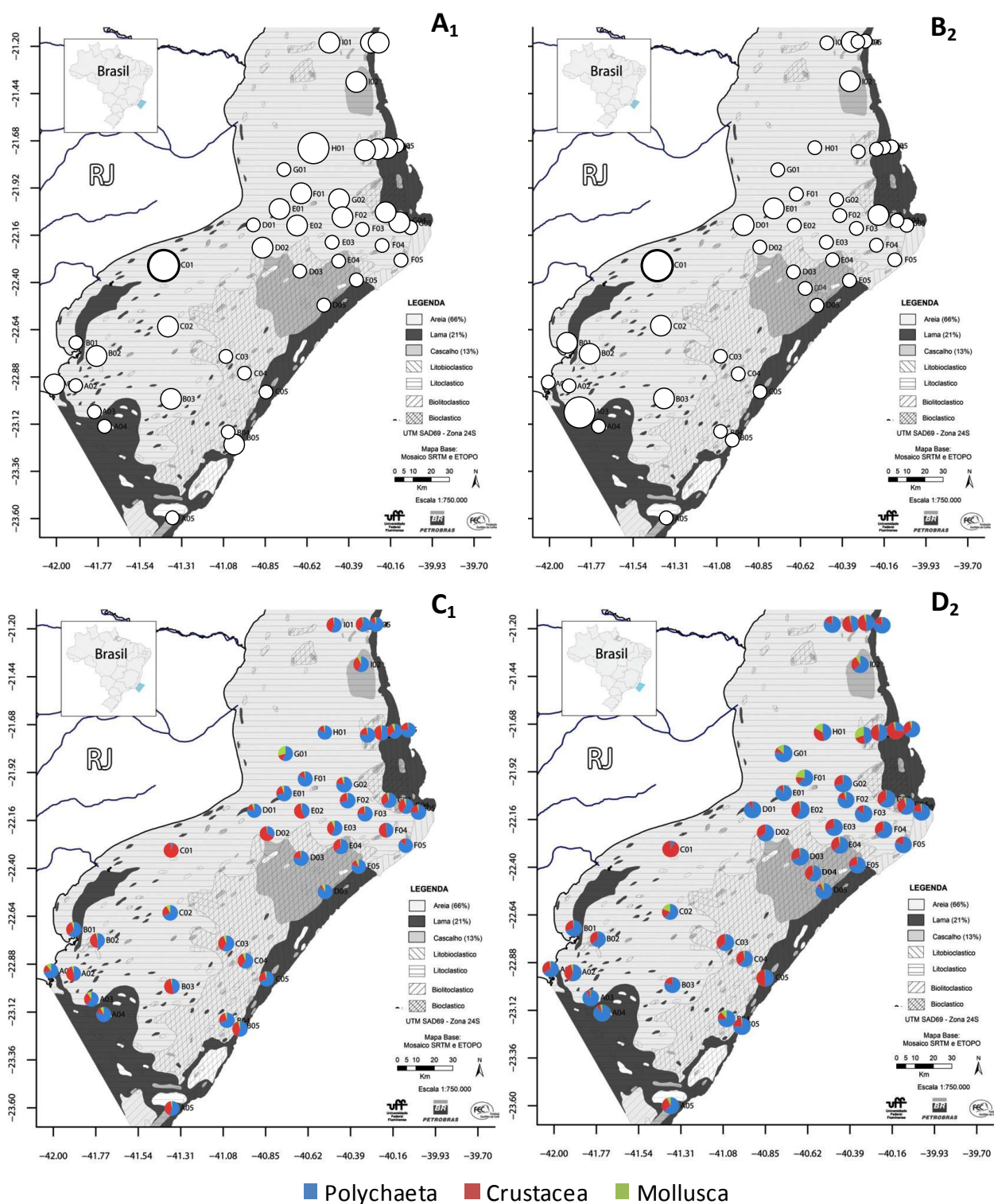


Figura 7: Mapas representativos da proporção da produção secundária (kJ m⁻² ano⁻¹) total da macrofauna bentônica (A e B) e da proporção entre Polychaeta, Crustacea e Mollusca (C e D) nas estações de coleta na plataforma continental da Bacia de Campos, nos períodos chuvoso (1) e seco (2). Proporção baixa: de 13,05 a 68,58 kJ m⁻² ano⁻¹; média: de 68,59 a 124,12 kJ m⁻² ano⁻¹; alta: de 124,13 a 179,64 kJ m⁻² ano⁻¹; alta em negrito: de 232,67 a 265,66 kJ m⁻² ano⁻¹.

A análise de correlação de Spearman foi significativa ($p < 0,05$) para a maioria dos parâmetros testados (Tabela 1), principalmente os parâmetros ambientais (temperatura, profundidade, clorofila e feoftina) e os parâmetros descritores da comunidade (riqueza e diversidade). Para os parâmetros do sedimento, somente a areia média e carbonato apresentaram correlação significativa.

Em relação à razão P/B, a variável temperatura foi significativa para todos os grupos (Polychaeta: $\rho = 0,63$; Crustacea: $\rho = 0,46$; Mollusca: $\rho = 0,35$; Macrofauna: $\rho = 0,59$). Profundidade foi correlacionada negativamente com os valores de Polychaeta ($\rho = -0,23$) e Crustacea ($\rho = -0,19$). A porcentagem de areia média mostrou-se correlacionada somente com a macrofauna total ($\rho = 0,21$). A variável feoftina apresentou resultados negativos e significativos para Polychaeta ($\rho = -0,46$), Crustacea ($\rho = -0,44$) e Macrofauna ($\rho = -0,51$). A análise de correlação com os principais parâmetros descritores da comunidade e a razão P/B mostrou correlações negativas com a riqueza (Polychaeta: $\rho = -0,25$; Crustacea: $\rho = -0,58$; Mollusca: $\rho = -0,24$; Macrofauna: $\rho = -0,31$) para todos os grupos, e com a diversidade de Crustacea ($\rho = -0,36$) e Mollusca ($\rho = -0,23$).

