

MAR PROFUNDO

Paulo Yukio Gomes Sumida

Este capítulo aborda os principais padrões e processos da fauna de mar profundo, entre eles, as mudanças na abundância, biomassa e diversidade dos organismos bênticos com o aumento de profundidade. Uma breve descrição dos aspectos físicos e de amostragem é feita, mostrando como o conhecimento do mar profundo cresceu passo a passo com o desenvolvimento tecnológico. O capítulo ainda mostra como antigos conceitos sobre a biologia das espécies caíram por terra, mostrando um ambiente altamente dinâmico. São apresentados ainda os principais ambientes redutores existentes em regiões profundas, entre eles as fontes hidrotermais, exsudações frias e carcaças de baleias, e sua peculiar biologia. Por fim, aspectos da biologia e dinâmica do ambiente pelágico profundo são revelados.

16.1 INTRODUÇÃO

Como já pudemos ver no capítulo 1, a maior parte da superfície terrestre é coberta por oceanos e mares periféricos. Destes, cerca de 90% possui profundidades superiores a 1 000 metros. Isto faz com que as regiões oceânicas profundas sejam os ambientes mais extensos e comuns do planeta (figura 16.1). Contudo, o que entendemos por mar profundo? O termo mar profundo aplica-se especialmente às regiões profundas de mares periféricos, tais como o Mediterrâneo ou o Mar Vermelho. Porém, no presente capítulo será utilizado o termo num contexto mais amplo, englobando inclusive as regiões oceânicas profundas, para as quais o termo correto seria oceano profundo. Por convenção de uso, contudo, o termo mais conhecido e aplicado mundialmente é mar profundo.

A concordância geral entre os cientistas é de que a quebra da plataforma continental constitui-se no limite superior do ambiente de mar profundo. Na verdade, a região superior do talude continental, entre a quebra da plataforma (~200 m) e 500 metros de profundidade, é uma zona de transição entre a fauna de plataforma continental e a fauna de mar profundo. Isso ocorre na costa sudeste brasileira, onde Sumida & Pires-Vanin (1997) delimitaram a fauna de mar profundo a partir dos 500 metros de profundidade. Uma exceção é a plataforma continental antártica que, devido principalmente à mudança no equilíbrio isostático causado pela grossa camada de gelo sobre o continente (quase 5 km em sua porção mais espessa), apresenta profundidades superiores a 500 metros. Nestas áreas, a fauna apresenta características típicas de mar profundo, constituindo um ambiente tipicamente deposicional.

Apesar da definição genérica baseada nos limites batimétricos, o mar profundo está longe de ser um ambiente homogêneo. Englobando um limite vertical de quase 11 mil metros, essa região possui o maior gradiente ambiental do planeta, com a pressão hidrostática aumentando linearmente 1 atmosfera a cada 10 metros de profundidade. Dentro dessas áreas, a heterogeneidade das variáveis físicas e as interações biológicas geram ambientes distintos, que vão desde calmas e extensas planícies abissais a perturbadas e pontuais fontes hidrotermais, localizadas principalmente no eixo das cordilheiras meso-oceânicas.

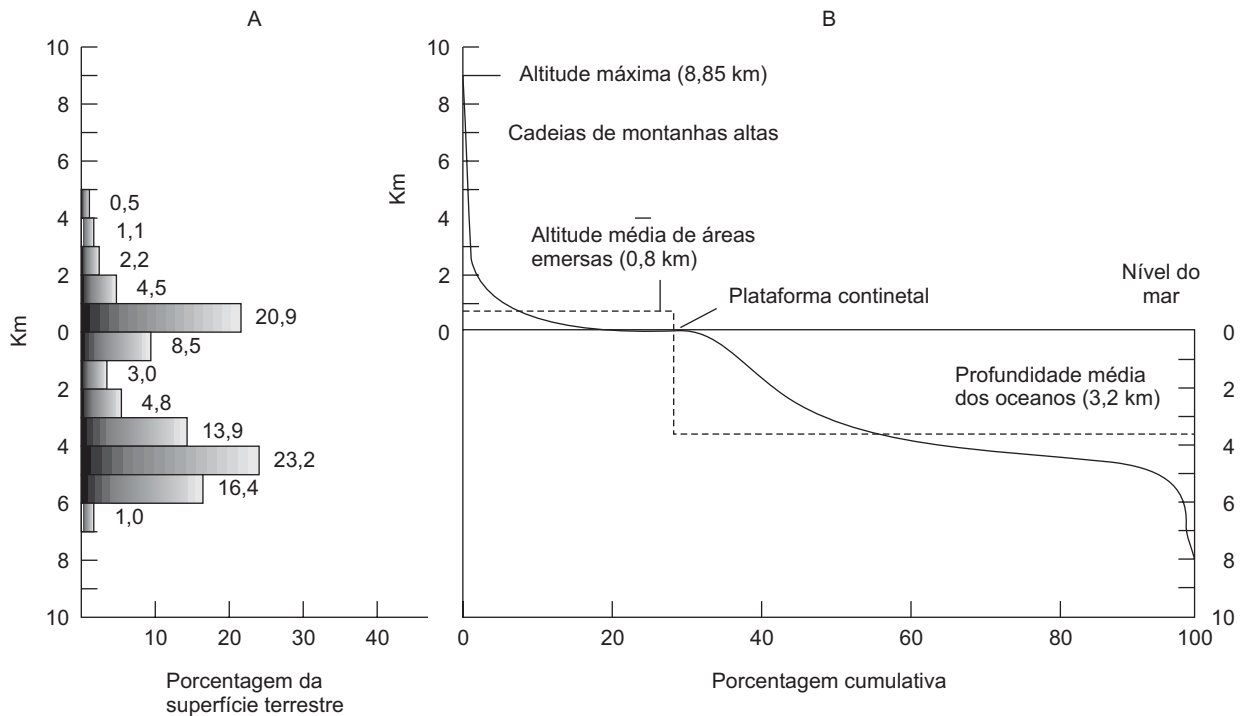


Figura 16.1 Curva hipsográfica mostrando a distribuição de área das diversas regiões do planeta (modificado de GAGE & TYLER, 1991).

Em meados do século XIX, o consenso geral era de que as regiões marinhas profundas eram destituídas de vida abaixo dos 600 metros de profundidade. Este conceito de zona azóica foi disseminado pelo influente cientista inglês Sir Edward Forbes (1815-1854), após coletas realizadas no Mar Egeu. Os equipamentos inadequados utilizados na época, em conjunto com a fauna empobrecida daquela área, favoreceu a idéia de um ambiente azóico, muito embora evidências da presença de organismos em regiões profundas estivessem disponíveis no início do século XIX. Ainda durante este período, a inspeção de cabos telegráficos conectados entre a Europa e a América e que necessitavam de manutenção revelou uma rica fauna incrustante trazida de profundidades abissais. A descoberta destes organismos incentivou as viagens de coleta dos navios britânicos HMS Lightning (1868) e HMS Porcupine (1869-70), que amostraram organismos em profundidades superiores a 4 000 metros. O conceito de zero de fauna em regiões profundas foi definitivamente derrubado com a viagem do navio inglês HMS Challenger (1872-1876), tida como o marco da ciência oceanográfica, que realizou extensas coletas de organismos de mar profundo através do globo. Contudo, a noção de uma fauna pouco diversa prevaleceu até a década de 60, quando a utilização de equipamentos mais adequados possibilitou a amostragem de uma miríade de espécies de pequeno tamanho que antes escapavam das grossas malhas usadas anteriormente. Durante as décadas seguintes, a Guerra Fria entre os Estados Unidos e a então União Soviética favoreceu o desenvolvimento de uma série de inovações tecnológicas usadas para espionagem e recuperação de veículos e armamentos perdidos em regiões profundas, tais como submersíveis e robôs de operação remota. Esta tecnologia, repassada para as instituições de pesquisa, em especial após a queda da União Soviética, foi fundamental para o avanço do conhecimento das regiões profundas dos oceanos, possibilitando descobertas tão sensacionais quanto as fontes hidrotermais das cordilheiras meso-oceânicas, entre outras. Ainda hoje novas descobertas são feitas a cada dia, frutos das enormes dimensões desse ambiente e dos desafios logísticos relacionados à sua exploração.

16.2 O AMBIENTE FÍSICO

Os oceanos e mares profundos cobrem em torno de $360 \times 10^6 \text{ km}^2$ e possuem um volume aproximado de $1 368 \times 10^9 \text{ km}^3$, com profundidade média de 3 800 metros. Cerca de 90% dos oceanos possui profundidades acima dos 1 000 metros. Além dos principais oceanos mundiais, vários mares periféricos possuem bacias profundas (tabela 16.1).

