

LAURA PIOLI KREMER

Potencial invasor de *Didemnum perlucidum* (Tunicata, Ascidiacea)  
em um ambiente de cultivo de mexilhões

Dissertação apresentada como requisito parcial à obtenção do grau de Mestre em Ciências Biológicas área de concentração Zoologia. Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas, Zoologia, Setor de Ciências Biológicas da Universidade Federal do Paraná.

Orientadora: Prof.<sup>a</sup> Dr.<sup>a</sup> Rosana Moreira

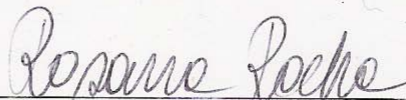
CURITIBA  
2008

**Potencial invasor de *Didemnum perlucidum* (Tunicata, Ascidiacea)  
em um ambiente de cultivo de mexilhões**

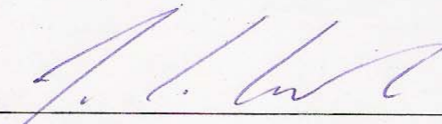
por

***Laura Pioli Kremer***

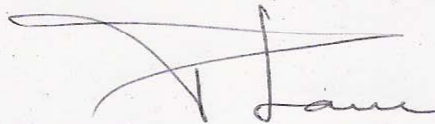
Dissertação aprovada como requisito parcial para a obtenção do Grau de Mestre em Ciências Biológicas, área de concentração Zoologia, no Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas - Zoologia, Setor de Ciências Biológicas da Universidade Federal do Paraná, pela Comissão formada pelos professores



\_\_\_\_\_  
Dra. Rosana Moreira da Rocha - UFPR  
Presidente e Orientadora



\_\_\_\_\_  
Dr. Joel Christopher Creed - UERJ



\_\_\_\_\_  
Dr. Paulo da Cunha Lana - UFPR

Curitiba, 11 de fevereiro de 2008.

## **AGRADECIMENTOS**

À Rosana Rocha por ter me mostrado o mundo da biologia marinha com tanto entusiasmo e ter sido a principal incentivadora desta dissertação. Pelo exemplo de pesquisadora e presença em todos os momentos.

Ao James Roper por ter me ensinado a gostar da estatística e pelas infundáveis e ótimas discussões que tivemos ao longo deste trabalho, por nunca ter cansado de repetir as mesmas coisas e pela ajuda com o coplot.

Aos companheiros de laboratório que me acompanharam em todos os momentos da dissertação: Ana Paula, Leonardo, Mariah, Nadia, Thais, Vinícius.

A todos que gentilmente identificaram as espécies: Cléa Lerner (esponjas), Elaine Bornancin (hidrozoários), Fabio Pitombo (cracas), João Miguel de Matos Nogueira (serpulídeos) e Leandro Manzoni (briozoários).

Ao pessoal de Penha (UNIVALI) que me acolheu muito bem e disponibilizou toda a infraestrutura necessária para a realização deste projeto, gostaria de agradecer em especial aos professores Adriano Marenzi e Gilberto Manzoni.

Aos queridos barqueiros Edinho e Renato que participaram de todas as coletas com muito bom humor, mesmo em péssimas condições de mar. Um agradecimento especial ao Renato, que pegou as piores coletas de inverno, com um barquinho improvisado e quebrou um galhão quando o pessoal enjoava.

Ao Laboratório de Estudos sobre Algas Nocivas e Laboratório de Tecnologia em Maricultura, CTTMAR-UNIVALI por terem gentilmente disponibilizado os dados abióticos da região.

Ao pessoal que participou ou que pelo menos tentou participar das coletas: Elaine, Fernando, Halina, Julia, Leonardo, Mariah, Nadia, Thais.

A todos os amigos que participaram do grupo de discussões de Biologia Marinha que proporcionaram ótimas reflexões e contribuíram para o desenvolvimento da tese: Elaine, Halina, Júlia, Leonardo, Nadia, Thais.

À Elaine Bornancin por ter sempre participado e ajudado a concretizar todos os projetos durante este período: os cursos de pequena duração, o grupo de discussões... Além da participação em inúmeras coletas, mesmo depois de ter enjoado e com previsões de frente fria.

À minha família que me deu todo o apoio neste momento.

Ao Fernando Menon por todo amor, incentivo e compreensão.

Ao CNPq pela bolsa concedida.

## SUMÁRIO

<b>Agradecimentos.....</b>	<b>i</b>
<b>Sumário.....</b>	<b>iii</b>
Resumo.....	1
Abstract.....	3
Prefácio.....	5
<b>CAPÍTULO I: Potencial invasor de <i>Didemnum perlucidum</i>: capacidade de colonização de novos ambientes.</b>	
Introdução.....	16
Material e Métodos.....	18
Resultados.....	22
Discussão.....	27
Referências Bibliográficas.....	36
<b>CAPÍTULO II: Potencial invasor de <i>Didemnum perlucidum</i>: capacidade competitiva e influência na comunidade.</b>	
Introdução.....	41
Material e Métodos.....	44
Resultados.....	45
Discussão.....	51
Referências Bibliográficas.....	56
<b>Conclusões gerais.....</b>	<b>61</b>

## RESUMO

A introdução de espécies não nativas é um dos maiores problemas enfrentados no ecossistema oceânico. Seus principais vetores são os navios e os cultivos de bivalves. Os cultivos de bivalves geram ainda uma grande quantidade de substratos disponíveis para a colonização de espécies introduzidas. As ascídias são organismos filtradores bentônicos que possuem várias características que facilitam o transporte e a colonização de novos ambientes. Em consequência, o registro de ascídias invasoras é crescente na literatura. *Didemnum perlucidum* é uma espécie de ascídia colonial, com grande ocorrência nos cultivos de bivalves do sul do país. Apresenta uma ampla distribuição e já foi introduzido em algumas regiões do globo. No Brasil apresenta uma distribuição disjunta e é classificado como criptogênico. Assim, o objetivo deste trabalho é avaliar o potencial invasor de *D. perlucidum* em um ambiente de cultivo de mexilhões em Penha, Santa Catarina, onde a maioria das espécies são não nativas. Dois critérios foram avaliados: (i) a capacidade de colonização de novos ambiente e (ii) a capacidade competitiva da espécie e a consequente influência na comunidade. Com esta finalidade foi realizado um experimento em Penha de março de 2006 a maio de 2007 que consistia em um conjunto experimental de quatro placas unidas em uma barra de ferro em quatro profundidades (0,5; 1,5; 3 e 5m) com quatro réplicas. Em cada um dos conjuntos experimentais, uma das placas serviu de placa-extra e cada uma das outras três recebeu um tratamento. Uma delas foi substituída mensalmente (placas não-cumulativas) e as outras duas ficaram submersas durante todo o experimento (placas cumulativas). De uma das placas cumulativas todas as colônias de *D. perlucidum* foram retiradas (placas sem *D. perlucidum*) e na outra nenhum procedimento foi realizado (placas com *D. perlucidum*). Para a avaliação da capacidade de colonização de *D. perlucidum* foram analisadas a produção de larvas na colônia e a diferença de recrutamento e crescimento da espécie entre as placas não-cumulativas e cumulativas sem *D. perlucidum*. Para avaliar a capacidade competitiva e a influência na comunidade foi avaliada a diferença de riqueza de espécies e de porcentagem de cobertura de todas as espécies presentes entre as duas placas cumulativas. *D. perlucidum* produziu larvas continuamente ao longo do ano com um aumento na produção entre dezembro de 2006 e maio de 2007. Apesar da espécie recrutar mais nas placas não-cumulativas em todos os meses amostrados, foi capaz também de recrutar em áreas pré-colonizadas, se beneficiando de pequenos espaços na comunidade. Além disso, foi capaz de crescer tão bem nas placas não-cumulativas quanto nas placas cumulativas. Juntos estes resultados indicam que a principal barreira causada pela presença de uma comunidade desenvolvida é a falta de espaço livre para

o recrutamento, porém, uma vez que *D. perlucidum* consegue recrutar nas placas colonizadas, a presença da comunidade não é um empecilho para o desenvolvimento da colônia. Com relação à influência na comunidade, *D. perlucidum* não afetou a riqueza de espécies, não inibiu nenhuma espécie e nas populações seus efeitos foram esporádicos, apresentando uma baixa capacidade competitiva. O pequeno efeito desta espécie na comunidade é explicado por dois motivos principais, a baixa cobertura de *D. perlucidum* nas placas com *D. perlucidum* e a grande ocupação da espécie em substrato secundário, porém sem o recobrimento total das outras espécies. Existem indícios de que a população de *D. perlucidum* em Penha está sob controle de predadores e assim mais esforços são necessários para melhor compreender aspectos da biologia deste organismo e evitar possíveis danos ambientais e econômicos que possam ser causados por essa espécie caso suas populações não sejam controladas naturalmente.

## ABSTRACT

The invasion of nonindigenous species is one of the greatest threats to the marine ecosystem and the main vectors for the introductions are the ship transport and shellfish cultures. Shellfish cultures also provide a vast amount of free substrate for the nonindigenous species to settle on. Ascidians are benthic, suspension feeders organisms that possess a lot of characteristics that favor the transport and the colonization on new habitats and consequently there is a growing number of new registers of invasive ascidians in the literature. *Didemnum perlucidum* is a colonial ascidian very common in fouling communities on shellfish cultures in southern Brazil. It has a widespread distribution in the world and it was introduced in many regions. Here in Brazil it has a discontinuous distribution and it is better classified as a cryptogenic species. The main goal of this study was to evaluate the invasiveness of *Didemnum perlucidum* in a shellfish environment where most of the species is nonindigenous. Two criteria were used to test the invasiveness of *D. perlucidum* (i) the colonization ability of new habitats (ii) the competitive capacity and the consequent influence of this species on the sessile fauna. To test these premises experimental plates were exposed over a 14 month period (March/2006 until May/2007) in Penha, Santa Catarina. The experiment consisted of an experimental unit of four plates fixed by a steel rack at four depths. Among the four plates in a rack, one was an extra plate and the others were assigned to one of three treatments: bare plates that were replaced monthly; *Didemnum perlucidum* removal plates, and unmanipulated control. The experimental unit was replicated four times in each depth. To assess the ability of colonization the larvae production was evaluated as well as the recruitment and the growth of this species on the bare and *D. perlucidum* removal plates. To assess the competitive capacity and the influence of this species on the community, the richness and the percent cover of all species that colonized the *D. perlucidum* removal and unmanipulated control plates were evaluated. *D. perlucidum* presented continuous breeding with the greatest larvae production between December/2006 and May/ 2007. Even though the greatest recruitment occurred on the bare plates, this species was able to colonize areas with a developed community, and it was benefited by small gaps in the community. Also *D. perlucidum* was able to growth on the community plates as well as on the bare plates. Taken together the results demonstrate that the main barrier caused by the community was the lack of free space for the recruitment. Furthermore, *D. perlucidum* does not affect the richness of species, does not inhibit any species and on the population level the effects of this species was sporadic, showing a low

competitive ability. The low effect of *D. perlucidum* on the community is explained by the low coverage of this species on the unmanipulated control plate and the great occupation of secondary substrate, although without smothering the covered species. There are strong evidences that the local population of *D. perlucidum* has been controlled by predators, so more information is needed about aspects of the basic biology of *D. perlucidum* to prevent economic and environmental threats that could be done by this species if its populations are not naturally controlled.

## PREFÁCIO

A introdução de espécies é considerada uma das maiores ameaças à integridade dos ecossistemas (Sala et al. 2000). O registro de espécies não nativas em ambientes naturais e artificiais é crescente e como consequência observa-se uma homogeneização genética, funcional e taxonômica da biota global (Olden et al. 2004). As introduções no ambiente marinho podem ser inter ou intra-regionais (Wasson et al. 2001) e os principais vetores são o transporte por meio de navios e as atividades de cultivo (Ruiz et al. 2000). O transporte de organismos por meio de navios é realizado por água de lastro ou por incrustação nas estruturas do navio. A água de lastro é o principal vetor para o transporte de organismos plântônicos e bentônicos de larvas de longa duração (Carlton e Geller 1993). A incrustação é um importante meio de transporte de espécies bentônicas que podem se fixar no casco de navios ou em caixas de mar (“sea-chests”), compartimentos dentro do tanque de lastro que abrigam as bombas que enchem e esvaziam o tanque (Coutts e Dodgshun 2007). Os cultivos são um importante vetor, já que além da introdução intencional da espécie que será cultivada, ocorre também a introdução de outras espécies exóticas que são trazidas associadas ao organismo alvo. Em Elkhorn Slough (Califórnia), 38 das 56 espécies consideradas não nativas provavelmente foram introduzidas por meio deste vetor (Wasson et al. 2001).

Os substratos artificiais como cultivos, pilastras, flutuadores, recifes artificiais, entre outros, disponibilizam área para a colonização de espécies bentônicas, porém a composição da comunidade presente nestes ambientes não é semelhante à comunidade do ambiente natural (Connell e Glasby 1999). Além disso, os substratos artificiais criam oportunidades para a colonização de espécies não nativas e funcionam como um reservatório de espécies exóticas, aumentando as chances de colonização do ambiente natural por estas espécies (Glasby et al. 2007). Os cultivos de bivalves, além de serem um importante vetor ainda geram uma grande quantidade de substratos muito mais favoráveis à colonização de espécies exóticas, já que as estruturas são frequentemente limpas e substituídas para a retirada da fauna incrustante, disponibilizando periodicamente substratos novos para a colonização. Outra facilidade relacionada aos ambientes de cultivo é que as pencas de mariscos e lanternas de ostras e vieiras proporcionam um ambiente tridimensional e heterogêneo e a espécie que coloniza encontra refúgios espaciais para a colonização, período no qual é mais vulnerável à predação e distúrbios físicos. Ademais, a colonização de espécies exóticas em cultivos de moluscos muitas vezes gera inúmeras perdas econômicas pela necessidade de limpeza das estruturas e

também pela introdução de espécies que possam recobrir o organismo cultivado (Getchis 2006). *Didemnum sp.*, uma ascídia colonial, ocorre nos cultivos de mexilhão do Canadá e pode recobrir completamente os bivalves, sendo uma grande ameaça econômica para a aqüicultura (Bullard et al. 2007). Outras duas espécies de ascídias solitárias, *Ciona intestinalis* e *Styela clava*, apresentam um recrutamento agregado e se fixam em grandes densidades causando grandes perdas na produção (Carver et al. 2003; LeBlanc et al. 2007; Getchis 2006).

A maricultura é uma importante atividade econômica e no ano de 2005 foi responsável pela geração de 34 milhões de toneladas de organismos cultivados, gerando US\$ 40 bilhões em receitas no mundo (FAO 2005). A maricultura brasileira foi responsável pela produção de 46 mil toneladas no ano de 2001. Embora os dados mais recentes de produção marinha por região sejam do ano de 2000, observa-se que a região sul foi responsável por 35% da produção marinha do país neste ano, perdendo apenas para a região nordeste que apresenta grandes fazendas de produção de camarão (Borghetti et al. 2003).

No cultivo de moluscos no Brasil se sobressai o mexilhão *Perna perna* (Linnaeus, 1758), que representa a segunda produção da América Latina e, em 2002, chegou a 12.500 toneladas anuais. Em Santa Catarina a malacocultura envolve 786 maricultores cadastrados e é realizada em uma área de 1.213 hectares, distribuídos em 15 parques aquícolas (Manzoni 2005). A Enseada de Itapocoroy, Penha, Santa Catarina (26°58'S, 48°35'W) destaca-se na produção de mexilhão e ocupa o primeiro lugar na produção nacional. Entre 2000 e 2002 a produção foi em torno de 3.500 toneladas anuais de mexilhões (Marenzi e Branco 2005). Apesar de uma queda na produção nesta região devido à falta de sementes, Penha ainda ocupa posição de destaque no cenário nacional e em 2004 foi responsável pela produção de 1.900 toneladas (Marenzi e Branco 2006).

Os mexilhões cultivados em Penha são provenientes da própria região e são obtidos através da colonização das larvas em redes especiais ou da extração de sementes em ambiente natural (Marenzi 2005, com. pessoal). Conseqüentemente este sistema não representa um vetor para a introdução de espécies. Contudo, a proximidade desta região com grandes portos como o de Itajaí e de São Francisco do Sul (Santa Catarina), faz com que esta área sofra influência das espécies que chegam a estes portos, sendo necessário um monitoramento periódico da fauna e flora.

As ascídias são invertebrados marinhos passíveis de transporte e são a principal fauna filtradora presentes em portos, marinas e cultivos em algumas regiões (Lambert e Lambert 1998; Lambert e Lambert 2003; Rocha et al. em preparação). Apesar deste grupo apresentar

período larval curto (Svane e Young 1989), incapaz de sobreviver nos tanques de lastro (Carlton e Geller 1993), a incrustação tanto nas paredes e caixas de mar dos tanques de lastro como em casco de navios constitui um importante vetor de transporte dos adultos (Coutts e Dodgshun 2007; Lambert 2005). Além disso, as ascídias são hermafroditas, possuem um crescimento rápido, produzem um grande número de larvas, apresentam um longo período fértil (Lambert 2005) e algumas espécies podem regenerar-se a partir de fragmentos (Bullard et al. 2007; Valentine et al. 2007). Também se beneficiam da grande quantidade de matéria orgânica e águas calmas (Lambert 2005; Carman et al. 2007), que são condições frequentes em áreas de portos e cultivos. Todas estas características facilitam um transporte, colonização e estabelecimento de sucesso em novos ambientes e fazem com que ascídias sejam invasoras de sucesso (Lambert 2007) causando inclusive impactos ecológicos (Blum et al. 2007; Castilla et al. 2004) e econômicos (Carver et al. 2003; LeBlanc et al. 2007; Getchis 2006) na região em que a espécie foi introduzida. Como consequência é observado um número crescente de novos registros de espécies invasoras de ascídias (Rocha e Kremer 2005; Lambert 2007; Gittenberger 2007; Turon et al. 2007; Davis e Davis 2007; Bullard et al. 2007).

Mais recentemente, uma outra espécie de ascídia colonial do gênero *Didemnum* chamou a atenção em inúmeras partes do globo. *Didemnum sp.* foi registrado na costa do Atlântico e do Pacífico dos Estados Unidos, Japão, Nova Zelândia e Europa (Lambert 2005). Apesar da espécie ter sido descrita com vários nomes em várias regiões, dados moleculares de genes nucleares e mitocondriais indicam que *Didemnum sp.* é uma só espécie provavelmente oriunda do Oceano Pacífico (Lauren 2007, com. pessoal). Apesar da grande ocorrência em vários pontos, pouco se sabe sobre a ecologia desta espécie. Os poucos estudos foram realizados na costa norte do Atlântico oeste (Bullard et al. 2007; Valentine 2007) e mostram que a espécie é muito agressiva, com uma grande capacidade de crescimento e consequentemente é a espécie dominante em vários pontos (para fotos e mais informações acessar <http://woodshole.er.usgs.gov/project-pages/stellwagen/didemnum/index.htm>). Além disso, recobre uma ampla gama de organismos, é resistente ao recobrimento lateral e à predação e, quando ocorre em regiões de cultivo, pode recobrir completamente as valvas dos bivalves causando a morte. Ocorre tanto em ambientes de águas calmas quanto em locais com fortes correntes. Coloniza uma ampla gama de substratos como madeira, plástico, concreto, rochas, metal entre outras, podendo inclusive recobrir o substrato arenoso (condição incomum para ascídias coloniais), porém esta condição é somente observada em áreas de baixa turbulência, já que suas colônias são vulneráveis ao entupimento por grãos de areia.

*Didemnum perlucidum* é uma espécie de ascídia colonial com ampla distribuição na região tropical (Fig.1). Foi descrito em Guadalupe, Caribe (Monniot 1983) e é provável que a área de distribuição original encontre-se no Atlântico. O primeiro registro desta espécie para o Brasil é o de São Sebastião, São Paulo (Rocha e Monniot 1995). Em um levantamento realizado no litoral tropical do país, só foi encontrado nos estados do Rio de Janeiro, Espírito Santo e Bahia (Lotufo 2002). No litoral do estado do Paraná, não foi registrado na Baía de Paranaguá (Rocha e Kremer 2005; Rocha e Nasser 1998), nem em ambientes sublitorais de mar aberto (Rocha e Faria 2005). No estado de Santa Catarina não foi encontrado em ambiente natural (Rocha et al 2005), porém é comum em cultivos da região como em Penha e Ribeirão da Ilha. Além de ocorrer em cultivos, ocupa rapidamente substratos artificiais imersos em regiões portuárias (Lotufo 1997). Assim, devido à ausência de registros históricos e à distribuição restrita e disjunta no Brasil, *D. perlucidum* é melhor classificado como criptogênico (origem incerta *sensu* Carlton, 1996).