Em relação à produção secundária (P) (Tabela 1), temperatura foi correlacionada positivamente com todos os grupos (Polychaeta: $\rho = 0,45$; Crustacea: $\rho = 0,26$; Mollusca: $\rho = 0,24$; Macrofauna: $\rho = 0,46$), enquanto a variável profundidade apresentou resultados negativos significativos (Polychaeta: $\rho = -0,33$; Crustacea: $\rho = -0,25$; Mollusca: $\rho = -0,29$; Macrofauna: $\rho = -0,45$). A porcentagem de carbonato foi correlacionada negativamente com a produção da macrofauna total ($\rho = -0,24$). Clorofila foi correlacionada com a produção secundária de todos os grupos (Polychaeta: $\rho = 0,41$; Crustacea: $\rho = 0,25$; Mollusca: $\rho = 0,46$; Macrofauna: $\rho = 0,41$), e feoftina apresentou resultados significativos para todos os grupos (Polychaeta: $\rho = 0,29$; Crustacea: $\rho = 0,31$; Macrofauna: $\rho = 0,31$), com exceção de Mollusca. Em relação aos principais parâmetros descritores da comunidade, a análise de correlação mostrou correlações positivas e significativas com a riqueza (Polychaeta: $\rho = 0,34$; Crustacea: $\rho = 0,59$;

Mollusca: $\rho = 0,54$; Macrofauna: $\rho = 0,31$) de todos os grupos, e com a diversidade apenas para Crustacea ($\rho = 0,41$) e Mollusca ($\rho = 0,49$).

Tabela 1: Análise de correlação de Spearman (ρ) entre a razão P/B e a produção secundária (P) com os principais parâmetros ambientais e descritores da comunidade da plataforma continental da Bacia de Campos. Valores significativos em destaque, $p < 0,05$.

	P/B (ano ⁻¹)				P (kJ m ⁻² ano ⁻¹)			
	Polychaeta	Crustacea	Mollusca	Macrofauna	Polychaeta	Crustacea	Mollusca	Macrofauna
Temperatura	0,63	0,46	0,35	0,59	0,45	0,26	0,24	0,46
Profundidade	-0,23	-0,19	-0,02	-0,12	-0,33	-0,25	-0,29	-0,45
Silte/Argila	-0,05	-0,13	-0,02	-0,07	-0,05	0,08	-0,01	-0,05
Areia média	0,18	0,18	0,14	0,21	-0,07	-0,11	-0,02	-0,07
Cascalho	0,02	-0,12	-0,02	0,04	-0,08	0,07	-0,05	-0,15
Carbonato	-0,04	-0,10	-0,08	0,00	-0,18	-0,03	-0,06	-0,24
COT	-0,05	-0,12	-0,01	-0,07	-0,05	0,08	-0,02	-0,05
Clorofila	0,12	0,11	0,00	0,12	0,41	0,25	0,46	0,41
Feoftina	-0,46	-0,44	-0,20	-0,51	0,29	0,31	0,13	0,31
Riqueza	-0,25	-0,58	-0,24	-0,31	0,34	0,59	0,54	0,31
Diversidade	-0,10	-0,36	-0,23	-0,04	0,07	0,41	0,49	0,06

A análise de variância (ANOVA unifatorial) da razão P/B para os principais grupos da macrofauna bentônica nas diferentes isóbatas apresentou diferenças significativas para Polychaeta ($F_{4,83} = 3,201$; $p = 0,0169$) e Crustacea ($F_{4,83} = 4,4507$; $p = 0,0026$). Para os valores de P/B de Polychaeta, foi observado que a isóbata de 25 m foi diferente de 75 e 150 m. Por outro lado, para Crustacea as isóbatas de 25 e 150 m não apresentaram diferenças entre si (Tabela 2). Em relação à produção secundária, a análise de variância apresentou diferenças significativas para Polychaeta ($F_{4,83} = 3,6017$; $p = 0,0093$), Mollusca ($F_{4,83} = 3,5698$; $p = 0,0097$) e macrofauna total ($F_{4,83} = 3,5698$; $p = 0,0002$). Em todos os casos, foi verificada diferença nos valores de produção entre as isóbatas de 25 e 150 m (Tabela 3), com a isóbata de 25 m apresentando os valores mais elevados.

Tabela 2: Resultado do teste *a posteriori* de Tukey aplicado ao resultado da ANOVA unifatorial para a comparação entre os valores da razão P/B dos grupos entre as isóbatas. Valores de $p < 0,05$. Isóbatas representadas por uma mesma letra indicam ausência de diferenças significativas.

Grupo	Isóbatas (m)	Média $\pm$ Erro padrão	Contrastes
Polychaeta	25	2,05 $\pm$ 0,10	a
	50	1,70 $\pm$ 0,10	a c
	75	1,53 $\pm$ 0,11	b c
	100	1,70 $\pm$ 0,11	a c
	150	1,60 $\pm$ 0,10	b c
Crustacea	25	3,37 $\pm$ 0,23	a
	50	2,32 $\pm$ 0,23	b c
	75	2,13 $\pm$ 0,24	b c
	100	2,26 $\pm$ 0,24	b c
	150	2,65 $\pm$ 0,23	a c

Tabela 3: Resultado do teste *a posteriori* de Tukey aplicado ao resultado da ANOVA unifatorial para a comparação entre os valores de produção secundária dos grupos entre as isóbatas. Valores de $p < 0,05$. Isóbatas representadas por uma mesma letra indicam ausência de diferenças significativas.

Grupo	Isóbatas (m)	Média $\pm$ Erro padrão	Contrastes
Polychaeta	25	60,13 $\pm$ 5,73	a
	50	53,31 $\pm$ 5,73	a b
	75	54,24 $\pm$ 5,90	a b
	100	39,79 $\pm$ 5,90	a b
	150	33,90 $\pm$ 5,73	b
Mollusca	25	4,87 $\pm$ 0,81	a
	50	4,73 $\pm$ 0,81	a
	75	2,26 $\pm$ 0,83	a b
	100	2,57 $\pm$ 0,83	a b
	150	1,43 $\pm$ 0,81	b
Macrofauna total	25	95,71 $\pm$ 8,54	a
	50	72,76 $\pm$ 8,54	a c
	75	71,09 $\pm$ 8,79	a c
	100	52,78 $\pm$ 8,79	b c
	150	40,87 $\pm$ 8,54	b c

5. Discussão

5.1. Razão P/B e produção total da comunidade

O presente estudo produziu dados inéditos para a costa brasileira, além de gerar dados de produção para uma região tropical, geralmente pouco abordada na literatura. A produção secundária de comunidades bentônicas marinhas não é estimada com a mesma frequência que a abundância ou biomassa da fauna, devido principalmente a dificuldades metodológicas e de amostragem, táxons considerados, tamanho da malha, e o método de cálculo adotado (Cartes & Sorbe 1999, Bolam et al. 2010).

