

UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO
FFCLRP - DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA COMPARADA

“Importância de fenômenos físicos e biológicos na regulação do assentamento larval de uma população da craca *Chthamalus bisinuatus* Pilsbry (1916) no entre-marés consolidado”

Andreia Cristina Câmara Barbosa

Dissertação apresentada à Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto da USP, como parte das exigências para a obtenção do título de Mestre em Ciências, Área: Biologia Comparada

RIBEIRÃO PRETO - SP

2010

UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO
FFCLRP - DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA COMPARADA

“Importância de fenômenos físicos e biológicos na regulação do assentamento larval de uma população da craca *Chthamalus bisinuatus* Pilsbry (1916) no entre-marés consolidado”

Andreia Cristina Câmara Barbosa

Orientador: Prof. Dr. Augusto Alberto Valero Flores

Dissertação apresentada à Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto da USP, como parte das exigências para a obtenção do título de Mestre em Ciências, Área: Biologia Comparada

RIBEIRÃO PRETO - SP

2010

Barbosa, Andreia Cristina Câmara

Importância de fenômenos físicos e biológicos na regulação do assentamento larval de uma população da craca *Chthamalus bisinuatus* Pilsbry (1916) no entre-marés consolidado, 2010.

67 p.: il.; 30cm

Dissertação apresentada à Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto da USP, como parte das exigências para a obtenção do título de Mestre em Ciências, Área: Biologia Comparada.

Orientador: Flores, Augusto Alberto Valero

1. Assentamento larval.
2. Suprimento larval.
3. Migração vertical.
4. Retenção larval.
5. Transporte de larvas.

FOLHA DE APROVAÇÃO

Andreia Cristina Câmara Barbosa

‘Importância de fenômenos físicos e biológicos na regulação do assentamento larval de uma população da craca *Chthamalus bisinuatus* Pilsbry (1916) no entre-marés consolidado’

Dissertação apresentada à Faculdade de Filosofia,
Ciências e Letras de Ribeirão Preto da USP, como parte
das exigências para a obtenção do título de Mestre em
Ciências, Área: Biologia Comparada

Aprovado em:

Banca Examinadora

Prof. Dr. _____

Instituição _____ Assinatura _____

Prof. Dr. _____

Instituição _____ Assinatura _____

Prof. Dr. _____

Instituição _____ Assinatura _____

AGRADECIMENTOS

Ao Prof. Dr. Augusto Alberto Valero Flores, por me receber em seu laboratório, pela confiança em mim depositada, por sua dedicação, atenção e companheirismo.

Aos Profs. Drs. da FFCLRP: Wagner Eustáquio de Paiva Avelar, Wagner Ferreira dos Santos e Elisabeth Spinelli de Oliveira, pelas sugestões dadas no exame de qualificação.

À Fundação de amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP), pela bolsa de mestrado concedida (# 2008/02030-6).

Aos funcionários do Centro de Biologia Marinha da USP. Wagney pela prontidão em encontrar artigos raros. À equipe da administração, Simone, Cleide, Elaine, Graça, Camila, Wagner, Claré e Limarck, pelo constante bom humor e pelo seu profissionalismo. Ao pessoal da cozinha, Sr. José, Fátima, Kátia, Clauce, Dona Vera e Adinalva, por tornarem nossos dias no CEBIMar mais saborosos. Aos funcionários da manutenção, Elias, Ananias, Paulo e Reinaldo, sempre dispostos a ajudar. À Dona Maria e à Silvia, responsáveis pela limpeza dos laboratórios. E especialmente aos técnicos de laboratório, Joseph, Joseilto, Eduardo e Élcio, pela companhia nos arrastos de plâncton de madrugada, pela ajuda na confecção de todas as engenhocas de campo (especialmente os moldes de gesso), enfim, por tornarem possível toda a metodologia deste trabalho.

Ao Prof. Dr. Álvaro Esteves Migotto pelo espaço cedido em sua sala para o cultivo de larvas e pelas dicas de imagens.

À Profa. Dra. Áurea Maria Ciotti pela análise do material coletado para a quantificação de clorofila- α .

À querida Profa. Dra. Tagea Bjorndal pelas dicas de tratamento dos exemplares da descrição e pela paciência ao me ensinar a utilizar a *camera lucida* para a confecção dos desenhos. Além da inspiração que é para todos pela sua simpatia, carinho e disposição.

Ao Dr. Dan Rittschof, por abrir as portas de seu laboratório no para nos mostrar seu cultivo de larvas. À sua técnica de laboratório Sra. Beatriz Orihuela Diaz, pela sua simpatia e por ceder seu protocolo de cultivo.

Aos pós-doutorandos do CEBIMar Ronaldo Adriano Christofolletti, pelo período de ‘treinamento’ em Ubatuba, e Maria Soledad López (Sol) por todas as dicas e disposição em ajudar.

À Marília Bueno pela ajuda no tratamento estatístico das séries temporais e por me apresentar as atividades de campo no costão rochoso.

Ao Rafael (Mogli) pela importantíssima ajuda na triagem de todo o material de suprimento larval, pela execução das atividades de campo no período de minha ausência, pelas dicas em estatística e pelo seu eterno bom humor.

Às técnicas do laboratório, amigas e companheiras de república na minha segunda fase em São Sebá, Ludmila e Maysito, pelo companheirismo, pelas conversas, dicas, paciência... Enfim... Obrigada, por tudo!

Às amigas e companheiras de Beco e de CEBIMar, Mari, Laura e Pôla. Obrigada pela troca de conhecimento ao longo desse período de convivência. Pela amizade, carinho e companheirismo. Vou sempre sentir saudades da nossa rotina!

Aos amigos queridos Thaís e Lucas. Obrigada pelas conversas, troca de experiências e conselhos. Thá, obrigada pela ajuda no campo!

À minha família, pelo apoio e incentivo em todas as minhas escolhas, por mais absurdas que elas tenham parecido na época. Amo vocês!

RESUMO

É amplamente assumido que os mecanismos físicos de transporte são os principais responsáveis pela regulação do assentamento larval de invertebrados do entre-marés. A importância de processos biológicos é raramente considerada, embora se saiba que adaptações comportamentais promovem freqüentemente a retenção larval perto dos locais de emissão. Neste estudo, a craca *Chthamalus bisinuatus*, constituindo o povoamento dominante do mesolitoral da zona entre-marés, foi objeto de estudo para avaliar comparativamente o papel de fatores físicos de transporte e parâmetros biológicos no controle da taxa de assentamento. Nossos resultados mostraram que o assentamento larval da espécie é regulado principalmente pelo esforço reprodutivo da população adulta. Emissão naupliar é crucial na regulação do suprimento de cipris, que por sua vez, possui um papel de extrema importância na regulação do assentamento larval. As interações entre essas variáveis biológicas são intensificadas quando a disponibilidade de alimento ou o fluxo de água são considerados. Forçantes físicas, como as correntes geradas pelo vento, possuem pouca influência na taxa de assentamento larval, agindo apenas localmente. Portanto, nossos resultados mostram que variáveis biológicas são mais importantes do que as forçantes físicas na regulação das taxas de assentamento larval da população estudada.

ABSTRACT

It is widely assumed that physical transport mechanisms are the main responsible for intertidal invertebrate larval settlement rates regulation. The importance of biological processes is rarely considered, although it's recognized that behavioral adaptations frequently promote larval retention near the larval release locations. In this study, the barnacle *Chthamalus bisinuatus*, constituting the dominant population of the intertidal, was object of study to comparatively evaluate the role of physical transport factors and biological parameters in the control of the settlement rate. Our results showed that the larval settlement of this species is mainly regulated by the reproductive effort of the adult population. Larval release is crucial in the regulation of cyprid supply, which is of extreme importance for the larval settlement regulation. The interactions between these variables are enhanced when food availability or water flux are considered. Physical forcing, as the wind-driven currents, has almost no influence in larval settlement rates, acting only locally. Therefore, our results show that biological variables are more important than physical forcing in the regulation of larval settlement rates of the studied population.

SUMÁRIO

<i>Capítulo 1 - Descrição dos estágios larvais da craca Chthamalus bisinuatus (Cirripedia: Chthamalidae), cultivadas em laboratório</i>	10
Introdução	11
Material e Métodos	13
Cultivo das larvas	13
Descrição morfológica	13
Resultados	15
Náuplio I	15
Náuplio II	15
Náuplio III	16
Náuplio IV	17
Náuplio V	17
Náuplio VI	17
Cípris	18
Discussão	25
Referências Bibliográficas	27
<i>Capítulo 2 - Importância de fenômenos físicos e biológicos na regulação do assentamento larval de uma população da craca Chthamalus bisinuatus Pilsbry (1916) no entre-marés consolidado</i>	29
Introdução	30
Objetivos	36
Material e Métodos	37
Séries temporais	37

Local de estudo	37
Emissão larval	38
Assentamento larval	38
Suprimento larval	39
Clorofila-a	39
Temperatura e salinidade	40
Amplitude e anomalia de marés	40
Fluxo de água	41
Direção e intensidade dos ventos	42
Determinação do padrão de migração vertical das larvas	43
Análises numéricas e estatísticas	43
Séries temporais.....	43
Migração vertical das larvas.....	45
Resultados.....	47
Séries temporais	47
Migração Vertical.....	52
Discussão.....	55
Referências Bibliográficas.....	62

Capítulo 1

Descrição dos estágios larvais da craca *Chthamalus bisinuatus* (Cirripedia: Chthamalidae), cultivadas em laboratório

Introdução

Amplamente distribuídas pelo mundo, cracas pertencentes ao gênero *Chthamalus* (Cirripedia: Chthamalidae) são bastante comuns no mesolitoral superior de costões rochosos (Newman & Ross, 1976), ocorrendo principalmente em regiões tropicais e temperadas (Pitombo & Burton, 2007). O gênero é globalmente distribuído, localmente abundante e relativamente diverso com mais de 20 espécies (Pitombo & Burton, 2007; Yan & Chan, 2004). Larvas de ctamalídeos são muito abundantes em amostras de plâncton coletadas próximo à costa durante o verão, e sua correta identificação é extremamente desejável para qualquer estudo de sazonalidade reprodutiva ou dispersão larval (Burrows et al., 1999). Oito espécies de *Chthamalus* foram reportadas no continente americano, sendo que quatro ocorrem na costa do Pacífico (*C. dalli* Pilsbry, *C. fissus* Darwin, *C. anisopoma* Pilsbry e *C. panamensis* Pilsbry) e outras quatro na costa do Atlântico (*C. fragilis* Darwin, *C. proteus* Dando & Southward, *C. angustitergum* Pilsbry e *C. bisinuatus* Pilsbry) (Pitombo & Burton, 2007).

As diferentes fases do desenvolvimento larval de algumas espécies de *Chthamalus*, de diferentes localidades, foram descritas. No nordeste do Atlântico foram descritas as larvas de *Chthamalus stellatus* e *C. montagui* (Burrows et al., 1999); na África do sul, *C. dentatus* (Achituv, 1986); no Indo-Pacífico, *C. malayensis* (Yan & Chan, 2001); no sudeste dos EUA, *C. fragilis* (Lang, 1979); no nordeste do Pacífico, *C. dalli* e *C. fissus* (Miller et al., 1989); na Austrália, *C. antennatus* (Egan & Anderson, 1989); em Hong Kong, *C. neglectus* (Yan & Chan, 2004) e no Japão, *C. challenger* (Lee, 1999). Até o momento, não existe descrição dos estágios de desenvolvimento larval de espécies desse gênero para animais do sudoeste do Atlântico.

Chthamalus bisinuatus é a espécie de craca dominante no mesolitoral superior de costões rochosos desde o nordeste do Brasil até o Uruguai (Young, 1993; Dando & Southward, 1980), portanto povoando costões por uma extensão de aproximadamente 8.500km, numa grande variação latitudinal ($0^{\circ} 40' S - 35^{\circ} 19' S$), abrangendo áreas com clima tropical, subtropical e temperado. Por se tratar de uma espécie dominante, possivelmente desempenhando um papel crucial nesse habitat, estudos sobre suas fases pelágicas fazem-se necessários. Para tal, é pré-requisito a descrição formal tanto de seus estágios naupliares como de suas cypis. Portanto, o objetivo deste trabalho é descrever a morfologia das larvas de *Chthamalus bisinuatus*, possibilitando a identificação de seus estágios em material coletado no campo.

Material e Métodos

Cultivo das larvas

Utilizando marreta e formão, lascas de rochas com cobertura de 70 - 80% da craca *Chthamalus bisinuatus* foram retiradas do costão da praia de Pitangueiras (23° 49' 28'' S; 45° 25' 10'' O). Os animais foram submetidos a um período de 24 h de emersão a 27°C, e logo após submersos em água do mar, o que estimulou a liberação de náuplios.

Uma hora após a submersão, a água foi filtrada em um crivo de 100 µm e as larvas separadas, com o auxílio de uma pipeta *Pasteur*, em grupos de aproximadamente 100 indivíduos, colocados em frascos de acrílico de 200 ml contendo água do mar filtrada. Os frascos foram mantidos em câmaras de incubação à temperatura constante de 27°C e a água trocada a cada dois dias com o auxílio de um crivo de 20 µm. A água do cultivo foi coletada na praia do Segredo (23° 49' 41'' S; 45° 25' 21'' O) e filtrada em uma peneira de 100 µm, não retendo, portanto, organismos planctônicos pequenos, que serviram como alimento natural.

Ao longo do primeiro dia, cinco náuplios foram escolhidos aleatoriamente a cada hora, e fixados em etanol 70%. A partir do segundo dia de cultivo, cinco larvas foram fixadas a cada 24 h.

Descrição morfológica

Com o auxílio de um microscópio de dissecação, foram montadas lâminas semi-permanentes com larvas inteiras ou apenas seus apêndices. A fim de se evitar a compressão das larvas, foi posicionado no centro das lâminas um reforço plástico transparente adesivo (Ø 14,5mm; Pimaco 2233), deixando uma depressão no centro, onde um náuplio era colocado com uma gota de glicerina. Para as lâminas dos apêndices (antênula, antena e mandíbula), as

larvas foram dissecadas com o auxílio de estiletes entomológicos, e as lâminas montadas com os apêndices isolados de indivíduos em cada um dos estágios de desenvolvimento.

Essas lâminas foram analisadas sob microscópio óptico ZEISS (Axioskop 2 plus) acoplado a uma *camera lucida*, onde primeiramente foram desenhados escudo cefálico ou carapaça, labro e processo tóraco-abdominal dos diferentes náuplios (Fig. 1-4). O comprimento total foi medido para todos os estágios naupliares a partir da porção mais frontal da carapaça até o fim do espinho torácico dorsal ou do processo tóraco-abdominal, sempre registrando a maior distância. Foram mensurados a maior largura do escudo cefálico e o seu comprimento (apenas para náuplios IV - VI), da margem anterior até a posterior, sendo este o padrão utilizado na literatura (e.g. Miller et al., 1989; Burrows et al., 1999; Tabela 1). Os desenhos foram confeccionados, descrevendo a morfologia geral de todos os estágios, assim como de seus apêndices (Fig. 5 - 7), identificando-se todos os tipos de cerdas presentes e suas devidas posições, possibilitando a aplicação de uma fórmula de setação (Tabela 2). As descrições morfológicas e fórmulas de setação dos apêndices foram baseadas em Newman & Ross (2001) e a terminologia da setação de acordo com Lang (1979). Todas as medidas e ilustrações foram tomadas de um mínimo de cinco náuplios por estágio de desenvolvimento.

Resultados

O desenvolvimento larval de *Chthamalus bisinuatus* consiste de duas fases, sendo a primeira composta por seis estágios naupliares e a segunda e final por uma cipris, seguindo o padrão típico de desenvolvimento de cirripédios (e.g. Newman, 1965; Lang, 1979). Todos os seis estágios naupliares de *C. bisinuatus* apresentam características particulares de fácil visualização, permitindo sua identificação sem a necessidade de dissecação dos apêndices.

Náuplio I

Este estágio larval possui um comprimento médio de $222 \pm 2 \mu\text{m}$ (Tabela 1). Carapaça ou escudo cefálico em forma de pêra (Fig. 1), com um par de chifres fronto-laterais na porção anterior e um espinho torácico dorsal. Trata-se do estágio mais fácil de identificar, devido ao tamanho e formato do escudo cefálico bastante diferenciado. O labro é liso e não possui dentes (Fig. 2). O espinho torácico dorsal e o processo tóraco-abdominal, bifurcado, são similares em comprimento (Fig. 3 e 4).