A presença de registros históricos é de extrema importância para a classificação do status das espécies, porém o estudo da fauna de Ascidiacea é muito recente no Brasil, particularmente no sul do país, conseqüentemente outros critérios devem ser utilizados para a classificação. Chapman e Carlton (1991) propuseram 10 critérios para caracterizar espécies introduzidas em uma região. Destes 10 critérios, dois consideram o registro histórico de espécies na região. Dos outros oito critérios propostos pelos autores, quando analisados cautelosamente, seis são cumpridos por *D. perlucidum* (todos de 3 a 8). São eles: associação com mecanismos humanos de dispersão, associação com outras espécies introduzidas na região, prevalência ou restrição em novos ambientes ou ambientes artificiais, distribuição restrita quando comparada com a distribuição de espécies nativas da região, distribuição ampla, mas disjunta e capacidade de dispersão da espécie insuficiente para explicar a distribuição observada. Todas estas características sugerem que a espécie seja introduzida, pelo menos nas latitudes mais altas do Atlântico oeste.

Apesar do status incerto no Brasil, *D. perlucidum* foi introduzido no Pacífico, com registros em Palau (Golbuu et al. 2005) e em Guam (Lambert 2002) e é considerado como uma das espécies “com distribuição global e que habitam portos e outros substratos artificiais” (Monniot e Monniot 1997). Quando introduzido, pode ocupar uma grande área, recobrando vários outros organismos (Lambert 2002), uma característica típica de espécies invasoras.

Um outro problema relacionado com *D. perlucidum* é que quando presente em cultivos pode se tornar abundante e recobrir tanto as conchas dos bivalves como as estruturas artificiais

do cultivo. Assim, além de aumentar o peso das estruturas, diminui o fluxo de água no interior das lanternas, sendo necessária uma limpeza periódica. Porém cabe ressaltar que aparentemente a fauna associada de Penha não prejudica o desenvolvimento dos mexilhões (Metri et al. 2002) e que *D. perlucidum* facilita a limpeza das valvas pelos maricultores, já que é facilmente removido durante a limpeza das valvas para a comercialização e impede a colonização de outras espécies de difícil remoção como cracas e briozoários (maricultores da região 2007, com. pessoal).

É muito importante o reconhecimento precoce de espécies exóticas no novo ambiente e quando detectada uma nova espécie medidas rápidas têm que ser tomadas pelos órgãos governamentais, já que, uma vez estabelecida, a remoção, além de ter um custo alto, é normalmente sem sucesso (Coutts e Forrest 2007). Para que haja uma detecção precoce da introdução, é essencial o conhecimento das espécies nativas de uma região e um monitoramento constante da fauna. Outro ponto importante para a prevenção e erradicação de espécies exóticas é compreender o processo de invasão, prevendo quais as barreiras para a introdução de uma espécie e quais as conseqüências desta introdução.



Fig.1 Mapa de distribuição de *Didemnum perlucidum*.

Para compreender o processo da invasão vários enfoques podem ser dados, são eles: as características da espécie invasora, as características dos ambientes invadidos, a relação entre estes dois fatores e a diferenciação do processo de invasão no tempo. Todos estes estudos são importantes para a elaboração de modelos preditivos de invasão (Heger e Trepl 2003). Alguns autores afirmam que a fase de colonização e estabelecimento no novo ambiente, depende mais das características ambientais do que as características individuais de cada espécie (Alpert et

al. 2000). Porém, atualmente, observa-se uma homogeneização da biota global (Olden et al. 2004), principalmente nas áreas que sofrem grandes pressões de introdução como portos e cultivos. Estas áreas, além de apresentarem composição de espécies funcionalmente semelhantes, situam-se em ambientes semelhantes, com águas calmas, perturbações freqüentes e com uma grande quantidade de matéria orgânica, principalmente oriunda de atividades antropogênicas. Assim, o ambiente em que a espécie será introduzida é de certa forma semelhante na composição funcional de espécies e nas condições ambientais e, conseqüentemente, é de extrema importância conhecer como os organismos que estão sendo introduzidos respondem a este tipo de ambiente e interagem com uma comunidade composta principalmente de espécies não nativas.

Apesar de *Didemnum perlucidum* estar amplamente distribuído e já ter sido introduzido em algumas regiões, poucos trabalhos sobre a biologia básica deste organismo foram realizados e este representa o primeiro estudo sobre o potencial invasor desta espécie.

Assim, o objetivo principal deste estudo é avaliar o potencial invasor de *Didemnum perlucidum* em um ambiente de cultivo de mexilhões em Penha, Santa Catarina onde a maioria das espécies presentes são não nativas. O potencial de uma espécie se tornar invasora no novo ambiente depende da capacidade de colonizar novos ambientes e da capacidade de causar modificações à comunidade invadida, assim duas variáveis temporais no processo de invasão foram avaliadas. No primeiro capítulo foi estudada a fase de colonização da espécie em um novo ambiente e as características do ambiente que proporcionam uma colonização de sucesso. Com este fim foi focada a capacidade de produção de propágulos desta espécie bem como a capacidade de recrutamento em áreas desocupadas e pré-colonizadas. No segundo capítulo foi estudada a capacidade competitiva desta espécie, ou seja, como ocorre o desenvolvimento da comunidade em áreas com e sem esta espécie de ascídia. Para isto foi avaliada a variação na riqueza de espécies e na porcentagem de cobertura das espécies mais abundantes em áreas com e sem *D. perlucidum*.

Com a finalidade de prever o potencial de invasão desta espécie os seguintes atributos relacionados a características ecológicas que proporcionam uma invasão de sucesso foram testados:

#### A. Capacidade de colonização de novos ambientes

1. Produção de larvas e recrutamento contínuos ao longo do ano
2. Expressiva produção de larvas
3. Auto-suficiência da população na região

4. Capacidade de colonização nas diferentes profundidades
  5. Alto recrutamento em áreas desocupadas
  6. Grande cobertura de áreas desocupadas
  7. Capacidade de recrutar em áreas pré-colonizadas
  8. Capacidade de crescer em áreas pré-colonizadas
- B. Influência na comunidade onde a espécie é presente
9. Uma redução da riqueza de espécies
  10. Inibição de espécies na comunidade
  11. Diminuição de cobertura das populações

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Alpert P, Bone E, Holzapfel C (2000) Invasiveness, invasibility and the role of environmental stress in the spread of non-native plants. *Perspect Plant Ecol* 3: 52-66.
- Blum JC, Chang AL, Liljestrom M, Schenk ME, Steinberg MK, Ruiz GM (2007) The non-native solitary ascidian *Ciona intestinalis* (L.) depress species richness. *J Exp Mar Biol Ecol* 342: 5-14.
- Borghetti NRB, Ostrensky A, Borghetti JR (2003) Aquicultura: uma visão geral sobre a produção de organismos aquáticos no Brasil e no mundo. Grupo Integrado de Aquicultura e Estudos Ambientais, Curitiba.
- Bullard SG, Lambert G, Carman MR, Byrnes J, Whitlatch RB, Ruiz G, Miller RJ, Harris L, Valentine PC, Collie JS, Pederson J, McNaught DC, Cohen AN, Asch RG, Dijkstra J, Heinonen K (2007) The colonial ascidian *Didemnum* sp. A: Current distribution, basic biology and potential threat to marine communities of the northeast and west coasts of North America. *J Exp Mar Biol Ecol* 342: 99–108.
- Carlton, JT (1996) Biological invasions and cryptogenic species. *Ecology* 77(6): 1653-1655.
- Carlton JT, Geller JB (1993) Ecological roulette: Biological invasion and the global transport of nonindigenous marine organisms. *Science* 261: 78-82.
- Carman MR, Bullard SG, Donnelly JP (2007) Water quality, nitrogen pollution, and ascidian diversity in coastal waters of southern Massachusetts, USA. *J Exp Mar Biol Ecol* 342: 175-178.
- Carver CE, Chisholm A, Mallet AL (2003) Strategies to mitigate the impact of *Ciona intestinalis* (L.) biofouling on shellfish production. *J Shellfish Res* 22(3): 621–631.
- Castilla J, Guíñez R, Caro AU, Ortiz V (2004) Invasion of a rocky intertidal shore by the tunicate *Pyura praeputialis* in the Bay of Antofagasta, Chile. *P Natl Acad Sci USA* 101 (23): 8517–8524.
- Chapman JW, Carlton JT (1991) A test of criteria for introduced species: the global invasion by the isopod *Synidotea laevidorsalis* (Miers, 1881) *J Crustacean Biol* 11(3): 386-400.
- Connell SD, Glasby TM (1999) Do urban structures influence local abundance and diversity of subtidal epibiota? A case study from Sydney Harbour, Australia. *Mar Environ Res* 47:373–387.

- Coutts ADM, Forrest BM (2007) Development and application of tools for incursion response: lessons learned from the management of the fouling pest *Didemnum vexillum*. *J Exp Mar Biol Ecol* 342: 154-162.
- Coutts ADM, Dodgshun TJ (2007) The nature and extent of organisms in vessel sea-chests: A protected mechanism for marine bioinvasions. *Mar Pollut Bull* 54: 875–886.
- Davis MH, Davis ME (2007) The distribution of *Styela clava* (Tunicata, Ascidiacea) in European waters. *J Exp Mar Biol Ecol* 342: 182-184.
- FAO (2005) Yearbooks of Fishery Statistics. World aquaculture production by species groups. <ftp://ftp.fao.org/fi/STAT/summary/default.htm#aqua>. Acesso em 22 Nov 2007.
- Getchis TS (2006) What's putting some aquaculturists in a "foul" mood <http://digitalcommons.uconn.edu/wracklines/18>. Acesso em 01 Nov 2007.
- Gittenberger A (2007) Recent population expansions of non-native ascidians in The Netherlands. *J Exp Mar Biol Ecol* 342: 122-126.
- Glasby TM, Connell SD, Holloway MG, Hewitt CL (2007) Nonindigenous biota on artificial structures: could habitat creation facilitate biological invasion. *Mar Biol* 151: 887-895.
- Golbuu Y, Bauman A, Kuardei J, Victor S (2005) The state of coral reef ecosystem of Palau. In: Waddell J (ed) *The state of coral reef ecosystems of the United States and Pacific freely associated states*. NOAA Technical Memorandum NOS NCCOS 11, NOAA/NCCOS Center for Coastal Monitoring and Assessment's Biogeography Team. Silver Spring, MD, pp 488–507.
- Heger T, Trepl L (2003) Predicting biological invasion. *Biol Invasions* 5: 313-321.
- Lambert CC, Lambert G (1998) Non-indigenous ascidians in southern California harbors and marinas. *Mar Biol* 130: 675-688.
- Lambert CC, Lambert G (2003) Persistence and differential distribution of nonindigenous ascidians in harbors of the Southern California Bight. *Mar Ecol Prog Ser* 259: 145-161.
- Lambert G (2002) Nonindigenous ascidians in tropical waters. *Pac Sci* 56(3): 291-298.
- Lambert G (2005) Ecology and natural history of the protochordates. *Can J Zool* 83: 34-50.
- Lambert G (2007) Invasive sea squirt: A growing global problem. *J Exp Mar Biol Ecol* 342: 3-4.
- Leblanc N, Davidson J, Tremblay R, McNiven M, Landry T (2007) The effect of anti-fouling treatments for the clubbed tunicate on the blue mussel, *Mytilus edulis*. *Aquaculture* 264: 205-213.

- Lotufo TMC (1997) Ecologia das ascídias da Baía de Santos (SP): período reprodutivo, crescimento e aspectos sucessionais. Dissertação, Universidade de São Paulo.
- Lotufo TCM (2002) Ascidiacea (Chordata: Tunicata) do litoral tropical brasileiro. Tese, Universidade de São Paulo.
- Manzoni GC (2005) Cultivo de mexilhões *Perna perna*: evolução da atividade no Brasil e avaliação econômica da realidade de Santa Catarina. Tese Doutorado, Universidade Estadual Paulista.
- Marenzi AWC e Branco JO (2005) O mexilhão *Perna perna* (Linnaeus) (Bivalvia, Mytilidae) em cultivo na Armação do Itapocoroy, Santa Catarina, Brasil. Rev Bras Zool 22(2):394-399.
- Marenzi AWC e Branco JO (2006). O cultivo de mexilhão *Perna perna* no município de Penha, SC In: Branco JO, Marenzi AWC (ed) Bases ecológicas para um desenvolvimento sustentável: estudos de caso em Penha, SC. Univali, Itajaí, pp. 227-244.
- Metri R, Rocha RM, Marenzi A (2002) Epibiosis reduction on productivity in a mussel culture of *Perna perna* (Linné, 1758). Braz Arch Biol Techn 45 (3): 325-331.
- Monniot F (1983) Ascidiées littorales de Guadeloupe I. Didemnidae. Bull Mus Hist Nat 4<sup>a</sup>ser, 5 A (1), 5-49.
- Monniot C, Monniot F (1997) Ascidians collected in Tanzania. J East Afr Nat Hist 86 : 1-35.
- Olden JD, LeRoy Poff N, Douglas MR, Douglas ME, Fausch KD (2004). Ecological and evolutionary consequences of biotic homogenization. Trends Ecol Evol 19: 18-24.
- Rocha RM, Faria SB (2005) Ascidiées at Currais islands, Paraná, Brazil: taxonomy and distribution. Biota Neotrop 5(2):1-20.
- Rocha RM, Kremer LP (2005) Introduced Ascidiées in Paranaguá Bay, Paraná, southern Brazil. Rev Bras Zool 22 (4): 1170–1184.
- Rocha RM, Monniot F (1995) Taxonomic and ecological notes on some *Didemnum* species (Ascidiacea, Didemnidae) from São Sebastião Channel, South-Eastern Brazil. Rev Bras Biol 55 (4): 639-649.
- Rocha RM, Nasser CM (1998) Some ascidians (Tunicata, Ascidiacea) from Paraná State, Southern Brazil. Rev Bras Zool 15: 633-642.
- Rocha RM, Moreno TR, Metri R (2005) Ascídias (Tunicata, Ascidiacea) da Reserva Biológica Marinha do Arvoredo, Santa Catarina, Brasil. Rev Bras Zool 22 (2): 461-476.

- Ruiz GM, Fofonoff P, Carlton JT, Wonham MJ, Hines AH (2000) Invasion of coastal marine communities in North America: apparent patterns, processes and biases. *Annu Rev Ecol Syst* 31: 481-531.
- Sala OE, Chapin III FS, Armesto JJ, Berlow E, Bloomfield J, Dirzo R, Huber-Sanwald E, Huenneke LF, Jackson RB, Kinzig A, Leemans R, Lodge DM, Mooney HA, Oesterheld M, Poff NL, Sykes MT, Walker BH, Walker M, Wall DH (2000) Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science* 287:1770–1774
- Svane IB, Young CM (1989) The ecology and behavior of ascidian larvae. *Oceanogr Mar Biol Annu Rev* 27: 45-90.
- Turon X, Nishikawa T, Rius R (2007) Spread of *Microcosmus squamiger* (Ascidiacea: Pyuridae) in the Mediterranean Sea and adjacent waters. *J Exp Mar Biol Ecol* 342: 185-188.
- Valentine PC, Carman MR, Blackwood DS, Heffron EJ (2007) Ecological observations on the colonial ascidian *Didemnum* sp. in a New England tide pool habitat. *J Exp Mar Biol Ecol* 342: 109-121
- Wasson K, Zabin CJ, Bedinger L, Diaz MC, Pearse JS (2001) Biological invasions of estuaries without international shipping: the importance of intraregional transport. *Biol Conserv* 102 (2): 143-153.

# CAPÍTULO I: POTENCIAL INVASOR DE *Didemnum perlucidum*: CAPACIDADE DE COLONIZAÇÃO DE NOVOS AMBIENTES. <sup>1</sup>

## INTRODUÇÃO

Para que ocorra o estabelecimento de espécies bentônicas em um novo ambiente é necessário que os propágulos introduzidos sejam capazes de colonizar o substrato disponível na região. As larvas de ascídias são lecitotróficas e apresentam um curto período de dispersão. Este período na coluna de água é maior em ascídias que apresentam fertilização externa, porém para as ascídias coloniais que incubam as larvas na túnica, como *Didemnum perlucidum*, o período no plâncton é ainda mais restrito, não passando de algumas horas (Svane e Young, 1989). O curto período planctônico é uma estratégia adaptativa que favorece a sobrevivência das larvas pela diminuição do período vulnerável para predadores no plâncton, porém quando se trata da colonização de novos ambientes esta é uma condição limitante. A primeira restrição ocorre durante o período de transporte, já que dificilmente a larva sobrevive nos tanques de água de lastro. Outra implicação é que, uma vez transportada e introduzida no novo ambiente, a larva tem um pequeno tempo encontrar um substrato favorável para a colonização. Assim, o período de localização e ocupação do substrato parece ser um grande limitante para o sucesso de espécies de ascídias no novo ambiente.

Larvas de ascídias possuem um sistema nervoso desenvolvido e seguem várias pistas ambientais para a escolha de um substrato para o assentamento. Uma vez que não encontrem o substrato propício podem adiar o assentamento por algum tempo (Svane e Young, 1989), porém este comportamento parece afetar a sobrevivência dos adultos (Marshall et al. 2003) e as larvas ficam menos seletivas à medida que o tempo na coluna de água avança (Elkin e Marshall, 2007). Ademais, algumas espécies podem se fixar e voltar a nadar antes da fixação definitiva em um novo substrato (Svane e Young, 1989; Osman e Whitlatch, 1995a). A vesícula cerebral das ascídias porta um ocelo e um estatócito e conseqüentemente a luz e a gravidade são pistas ambientais essenciais para a orientação das larvas e a escolha de locais para o assentamento. Algumas respostas a estas variáveis são bem divulgadas na literatura, como o início da natação da larva em resposta à diminuição da intensidade de luz, e um fototactismo positivo e um geotactismo negativo logo após a liberação seguido de uma

---

<sup>1</sup> Capítulo formatado para a revista Journal of Experimental Marine Biology and Ecology

inversão após um período. Apesar de várias espécies responderem de forma semelhante a esta variável, as variações das respostas são enormes (Svane e Young, 1989; McHenry, 2005).

Além das pistas físicas, as substâncias químicas também são essenciais na escolha de locais para o assentamento (Davis, 1991; Davis, 1996; Green et al., 2002; Krug, 2006) e alguns trabalhos sugerem que as larvas evitam se fixar próximas a um competidor dominante (Young e Chia, 1981; Grosberg, 1981).

Visto a grande capacidade de reconhecimento e seleção do substrato por parte das larvas de ascídias, espera-se que a presença de uma comunidade pré-estabelecida afete o assentamento das larvas. Sabe-se que as espécies presentes em uma comunidade são capazes de barrar o assentamento e recrutamento de novas espécies (Sutherland, 1974; Nandakumar, 1996). Mais recentemente vários estudos têm focado as características que tornam uma comunidade mais suscetível à invasão de espécies. Apesar destes estudos ainda serem um pouco controversos, parece que a principal forma de uma comunidade barrar a colonização é por meio de uma melhor utilização dos recursos disponíveis (Stachowicz et al., 1999; Stachowicz et al., 2002a; Dustan e Jonshon, 2002; Stachowicz e Byrnes, 2006; Colautti et al., 2006; Britton-Simmons, 2006). O principal recurso limitante para comunidades marinhas incrustantes é o espaço livre disponível e a resposta da colonização em relação a mudanças na disponibilidade desta variável é diferente dependendo da forma pela qual os organismos respondem em relação aos adultos presentes na comunidade, ou seja, se utilizam ou não a superfície das espécies já presentes como substrato para a colonização (Osman e Whitlatch, 1995a,b). Apesar da maioria dos trabalhos demonstrarem a existência de inibição do recrutamento pela utilização do substrato por parte dos adultos, várias espécies na comunidade podem exercer efeitos positivos na colonização das espécies (Davis, 1996; Osman e Whitlatch, 1995b; Castilla et al., 2004; Rodriguez, 2006; Bulleri et al., 2006) e este enfoque tem sido negligenciado nos estudos ecológicos (Stachowicz, 2001). Cabe ressaltar a importância de quebrar o paradigma da visão da interação das espécies como dois lados de uma moeda e sim observar que a interação entre as espécies é um *continuum* que depende das condições ambientais (Stachowicz, 2001).

