

ANA PAULA RAVEDUTTI RIGO

**Crescimento inicial e biologia reprodutiva do cirripédio
introduzido *Amphibalanus reticulatus* e do nativo
Fistulobalanus citerosum na Baía de Paranaguá (PR)**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-
Graduação em Ecologia e Conservação, Setor de
Ciências Biológicas da Universidade Federal do
Paraná, como requisito parcial para a obtenção do
grau de Mestre em Ciências Biológicas –
Ecologia e Conservação

Orientadora: Dra. Rosana Moreira da Rocha

Curitiba 2011

AGRADECIMENTOS

Ao projeto “Bentos em regiões portuárias ao longo da Costa Brasileira: biodiversidade, filogeografia e aspectos de bioinvasão por biofouling” financiado pelo programa PROCAD-CAPES pelo financiamento;

À CAPES pela bolsa de Mestrado cedida;

À Dra Rosana Moreira da Rocha pela paciência com as minhas neuras, pela oportunidade de conhecer o mundo da pesquisa marinha, por me incentivar a conhecer o mundo das cracas, pela orientação nos últimos 4 anos e pelo exemplo de organização em campo;

Aos funcionários do Iate Clube de Paranaguá por me ajudarem em tudo que precisei, principalmente apoio moral!;

Ao Dr. Fábio Pitombo por me dar vários toques sobre o mundo das cracas, por me aguentar 3 dias perturbando seu laboratório em Niterói, por me disponibilizar toda sua bibliografia e me dar acesso livre ao enorme acervo bibliográfico de Paulo Young e por ter aceitado participar desta banca!;

À Dra. Cristiane Cerejo por ter aberto as portas de seu laboratório, me permitindo acessar o acervo bibliográfico do Prof. Dr. Paulo Young no Museu Nacional (RJ);

Ao Dr. James Roper pela ajuda na Estatística;

Ao Dr. Márcio Pie por ter aceitado estar presente nesta banca;

Pessoal do Laboratório (ex e atuais): Laura, Jana Bumbeer, Jana Bouzon, Hali, Léo, Nádia, Thaís Zanata, Thaís, Thaísa, Isa, Fabiele, por me aguentarem em todos os momentos: fúria, ansiedade, alegria, euforia, mau humor.....;

Laura valeu pelos conselhos, ajudas estatísticas e intermináveis conversas;

Em especial agradeço à minha companheira de trabalho Aline, a qual esteve presente nos campos de 2009 e em alguns de 2010, dando maior força quando machuquei o dedão, quando infeccionei o pé e por aí vai...!!! Belezinha, valeu mesmo!;

Amigos da UFPR, PUC e Medianeira! Obrigada!;

Aos meus pais e à minha irmã; e

Ao meu companheiro Daniel

SUMÁRIO

Resumo	1
Abstract	3
1 Introdução	5
2 Materiais e Métodos	11
2.1 Área de Estudo.....	11
2.2 Crescimento.....	12
2.3 Reprodução.....	14
2.3.1 Período reprodutivo.....	14
2.3.2 Relação entre classe etária e presença de ovos.....	15
2.3.3 Esforço reprodutivo.....	15
2.3.4 Primeira maturação.....	16
3 Resultados	16
3.1 Crescimento.....	16
3.2 Reprodução.....	21
3.2.1 Período reprodutivo.....	21
3.2.2 Relação entre classe etária e presença de ovos.....	22
3.2.3 Esforço reprodutivo.....	22
3.2.4 Primeira maturação.....	23
4 Discussão	24
5 Conclusão	32
6 Referências	33