O número de segmentos e de cerdas nos seus apêndices é similar a outras espécies do gênero, porém suas cerdas são simples-denticuladas (Fig. 5, 6 e 7), e não cerdas simples como nos náuplios I de outras espécies, como por exemplo, *Chthamalus dalli* e *C. fissus* (Miller et al., 1989). Devido à semelhança entre estes dois tipos de cerdas, pode ser que os denticulos não tenham sido observados nestas últimas espécies.

Náuplio II

O escudo cefálico adquire uma forma mais convexa e globular (Fig.1), o comprimento aumenta para $301 \pm 6 \mu\text{m}$ (Tabela 1). Os chifres fronto-laterais possuem forma cilíndrica, com uma abertura na margem anterior e são levemente direcionados para a frente. Um par de

glândulas espinais laterais pode ser observado. A margem anterior do escudo cefálico é lisa, porém a posterior possui três pequenos espinhos (Fig. 1). Neste estágio já se observa um par de grandes dentes nas laterais do labro, e numerosas sétulas entre eles (Fig. 2). Nos estágios seguintes, o mesmo par de dentes está presente, porém em tamanho significativamente menor. Trata-se da melhor característica encontrada para diferenciar este estágio do seguinte, os quais são bastante similares em forma e tamanho. O espinho torácico dorsal fica mais longo do que o processo tóraco-abdominal (Fig. 3), e o primeiro par de espinhos abdominais já está presente, separando a região torácica da abdominal (Fig. 4).

Os apêndices são bem parecidos com os de outros ctamalídeos, possuindo cerdas simples e esparsamente plumosas em todos os apêndices (Fig. 5, 6 e 7; Tabela 2), cerdas plumosas e um espinho hispido nas antenas (Fig. 6), e uma cerda cuspidada nas mandíbulas (Fig. 7).

Náuplio III

O escudo cefálico apresenta comprimento de $308 \pm 5 \mu\text{m}$ e largura de $203 \pm 6 \mu\text{m}$. A abertura nos chifres fronto-laterais se torna maior e eles estão, agora, mais voltados para a frente (Fig. 1). Os dentes do labro são significativamente menores quando comparados aos do náuplio II (Fig. 2). As antenas e mandíbulas apresentam um número crescente de segmentos e cerdas (Fig. 6 e 7; Tabela 2), enquanto que nas antênulas o número de segmentos é fixo (quatro), e a quantidade de cerdas aumenta gradativamente ao longo do desenvolvimento naupliar (Fig. 5). Uma cerda simples extremamente curta (S^*), exclusiva deste estágio larval, está presente no endopodito da antena (Fig. 6).

Náuplio IV

A partir deste estágio, o espinho torácico dorsal se separa do escudo cefálico (Fig. 1 e 3), que se torna mais largo ($253 \pm 7 \mu\text{m}$) do que longo ($234 \pm 5 \mu\text{m}$) e possibilita a medição de dois comprimentos distintos, um total e um da carapaça (Tabela 1). Os chifres fronto-laterais (Fig. 1) e o labro (Fig. 2) são similares aos observados nos náuplios III. Dois pares de espinhos torácicos estão presentes no processo tóraco-abdominal (Fig. 4). Os apêndices se tornam ainda mais complexos e a cerda simples e curta, observada no endopodito da antena do estágio anterior, torna-se uma cerda simples comum (Fig. 5, 6 e 7; Tabela 2).

Náuplio V

O escudo cefálico aumenta em tamanho e fica mais arredondado sendo relativamente maior do que no náuplio IV (Fig. 1; Tabela 1). No labro um par adicional de dentes surge externamente aos pré-existentes, e entre esses dois pares a quantidade de sétulas aumenta (Fig. 2). Um segundo par de espinhos abdominais pode ser observado no processo tóraco-abdominal (Fig. 4). Os apêndices seguem com número crescente de cerdas e segmentos (Fig. 5, 6 e 7). No segundo segmento do exopodito da antena, podemos observar a presença de duas cerdas esparsamente plumosas (Fig. 6), característica dividida com náuplios de *C. antennatus* (Egan & Anderson, 1989), *C. stellatus* e *C. montagui* (Burrows et al., 1999).

Náuplio VI

O escudo cefálico aumenta em comprimento ($322 \pm 3 \mu\text{m}$) e largura ($331 \pm 3 \mu\text{m}$) e fica mais convexo (Fig. 1). No final do desenvolvimento deste estágio, um par de olhos compostos pode ser observado, um da cada lado do olho naupliar, característica observada apenas em animais vivos, não fixados e, portanto, não desenhados. Ambos os pares de dentes do labro tornam-se um pouco maiores do que no estágio anterior (Fig. 2). O processo tóraco-

abdominal possui seis pares de espinhos torácicos e dois pares de espinhos abdominais (Fig. 3 e 4). Os apêndices são maiores e mais complexos, apresentando cerdas adicionais nas antênulas, antenas e mandíbulas (Fig. 5, 6 e 7; Tabela 2).

Cipris

As cipris possuem a carapaça lisa e um olho visível (Fig. 1). É possível também visualizar no seu interior gotículas de lipídeos acumulados ao longo do desenvolvimento naupliar. São larvas lecitotróficas e possuem a capacidade de selecionar o substrato no qual irão assentar e sofrer a metamorfose para a forma juvenil sésil do animal.

Ao final do cultivo das larvas, apenas um indivíduo foi capaz de atingir o estágio de cipris, devido à alta taxa de mortalidade dos animais, por esse motivo, na tabela 2 estão presentes as medidas de apenas um indivíduo.

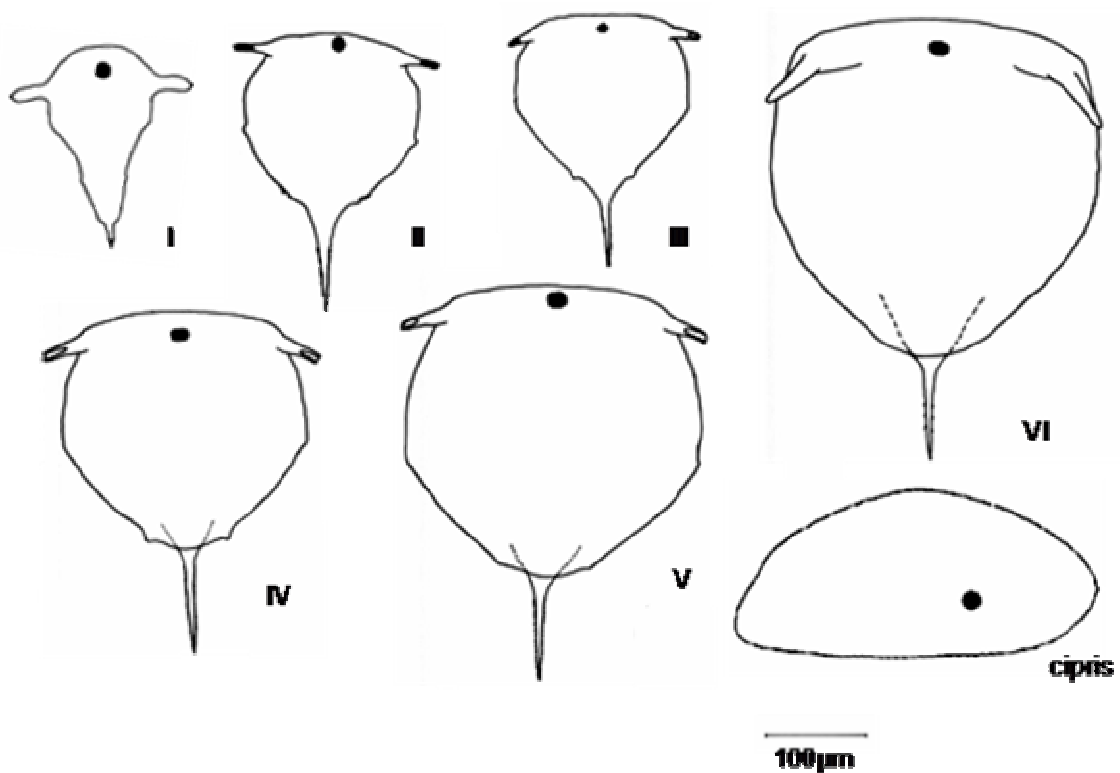


Figura 1 – Escudo cefálico ou carapaça dos seis estágios naupliares (vista dorsal) e da cipris (vista lateral).

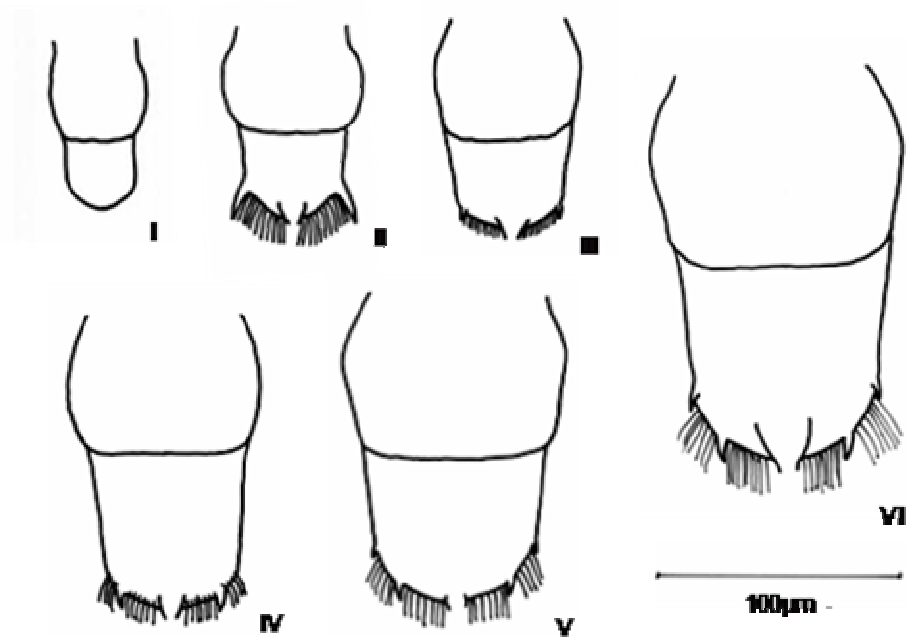


Figura 2 – Labro dos seis estágios naupliares (vista ventral).

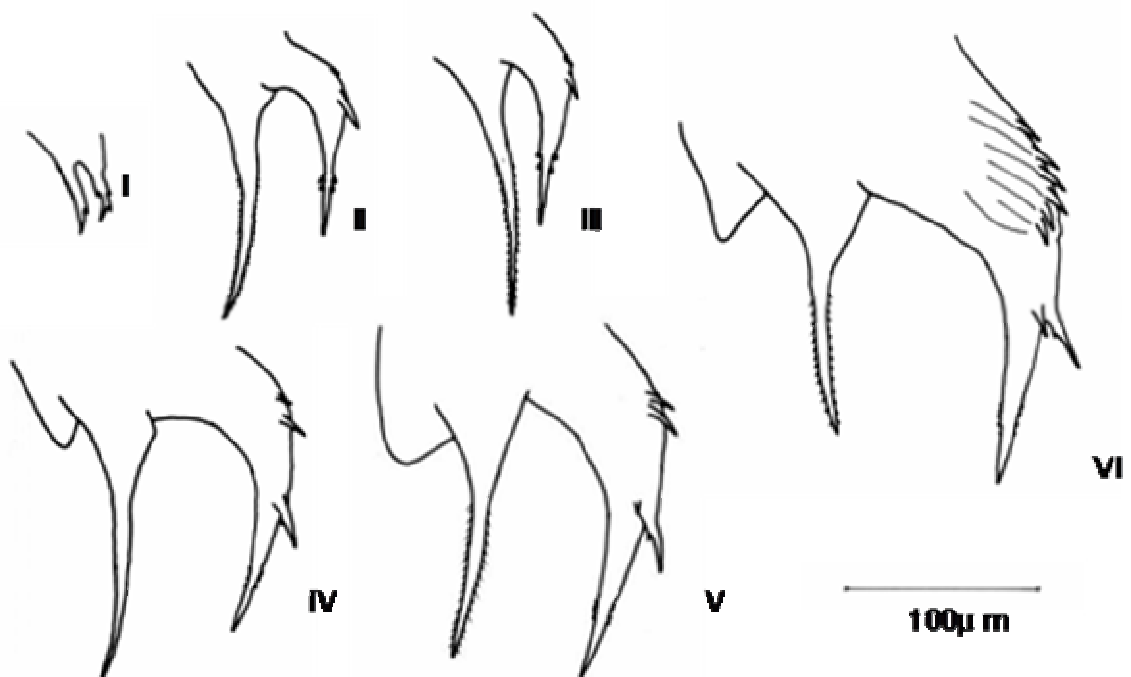


Figura 3 – Escudo cefálico ou carapaça, espinho torácico dorsal e processo tóraco-abdominal dos seis estágios naupliares (vista lateral direita).

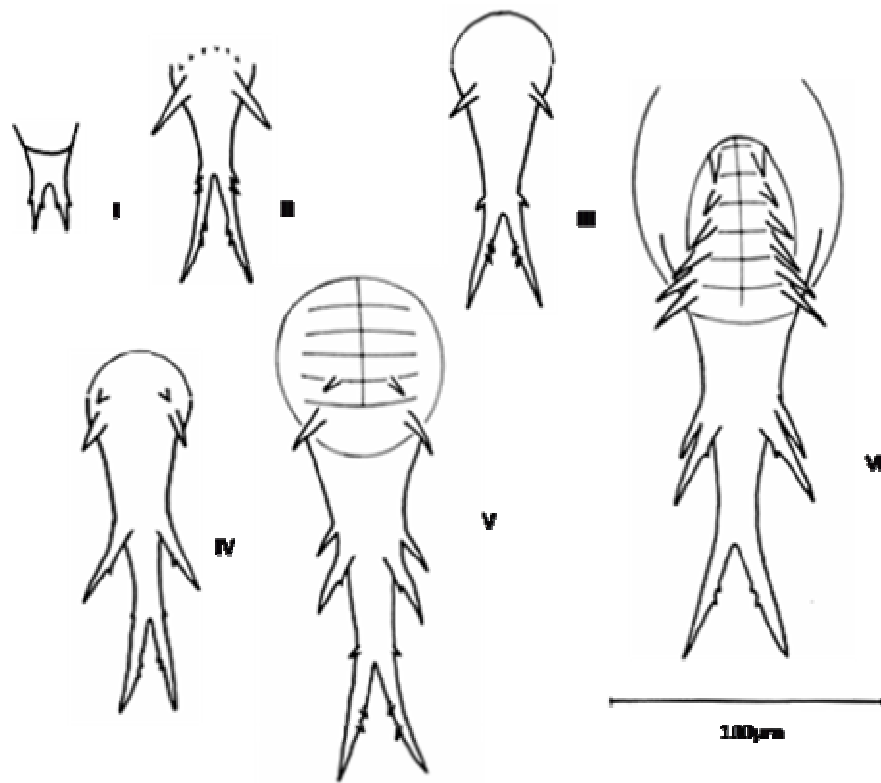


Figura 4 – Processo tóraco-abdominal dos seis estágios naupliares (vista ventral).