Dentre os grupos taxonômicos identificados, os poliquetas, seguidos de crustáceos e moluscos, foram os grupos mais diversificados e abundantes da macrofauna, independente do tipo de fundo ou profundidade. Resultados semelhantes são relatados em estudos de plataformas continentais em diversas partes do mundo (Alongi & Christoffersen 1992, Tselepides et al. 2000, Ellingsen 2002, Joydas & Damodaran 2009, Schückel et al. 2010). A influência do tipo de sedimento na estruturação das comunidades bentônicas é bem documentada há décadas (Gray 1974, Anderson 2008, Cosentino & Giacobbe 2008). A Bacia de Campos apresentou um verdadeiro mosaico sedimentar ao longo da plataforma. Na porção sul da plataforma interna, a granulometria foi composta por altas porcentagens de argila, silte e areia fina (Figueiredo et al. 2013), enquanto que nas isóbatas mais profundas ao sul, encontrou-se sedimento composto por frações mais grossas contendo elevadas concentrações de carbonatos. A porção mais ao norte da plataforma interna foi constituída em sua maior parte por areia média, no entanto, apresentando uma maior heterogeneidade de sedimentos, onde foram registradas estações com silte, areia e grânulos.

Os valores da razão P/B e da produção secundária da macrofauna variaram bastante ao longo da plataforma. Enquanto o P/B variou de 0,72 a 2,56 ano⁻¹, a produção total variou de 13,05 a 265,66 kJ m⁻² ano⁻¹. Apesar das diferenças metodológicas de outros trabalhos, os valores aqui apresentados estão de acordo com as estimativas de outros pesquisadores. Por exemplo, um estudo na plataforma continental do Reino Unido (Bolam et al. 2010)

apresentou valores médios de produção de $103,3 \text{ kJ m}^{-2} \text{ ano}^{-1}$ e a razão P/B foi em média de $1,4 \text{ ano}^{-1}$. As estimativas de produção total do Mar do Norte entre 37 e $252,2 \text{ kJ m}^{-2} \text{ ano}^{-1}$ (Steele 1974, Buchanan & Warwick 1974, Gerlach 1978), e entre 75 e $350 \text{ kJ m}^{-2} \text{ ano}^{-1}$ no Canal da Mancha (Harvey 1950, Cooper et al. 2008) foram semelhantes. Do mesmo modo, Brey & Gerdes (1998) encontraram valores de produção variando entre $5,26$ e $252,63 \text{ kJ m}^{-2} \text{ ano}^{-1}$ na Antártica, assim como Kedra et al. (2013) estimaram a produção do Mar de Barents no norte da Europa entre $57,89$ e $194,73 \text{ kJ m}^{-2} \text{ ano}^{-1}$.

Um complicador na comparação entre estudos é o fato da maioria dos trabalhos ser realizada em regiões temperadas. Os organismos de regiões tropicais tendem à miniaturização do tamanho corpóreo (Gage & Tyler 1991, Etter & Mulinneaux 2001), além de apresentarem uma maior abundância e riqueza do que organismos de regiões temperadas. Assim, regiões temperadas tendem a apresentar baixos valores de P/B, provavelmente devido à baixa disponibilidade de alimento observada (Clarke 1991). Brey & Clarke (1993) realizaram um estudo na região Antártica e observaram baixas taxas de produtividade utilizando organismos com altos valores de massa corpórea e longos períodos de desenvolvimento. Diferenças no gradiente de baixos valores da razão P/B de regiões temperadas a altos valores de regiões tropicais foram observadas por Cusson & Bourget (2005) apenas para moluscos, enquanto outros trabalhos não identificaram tal diferença (Alongi 1990, Riddle et al. 1990). Organismos de tamanho reduzido podem ter um papel ecológico importante na assimilação do material orgânico depositado no fundo, desempenhando um papel de destaque no fluxo de matéria e energia do sistema.

Fatores bióticos podem influenciar consideravelmente as taxas de produtividade. Uma grande parte da variabilidade na produção é determinada provavelmente por características inerentes ao grupo taxonômico e sua história de vida. O grupo com as maiores taxas de P/B foi Mollusca, ao contrário do sugerido na literatura, onde Polychaeta apresenta as maiores taxas; enquanto as taxas mais baixas foram representadas por Polychaeta. As baixas taxas de P/B são geralmente relacionadas com comunidades bentônicas dominadas por táxons relativamente grandes, de vida longa e crescimento lento, como equinodermos e moluscos (Mistri & Ceccherelli 1994, Cusson & Bourget 2005).

Nestas comunidades, a energia é primeiramente utilizada para aumentar a massa corporal ao invés da reprodução e logo, a taxa de renovação da energia (ou a disponível para o próximo nível trófico) é relativamente baixa. Em contraste, altas taxas de P/B tendem a ser exibidas por comunidades dominadas por táxons relativamente pequenos, de vida curta e que crescem rápido, tipicamente poliquetas (Moller 1985). Esses táxons geralmente gastam muito mais energia na reprodução (ao invés da massa corporal) e, conseqüentemente, as taxas de renovação são maiores (Rhoads et al. 1978). É provável que, no presente estudo, o padrão inverso observado nas taxas de P/B possa estar relacionado ao menor tamanho dos moluscos em relação ao de poliquetas (observação pessoal), fazendo com que a produção seja gerada rapidamente com uma menor biomassa. Bolam & Eggleton (2014) relataram que quando a produção é predominantemente governada por um elevado número de organismos pequenos com um reduzido número de indivíduos grandes, estes últimos parecem ter um efeito desproporcional nas taxas de P/B.