Tabela 16.1 Área e profundidade dos principais oceanos e mares periféricos

	Área (10^6 km^2)	Profundidade média (m)	Profundidade máxima (m)	Local
Oceano Pacífico	165,384	4 200	11 033	Fossa das Marianas
Oceano Atlântico	82,217	3 700	8 414	Fossa de Porto Rico
Oceano Índico	73,481	4 000	9 000	Fossa Almirante
Oceano Antártico	20,327	4 000	7 235	Fossa das Ilhas Shetland do Sul
Oceano Ártico	14,056	3 953	5 450	Bacia Eurasiana
Mar Mediterrâneo	2,505	1 525	5 093	Bacia Jônica
Mar Vermelho	0,438	500	2 246	Calha Central
Mar do Caribe	2,754	2 575	7 535	Fossa de Cayman
Golfo do México	1,544	1 615	3 875	Sigsbee Deep
Mares Profundos da Indonésia	7,900	4 500	7 258	Fossa de Java
Mar de Bering	2,292	1 547	4 773	Próximo à Ilha Buldir
Mar do Japão	1,008	1350	3 742	Bacia Central
Mar de Okhotsk	1,528	838	3 658	Sudoeste das Ilhas Kuril

As águas profundas que banham os principais oceanos mundiais têm, surpreendentemente, origem em duas regiões principais do planeta: o Mar da Noruega, no nordeste do Oceano Atlântico e o Oceano Antártico na região do Mar de Weddell. Na primeira, águas relativamente quentes ($9\text{--}12^\circ\text{C}$) da Corrente do Atlântico Norte fluem para o Mar da Noruega onde perdem calor e misturam-se com águas polares tornando-se muito densas (Água Profunda do Atlântico Norte), afundando para regiões profundas em direção ao Atlântico Sul. No outro extremo terrestre, um padrão similar ocorre onde uma água muito fria da plataforma oeste do Mar de Weddell ($-1,9^\circ\text{C}$) se mistura com águas muito salinas que fluem ao longo da borda da plataforma, afundando para áreas do talude. Esta massa de água mistura-se à Água Profunda do Mar de Weddell e, através da sua trajetória, acaba por ser injetada na Corrente Circumpolar, misturando-se com a Água Circumpolar para formar a Água Antártica de Fundo. Juntas, a Água Profunda do Atlântico Norte e a Água Antártica de Fundo banham quase a totalidade das bacias profundas do planeta, com exceção de alguns mares periféricos.

A presença ubíqua dessas águas confere às bacias profundas mundiais características peculiares. A temperatura abaixo dos 2 000 metros não ultrapassa os 4°C e a salinidade fica em torno dos 34,7, ambos estes parâmetros variando muito pouco. As exceções ficam por conta dos mares Mediterrâneo e Vermelho, onde as condições semi-fechadas e as altas taxas de evaporação fazem com que a temperatura e a salinidade destes locais sejam comumente altas. A temperatura em regiões profundas do Mar Mediterrâneo gira em torno dos 13°C , enquanto àquela do Mar Vermelho pode atingir os 45°C . Já a salinidade destes mares pode chegar a 40, com a presença de salinas profundas no Mar Vermelho com salinidades altíssimas. Em fontes hidrotermais profundas a temperatura próxima aos locais de emissão de fluidos se aproxima dos 400°C . Tais fluidos super-aquecidos não entram em ebulição devidos às altíssimas pressões presentes nesses ambientes.

Os valores de oxigênio dissolvido não são considerados limitantes, podendo até chegar em níveis de saturação especialmente nas áreas próximas às zonas de formação de água profunda. No Atlântico Norte e Antártica, valores entre 6 e 7 ml l⁻¹ de oxigênio dissolvido são comuns. Já no Pacífico Norte, após percorrer boa parte do globo, as águas profundas encontram-se mais empobrecidas em oxigênio dissolvido, com valores girando em torno dos 3,6 ml l⁻¹. Apesar dos menores valores presentes no Pacífico Norte, estes não constituem um empecilho ao desenvolvimento da fauna, sendo mais que suficientes para a presença de uma rica fauna. Em alguns locais, contudo, os teores de oxigênio dissolvido podem chegar em níveis muito baixos (< 0,2 ml l⁻¹) devido ao elevado consumo pela comunidade heterotrófica. Tais locais hipóxicos são denominados Zonas de Oxigênio Mínimo (ZOM) e formam-se especialmente onde a produtividade primária e o fluxo de material orgânico exportado para zonas profundas são elevados, em especial em zonas de ressurgência nas bordas oeste dos continentes. Entre as zonas hipóxicas de importância no planeta podemos citar a ressurgência da costa do Peru/Chile, Namíbia, Mar da Arábia (Oman) e Paquistão. Nestes locais há uma tendência ao empobrecimento da fauna e uma dominância de certos grupos de organismos, além de bactérias (especialmente dos gêneros *Thioploca* e *Beggiatoa*). Dentre estes, destacam-se foraminíferos, metazoários da meiofauna e poliquetas, em especial dorvileídeos, espionídeos e lumbrinerídeos. Alguns animais, como o copépode *Lucicula*, ajustam sua reprodução aos níveis de oxigênio presente no ambiente. As razões para o sucesso destes organismos em áreas com baixos teores de oxigênio dissolvido incluem mecanismos eficientes de ventilação, grande área superficial das brânquias e pigmentos respiratórios com alta afinidade por oxigênio, entre outras.

As águas profundas dos oceanos são extremamente claras, com baixíssimos níveis de sedimentos em suspensão. Contudo, em águas próximas ao talude continental pode haver camadas com alta carga de sedimentos, sendo denominadas de camadas nefelóides. Estas podem ocorrer junto ao fundo (camada nefelóide bêntica) ou na coluna de água (camada nefelóide intermediária). As camadas nefelóides possuem grande importância não apenas no transporte de sedimento, mas também para a transferência de carbono e até larvas e juvenis de organismos bênticos para regiões profundas.

De maneira geral, os diferentes tipos de sedimentos profundos distribuem-se em grandes áreas dos oceanos mundiais e sua composição depende, em grande parte, da origem do material e das características físicas e químicas locais. Em boa parte das bacias abissais ocorrem as chamadas vasas (sedimentos nos quais 30% ou mais de seus componentes são formados por um mesmo tipo de composto. Por exemplo, em vasas carbonáticas predominam carapaças calcáreas de foraminíferos planctônicos. As vasas carbonáticas são, contudo, limitadas pela profundidade de compensação do carbonato de cálcio (PCCC), a qual varia com a profundidade e as características químicas de cada oceano. A PCCC é a profundidade na qual o carbonato de cálcio na forma de calcita entra em solução na água. O nível de profundidade onde este material começa a se dissolver é denominado de lisoclina. Já para a aragonita, existe o Horizonte de Saturação da Aragonita (HSA), que ocorre em profundidades menores (c.a. 2 500 metros no Atlântico Norte). Por exemplo, a PCCC no Oceano Atlântico é mais de 1 000 metros mais profunda que àquela do Oceano Pacífico). Em média, a PCCC encontra-se em torno dos 4 500 metros de profundidade. Vasas silicosas (compostas de carapaças de diatomáceas, silicoflagelados e radiolários) ocorrem em regiões mais profundas e em áreas temperadas abaixo de zonas de alta produtividade. Outras áreas profundas apresentam ainda as chamadas argilas vermelhas, formadas principalmente por poeira proveniente de áreas continentais tais como o deserto do Saara. Regiões próximas à costa e áreas polares são compostas principalmente por sedimentos de origem terrígena e glacial, respectivamente (figura 16.2).