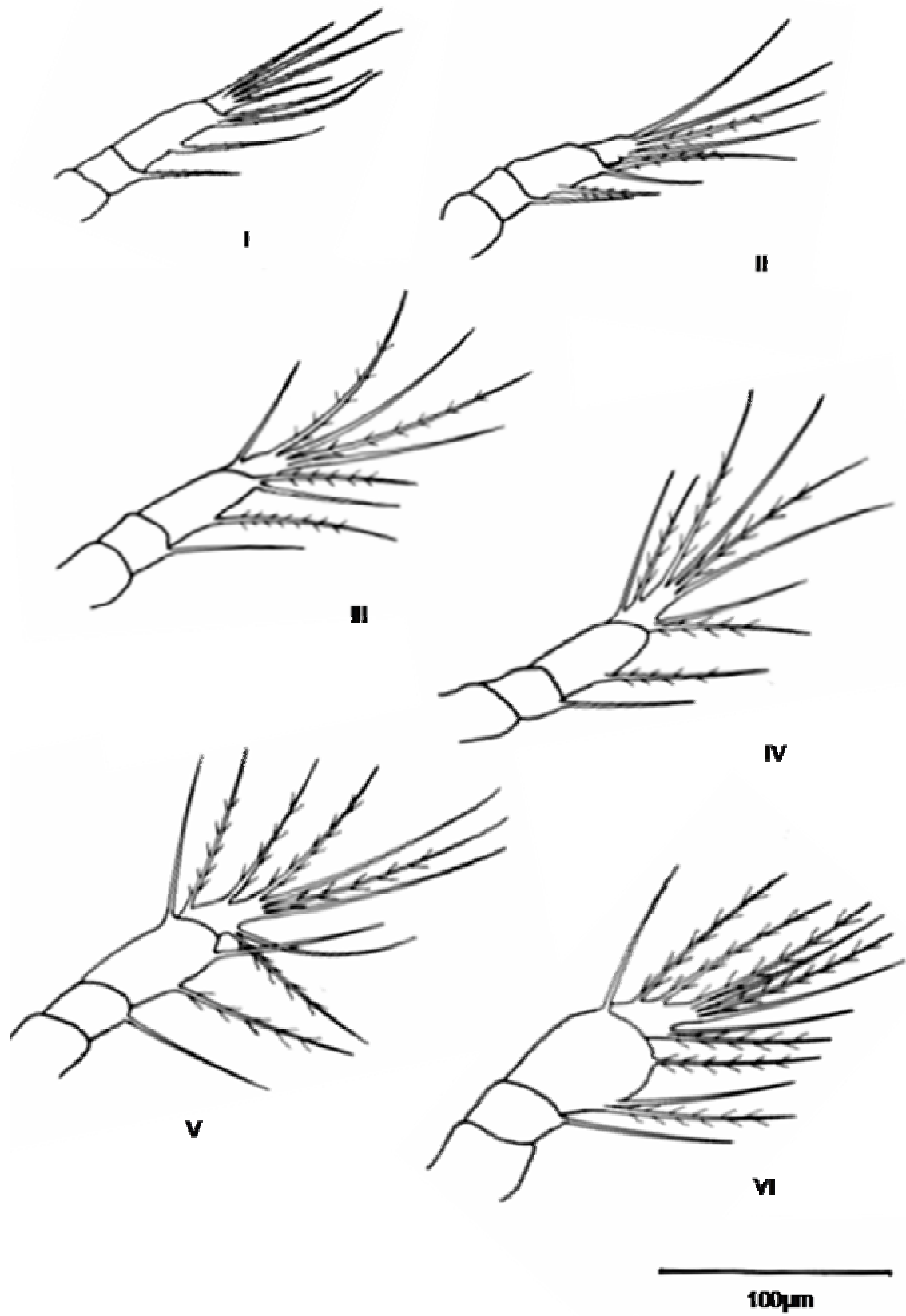


Figura 5 – Antênuas dos seis estágios naupliares.

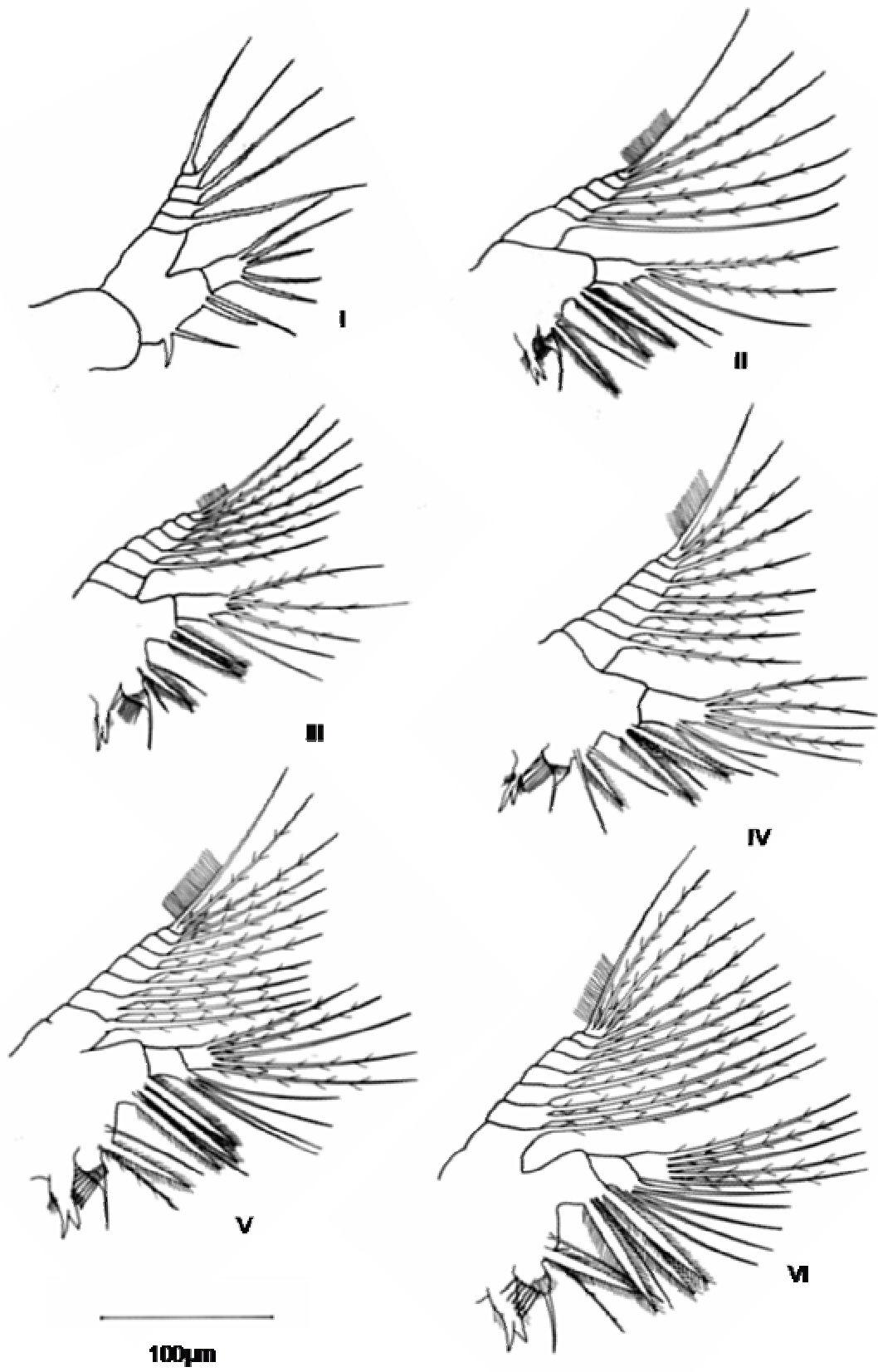


Figura 6 – Antenas dos seis estágios naupliares.

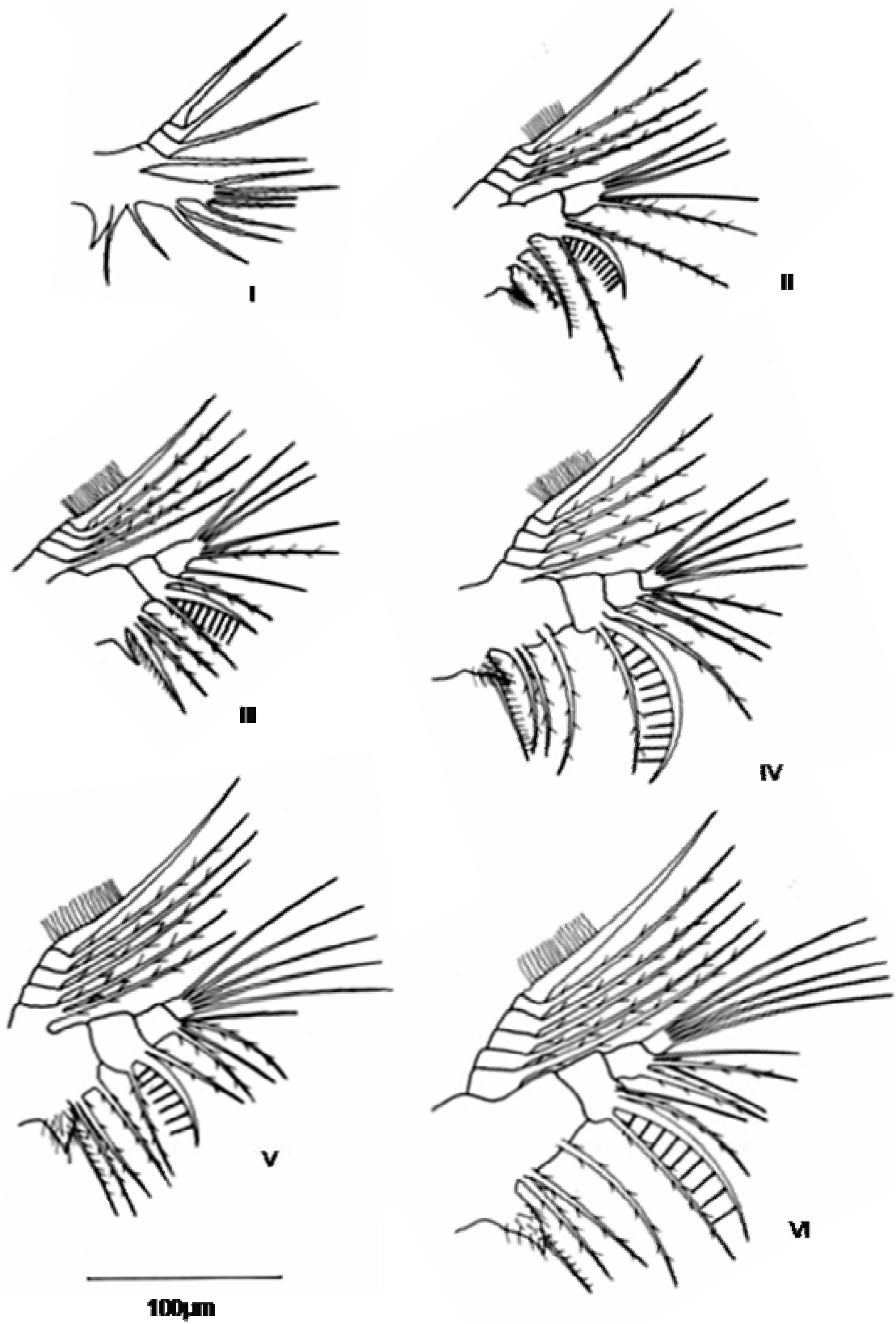


Figura 7 – Mandíbulas dos seis estágios naupliares.

Tabela 1 – Dimensões dos estágios naupliares de *C. bisinuatus*. (EP – Erro padrão).

Estágio	Comprimento total (μm)		Comprimento do escudo (μm)		Largura do escudo (μm)	
	Média \pm EP	Amplitude	Média \pm EP	Amplitude	Média \pm EP	Amplitude
I	222 \pm 2	213 – 228	-	-	112 \pm 1	109 – 116
II	301 \pm 6	295 – 311	-	-	184 \pm 5	174 – 189
III	308 \pm 5	297 – 332	-	-	203 \pm 6	189 – 226
IV	349 \pm 4	344 – 357	234 \pm 5	211 – 247	253 \pm 7	224 – 274
V	411 \pm 8	397 – 425	291 \pm 6	279 – 321	310 \pm 4	297 – 329
VI	448 \pm 6	437 – 459	322 \pm 3	316 – 337	331 \pm 3	316 – 337
Cipris	362	-	-	-	171	-

Tabela 2 – Fórmula de setação para os apêndices dos estágios naupliares de *Chthamalus bisinuatus*. Terminologia de cerdas como modificado por Lang (1979) e fórmula de setação segundo Newman & Ross (2001). S* é uma cerda simples extremamente curta, presente apenas na antena do náuplio III. (S – simples; S^D – simples denticulada; P – esparsamente plumosa; F – plumosa; H – espinho hispido; C – cuspidada; G - gnatobase).

Estágio	Antênula	Antena		Mandíbula	
		Exopodito	Endopodito	Exopodito	Endopodito
I	S ^D S ^D S ^D S ^D :S ^D S ^D :S ^D :S ^D	S ^D :4S ^D	3S ^D : 2S ^D : S ^D S ^D : S ^D :G	S ^D :3S ^D	3S ^D :2S ^D :S ^D S ^D :S ^D S ^D :G
II	SSPS:SP:P:S	2P:4PS	PPS:SS:FF:SFH:G	P:3P	3S:SP:PCP:2P:G
III	S:PSPS:SP:P:S	2P:5P	PPS*P:SS:FF:SFH:G	P:3PS	3S:SPS:PCP:3P:G
IV	S:P:PSPS:SP:P:S	2P:7P	PPSPS:3S:FSF:SFH:G	P:4P	5S:PSP:PCP:3P:G
V	S:P:P:PSPS:SP:S:P:S	3P:8P	PPSPP:4S:FFSF:SFPH:G	P:5P	5S:SPSP:PCP:3P:G
VI	S:P:P:PSPS:SP:P:SP:S	4P:8P	PPSPP:5S:FFSF:SFPH:G	P:5P	5S:SPSP:SPCP:3P:G

Discussão

No entre-marés brasileiro, *C. bisinuatus* é a espécie de craca mais abundante, exceto em estuários e mangues, onde outro ctamalídeo, *C. proteus*, é dominante (Young, 1993). Em um estudo sobre a biodiversidade do entre-marés em dois costões rochosos no norte do Rio de Janeiro, Masi & Zalmon (2008) observaram apenas dois grupos de cirripédios, *Chthamalus* spp., no qual não foi possível distinguir *C. bisinuatus* de *C. proteus*, e *Tetraclita stalactifera*, uma craca coronulóide. Em Angra dos Reis (Rio de Janeiro), Lacombe (1977) constatou a presença de *C. bisinuatus*, *Tetraclita stalactifera* e *Megabalanus* spp. (Balanidae). Kado & Hirano (1994) descreveram os estágios larvais dos balanídeos *Megabalanus volcano* e *M. rosa*, cujas dimensões observadas foram bem maiores do que as de *C. bisinuatus*, especialmente nos estágios finais, onde as medidas de comprimento e largura do escudo cefálico são praticamente o dobro das observadas no ctamalídeo. A mesma diferença de tamanho pode ser observada entre os náuplios de *C. bisinuatus* e os de cracas coronulóides como *Tetraclita japonica* e *T. squamosa* descritos por Kowk & Chan (2003). Além disso, o labro de náuplios balanóides e coronulóides é trilobado, enquanto que o de ctamalídeos é unilobado (Anderson, 1994). Utilizando esses dados, conclui-se que apesar da inexistência de descrições dos estágios de desenvolvimento larval de cracas de costões do sudeste brasileiro, a partir de diferenças de tamanho entre essas larvas ou de outras características adicionais, torna-se possível a separação de náuplios de ctamalídeos de náuplios de outros grupos de cracas abundantes em amostras de plâncton da região.

Quando tentamos encontrar características para diferenciar espécies de náuplios dentro do grupo dos ctamalídeos, as dimensões corpóreas não parecem ser um bom parâmetro. As dimensões do escudo cefálico dos náuplios de *C. bisinuatus*, quando comparados aos de outros ctamalídeos, são bastante similares, especialmente no início do desenvolvimento larval. Os

náuplios I de *C. montagui*, por exemplo, medem 204 ± 5 μm de comprimento e 99 ± 9 μm de largura (Burrows et al., 1999), valores que não diferenciam em mais de 10% em relação às mesmas medidas em *C. bisinuatus*. Quando considerados estágios mais avançados essa diferença entre espécies aumenta um pouco, como por exemplo, os náuplios VI de *C. stellatus* (comprimento 465 ± 14 μm ; largura 413 ± 8 μm ; Burrows et al., 1999) cujas medidas diferem em cerca de 25% às das larvas do mesmo estágio de *C. bisinuatus*. Porém esse aumento na diferença dos tamanhos corpóreos de náuplios em estágios mais avançados pode estar relacionado não só a características morfológicas dos animais, como também a diferenças nas metodologias de cultivo aplicadas, como a concentração de alimento ou a temperatura da água.

Embora muito semelhantes entre si, existem características morfológicas que permitem a distinção dos náuplios de *C. bisinuatus* de outros ctamalídeos já descritos. Como, por exemplo, o primeiro estágio naupliar, no qual todas as cerdas de todos os apêndices são simples denticuladas (Fig. 5 – 7; Tabela 2), diferentes dos demais náuplios I descritos, cujas cerdas são todas simples (e.g. Achituv, 1986 e Egan & Anderson, 1989). E ainda os náuplios III, que possuem uma cerda única, simples e muito curta, no último segmento do endopodito da antena, cerda essa não observada em outros ctamalídeos e que parece ser precursora de uma cerda simples presente no estágio seguinte. Em relação aos demais estágios, a quantidade e disposição das cerdas em todos os apêndices são bastante semelhantes entre espécies do grupo, diferenciando-se um pouco mais nos estágios mais avançados, especialmente em relação ao tipo das cerdas.