Em relação à produção total, Polychaeta contribuiu para a maior parte, apesar da produção de algumas estações serem representadas principalmente por Crustacea (e.g., C01, D02, E02 e B03). Nestas estações, o grupo Crustacea apresentou seus maiores valores de biomassa. As diferenças na produção total parecem estar pouco relacionadas somente à identidade taxonômica. Apesar de existirem diferenças na contribuição de cada grupo ao longo da plataforma, de um modo geral, Polychaeta contribuiu com mais da metade da produção da macrofauna. Isso indica que a produção deve ser afetada por outros fatores além da taxa de renovação dos grupos. A produtividade de um táxon é influenciada por diferentes variáveis ambientais, as quais atuam de forma diferente nos distintos grupos taxonômicos. É possível que, enquanto algumas condições ambientais aumentem a produtividade de um táxon, outros podem ter sua produtividade reduzida pelas mesmas condições (Bolam et al. 2010).

5.2. Fatores que influenciam a produtividade

Este trabalho visou identificar quais as variáveis mais influenciam a produtividade da macrofauna bentônica na plataforma continental da Bacia de Campos. Esta avaliação incluiu tanto fatores bióticos, como riqueza e diversidade, quanto variáveis ambientais.

Para a razão P/B, os maiores e menores valores foram observados em sedimento arenoso. Para a produção secundária foi observada uma tendência de maiores valores em estações com granulometria mais grossa, como cascalho, contrariando a literatura, onde sedimentos lamosos representam as áreas mais produtivas quando comparadas a sedimentos mais grossos, já que possuem um maior teor de matéria orgânica (Moodley et al. 1998). Bolam et al. (2010) observaram um padrão similar na plataforma continental do Reino Unido, tendo maiores valores de produção em habitats com sedimento mais grosso. No entanto, ao contrário do esperado, aparentemente a granulometria não influenciou a produtividade da macrofauna do presente estudo. Apenas a macrofauna total foi correlacionada positivamente com fração de areia para a razão P/B e negativamente com a porcentagem de carbonato para a produção, porém com valores baixos de correlação. Apesar de muito discutida, a relação do tipo granulométrico com a produtividade não é tão evidente. No estudo de Bolam et al. (2011), no Reino Unido, a razão P/B da comunidade foi significativamente correlacionada com a granulometria, enquanto que para Bolam et al. (2010), a razão P/B não pôde ser explicada pela variação no tipo granulométrico. Nossos resultados sugerem que a granulometria não seria a principal variável afetando as taxas. Altas estimativas de produção observadas em ambientes com sedimento grosso e pouca matéria orgânica podem indicar que a produtividade bentônica em larga escala é regida por outros fatores. Por exemplo, uma maior atividade hidrodinâmica, com um aumento do suprimento de matéria orgânica, pode aumentar muito a produtividade destes ambientes (Bolam et al. 2010).

O teor de clorofila foi correlacionado positivamente com a produção secundária de todos os grupos. A feoftina apresentou resultado similar, com exceção do grupo Mollusca. Para a razão P/B, a feoftina apresentou correlação negativa com todos os grupos, menos Mollusca. Provavelmente, a história de

vida, principalmente o hábito trófico, influenciou tal resultado. Segundo Gooday (2002), as águas continentais, ricas em nutrientes, incrementam a produção primária costeira, beneficiando os organismos que utilizam diretamente a matéria orgânica em sua alimentação. Correlações significativas com clorofila e feoftina já eram esperadas, uma vez que estas variáveis estão diretamente ligadas à produção primária, que por sua vez aumenta a quantidade e qualidade de alimento, fazendo com que a produção secundária aumente (Clarke 1991, Reigstad et al. 2000, Nilsen et al. 2006).

Uma das principais variáveis citadas na literatura que influenciam a produtividade é a temperatura (Brey & Gerdes 1998, Cusson & Bourget 2005). No presente trabalho, a temperatura foi correlacionada com a razão P/B e a produção de todos os grupos. De uma forma geral, foi possível observar uma tendência de menores valores de produção em temperaturas mais baixas. A relação entre temperatura e metabolismo é refletida tanto em populações (Tumbiolo & Downing 1994, Brey et al. 1996) quanto em comunidades (Brey & Clarke 1993), com baixas taxas de produtividade em baixas temperaturas.

Outra variável a ser destacada é a profundidade. Como previsto, esta variável apresentou correlação negativa para a razão P/B de Polychaeta e para a produção de todos os grupos. A princípio, esta relação não é tão evidente para a razão P/B. Cusson & Bourget (2005) tiveram uma explicação de apenas 5% da profundidade na razão P/B, no entanto, a maioria dos estudos concentra-se em profundidades de até 30 metros. Para Bolam et al. (2011), a profundidade foi apenas correlacionada com a produção, e não com a razão P/B. Quando realizada a análise de variância entre as isóbatas, de um modo geral, a isóbata de 25 m foi significativamente diferente das demais, tanto para P/B quanto para produção, com valores mais elevados nesta isóbata. Estes resultados corroboram o fato de que regiões mais rasas são mais produtivas. O gradiente batimétrico é geralmente associado a um decréscimo na qualidade e quantidade de alimento que chega ao substrato (Rowe 1971, McLusky & McIntyre 1988, Wassmann 1998), e isso afeta a biomassa e a produção da macrofauna, ocasionando a diminuição destes valores (Brey & Gerdes 1998). Wolff (1977) sugeriu que diferenças na disponibilidade de alimento para comunidades bentônicas podem gerar relações positivas entre a biomassa e a produtividade em regiões rasas, e relações negativas em regiões profundas

(Sparck 1935, Rowe 1971).

A relação entre biodiversidade e funcionamento do ecossistema é muito estudada (e.g., Giller et al. 2004). A produção secundária, que representa um aspecto do funcionamento do sistema, torna-se muito apropriada na investigação da relação entre a diversidade (e/ou riqueza) e a produção de invertebrados (Benke & Huryn 2010). Apesar de sua importância, há poucos trabalhos que abordam tal relação. A maioria dos estudos foca principalmente nos efeitos da diversidade de plantas terrestres na produção primária (Tilman et al. 1996, Tilman et al. 1997, Hector et al. 1999). Muitos experimentos descobriram que a produção primária é positivamente correlacionada com as espécies de plantas e sua diversidade (Loreau et al. 2001).