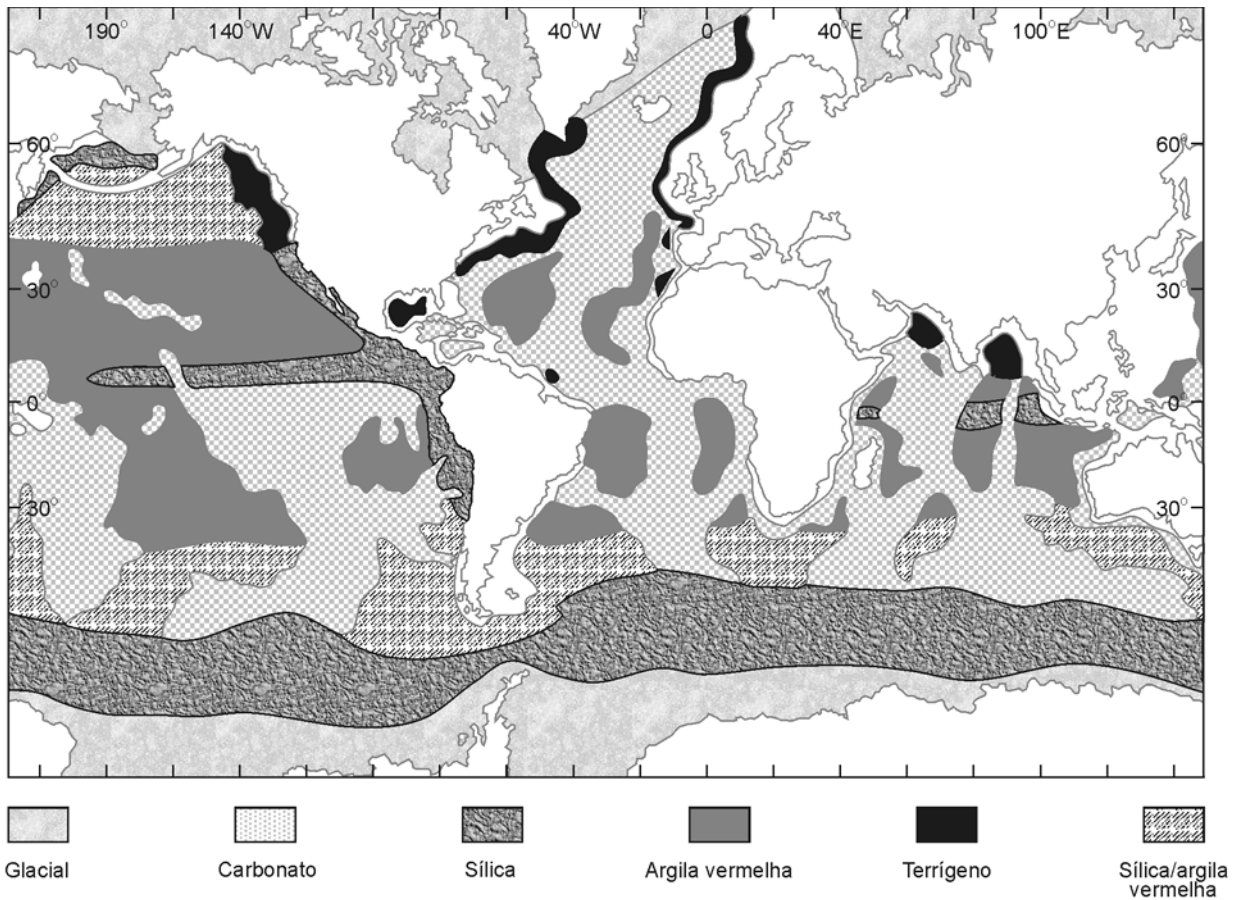


Figura 16.2 Mapa mostrando a distribuição dos sedimentos nos oceanos (modificado de WRIGHT, 1977).

16.3 AMOSTRAGEM E FAUNA DE MAR PROFUNDO

Assim como há mais de um século atrás, alguns amostradores ainda continuam sendo úteis, com algumas modificações, para a coleta de organismos de mar profundo. Dragas, redes e pegadores são ainda utilizados. Contudo, equipamentos como *box corers* e *multicorers* são, hoje, mais extensivamente usados devido à elevada qualidade das amostras adquiridas (figura 16.3). Aos que possuem a tecnologia e os recursos financeiros, submersíveis de pesquisa e veículos submersíveis operados por controle remoto, são ferramentas extraordinárias para o estudo e experimentação no ambiente de mar profundo. Juntamente com a análise de imagens, o desenvolvimento tecnológico possibilitou um salto no conhecimento dos processos oceânicos em tais ambientes sem precedentes na história.

Todos esses equipamentos são utilizados para trazer uma diversa fauna composta por indivíduos de quase todos os filos. Dentre os protistas, os foraminíferos são especialmente abundantes, em especial os conspicuos xenofóforos e comoquiáceos que podem atingir dimensões extremamente avantajadas para um protista (ca. vários centímetros). Esponjas vítreas (Hexactinellida) são comuns em mar profundo, juntamente com os cnidários. Entre estes, podemos destacar os corais pétreos formadores de recifes de mar profundo, em especial os dos gêneros *Lophelia*, *Madrepora* e *Dendrophia*. A infauna é representada especialmente por poliquetas e crustáceos peracáridos, entre os quais os anfípodes e isópodes merecem destaque. Um grupo de isópodes em especial, os aselotas, parecem ter evoluído dentro do mar profundo, atingindo um máximo de diversidade neste ambiente.



Figura 16.3 O box corer (esquerda) e o megacorer (direita) são equipamentos fundamentais no estudo da fauna de mar profundo. Cortesia do Projeto FOODBANCS.

Os moluscos também são muito bem sucedidos em regiões profundas. Bivalves protobrânquios são abundantes, sendo particularmente beneficiados pelo seu hábito depositívoro. Um grupo especial de moluscos, os monoplacóforos, que foram descobertos apenas em meados do século XX, eram antes considerados como “fósseis vivos” devido às características primitivas encontradas nesta classe de moluscos. A megafauna é dominada por equinodermes, como crinóides pedunculados, ouriços irregulares, estrelas-do-mar e holotúrias. Outros grupos são também importantes, em especial ascídias e peixes mesopelágicos e demersais, tais como os macrurídeos.

16.4 BIODIVERSIDADE

A alta diversidade relatada para o mar profundo proveio, após ampla discussão sobre a existência de fauna (ver Introdução), do advento do uso de novos equipamentos e uso de malhas de pequeno tamanho por dois pesquisadores Norte-Americanos, Bob Hessler e Howard Sanders, e culminou com o trabalho seminal de Grassle e Maciolek, em 1992. Neste, os autores estimaram a biodiversidade de organismos da macrofauna em torno de 10 milhões de espécies. Estas estimativas vieram da análise de um grande número de amostras do talude continental da costa leste dos EUA, através da construção de curvas de rarefação de espécies em relação ao número de indivíduos coletados. Curvas de rarefação tendem a atingir uma assíntota à medida que mais indivíduos e uma maior área são amostrados em um determinado ambiente. Para regiões profundas, curvas construídas para vários grupos, apesar do número relativamente grande de indivíduos, estavam longe de atingir o nível assintótico, revelando assim um número esperado de espécies extremamente alto (figura 16.4).

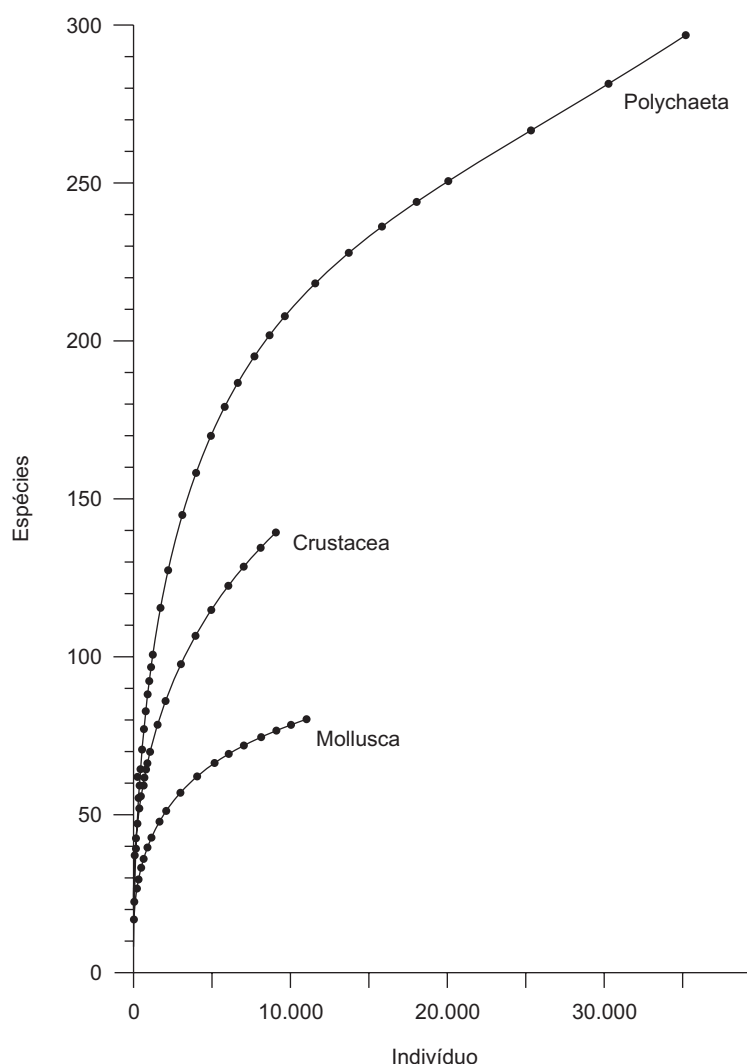


Figura 16.4 A análise da biodiversidade dos mares profundos através de curvas de rarefação sugere que uma enorme quantidade de espécies habita tais ambientes. Na figura, a coleta sucessiva de um número crescente de indivíduos de grupos importantes gera um número cada vez maior de espécies sem que as curvas atinjam a assíntota (modificado de GRASSLE & MACIOLEK, 1992).