Confrontando nossa descrição com as de outros ctamalídeos, a distinção entre náuplios desse grupo parece ser bastante difícil, por se tratar de um grupo bastante homogêneo morfológicamente. Porém, tratam-se de animais que ocupam áreas muito distantes geograficamente da ocupada por *C. bisinuatus*, tornando bastante improvável a presença de mais ctamalídeos, com a exceção *C. proteus*, em amostras de plâncton coletadas no sudeste brasileiro.

Referências Bibliográficas

- ANDERSON, D.T. 1994. Barnacles. Structure, function, development and evolution. **Chapman & Hall**. First Edition.
- ACHITUV, Y. 1986. The Larval Development of *Chthamalus dentatus* Krauss (Cirripedia) from South Africa. **Crustaceana**, 51: 259-269.
- BURROWS, M.T., HAWKINS, S.J., SOUTHWARD, A.J. 1999. Larval Development of the Intertidal Barnacles *Chthamalus stellatus* and *Chthamalus montagui*. **Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom**, 79: 93-101.
- DANDO, P.R. & SOUTHWARD, A.J. 1980. A New Species of *Chthamalus* (Crustacea: Cirripedia) Characterized by Enzyme Electrophoresis and Shell Morphology: With a Revision of Other Species of *Chthamalus* from the Western Shores of the Atlantic Ocean. **Journal of Marine Biological Association of the United Kingdom**, 60: 787-831.
- EGAN, E.A., & ANDERSON, D.T. 1989. Larval Development of the Chthamaloid Barnacles *Catomerus polymerus* Darwin, *Chamaesipho tasmanica* Foster & Anderson and *Chthamalus antennatus* Darwin (Crustacea: Cirripedia). **Zoological Journal of the Linnean Society**, 95: 1-28.
- KADO, R., & HIRANO, R. 1994. Larval development of two Japanese megabalanine barnacles, *Megabalanus volcano* (Pilsbry) and *Megabalanus rosa* (Pilsbry) (Cirripedia, Balanidae), reared in the laboratory. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, 175: 17-41.
- KWOK, B., & CHAN, K. 2003. Studies on *Tetraclita squamosa* and *Tetraclita japonica* (Cirripedia: Thoracica) II: Larval Morphology and Development. **Journal of Crustacean Biology**, 23 (3): 522-547.
- LACOMBE, D. 1977. Cirripédios da baía da Ribeira, Angra dos Reis, RJ, (Brasil). **Publicação do Instituto de Pesquisa Marinha**, 109: 1-13.
- LANG, W. H. 1979. Larval Development of Shallow Water Barnacles of the Carolinas (Cirripedia: Thoracica) with Keys to Naupliar Stages. **National Oceanic and Atmospheric Administration Technical Report, National Maine Fisheries Service Circular**, 421: 1-39.

- LEE, C. 1999. Larval Development of *Chthamalus challengeri* Hoeck (Cirripedia: Thoracica: Chthamalidae) with Keys to Barnacle Larvae of Korean Coastal Waters. **Korean Journal of Biological Sciences**, 3: 59-68.
- MASI, B.P. & ZALMON, I.R. 2008. Zonation of intertidal benthic communities on breakwaters of different hydrodynamics in the north coast of the state of Rio de Janeiro, Brazil. **Revista Brasileira de Zoologia**, 25(4): 662-673.
- MILLER, K.M., BLOWER, S.M., HEDGECOCK, D., ROUGHGARDEN, J. 1989. Comparison of Larval and Adults Stages of *Chthamalus dalli* and *Chthamalus fissus* (Cirripedia: Thoracica). **Journal of Crustacean Biology**, 9 (2): 242-256.
- NEWMAN, W.A. 1965. Prospectus on Larval Cirriped Setation Formulae. **Crustaceana**, 9: 51-56.
- NEWMAN, W.A. & ROSS, A. 1976. Revision of the Balanomorph Barnacles; Including a Catalogue of the Species. **San Diego Society of Natural History Memoir**, 9: 1-108.
- NEWMAN, W.A., & ROSS, A. 2001. Prospectus on Larval Cirripede Setation Formulae, Revisited. **Journal of Crustacean Biology**, 21: 56-77.
- PITOMBO, F.B. & BURTON, R.S. 2007. Systematics and Biogeography of Tropical Eastern Pacific *Chthamalus* with Descriptions of Two New Species (Cirripedia: Thoracica). **Zootaxa**, 1574: 1-30.
- YAN, Y., & CHAN, B.K.K. 2001. Larval Development of *Chthamalus malayensis* (Cirripedia: Thoracica) Reared in the Laboratory. **Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom**, 81: 623-632.
- YAN, Y., & CHAN, B.K.K. 2004. Larval Morphology of a Recently Recognized Barnacle *Chthamalus neglectus* (Cirripedia: Thoracica: Chthamalidae), From Hong Kong. **Journal of Crustacean Biology**, 24 (4): 519-528.
- YOUNG, P.S. 1993. The Verrucomorpha and Chthamaloidea from the Brazilian Coast (Crustacea: Cirripedia). **Revista Brasileira de Biologia**, 53 (2): 255-267.

Capítulo 2

Importância de fenômenos físicos e biológicos na
regulação do assentamento larval de uma população da
craca *Chthamalus bisinuatus* Pilsbry (1916) no entre-marés
consolidado

Introdução

Várias espécies marinhas possuem ciclos de vida que incluem pelo menos uma fase pelagial com potencial dispersivo, durante a qual a movimentação espacial é amplamente influenciada pelas correntes marinhas (Thorson, 1950; Cowen et al., 2000; McCulloch e Shanks, 2003). Para o meroplâncton sujeito a processos advectivos à meso-escala, a distribuição de larvas em águas costeiras depende da incidência de forçantes ambientais que promovem o transporte físico, e das características topográficas da plataforma interna e orientação da linha de costa (Ebert e Russel, 1998; Lagos et al., 2005). Portanto, o recrutamento e a conseqüente estrutura das comunidades podem variar de acordo com esses processos (McCulloch e Shanks, 2003), capazes de deixar uma forte assinatura na estrutura genética das populações (Bertness e Gaines, 1993).

Um dos paradigmas da ecologia marinha diz que o suprimento larval, normalmente definido como a quantidade de larvas planctônicas disponíveis próximas à área de assentamento (e.g. Minchinton e Scheibling, 1991; Bertness et al., 1992), é regulado por processos oceanográficos que controlam a chegada dessas larvas à costa (Shanks, 2009). Dentre os principais mecanismos de transporte oceanográfico freqüentemente relacionados à advecção planctônica, estão as ondas internas, provocadas pelo regime de marés, e a advecção de Ekman, causada pela ação dos ventos paralelos à costa (Shanks, 1995). As primeiras são geradas com ritmicidade semilunar, devido à variação da amplitude de maré e sua interação com irregularidades do fundo, em muitos casos a quebra da plataforma continental. As ondas internas podem promover transporte em zonas superficiais de convergência, onde se concentram vários organismos planctônicos (Shanks, 1983; Pineda, 1999; Moreira et al., 2007). A periodicidade semilunar em séries de assentamento é uma característica muito freqüente e tem sido atribuída à formação de ondas internas, e ao transporte a elas associado

(Shanks, 1983, 1986a). Picos de suprimento larval quinzenais também podem ser associados às marés de sizígia, como foi observado na periodicidade do suprimento de megalopas de *Carcinus maenas*, na costa portuguesa (Queiroga et al., 2006). Por sua vez, o transporte de Ekman consiste numa deflexão a ângulos retos na direção de correntes geradas pelo vento, devido ao efeito de Coriolis. Sua demonstração foi realizada principalmente em sistemas sujeitos a intenso afloramento costeiro, como a costa oeste dos Estados Unidos (Roughgarden et al., 1988; Farrell et al., 1991) e a costa oeste portuguesa (Queiroga et al., 2006). Nesses locais, os picos de assentamento são verificados quando ventos que promovem o afloramento cessam, dando lugar a um processo de imersão costeira.

Além dos mecanismos de transporte marinho à meso-escala, a hidrodinâmica próxima à costa também pode afetar os picos de assentamento. Correntes provocadas pela ação de ventos na direção da costa podem transportar larvas para próximo dos locais de assentamento (Bertness et al., 1996). Hunt e Scheibling (1996) observaram taxas de assentamento do bivalve *Mytilus* spp. diretamente relacionadas ao fluxo de água local. Um aumento na velocidade do fluxo de água é refletido em um aumento no fluxo de larvas sobre habitats bentônicos em potencial, o que pode influenciar costões expostos à ondulação, que recebem maiores fluxos de água e de larvas do que costões menos expostos (Gaines e Bertness, 1993), sugerindo maiores taxas de suprimento larval a essas áreas. Estimar o suprimento larval é mais desafiador do que o assentamento, pois a abundância de larvas planctônicas é notoriamente variável no espaço e no tempo (Pineda et al., 2010). Embora alguns estudos tenham encontrado correlação entre assentamento e suprimento larval (e.g. Minchinton e Scheibling, 1991; Pineda et al., 2002), vários processos podem provocar uma decorrelação entre esses eventos (Pineda et al., 2010).

O comportamento de larvas e organismos holoplanctônicos na coluna de água pode favorecer ora o transporte ao largo, ora o transporte em direção à costa, ou mesmo promover a

sua retenção em frentes costeiras, reduzindo em grande parte o efeito dos principais agentes de transporte. Algum tipo de migração vertical periódica, normalmente de acordo com ciclos de maré ou nictemerais, é observado em estágios larvais de inúmeras espécies, independente da sua posição taxonômica ou ecológica (Queiroga e Blanton, 2005). Em muitos casos, a atividade natatória do meroplâncton na coluna de água pode exercer algum controle sobre a distância máxima da costa à qual será transportado (Young, 1995). A existência de espécies endêmicas ao redor de ilhas oceânicas sugere eficazes estratégias de retenção larval (Cowen et al., 2000). Em diferentes grupos, o padrão de migração vertical é revertido nos últimos estágios larvais, o que pode promover o transporte em direção à costa durante essa fase crítica do desenvolvimento, devido à ação antagônica de brisas marinhas e terrestres ao longo do ciclo diário (Shanks, 1986b; Queiroga, 1998; Moreira et al., 2007).

A relação entre o comportamento vertical de larvas de caranguejos e de cracas, e a circulação oceânica que promove os movimentos de afloramento e de imersão costeira revisada por Queiroga et al. (2007), sugere um mecanismo para a retenção das larvas em águas rasas. Quaisquer que sejam os mecanismos de retenção larval, sua eficácia será inversamente proporcional ao tempo de desenvolvimento pelagial. Para espécies que apresentam desenvolvimento longo como caranguejos grapsídeos e lagostas, os padrões de assentamento larval são aparentemente desvinculados da atividade reprodutiva (Eggleston et al., 1998; Flores e Paula, 2002; Flores et al., 2002). Porém, para espécies com rápido desenvolvimento larval, o curto período de permanência na coluna d'água pode levar a uma coincidência temporal entre estes eventos. Se além de uma fase pelágica abreviada as larvas exibirem estratégias de retenção larval, a correlação temporal entre reprodução e assentamento poderá ocorrer, havendo ainda uma elevada probabilidade de correspondência genética entre organismos recém assentados e adultos, evidenciando auto-recrutamento (Gilg et al., 2007).

O tempo de desenvolvimento, sobrevivência e competência larval podem ser fortemente influenciados por fatores ambientais, como disponibilidade de alimento e variações na temperatura e salinidade da água (Qiu e Qian, 1997; Thiyagarajan et al., 2003). Trabalhos sobre o desenvolvimento larval de cracas tropicais indicam que o tempo total de transformação dos náuplios em cipris competentes para o assentamento pode ser de 6 a 13 dias, variando entre espécies e também conforme diferentes fatores ambientais, como temperatura, salinidade e disponibilidade de alimento (Qiu e Qian, 1997; Thiyagarajan et al., 2003). Experimentos de laboratório utilizando culturas de larvas da craca *Balanus amphitrite amphitrite* indicaram que a sobrevivência e o rápido desenvolvimento dependem da abundância de alimento disponível (Qiu e Qian, 1997). Para a craca tropical *B. trigonus*, foi mostrado que a temperaturas mais altas o desenvolvimento larval é mais rápido, mas a competência larval é menor, provavelmente devido ao aumento da taxa metabólica e menor acúmulo de energia (Thiyagarajan et al., 2003). Assim como outras larvas lecitotróficas de invertebrados marinhos, as cipris retiram sua energia de lipídios armazenados, sendo que a duração dessa reserva depende das condições de crescimento dos náuplios (Lucas et al., 1979). Portanto, a competência das cipris para o assentamento, e a sua sobrevivência após a metamorfose, podem estar diretamente relacionadas às condições de desenvolvimento iniciais (Anil et al., 2001). Variações de temperatura e disponibilidade de alimento ao redor de valores críticos ocorrem freqüentemente na natureza, podendo afetar o desempenho dessas larvas. Este efeito pode obscurecer o sinal da variação temporal da intensidade reprodutiva e do suprimento larval às zonas adjacentes. De fato, a falta de correlação entre suprimento e assentamento larval tem sido verificada em diferentes estudos (Incze e Wahle, 1991; Levin, 1996; Jonsson, 2004), e o efeito da competência larval já foi sugerido como uma possível causa (Moreira et al., 2007).

A craca *Chthamalus bisinuatus* Pilsbry, 1916, é abundante no litoral brasileiro. Sua presença é relatada desde o litoral do Piauí até o Rio Grande do Sul, podendo ainda ser observada na costa uruguaia (Young, 1993). Na região sudeste, sua densidade é elevada no mesolitoral superior, freqüentemente cobrindo todo o substrato. A sazonalidade reprodutiva e de assentamento desta craca do entre-marés foi examinada na Ilha Porchat, São Vicente - SP, ao longo de uma série com freqüência de amostragem quinzenal (dados não publicados; Cristal C. Gomes, FAPESP # 07/51922-4). Constatou-se que os animais apresentam um pico reprodutivo entre os meses de janeiro e março, período coincidente com o verão na região (Fig. 1). A sazonalidade do assentamento de larvas apresentou uma tendência ao aumento no mesmo período, mostrando uma correspondência temporal entre os fenômenos de reprodução e assentamento sem defasagem aparente, sugerindo um rápido desenvolvimento larval, como já registrado para outros ctamalídeos tropicais, além de possível retenção na zona costeira.

Além disso, sabe-se também que a variação temporal da emissão larval nesses animais apresenta periodicidade semilunar (Fig. 2), sendo que as maiores taxas de emissão ocorrem durante períodos de quadratura quando a amplitude de maré é menor (Bueno et al., submetido). Dessa maneira, é possível testar a correspondência entre as magnitudes de eventos discretos de emissão larval, dos pulsos de suprimento de cipris, e ainda, do assentamento em placas, e compará-las com a variabilidade explicada pelos fatores físicos que promovem transporte horizontal.

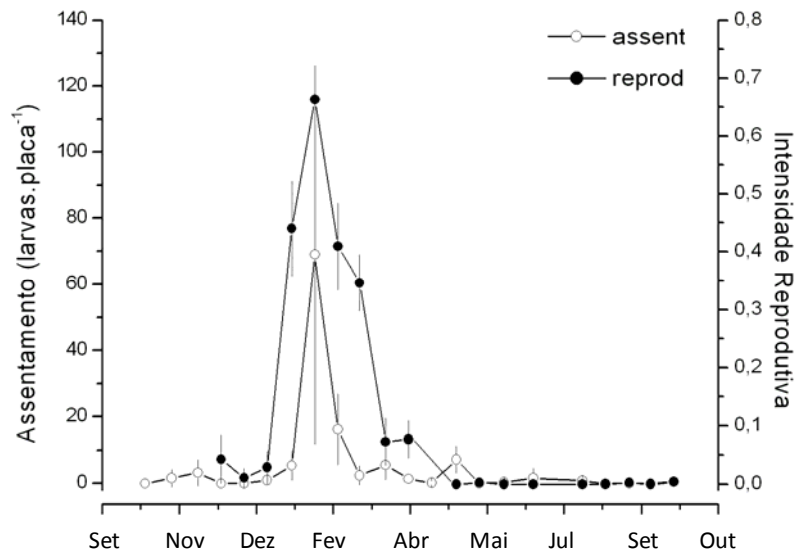


Figura 1 - Variação temporal entre a intensidade reprodutiva e de assentamento de *C. bisinuatus* na Ilha Porchat, São Vicente – SP, entre os anos de 2006-2007. Adaptado de Gomes e Flores (relatório científico FAPESP # 07/51922-4).