A perda da biodiversidade ao redor do mundo vem influenciando estudos que exploram as relações entre biodiversidade, produtividade e estabilidade nos diferentes ecossistemas (Grassle & Maciolek 1992, Naeem et al. 1994, Loreau et al. 2001, Hooper et al. 2005, Worm et al. 2006). Compreender tais relações é essencial para o entendimento do funcionamento do ecossistema (Danovaro et al. 2008). Além dos fatores abióticos, alguns parâmetros bióticos, como riqueza e diversidade, foram estudados a fim de identificar possíveis relações com a produtividade da macrofauna. No presente trabalho, a riqueza foi correlacionada negativamente com a razão P/B de todos os grupos, ou seja, quanto maior a riqueza, menor a razão P/B. Em relação à produção secundária, a riqueza mostrou influenciar as taxas de todos os grupos, principalmente Crustacea e Mollusca. Já a relação da diversidade com a produtividade não foi tão evidente, mostrando-se correlacionada negativamente com a razão P/B de Crustacea e Mollusca e positivamente com a produção destes mesmos grupos. É discutido que áreas oceânicas, particularmente nos trópicos, apresentam uma baixa produtividade (Russell-Hunter 1970, Bunt 1975, Crisp 1975) e baixa densidade de indivíduos (Hentschel & Wattenberg 1930), mas uma elevada diversidade (Russell-Hunter 1970). Regiões com alta disponibilidade de nutrientes, como áreas de ressurgência e regiões costeiras tendem a apresentar alta produtividade (Russell 1934, Bunt 1975) com alta densidade de organismos (Hentschel & Wattenberg 1930, Russell-Hunter 1970) e baixa diversidade (Russell 1934, Dakin & Colefax 1940, Russell-Hunter 1970, Sanders 1969).

Os valores de produção para invertebrados marinhos (e.g., Cusson & Bourget 2005) aparentemente são similares aos de água doce (e.g., Benke 1993, Huryn & Wallace 2000). Whiles & Goldowitz (2001) mostraram uma relação positiva entre a produção de insetos e sua diversidade em um rio em Nebraska, nos Estados Unidos. Pollock (2008) também demonstrou relações positivas entre a produção e a diversidade de invertebrados em riachos de áreas urbanas e preservadas no sudeste norte americano. Em um estudo de escala global em 116 áreas de mar profundo, Danovaro et al. (2008) revelaram que o funcionamento do ecossistema é positiva e exponencialmente relacionado à biodiversidade bentônica em todas as regiões investigadas. No entanto, os autores alertam que, como as medidas de biodiversidade podem mudar em resposta a diferentes fatores ambientais, estas relações podem ser reflexo de diferentes variáveis ao invés de uma única causa. A relação da produção secundária com a diversidade do sistema é uma medida de extrema importância, pois está diretamente relacionada ao consumo de recursos, além de ser um bom indicador do sucesso de uma população ou comunidade em diferentes ambientes (Benke 2010).

6. Conclusão

Torna-se difícil detectar somente uma variável que influencia as taxas de produção, uma vez que diversos fatores podem estar relacionados a essas variações. Provavelmente, a identidade taxonômica e a história de vida de cada táxon devem influenciar mais nas variações destes parâmetros. Visivelmente, a produção secundária é a mais abrangente medida do “sucesso” de uma população (Benke 2010), pois se dá através da combinação de diversas outras variáveis que não as amplamente utilizadas, como densidade, biomassa, crescimento, sobrevivência, entre outras (Benke 1993). O presente estudo gerou dados de extrema importância para a compreensão da variação espacial da produção secundária na plataforma continental da Bacia de Campos. É esperado que a aquisição destes dados permita um avanço no entendimento dos processos que influenciam a produção bentônica em amplas escalas espaciais. Além disso, dada a falta de informações prévias sobre a região, estudos de monitoramento podem ser mais bem direcionados às áreas mais produtivas. Como perspectiva para o presente trabalho, o intuito é dar continuidade ao estudo através da comparação dos valores de biomassa e produção entre as principais bacias da costa brasileira.

7. Referências

Alongi DM (1990) The ecology of tropical soft-bottom benthic ecosystems. *Oceanogr Mar Biol Annu Rev* 28:381–496

Alongi DM, Christoffersen P (1992) Benthic infauna and organisms-sediments relations in a shelf tropical coastal area: influence of outwelled mangrove detritus and physical disturbance. *Mar Ecol Prog Ser* 81:229-245

Anderson MJ (2008) Animal-sediment relationships re-visited: Characterising species' distributions along an environmental gradient using canonical analysis and quantile regression splines. *J Exp Mar Biol Ecol* 366:16-27

Asmus H (1982) Field measurements on respiration and secondary production of a benthic community in the Northern Wadden Sea. *Neth J Sea Res* 16:403-413

Banase K, Mosher S (1980) Adult body mass and annual production/biomass relationships of field populations. *Ecol Monogr* 50(3):355-379

Bayne BL, Worrall CM (1980) Growth and production of mussels *Mytilus edulis* from two populations. *Mar Ecol Prog Ser* 3:317–328

Benke AC (1993) Concepts and patterns of invertebrate production in running waters. *Verh Int Ver Limnol* 25:15-38

Benke AC (2010) Secondary production as part of bioenergetics theory – contributions from freshwater benthic science. *River Res Applic* 26:36-44

Benke AC, Huryn AD (2010) Benthic invertebrate production—facilitating answers to ecological riddles in freshwater ecosystems. *J N Am Benthol Soc* 29(1):264-285

Bolam SG, Eggleton JD (2014) Macrofaunal production and biological traits: Spatial relationships along the UK continental shelf. *J Sea Res* 88:47-58

Bolam SG, Barrio-Frojan CRS, Eggleton JD (2010) Macrofaunal production along the UK continental shelf. *J Sea Res* 64:166-179

Bolam SG, Barry J, Bolam T, Mason C, Rumney HS, Thain JE, Law RJ (2011) Impacts of maintenance dredged material disposal on macrobenthic structure and secondary productivity. *Mar Pollut Bull* 62:2230–2245