Um padrão recorrente para diversos grupos de mar profundo é o aumento da diversidade específica com a profundidade. Contudo, esse aumento não é linear e a diversidade atinge um pico entre 2 000 e 3 000 metros de profundidade, diminuindo novamente em direção às planícies abissais (figura 16.5). Esse padrão é bem observado em curvas de acumulação de espécies com a profundidade. Há um aumento contínuo no número de espécies até uns 3 000 metros e, a partir daí, poucas espécies são adicionadas em regiões abissais. Apesar deste pequeno incremento, as enormes dimensões dessas áreas sugerem que há, potencialmente, uma quantidade igualmente grande de espécies.

Outro padrão encontrado é a diminuição da biodiversidade com o aumento da latitude. Curiosamente, isto é verdadeiro apenas para o hemisfério norte. Já no hemisfério sul, é provável que o continente Antártico exerça um papel importante na manutenção de uma biodiversidade mais alta no pólo Sul. Contudo, há uma grande diferença no esforço amostral realizado nos dois hemisférios, com um maior número de coletas para a região norte do planeta. Ainda há a necessidade de que maiores estudos sejam realizados para que possamos ter uma visão mais realista da relação entre biodiversidade e latitude.

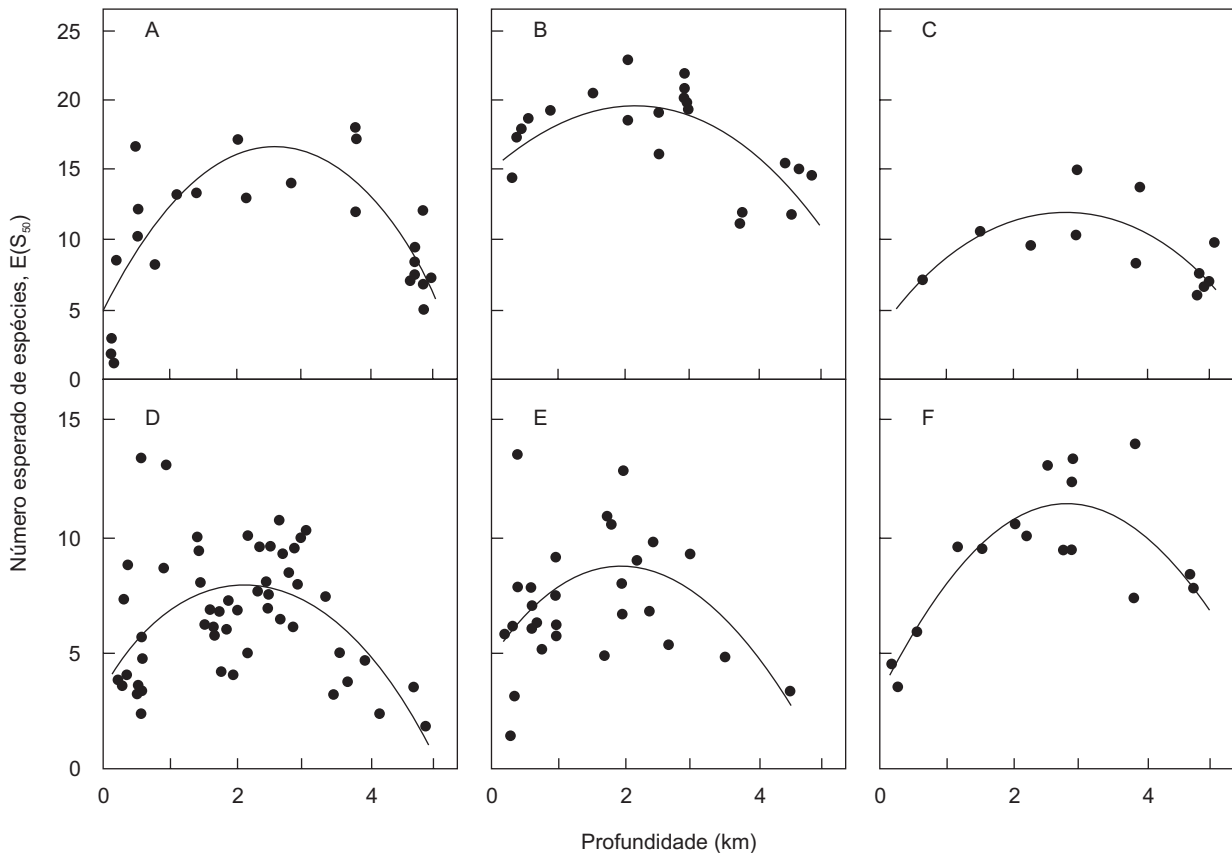


Figura 16.5 A diversidade específica do bentos marinho tende a atingir um pico entre 2 e 3 mil metros de profundidade, apresentando um padrão parabólico desde áreas rasas até regiões abissais. Isto é verdadeiro para diversos grupos de organismos, incluindo: (A) Gastropoda; (B) Polychaeta; (C) Bivalvia, Protobranchia; (D) Cumacea; (E) Megafauna; (F) Ictiofauna (modificado de REX, 1981).

Várias hipóteses foram formuladas para explicar a alta diversidade biológica em mar profundo. Bob Hessler, do *Scripps Institution of Oceanography*, argumenta que a alta diversidade provém da acomodação biológica gerada entre as espécies por viverem em um ambiente com alta estabilidade, onde cada espécie já está adaptada a um nicho específico. Contudo, apesar de ser um local relativamente estável, há uma série de distúrbios físicos e biológicos presentes no mar profundo. Por exemplo, as atividades de organismos depositívoros podem gerar estruturas, tais como cones de sedimentos com topografia diferenciada que podem servir como locais de assentamento para espécies particularmente adaptadas a tais estruturas. Aqui, este desequilíbrio pontual, em conjunto com a relativa estabilidade do mar profundo, gera um mosaico de nichos que favorece a alta diversidade. Tais distúrbios não são suficientemente fortes para que se gere uma extinção local, porém, são suficientemente duradouros para possibilitar que a fauna os utilize como um nicho específico. Tal fato está de acordo com a Hipótese do Distúrbio Intermediário, na qual em um contínuo de frequência de perturbações, os extremos são prejudiciais à formação de alta diversidade biológica. Em ambientes muito estáveis (visão que era predominante para o mar profundo), espécies competitivamente superiores excluiriam aquelas menos competitivas. Do outro lado, em ambientes muito perturbados, o nível dos distúrbios impediria a formação de alta diversidade, pois apenas poucas espécies seriam dominantes e capazes de suportar as condições ambientais. Já em locais com níveis intermediários de perturbação haveria uma interação das variáveis, onde as perturbações não seriam suficientes para causar extinção, porém, preveniriam a exclusão competitiva (figura 16.6).

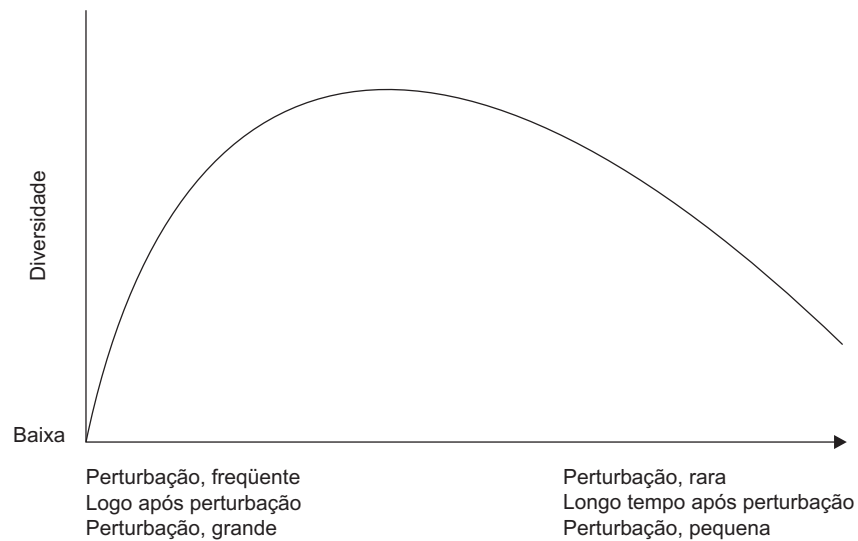


Figura 16.6 Gráfico da hipótese do distúrbio intermediário de Connell, onde grandes perturbações geram extinção enquanto que ambientes extremamente estáveis geram a exclusão competitiva de espécies menos adaptadas. Locais com níveis intermediários de perturbação possuem mais biodiversidade que os extremos (modificado de CONNELL, 1978).