Uma das variáveis importantes quando se trata das características do invasor e da comunidade invadida é a pressão de propágulos introduzidos na região, ou seja, para comunidades marinhas incrustantes, o número de larvas disponíveis para a colonização do substrato. A probabilidade de um organismo ser introduzido tem uma relação direta com o

número de propágulos introduzidos e com a frequência de inoculação (Lockwood et al., 2005; Ruiz et al., 2000).

Além de recrutar, a espécie tem que ser capaz de se estabelecer no novo ambiente. A presença de uma comunidade exerce diferentes efeitos sobre o processo de recrutamento e estabelecimento das espécies, já que algumas características da comunidade que barram o recrutamento podem não ser capazes de, uma vez colonizada, impedir o crescimento da espécie. Assim, após o período de recrutamento a espécie pode tornar-se a espécie dominante ou rara na comunidade invadida e esta condição depende da capacidade competitiva da espécie invasora e das espécies presentes na comunidade.

O objetivo deste capítulo é avaliar o potencial invasor de *D. perlucidum* durante a fase de colonização de novos ambientes. As características do invasor avaliadas foram a produção de larvas, o recrutamento de novas colônias ao longo do ano e a capacidade de crescimento inicial com o conseqüente recobrimento do substrato. A característica ambiental considerada foi a capacidade da comunidade já estabelecida de impedir a colonização por *D. perlucidum*. Também foi testada a influência da profundidade sobre este potencial.

As questões abordadas neste trabalho são: *Didemnum perlucidum* possui capacidade de colonizar ambientes em qualquer época do ano? Qual a relação temporal entre o número de larvas incubadas e o número de recrutas? A produção de larvas local é suficiente para manter as populações de *Didemnum perlucidum* na região de modo a estabelecer uma correlação positiva entre a produção de larvas e o recrutamento? Existe influência da profundidade na colonização? A presença de uma comunidade incrustante estabelecida é uma barreira à colonização desta espécie, causando tanto a inibição do número de recrutas como do tamanho das colônias após um mês de fixação?

## **MATERIAL E MÉTODOS**

### **Área de estudo**

O estudo foi realizado em um cultivo de *Perna perna* localizado na Enseada da Armação do Itapocoroy, Penha, Santa Catarina (26°46'30''S, 48°36'34''W) (Fig.1). O sistema deste cultivo baseia-se no modelo long-line ou espinhel, no qual um cabo mestre, onde são penduradas as pencas de mariscos, fica suspenso por flutuadores. As extremidades do cabo mestre são fixas ao fundo para evitar que o cultivo fique à deriva.

A enseada da Armação do Itapocoroy é semi-abrigada e a massa de água predominante é a Água Costeira que é determinada principalmente pela contribuição do rio Itajaí-açu que

desemboca 20 km ao sul da enseada. Esta massa de água caracteriza-se por uma baixa salinidade (<34‰) e extremos de temperatura de 19°C no inverno e 28°C no verão (Schettini *et al.*, 1999). Os valores médios de temperatura, salinidade e pH entre jan/1996 e jun/1999 foram 22,1°C; 31,5 p.s.u. e 8,0, respectivamente (Chevarria, 1999). Dados obtidos entre jul/99 e jul/00 para a mesma região reportaram valores médios similares de temperatura e salinidade (22,6°C e 32,4 p.s.u.). Além destes parâmetros, foi avaliada também a transparência da água, que apresentou um valor médio de 2,3 m (Marenzi, 2002). O ponto de estudo localiza-se em uma área mais exposta, com influência de mar aberto, ondas e vento. A profundidade varia de 9 a 12 metros (Marenzi *et al.*, 2006).

A fauna associada aos mexilhões possui 19 espécies de ascídias (Rocha *et al.* em preparação) e 18 de hidrozoários (Bornancin 2006, com. pessoal). Entre outros organismos incrustantes comuns nas estruturas do cultivo encontram-se esponjas, antozoários, briozoários, poliquetas serpulídeos e cirripédios (observação pessoal).

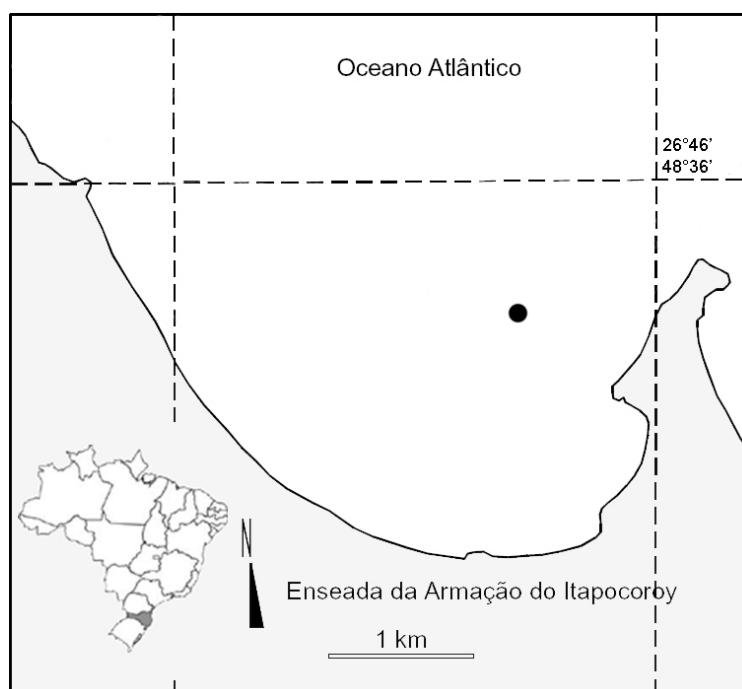


Fig.1 Mapa da enseada da Armação do Itapocoroy e localização do estado de Santa Catarina no Brasil (área cinza). O ponto preto indica o local do estudo (mapa modificado de Schettini *et al.*, 1999).

### Desenho amostral e procedimentos

Para avaliar a produção de larvas incubadas por *Didemnum perlucidum*, foi estimado o número de larvas incubadas por cm<sup>2</sup> de colônia. Entre junho de 2006 e maio de 2007 foram

coletadas dez colônias desta espécie nas cordas e bombonas do cultivo. Em cada uma das colônias foi seccionada uma área central de 1cm<sup>2</sup> que foi colocada em uma solução de ácido clorídrico 3%. Com este procedimento as espículas se dissolvem e a túnica fica translúcida, possibilitando a contagem de larvas.

Para avaliar o recrutamento e a ocupação do substrato por *D. perlucidum* em áreas desocupadas e pré-colonizadas foi realizado um experimento com placas de polietileno pretas (15x15cm) lixadas. Cada conjunto experimental consistiu em quatro placas fixadas em uma barra de ferro de 60 cm de comprimento. Cada uma destas placas representava um tratamento experimental (placa não-cumulativa; placa cumulativa de controle; placa cumulativa com a retirada de *Didemnum perlucidum*; placa extra) e sua ordem foi aleatorizada ao longo da barra. As placas foram unidas à barra por abraçadeiras plásticas. A barra foi presa por corda de poliéster (10mm) às cordas mestras do cultivo em quatro profundidades (0,5; 1,5; 3; 5 m) (Fig.2). Este conjunto foi suspenso na posição horizontal, com as áreas das placas analisadas voltadas ao fundo. Este conjunto experimental nas quatro profundidades foi replicado quatro vezes. O experimento ficou submerso 14 meses e foi iniciado em março de 2006. Mensalmente cada conjunto experimental foi retirado do mar, fotografado e recebeu o tratamento. Neste capítulo foram avaliados dois tratamentos experimentais. Um deles consistia em substituir uma das placas por placas desocupadas (placas não-cumulativas) e o outro, em retirar todas as colônias de *D. perlucidum* das placas que ficaram submersas ao longo de todo o experimento (placas pré-colonizadas). As placas só foram avaliadas a partir de junho de 2006, já que a retirada de colônias de *D. perlucidum* só foi iniciada no mês de maio, quando a comunidade das placas cumulativas já estava mais desenvolvida.

### **Análise dos dados**

A contagem de larvas incubadas foi realizada sob lupa e foram contabilizadas todas as larvas incubadas, em diferentes estágios de desenvolvimento, em uma área de 1 cm<sup>2</sup> de colônia. Para diferenciar as larvas dos ovócitos, só foram consideradas larvas as esferas que possuíam um início de formação de cauda e a vesícula sensorial.

A análise das placas foi feita pelo método de fotografias digitais. Primeiramente a área de cada foto foi ajustada para 225 cm<sup>2</sup>, mas só foram analisados os 169 cm<sup>2</sup> centrais para evitar o efeito de borda. As variáveis analisadas foram o número de colônias e a área de cobertura de *D. perlucidum* nas duas placas. Para avaliar a área de cobertura da espécie, as colônias presentes nas placas foram contornadas utilizando-se o programa Adobe Photoshop

7.0 e posteriormente foram medidas com o programa ImageJ (<http://rsb.info.nih.gov/ij/>). As placas cumulativas do mês de julho não puderam ser avaliadas devido à baixa qualidade das fotografias digitais.

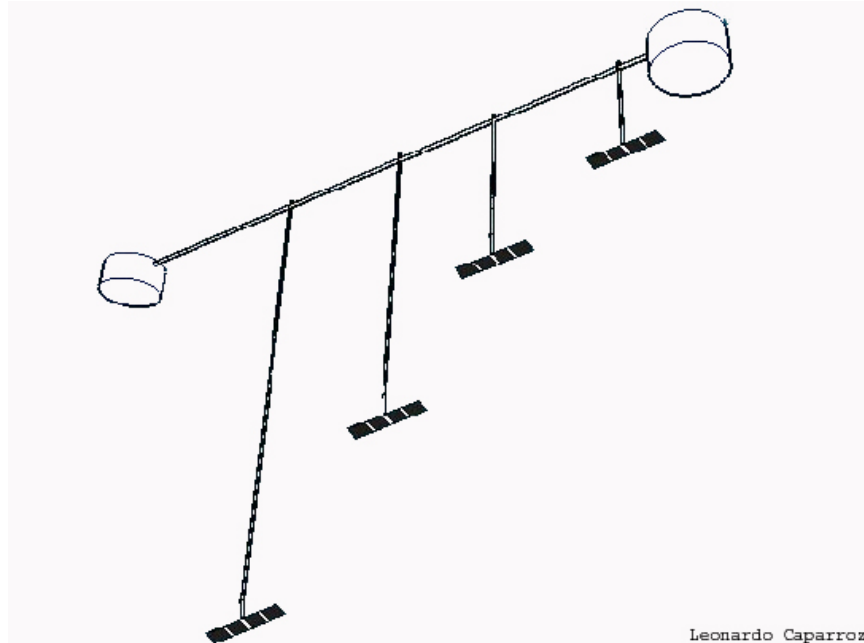


Fig.2 Esquema do experimento realizado em Penha, SC visto do fundo. O conjunto experimental de quatro placas unidas em uma barra de ferro foi amarrado às cordas mestras do cultivo em quatro profundidades (0,5; 1,5; 3 e 5m). Este experimento representado no esquema foi replicado quatro vezes. Mensalmente este conjunto com quatro réplicas foi avaliado e cada uma das quatro placas na barra de ferro recebeu um tratamento distinto.

Para testar se a população local de *Didemnum perlucidum* é auto-suficiente foi correlacionada a produção de larvas e o recrutamento da espécie nas placas desocupadas (não-cumulativas). O efeito da profundidade foi testado por regressão simples em relação ao número de colônias e à área de cobertura de *D. perlucidum* nas placas desocupadas em cada um dos meses amostrados. Como não houve diferença do número de recrutas e da área de cobertura da espécie nas diferentes profundidades na maioria dos meses estudados esta variável foi desconsiderada para os testes subseqüentes. O efeito da presença de comunidade sobre a colonização de *D. perlucidum* foi testado por teste *t* pareado. Duas variáveis foram comparadas, o recrutamento (número de colônias) e o crescimento (área de cobertura da espécie) entre as placas desocupadas e pré-colonizadas. Para que não houvesse a interferência do número de colônias sobre a área de cobertura de *Didemnum perlucidum*, a área de cobertura de *Didemnum perlucidum* por placa foi dividida pelo número de colônias presentes

nestas mesmas placas, o que resultou na variável tamanho médio das colônias. Como o objetivo das análises foi de avaliar o efeito da comunidade sobre a colonização de *D. perlucidum*, não foram analisados os conjuntos nos quais esta espécie não estava presente nas duas placas do par com o fim de não confundir efeitos da ausência de colonização por falta de larvas naquele local e naquele instante com ausência de colonização pela presença da comunidade. O nível de significância utilizado foi  $\alpha=0,05$ .

## RESULTADOS

*Didemnum perlucidum* apresentou-se reprodutivamente ativo durante todo o período amostrado (Fig. 3A) e as larvas estavam presentes em 75% das colônias analisadas. O número médio de larvas incubadas durante o período analisado foi de  $38 \pm 10.7$  ( $X \pm IC\ 95\%$ ) larvas por  $cm^2$  de colônia. A maior produção de larvas foi observada a partir de dezembro de 2006 e os maiores valores foram obtidos em dezembro de 2006 ( $81.2 \pm 84.4$ ) e março de 2007 ( $82.6 \pm 70.4$ ), porém a variabilidade durante este período foi maior.

Acompanhando o período de maior produção de larvas, houve um acréscimo do número de colônias nas placas desocupadas também a partir de dezembro, início do verão, (Tabela 1; Fig. 3B) e o número máximo observado foi no mês de janeiro, no qual o número médio de recrutas por placa foi de  $21.9 \pm 8.1$ . Foi observada uma correlação positiva entre o número de larvas incubadas de um mês com o recrutamento do mês seguinte ( $r=0.62$ ;  $p<0.05$ ) (Fig. 4). O aumento do recrutamento foi acompanhado por uma maior ocupação do substrato e o pico de cobertura foi observado em fevereiro, mês no qual a cobertura média foi de  $19.7 \pm 11.7 cm^2$ .

Quando analisada a influência da profundidade sobre a colonização de *Didemnum perlucidum* em cada um dos meses amostrados foi observado que esta variável só influenciou a colonização de *D. perlucidum* nas placas desocupadas no mês de dezembro. Neste mês o número de colônias diminuiu com o aumento da profundidade ( $r^2=0,39$ ;  $F=8,9$ ;  $p<0,05$ ;  $n=16$ ), bem como a área de cobertura ( $r^2=0,29$ ;  $F=5,6$ ;  $p<0,05$ ;  $n=16$ ).

Com relação à influência da comunidade na colonização desta espécie, foi observada diferença de ocupação das placas desocupadas e pré-colonizadas. Em todos os meses amostrados o número de colônias foi maior nas placas substituídas mensalmente (Tabela 1; Fig. 5A) e essa diferença do número de colônias nas placas foi mais pronunciada a partir do verão. O tamanho das colônias em apenas alguns meses foi maior nas placas desocupadas (Tabela 1; Fig. 5B), porém a amplitude dessa diferença foi menor do que quando considerada

a amplitude de diferença do número de colônias. Apesar de nunca significativo, foi observada uma tendência a uma maior ocupação nas placas pré-colonizadas entre dezembro de 2006 e abril de 2007.

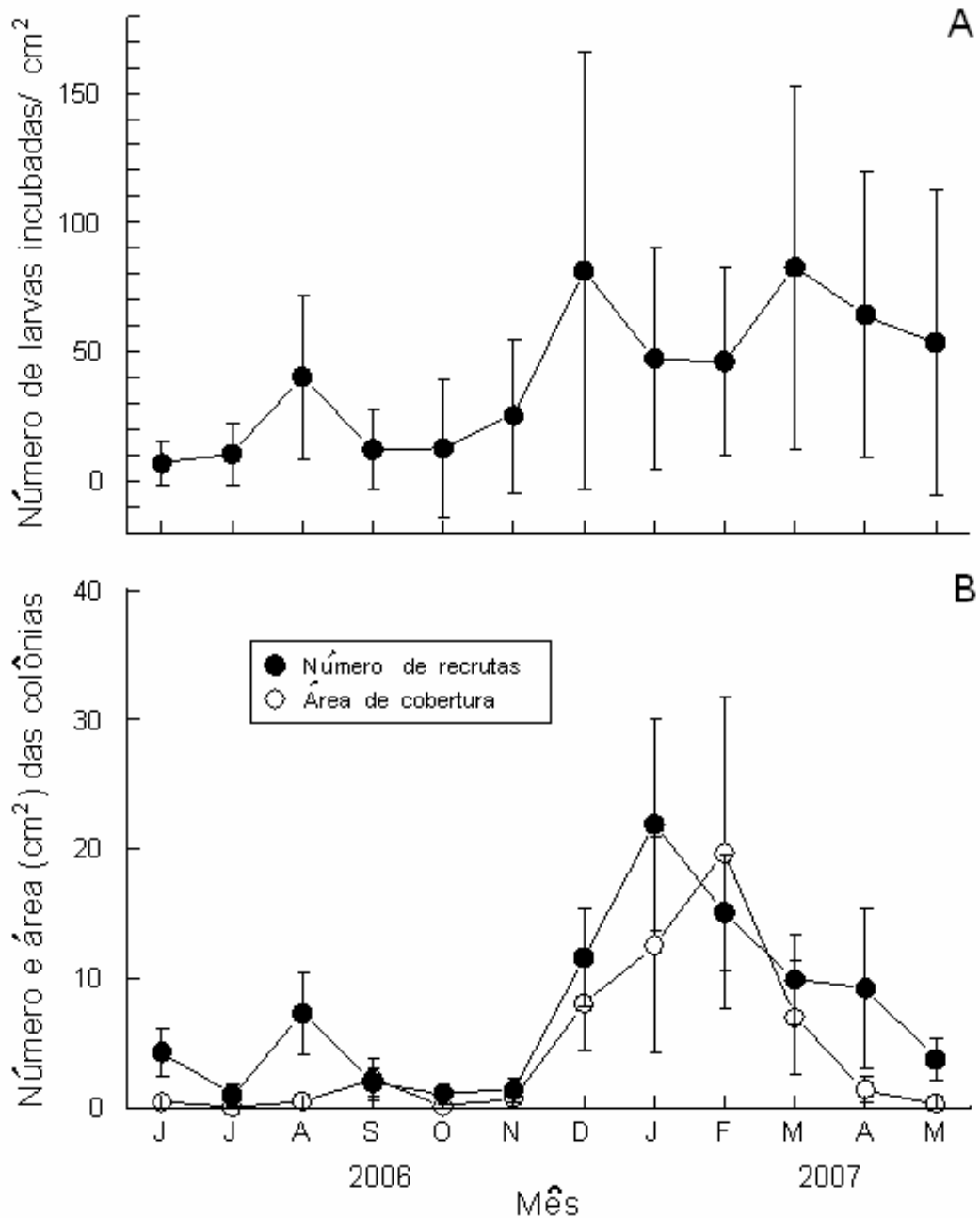


Fig.3 Variação da produção de larvas (A) e da ocupação das placas não-cumulativas por *Didemnum perlucidum* (B) ao longo de um ano. A produção de larvas foi avaliada pela contagem do número de larvas incubadas por cm<sup>2</sup> de colônia (n=10 para todos os meses exceto para dezembro n=8 e fevereiro n=9). O número médio de recrutas foi avaliado pela contagem de colônias de *D. perlucidum* em uma área de 169 cm<sup>2</sup> e a área média de cobertura corresponde à área média total (cm<sup>2</sup>) ocupada pela espécie em 169 cm<sup>2</sup>. Para ambas as variáveis, N=16 em todos os meses, exceto em julho/2006 e de fevereiro a maio de 2007 (N=15).