Brey T (1990) Estimating productivity of macroinvertebrates from biomass and mean individual weight. *Meeresforsch* 32:329–343

Brey T (1999) Growth performance and mortality in aquatic benthic invertebrates. *Adv Mar Biol* 35:153–223

Brey T (2001) Population dynamics in benthic invertebrates. A virtual handbook. Version 01.2. <http://www.thomas-brey.de/science/>

Brey T, Hain S (1992) Growth, reproduction and production of *Lissarca notorcadensis* (Bivalvia: Philobryidae) in the Weddell Sea, Antarctica. *Mar Ecol Prog Ser* 82:219–226

Brey T, Clarke A (1993) Population dynamics of marine benthic invertebrates in Antarctic and subantarctic environments: are there unique adaptations? *Antarct Sci* 5:253–266

Brey T, Gerdes D (1998) High Antarctic macrobenthic community production. *J Exp Mar Biol Ecol* 231:191–200

Brey T, Jarre-Teichmann A, Borlich O (1996) Artificial neural network versus multiple linear regression: predicting *P/B* ratios from empirical data. *Mar Ecol Progr Ser* 140:251–256

Buchanan JB, Warwick RM (1974) An estimate of benthic macrofaunal production in the offshore mud of the Northumberland coast. *J Mar Biol Assoc UK* 54:197–222

Bunt JS (1975) Primary productivity of marine ecosystems. In: Leith H, Whittaker RH (eds) *Primary productivity of the biosphere*, Springer-Verlag, New York, p. 169-183

Cartes JE, Sorbe JC (1999) Estimating secondary production in bathyal suprabenthic peracarid crustaceans from the Catalan Sea slope (western Mediterranean; 391–1255 m). *J Exp Mar Biol Ecol* 239:195–210

Cartes JE, Brey T, Sorbe JC, Maynou F (2002) Comparing production–biomass ratios of benthos and suprabenthos in macrofaunal marine crustaceans. *Can J Fish Aquat Sci* 59(10):1616–1625

Clarke, A (1991) What is cold adaption and how should we measure it? *Am Zool* 31:81-92

Cooper KM, Barrio Froján CRS, Defew E, Curtis M, Fleddum A, Brooks L, Paterson DM (2008) Assessment of ecosystem function following marine aggregate dredging. *J Exp Mar Biol Ecol* 366:82–91

Cosentino A, Giacobbe S (2008) Distribution and functional response of sublittoral soft bottom assemblages to sedimentary constraints. *Estuar Coast Shelf Sci* 79:263-276

Crisp DJ (1975) Secondary productivity in the sea. In: *Productivity of world ecosystems*, National Academy of Science, Washington, D.C., p. 71-89

Cusson M, Bourget E (2005) Global patterns of macroinvertebrate production in marine benthic habitats. *Mar Ecol Prog Ser* 297:1–14

Dakin WJ, Colefax AN (1940) The plankton of the Australian coastal waters off New South Wales. Univ Sidney Dep Zool Publ Monogr 1:1-215

Danovaro R, Gambi C, Dell'Anno A, Corinaldesi C, Fraschetti S, Vanreusel A, Vincx M, Gooday AJ (2008) Exponential Decline of Deep-Sea Ecosystem Functioning Linked to Benthic Biodiversity Loss. *Curr Biol* 18:1-8

Dolbeth M, Pardal MA, Lillebø AI, Azeiteiro UM, Marques JC (2003) Short and long-term effects of eutrophication on the secondary production of an intertidal macrobenthic community. *Mar Biol* 143:1229–1238

Dolbeth M, Cardoso PG, Grilo TF, Bordalo MD, Raffaelli D, Pardal MA (2011) Long-term changes in the production by estuarine macrobenthos affected by multiple stressors. *Estuar Coast Shelf Sci* 92:10-18

Edgar GJ (1990) The use of the size structure of benthic macrofaunal communities to estimate faunal biomass and secondary production. *J Exp Mar Biol Ecol* 137:195–214

Ellingsen KE (2002) Soft-sediments benthic biodiversity on the continental shelf in relation to environmental variability. *Mar Ecol Prog Ser* 232:15-27

Etter RJ, Mullineaux LS (2001) Deep-sea communities. In: Bertness MD, Gaines SD, Hay MH (eds) *Marine community ecology*, Sinauer: Sunderland, p.367-393

Figueiredo AG, Pachecho CEP, Vasconcelos SC, Silva FT, Kowsmann RO, Lima AC (2013) Capítulo 2. Geomorfologia da plataforma e sedimentologia e do talude continental. In: Kowsmann RO (ed) *Caracterização ambiental regional da Bacia de Campos - Atlântico Sudoeste*, Rio de Janeiro: ELSEVIER (in press)

Fréchette M, Bourget E (1985) Food-limited growth of *Mytilus edulis* L. in relation to the benthic boundary layer. *Can J Fish Aquat Sci* 42:1166–1170

Gage JD, Tyler PA (1991) Deep-sea biology: a natural history of organisms at the deep-sea floor. Cambridge University Press, Cambridge

Gerlach SA (1978) Food-chain relationships in subtidal silty sand marine sediments and the role of meiofauna in stimulating bacterial productivity. *Oecologia (Berlin)* 33:55–69

Giller PS, Hillebrand H, Berninger UG, Gessner MO, Hawkins S, Inchausti P, Inglis C, Leslie H, Malmqvist B, Monaghan MT, Morin PJ, O'Mullan G (2004) Biodiversity effects on ecosystem functioning: emerging issues and their experimental test in aquatic environments. *Oikos* 104:423–436

Gooday AJ (2002) Biological responses to seasonally varying fluxes of organic matter to the ocean floor, a review. *J Oceanogr* 58:305–332

Grassle JF, Maciolek NJ (1992) Deep-sea species richness: Regional and local diversity estimates from quantitative bottom samples. *Am Nat* 139:313–341

Gray JS (1974) Animal-sediment relationships. *Oceanogr Mar Biol Annu Rev* 12:223–261

Harvey HW (1950) On the production of living matter in the sea off Plymouth. *J Mar Biol Assoc UK* 29:97–138