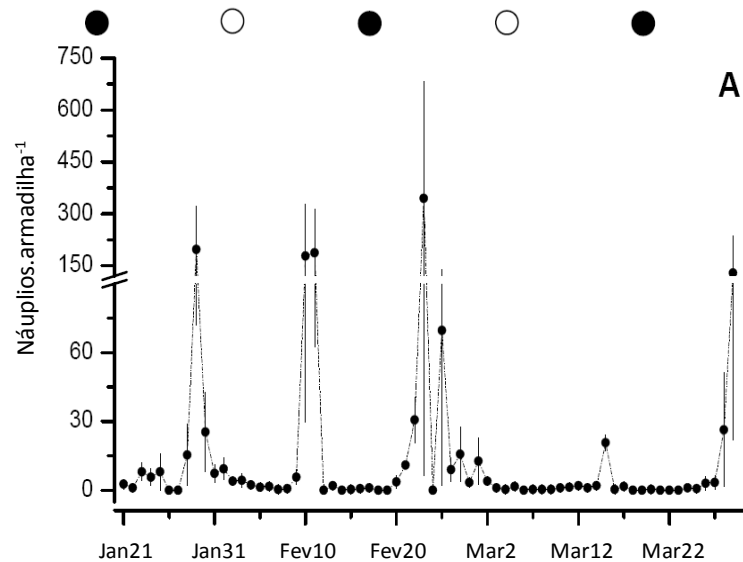


Figura 2 – Ritmo semilunar de emissão larval em *Chthamalus bisinuatus* na Ilha Porchat, São Vicente, SP. Adaptado de Bueno e Flores (2008).

Objetivos

O principal objetivo deste estudo é avaliar qual a participação de processos físicos e de processos biológicos na variação temporal da taxa de assentamento larval em uma população bentônica da craca *Chthamalus bisinuatus*.

Para tal, foram obtidas séries finas de emissão, suprimento e assentamento larval, bem como da concentração de clorofila- α na água. Foram obtidas ainda, séries das variáveis físicas temperatura e salinidade da água, amplitude e anomalia das marés, intensidade e direção dos ventos e uma estimativa do fluxo de água próximo ao local de amostragem.

Através da amostragem de plâncton pretendemos ainda determinar o padrão de migração vertical dos diferentes estágios larvais da espécie, para auxiliar a identificação de possíveis mecanismos de transporte envolvidos na advecção horizontal das larvas ao longo do seu desenvolvimento.

Material e Métodos

Séries temporais

Foram obtidas séries diárias de variáveis biológicas; emissão, suprimento e assentamento larval e concentração de clorofila-*a* na água; e variáveis físicas; temperatura e salinidade da água, amplitude e anomalia de maré, estimativa do fluxo de água e direção e intensidade dos ventos, no período de 13 de dezembro de 2008 a 17 de abril de 2009, totalizando 126 dias. As amostragens diárias eram iniciadas uma hora antes da baixa-mar diurna, possibilitando o acesso à faixa do costão rochoso dominada pela craca em estudo, totalmente exposta nesse período.

Local de estudo

As atividades de campo para obter os padrões da população bentônica foram realizadas no costão da face sudoeste da Ponta do Baleeiro ($23^{\circ} 49' 45''$ S; $45^{\circ} 25' 25''$ O), localizada dentro da área do Centro de Biologia Marinha da Universidade de São Paulo (CEBIMar-USP), município de São Sebastião - SP (Fig. 3).

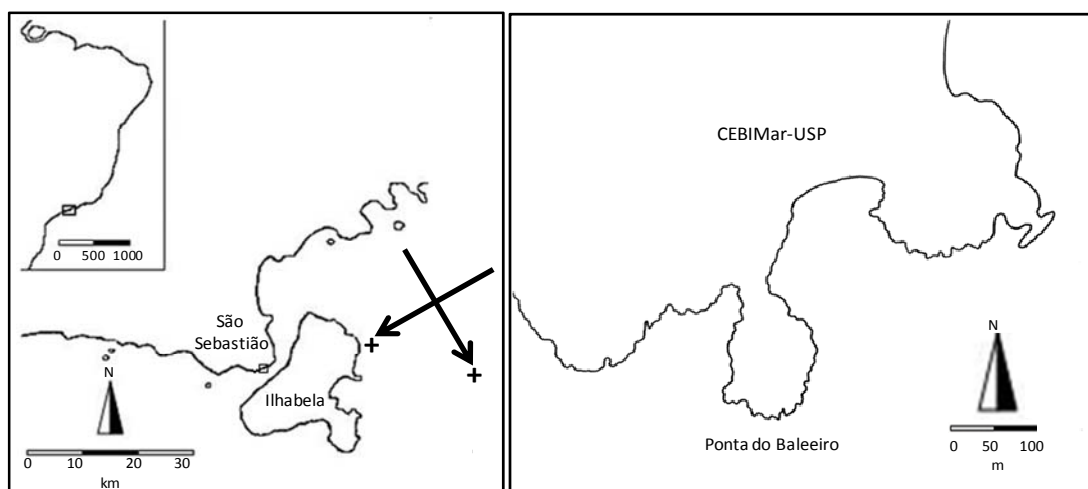


Figura 3 – Mapa com detalhe da área de estudo (à direita), indicando com setas a orientação das componentes de vento paralela e perpendicular à costa. Ventos paralelos a 60° e perpendiculares a 330° têm sinal positivo.

Emissão larval

Três armadilhas foram instaladas para quantificar a emissão larval (para detalhes, Bueno e Flores, 2008), em três diferentes subáreas (Fig. 4). Essas subáreas foram selecionadas, guardando uma distância de pelo menos 10 m entre elas, onde foram realizadas as perfurações necessárias para criar 10 possíveis posições de amostragem, a fim de minimizar o ‘stress’ provocado nos animais. As armadilhas foram re-allocadas diariamente e aleatoriamente, em blocos dentro de cada subárea, de forma que uma mesma posição era amostrada repetidamente a cada período de 10 dias. O conteúdo das armadilhas foi fixado em álcool 70% e as larvas emitidas colocadas em um ‘labirinto’ de acrílico e contadas sob microscópio de dissecação.



Figura 4 – armadilha para a retenção de larvas.

Assentamento larval

A série da taxa de assentamento larval foi obtida utilizando dez placas de PVC de 10 x 10 cm, recobertas com fita adesiva anti-derrapante 3M[®], aparafusadas na parede do costão rochoso (Fig. 5a) no limite inferior da distribuição horizontal de dominância da espécie, onde o assentamento é mais intenso (dados não publicados; FAPESP, 07/51922-4, Cristal C. Gomes). Estas placas foram trocadas diariamente por unidades com novas superfícies e a contagem de cipris (Fig. 5b) e primeiros juvenis, realizada sob microscópio de dissecação.



Figura 5 – (a) placa para assentamento; (b) cipris assentada.

Suprimento larval

A taxa de suprimento larval foi obtida através de amostragem diária de plâncton com o auxílio de uma bomba submersível ABS modelo Robusta, instalada a aproximadamente 1 m abaixo da cota de máxima baixa-mar, captando água das proximidades do costão em quatro ciclos de duas horas a intervalos regulares (0 - 2 h, 6 - 8 h, 12 - 14 h e 18 - 20 h), totalizando 8 horas por dia. O fluxo da água captado pela bomba foi verificado semanalmente para uma melhor aferição do volume filtrado. A tubulação conectada à bomba levava a água até uma rede de plâncton de 250 μm , cujo copo coletor foi trocado diariamente, entre as 8 h e as 12 h. O material coletado foi fixado em álcool 96%. A identificação e contagem das cipris foi realizada sob microscópio de dissecação. Quando o número de larvas foi muito grande, procedeu-se ao processamento de sub-amostras, utilizando para tal um fracionador do tipo Folsom.

Clorofila-a

A concentração de clorofila-*a* foi utilizada como um indicador da quantidade de alimento disponível para as larvas na coluna d'água. Para sua determinação, foram coletados diariamente 2 litros de água do mar em garrafas plásticas envoltas por sacos pretos, em cada uma das subáreas, totalizando três replicados. Depois de no máximo 1 h após a coleta, foram filtrados de 100 a 250 ml de água para cada amostra, com o auxílio de um kit para filtração a

vácuo Metallum, e filtros em microfibras de vidro de 25 µm Whatman[®] GF/F, que após a filtração foram colocados em frascos de 2 ml e congelados imediatamente em nitrogênio líquido. Posteriormente, os filtros foram transferidos para tubos contendo 5 ml de uma mistura previamente resfriada (-10°C) de acetona 90% e óxido de dimetil sulfato (6 : 4 em volume; Shoaf e Lium, 1976), por pelo menos 24 horas em freezer e ao abrigo da luz. Ao final da extração, as amostras foram levadas à temperatura ambiente, sempre protegidas da luz, e a fluorescência dos extratos foi quantificada em um fluorímetro Turner Designs[®] modelo Triology, equipado com um kit correspondente ao método de Welschmeyer (1994), que dispensa a acidificação da amostra. A extração e quantificação por fluorescência foram realizadas no laboratório de bio-óptica do Campus do Litoral Paulista da UNESP, coordenado pela Profa. Dra. Áurea Maria Ciotti.

Temperatura e salinidade

A temperatura foi registrada a cada 30 minutos utilizando um registrador contínuo (onset tidbit) instalado a aproximadamente 1 m abaixo da cota de máxima baixa-mar. A salinidade foi medida diariamente com um condutivímetro portátil YSI 30 nas três subáreas ao longo do costão de coleta, onde foram instaladas as armadilhas para quantificar a emissão larval.

Amplitude e anomalia de marés

Dados de anomalia de maré foram tomados diariamente no horário da baixa-mar diurna, utilizando uma régua instalada em local abrigado (Fig. 6). Os dados tomados foram confrontados com previsões de altura de maré publicadas pela Marinha do Brasil, e a diferença observada foi considerada como a anomalia de maré.



Figura 6 – régua para medição da anomalia de maré.

Fluxo de água

Para estimar o fluxo de água foram amostradas simultaneamente duas das três subáreas (extremidades da área de coleta). O fluxo foi inferido através da taxa de desgaste de cilindros de gesso com 4 cm de diâmetro e 6 cm de altura (Fig. 7), recobertos com verniz, à exceção da extremidade superior, promovendo dessa maneira somente o desgaste de cima a baixo, aproximadamente a uma taxa constante durante o tempo de imersão. Esses cilindros foram aparafusados à rocha, dois em cada subárea, sendo um no limite inferior da distribuição horizontal de dominância da espécie e o outro acima da cota máxima da preamar, exposto apenas à ação da chuva, e servindo, portanto, como controle. As unidades de gesso foram substituídas diariamente e seu peso registrado antes e depois do período de exposição, sempre após secar em estufa durante 48 h a 50°C. A diferença do desgaste, em massa (g), entre os cilindros de cada subárea foi calculada, computando apenas o tempo de emersão do cilindro inferior, quando ambos se encontravam sujeitos à ação da chuva, fornecendo uma estimativa indireta do fluxo (f) de água no período,

$$f = \bar{d}_i - \bar{d}_c t_e$$

Onde d_i é a média do desgaste dos gessos inferiores, d_s é o desgaste dos gessos superiores e t_e é o tempo relativo de exposição, variando entre zero (emersão constante) e 0,95 (maior período de submersão). O tempo de submersão foi estimado a partir dos dados de altura de maré, corrigidos pelas estimativas de anomalia, levando em consideração a medida da altura média de maré onde se encontra o povoamento de *C. bisinuatus* na área de estudo (0.90 m).



Figura 7 – cilindro de gesso utilizado para estimar o fluxo de água.

Direção e intensidade dos ventos

As séries de direção e intensidade dos ventos foram obtidas a partir da estação meteorológica instalada no CEBIMar-USP e os registros, obtidos com uma frequência de 10 minutos, decompostos em duas componentes, paralela (60° - 240°) e perpendicular (150° - 330°) à linha de costa, conforme ilustrado pelas setas na figura 3. Sendo que as componentes são magnitudes escalares, e não mais vetoriais, calcularam-se médias aritméticas diárias para obter medidas representativas da tensão de cisalhamento do vento (τ_d):

$$(\tau_d) = \rho_a C |\vec{v}| v_d$$

Onde ρ_a é a densidade do ar (1.12 kg.m^{-3}), C é o coeficiente de atrito (0.0012), \vec{v} é o vetor da velocidade do vento, e v_d sua componente na direção d (Queiroga et al., 2006).

Determinação do padrão de migração vertical das larvas

Foram escolhidos dois períodos de uma semana (19 a 26 de janeiro de 2010 e 22 de fevereiro a 01 de março de 2010), coincidindo com o final de eventos de emissão, para amostrar as fases pelágicas. Em cada período, foram realizadas amostragens ao longo do ciclo nictemeral e de maré em quatro dias intercalados (dias 1, 3, 5 e 7) após a emissão naupliar. Em cada dia, foram realizadas amostragens em quatro períodos: enchente diurna, vazante diurna, enchente noturna e vazante noturna. Em cada período foram realizados três arrastos replicados de 5 minutos, transversais à linha de costa, nos quais se obtiveram amostras a quatro diferentes profundidades; sub-superfície, 7, 14 e 21 m, com redes de 38 cm de abertura de boca e 150 μm de malha. Para quantificar o volume filtrado foram instalados fluxômetros na boca das redes sub-superficial e de 21 m. O volume filtrado nas redes intermediárias foi calculado por extrapolação e a densidade das larvas expressa em indivíduos. m^{-3} . Os arrastos foram realizados em zonas mais profundas do canal de São Sebastião, próximas ao CEBIMar-USP. Para monitorar a profundidade e assim evitar o contato das redes com o fundo foi utilizado um Ecobatímetro portátil Fishfinder Humminbird modelo 200DX. As amostras foram fixadas em álcool 70% e a contagem das larvas foi realizada em sub-amostras, conforme descrito anteriormente.

Análises numéricas e estatísticas

Séries temporais

As séries temporais obtidas foram correlacionadas duas a duas para elucidar possíveis relações de causa e efeito entre as variáveis monitoradas. Para tal, ao invés de proceder ao ajuste de modelos auto-regressivos integrados e médias móveis (ARIMA) para a obtenção de

séries de ruído branco, tratou-se de corrigir os graus de liberdade e, assim, a estimativa de erro estatístico do tipo I, conforme proposto por Pyper e Peterman (1998).

Numa primeira fase, foi testada a correlação entre a taxa de emissão larval com o suprimento larval, o que indicaria ainda o tempo de desenvolvimento pelágico. Em seguida foi testada a correlação entre o suprimento e o assentamento para verificar se ambas as variáveis podem ser tratadas indistintamente, ou se, pelo contrário, existem processos no ambiente pelágico adjacente que precisam ser também considerados, os quais ficariam evidentes também através do teste entre a emissão e o assentamento.

Numa segunda fase, foram examinadas correlações que contemplam a flutuação de outras variáveis que poderiam afetar o suprimento e a taxa de assentamento, nomeadamente, as forçantes físicas (vento e maré), a disponibilidade de alimento (inferida através da concentração de clorofila-*a*) e o fluxo de água sobre o costão. Todas as correlações foram testadas a diferentes defasagens (0 a 20 dias). Para inferir um possível efeito da disponibilidade de alimento, os valores de emissão larval foram multiplicados pela soma dos valores de clorofila-*a* dos dias seguintes; 5 a 9 dias, em torno de estimativas de duração do desenvolvimento naupliar (ver resultados), e correlacionados com o suprimento às mesmas defasagens. Uma vez que a quantidade de reservas energéticas na fase larval final pode condicionar a competência da mesma, foram também multiplicados os valores de suprimento larval pela soma dos valores de clorofila-*a* durante essas mesmas janelas temporais, mas neste caso precedentes. Esses produtos foram correlacionados à taxa de assentamento cinco dias mais tarde, levando em consideração o tempo que as cipris, uma vez nas adjacências do costão, levaram para assentar (ver resultados). Considerando que o fluxo de água poderia também influenciar a taxa de assentamento, procedeu-se à multiplicação da taxa de suprimento pelo fluxo do dia para obter o fluxo larval, o qual por sua vez foi correlacionado com a taxa de assentamento.