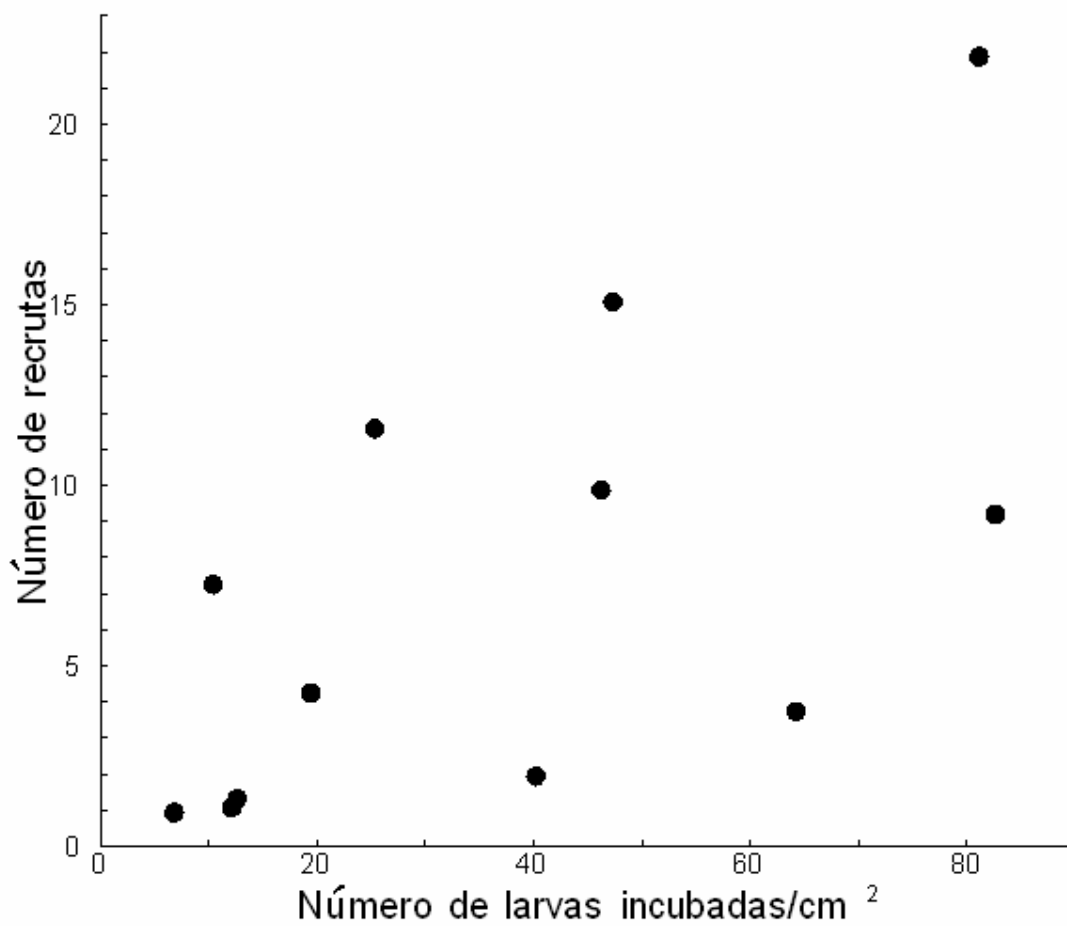


Fig.4 Correlação entre o número médio de larvas incubadas no mês e o número médio de recrutas que colonizaram as placas não-cumulativas no mês seguinte ( $r=0,62$ ;  $p<0,05$ ;  $n=12$ ).

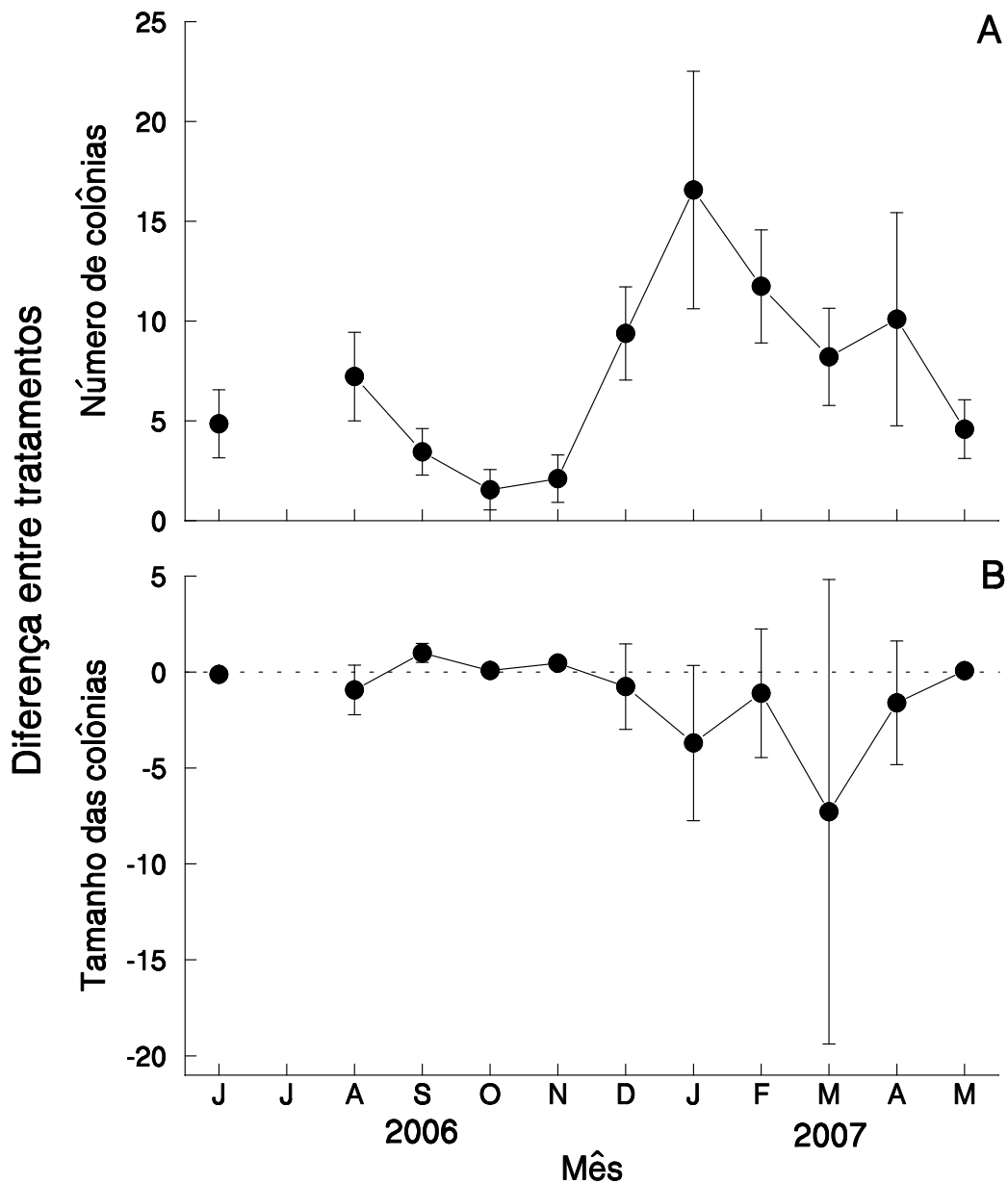


Fig.5 Variação da diferença do número de colônias (A) e do tamanho (cm<sup>2</sup>) das colônias (B) de *Didemnum perlucidum* entre as placas desocupadas e pré-colonizadas ao longo de um ano. Os valores de tamanho de colônia foram obtidos pela divisão da área total ocupada por *D. perlucidum* na placa pelo número de colônias presentes nesta mesma placa. A linha representa a média da diferença entre as duas placas e as barras verticais o intervalo de confiança de 95%. Meses nos quais o intervalo de confiança não inclui a linha de referência 0 no eixo Y apresentaram diferença significativa. Valores acima da linha de referência 0 indicam uma maior porcentagem de cobertura nas placas desocupadas. Para as análises foram retiradas as placas nas quais ambos os pares não foram colonizados por *D. perlucidum*. O mês de julho/2006 não foi avaliado devido a dificuldades logísticas.

Tabela 1: Número médio de colônias e tamanho médio das colônias (cm<sup>2</sup>) por placa  $\pm$  intervalo de confiança 95% de *Didemnum perlucidum* nas placas desocupadas e pré-colonizadas.

	Número de colônias		Tamanho das colônias	
	Placas desocupadas	Placas pré-colonizadas	Placas desocupadas	Placas pré-colonizadas
Jun/06	5,23 $\pm$ 1,96	0,38 $\pm$ 0,31*	0,10 $\pm$ 0,03	0,23 $\pm$ 0,40
Ago/06	8,29 $\pm$ 3,25	1,07 $\pm$ 1,10*	0,06 $\pm$ 0	0,99 $\pm$ 1,29
Set/06	3,44 $\pm$ 1,16	0*	0,99 $\pm$ 0,49	0*
Out/06	1,55 $\pm$ 1,01	0*	0,08 $\pm$ 0,03	0*
Nov/06	2,10 $\pm$ 1,19	0*	0,46 $\pm$ 0,33	0*
Dez/06	11,6 $\pm$ 3,76	2,19 $\pm$ 1,46*	0,70 $\pm$ 0,35	1,47 $\pm$ 2,18
Jan/07	21,9 $\pm$ 8,13	5,31 $\pm$ 2,26*	0,74 $\pm$ 0,47	4,45 $\pm$ 4,14
Fev/07	15,1 $\pm$ 4,51	3,33 $\pm$ 1,71*	2,05 $\pm$ 1,73	3,16 $\pm$ 2,56
Mar/07	9,87 $\pm$ 3,5	1,67 $\pm$ 1,18*	0,67 $\pm$ 0,34	7,96 $\pm$ 12,1
Abr/07	12,5 $\pm$ 7,60	2,45 $\pm$ 2,30*	0,16 $\pm$ 0,07	1,76 $\pm$ 3,22
Mai/07	4,67 $\pm$ 1,54	0,08 $\pm$ 0,18*	0,08 $\pm$ 0,02	0,01 $\pm$ 0,01*

(\*) diferença significativa ( $p < 0,05$ ) entre as placas desocupadas e pré-colonizadas (teste t pareado). Para a análise foram retirados os conjuntos nos quais ambas as placas do par não foram colonizadas por *D. perlucidum*.

## DISCUSSÃO

Com relação à variação temporal da colonização de *Didemnum perlucidum*, observa-se que esta espécie se reproduz continuamente ao longo do ano, como já sugerido por Lambert (2002). Apesar de algumas espécies de ascídias se reproduzirem ao longo de todo o ano sem interrupção (Lambert, 2005), grande parte das espécies cessam sua atividade reprodutiva durante os meses mais frios (Svane e Young, 1989; Blum et al., 2007; Osman e Whitlatch, 2007; Hirose et al., 2007) e algumas espécies do litoral de São Paulo também apresentaram este comportamento (Rocha, 1991). Em Penha, houve apenas redução do investimento reprodutivo durante o inverno e nunca houve períodos em que as larvas da espécie estivessem ausentes, demonstrando que *D. perlucidum* tem capacidade de colonizar ambientes em qualquer época do ano. Esta estratégia reprodutiva é comum para as espécies exóticas de ascídias no sul da Califórnia (Lambert e Lambert, 2003). A produção contínua de propágulos favorece a colonização desta espécie já que a capacidade de uma espécie se estabelecer depende do período em que essa espécie é introduzida (Stachowicz e Byrnes, 2006) e uma vez que *D. perlucidum* tem capacidade de produzir propágulos e destes serem transportados ao longo de todo ano, maior a capacidade das larvas desta espécie encontrarem “brechas” para a colonização na comunidade.

Apesar de se reproduzir durante todo o ano, a espécie apresentou um maior investimento reprodutivo, tanto de produção de larvas quanto de recrutamento e crescimento, durante os meses de maior temperatura (Fig. 6). A relação entre a temperatura e a reprodução já foi reportada para algumas espécies de ascídias (Becerro e Turon, 1992; Lambert, 2005). Stachowicz et al. (2002b) observaram que um aumento da temperatura de inverno causado pelo aquecimento global pode favorecer a grande abundância e dominância de espécies não nativas de ascídias, já que com temperaturas mais amenas de inverno há um adiantamento de recrutamento e um maior crescimento destas em relação às nativas. *D. perlucidum* é uma espécie de distribuição circuntropical (para mapa da distribuição da espécie ver Fig.1 prefácio). Assim, um inverno mais ameno em regiões temperadas pode permitir a sobrevivência dos propágulos que não seriam capazes de sobreviver na localidade devido à baixa temperatura. Além disso, em regiões tropicais, invernos mais amenos poderiam estender o período de grande investimento reprodutivo da espécie e conseqüentemente aumentar os danos causados por esta espécie no novo ambiente. Thielges et al. (2004) demonstraram que o principal fator controlador das populações do gastrópode invasor *Crepidula fornicata* na Europa são as baixas temperaturas de inverno. Apesar dos dados indicarem uma relação clara

entre o investimento reprodutivo de *D. perlucidum* e a temperatura, mais estudos são necessários para entender se a temperatura efetivamente ou um outro fator associado a esta variável, como por exemplo a disponibilidade de alimento, é responsável pelo aumento da reprodução.

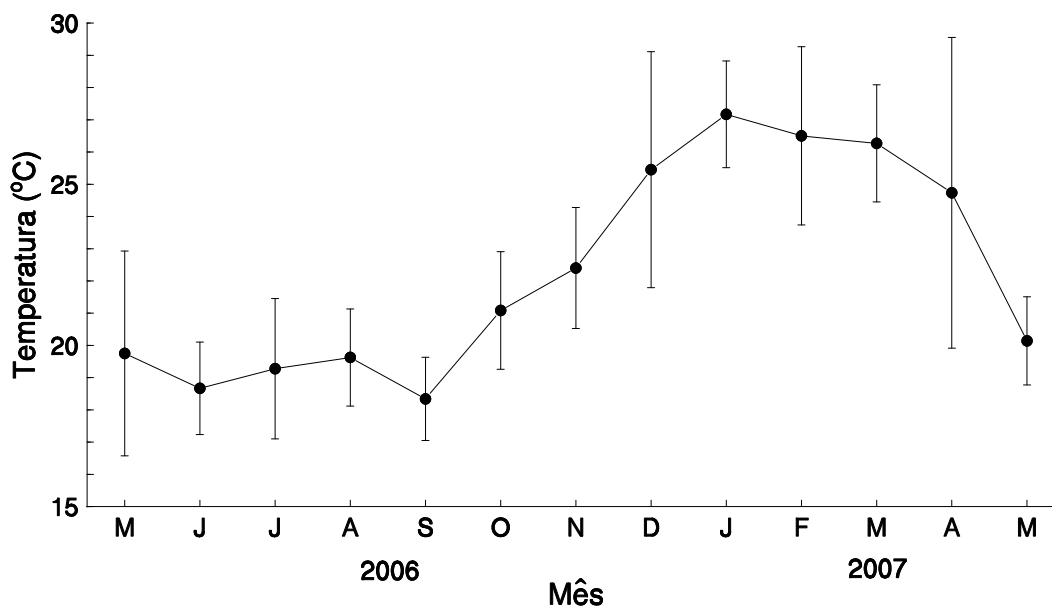


Fig.6 Variação da temperatura de superfície na área estudada ao longo do ano amostrado. A linha representa a variação da média de temperatura e as barras verticais indicam o intervalo de confiança (95%). Dados cedidos pelo Laboratório de Estudos sobre Algas Nocivas e Laboratório de Tecnologia em Maricultura, CTTMAR-UNIVALI.

Além de se reproduzir ao longo de todo o ano, *D. perlucidum* produziu números expressivos de larvas. Nos meses de maior produção, dezembro e março, o número máximo de larvas observadas aproximou-se de 300 larvas incubadas em 1 cm<sup>2</sup> de colônia. Quando o número de larvas incubadas era alto, as larvas ficavam incubadas em camadas na túnica, o que aumenta a disponibilidade de espaço para a incubação. Mesmo no período de menor recrutamento, o número médio foi de aproximadamente oito larvas por cm<sup>2</sup>, valor alto considerando o grande tamanho das colônias de *D. perlucidum* que ocupam toda a região inferior das bombonas, situação muitas vezes observada em regiões de cultivo. *Didemnum rodriguesi*, em um estudo realizado na região de Santa Catarina (para onde a espécie é nativa), não produziu larvas nos meses mais frios (julho-outubro) e quando houve o investimento reprodutivo a produção não ultrapassou em média seis larvas/cm<sup>2</sup> de colônia no mês de maior investimento (Ritzman, 2005). A colonização de larvas influencia diretamente o

desenvolvimento da comunidade e esta variável foi por muito tempo negligenciada nos estudos ecológicos (Lewin, 1986; Underwood e Fairweather, 1989; Grosberg e Levintan, 1992). A alta produção de larvas observada para *Didemnum perlucidum* mais uma vez acentua o grande potencial de invasão da espécie, já que a probabilidade de uma espécie invadir um ambiente aumenta com a maior frequência de inoculação de propágulos, bem como com o número de propágulos inoculados (Ruiz et al., 2000; Lockwood et al., 2005).

Foi observada uma correlação positiva entre o número de larvas incubadas de um mês com o recrutamento do mês seguinte ( $r=0,62$ ;  $p<0,05$ ; Fig.4). A maior correlação do número de larvas com o recrutamento do mês seguinte reflete o período de incubação das larvas de aproximadamente um mês (Lambert, com. pessoal). A correlação positiva entre estas duas variáveis indica que a população local é auto-suficiente e parece não haver contribuição de larvas de outros locais. A capacidade de auto-sustentação das populações locais de ascídias é comum e permite a manutenção de grandes populações em regiões de portos e cultivos (Osman e Whitlatch, 1998). Gottelli (1987) demonstrou que o principal fator que afetou o recrutamento de *Aplidium stellatum* foi o número de larvas incubadas, o que indica que a maioria do assentamento é provavelmente originada de colônias locais. Porém, experimentos de dispersão demonstraram que o recrutamento local de *Botrylloides diegensis* em Pine Island (EUA), apesar de suficiente para manter as populações locais desta espécie, foi independente da produção de larvas, já que houve uma grande mortalidade pós-assentamento (Osman e Whitlatch, 1998). Apesar de uma alta correlação encontrada no presente trabalho, houve uma variação de 38% que não foi explicada pelo modelo, ou seja, pela produção de larvas. Além disso, observa-se que os valores de produção de larvas foram muito superiores aos valores de recrutamento indicando que em algum momento está havendo a perda de larvas no local. Assim, apesar da produção de larvas local ser suficiente para manter a população de *Didemnum perlucidum* em Penha, observa-se que a população está controlada na região.

A profundidade não afetou a colonização de *D. perlucidum* na maioria dos meses amostrados. Um estudo com outras espécies do gênero *Didemnum* demonstrou que havia uma diferença de ocupação nas diferentes profundidades, sendo que a colonização começava pelas regiões mais profundas e depois havia a colonização de áreas mais rasas. Os autores deste trabalho sugeriram que este comportamento foi resultante da preferência das larvas por locais com menor intensidade de luz (Oren e Benayahu, 1998). Sabe-se que a intensidade de luz modifica o assentamento das larvas de ascídias e que de um modo geral as ascídias têm preferência a locais sombreados, porém existe uma grande variação deste padrão (Svane e

Young, 1989). Um estudo realizado com *Ciona intestinalis* demonstrou uma preferência de larvas por profundidades intermediárias, porém esta variação foi independente do sombreamento do substrato (Howes et al., 2007). Em Penha, a média de transparência de água durante o período amostrado foi de  $1,81 \pm 0,07$  metros, porém foram realizadas no máximo quatro medições mensais da transparência de água e não existem dados para o mês de janeiro (dados cedidos pelo Laboratório de Tecnologia em Maricultura, CTTMAR-UNIVALI). Apesar das limitações dos dados, estes indicam que não houve uma grande variação da transparência durante o período e que as profundidades escolhidas apresentam diferentes disponibilidades de luz para o assentamento de *D. perlucidum*. Assim esta variável parece não afetar a colonização da espécie, pelo menos em pequena escala. Este resultado é contrário ao encontrado para *Didemnum candidum* que demonstrou uma clara resposta em relação à luz em estudos de laboratório e em campo apresentou uma maior abundância no primeiro metro da coluna de água (Hurlburt, 1993).

A comunidade afetou o recrutamento de *Didemnum perlucidum*, pois as placas desocupadas (não-cumulativas) sempre apresentaram um maior número de colônias do que as placas pré-colonizadas (cumulativas). O recrutamento é resultado da produção de larvas, da quantidade de larvas que conseguem encontrar um substrato propício, assentar e sobreviver aos eventos pós-assentamento. Apesar de alguns trabalhos não observarem diferenças significativas entre as taxas de recrutamento e assentamento (Osman e Whitlatch, 1995b), outros reportam grandes mortalidades pós assentamento (Hurlbut, 1991) e cabe ressaltar que o assentamento não foi avaliado no presente trabalho. Com relação ao efeito da comunidade na capacidade de ocupação de substrato por *D. perlucidum*, foi observado que a espécie consegue crescer bem em áreas com uma comunidade desenvolvida e em apenas alguns meses *D. perlucidum* apresentou colônias maiores nas placas desocupadas do que nas placas pré-colonizadas e mesmo assim a amplitude desta diferença foi bem menor quando comparada à amplitude da diferença no número de colônias. Assim a comunidade afeta principalmente a entrada de larvas, mas uma vez colonizada a barreira não é tão efetiva.