Heath MR (2005) Regional variability in the trophic requirements of shelf sea fisheries in the Northeast Atlantic, 1973–2000. *ICES J Mar Sci* 62:1233–1244

Hector A, Schmid B, Beierkuhnlein C, Caldeira MC, Diemer M, Dimitrakopoulos PG, Finn JA, Freitas H, Giller PS, Good J, Harris R, Hogberg P, Huss-Danell K, Joshi J, Jumpponen A, Korner C, Leadley PW, Loreau M, Minns A, Mulder CPH, O'Donovan G, Otway SJ, Pereira JS, Prinz A, Read DJ, Scherer-Lorenzen M, Schulze ED, Siamantziouras ASD, Spehn EM, Terry AC, Troumbis AY, Woodward FI, Yachi S, Lawton JH (1999) Plant diversity and productivity experiments in European grasslands. *Science* 286:1123–1127

Hentschel E, Wattenberg H (1930) Plankton und Phosphat in der Oberflächenschicht des Sudatlantischen Ozeans. Ann Hydrogr Marit Meteorol 58:273-310

Hooper DU, Chapin FS, III, Ewel JJ, Hector A, Inchausti P, Lawton JH, Lodge DM, Loreau M, Naeem S, Schmid B, Setälä H, Symstad AJ, Vandermeer J, Wardle DA (2005) Effects of biodiversity on ecosystem functioning: A consensus of current knowledge. Ecol Monogr 75:3–35

Howe S, Maurer D, Leathem W (1988) Secondary Production of Benthic Molluscs from the Delaware Bay and Coastal Area. Estuar Coast Shelf Sci 26:81-94

Huryn AD, WALLACE JB (2000) Life history and production of stream insects. Annu Rev Entomol 45:83–110

Joydas TV, Damodaran R (2009) Infaunal macrobenthos along the shelf waters of the west coast of India, Arabian Sea. Indian J Mar Sci 38(2):191-204

Kedra M, Renaud PE, Andrade H, Goszezko I, Ambrose Jr WG (2013) Benthic community structure, diversity, and productivity in the shallow Barents Sea bank (Svalbard Bank). Mar Biol 160:805–819

Lana PC, Camargo MG, Brogim RA, Isaac VJ (1996) O bentos da costa brasileira: avaliação crítica e levantamento bibliográfico (1858 – 1996). FEMAR, Rio de Janeiro, 432 p

Littorin B, Gilek M (1999) Vertical patterns in biomass, size structure, growth and recruitment of *Mytilus edulis* in an archipelago area in the northern Baltic Sea proper. Ophelia 50:93–112

Loreau M, Naeem S, Inchausti P, Bengtsson J, Grime JP, Hector A, Hooper DU, Huston MA, Raffaelli D, Schmid B, Tilman D, Wardle DA (2001) Biodiversity and ecosystem functioning: Current knowledge and future

challenges. *Science* 294:804–808

McLusky DS, McIntyre AD (1988) Characteristics of the benthic fauna. In: Potsma H, Zijlstra JJ (eds) *Continental shelves*. Elsevier, Amsterdam, p. 131–154

Medernach LGA (1999) Comparaison de méthodes d'évaluation de la production secondaire d'une population de l'anne'lide polychete *Ditrupa arietina* (O.F. Muller). *Oceanol Acta* 22(3):337–352

Mistri M, Ceccherelli VU (1994) Growth and secondary production of the Mediterranean Gorgonian *Paramuricea-Clavata*. *Mar Ecol Prog Ser* 103:291–296.

Mistri M, Rossi R, Fano EA (2001) Structure and secondary production of a soft bottom macrobenthic community in a brackish lagoon (Sacca di Goro, north-eastern Italy). *Estuar Coast Shelf Sci* 52(5):605–616

Moller P (1985) Production and abundance of juvenile *Nereis diversicolor*, and oogenic cycle of adults in shallow waters of western Sweden. *J Mar Biol Assoc UK* 65:603–616

Moodley L, Heip CHR, Middelburg JJ (1998) Benthic activity in sediments of the northwestern Adriatic Sea: sediment oxygen consumption, macro- and meiofauna dynamics. *J Sea Res* 40:263–280

Morin A (1997) Empirical models predicting population abundance and productivity in lotic systems. *J N Am Benthol Soc* 16(2):319–337

Morin A, Bourassa N (1992) Modeles empiriques de la production annuelle et du rapport P/B d'invertebres benthiques d'eau courantes. *Can J Fish Aquat Sci* 49:532–539

Naeem S, Thompson LJ, Lawler SP, Lawton JH, Woodfin RM (1994) Declining biodiversity can alter the performance of ecosystems. *Nature* 368:734–736

Nakaoka M (1992) Spatial and seasonal variation in growth rate and secondary production of *Yoldia notabilis* in Otsuchi Bay, Japan, with reference to the influence of food supply from the water column. *Mar Ecol Prog Ser* 88:215–223

Nilsen M, Pedersen T, Nilssen EM (2006) Macrobenthic biomass, productivity (P/B) and production in a high latitude ecosystem, North Norway. *Mar Ecol Prog Ser* 321:67–77

Pielou EC (1984) *The Interpretation of Ecological Data: A Primer on Classification and Ordination*. Wiley, New York

Plante C, Downing JA (1989) Production of freshwater invertebrate populations in lakes. *Can J Fish Aquat Sci* 46:1489–1498

Pollock JB (2008) Stream insect biodiversity and secondary production in forested and urbanized watersheds. PhD Dissertation, University of Alabama, Tuscaloosa, Alabama

Reigstad M, Wassmann P, Ratkova T, Arashkevich E, Pasternak A, Øygarden S (2000) Comparison of the springtime vertical export of biogenic matter in three northern Norwegian fjords. *Mar Ecol Prog Ser* 201:73–89

Rhoads DC, McCall PL, Yingst JY (1978) Disturbance and production on the estuarine seafloor. *Am Sci* 66:577–586

Riddle MJ, Alongi DM, Dayton PK, Hansen JA, Klumpp DW (1990) Detrital pathway in a coral reef lagoon. I. Macrofaunal biomass and estimates of production. *Mar Biol* 104:109–118

Rigler FH, Downing JA (1984) The calculation of secondary production. In: Downing JA, Rigler FH (eds) *A manual on methods for the assessment of*

secondary productivity in fresh waters. Blackwell Scientific Publications, Oxford, p 19–86

Robertson AI (1979) The relationship between annual production: biomass ratios and lifespans for marine macrobenthos. *Oecologia* 38:193-202

Rowe GT (1971) Benthic biomass and surface productivity. In: Costlow JD (ed) *Fertility of the Sea*. Gordon & Breach, New York, p 441–454

Russell FS (1934) The zooplankton. III A comparison of the abundance of zooplankton in the Barrier Reef Lagoon with that of some regions in Northern European waters. *Great Barrier Reef Expedition Sci Rep* 2:176-201

Russell-Hunter WD (1970) *Aquatic productivity*. Macmillan, New York.