Resumo

A invasão de ecossistemas por espécies não-nativas é uma das maiores ameaças para biodiversidade e estrutura de comunidades. Dentre as 11 espécies de cirripédios que ocorrem nas estruturas do Iate Clube de Paranaguá, uma é considerada introdução histórica, três são introduzidas, quatro criptogênicas e três são nativas, sendo que as espécies com maiores densidades são *Amphibalanus reticulatus* (introduzida) e *Fistulobalanus citerosum* (nativa). Um dos mecanismos ecológicos que determina a possibilidade de estabelecimento das espécies introduzidas é a competição com as espécies nativas de uma região, sendo fundamental a manutenção dessas últimas para a resistência das comunidades naturais à invasão. Conhecer o crescimento inicial e o mecanismo reprodutivo de ambas as espécies é essencial para compreender suas estratégias competitivas, sendo o espaço o principal recurso limitante para assentamento e crescimento. O crescimento inicial foi avaliado através de fotografias tiradas em intervalos variáveis de dois a cinco dias durante 60 dias entre fevereiro e abril de 2010, a partir das quais foram medidos o diâmetro rostro carenal e o comprimento do opérculo de 11 animais em cada um dos dois tratamentos (aglomerado e solitário) e em cada espécie (*A. reticulatus* and *F. citerosum*), totalizando 44 indivíduos. Para análise reprodutiva, 15 indivíduos de cada espécie por mês foram estudados durante 15 meses. Observou-se a maturação dos ovos e mediu-se o diâmetro basal, o qual foi usado na relação entre classe de tamanho e presença de ovos. O número de ovos foi estimado para 8 indivíduos de cada espécie. Para avaliar o tamanho mínimo reprodutivo feminino, foram coletados 41 indivíduos de cada espécie no mês de fevereiro/2010 com diâmetro rostro-carenal variando de 4 a 13 mm, dos quais foram registrados o tamanho mínimo em que pelo menos um indivíduo apresentava cada estágio de maturação gonadal e, a partir da curva de crescimento gerada, pôde-se extrapolar a idade mínima para cada estágio. Em termos de crescimento, *A. reticulatus* e *F. citerosum* foram muito semelhantes, mas existiu uma leve tendência de *A. reticulatus* crescer mais rápido nos primeiros 30 dias. O tamanho final das espécies, no entanto, é semelhante. *Fistulobalanus citerosum* parece ter um padrão mais aglomerado de crescimento, com menor diferenciação na razão alométrica entre tamanho do opérculo e da base em relação a indivíduos crescendo de maneira isolada. Tanto a espécie introduzida quanto a nativa possuem grande esforço reprodutivo, com liberação de propágulos em todas as épocas do ano, esforço reprodutivo, tamanho e idade mínimos para maturação semelhantes. Existe uma pequena diferença no fato da espécie nativa possuir menor

proporção de indivíduos com ovos na faixa de tamanho inferior a 15 mm e os maiores indivíduos apresentarem maior número de ovos em relação a *A. reticulatus*. *Amphibalanus reticulatus* possui alto potencial invasor e já possui população estabelecida na Baía de Paranaguá com forte pressão de propágulo. A espécie nativa ainda se mantém em densidades superiores e sua alta capacidade reprodutiva bem como a capacidade de também colonizar substratos artificiais podem estar mantendo sua população, mesmo com a grande quantidade de novas espécies introduzidas na região. Observou-se que *A. reticulatus* ocorre em profundidades maiores e em regiões mais salinas que *F. citerosum*, o que também explica a simpatria regional das espécies. O fato da espécie nativa e da introduzida possuírem aspectos de história de vida semelhantes, como crescimento e reprodução indica grande potencial para competição entre elas, mas como a área de co-ocorrência das espécies é restrita, esta competição não parece prejudicar a existência da espécie nativa.