A dinâmica de recrutamento nas placas desocupadas e pré-colonizadas foi semelhante ao longo do ano, com um baixo recrutamento nos meses de inverno e um aumento de recrutas a partir de novembro. Assim, as variações sazonais no número de recrutas nas placas pré-colonizadas (Tabela 1) refletem o investimento reprodutivo da espécie e não um menor espaço para o recrutamento na comunidade ou ainda a presença de espécies que possam estar inibindo ou facilitando o recrutamento. Este resultado corrobora a afirmação de que, quanto maior a

pressão de propágulos no ambiente, maior será o potencial de invasão da espécie, já que os picos de produção de larvas foram acompanhados por picos de colonização em ambas as placas. Uma das grandes barreiras para a formulação de modelos preditivos é a idiosincrasia do processo de invasão, porém alguns autores argumentam que muitas vezes a falta de padrão encontrada é resultante da desconsideração da pressão de propágulos do ambiente ou pela consideração de características que estão intimamente relacionadas à pressão de propágulos (Lockwood et al., 2005; Colautti et al., 2006). Como as placas analisadas estavam próximas, é provável que ambas receberam a mesma quantidade de propágulos. Assim, foi observado que quanto maior o número de propágulos produzidos, maior a colonização de ambas as placas e que as placas desocupadas sempre apresentaram uma maior colonização independente da pressão de propágulos. Porém um fator observado é que a diferença de colonização das placas foi mais acentuada nos meses finais do experimento (Fig. 5A). Uma das explicações que poderia ser dada para este padrão, sem considerar a produção de larvas é que as comunidades mais desenvolvidas são mais resistentes à invasão. Porém quando este padrão é avaliado juntamente com a produção de larvas observa-se uma grande congruência entre o aumento de propágulos produzidos e a diferença entre as placas e quando esta relação é testada observa-se uma relação direta entre a produção de larvas de um mês com a diferença do número de colônias entre as placas do mês seguinte ( $r=0.70$ ,  $p<0.05$ ). Esta relação entre a produção de larvas e a diferença entre as placas aliada à observação de um aumento de recrutas apenas nas placas desocupadas e a pequena área livre disponível observada nas placas pré-colonizadas indicam que *D. perlucidum* está recrutando em pequenos espaços vazios na comunidade e que uma vez colonizados a espécie não é mais capaz de colonizar, isto é, não está reconhecendo a comunidade presente como substrato para o recrutamento. Este resultado é concordante com a idéia de que a disponibilidade de espaço livre é o principal fator determinante para o recrutamento e assentamento de espécies exóticas marinhas incrustantes, sendo que outras características da comunidade como a riqueza de espécies, parecem afetar apenas indiretamente pela modificação do espaço livre disponível (Stachowicz et al., 2002a). Em estudos futuros seria interessante relacionar a quantidade de espaço livre e o recrutamento desta espécie por meio de experimentos de manipulação do espaço livre.

Porém, apesar do recrutamento não ser tão efetivo nas placas pré-colonizadas, quando a espécie consegue colonizar a comunidade é capaz de crescer epizoicamente, e nenhuma relação clara foi observada nem com relação ao desenvolvimento da comunidade, nem com a presença de alguma espécie em particular. Nos meses de maior capacidade reprodutiva foi

observada uma tendência a uma maior área nas placas pré-colonizadas, e em várias situações foram observados recobrimentos de ascídias e cracas na comunidade. Estas duas observações indicam que as espécies da comunidade estão adicionando substrato para o crescimento de *D. perlucidum*. Estes resultados são semelhantes aos encontrados para *Didemnum sp.* que demonstraram que o invasor é capaz de se desenvolver independentemente do desenvolvimento da comunidade (Osman e Whitlatch, 2007), porém cabe ressaltar que a comunidade avaliada pelos autores foi de no máximo um mês e que a comunidade limitou o crescimento da espécie, já que as placas desocupadas apresentaram um maior tamanho da colônia do que as placas com comunidade, ao contrário do observado no presente estudo.

A retirada das colônias nas placas cumulativas foi feita cuidadosamente e a presença de colônias de *D. perlucidum* nos mesmos locais reflete a colonização desta espécie nas áreas desnudas criadas pela retirada das colônias. Esta observação aliada à produção de larvas e recrutamento contínuos ao longo do ano demonstram que *D. perlucidum* é uma espécie oportunista, já que tem capacidade de ocupar rapidamente substratos disponíveis. Porém, foram observados também recrutas em áreas onde as colônias não estavam presentes, indicando que apesar de *D. perlucidum* ter características de espécies pioneiras neste e em outros trabalhos (Lotufo, 1997), a mesma tem capacidade de colonizar também áreas com uma comunidade desenvolvida, mais uma vez reforçando a idéia de que não necessita de grandes espaços abertos para sua colonização, já que o espaço livre disponível na placa foi mínimo durante o experimento.

Existem indícios de que a população de *D. perlucidum* em Penha está sob controle de predadores. Algumas vezes nas placas do experimento foram observadas colônias de *D. perlucidum* predadas (Fig. 7A). Um outro experimento realizado na região no qual duas placas do mesmo material do que as utilizadas no presente trabalho foram colocadas em posição vertical, duas à duas ao redor da corda apresentaram uma grande ocupação de *D. perlucidum* (Fig. 7B). Esta ocupação, mais uma vez demonstra a plasticidade de colonização de esta espécie, já que foi capaz de ocupar tão bem substratos verticais e horizontais, ao contrário de *Didemnum candidum* (Hurlburt, 1993). Porém um fator que chamou a atenção no decorrer deste experimento foi a dominância de *D. perlucidum* nas superfícies voltadas à corda (entre as duas placas), área de difícil acesso a predadores, quando comparada às áreas opostas à corda (observação pessoal). Além disso, outro experimento realizado em Santa Catarina (Baptista, 2007) destacou a grande pressão de predação sobre *D. perlucidum*, já que placas colocadas dentro de uma lanterna de ostra apresentaram uma grande cobertura de *D.*

*perlucidum* e não foram observadas colônias desta espécie nas placas colocadas fora da lanterna, sujeitas à predação (Fig. 7C). Outra evidência de predação sobre *D. perlucidum* em Penha é que, apesar da alta produção de larvas, foi observado um baixo recrutamento da espécie nas placas desocupadas, que não ultrapassou uma média de 25 recrutas  $169 \text{ cm}^{-2} \text{ mês}^{-1}$  (aproximadamente 15 recrutas  $100 \text{ cm}^{-2} \text{ mês}^{-1}$ ). Estudos com outras espécies de Didemnídeos apresentam um recrutamento muito maior. *Diplosoma listerianum* no pico de recrutamento em 2001 apresentou um recrutamento semanal de 500 recrutas  $100 \text{ cm}^{-2} \text{ semana}^{-1}$  e apesar de no ano de 2002 este número ter sido bem menor ainda foi observado um número expressivo de aproximadamente 300 recrutas  $100 \text{ cm}^{-2} \text{ semana}^{-1}$  (Altman e Whitlatch, 2007). A espécie invasora *Didemnum sp.* apresentou nos picos reprodutivos em 2001, 2002 e 2003 um recrutamento de aproximadamente 10, 15 e 200 indivíduos  $100 \text{ cm}^{-2} \text{ semana}^{-1}$  (Osman e Whitlatch, 2007). Cabe ressaltar que todos os trabalhos foram feitos semanalmente e o presente trabalho mensalmente e apesar da espécie ter um maior tempo para recrutar, mais tempo as colônias ficam expostas a agentes externos que causam a mortalidade.

Embora as evidências apresentadas acima sugiram que as populações locais estão sendo controladas por predadores, pouco pode ser afirmado sobre qual a capacidade de colonização do ambiente sem influência de predadores. A predação é capaz de diminuir a dominância de espécies em uma região e evitar o monopólio de espécies competitivamente superiores (Connell, 1978). Um experimento de exclusão realizado demonstrou que quando todos os predadores foram excluídos uma espécie de ascídia vulnerável se tornava comum e até mesmo o membro dominante da comunidade (Osman e Whitlatch, 2004). Sabe-se também que a predação é capaz de impedir a ocupação de comunidades estáveis por espécies com uma grande capacidade de assentamento larval, como é o caso de *D. perlucidum* (Osman e Whitlatch, 1998). Mais recentemente vem sendo considerada como um importante fator na invasibilidade do ambiente (Sax et al., 2007) e no controle de espécies exóticas uma vez estabelecidas, já que algumas espécies que não apresentam predadores na região introduzida apresentam capacidade de exclusão de espécies e dominância local. Além disso, em alguns casos, a predação dos recrutas é o principal fator controlador do recrutamento e do conseqüente desenvolvimento da comunidade, independentemente da produção de larvas (Osman e Whitlatch, 2004), fato não observado para *D. perlucidum* em Penha, já que foi observada uma correlação positiva entre a produção de larvas e recrutamento de *D. perlucidum*. Assim, mais estudos são necessários para melhor compreender qual seria a capacidade de colonização desta espécie sem a influência de predadores.

Além disso, mais estudos são necessários para compreender quem são os predadores de *Didemnum perlucidum*. Várias espécies podem preda ascídias (Lambert, 2005). Como uma lista preliminar de possíveis predadores, que algumas vezes foram observados nas placas, podemos citar caranguejos braquiúros, moluscos gastrópodos, nudibrânquios e peixes.

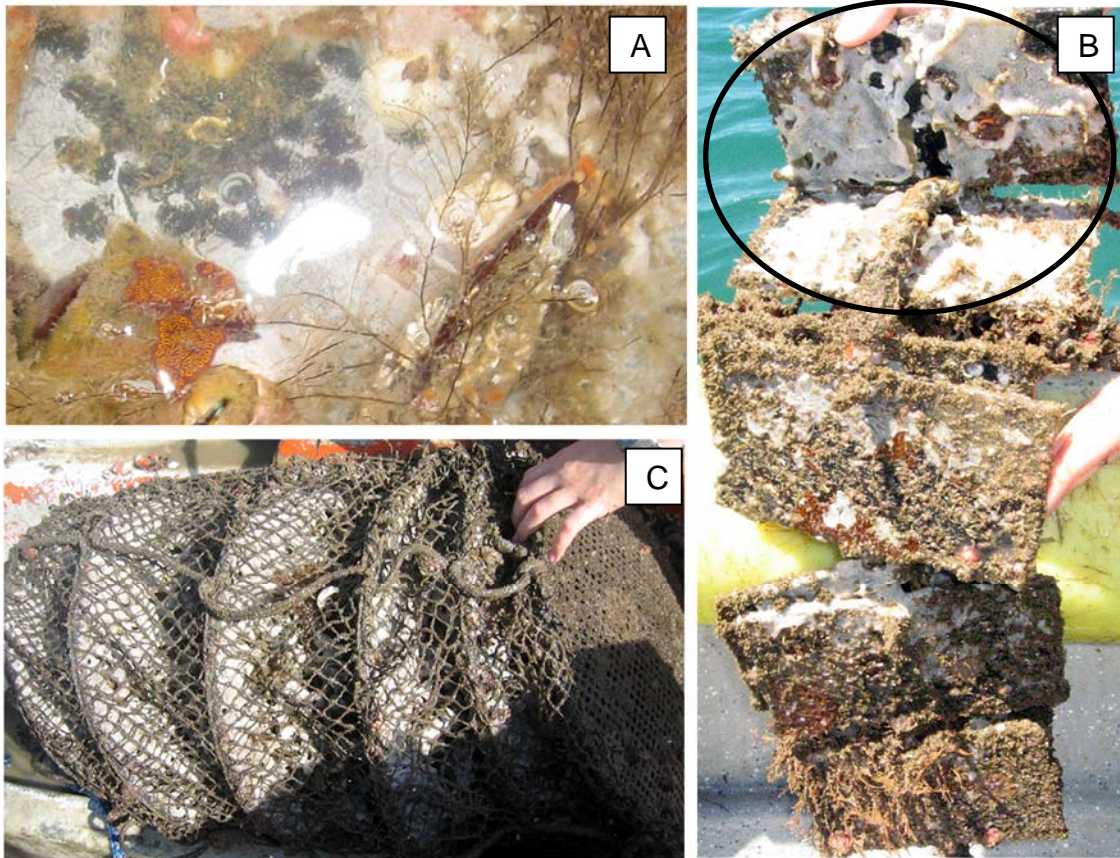


Fig. 7: Evidências de predação sobre *Didemnum perlucidum*. A. Colônia de *D. perlucidum* na placa predada. A área branca corresponde à colônia e a área preta à placa exposta após a predação. B. Outro experimento realizado em Penha no mesmo local e com placas do mesmo material. Neste experimento as placas foram colocadas duas a duas ao redor da corda e foi observado um grande recrutamento de *Didemnum perlucidum* no espaço entre as duas placas, região inacessível a predadores (área circundada) quando comparado à área exposta a predadores. C. Lanterna de ostra em Ribeirão da Ilha (Santa Catarina) com grande ocupação de *Didemnum perlucidum* (área branca) na superfície inferior das bandejas. Notar a ausência de colônias na última bandeja, exposta aos predadores.

Assim, apesar de um recrutamento e cobertura não muito altos nas placas estudadas, *D. perlucidum* possui um grande potencial de colonização de novos ambientes. *D. perlucidum* produz um expressivo número de larvas, se reproduz continuamente ao longo do ano, sua população é auto-suficiente e apresenta grande plasticidade de colonização, pois colonizou igualmente as diferentes profundidades e conseguiu colonizar áreas com uma comunidade

desenvolvida. Visto a capacidade de colonização da espécie, a ampla distribuição ao redor do globo e os registros de ocupação de grandes áreas (Lambert, 2002; Baptista, 2007; Lotufo, 1997), mais esforços são necessários para melhor compreender aspectos da biologia básica deste organismo e evitar possíveis danos ambientais e econômicos que possam ser causados por essa espécie caso suas populações não sejam controladas naturalmente por predadores.

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS:

- Altman, S., Whitlatch, R.B., 2007. Effects of small-scale disturbance on invasion success in marine communities. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 342, 15-29.
- Baptista, M.S., 2007. Ascídias associadas ao cultivo de ostras: capacidade de colonização de substratos naturais. Monografia, Universidade Federal do Paraná.
- Becerro, M.A., Turon, X. 1992. Reproductive cycles of the ascidians *Microcosmus sabatieri* and *Halocynthia papillosa* in the northwestern Mediterranean. *Mar. Ecol.* 13, 363–373.
- Blum, J.C., Chang, A.L., Liljeström, M., Schenk, M.E., Steinberg, M.K., Ruiz, G.M., 2007. The non-native solitary ascidian *Ciona intestinalis* (L.) depresses species richness. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 342, 5-14.
- Britton-Simmons, K.H., 2006. Functional group diversity, resource preemption and the genesis of invasion resistance in a community of marine algae. *Oikos* 113, 395-401.
- Bulleri, F., Airoidi, L., Branca, G.M., Abbiati, M., 2006. Positive effects of the introduced green alga, *Codium fragile* ssp. *tomentosoides*, on recruitment and survival of mussels. *Mar. Biol.* 148, 1213–1220.
- Castilla, J.C., Lagos, N.A., Cerda, M., 2004. Marine ecosystem engineering by the alien ascidian *Pyura praeputialis* on a mid-intertidal rocky shore. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 268, 119-130.
- Chevarria, G.G., 1999. Caracterização biogeoquímica de uma área de cultivo de moluscos – Enseada de Armação do Itapocoroy – Penha, SC. Monografia, Universidade Vale do Itajaí. 60p.
- Colautti, R.I., Grigorovich, I.A., MacIsaac H. J., 2006. Propagule pressure: a null model for biological invasions. *Biol. Invasions* 8(5), 1387-3547.
- Connell, J.H., 1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science* 199, 1302 – 1310.
- Davis, A.R., 1991. Alkaloids and ascidian chemical defense: evidence for the ecological role of natural products from *Eudistoma olivaceum*. *Mar. Biol.* 111, 375-379.
- Davis, A.R., 1996. Association among ascidians: facilitation of recruitment in *Pyura spinifera*. *Mar. Biol.* 126, 35-41.
- Dustan, P.K., Johnson, C.R., 2002. Invasion rates increase with species richness in a marine epibenthic community by two mechanisms. *Oecologia* 138, 285-292.

- Elkin, C., Marshall, D.J., 2007. Desperate larvae: influence of deferred costs and habitat requirements on habitat selection. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 335, 143-153.
- Gottelli, N.J., 1987. Spatial and temporal patterns of reproduction, larval settlement, and recruitment of the compound ascidian *Aplidium stellatum*. *Mar. Biol.* 94(1), 45-51.
- Green, K.M., Russell, B.D., Clark, R.J., Jones, M.K., Garson, M.J., Skilleter, G.A., Degnan, B.M., 2002. A sponge allelochemical induces ascidian settlement but inhibits metamorphosis. *Mar. Biol.* 140, 355–363.
- Grosberg, R.K., 1981. Competitive ability influences habitat choice in marine invertebrates. *Nature* 290, 700 – 702.
- Grosberg, R.K., Levintan, D.R., 1992. For adults only? Supply-side ecology and the history of larval biology. *Trends Ecol. Evol.* 7(4), 130-133.
- Hirose, E., Kojima, A., Nogami, J., Teruya, K., 2007. Seasonality of sexual reproduction in three photosymbiotic *Trididemnum* species (Didemnidae: Ascidiacea: Tunicata) in a subtropical sea grass bed. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* 87, 979-982.
- Howes, S., Herbinger, C.M., Darnell, P., Vercaemer, B., 2007. Spatial and temporal patterns of recruitment of the tunicate *Ciona intestinalis* on a mussel farm in Nova Scotia, Canada. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 342, 85-92.
- Hurlbut, C.J., 1991. Community recruitment: Settlement and juvenile survival of seven co-occurring species of sessile marine invertebrates. *Mar. Biol.* 109(3), 507-515.
- Hurlbut, C.J., 1993. The adaptive value of larval behavior of a colonial ascidian. *Mar. Biol.* 115 (2), 253-262
- Krug, P.J., 2006. Defense of benthic invertebrates against surface colonization by larvae: a chemical arms race. *Progress in Molecular and Subcellular Biology Subseries Marine Molecular Biotechnology* N. Fusetani, A.S. Clare (Eds.): *Antifouling Compounds* Springer-Verlag Berlin Heidelberg.
- Lambert, C., Lambert, G., 2003. Persistence and differential distribution of nonindigenous ascidians in harbours of the Southern California Bight. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 259, 145-161.
- Lambert, G., 2002. Nonindigenous ascidians in tropical waters. *Pac. Sci.* 56(3), 291-298.
- Lambert, G., 2005. Ecology and natural history of the protochordates. *Can. J. Zool.* 83, 34-50.
- Lewin, R., 1986. Supply-side ecology. *Science* 234, 25-27.
- Lockwood, J.L., Cassey, P., Blackburn, T., 2005. The role of propagule pressure in explaining species invasions. *Trends Ecol. Evol.* 20(5), 223-228.