Saavedra L, Dornelles LMA, Santos SB, Absalão R, Anjos SMC, Melo GV, Stanton NSG, Fonseca EM, Lima LM, Küsel ET, Ribeiro EO, Lazillotta AAA, Esteves FA (1999) Caracterização oceanográfica da plataforma continental interna adjacente ao Cabo Frio – RJ, no inverno de 1995. In: Silva SHG, Lavrado HP (eds) *Ecologia dos Ambientes Costeiros do Estado do Rio de Janeiro. Série Oecologia Brasiliensis. Vol. VII. PPGE-UFRJ. Rio de Janeiro, Brasil*, p 245-271

Salvanes AGV, Aksnes DL, Giske J (1992) Ecosystem model for evaluating potential production in a west Norwegian fjord. *Mar Ecol Prog Ser* 90:9–22

Sanders HL (1969) Benthic marine diversity and the stability-time hypothesis. *Brookhaven Symp Biol* 22:71-81

Sardá R (1997) The use of general relationships to estimate secondary production in coastal habitats: a revision based on case study. *Publ Inst Esp Oceanogr* 23:11-22

Sardá R, Pinedo S, Martin D (1999) Seasonal dynamics of macroinfaunal key species in inhabiting shallow soft-bottoms in the Bay of Blanes (NW

Mediterranean). *Acta Oecol* 20(4):315-326

Schückel U, Ehrich S, Kröncke I (2010) Temporal variability of tree different macrofauna communities in the Northern North Sea. *Estuar Coast Shelf Sci* 89:1-11

Schwinghamer P, Hargrave B, Peer D, Hawkins CN (1986) Partitioning of production and respiration among size groups of organism in an intertidal benthic community. *Mar Ecol Progr Ser* 31:131-142

Snelgrove PVR (1999) Getting to the bottom of marine biodiversity: Sedimentary habitats. *Bioscience* 49:129–138

Sparck T (1935) On the importance of quantitative investigation of the bottom fauna in marine biology. *J Cons Int Explor Mer* 10:3-19

Sprung M (1993) Estimating macrobenthic secondary production from body weight and biomass: a field test in a non-boreal intertidal habitat. *Mar Ecol Progr Ser* 100:103-109

Steele JH (1974) *The Structure of Marine Ecosystems*. Blackwell Scientific Publications, Oxford

Tagliapietra D, Cornello M, Pessa G (2007) Indirect estimation of benthic secondary production in the Lagoon of Venice (Italy). *Hydrobiologia* 588:205-212

Tilman D, Wedin D, Knops J (1996) Productivity and sustainability influenced by biodiversity in grassland ecosystems. *Nature* 379:718-720

Tilman D, Knops J, Wedin D, Reich P, Ritchie M, Siemann E (1997) The Influence of Functional Diversity and Composition on Ecosystem Processes. *Science* 277:1300-1302

Tselepides A, Polychronaki T, Marrale D, Akoumianaki I, Dell'Anno A, Pusceddu A, Danovaro R (2000) Organic matter composition of the continental shelf and bathyal sediments of the Cretan Sea (NE Mediterranean). *Prog Oceanogr* 46:311–344

Tumbiolo ML, Downing JA (1994) An empirical model for the prediction of secondary production in marine benthic invertebrate populations. *Mar Ecol Progr Ser* 114:165-174

Veloso VG, Sallorenzo IA, Berenguer V, Lavrado HP, Ferreira VPR, Curbelo MP, Falcão APC, Rosso S (2014) Tropical benthic communities: testing the efficacy of different taxonomic resolutions and surrogates in a diverse ecosystem. *Estuar Coast Shelf Sci* (no prelo)

Veloso VG, Sallorenzo IA, Berenguer V, Lavrado HP, Ferreira VPR, Falcão APC, Curbelo MP (2014) Capítulo. Caracterização da Composição e Estrutura da Macroinfauna Bentônica da Plataforma Continental da Bacia de Campos. In: Kowsmann RO (ed) *Caracterização ambiental regional da Bacia de Campos - Atlântico Sudoeste*, Rio de Janeiro: ELSEVIER (no prelo)

Vetter EW (1998) Population dynamics of a dense assemblage of marine detritivores. *J Exp Mar Biol Ecol* 226:131–161

Wassmann P (1998) Retention versus export food chains: processes controlling sinking loss from marine pelagic systems. *Hydrobiologia* 363:29–57

Whiles MR, Goldowitz BS (2001) Hydrologic influences on insect emergence production from central Platte River wetlands. *Ecol Appl* 11:1829–1842

Willows RI (1987) Population and individual energetics of *Ligia oceanica* (L.) (Crustacea: Isopoda) in the rocky supralittoral. *J Exp Mar Biol Ecol* 105:253–274

Wolff WJ (1977) A benthic food budget for the Grevelingen Estuary, The Netherlands, and a consideration of the mechanisms causing high benthic secondary production in estuaries. In: Coull BC (ed) Ecology of marine benthos. University of South Carolina Press, Columbia, p. 248-259

Worm B, Barbier EB, Beaumont N, Duffy JE, Folke C, Halpern BS, Jackson JBC, Lotze HK, Micheli F, Palumbi SR, Sala E, Selkoe KA, Stachowicz JJ, Watson R (2006) Impacts of biodiversity loss on ocean ecosystem services. Science 314:787–790

Zaïka VE (1970) Rapports entre la productivité des mollusques aquatiques et la durée de leur vie. Cah Biol Mar 11:99–108