Para as correlações que apresentaram significância estatística preliminar ($p < 0,05$), a correção dos graus de liberdade (N^*) foi calculada de acordo com a seguinte expressão:

$$\frac{1}{N^*} \approx \frac{1}{N} + \frac{2}{N} \sum_{j=1}^{\infty} \frac{(N-j)}{N} \rho_{XX}(j) \rho_{YY}(j)$$

Onde N é o tamanho da amostra e $\rho_{XX}(j)$ e $\rho_{YY}(j)$ são as autocorrelações de X e Y a uma defasagem j (Pyper e Peterman, 1998). Após obtenção do número de graus de liberdade corrigido, o grau de significância da correlação (p) foi recalculado. De acordo com a orientação dos autores, os valores de autocorrelação foram corrigidos utilizando a correção de Chatfield (1989):

$$r_{XX}(j) = \frac{N}{N-j} \times \frac{\sum_{t=1}^{N-j} (X_t - \bar{X})(X_{t+j} - \bar{X})}{\sum_{t=1}^N (X_t - \bar{X})^2}$$

Migração vertical das larvas

Com o objetivo de descrever a migração vertical ao longo da ontogênese larval e a influência dos ciclos nictemeral e de maré no comportamento de cada estágio larval, foi estimada a profundidade média (P_m) das larvas em cada um dos arrastos realizados. As larvas foram subdivididas em três grupos; larvas de *C. bisinuatus* nos estágios iniciais (náuplios I a III), nos estágios finais (náuplios IV a cipris) e larvas de outros cirripédios não identificados e sem distinção de estágio de desenvolvimento. Para tal, foi utilizada a equação:

$$P_m = \sum_{i=1}^n \frac{P_n \times d_n}{N}$$

Onde P_n equivale à profundidade do arrasto, d_n à densidade de larvas nessa profundidade e N ao total de larvas em todas as quatro profundidades. Essa foi a variável resposta submetida a duas análises de variância, sendo a primeira aplicada para larvas de cirripédios não identificados, completamente ortogonal, de duas vias, onde ‘período’ foi fixo com dois níveis (dia e noite) e ‘maré’ foi fixo com dois níveis (enchente e vazante). A

segunda análise de variância, aplicada para as larvas de *C. bisinuatus*, foi também completamente ortogonal, porém de três vias, incluindo ainda o fator 'estágio', fixo com dois níveis, estágios iniciais (náuplios I - III) e estágios finais (náuplios IV - cipris), identificados conforme descrito no primeiro capítulo. Nestes delineamentos não há a necessidade de testes à posteriori para efeitos dentro de cada fator, somente para eventual significância das interações. Quando necessário, foi utilizado o procedimento de Student-Newman-Keuls (SNK) para esse fim. Os dados obtidos durante os oito dias de amostragem foram agrupados, dessa maneira incluindo variabilidade temporal nas análises o que totalizaria 24 observações replicadas. Porém, em algumas ocasiões não foi possível realizar o trabalho de campo devido a condições meteorológicas muito desfavoráveis, pelo que o número de replicados teve que ser diminuído para 14 para manter um delineamento experimental balanceado. Para algumas das combinações alguns replicados tiveram que ser removidos. Uma vez que a precisão das estimativas de profundidade depende do número total de larvas obtidas, os replicados a eliminar não foram selecionados ao acaso, mas de acordo com a quantidade de larvas contabilizadas, sendo que não foram incluídas amostras com densidade inferior a 2,33 indivíduos por metro cúbico.

Resultados

Séries temporais

As séries obtidas para os parâmetros físicos sugerem a predominância de duas condições oceanográficas contrastantes durante o período de estudo. A salinidade e a temperatura da água mostraram-se inversamente relacionadas, conforme previsto. No início do período de estudo houve uma predominância aparente de afloramento costeiro, sugerido pela baixa temperatura e alta salinidade da água, desaparecendo no início de janeiro (Fig. 8). Os demais eventos de baixa salinidade ao longo das séries ocorreram provavelmente devido à ação de chuvas e da conseqüente mistura da água doce do escoamento da área do costão com a água do mar.

A ação dos ventos paralelos à costa provoca anomalias de maré ($r = -0,318$; $p < 0,001$), conforme esperado pelo efeito de Ekman, sendo que o nível da superfície do mar subiu significativamente em resposta a ventos sudoeste, em apenas um dia. Essas anomalias de maré, quando somadas à oscilação da maré astronômica, exercem grande influência também no fluxo de água a defasagem zero ($r = +0,543$; $p < 0,001$). As anomalias positivas aumentam o período de imersão dos gessos (Fig. 8), e, portanto, o aumento do fluxo de água e do tempo de submersão das cracas. Não houve correlação entre amplitude de maré prevista e o fluxo de água ($r = -0,001$; $p > 0,05$), reforçando a importância da ação dos ventos, independentemente da oscilação da maré astronômica.

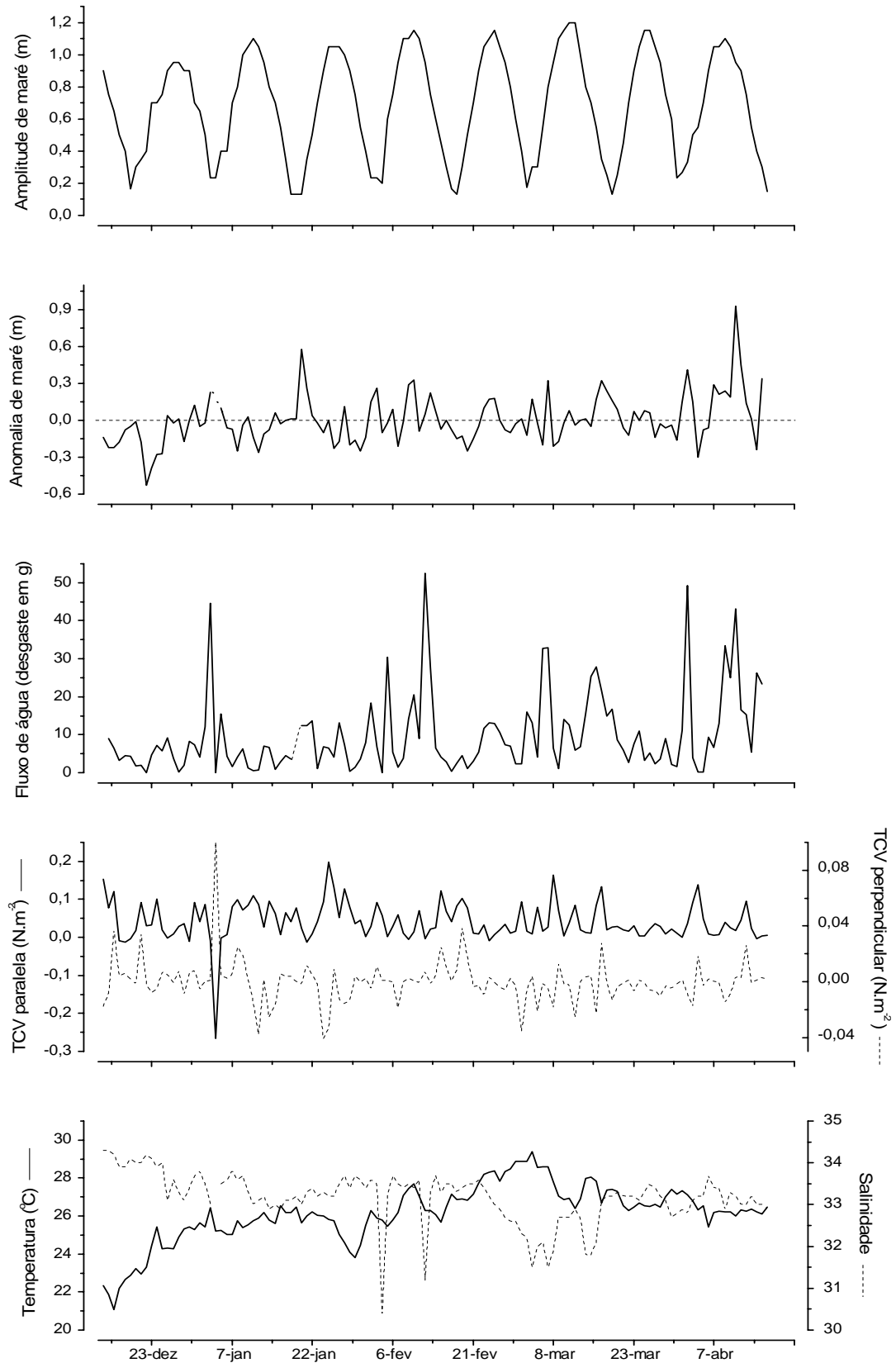


Figura 8 – Variáveis físicas monitoradas no período estudado: amplitude de maré, anomalia de maré, fluxo de água, tensão de cisalhamento do vento (TCV), temperatura e salinidade. As seções em pontilhado nas séries de anomalia e índice de fluxo representam interpolações nos períodos em que não foi possível obter registro.

Nossos resultados indicam que o papel das forçantes físicas na regulação da taxa de assentamento larval é pouco importante. Correntes provocadas pelos ventos não possuem efeito algum no suprimento de cipris, enquanto que no assentamento larval esses efeitos estão restritos a forçantes locais, com nenhuma defasagem para ventos perpendiculares à costa e defasagens de 0 e 3 dias no caso de ventos nordeste, paralelos à costa (Tabela 1). As anomalias de maré também em nada influenciaram a taxa de suprimento ($r = -0,210$; $p > 0,05$) e assentamento larval ($r = 0,065$; $p > 0,05$), apresentando correlações não significativas.

Tabela 1 – Análises de correlação cruzada envolvendo variáveis físicas. (d: defasagem; r : coeficiente de correlação, p : probabilidade de erro tipo I)

	Assentamento Larval		
	d	r	p
Vento paralelo	0d / 3d	+0,194 / +0,214	0,027 / 0,014
Vento perpendicular	0d	-0,194	0,049

Pelo contrário, os resultados indicam que na área estudada as taxas de assentamento larval de *C. bisinuatus* são reguladas principalmente pelas variáveis biológicas analisadas. O valor significativo das análises de correlação cruzada mostra que sete dias após a emissão naupliar ocorre o suprimento larval, indicando um período de desenvolvimento relativamente curto. Uma vez próximas à costa, essas cipris levam entre 4 e 5 dias para assentar (Tabela 2).

Tabela 2 – Análises de correlação cruzada envolvendo variáveis biológicas. (d: defasagem; r : coeficiente de correlação, p : probabilidade de erro tipo I). Somente os valores para defasagens significativas são mostrados.

	Suprimento Larval			Assentamento Larval		
	d	r	p	d	r	p
Emissão	7d	+0,252	0,007	11d	+0,262	0,009
Suprimento	-	-	-	5d	+0,376	0,002
Fluxo Larval	-	-	-	4d	+0,450	<0,001

A combinação da clorofila-*a* com as taxas de emissão e de suprimento larval aumentou o coeficiente de correlação (Tabela 3) entre essas variáveis e o suprimento e o assentamento larval, respectivamente.

Tabela 3 – Análises de correlação cruzada envolvendo a concentração de clorofila-*a* integrada durante um período de desenvolvimento pelágico de 5 a 9 dias. (d: defasagem; *r*: coeficiente de correlação; *p*: probabilidade de erro tipo I; Em: Taxa de emissão larval; Supr: Taxa de suprimento larval; Cl-*a*: Concentração de clorofila-*a*)

	Suprimento Larval			Assentamento Larval		
	d	<i>r</i>	<i>p</i>	d	<i>r</i>	<i>p</i>
Em x Cl- <i>a</i>	5	+0,314	<0,001	5	-	-
	6	+0,314	<0,001	6	-	-
	7	+0,319	<0,001	7	-	-
	8	+0,309	<0,001	8	-	-
	9	+0,309	<0,001	9	-	-
Supr x Cl- <i>a</i>	5	-	-	5	+0,357	0,002
	6	-	-	6	+0,359	0,001
	7	-	-	7	+0,363	<0,001
	8	-	-	8	+0,408	<0,001
	9	-	-	9	+0,385	<0,001

Nos gráficos são evidentes as relações existentes entre emissão, suprimento e assentamento larval. Onde podem ser observados dois períodos de intensa emissão de náuplios, ocorridos aproximadamente de 1 a 25 de janeiro e de 15 a 21 de fevereiro de 2009, correspondendo a dois períodos de suprimento de cipris e a dois períodos de assentamento larval (Fig. 9).

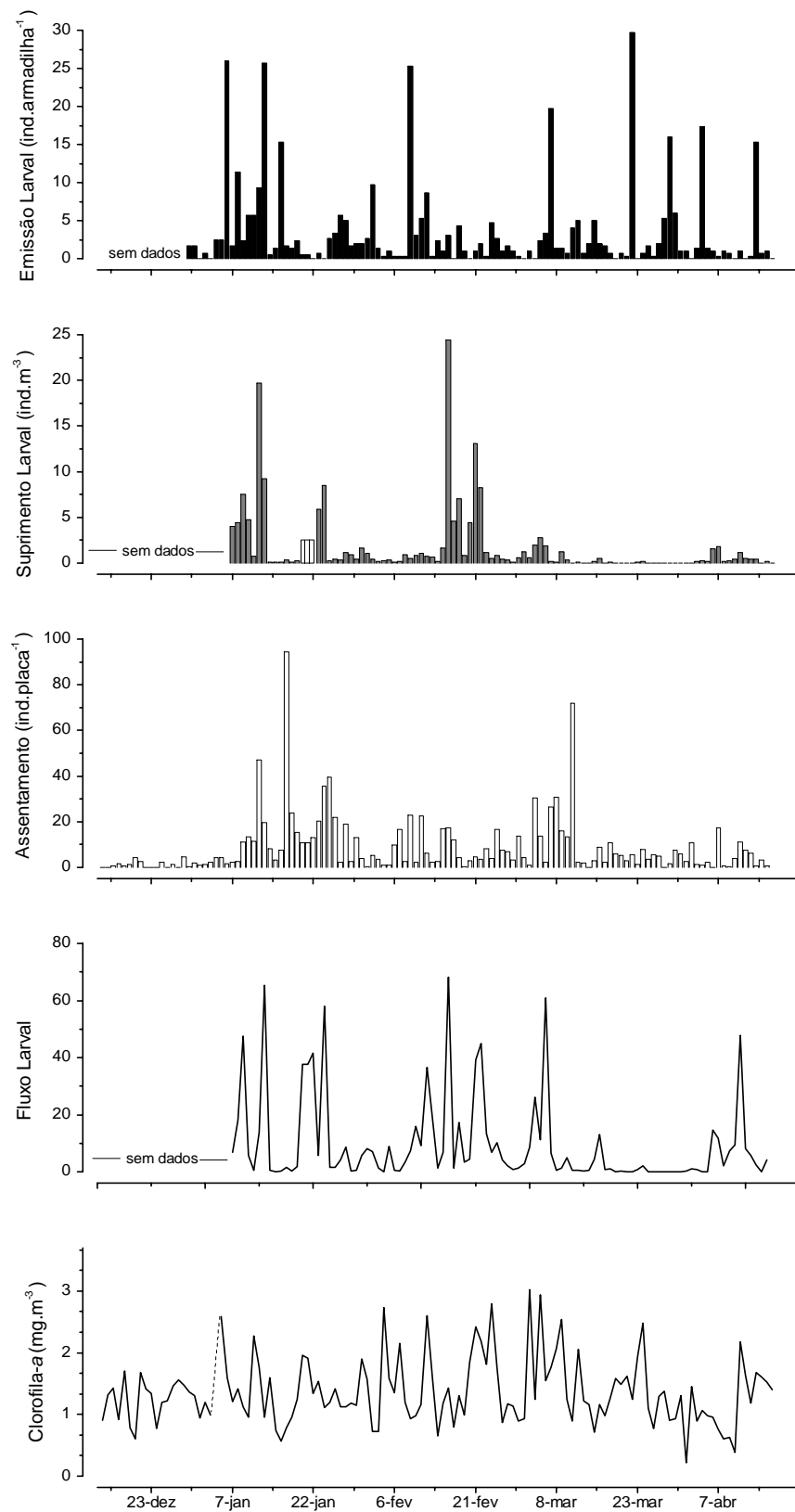


Figura 9 – Variáveis biológicas observadas no período estudado: emissão, suprimento, assentamento, fluxo larval (fluxo de água x suprimento larval) e concentração de clorofila-*a*. As colunas em branco na série de suprimento larval, e a seção em pontilhado na série de clorofila-*a*, representam interpolações devido à ausência de registro.