- Lotufo, T.M.C., 1997. Ecologia das ascídias da Baía de Santos (SP): período reprodutivo, crescimento e aspectos sucessionais. Dissertação, Universidade de São Paulo.
- Marenzi, A.W.C., 2002. Influência do Cultivo de Mexilhões sobre o Habitat Bentônico na Enseada da Armação do Itapocoroy, Penha, SC. Tese, Universidade Federal de São Carlos.
- Marenzi, A.W.C., Gesner, A.F., Almeida, T.C.M., Corbeta, R., 2006. Comunidade macrobentônica da Armação do Itapocoroy, Penha, SC. In: Branco, J.O., Marenzi, A.W.C. (Ed.), Bases ecológicas para um desenvolvimento sustentável: estudos de caso em Penha, SC. Editora Univali, Itajaí, pp. 133-152.
- Marshall, D.J., Pechenik, J.A., Keough M.J., 2003. Larval activity levels and delayed metamorphosis affect post-larval performance in the colonial ascidian *Diplosoma listerianum*. Mar. Ecol. Prog. Ser. 246, 153-162.
- McHenry, M.J., 2005. The morphology, behavior, and biomechanics of swimming in ascidian larvae. Can. J. Zool. 83, 62-74
- Nandakumar, K., 1996. Importance of timing of panel exposure on the competitive outcome and succession of sessile organisms. Mar. Ecol. Prog. Ser. 131 (1-3), 191-203.
- Oren, U., Benayahu, Y., 1998. Didemnid ascidians: rapid colonizers of artificial reefs in Eilat (Red Sea). Bull. Mar. Sci. 63(1), 199-206.
- Osman, R.W., Whitlatch, R.B., 1995a. The influence of resident adults on larval settlement: experiments with four species of ascidians. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 190, 199-220.
- Osman, R.W., Whitlatch, R.B., 1995b. The influence of resident adults on recruitment: a comparison to settlement. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 190, 169-198.
- Osman, R.W., Whitlatch, R.B., 1998. Local control of recruitment in an epifaunal community and the consequences to colonization processes. Hydrobiol. 375-376, 113-123.
- Osman, R.W., Whitlatch, R.B., 2004. The control of the development of a marine benthic community by predation on recruits. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 311, 117-145.
- Osman, R.W., Whitlatch, R.B., 2007. Variation in the ability of *Didemnum* sp. to invade established communities. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 342, 40-53
- Ritzman NF (2005) Estratégias reprodutivas de *Didemnum rodriguesi* (Aplousobranchia, Didemnidae). Dissertação, Universidade Federal do Paraná.
- Rocha, R.M., 1991. Replacement of the compound ascidian species in a southeastern Brazilian fouling community. Bolm Inst. Oceanogr. 39(2), 141-153.
- Rodriguez, L.F., 2006. Can invasive species facilitate native species? Evidence of how, when, and why these impacts occur. Biol. Invasions 8(4), 927-939.

- Ruiz, G.M., Fofonoff, P., Carlton, J.T., Wonham, M.J., Hines, A.H., 2000. Invasion of coastal marine communities in North America: apparent patterns, processes and biases. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 31, 481-531.
- Sax, D.F., Stachowicz, J.J., Brown, J.H., Bruno, J.F., Dawson, M.N., Gaines, S.D., Grosberg, R.K., Hastings, A., Holt, R.D., Mayfield, M.M., O'Connor, M.I., Rice, W.R., 2007. Ecological and evolutionary insights from species invasions. *Trends Ecol. Evol.* 22(9), 465-471.
- Schettini, C.A.F., Carvalho, J.L.B., Truccolo, E.C., 1999. Aspectos hidrodinâmicos da Enseada da Armação de Itapocoroy, SC. *Notas Tec. Facimar* 3, 99-109.
- Stachowicz, J.J., 2001. Mutualism, facilitation, and the structure of ecological communities. *Bioscience* 51(3), 235-246.
- Stachowicz, J.J., Byrnes, J.E., 2006. Species diversity, invasion success, and ecosystem functioning: disentangling the influence of resource competition, facilitation, and extrinsic factors. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 311, 251–262.
- Stachowicz, J.J., Whitlatch, R.B., Osman R.W., 1999. Species diversity and invasion resistance in a marine ecosystem. *Science* 286, 1577-1579.
- Stachowicz, J.J., Fried, H., Osman, R.W., Whitlatch, R.B., 2002a. Biodiversity, invasion resistance and marine ecosystem function: reconciling patterns and process. *Ecology* 83(9), 2575-2590.
- Stachowicz, J.J., Terwin, J.R., Whitlatch, R.B., Osman, R.W., 2002b. Linking climate change and biological invasions: ocean warming facilitates nonindigenous species invasions. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 6, 15497–15500.
- Stachowicz, J.J., Byrnes, J.E., 2006. Species diversity, invasion success, and ecosystem functioning: disentangling the influence of resource competition, facilitation, and extrinsic factors. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 311, 251–262.
- Sutherland, J.P., 1974. Multiple stable points in natural communities. *Am. Nat.* 108 (964), 859-873.
- Svane, I.B., Young, C.M., 1989. The ecology and behaviour of ascidian larvae. *Oceanogr. Mar. Biol. Annu. Rev.* 27, 45-90.
- Thieltges, D.W., Strasser, M., Van Beusekom, J.E.E., Reise, K., 2004. Too cold to prosper—winter mortality prevents population increase of the introduced American slipper limpet *Crepidula fornicata* in northern Europe. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 311, 375-391.

Underwood, A.J., Fairweather, P.G., 1989. Supply-side ecology and benthic marine assemblages. *Trends Ecol. Evol.* 4(1), 16-20.

Young, C.M., Chia, F., 1981. Laboratory evidence for delay of larval settlement in response to a dominant competitor. *Int. J. Inv. Rep.* 3, 221-226.

## CAPITULO II: POTENCIAL INVASOR DE *Didemnum perlucidum*: CAPACIDADE COMPETITIVA E INFLUÊNCIA NA COMUNIDADE. <sup>2</sup>

### INTRODUÇÃO

O registro de novas espécies no ecossistema marinho é crescente e apesar de apenas 10% dos propágulos inoculados efetivamente se estabelecerem (Kolar e Lodge 2001) a bioinvasão (ao lado da poluição, exploração de recursos e destruição de habitats) é considerada uma das quatro maiores ameaças ao ambiente marinho (Global Ballast Water Program, 2008). Após a sobrevivência durante o transporte e a introdução em um novo ambiente, vários caminhos podem ser seguidos pelos organismos até que sejam considerados invasores.

Depois de uma espécie ser introduzida, conseguir sobreviver às condições físicas do novo ambiente e colonizá-lo, é necessário o estabelecimento na comunidade, ou seja, a geração de populações viáveis. Várias espécies não conseguem se reproduzir no ambiente ou se estabelecem por algumas gerações e após um período, por motivos diversos, se extinguem. Vários indivíduos de *Bostricobranthus digonas* Abbott, 1951 foram registrados em uma localidade na Baía de Paranaguá, porém esta espécie não foi mais vista nessa região (Rocha 2002). *Bostricobranthus pilularis* foi encontrada em San Dieguito Lagoon, sul da Califórnia, em 1992 e não foi mais encontrada em levantamentos posteriores (Lambert e Lambert 1998; Lambert e Lambert 2003). *Ciona intestinalis*, espécie nativa do norte da Europa foi registrada em vários locais da costa sul e sudeste do Brasil, particularmente em grande abundância no Rio de Janeiro (Costa 1969) e não foi mais encontrada nestas regiões. *Polycarpa spongiabilis* foi registrada no litoral de São Paulo (Rodrigues et al. 1998) e não está sendo encontrada em coletas recentes. Porém, grande parte das ascídias introduzidas tem sucesso no ambiente e podem persistir por várias décadas (Lambert e Lambert 2003).

Uma vez estabelecida, a espécie exótica vai interagir de diversas formas com as outras espécies presentes na comunidade. Grande parte da literatura de bioinvasão reporta a perda da diversidade local, ou seja, a exclusão de espécies nativas após a introdução (Geller 1999; Blum et al. 2007; Castilla et al. 2004a), já que a espécie no novo ambiente não está sujeita a controladores populacionais como patógenos, predadores e competidores. Além disso, as espécies exóticas normalmente apresentam características de espécies oportunistas, como uma

---

<sup>2</sup> Capítulo formatado para a revista Biological Invasions

ocupação pioneira do substrato, crescimento rápido e alta fecundidade (Sakai et al. 2001; McKinney e Lockwood 1999) e muitas vezes possuem também uma grande capacidade competitiva (Turon et al. 2007; Castilla et al. 2004a). Todos estes fatores apontam para um cenário negativo, e alguns autores até propõem uma conseqüente homogeneização da biota global (Olden et al. 2004; McKinney e Lockwood 1999). Porém, apesar de pouco reportado, várias espécies introduzidas podem exercer relações positivas (Castilla 2004b; Rodriguez 2006), inclusive para outras espécies exóticas (Grosholz 2006) e uma mesma espécie pode gerar uma série de efeitos, positivos e negativos para as espécies nativas (Thieltges et al. 2006). Além disso, muitas podem não exercer nenhuma modificação drástica na comunidade por um período (Grosholz 2006; Thieltges et al. 2004) e algumas vezes a retirada posterior da espécie introduzida pode ser mais maléfica à comunidade do que sua presença (Zavaleta et al. 2001). Ademais, se a introdução ocorrer após um evento de perturbação, a nova espécie pode afetar o processo de sucessão inibindo, tolerando ou facilitando a chegada de outras espécies (*sensu* Connell e Slatyer 1977). Todas estas relações vão determinar se a espécie introduzida vai manter-se em pequena abundância ou tornar-se a espécie dominante na comunidade.

Para espécies bentônicas o principal recurso limitante é o espaço livre disponível e, uma vez presente, a espécie pode competir por esse recurso diretamente – competição por interferência- ou indiretamente, por ocupar o espaço anteriormente e impedir a entrada de outras espécies – competição por pré-ocupação (Kang et al. 2005; Britton-Simmons 2006). Várias são as formas de competição direta entre as espécies, são elas, o crescimento diferencial, a produção de substâncias químicas (alelopatia) e o comportamento agressivo de defesa (Nandakumar et al. 1993; Jackson e Buss 1975; Porter e Targett 1988; Ayre e Grosberg 1996). Apesar de várias espécies apresentarem uma maior capacidade competitiva que outras, o processo competitivo não é linear (hierárquico) e quem vai ganhar a disputa depende de vários fatores como as características do próprio competidor, da outra espécie que está competindo e a relação temporal e espacial desta interação (Buss e Jackson 1979; Buss 1986), bem como de outros tipos de interações como predação e distúrbios ambientais (Buss 1986; Rius e McQuaid 2006). A competição entre espécies nativas e introduzidas é bem documentada na literatura (Farrell e Fletcher 2006; Grosholz 2006; Stefanni e Branch 2005, Rius e McQuaid 2006) e como normalmente as espécies exóticas que conseguem se estabelecer apresentam uma grande capacidade competitiva, seria esperado que houvesse extinção das espécies nativas decorrente da competição com espécies exóticas. No entanto,

estudos recentes têm demonstrado que, ao contrário da predação e da introdução de patógenos, a competição não causa a extinção de espécies nativas (Sax et al. 2007).

Organismos coloniais apresentam uma ampla capacidade de ocupação do substrato e uma grande capacidade competitiva (Jackson 1977; Buss 1986). As ascídias, por exemplo, são competidores dominantes na comunidade (Nandakumar et al. 1993) e produzem várias substâncias químicas (Lambert 2005). Apesar da função ecológica destas substâncias ser pouco estudada, alguns estudos demonstraram funções de alelopatia, principalmente pela inibição do assentamento por outras espécies (Davis 1991; Young e Chia 1981). Além da inibição de assentamento, algumas ascídias produzem substâncias capazes de causar danos aos zoóides de briozoários adultos (Jackson e Buss 1975). Assim espera-se que as ascídias coloniais sejam capazes de inibir o recrutamento de outras espécies, bem como recobrir e excluir os adultos na comunidade por competição direta. Além disso, muitas espécies de ascídias apresentam características de espécies oportunistas, ocupando rapidamente o substrato aberto disponível (Berman et al. 1992; Nydam e Stachowicz 2007) e normalmente não são reconhecidas como substrato para outras espécies (Osman e Whitlatch 1995 a,b; Valentine et al. 2007). Visto esta grande capacidade ocupação de novos ambientes espera-se também que compitam com as outras espécies indiretamente por pré-ocupação do substrato.

*Didemnum perlucidum* é uma ascídia colonial com ampla distribuição mundial (para mais detalhes ver prefácio). Possui uma grande capacidade de produção de larvas, de colonização e é capaz de colonizar tanto áreas desocupadas como com uma comunidade desenvolvida (Capítulo I). Estas características fazem com que esta espécie seja um invasor em potencial. Além disso, já foi registrado ocupando extensas áreas (Lambert 2002; Baptista 2007; Lotufo 1997), o que sugere um alto potencial competitivo da espécie. Assim, o objetivo deste trabalho é avaliar a capacidade competitiva e a influência de *Didemnum perlucidum* na comunidade ao longo do processo de sucessão. Cabe ressaltar que a comunidade presente na região estudada é uma comunidade muito comum em substratos artificiais, com várias espécies não nativas (ver prefácio). As principais questões abordadas são: *D. perlucidum* causa uma redução na riqueza de espécies? *D. perlucidum* inibe a colonização ou o crescimento de alguma outra espécie na comunidade?

## MATERIAL E MÉTODOS

Para avaliar a influência de *Didemnum perlucidum* sobre a comunidade foi realizado um experimento com placas de polietileno pretas (15x15cm) lixadas em uma região de cultivo em Penha, Santa Catarina (para detalhes da região ver área de estudo Capítulo I). Cada conjunto experimental consistiu em quatro placas fixadas em uma barra de ferro de 60 cm de comprimento. Cada uma destas placas representava um tratamento experimental (placa não-cumulativa; placa cumulativa de controle; placa cumulativa com a retirada de *Didemnum perlucidum*; placa extra) e sua ordem foi aleatorizada ao longo da barra. As placas foram unidas à barra por abraçadeiras plásticas. A barra foi presa por corda de poliéster (10mm) às cordas mestras do cultivo em quatro profundidades (0,5; 1,5; 3; 5 m) (Fig.2; Capítulo I). Este conjunto foi suspenso na posição horizontal, com as áreas das placas analisadas voltadas ao fundo. Este conjunto experimental nas quatro profundidades foi replicado quatro vezes. O experimento ficou submerso 14 meses e foi iniciado em março de 2006. Mensalmente cada conjunto experimental foi retirado do mar, fotografado e recebeu o tratamento. Neste capítulo foram avaliados dois tratamentos experimentais que consistiam em manter uma das placas sem nenhum procedimento (placa cumulativa de controle) e da outra retirar todas as colônias de *D. perlucidum* (placa cumulativa com a retirada de *Didemnum perlucidum*). Apesar de terem sido observadas colônias de *Didemnum perlucidum* nas placas cumulativas com a retirada de *D. perlucidum* durante todo o experimento, para fins de comunicação, estas foram chamadas de placas “sem *D. perlucidum*” e as placas em que nenhum procedimento foi realizado foram denominadas placas “com *D. perlucidum*”. A retirada de colônias de *D. perlucidum* só foi iniciada no mês de maio, quando a comunidade das placas já estava mais desenvolvida.

### Análise dos dados

A análise das placas foi feita pelo método de fotografias digitais. Primeiramente a área de cada foto foi ajustada para 225 cm<sup>2</sup>, mas só foram analisados os 169 cm<sup>2</sup> centrais para evitar o efeito de borda. As variáveis analisadas foram a riqueza de espécies e a porcentagem de cobertura de todas as espécies que colonizaram as placas. Para estimar a porcentagem de cobertura foi utilizado o método visual. A área da placa foi dividida em 25 subáreas e a porcentagem de cobertura foi ranqueada de 4 a 0 em cada uma destas subáreas, sendo que os valores 4-1 representavam respectivamente 100%, 75%, 50% e 25% de recobrimento. Para as espécies raras foi atribuído um valor arbitrário de 0,5% de cobertura em cada subárea em que

estiveram presentes. Os valores de todas as subáreas foram somados para cada espécie com a finalidade de obter-se a porcentagem de cobertura por placa para cada uma das espécies.

Todas as análises das fotos foram realizadas utilizando-se o programa Adobe Photoshop 7.0. As placas do mês de julho não puderam ser avaliadas devido à baixa qualidade das fotografias digitais. Apenas as espécies mais conspícuas do mês de fevereiro de 2007 foram analisadas devido ao mesmo problema.

O efeito de *D. perlucidum* sobre a comunidade e populações foi testado por teste t pareado. As variáveis testadas foram a riqueza e a porcentagem de cobertura das espécies nas placas. Como o objetivo da análise das populações foi de avaliar o efeito de *D. perlucidum* sobre a porcentagem de cobertura das espécies nas placas, não foram analisados os conjuntos nos quais as espécies não estavam presentes nas duas placas do par com o fim de não confundir efeitos da ausência de colonização por falta de larvas naquele local e naquele instante com ausência de colonização pela presença de *D. perlucidum*. As espécies que nunca alcançaram 5% de porcentagem de cobertura em nenhum dos meses amostrados não foram analisadas. O nível de significância utilizado foi  $\alpha=0,05$ .

## RESULTADOS

As placas foram colonizadas por 30 espécies (Tabela 1). Estas espécies colonizaram igualmente ambos os tratamentos, exceto *Carijoa riisei* e *Amphibalanus reticulatus* que colonizaram apenas as placas sem *D. perlucidum*. Estas espécies ocorreram esporadicamente e o máximo de ocupação foi de 8,5 e 4%, respectivamente.

*Didemnum perlucidum* foi presente em 79% das placas com *D. perlucidum* e 47% das placas sem *D. perlucidum*, cuja ocupação foi decorrente da re-colonização após a retirada da espécie a cada mês. A porcentagem de cobertura média por placa de *D. perlucidum* nas placas com *D. perlucidum* e sem *D. perlucidum* foi de  $11,53 \pm 2,03\%$  e  $5,54 \pm 1,43\%$  ( $X \pm IC95\%$ ), respectivamente. A cobertura média desta espécie por mês teve um padrão de variação semelhante em ambos os tratamentos e a cobertura média máxima foi de 24,3% nas placas com *D. perlucidum* (Fig.1a) em março/2007 e 21,4% nas placas sem *D. perlucidum* para abril/2006 (Fig. 1b). Apesar da baixa cobertura nas placas com *D. perlucidum* e da colonização das placas sem *D. perlucidum*, houve diferença da porcentagem de cobertura de *D. perlucidum* entre os tratamentos na maioria dos meses amostrados (Fig.2) e sempre as placas com *D. perlucidum* apresentaram uma maior cobertura de *D. perlucidum*. Só não foram

observadas diferenças antes do início do tratamento (abril e maio de 2006), em junho de 2006 e janeiro e abril de 2007. A riqueza durante todo o experimento variou entre 2 e 13 espécies, com média de 9 espécies por placa. A presença de *D. perlucidum* não influenciou a riqueza de espécies em nenhum dos meses analisados (Fig.3a).

*D. perlucidum* exerceu influência esporádica sobre as espécies que colonizaram as placas e poucos padrões foram observados. A esponja *Lissodendoryx isodictyalis* apresentou uma maior cobertura nas placas sem *D. perlucidum* em 70% das placas colonizadas. A porcentagem de cobertura só diferiu no mês de outubro, quando todas as placas sem *D. perlucidum* apresentaram maior cobertura do que as com *D. perlucidum* (cobertura média nesse mês  $6,29 \pm 5,75\%$  nas placas sem *D. perlucidum* contra  $1,86 \pm 4,14\%$  nas placas com *D. perlucidum*) (Fig. 3b).

*Pinauay ralphi*, no mês de agosto, apresentou menor cobertura nas placas sem *D. perlucidum* ( $13,93 \pm 6,05\%$ ) do que nas placas com *D. perlucidum* ( $26,33 \pm 9,34\%$ ). Neste mês, 13 dos 15 conjuntos analisados apresentaram maior cobertura desta espécie nas placas com *D. perlucidum*, porém esse padrão se inverteu no mês de setembro em que 11 dos 16 conjuntos em que a espécie ocorreu apresentaram uma maior cobertura nas placas de sem *D. perlucidum* (Fig. 3c).

O briozóario incrustante *Jellyella tuberculata*, apresentou maior cobertura nas placas sem *D. perlucidum* em 61% dos conjuntos de placas ao longo do ano. A única diferença significativa na porcentagem de cobertura foi observada no mês de abril/2007 em que as placas sem *D. perlucidum* ( $17 \pm 12,73\%$ ) apresentaram uma maior cobertura do que as com *D. perlucidum* ( $2 \pm 4,40\%$ ) (Fig.3d), porém a variação da cobertura neste mês foi grande e foi justamente neste mês que a cobertura de *D. perlucidum* não diferiu.

A ascídia solitária *Styela plicata* não diferiu em cobertura entre os tratamentos, porém foi observada uma tendência a uma maior cobertura nas placas sem *D. perlucidum* em todos os meses após o início do tratamento. Em 72% das placas foi observada uma maior cobertura nas placas em que *D. perlucidum* foi retirado (Fig. 3e).

*Diplosoma listerianum* apresentou maior cobertura nas placas sem *D. perlucidum* em 60% dos conjuntos colonizados pela espécie. No último mês amostrado nove dos dez conjuntos colonizados pela espécie apresentaram maior porcentagem de cobertura nas placas sem *D. perlucidum*, sendo a diferença na porcentagem de cobertura significativa. A porcentagem de cobertura média para esse mês foi de  $8,05 \pm 5,59\%$  nas placas em que *D. perlucidum* foi retirado contra  $1 \pm 1,6\%$  nas placas com *D. perlucidum* (Fig. 3f).