16.5 VARIAÇÕES DE TAMANHO E BIOMASSA

Uma visão global da distribuição de biomassa bêntica nos oceanos revela um padrão muito semelhante àquele da distribuição de biomassa fitoplancônica, com valores muito baixos abaixo dos grandes giros oceânicos e maiores biomassas próximo às regiões costeiras e áreas temperadas. Este fato revela que a grande maioria dos sistemas bênticos depende do material orgânico alóctone proveniente da zona eufótica. Esta íntima relação é comumente designada de acoplamento bento-pelágico e a eficiência de transferência de material orgânico da coluna de água para o sedimento é dependente da profundidade local e da dinâmica dos nutrientes e do plâncton.

Existe para os diversos componentes da fauna bêntica, uma relação entre o aumento da profundidade e uma diminuição exponencial na biomassa, densidade e tamanho médio das espécies. Este fato está ligado à menor disponibilidade alimentar em direção às profundezas, caracterizando assim uma miniaturização da fauna. Deste modo, a concentração de biomassa em regiões profundas tende a ser mais importante em indivíduos pequenos. Essa tendência de miniaturização é tão marcante que muitos organismos típicos da macrofauna têm tamanho equivalente ao da meiofauna em regiões profundas. É comum que pesquisadores interessados em estudar a macrofauna, normalmente designada como os organismos retidos em uma malha de 500 μm , usem malhas de 300 μm para coletar esses organismos em mar profundo, tal é seu grau de miniaturização. O número de indivíduos é também progressivamente menor à medida que avançamos ao abismo (figura 16.7). É interessante notar que a tendência apresentada pelo macrobentos não é verdadeira para peixes demersais, os quais tendem a possuir um tamanho médio maior em áreas profundas.

Apesar da progressiva diminuição do tamanho, alguns grupos apresentam espécies consideradas “gigantes” para os padrões normais. Entre os crustáceos peracáridos, podemos citar o anfípode *Eurythenes grillus* e o isópode *Bathynomus giganteus*. O tamanho destes animais pode chegar a 15 cm, no caso de *E. grillus*, a até cerca de 40 cm no isópode *B. giganteus*. Contudo, o gigantismo de certos animais deve ser considerado como exceção e não regra, e está possivelmente relacionado ao modo de vida e estratégia alimentar destes organismos. Em um ambiente onde a chuva de detritos é o recurso alimentar predominante, quedas de grandes parcelas de alimentos (exemplo: carcaças de baleias e peixes) representam um recurso altamente rico, porém, de pouca previsibilidade. A seleção de espécies em prol da utilização de tais recursos provavelmente privilegiou aqueles indivíduos ou espécies de maior porte e com grande mobilidade para o aproveitamento rápido da matéria orgânica que, em termos de carbono, equivale a séculos de chuva de detritos em uma determinada área.

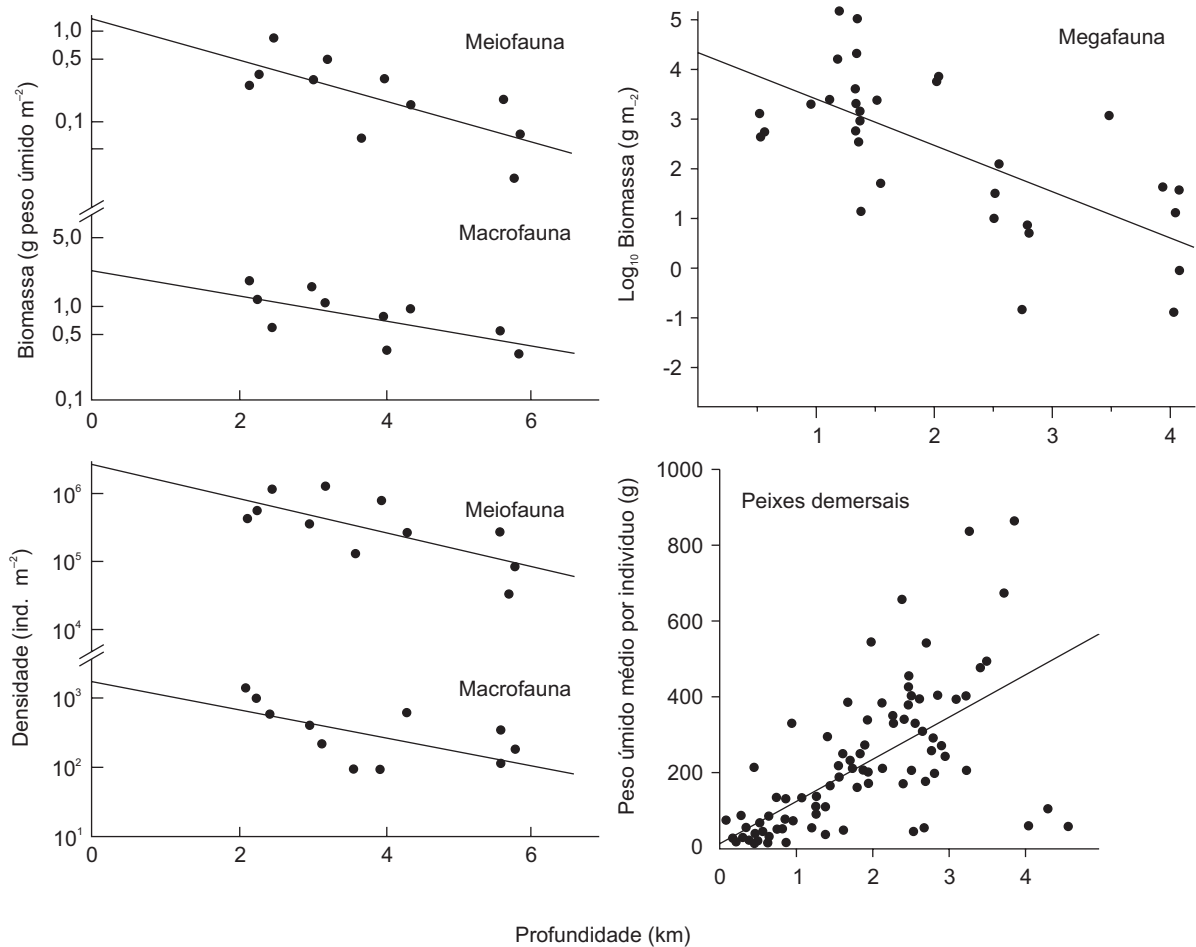


Figura 16.7 Diminuição da densidade, biomassa e tamanho do bentos marinho com a profundidade. Peixes demersais possuem uma tendência inversa aos organismos bênticos (modificado de LAMPITT *et alii*, 1986).

16.6 CRESCIMENTO E REPRODUÇÃO

Estimativas de crescimento feitas em meados do século vinte para o pequeno bivalve protobrânquio *Tindaria callistiformes* apontaram para uma grande longevidade e crescimento extremamente lento, com expectativa de vida em torno de 100 anos e idade de primeira maturação em torno dos 50 anos! Contudo, o erro estimado estaria em torno de 75 anos, sendo portanto uma estimativa muito pobre do crescimento desta espécie. Trabalhos mais recentes sugerem que o crescimento de vários moluscos e equinodermes é semelhante àquele de espécies aparentadas de águas rasas. Enquanto alguns organismos atingem o tamanho adulto em poucos anos, outros podem apresentar um crescimento extremamente rápido. Xenofióforos abissais crescem em pulsos rápidos podendo duplicar ou triplicar seu volume em poucos dias. Tais pulsos são entremeados por períodos de pouco ou nenhum crescimento de cerca de 50 dias. Algumas levas e bivalves perfurantes do gênero *Xylophaga* podem apresentar um crescimento rápido e extremamente oportunístico, relacionado à disponibilidade de habitats. *Xylophaga* pode colonizar rapidamente pedaços de madeira no mar profundo, atingindo a idade reprodutiva em poucos meses.