Migração Vertical

Após os arrastos de plâncton realizados no canal de São Sebastião, foi possível observar que o comportamento de larvas de cirripédios não identificados é influenciado apenas pelo ciclo diário, sendo que o regime de marés em nada influencia o padrão de migração vertical dessas larvas (Tabela 4). Os animais permanecem em águas mais profundas durante o dia ($10,59 \text{ m} \pm 0,81$) e nadam em direção à superfície durante a noite ($7,52 \text{ m} \pm 0,70$) (Fig. 10).

Tabela 4 – ANOVA de duas vias para a migração vertical dos náuplios de cirripédios encontrados nas amostras de plâncton. (*gl*: graus de liberdade; QM: quadrado médio; *p*: probabilidade de erro tipo I). O valor em negrito indica significância estatística ($p < 0,05$).

	<i>gl</i>	QM	<i>F</i>	<i>p</i>
Maré (M)	1	15	0,62	0,431
Período (P)	1	198	8,22	0,005
M x P	1	30	1,27	0,263
Erro	80	24		

As larvas de *C. bisinuatus* exibiram esse mesmo comportamento padrão na coluna d'água, nadando em direção ao fundo durante o dia e à superfície durante a noite, tanto em seus estágios iniciais (náuplios I a III), quanto nos estágios finais de desenvolvimento (náuplios IV a cypis) (Tabela 5). Novamente as oscilações de maré em nada influenciam no comportamento das larvas. Além disso, nossos resultados indicam que os náuplios em estágios de desenvolvimento mais avançados possuem maior capacidade de deslocar-se na água ($\sim 7,34\text{m}$) do que as mesmas larvas em estágios iniciais ($\sim 3,39\text{m}$) (Fig. 10). A interação significativa entre 'período' e 'estágio' foi detectada porque não houve diferença entre a profundidade de larvas iniciais e finais durante o dia, mas sim durante a noite, quando os estágios finais se posicionaram mais perto da superfície.

Tabela 5 – ANOVA de três vias para a migração vertical dos náuplios de *Chthamalus bisinuatus* encontrados nas amostras de plâncton. (*gl*: graus de liberdade; QM: quadrado médio; *p*: probabilidade de erro tipo I). Os valores em negrito indicam significância estatística ($p < 0,05$).

	<i>gl</i>	QM	<i>F</i>	<i>p</i>
Maré (M)	1	6	0,22	0,643
Período (P)	1	733	28,40	<0,001
Estágio (E)	1	20	0,76	0,385
M x P	1	44	1,72	0,192
M x E	1	0,3	0,01	0,911
P x E	1	138	5,34	0,022
M x P x E	1	4	0,16	0,691
Erro	104	26		

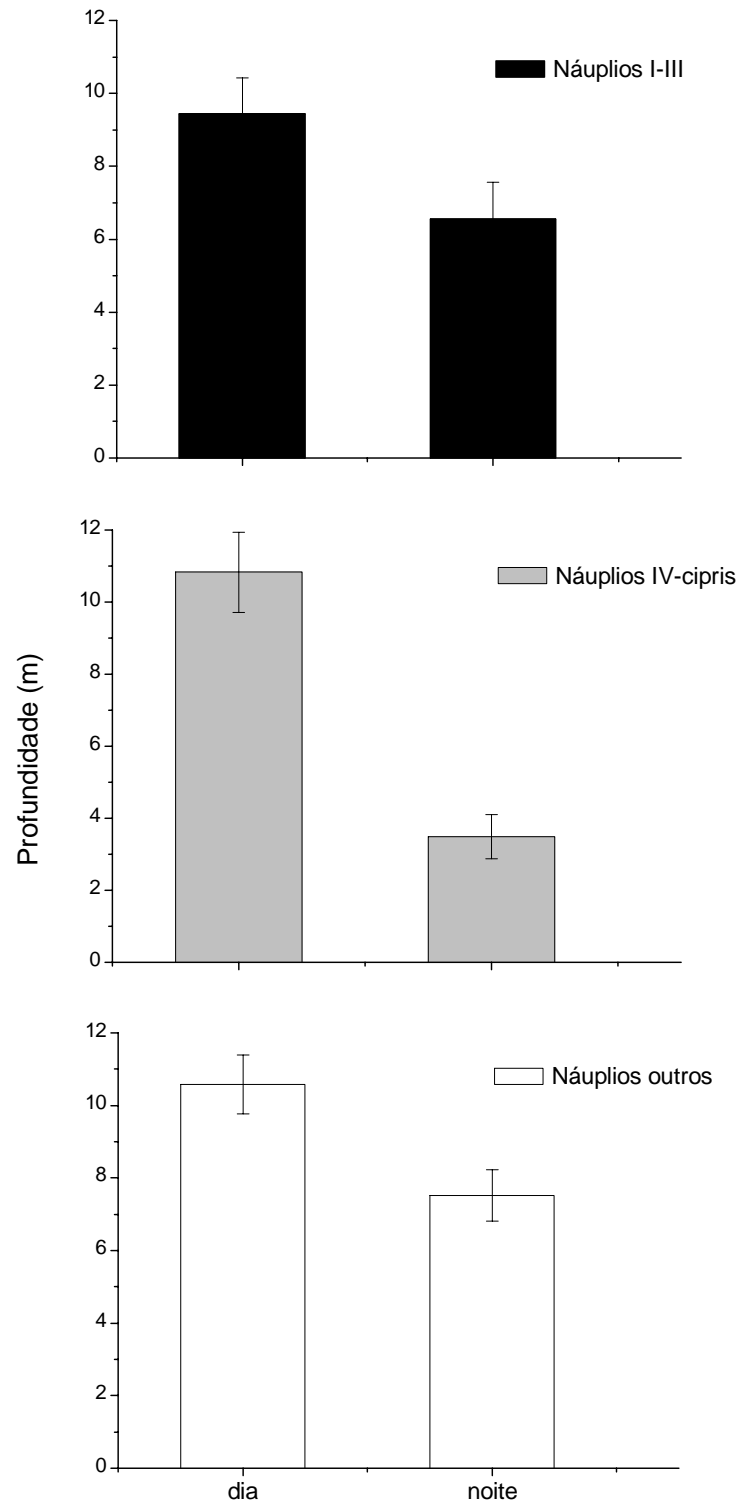


Figura 10 – Migração vertical diária observada em náuplios e cipris de *C. bisinuatus* nos estágios iniciais (preto), nos estágios finais (cinza) e cirripédios de outras espécies não identificadas (sem preenchimento).

Discussão

Apesar de mecanismos físicos de transporte serem amplamente assumidos na literatura como principais reguladores da taxa de assentamento larval de invertebrados bentônicos (e.g. McCulloch e Shanks, 2003; Shanks, 2009), nossos resultados mostram que o assentamento larval de *Chthamalus bisinuatus* é fortemente relacionado a variáveis biológicas, como emissão naupliar, suprimento de cypriis ou disponibilidade de alimento, sendo que para a população estudada, as forçantes físicas agem apenas de forma local.

As relações entre as forçantes físicas analisadas seguem o esperado. Temperatura e salinidade apresentam-se inversamente proporcionais, relação que mostra que o canal é banhado por diferentes massas de água que se alternam com frequência. Os ventos sudoeste (paralelos à costa) provocam anomalia de maré positiva, empilhando água na costa em apenas um dia. Surpreendentemente, o fluxo de água observado não segue um padrão semelhante ao da amplitude de maré, mas varia de acordo com a anomalia de maré, gerada pelo vento. Essa relação sugere que a ondulação associada a períodos de anomalia positiva possa ser o principal fator que regula o contato das populações de cracas com a água e, também, das larvas competentes com substratos disponíveis para o assentamento. No início das séries, quando a temperatura da água estava relativamente baixa, é provável que tenha ocorrido uma incursão da ACAS (Água Central do Atlântico Sul), coincidindo com uma baixa taxa de assentamento, o que é compatível com uma eventual advecção ao largo das larvas, causada pelo transporte de Ekman.

O efeito dos ventos analisados nas séries é aparentemente limitado ao transporte para a costa de estoques de larvas já bem próximos aos locais de assentamento. A ação dos ventos, tanto paralelos quanto perpendiculares à costa, em nada influencia a taxa de suprimento larval, sugerindo que as larvas não fazem uso extensivo de mecanismos de transporte físico

provocados por essas forçantes. Esse resultado corrobora com os dados obtidos por McCulloch e Shanks (2003), que encontraram concentrações de cipris semelhantes tanto em condições de afloramento quanto de imersão costeira. Em contrapartida, o efeito dos ventos, tanto paralelos quanto perpendiculares à costa, possui alguma influência na taxa de assentamento larval, indicando que apesar das cipris chegarem perto da costa sem a influência direta de transporte provocado pela ação dos ventos, o assentamento das larvas que já se encontram próximas ao costão é, de alguma maneira, otimizado por essas forçantes. De forma semelhante, Bertness et al. (1996) mostraram que os ventos em direção à costa podem transportar larvas de cracas na mesma direção e, assim, aumentar a taxa de assentamento. Os ventos perpendiculares à costa são freqüentemente associados às taxas de assentamento em regiões susceptíveis a um intenso afloramento costeiro, onde os picos de assentamento larval coincidem com o relaxamento de ventos e conseqüente imersão costeira (Roughgarden et al., 1988; Queiroga et al., 2006).

Os resultados obtidos indicam que os eventos de emissão naupliar agem como reguladores tanto do suprimento de cipris quanto da taxa de assentamento larval. Sete dias após a emissão naupliar ocorre o suprimento larval, seguido pelo assentamento que acontece entre quatro e cinco dias depois. Além de existir também correlação positiva diretamente entre emissão e assentamento larval, com onze dias de defasagem. Porém apesar de ocorrer certa atividade reprodutiva no final das séries, não são mais verificados pulsos intensos de suprimento e de assentamento larval. Essa falta de correspondência pode se dever ao decréscimo na concentração de clorofila-*a* observada nesse período, influenciando negativamente a sobrevivência das larvas e, portanto, diminuindo o suprimento e o assentamento larval no período (vide fig. 9).

As interações encontradas entre emissão, suprimento e assentamento larval ficam ainda mais evidentes quando consideramos a concentração de clorofila-*a* na água, a qual é um

indicativo da disponibilidade de alimento, crucial para o desenvolvimento dos náuplios e, provavelmente, também para a competência das cipris. Qiu e Qian (1997) observaram que larvas de *B. amphitrite amphitrite* possuem altas taxas de mortalidade quando cultivadas em baixas concentrações de alimento. Além disso, constataram que o tempo de desenvolvimento dessas larvas é fortemente influenciado pela concentração de alimento nas culturas, sendo que em baixas concentrações o tempo necessário para atingir o estágio de cipris é maior. A disponibilidade de alimento mostrou-se um fator importante tanto na relação entre emissão e suprimento larval, quanto entre suprimento e assentamento, aumentando ambos os coeficientes de correlação quando incorporada às variáveis.

Sabe-se que a competência larval, no caso, a capacidade das cipris de assentar e sofrer a muda metamórfica para a forma de vida bentônica, é dependente das reservas energéticas acumuladas ao longo do desenvolvimento naupliar (Lucas et al., 1979; Thiyagarajan et al., 2002; Tremblay et al., 2007). As condições fisiológicas e a quantidade de energia armazenada, indicada pela quantidade de reservas lipídicas, influenciam significativamente o sucesso do assentamento em cipris de *Balanus amphitrite*, evidenciando ainda que a fisiologia larval pode controlar o comportamento de seleção de habitat (Tremblay et al., 2007). Portanto, a taxa de assentamento desta craca não é relacionada apenas com o suprimento larval, mas também com o estado fisiológico das cipris (Tremblay et al., 2007). Esses resultados reforçam a importância da disponibilidade de alimento durante o desenvolvimento naupliar, como fator determinante da quantidade de reservas lipídicas das cipris e conseqüentemente das taxas de suprimento e assentamento larval, as quais determinam o recrutamento e a estrutura das populações.

Outro fator que deve ser considerado quanto à regulação do assentamento é o fluxo larval (fluxo de água x suprimento larval), corroborando com as observações feitas por Hunt e Scheibling (1996), onde a taxa de assentamento de *Mytilus* spp. em coletores artificiais foi

diretamente relacionada ao fluxo de água. Quanto maior o volume de água em contato com o costão rochoso, maior será também a quantidade de larvas em contato com o costão, aumentando assim a probabilidade de escolha dessa área por alguma cipris competente para assentar. Vários estudos indicam que a variação no suprimento larval explica apenas parcialmente a variação na taxa de assentamento (Pineda et al., 2002; Jonsson, 2004). Essa decorrelação pode dever-se às condições fisiológicas das cigris competentes, ao comportamento de escolha do habitat bentônico exibido por essas larvas, ou ainda às condições de turbulência do habitat. A escolha de um habitat bentônico por cigris de *Balanus amphitrite* pode ser fortemente influenciada por pistas químicas, geralmente indicando a presença de conspecíficos nas adjacências, e/ou pelas características físicas do substrato, especialmente a sua rugosidade (Rittschof et al., 1984). Jonsson (2004) concluiu, após experimentos, que a hidrodinâmica local é um fator que afeta significativamente a adesão das larvas a uma superfície de contato, sugerindo que a variabilidade no assentamento pode ser fortemente influenciada pelo regime de fluxo local.

Em ambiente natural, o desenvolvimento das larvas de *C. bisinuatus* até o estágio de cigris leva sete dias, como indicado pela defasagem encontrada na correlação entre emissão naupliar e suprimento de cigris. O tempo de desenvolvimento de cirripédios é fortemente influenciado por fatores ambientais, sendo a temperatura um dos principais. Temperaturas mais altas diminuem o período de desenvolvimento naupliar (Qiu e Qian, 1997; Thiyagarajan et al., 2003). Larvas da craca tropical e subtropical *Balanus trigonus* levam apenas cerca de 5 dias para atingir o estágio de cigris quando cultivadas a 24°C (Thiyagarajan et al., 2003), a 27°C *B. amphitrite*, *B. eburneus* e *B. improvisus* levam entre 4 e 7 dias para atingir o mesmo estágio (O'Connor e Richardson, 1994). Esses períodos de desenvolvimento são bem mais curtos do que o de cracas que habitam águas mais frias, como o litoral chileno, onde larvas de *Notochthamalus scabrosus* e *Jehlius cirratus*, levam cerca de 20 e 30 dias respectivamente,

para atingir o estágio de cipris quando cultivadas às temperaturas comumente encontradas no mar no período reprodutivo (entre 18 e 20°C; Venegas et al., 2000). O período de desenvolvimento das larvas de *C. bisinuatus* também pode ser considerado curto quando comparado ao de outros crustáceos, como caranguejos grapsídeos e lagostas (Eggleston et al., 1998; Flores e Paula, 2002; Flores et al., 2002). Esse período de desenvolvimento pelágico reduzido, observado em larvas de cirripédios tropicais, sugere que esses animais possuem um maior potencial de retenção larval, devido ao pouco tempo de dispersão pelagial quando comparado aos cirripédios de regiões temperadas.

Apesar de encontrarmos cipris próximas à costa no seu sétimo dia de desenvolvimento, essas larvas ainda não se encontram competentes para o assentamento. São necessários entre 4 e 5 dias para que o façam; um tempo relativamente longo quando comparado aos sete dias de desenvolvimento naupliar. Rittschof et al. (1984) observaram que cipris de *Balanus amphitrite* apresentam assentamento máximo depois de 4 ou 9 dias após atingir esse estágio. Em outro trabalho realizado com três espécies de *Balanus*, constatou-se que as cipris assentam entre 5 e 6 dias após a metamorfose dos náuplios VI (O'Connor e Richardson, 1994). Thiagarajan et al. (2003) observaram que em culturas de larvas de *B. trigonus*, 87% das cipris assentam em 6 dias, sendo que o máximo assentamento ocorre no terceiro dia. Esse período entre a metamorfose para o estágio de cipris e o seu assentamento, no qual as larvas de cirripédios permanecem próximas à costa pode aumentar a sua taxa de mortalidade, pois a quantidade de possíveis predadores nas adjacências dos costões rochosos é provavelmente maior. Navarrete e Wieters (2000) observaram predação de cipris por adultos conspecíficos, o que pode reduzir significativamente a taxa de assentamento, dependendo do tamanho do estoque de larvas. Essa demora para assentar pode estar relacionada a algum tipo de amadurecimento pelo qual as cipris devem passar, porém durante esse período, a energia estocada ao longo do desenvolvimento naupliar será consumida e as cipris passarão a ser

menos seletivas em relação à escolha de habitat bentônico. Esse comportamento descrito por Toonen e Pawlik (2001) como a ‘hipótese da larva desesperada’, foi confirmado por Tremblay et al. (2007), que observaram que a diminuição da concentração de lipídios nas cypis corresponde com a diminuição da seletividade do local para o assentamento.