Tabela 1: Lista das espécies que colonizaram as placas e ocorrência nas placas com e sem *Didemnum perlucidum*.

	s/ Did	c/ Did
<b>Porífera</b>		
<i>Lissodendoryx isodictyalis</i> (Carter, 1882)	X	X
<i>Mycale microsigmatosa</i> Arndt, 1927	X	X
<b>Hydrozoa</b>		
<i>Obelia dichotoma</i> (Linnaeus, 1758)	X	X
<i>Pennaria disticha</i> Goldfuss, 1820	X	X
<i>Pinauay ralphi</i> (Bale, 1884)	X	X
<i>Turritopsis nutricula</i> McCrady, 1857	X	X*
<b>Anthozoa</b>		
Anêmona	X	X*
<i>Carijoa riisei</i> (Duchassaing & Michelotti, 1860)	X	--*
<b>Polychaeta</b>		
<i>Pomatoceros minutus</i> Rioja, 1941	X	X*
<i>Hydroides</i> sp.	X	X*
<b>Bryozoa</b>		
<i>Bugula neritina</i> (Linnaeus)	X	X
<i>Jellyella tuberculata</i> (Bosc, 1801)	X	X
<i>Schizoporella</i> sp.	X	X*
<b>Bivalvia</b>		
<i>Perna perna</i> (Linnaeus, 1758)	X	X*
Ostra	X	X*
<b>Cirripedia</b>		
<i>Amphibalanus amphitrite</i> (Darwin, 1854)	X	X*
<i>Amphibalanus eburneus</i> (Gold, 1841)	X	X
<i>Amphibalanus reticulatus</i> (Utinomi, 1967)	X	--*
<i>Balanus trigonus</i> Darwin, 1854	X	X*
<i>Megabalanus coccopoma</i> (Darwin, 1854)	X	X
<i>Megabalanus tintinnabulum</i> (Linnaeus, 1758)	X	X*
<b>Amphipoda</b>		
<i>Corophium</i> sp.	X	X
<b>Ascidacea</b>		
<i>Aplidium accareense</i> (Millar, 1953)	X	X
<i>Didemnum perlucidum</i> Monniot, 1983	X	X
<i>Diplosoma listerianum</i> (Milne-Edwards, 1841)	X	X
<i>Trididemnum orbiculatum</i> (Van Name, 1902)	X	X
<i>Styela canopus</i> (Savigny, 1816)	X	X
<i>Styela plicata</i> (Lesueur, 1823)	X	X
<i>Symplegma brakenhielmi</i> (Michaelsen, 1904)	X	X*
<i>Botrylloides nigrum</i> Herdman, 1886	X	X*
<i>Botrylloides giganteum</i> (Pérès, 1949)	X	X*
<i>Microcosmus exasperatus</i> Heller, 1878	X	X*

s/Did = placas sem *D. perlucidum* (para mais detalhes ver Material e Métodos)

c/Did = placas com *D. perlucidum* (para mais detalhes ver Material e Métodos)

\* espécies que não alcançaram 5% de cobertura em nenhum dos meses amostrados

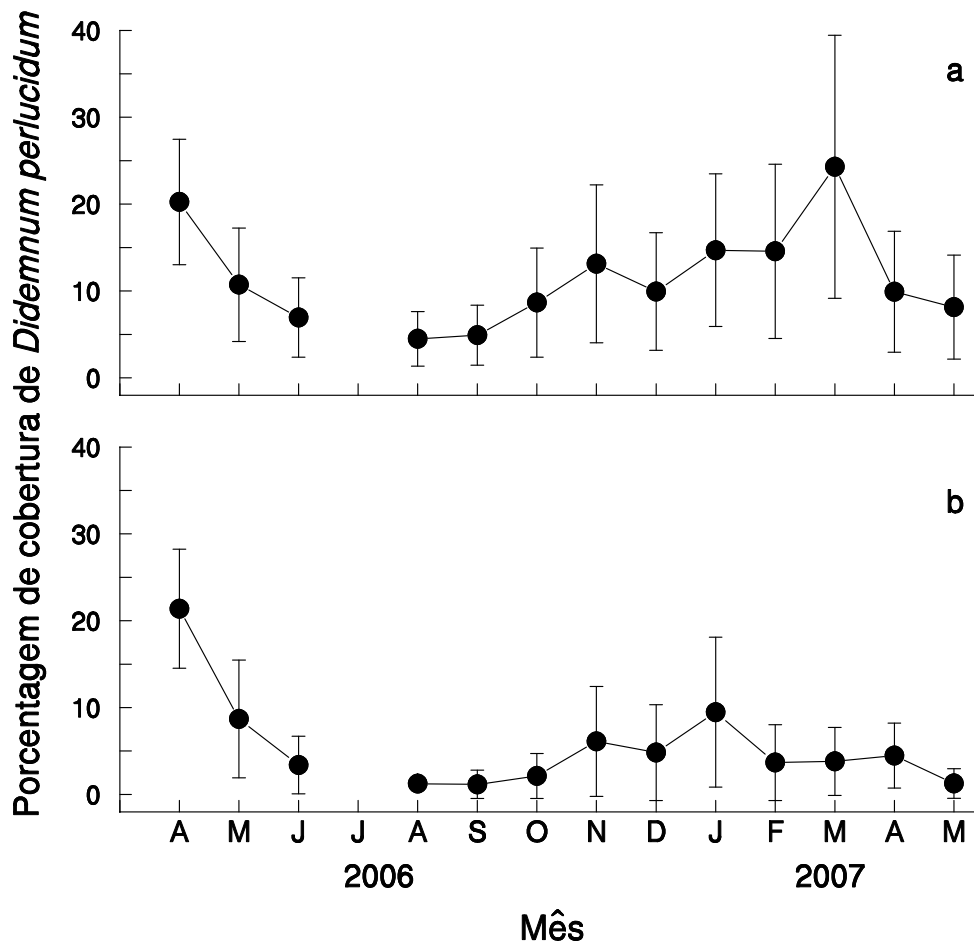


Fig 1 Variação da porcentagem de cobertura média de *Didemnum perlucidum* por placa ao longo do ano nas placas com *D. perlucidum* (a) e nas placas sem *D. perlucidum* antes do procedimento mensal de retirada das colônias (b). As barras verticais indicam o intervalo de confiança de 95%. N=16 abril até janeiro; N=15 fevereiro até maio, em ambas as figuras. O mês de julho/2006 não foi avaliado devido a dificuldades logísticas.

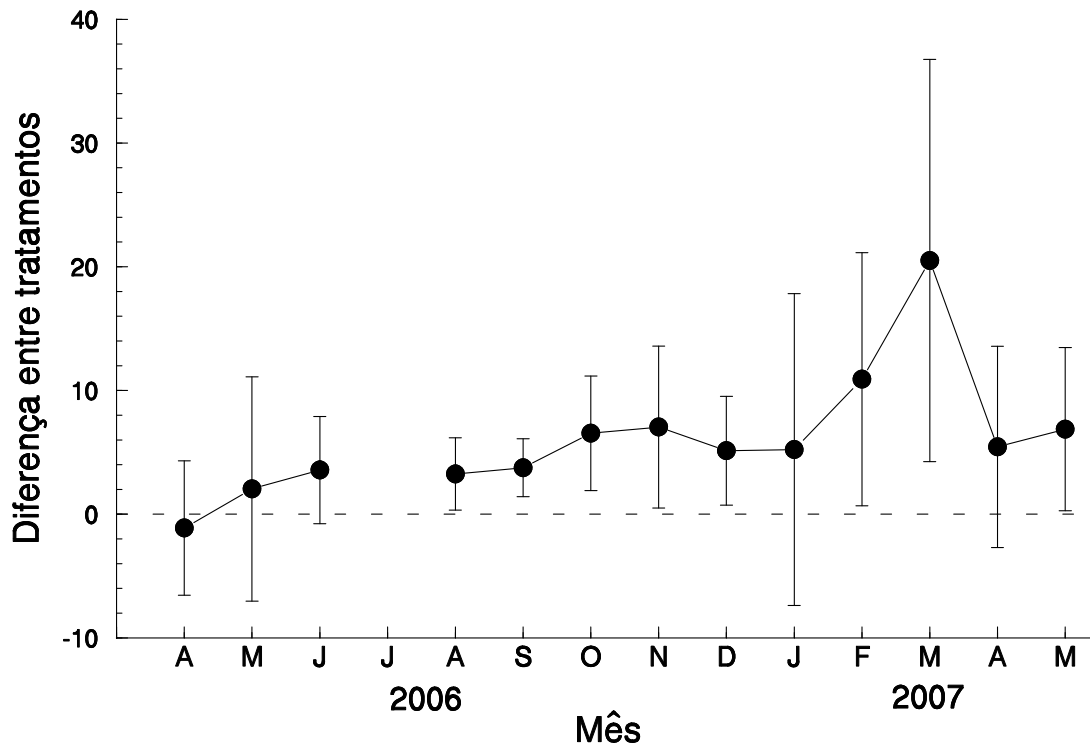


Fig. 2 Variação da diferença de porcentagem de cobertura de *Didemnum perlucidum* entre as placas com e sem *D. perlucidum* ao longo de um ano. A linha representa a média da diferença de porcentagem de cobertura e as barras verticais o intervalo de confiança de 95%. Meses nos quais o intervalo de confiança não inclui a linha de referência 0 no eixo Y apresentaram diferença significativa. Valores acima da linha de referência 0 indicam uma maior porcentagem de cobertura nas placas com *D. perlucidum*. N=16 de abril até janeiro; N=15 de fevereiro até maio. O mês de julho/2006 não foi avaliado devido a dificuldades logísticas.

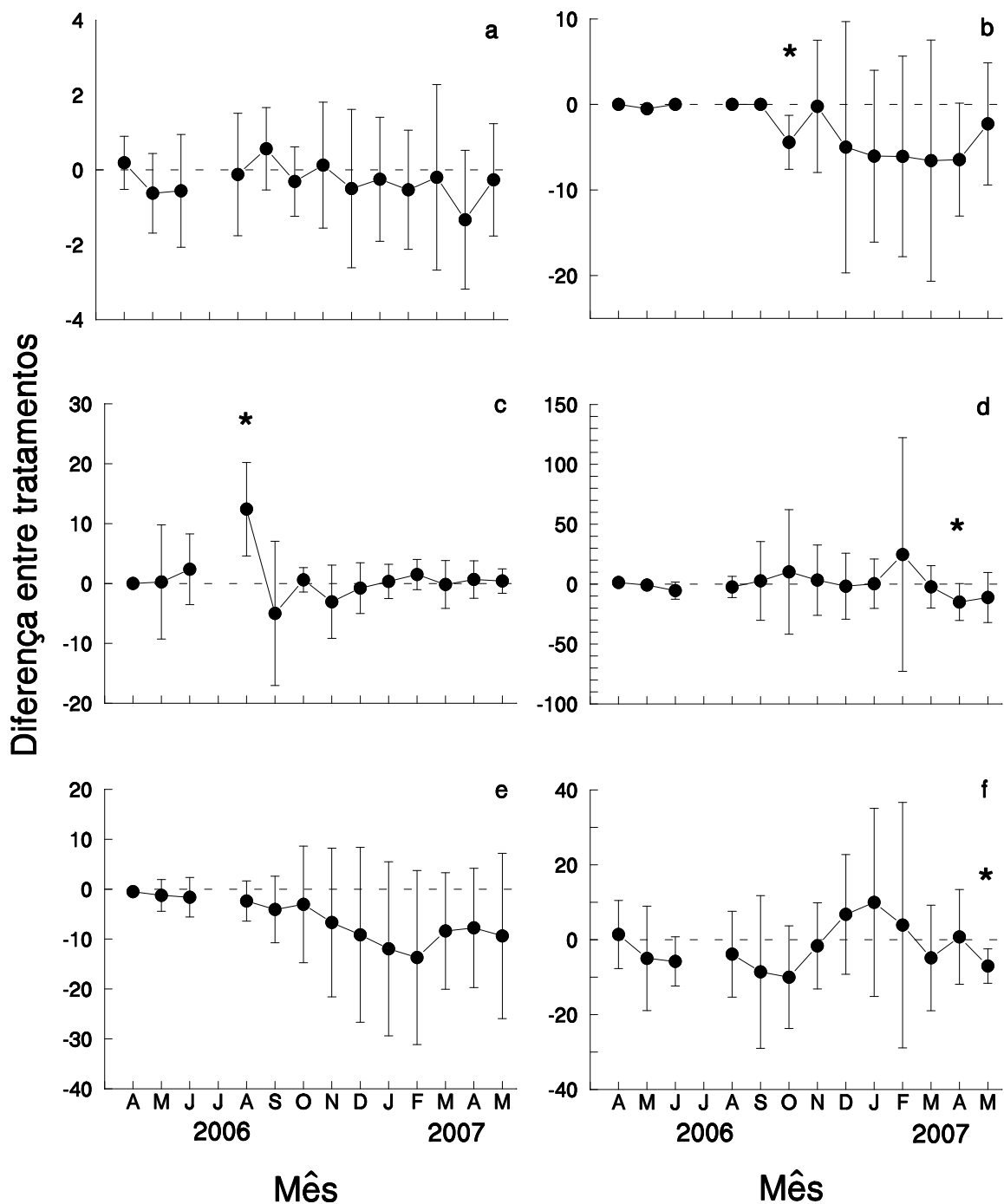


Fig. 3 Variação da diferença da riqueza (a) e da porcentagem de cobertura das espécies (b-f) entre as placas com e sem *D. perlucidum* ao longo de um ano. A linha representa a média da diferença entre as duas placas e as barras verticais o intervalo de confiança de 95%. \* valores significativos. Valores acima da linha de referência 0 no eixo Y indicam uma maior porcentagem de cobertura nas placas com *D. perlucidum*. a. Riqueza, b. *Lissodendoryx isodictyalis*, c. *Pinauay ralphi*, d. *Jellyella tuberculata*, e. *Styela plicata*, f. *Diplosoma listerianum*. Para a análise da porcentagem de cobertura foram retiradas das análises as placas nas quais ambos os pares não foram colonizadas pela espécie. O mês de julho/2006 não foi avaliado devido a dificuldades logísticas.

## DISCUSSÃO

Os resultados demonstram que a presença de *Didemnum perlucidum* não afetou a riqueza de espécies, não inibiu nenhuma espécie e nas populações seus efeitos foram esporádicos. O espaço livre disponível é o principal recurso limitante para comunidades marinhas incrustantes e é citado como o principal fator que influencia a resistência de comunidades à invasão de espécies (Stachowicz et al. 1999; Stachowicz et al. 2002a; Stachowicz e Byrnes 2006). A baixa quantidade de vazios na comunidade estudada, mesmo no início do experimento, período no qual normalmente é observada uma grande disponibilidade de espaços (Maughan e Barnes 2000), indica que o espaço livre é limitante para os organismos ali presentes e sugere que pequenas modificações na disponibilidade deste recurso modificariam a comunidade. *Didemnum perlucidum* é uma espécie colonial com grande capacidade de crescimento e conseqüentemente de ocupação de substrato e não é reconhecido como substrato para outras espécies, assim como outras ascídias coloniais (Osman e Whitlatch 1995a; Valentine 2007). Assim, era esperado que o principal efeito da retirada de *D. perlucidum* fosse conseqüência da liberação deste recurso tão escasso na comunidade, ou seja, *D. perlucidum* estaria exercendo competição indireta por pré-ocupação do substrato.

Entretanto a retirada de *Didemnum perlucidum* da comunidade não influenciou o número de espécies presentes nas placas. Blum e colaboradores (2007) reportaram que as placas em que a espécie invasora *Ciona intestinalis* foi retirada apresentaram uma maior riqueza de espécies do que as placas em que esta espécie foi mantida. O mesmo resultado era esperado para o presente trabalho por dois motivos principais que estariam ocorrendo simultaneamente: (i) inibição do recrutamento de algumas espécies (ii) recobrimento de várias espécies competitivamente inferiores.

Apenas duas espécies ocorreram exclusivamente nas placas sem *D. perlucidum*, o que poderia indicar uma inibição por *D. perlucidum*, porém estas espécies ocorreram esporadicamente e sua ocupação foi muito pequena para atribuir esta diferença de ocupação à presença de *D. perlucidum* nas placas. Todas as outras espécies conseguiram colonizar ambas as placas o que indica que ao menos na comunidade estudada *D. perlucidum* parece não inibir o recrutamento de nenhuma espécie. Sabe-se que muitas espécies de ascídias produzem substâncias químicas capazes de inibir ou facilitar o assentamento de espécies, porém a maioria dos estudos foram realizados em laboratório e a função destas em campo não são claras (Krug 2006).

Não foi observada uma exclusão de espécies na comunidade por competição direta com *Didemnum perlucidum*. Apesar da espécie apresentar hábito bastante epizóico e recobrir várias espécies, muitas vezes este recobrimento não foi completo e *D. perlucidum* coexistiu com as espécies das placas. Este comportamento já foi observado para *Diplosoma listerianum*, uma outra espécie da família Didemnidae de ampla distribuição. No sul da Califórnia, onde foi classificada como nativa, *D. listerianum* recobre uma ampla gama de organismos, porém não obstrui as estruturas de alimentação dos organismos recobertos, não constituindo uma ameaça às comunidades (Lambert e Lambert 1998). Porém, *Didemnum sp.* em algumas regiões em que foi introduzida recobre e exclui grande parte das espécies presentes na comunidade (Bullard et al. 2007; Valentine et al. 2007; Osman e Whitlatch 2007; Minchin e Sides 2006).

Com relação à porcentagem de cobertura das espécies, era esperado que várias espécies aumentassem a porcentagem de cobertura em resposta à liberação do recurso espaço, tanto devido ao recrutamento como também por crescimento lateral, devido à liberação competitiva. Apesar de poucas diferenças observadas entre as placas todas as espécies que apresentaram algum efeito, exceto *Pinauay ralphi*, este foi de uma maior cobertura nas placas em que as colônias foram retiradas, como o esperado. Além disso, apesar da grande variação dos valores no presente trabalho, na maioria dos conjuntos analisados as placas sem *D. perlucidum* apresentaram maior cobertura destas espécies do que as placas com *D. perlucidum*.

O efeito limitado de *D. perlucidum* sobre a comunidade e populações no presente trabalho é explicado por dois motivos principais: uma pequena diferença de abundância desta espécie entre os tratamentos e uma grande ocupação de substrato secundário por essa espécie. A pequena diferença de cobertura entre as placas foi resultado tanto da baixa ocupação das placas com *D. perlucidum* (em nenhum dos meses a área média foi maior do que  $\frac{1}{4}$  da placa) como da capacidade da espécie em ocupar substratos abertos nas placas sem *D. perlucidum*.

Observando as placas com *D. perlucidum* individualmente observa-se que em vários momentos esta espécie foi a dominante na comunidade, ocupando mais de 50% da placa. Porém, todos os picos de ocupação foram seguidos por quedas bruscas na cobertura e não foram observados padrões sazonais claros para este evento, assim como observado para outras espécies de ascídias no Mediterrâneo (Turon e Becerro 1992). Contudo, os dados deste estudo não permitem avaliar se a diminuição da área das colônias presentes nas placas é resultante da regressão do tamanho da colônia ou da mortalidade dos indivíduos. A regressão de tamanho já foi registrada para várias espécies de ascídias, inclusive do gênero *Didemnum*, e é um comportamento normalmente iniciado em temperaturas baixas. A regressão de tamanho das

colônias de *Didemnum sp.* foi iniciada com o declínio da temperatura a partir dos 15°C (Valentine 2007). A temperatura média mais baixa para a região de Penha durante o período estudado foi de 18°C (Fig.6 Capítulo I), porém a regressão do tamanho das colônias já foi observada para *Didemnum rodriguesi* em localidade muito próxima da área de estudo em Santa Catarina e não pode ser descartada (Ritzman 2005).