Durante muito tempo, as noções sobre a reprodução dos organismos de mar profundo foram influenciadas pelas idéias de dois pesquisadores influentes. Segundo Orson (1920), organismos vivendo em águas permanentemente frias apresentariam um desenvolvimento contínuo, não sazonal. Já Gunnar

Thorson, em 1950, postulou que tais organismos apresentariam reprodução direta, sem a presença de um estágio larval. Estas idéias ficaram conhecidas, respectivamente, como as Regras de Orson e Thorson e, por muito tempo, pensou-se que os animais de mar profundo teriam reprodução contínua e desenvolvimento direto, dado as condições de constância ambiental prevalentes na época.

No início dos anos 80, graças à descoberta de fluxos sazonais no mar profundo e aos trabalhos sobre ecologia reprodutiva feitos no Atlântico Norte por John Gage e Paul Tyler, descobriu-se que certos organismos apresentam reprodução sazonal e podem produzir larvas. Enquanto algumas espécies produzem larvas planctotróficas, a maioria dos organismos estudados (principalmente moluscos e equinodermes) produzem larvas lecitotróficas. A reprodução contínua parece também ser a mais comum, apesar de várias espécies aproveitarem a chegada sazonal de matéria orgânica em determinadas áreas para sincronizar sua reprodução.

Reproduzir-se em um ambiente onde a fauna está esparsamente distribuída representa um grande desafio aos organismos de mar profundo. A reprodução de tais organismos requer sincronia na gametogênese e na liberação de gametas, bem como a concordância espacial dos animais. O sucesso na fertilização dos ovócitos em espécies com fecundação externa é diretamente proporcional à concentração de espermatozóides na água, processo esse denominado de cinética da fertilização. É sabido que uma porcentagem de fertilização ótima requer concentrações entre 10^2 e 10^4 espermatozóides por mililitro, o que é influenciado por parâmetros como a velocidade da corrente, a taxa de liberação de esperma, coeficientes de difusão, velocidade de fricção e distância da fonte. Deste modo, há uma distância ótima na qual a taxa de fertilização será máxima e outras ainda nas quais menores ou nenhuma porcentagem de fertilização vai ocorrer. Como, então, os organismos de mar profundo fazem para satisfazer esses requerimentos?

Observações feitas de submersíveis e imagens de fundo revelaram que muitos organismos da megafauna podem andar em pares ou até em hordas de vários indivíduos, permanecendo por longos períodos juntos. Pares da holotúria *Paroriza pallens* foram encontrados locomovendo-se juntos por vários metros, indicando que, uma vez juntos, os organismos permanecem unidos provavelmente para otimizar a reprodução. Casais heterossexuais do ouriço-do-mar *Stylocidaris lineata* são mais comuns durante o verão no talude continental ao largo das Bahamas do que em outras épocas do ano. Contudo, casais homossexuais tanto de machos como de fêmeas dessa espécie são encontrados em níveis esperados por encontros ao acaso, indicando que os indivíduos, ao se encontrarem, permanecem juntos com uma chance de 50% de sucesso. O pareamento e a formação de agregados foram extensivamente documentados para equinodermes de mar profundo.

Além de adaptações comportamentais, alguns grupos de equinóides e poliquetas possuem adaptações morfológicas nos espermatozóides que permitem com que esses permaneçam unidos por mais tempo. O espermatozóide de *Paratvinella pandorae*, um poliqueta de fontes hidrotermais, possui um flagelo voltado estranhamente para frente, o que aparentemente permite uma maior agregação e consequente concentração dos mesmos. Já os espermatozóides de alguns ouriços de mar profundo possuem reservas extras de lipídios, o que faz com que estes permaneçam ativos e viáveis por mais tempo.

16.7 ALIMENTAÇÃO

A maioria dos organismos de mar profundo possui um regime alimentar de baixa quantidade, qualidade e, por vezes, de disponibilidade intermitente. Com exceção de fontes hidrotermais e exsudações frias, a comunidade faunal de mar profundo depende de fontes alimentares alóctones. Estes materiais podem ser compostos de restos de células mortas de fitoplâncton, pelotas fecais de origem zooplancônica, neve marinha, restos de macroalgas, cadáveres de peixes e cetáceos, dentre outros. O termo “neve marinha” compreende agregados de material orgânico originados principalmente nas porções superiores da coluna d’água. Dentre os principais constituintes da neve marinha podemos citar as “casas” de organismos gelatinosos, fezes, células fitoplancônicas senescentes e mudas de organismos zooplancônicos. Estes agregam-se em resposta a processos biológicos, químicos e físicos, em especial em colisões com Partículas Transparentes Exopoliméricas presentes na água, sendo colonizados por bactérias e consumidos por outros organismos. O maior tamanho

dos agregados, comumente com vários milímetros de diâmetro e podendo chegar a até alguns centímetros, acelera o fluxo de materiais para o mar profundo, constituindo-se num importante componente dos ciclos biogeoquímicos no oceano.

Grande parte da fauna bêntica é composta por organismos depositívoros, porém, alguns organismos da fauna demersal especializaram-se em explorar a chegada de grande parcela de alimentos. Experimentos com implantes de alimento em várias faixas batimétricas revelaram que áreas mais profundas possuem uma fauna especializada que chega nas carcaças em poucas horas. Há uma sucessão de animais que parecem chegar de acordo com sua capacidade locomotora. Peixes-bruxa são, geralmente, os primeiros a aparecer, seguidos por outras espécies de peixes (*e.g.* macrurídeos), anfípodes, camarões e ofiuróides. Dados obtidos para áreas de quase 5 mil metros de profundidade apresentam taxas de remoção de matéria orgânica entre 0,05 a 0,4 kg h⁻¹ (até 1 kg h⁻¹ para carcaças maiores). Isso equivale a até 9 toneladas por ano.

Os organismos podem apresentar também um comportamento peculiar de acordo com o regime alimentar. Muitos organismos depositívoros evitam a re-ingestão de partículas sedimentares mudando sua posição relativa no sedimento. Equiúros podem mudar seu comportamento alimentar em resposta à quantidade e qualidade do alimento presente, alterando as taxas de ingestão.

Muitos organismos de mar profundo possuem um hábito filtrador, em especial em profundidades batiais, onde as velocidades das correntes são mais elevadas. Muitos destes organismos possuem estruturas, tais como pedúnculos para manter-se mais elevados na coluna de água e assim aproveitar velocidades maiores de corrente. Crinóides e ascídias pedunculadas são comuns, juntamente com gorgônias e esponjas que se posicionam bem acima do substrato. O gasto energético com os pedúnculos é contrabalanceado pelo ganho na conservação de energia através do uso do fluxo ambiente para a filtração.

16.8 AMBIENTES REDUTORES

O mar profundo, apesar de ser um ambiente dependente de material orgânico alóctone, é pontuado por locais onde há produção primária de matéria orgânica. Nestes locais, moléculas reduzidas como o sulfeto de hidrogênio e o metano são utilizadas por bactérias quimiossintetizantes, tanto de vida livre como em simbiose com organismos produzindo, em alguns locais, grandes quantidades de biomassa. Entre os ambientes mais conhecidos estão as fontes hidrotermais e exsudações frias, mas outros ambientes tais como carcaças de baleias, grandes parcelas de madeira ou macroalgas e zonas de oxigênio mínimo também podem abrigar comunidades quimiossintetizantes em graus variados. Neste aspecto, o fator de vital importância para a estrutura e composição das comunidades é a quantidade de compostos químicos reduzidos que é produzida ou disponibilizada no local.

Em fontes hidrotermais, copiosas quantidades de sulfeto de hidrogênio são produzidas pela ação da energia geotérmica proveniente das correntes de convecção do manto, possibilitando que se forme uma rica comunidade de organismos. Aqui, a abundância e a biomassa da comunidade são várias ordens de magnitude superiores àquelas de regiões “normais” de mar profundo. Já em grandes parcelas de madeira que chegam ao fundo abissal, pequenas quantidades de sulfeto de hidrogênio são produzidas, limitando assim a produção primária quimiossintética e gerando comunidades distintas.

16.8.1 Fontes Hidrotermais

Em 1977, uma expedição americana liderada pelo geólogo marinho Robert Ballard, do *Woods Hole Oceanographic Institution*, ao *rifte* de Galápagos no Oceano Pacífico, fez uma das mais extraordinárias e importantes descobertas na história da Oceanografia. Uma rica comunidade de organismos nunca antes vista, habitava locais de intensa atividade vulcânica onde esperava-se apenas um grande deserto.