Abstract

The invasion of ecosystems by non-native species is one of the greatest threats to biodiversity and community structure. Among the 11 barnacle species that occur on the structures of the Yacht Club of Paranaguá one is considered a historic introduction three are introduced, four cryptogenic and three are native, and the species with higher densities are *A. reticulatus* (introduced) and *F. citerosum* (native). One of the ecological mechanisms that determine the possibility of establishment of introduced species is the competition with native species in a region, thus the maintenance of the latter is essential for the resistance of natural communities to invasion. Knowledge of the initial growth and reproductive system of both species is important to understand their competitive strategies, space being the main limiting resource for settlement and growth. The initial growth was assessed using photographs taken at varying intervals of two to five days during 60 days between february and april 2010, from which I measured the rostrum carinal diameter and length of operculum of 11 animals in each of two treatments (crowded and solitary) for each species (*A. reticulatus* and *F. citerosum*), totaling 44 individuals. For the reproductive analysis, 15 individuals of each species per month were checked for maturation of eggs and had their basal diameter measured which was used to relate the size class with the presence of eggs. The number of eggs was estimated for eight individuals of each species. To access the minimum size of reproductive females, I collected 41 individuals of each species in February/2010 with the rostrum carinal diameter ranging from 4 to 13 mm. The minimum size that an individual had each stage of gonadal maturation were recorded and I extrapolated the minimum age for each stage from the growth curve generated. In terms of growth, *A. reticulatus* and *F. citerosum* were very similar, but there is a slight tendency of *A. reticulatus* to grow faster in the first 30 days. The final size of the species, however are similar. *Fistulobalanus citerosum* seems to have a more crowded pattern of growth, with lower differentiation in the allometric size ratio between the operculum and base for individuals growing in isolation. Both the native and introduced species have high reproductive fitness, with the release of propagules in all seasons, reproductive effort, minimum size and age at maturity similar. There is a slight difference in the fact that native species have a smaller proportion of individuals with eggs in the size range under 15 mm, and larger individuals had less eggs than *A. reticulatus*. *Amphibalanus reticulatus* has a high invasive potential and already has an established population in the Bay of Paranaguá, generating strong propagule pressure. The native species still

remains at higher densities and its high reproductive capacity and the ability to colonize artificial substrates may also be keeping its population, even with the large amount of new introduced species in the region. Further, *A. reticulatus* occurs deeper and more saline regions than *F. citorosum*, what helps to explain the regional sympatry of the two species. The fact that both native and introduced species have similar life history in aspects such as growth and reproduction, indicates large potential for competition between them, but as the area of co-occurrence of the species is restricted, this competition does not seem to jeopardize the existence of native species.

1 Introdução

Mudanças globais têm causado variação não apenas na distribuição geográfica de espécies, mas também na abundância de populações locais. Por exemplo, a abundância de cracas aumentou cerca de cinco vezes em 100 anos em um estuário nos Estados Unidos, devido ao aumento da população da espécie nativa e à introdução de uma nova espécie (Boudreaux et al., 2008), o que pode estar relacionado ao crescimento da população humana e de substratos artificiais submersos disponíveis para o recrutamento de cracas, tais como barcos e píeres (Moore & Frue, 1959; Glasby et al., 2007). A invasão de ecossistemas por espécies não-nativas é um dos efeitos das mudanças globais e uma das maiores ameaças para biodiversidade e estrutura de comunidades (Carlton, 1989).