A rápida ocupação das áreas abertas é um comportamento típico de espécies oportunistas e já foi reportado para várias ascídias coloniais (Berman et al. 2002; Bram et al. 2005; Nydam e Stachowicz 2007). No presente trabalho foi observado que muitas vezes, o substrato primário disponibilizado pela retirada das colônias foi ocupado pelo próprio *D. perlucidum*, o que aumentou a porcentagem de cobertura desta espécie nas placas manipuladas. A rápida ocupação de substratos é citada como uma característica que permite a colonização de sucesso de uma espécie introduzida (Sakai et al. 2001). Esta observação aliada à grande e contínua produção de larvas por *D. perlucidum* (Capítulo I) fazem com que esta espécie, quando introduzida, tenha boas chances de colonização de novos ambientes.

Um outro fator que contribuiu para o baixo efeito de *D. perlucidum* foi a utilização de substrato secundário por esta espécie. Deste modo, quando as colônias foram retiradas das placas, a disponibilidade de espaço primário aberto foi muito menor do que a área das colônias retiradas e o tratamento não modificou muito a disponibilidade de espaço primário para a colonização e crescimento das outras espécies. *Botrylloides diegensis*, uma espécie invasora na costa Atlântica dos Estados Unidos, apresenta estratégias ecológicas semelhantes, ocupando espaços primários em comunidades em começo de sucessão e substratos secundários em comunidades estabelecidas (Berman et al. 1992).

*Didemnum perlucidum* apresentou um grande potencial reprodutivo (Capítulo I), mas que não foi refletido na cobertura desta espécie e conseqüentemente no efeito desta espécie sobre a comunidade. Esta pequena cobertura, aliada à baixa capacidade de manutenção das áreas ocupadas durante o experimento indicam uma limitada capacidade competitiva de *D. perlucidum*. Este resultado não era esperado, visto que as ascídias são consideradas competidores dominantes na comunidade (Nandakumar et al. 1993). A espécie introduzida *Didemnum sp.* na costa Atlântica dos Estados Unidos é a principal ocupante de substrato em vários pontos da costa chegando a recobrir até 90% do substrato em algumas localidades (Bullard et al. 2007). Vários fatores podem ser citados para explicar a reduzida porcentagem de cobertura observada no presente trabalho. Um dos fatores que controla a porcentagem de cobertura de espécies com alta capacidade competitiva e evita que as espécies formem um

monopólio são as perturbações ou os distúrbios ambientais e existe evidência que a população local de *Didemnum perlucidum* está controlada por predadores na região (para maior discussão ver Capítulo I). Outro fator que deve ser salientado é o período de início do experimento, já que a data de imersão afeta grandemente a interação de espécies em comunidades incrustantes marinhas (Nandakumar 1996). Deste modo, a comunidade presente depende da colonização das primeiras espécies no local, já que estas vão ocupar o espaço livre disponível para outras espécies na comunidade (Sutherland 1974; Kang et al. 2005; Stachowicz et al. 2002a; Osman e Whitlatch 1995 a, b). O presente experimento foi iniciado em março, no fim do maior período de recrutamento desta espécie e talvez este fato tenha contribuído para uma baixa porcentagem de cobertura de *D. perlucidum* nas placas controle, uma vez que esta espécie tem características de espécies oportunistas e apesar de conseguir crescer bem em uma comunidade desenvolvida, o recrutamento é influenciado pela presença da comunidade (Capítulo I). Assim, quando esta espécie alcançou o maior período reprodutivo após 10 meses de experimento, provavelmente as larvas não conseguiram colonizar as placas já ocupadas. Ademais, quando *D. perlucidum* conseguiu colonizar e se tornar abundante no início do experimento não foi capaz de manter esta grande ocupação.

Como conclusão geral é observado que *Didemnum perlucidum* não apresenta potencial de causar modificações na comunidade quando introduzido. Porém cabe ressaltar que várias espécies do mesmo gênero apresentam uma alta capacidade de crescimento (Bullard et al 2007; Oren e Benayahu 1998; Minchin e Sides 2006). Além disso, têm uma grande capacidade competitiva (Buss e Jackson 1979) e parecem se beneficiar das modificações causadas no ambiente, inclusive em ambiente natural (Witman e Smith 2003). E apesar da presença de competidores limitar a abundância de *Didemnum sp.* (Osman e Whitlatch 2007) esta espécie é capaz de recobrir várias espécies (Valentine 2007; Minchin e Sides 2006). O próprio *D. perlucidum* já demonstrou capacidade de crescimento e recobrimento de espécies em substratos artificiais no Brasil em localidades muito próximas da região de estudo (Lotufo 1997; Baptista 2007).

Outro ponto a ser salientado é que a barreira entre causar e não causar um impacto é muito tênue e algumas espécies introduzidas que antes estavam sob controle populacional, algumas vezes por pequenas modificações nas condições bióticas e abióticas do ambiente passam a ser favorecidas (Grozsholz 2006; Stachowicz et al. 2002b) e podem causar danos à comunidade nativa.

Assim, mais esforços são necessários para compreender em quais situações *D. perlucidum* torna-se excessivamente abundante e quais as conseqüências da presença desta espécie quando em grande cobertura na comunidade.

Além disso, esta espécie ainda não foi encontrada em substrato natural em nenhuma coleta recente no sul do Brasil (ver prefácio). É importante ressaltar que a comunidade avaliada no presente trabalho é uma comunidade com várias espécies já introduzidas, como *Styela plicata*, todos os cirripédios e *Bugula neritina*, e que normalmente as espécies invasoras apresentam uma alta capacidade competitiva. Isto é demonstrado pelo fato de que em nenhum momento foi observado um ponto estável na comunidade (*sensu* Sutherland 1974). A variação das placas entre os meses foi enorme e a espécie dominante foi normalmente aquela com a maior disponibilidade de larvas na coluna de água, ou seja, com a maior capacidade de colonização naquele momento (Kremer et al. em preparação). Assim, apesar dos poucos efeitos observados no experimento realizado, não se descarta a probabilidade de uma modificação da comunidade nativa devido à presença de *D. perlucidum*. Consequentemente é indispensável um monitoramento constante de suas populações em substratos naturais e artificiais.

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Ayre DJ, Grosberg RK (1996) Effects of social organization on inter-clonal dominance relationships in the sea anemone *Anthopleura elegantissima*. *Anim Behav* 51: 1233–1245.
- Baptista MS (2007) Ascídias associadas ao cultivo de ostras: capacidade de colonização de substratos naturais. Monografia, Universidade Federal do Paraná.
- Berman J, Harris L, Lambert W (1992) Recent invasions of the Gulf of Maine: Three contrasting ecological histories. *Conserv Biol* 6 (3):435-441.
- Blum JC, Chang AL, Liljestrom M, Schenk ME, Steinberg MK, Ruiz GM (2007) The non-native solitary ascidian *Ciona intestinalis* (L.) depress species richness. *J Exp Mar Biol Ecol* 342: 5-14.
- Bram JB, Page HM, Dugan JE (2005) Spatial and temporal variability in early successional patterns of an invertebrate assemblage at an offshore oil platform. *J Exp Mar Biol Ecol* 317: 223– 237.
- Britton-Simmons KH (2006) Functional group diversity, resource preemption and the genesis of invasion resistance in a community of marine algae. *Oikos* 113: 395-401.
- Bullard SG, Lambert G, Carman MR, Byrnes J, Whitlatch RB, Ruiz G, Miller RJ, Harris L, Valentine PC, Collie JS, Pederson J, McNaught DC, Cohen AN, Asch RG, Dijkstra J, Heinonen K (2007) The colonial ascidian *Didemnum sp. A*: Current distribution, basic biology and potential threat to marine communities of the northeast and west coasts of North America. *J Exp Mar Biol Ecol* 342: 99–108.
- Buss LW (1986) Competition and community organization on hard surfaces in the sea. In: Diamond J, Case TJ (eds) *Community ecology*. Harper and Row, New York, p. 517-536.
- Buss LW, Jackson JBC (1979) Competitive networks: nontransitive competitive relationships in cryptic coral reef environments. *Am Nat* 113 (2):223-234.
- Castilla JC, Guíñez R, Caro AU, Ortiz V (2004a) Invasion of a rocky intertidal shore by the tunicate *Pyura praeputialis* in the Bay of Antofagasta, Chile. *P Natl Acad Sci USA* 101 (23): 8517–8524.
- Castilla JC, Lagos N, Cerda M (2004b) Marine ecosystem engineering by the alien ascidian *Pyura praeputialis* on a mid-intertidal rocky shore. *Mar Ecol Prog Ser* 268: 119-130.
- Connell JH, Slatyer RO (1977) Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *Am Nat* 111(982): 1119-1144.

- Costa HR (1969) Notas sobre os Ascidiacea brasileiros. IV. Ordem Phlebobranchia (Lahille, 1887). Atas Soc Biol Rio de Janeiro 12(5-6): 289-292.
- Davis AR (1991) Alkaloids and ascidian chemical defense: evidence for the ecological role of natural products from *Eudistoma olivaceum*. Mar Biol 111:375-379.
- Farrell P, Fletcher, RL (2006) An investigation of dispersal of the introduced brown alga *Undaria pinnatifida* (Harvey) Suringar and its competition with some species on the man-made structures of Torquay Marina (Devon, UK). J Exp Mar Biol Ecol 334: 236–243.
- Geller, JB (1999) Decline of a Native Mussel Masked by Sibling Species Invasion. Cons Biol 13 (3): 661–664.
- Global Ballast Water Management Programme (2008) International Marine Organization. <http://globallast.imo.org>. Acesso em 27 Fev 2008.
- Grosholz ED (2006) Recent biological invasion may hasten invasional meltdown by accelerating historical introductions. P Natl Acad Sci Usa 102(4): 1088-1091.
- Jackson JBC (1977) Competition on marine hard substrata: the adaptative significance of solitary and colonial strategies. Am Nat 111(980): 743-767.
- Jackson JBC, Buss L (1975) Allelopathy and spatial competition among coral reef invertebrates P Natl Acad Sci USA 72 (12): 5160-5163.
- Kang RS, Park HS, Won KS, Kim JM, Levings C (2005) Competition as a determinant of the upper limit of subtidal kelp *Ecklonia stolonifera* Okamura in the southern coast of Korea. J Exp Mar Biol Ecol 314: 41-52.
- Kolar CS, Lodge DM (2001) Progress in invasion biology: predicting invaders. Trends Ecol Evol 16(4): 199-204.
- Krug PJ (2006) Defense of benthic invertebrates against surface colonization by larvae: a chemical arms race. Progress in Molecular and Subcellular Biology Subseries Marine Molecular Biotechnology. In: Fusetani N, Clare AS (Eds): Antifouling Compounds. Springer-Verlag Berlin Heidelberg.
- Lambert C, Lambert G (1998) Non-indigenous ascidians in southern California harbors and marinas. Mar Biol 130: 675-688.
- Lambert C, Lambert G (2003) Persistence and differential distribution of nonindigenous ascidians in harbours of the Southern California Bight. Mar Ecol Prog Ser 259: 145-161.
- Lambert G (2002) Nonindigenous ascidians in tropical waters. Pac Sci 56(3): 291-298.
- Lambert G (2005) Ecology and natural history of the protochordates. Can J Zool 83: 34-50.

- Lotufo TMC (1997) Ecologia das ascídias da Baía de Santos (SP): período reprodutivo, crescimento e aspectos sucessionais. Dissertação, Universidade de São Paulo.
- Maughan BC, Barnes DKA (2000) Seasonality of competition in early development of subtidal encrusting communities. *Mar Ecol* 21 (3-4): 205–220.
- McKinney ML Lockwood JL (1999) Biotic homogenization: a few winners replacing many losers in the next mass extinction. *Trends Ecol Evol* 14(11): 450-453.
- Minchin D, Sides E (2006) Appearance of a cryptogenic tunicate, a *Didemnum sp.* fouling marina pontoons and leisure craft in Ireland. *Aquat Inv* 1 (3): 143-147.
- Nandakumar K (1996) Importance of timing of panel exposure on the competitive outcome and succession of sessile organisms. *Mar Ecol Prog Ser* 131: 191-203.
- Nandakumar K, Tanaka M, Kikuchi T (1993) Interspecific competition among fouling organisms in Tomioka Bay, Japan. *Mar Ecol Prog Ser Vol* 94: 43-50.
- Nydam MM, Stachowicz JJ (2007) Predator effects on fouling community development. *Mar Ecol Prog Ser* 337: 93–101.
- Olden JD, LeRoy Poff N, Douglas MR, Douglas ME, Fausch KD (2004). Ecological and evolutionary consequences of biotic homogenization. *Trends Ecol Evol* 19: 18-24.
- Oren U, Benayahu Y (1998). Didemnid ascidians: rapid colonizers of artificial reefs in Eilat (Red Sea). *Bull Mar Sci* 63(1): 199-206.
- Osman RW, Whitlatch RB (1995a) The influence of resident adults on larval settlement: experiments with four species of ascidians. *J Exp Mar Biol Ecol* 190: 199-220.
- Osman RW, Whitlatch RB (1995b) The influence of resident adults on recruitment: a comparison to settlement. *J Exp Mar Biol Ecol* 190: 169-198.
- Osman RW, Whitlatch RB (2007) Variation in the ability of *Didemnum sp.* to invade established communities *J Exp Mar Biol Ecol* 342 (1): 40-53.
- Pech D, Condal AR, Bourget E, Ardisson PL (2004) Abundance estimation of rocky shore invertebrates at small spatial scale by high-resolution digital photography and digital image analysis. *J Exp Mar Biol Ecol* 299: 185-199.
- Porter JW, Targett NM (1988) Allelochemical interactions between sponges and corals. *Biol Bull* 175: 230-239.
- Ritzman NF (2005) Estratégias reprodutivas de *Didemnum rodriguesi* (Aplousobranchia, Didemnidae). Dissertação, Universidade Federal do Paraná.

- Rius M, McQuaid CD (2006) Wave action and competitive interaction between the invasive mussel *Mytilus galloprovincialis* and the indigenous *Perna perna* in South Africa. *Mar Biol* (2006) 150:69–78.
- Rocha RM (2002) *Bostricobranchnus digonas*, Abbott 1951 (Ascidiacea, Molgulidae) in Paranaguá Bay, Paraná, Brazil. A case of recent invasion? *Revta Bras de Zool* 19 (1): 157-161.
- Rodrigues SA, Rocha RM, Lotufo TMC (1998) Guia Ilustrado para Identificação das Ascídias do Estado de São Paulo. FAPESP, São Paulo, 190 p.
- Rodriguez LF (2006) Can Invasive Species Facilitate Native Species? Evidence of How, When, and Why These Impacts Occur. *Biol Invasions* 8(4): 927-936.
- Sakai AK, Allendorf FW, Holt JS, Lodge DM, Molofsky J, With KA, Baughman S, Cabin RJ, Cohen JE, Ellstrand NC, McCauley DE, O'Neil P, Parker IM, Thompson JN, Weller SG (2001) The Population Biology of Invasive Species. *Ann Rev Ecol Syst* 32 305-333.
- Sax DF, Stachowicz JJ, Brown JH, Bruno JF, Dawson MN, Gaines SD, Grosberg RK, Hastings A, Holt RD, Mayfield MM, O'Connor MI, Rice WR (2007) Ecological and evolutionary insights from species invasions. *Trends Ecol Evol* 22(9): 465-471
- Stachowicz JJ, Byrnes JE (2006) Species diversity, invasion success, and ecosystem functioning: disentangling the influence of resource competition, facilitation, and extrinsic factors. *Mar Ecol Prog Ser* 311: 251–262.
- Stachowicz JJ, Whitlatch RB, Osman RW (1999) Species diversity and invasion resistance in a marine ecosystem. *Science* 286: 1577-1579.
- Stachowicz JJ, Fried H, Osman RW, Whitlatch RB (2002a) Biodiversity, invasion resistance and marine ecosystem function: reconciling patterns and process. *Ecology* 83(9): 2575-2590.
- Stachowicz JJ, Terwin JR, Whitlatch RB, Osman, RW (2002b) Linking climate change and biological invasions: ocean warming facilitates nonindigenous species invasions. *Proc Natl Acad Sci USA* 6: 15497–15500.
- Stefanni CN, Branch GM (2005) Mechanisms and consequences of competition between an alien mussel, *Mytilus galloprovincialis*, and an indigenous limpet, *Scutellastra argenvillei*. *J Exp Mar Biol Ecol* 317:127-142.
- Sutherland, JP (1974) Multiple stable points in natural communities. *Am Nat* 108(964): 859-873.

- Thieltges DW, Strasser M, Van Beusekom JEE, Reise K (2004) Too cold to prosper—winter mortality prevents population increase of the introduced American slipper limpet *Crepidula fornicata* in northern Europe. *J Exp Mar Biol Ecol* 311: 375-391.
- Thieltges DW, Strasser M, Reise K (2006) How bad are invaders in coastal waters? The case of the American slipper limpet *Crepidula fornicata* in western Europe. *Biol Invasions* 8:1673-1680.
- Turon X, Becerro MA (1992) Growth and survival of several ascidian species from the northwestern Mediterranean. *Mar Ecol Prog Ser* 82: 235–247.
- Turon X, Nishikawa T, Rius R (2007) Spread of *Microcosmus squamiger* (Asciacea: Pyuridae) in the Mediterranean Sea and adjacent waters. *J Exp Mar Biol Ecol* 342: 185-188.
- Valentine PC, Carman MR, Blackwood DS, Heffron EJ (2007) Ecological observations on the colonial ascidian *Didemnum sp.* in a New England tide pool habitat. *J Exp Mar Biol Ecol* 342: 109-121
- Witman JD, Smith F (2003) Rapid community change at a tropical upwelling site in the Galápagos Marine Reserve. *Biodivers Conserv* 12(1): 25-45.
- Young CM, Chia F (1981) Laboratory evidence for delay of larval settlement in response to a dominant competitor. *Int J Inv Rep* 3: 221-226.
- Zavaleta ES, Hobbs RJ, Mooney HA (2001) Viewing invasive species removal in a whole-ecosystem context. *Trend Ecol Evol* 16(8): 454-459.

## CONCLUSÕES GERAIS

*Didemnum perlucidum* demonstrou um limitado potencial invasor, já que a espécie cumpre apenas seis dos 11 critérios propostos para um alto potencial invasor. Quando os critérios são avaliados em categorias, observa-se que *D. perlucidum* apresenta uma grande capacidade de colonização de novos ambientes, porém uma baixa capacidade de modificar a comunidade.

A espécie apresentou produção de larvas e recrutamento contínuos ao longo do ano, o que aumenta a chance de ser transportado e introduzido em um novo ambiente. Além disso, têm uma alta produção de larvas e sua população em Penha é auto-suficiente. Apresentou plasticidade de colonização, pois colonizou todas as profundidades entre 0,5 e 5m igualmente e foi capaz de recrutar e crescer em comunidades desenvolvidas. Apesar da espécie sempre apresentar um maior recrutamento nas placas desocupadas, *D. perlucidum* se beneficiou de pequenos espaços livres presentes na comunidade para recrutar. Porém a espécie apresentou baixo recrutamento e ocupação tanto nas áreas desocupadas quanto nas pré-colonizadas.

*D. perlucidum* não demonstrou uma capacidade de modificação das comunidades invadidas, pois quando presente não afetou a riqueza de espécies, não inibiu nenhuma espécie e nas populações a diminuição de cobertura foi esporádica. O pequeno efeito desta espécie é explicado pela baixa ocupação durante todo o experimento. Apesar de *D. perlucidum* apresentar uma expressiva produção de larvas, na maioria das vezes a espécie não ocupou amplas áreas nas placas cumulativas e quando isto ocorreu não foi capaz de manter esta abundância. Frequentemente *D. perlucidum* ocupou substrato secundário, porém, não causou a morte dos indivíduos recobertos, coexistindo com as espécies nas placas.

Cabe ressaltar que existem evidências que a população de Penha está controlada na região, provavelmente por predadores. Isto explica o pequeno recrutamento e ocupação de substrato tanto nas placas não-cumulativas quanto nas placas cumulativas, apesar da alta produção de larvas.

Juntos, todos estes resultados demonstram que *Didemnum perlucidum* apresenta um grande potencial de colonização, porém um baixo potencial de modificação dos ambientes colonizados. Deste modo, mais estudos são necessários para compreender o status desta espécie no Brasil, em quais situações *D. perlucidum* torna-se abundante e quais as conseqüências da presença desta espécie quando em grande cobertura na comunidade. Um outro fator que deve ser salientado é que a comunidade avaliada é composta por inúmeras

espécies não nativas que apresentam um alto potencial competitivo e não se descarta a possibilidade de modificações da comunidade nativa mesmo que em baixas coberturas de *D. perlucidum*. Assim é necessário um constante monitoramento de suas populações em ambientes naturais e artificiais.