Fontes hidrotermais de mar profundo formam-se em zonas de expansão e subducção do assoalho oceânico associados às bordas das placas tectônicas. Fora do eixo das cordilheiras, tais ambientes podem estar presentes também em pontos quentes, tais como o ponto quente formador das ilhas do arquipélago do Havaí. A presença próxima das células de convecção do manto, em conjunto com a percolação de água

do mar através do sedimento, fazem com que tal água se aqueça a temperaturas altíssimas (~360°C) e jorre sob a forma de um fluido hidrotermal por chaminés de sulfeto, nas chamadas fumarolas negras e brancas. As fumarolas negras e brancas são distintas por possuírem diferentes temperaturas e composições químicas. As primeiras são mais quentes, com temperaturas podendo chegar aos 400°C, enquanto as fumarolas brancas em geral não ultrapassam os 300°C. A formação do fluido hidrotermal inclui a perda e inclusão de uma série de compostos químicos relacionados principalmente às mudanças de temperatura decorrentes do processo de percolação. Dentre os principais processos, incluem-se a perda total de oxigênio e sulfato e o enriquecimento com sulfeto de hidrogênio e vários metais (tabela 16.2).

Tabela 16.2 Características físico-químicas do fluido hidrotermal e da água do mar circunjacente em fontes hidrotermais profundas

Características	Fluido hidrotermal	Água do mar
Temperatura (°C)	360–365	2
pH (25°C)	3,3	8,1
Oxigênio Dissolvido (ml l ⁻¹)	0	5-6
Dióxido de Carbono (mM kg ⁻¹)	5–15	2
Sulfeto de Hidrogênio (mM kg ⁻¹)	3–12	0
Metano (mM kg ⁻¹)	25–100	0
Sódio (mM kg ⁻¹)	537	464
Potássio (mM kg ⁻¹)	17	10
Cálcio (nM kg ⁻¹)	10–55	10
Magnésio (mM kg ⁻¹)	0	50
Sílica (mM kg ⁻¹)	20,75	0,2
Cloro (mM kg ⁻¹)	636	541
htSulfato (mM kg ⁻¹)	0–1	30
Manganês (μM kg ⁻¹)	360–1140	0
Ferro (μM kg ⁻¹)	750–6500	0,0015
Cobre (μM kg ⁻¹)	10–40	0,007
Zinco (μM)	40–100	0,01

A abundância de sulfeto de hidrogênio proporciona um rico substrato para bactérias quimiossintetizantes, tanto de vida livre, como simbioses em uma série de espécies de invertebrados. Dentre estes, destacam-se os vestimentíferos gigantes da espécie *Riftia pachyptila*, bivalves vesicomídeos do gênero *Calyptogena* e mexilhões *Bathymodiolus*. Juntos com uma série de outras espécies de invertebrados e peixes formam uma comunidade pontual caracterizada por uma elevada abundância e biomassa, podendo ser comparada a um oásis no deserto.

A natureza fragmentada da cordilheira e o isolamento de porções de seus segmentos fazem com que haja distintas zonas biogeográficas e a dominância de espécies distintas. A maior destas diferenças é notada entre as fontes hidrotermais do Pacífico e do Atlântico. Enquanto várias espécies de vestimentíferos dominam na cordilheira leste do Pacífico, a dorsal Meso-Atlântica é dominada por camarões bresiliídeos da espécie *Rimicaris exoculata* que ocorrem aos milhares, em área próxima as fumarolas negras. Ao contrário dos vestimentíferos, que possuem endossimbiontes, esses camarões cultivam bactérias quimiossintetizantes epissimbióticas localizadas logo abaixo de suas carapaças. Outro aspecto interessante desses animais é que não possuem os olhos pedunculados típicos de camarões peneídeos e carídeos, mas um par de órgãos dorsais composto por uma densa camada de células fotossensíveis. Tal estrutura não é capaz de formar imagens, mas seu espectro de absorção no infravermelho próximo sugere que tais animais são capazes de captar a luz emitida pelo fluido hidrotermal altamente aquecido (> 350°C), através de um processo conhecido como radiação de corpo negro.

A manutenção das populações em fontes hidrotermais é outro mistério que está apenas começando a ser desvendado. Tais ambientes, além de serem pontuais ao longo das cordilheiras meso-oceânicas e outros pontos isolados fora de seu eixo, são ambientes efêmeros com duração de apenas algumas dezenas de anos. Como, então, populações de organismos endêmicos são capazes de manter suas populações e colonizar novas fontes? Estudos recentes indicam que os vestimentíferos gigantes do Pacífico Nordeste possuem larvas lecitotróficas e que a dispersão desta se dá ao longo do eixo da cordilheira, no vale central denominado *rifte*. Possivelmente, as larvas entram na pluma hidrotermal até que esta atinja uma flutuabilidade neutra e seja advectada ao longo do eixo. Se isto indica ou não o cenário real para todas as espécies de fontes, a verdade é que a colonização de fontes hidrotermais após grandes catástrofes ocorre de maneira rápida, mostrando que os organismos encontram seu caminho.

16.8.2 Exsudações Frias

As exsudações frias ocorrem em margens continentais ativas e passivas e são alimentadas principalmente pela percolação de hidrocarbonetos leves, como o metano, e também de sulfeto de hidrogênio através das camadas profundas do sedimento até sua superfície. Ao contrário das fontes hidrotermais, as exsudações frias são mais estáveis e duradouras, porém possuem comunidades cognatas, compostas por uma série de vermes vestimentíferos de menor porte (e.g. *Lamellibrachia* e *Seepia*), mexilhões (e.g. *Bathymodiolus childressi*), bivalves vesicomiídeos (*Calyptogena*), além de uma série de outros organismos associados.

A abundância de compostos reduzidos permite que haja as mesmas relações simbióticas entre invertebrados e bactérias quimioautotróficas, gerando um ambiente rico em diversidade e biomassa.

Apesar de não terem sido oficialmente descobertos pela comunidade científica no Brasil, há fortes indícios de que as exsudações frias sejam ambientes comuns na margem brasileira. Há algumas décadas, coletas feitas pelo N.Oc. Prof. W. Besnard na margem continental ao largo da costa do Estado do Paraná recolheram uma nova espécie de bivalve vesicomiídeo que foi batizado mais tarde com o nome de *Calyptogena birmani*. É sabido que vesicomiídeos ocorrem apenas em ambientes redutores, sugerindo que tais organismos vieram, possivelmente, de uma exsudação fria. Anos mais tarde essa mesma região foi amostrada, conhecendo-se adicionalmente que é uma área rica em formações geológicas conhecidas como *pockmarks*, originadas a partir do escape de gases do sedimento, evidenciando a possível presença de exsudações. Contudo, ao invés de amostrar comunidades típicas de ambientes redutores, o que se viu foram extensas formações de recifes coralinos profundos, ambientes extremamente ricos em diversidade. Com apenas algumas melhorias logísticas e tecnológicas e a comunidade científica, certamente, encontrará esses ambientes na costa brasileira.

16.8.3 Carcaças de Baleia e Outros Ambientes Redutores

O inusitado encontro de um pesquisador com uma baleia morta afundada em mais de um quilômetro de água ao largo da costa da Califórnia nos EUA revelou um novo tipo de ambiente movido a energia quimiossintética nunca antes visto. Após a chegada de várias toneladas de carne de baleia e ossos ao leito oceânico, grandes necrófagos móveis rapidamente consomem a carcaça (vários meses, dependendo do tamanho da carcaça) deixando apenas os ossos e restos de matéria orgânica. Segue-se então uma fase de enriquecimento por espécies oportunistas menores que ocorrem aos milhares, muitas das quais endêmicas de tais ambientes. Quando tudo parece terminado e apenas os ossos são vistos, inicia-se a fase mais interessante e duradoura da sucessão ecológica: o estágio sulfofílico.

O interior das vértebras das baleias é rico em compostos lipídicos, os quais se encontram aprisionados e proibidos aos organismos. Com o passar do tempo, bactérias atingem o material lábil e começam a gerar compostos orgânicos reduzidos, em especial, o sulfeto de hidrogênio e o metano. Apesar da menor quantidade em relação aos ambientes citados anteriormente, aqui também ocorrem associações simbióticas de bactérias quimioautotróficas e invertebrados, bem como bactérias de vida livre formando extensos carpetes. O suprimento de tais compostos pode perdurar por vários anos e até várias décadas.