O padrão de migração vertical diária exibido pelos náuplios e cypis de *C. bisinuatus*, na qual as larvas nadam para a superfície durante a noite e para o fundo durante o dia, pode favorecer a advecção ao largo (Folt e Burns, 1999). Porém, apesar de nadarem em direção à superfície durante a noite, nossos arrastos mostram que essas larvas conseguem atingir uma profundidade mínima de aproximadamente 3 m quando em seus estágios finais, provavelmente permanecendo ainda fora da área de ação das brisas terrestres. Dos Santos et al. (2007) observaram o mesmo tipo de comportamento na coluna d’água em cypis de *Chthamalus stellatus*. Porém cypis de *C. montagui*, *Pollicipes pollicipes* e *Balanus perforatus* permanecem restritas ao nêuston, e exibem uma migração de pequena amplitude, demonstrando que larvas de diferentes espécies possuem diferentes padrões de migração vertical (revisado por Queiroga et al., 2007). O padrão de migração vertical diária também pode ser observado em copépodos em zonas de afloramento costeiro. Nesse caso, a população se mantém em águas costeiras, migrando para águas mais profundas durante o dia, não mais sujeitas à advecção ao largo (Peterson, 1998). Apesar de várias espécies de crustáceos marinhos inverterem o seu padrão de migração vertical ao longo da ontogenia (e.g. *Carcinus maenas*; Queiroga, 1998; *Pachygrapsus transversus*; Moreira et al., 2007), favorecendo o seu transporte para próximo à costa nos seus estágios finais, nenhuma mudança no padrão foi observada para os estágios finais de desenvolvimento das larvas de *C. bisinuatus*, apesar de possuírem capacidade de nadar maiores distâncias, provavelmente devido ao aumento do tamanho corpóreo (Valero et al., 1999).

O comportamento das larvas na coluna d'água e os dados das variáveis físicas obtidos nas séries temporais, nada sugerem em relação aos possíveis mecanismos físicos de transporte envolvidos no deslocamento horizontal das larvas de *C. bisinuatus*. Além dos resultados obtidos neste estudo, outras contribuições sobre a ecologia da espécie sugerem um elevado potencial de retenção e auto-recrutamento. Populações de *C. bisinuatus* da baixada santista apresentam sazonalidade reprodutiva, com picos no verão (Cristal C. Gomes, FAPESP # 07/51922-4), quando a temperatura da água é mais alta e o desenvolvimento naupliar certamente mais rápido, minimizando o tempo em que as larvas estarão sujeitas às correntes. Além disso, Bueno et al. (submetido) mostram uma estratégia de retenção larval em águas costeiras, na qual os períodos de emissão são centrados em períodos de quadratura, quando as correntes de maré são menos intensas. Apesar de vários trabalhos sugerirem a ausência de relação entre esforço reprodutivo e recrutamento (e.g. Pineda et al., 2010) a forte relação temporal entre esses eventos, observada para *C. bisinuatus*, mostra a existência de algum tipo de retenção larval, sugerindo que a população estudada pode ser estruturada principalmente pelo auto-recrutamento, resultante do esforço reprodutivo que aparentemente dita os ritmos do suprimento e do assentamento larval. E finalmente, o potencial de dispersão limitado a águas costeiras somado às altas taxas de mortalidade, pode favorecer o isolamento de populações de invertebrados bentônicos a pequenas escalas espaciais (Tapia e Pineda, 2007).

Referências Bibliográficas

- ANIL, A.C.; DESAI, D.; KHANDEPARKER, L. 2001. Larval development and metamorphosis in *Balanus amphitrite* Darwin (Cirripedia; Thoracica): significance of food concentration, temperature and nucleic acids. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, 263: 125–141.
- BERTNESS, M.D.; GAINES, S.D.; STEPHENS, E.G.; YUND, P.O. 1992. Components of recruitment in populations of the acorn barnacle *Semibalanus balanoides* (Linnaeus). **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, 156: 199-215.
- BERTNESS, M.D.; GAINES, S.D. 1993. Larval dispersal and local adaptation in acorn barnacles. **Evolution**, 47 (1): 316-320.
- BERTNESS, M.D.; GAINES, S.D.; WAHLE, R.A. 1996. Wind-driven settlement patterns in the acorn barnacle *Semibalanus balanoides*. **Marine Ecology Progress Series**, 137: 103-110.
- BUENO, M; FLORES, A. A. V. 2008. A sampling device to quantify offspring release of sessile marine invertebrates. **Invertebrate Reproduction & Development**, 52: 41-44.
- BUENO, M.; MOSER, G.A.O.; TOCCI, B.R.C.; FLORES, A.A.V. 2010. Retention-favorable timing of propagule release in barnacles and periwinkles. **Marine Ecology Progress Series**. Submetido.
- CHATFIELD, C. 1989. The analysis of time series: an introduction. 6th edition. Chapman & Hall.
- COWEN, R.K.; LWIZA, K.M.M.; SPONAUGLE, S.; PARIS, C.B; OLSON, D.B. 2000. Connectivity of marine populations: Open or Closed? **Science**, 287: 857-859.
- DOS SANTOS, A.; SANTOS, A.M.P.; CONWAY, D.V.P. 2007. Horizontal and vertical distribution of cirriped cyprid larvae in an upwelling system off the Portuguese coast. **Marine Ecology Progress Series**, 329: 145-155.
- EBERT, T.A.; RUSSEL, M.P. 1998. Latitudinal variation in size structure of the west-coast purple sea-urchin - a correlation with headlands. **Limnology and Oceanography**, 33: 286-294.
- EGGLESTON, D.B.; LIPCIUS, R.N.; MARSHALL JR, L.S.; RATCHFORD, S.G. 1998. Spatiotemporal variation in postlarval recruitment of the Caribbean spiny lobster in the

central Bahamas: lunar and seasonal periodicity, spatial coherence, and wind forcing. **Marine Ecology Progress Series**, 174: 33-49.

FARRELL, T.M.; BRACHER, D.; ROUGHGARDEN, J. 1991. Cross-shelf transport causes recruitment to intertidal populations in central California. **Limnology and Oceanography**, 36 (2): 279-288.

FLORES, A.A.V.; CRUZ, J.; PAULA, J. 2002. Temporal and spatial patterns of settlement of brachyuran megalopae at a rocky coast in Central Portugal. **Marine Ecology Progress Series**, 229: 207-220.

FLORES, A.A.V.; PAULA, J. 2002. Population dynamics of the shore crab *Pachygrapsus marmoratus* (Brachyura: Grapsidae) in the Central Portuguese coast. **Journal of the Marine Biological Association of the U.K.**, 82(2): 229-241.

FOLT, C.L.; BURNS, C.W. 1999. Biological drivers of zooplankton patchiness. **Trends in Ecology & Evolution**, 14: 300-305.

GAINES, S.D.; BERTNESS, M.D. 1993. Measuring juvenile dispersal: why field ecologists must learn to integrate. **Ecology**, 74: 2430-2435.

GILG, M.R.; KIRBY, S.E.; SULLIVAN, R.; KNAPP, L.W.; HILBISH, T.J. 2007. Dispersal vs. retention: correspondence of species-specific reproductive cycles and settlement periods in a blue mussel hybrid zone. **Marine Ecology Progress Series**, 351: 151-161.

HUNT, H.L.; SCHEIBLING, R.E. 1996. Physical and biological factors influencing mussel (*Mytilus trossulus*, *M. edulis*) settlement on a wave-exposed rocky shore. **Marine Ecology Progress Series**, 142: 135-145.

INCZE, L.S.; WAHLE, R.A. 1991. Recruitment from pelagic to early benthic phase in lobster *Homarus americanus*. **Marine Ecology Progress Series**, 79: 77-87.

JONSSON, P.R. 2004. Linking larval supply to recruitment: Flow-mediated control of initial adhesion of barnacle larvae. **Ecology**, 85 (10): 2850-2859.

LAGOS, N.A.; NAVARRETE, S.A.; VÉLIZ, F.; MASUERO, A.; CASTILLA, J.C. 2005. Meso-scale spatial variation in settlement and recruitment of intertidal barnacles along the coast of Central Chile. **Marine Ecology Progress Series**, 290: 165-178.

LEVIN, P.S. 1996. Recruitment in a temperate demersal fish: Does larval supply matter? **Limnology and Oceanography**, 41(4): 672-679.

- LUCAS, M.I.; WALKER, G.; HOLLAND, D.L.; CRISP, D.J. 1979. An energy budget for the free swimming and metamorphosing larvae of *Balanus balanoides* (Crustacea: Cirripedia). **Marine Biology**, 5: 221–229.
- McCULOCH, A.; SHANKS, A.L. 2003. Topographically generated fronts, very nearshore oceanography and the distribution and settlement of mussel larvae and barnacle cyprids. **Journal of Plankton Research**, 25 (II): 1427-1439.
- MINCHINTON, T. E.; SCHEIBLING, R. E. 1991. The influence of larval supply and settlement on the population structure of barnacles. **Ecology**, 72 (5): 1867-1879.
- MOREIRA, F.T; HARARI, J.; FLORES, A.A.V. 2007. Neustonic distribution of decapod planktonic stages and competence of brachyuran megalopae in coastal Waters. **Marine and Freshwater Research**, 58: 519-530.
- NAVARRETE, S.A.; WIETERS, E.A. 2000. Variation in barnacle recruitment over a small scale: larval predation by adults and maintenance of community pattern. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**. 253: 131-148.
- O'CONNOR, N.J.; RICHARDSON, D.L. 1994. Comparative attachment of barnacle cyprids (*Balanus amphitrite* Darwin, 1854; *B. improvisus* Darwin, 1854; & *B. eburneus* Gould, 1841) to polystyrene and glass substrata. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, 183: 213-225.
- PETERSON, W. 1998. Life cycle strategies of copepods in coastal upwelling zones. **Journal of Marine Systems**, 15: 313-326.
- PINEDA, J. 1999. Circulation and larval distribution in internal tidal bore warm fronts. **Limnology and Oceanography**, 44 (6): 1400-1414.
- PINEDA, J.; RIEBENSAHM, D.; MEDEIROS-BERGEN, D. 2002. *Semibalanus balanoides* in winter and spring: larval concentration, settlement, and substrate occupancy. **Marine Biology**, 140: 789-800.
- PINEDA, J.; PORRI, F.; STARCZAC, V.; BLYTHE, J. 2010. Causes of decoupling between larval supply and settlement and consequences for understanding recruitment and population connectivity. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, Doi: 10.1016/j.jembe.2010.04.008.
- PYPER, B.J.; PETERMAN, R.M. 1998. Comparison of methods to account for autocorrelation in correlation analyses of fish data. **Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences**, 55: 2127-2140.

- QIU, J.W.; QIAN, P.Y. 1997. Effects of food availability, larval source and culture method on larval development of *Balanus amphitrite amphitrite* Darwin: implications for experimental design. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, 217: 47-61.
- QUEIROGA, H. 1998. Vertical migration and selective tidal stream transport in the megalopa of the crab *Carcinus maenas*. **Hidrobiologia**, 376: 137-149.
- QUEIROGA, H.; BLANTON, J. 2005. Interactions between behaviour and physical forcing in the control of horizontal transport of decapod crustacean larvae. **Advances in marine biology**, 47: 107-214.
- QUEIROGA, H.; ALMEIDA, M.J.; ALPUIM, T.; FLORES, A.A.V.; FRANCISCO, S.; GORDILLO, I.G.; MIRANDA, A.I.; SILVA, I.; PAULA, J. 2006. Tide and wind control of megalopal supply to estuarine crab populations on the Portuguese west coast. **Marine Ecology Progress Series**, 307: 21-36.
- QUEIROGA, H.; CRUZ, T.; DOS SANTOS, A.; DUBERT, J.; GORDILLO, J.I.G.; PAULA, J.; PELIZ, A.; SANTOS, M.P. 2007. Oceanographic and behavioral processes affecting invertebrate larval dispersal and supply in the western Ibéria upwelling ecosystem. **Progress in Oceanography**, 74: 174-191.
- RITTSCHOF, D.; BRASCOMB, E.S.; COSTLOW, J.D. 1984. Settlement and behavior in relation to flow and surface in larval barnacles, *Balanus Amphitrite* Darwin. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, 82: 131-146.
- ROUGHGARDEN, J.; GAINES, S.; POSSINGHAM, H. 1988. Recruitment dynamics in complex life-cycles. **Science**, 241: 1460-1466.
- SHANKS, A.L. 1983. Surface slicks associated with tidally forced internal waves may transport pelagic larvae of benthic invertebrates and fishes shoreward. **Marine Ecology Progress Series**, 13: 311-315.
- SHANKS, A.L. 1986a. Tidal periodicity in the daily settlement of intertidal barnacle larvae and a hypothesized mechanism for the cross-shelf transport of cyprids. **Biological Bulletin**, 170: 429-440.
- SHANKS, A.L. 1986b. Vertical Migration and cross-shelf dispersal of larval *Cancer* spp and *Randallia ornata* (Crustacea, Brachyura) off the coast of southern California. **Marine Biology**, 92 (2): 189-199.

- SHANKS, A.L. 1995. Mechanisms of cross-shelf dispersal of larval invertebrates and fish, 323-367. **Em McEdward, L.R., Ecology of Marine Invertebrate Larvae**. CRC Marine Science series.
- SHANKS, A. L. 2009. Barnacle settlement versus recruitment as indicators of larval delivery. II. Time-series analysis and hypothesized delivery mechanisms. **Marine Ecology Progress Series**. 385: 217-226.
- SHOAF, W. T.; LIUM, B. W. 1976. Improved Extraction Of Chlorophyll-A And Chlorophyll-B From Algae Using Dimethyl-Sulfoxide. **Limnology And Oceanography**, **21**: 926-928.
- TAPIA, F.J.; PINEDA, J. 2007. Stage-specific distribution of barnacle larvae in nearshore waters: potential for limited dispersal and high mortality rates. **Marine Ecology Progress Series**, 342: 177-190.
- THIYAGARAJAN, V.; TILMANN, H.; QIAN, P.Y. 2002. Effect of the physiological condition of cyprids and laboratory-mimicked seasonal conditions on the metamorphic successes of *Balanus amphitrite* Darwin (Cirripedia; Thoracica). **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, 274: 65-74.
- THIYAGARAJAN, V.; HARDER, T.; QIAN, P.Y. 2003. Combined effects of temperature and salinity on larval development and attachment of the subtidal barnacle *Balanus trigonus* Darwin. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, 287: 223-236.
- THORSON, G. 1950. Reproductive and larval ecology of marine bottom invertebrates. **Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society**, 25 (1): 1-45.
- TOONEN, R.J.; PAWLIK, J.R. 2001. Settlement of the gregarious tube worm *Hydroides dianthus* (Polychaeta : Serpulidae). II. Testing the desperate larva hypothesis. **Marine Ecology Progress Series**. 224:115-131.
- TREMBLAY, R.; OLIVIER, F.; BOURGET, E.; RITTSCHOF, D. 2007. Physiological condition of *Balanus amphitrite* cyprid larvae determines habitat selection success. **Marine Ecology Progress Series**. 340: 1-8.
- VALERO, J.; LUPPI, T.; IRIBARNE, O. 1999. Size as indicator of swimming speed in crab megalopae. **Journal of Shellfish Research**. 18 (2): 663-666.
- VENEGAS, R.M.; ORTÍZ, V.; OLGUÍN, A.; NAVARRETE S.A. 2000. Larval development of the intertidal barnacles *Jehlius cirratus* and *Notochthamalus scabrosus*

(Cirripedia:Chthamalidae) under laboratory conditions. **Journal of Crustacean Biology**, 20(3): 495–504.

WELSCHMEYER, N. A. 1994. Fluorometric Analysis Of Chlorophyll-A In The Presence Of Chlorophyll-B And Pheopigments. **Limnology and Oceanography**, 39: 1985-1992.

YOUNG, P.S. 1993. Verrucomorpha e Chthamaloidea from the Brazilian Coast (Crustacea: Cirripedia). **Revista Brasileira de Biologia**, 53 (2): 255-267.

YOUNG, C.M. 1995. Behavior and locomotion during the dispersal phase of larval life. 279-321. **Em McEdward, L.R., Ecology of Marine Invertebrate Larvae**. CRC Marine Science series.