Muito embora carcaças de baleia sejam ambientes pontuais e de pequena escala, é provável que sejam extremamente comuns nos fundos oceânicos, em especial abaixo de rotas migratórias de grandes baleias.

A presença de quimiossíntese e de organismos comuns a fontes hidrotermais e exsudações frias fez com que alguns pesquisadores sugerissem que carcaças de baleias possam servir como “pedras” de dispersão para ambientes redutores como fontes e exsudações e talvez como refúgio para outras espécies.

Outros ambientes redutores podem formar-se onde há o acúmulo de grande quantidade de matéria orgânica. Chegada de grandes troncos de árvore, acúmulos de macroalgas e zonas de oxigênio mínimo podem gerar ambientes redutores, porém com concentrações de sulfeto de hidrogênio muito menores. Habitats quimiossintéticos antropogênicos também podem ser gerados. Há alguns anos, um navio naufragou em áreas profundas da costa da Espanha contendo uma carga de alimentos. Mais tarde descobriu-se que ali se formou uma comunidade quimiossintética composta por bivalves batimodiolíneos e até um vestimentífero foi encontrado!

16.9 AMBIENTE PELÁGICO PROFUNDO

Até aqui vimos uma grande parte do que é conhecido no ambiente bêntico, o qual engloba a maior parte da biodiversidade presente no ambiente marinho profundo. Contudo, não podemos deixar de comentar alguns aspectos da biologia da porção pelágica do mar profundo, a qual estima-se possuir em torno de 1 milhão de espécies. Na verdade, em termos de volume total, trata-se do maior espaço disponível para organismos vivos do planeta, com cerca de 1 bilhão de km³ quase totalmente inexplorado, abrigo da maior comunidade animal do planeta em termos de número e biomassa.

Dentre as variáveis físicas atuando sobre a fauna na região mesopelágica, certamente a luz é a mais importante, agindo tanto na estruturação da comunidade, como sendo um importante meio de comunicação entre os organismos através da bioluminescência. A Zona Mesopelágica é o domínio da coluna de água oceânica compreendido entre o limite superior logo abaixo da zona eufótica e o limite inferior da zona disfótica que gira em torno dos 1 000 metros de profundidade. Em torno de 150 metros de profundidade, cerca de 99% da luz solar já foi absorvida ou refletida e, ao atingir os 1 000 metros, apenas comprimentos de onda próximos ao azul estão presentes. Abaixo disto há apenas a escuridão (à exceção de fontes hidrotermais – veja acima).

Estima-se que cerca de 90% dos habitantes da região mesopelágica possuam algum tipo de bioluminescência. Mesmo as bactérias que colonizam partículas de material orgânico detrítico (“neve marinha”) são bioluminescentes. Este fato faz com que qualquer movimento mais brusco na coluna de água faça com que se produza luz, evidenciando uma possível presa ou predador. Talvez esse seja um dos principais motivos pelos quais os animais mesopelágicos permaneçam imóveis a maior parte do tempo. Além de alertar contra possíveis predadores e presas, a bioluminescência parece servir uma série de outros propósitos, tais como o reconhecimento específico e sexual, camuflagem, atração de presas em potencial, entre outros. Os padrões de bioluminescência gerados pelos organismos mesopelágicos são impressionantes e muito variados e sua descrição minuciosa está além do escopo do presente capítulo. Cabe apenas ressaltar que a bioluminescência é produzida através de reações químicas produzidas por um complexo de moléculas denominado coletivamente de luciferinas. Estas diferem em diferentes grupos taxonômicos, ocorrendo em uma ampla gama de seres vivos.

Dentre os organismos que habitam o mesopelágial, os chamados organismos gelatinosos são os mais abundantes. Eles compreendem uma série de filos distintos, sendo os principais organismos as salpas, do líolos, apendiculárias, cnidários e ctenóforos. Juntos, eles compreendem cerca de um quarto da biomassa total desse ambiente, sendo importantíssimos na estruturação da comunidade. Compreendem organismos filtradores, consumindo boa parte da “neve marinha”, bem como predadores ativos (caçadores) e passivos (emboscada). Além de sua importância na teia trófica, organismos como salpas e apendiculárias possuem um papel fundamental para o fluxo de carbono nos oceanos. Através de suas atividades alimentares, as salpas ingerem uma grande quantidade de carbono orgânico particulado, produzindo grandes pelotas fecais, as quais afundam mais rapidamente na coluna de água, intensificando o fluxo de carbono. Esta mesma intensificação é feita por apendiculárias, mas de maneira diferente. Estes organismos produzem grandes “casas” de muco que servem como filtros de matéria orgânica. A produção de “casas” novas se dá quando as velhas entopem, podendo renovar-se até quatro vezes por dia em algumas espécies. Tais “casas” podem atingir o tamanho de 1 metro de diâmetro e possuir taxas de afundamento de até 800 metros por dia. Até pouco tempo, a real importância do fluxo dessas “casas” de muco era ignorada, pois estas es-

truturas simplesmente desaparecem ao atingir algum objeto sólido, como por exemplo, uma armadilha coletora de sedimento. Contudo, com o advento da amostragem com veículos submersíveis tripulados e de operação remota, sabe-se hoje que uma grande quantidade de carbono orgânico é transferida ao oceano profundo por tal via.

A imensa vastidão dos oceanos profundos e sua relativa inacessibilidade fazem com que sejam os ambientes menos explorados do planeta. Todas as descobertas feitas em anos recentes apenas “raspando” poucos milésimos de sua superfície apontam para o imenso potencial ainda a ser explorado tanto para satisfazer nossa necessidade de conhecer o planeta, quanto para a descoberta de importantes produtos e novas tecnologias para a sociedade.

16.10 REFERÊNCIAS

- Connell, J. H. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science*, 199:1302-1309, 1978.
- Gage, J. D. & Tyler, P. A. Deep-sea biology: a natural history of organisms at the deep-sea floor. Cambridge University Press, Cambridge, 504 p., 1991.
- Gooday, A. J.; Bett, B. J. & Pratt, D. N. Direct observation of episodic growth in an abyssal xenophyophore (Protista). *Deep-Sea Research I*, 40:2131-2143, 1993.
- Grassle, J. F. & Maciolek, N. J. Deep-sea species richness: regional and local diversity estimates from quantitative bottom samples. *Am. Nat.*, 139:313-341, 1992.
- Herring, P. The biology of the deep oceans. Oxford University Press, Oxford, 314 p., 2002.
- Lampitt, R. S.; Billett, D. S. M. & Rice, A. L. Biomass of the invertebrate megabenthos from 500 to 4100 m in the northeast Atlantic Ocean. *Mar. Biol.*, 93:69-81, 1986.
- Orton, J. H. Sea temperature, breeding, and distribution in marine animals. *J. Mar. Biol. Assoc. UK*, 12: 339-366, 1920.
- Rex, M. A. Community structure in the deep-sea benthos. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 12:331-353, 1981.
- Rice, A. L. Deep Ocean. The Natural History Museum, London, 96 p., 2000.
- Smith, C. R. & Baco, A. R. Ecology of whale falls at the deep-sea floor. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, 41:311-354, 2003.
- Sumida, P. Y. G. & Pires-Vanin, A. M. S. Benthic associations of the shelfbreak and upper slope off Ubatuba-SP, south-eastern Brazil. *Est. Coast. Shelf Sci.*, 44:779-784, 1997.
- Sumida, P. Y. G.; Tyler, P. A.; Lampitt, R. S. & Gage, J. D. Reproduction, dispersal and settlement of the bathyal ophiuroid *Ophiocten gracilis* in the NE Atlantic. *Mar. Biol.*, 137:623-630, 2000.
- Sumida, P. Y. G.; Yoshinaga, M. Y.; Madureira, L. A. S. P. & Hovland, M. Seabed pockmarks associated with deep-water corals off SE Brazilian continental slope, Santos Basin. *Mar. Geol.*, 207:159-167, 2004.
- Thorson, G. Reproductive and larval ecology of marine bottom invertebrates. *Biol. Rev.*, 25:1-45, 1950.
- Tyler, P. A. (ed.). Ecosystems of the deep oceans. Ecosystems of the World, Vol. 28, Elsevier, Amsterdam, 569 p., 2003.
- Van Dover, C. L. The ecology of deep-sea hydrothermal vents. Princeton University Press, Princeton, 424 p., 2000.
- Wright, J. E. (ed.). Introduction to the oceans. Milton Keynes, U.K. The Open University, 1977.