As estruturas de portos e marinas disponibilizam novos habitats e substratos artificiais para espécies potencialmente invasoras, sendo áreas preferenciais para chegada de organismos introduzidos (Floerl & Inglis, 2003), os quais são favorecidos ao se estabelecerem e aumentarem suas fontes de propágulos, facilitando a colonização de outros tipos de substratos (Tyrrell & Byers, 2007). A Marina do Iate Clube de Paranaguá (PR) possui registros de ocorrência de onze espécies de cracas, das quais *Megabalanus tintinnabulum* (Linnaeus, 1758) é considerada introdução histórica, três são consideradas introduzidas: *Amphibalanus reticulatus* (Utinomi, 1967), *Striatobalanus amaryllis* (Darwin, 1854), *Megabalanus coccopoma* (Darwin, 1854), quatro criptogênicas: *Amphibalanus improvisus* (Darwin, 1854), *Amphibalanus amphitrite* (Darwin, 1854), *Amphibalanus eburneus* (Gold, 1841) e *Balanus trigonus* (Darwin, 1854) e três espécies nativas: *Chthamalus proteus* (Dando & Southward, 1980), *Microeuraphia rhizophorae* (Oliveira, 1940) e *Fistulobalanus citerosum* (Henry, 1973) (Neves et al., 2007; Neves & Rocha, 2008; Cangussu et al., 2010). Dentre as espécies introduzidas existentes na região portuária de Paranaguá, somente *A. reticulatus* se destaca pelo alto potencial de colonização, pois apresenta elevado número de recrutas no período de reprodução, indicando um alto investimento reprodutivo e capacidade de ocupação do substrato (Cangussu, 2009).

As duas espécies com maiores densidades em substratos fixos no Iate Clube de Paranaguá são *A. reticulatus* (introduzida) e *F. citerosum* (nativa), de acordo com um trabalho realizado no local, o qual sugeriu uma possível competição entre elas (Rocha et al., 2010). Além de substratos artificiais, as duas espécies já foram descritas co-ocorrendo em ambiente natural no Nordeste, fixas diretamente em raízes de mangue ou

em ostras e mexilhões e em pedras e conchas vazias no sedimento (Farrapeira, 2010).

Um dos mecanismos ecológicos que determina a possibilidade de estabelecimento das espécies introduzidas é a competição com as espécies nativas de uma região, sendo fundamental a manutenção dessas últimas para a resistência das comunidades naturais à invasão. Os organismos residentes em uma comunidade podem afetar o recrutamento de várias maneiras, uma delas é através da redução na quantidade de espaço disponível para a colonização (Osman & Whitlatch, 1995).

Amphibalanus reticulatus é considerada nativa do Japão (Zvyagintsev, 2003) e é encontrada em latitudes tropicais em todo o mundo (Foster, 1980; Young, 1998; Jones et al., 2000). Foi introduzida no Brasil por bioincrustação e/ou água de lastro de navios (Lopes, 2009), sendo a primeira ocorrência reportada em 1990 em Pernambuco, em seguida na Bahia em 1992 (Farrapeira-Assunção, 1990; Young, 1998) e em 1996 a espécie foi encontrada no Rio de Janeiro (Silva, 1998). A primeira ocorrência registrada no sul do Brasil foi na cidade de Paranaguá em 2004 (Neves & Rocha, 2008) e um estudo mais antigo (1987-88) de recrutamento em placas acrílicas não detectou a espécie na região (Correia, 1990). *Amphibalanus reticulatus* segue a rota de dispersão na mesma direção que a Corrente do Brasil e é facilitada pelo movimento de navios ao longo da costa (Farrapeira, 2009). É considerada eurialina, sendo adaptada tanto para ambientes marinhos quanto estuarinos, assentando tanto em substratos artificiais quanto naturais (Farrapeira, 2009). A história de vida desta espécie já foi estudada em sua possível região de origem (Japão e China), onde apresenta grande potencial reprodutivo, levando cerca de dezoito dias após assentamento para desenvolver gônadas (Cai & Huang, 1981 *apud* Cai & Huang, 1986). Os estudos realizados com *A. reticulatus* no Brasil já consideraram o crescimento (Mayer-Pinto, 2004), as taxas de recrutamento (Mayer-Pinto, 2004; Cangussu, 2009; Rocha et al., 2010), biogeografia (Farrapeira, 2010), bioinvasão (Farrapeira et al., 2007; Ignacio et al., 2010), tolerância fisiológica (Veiga, 2009) e zonação vertical (Farrapeira et al., 2009), mas seus aspectos reprodutivos ainda não foram abordados.

Fistulobalanus citerosum é nativa do Brasil, ocorrendo em regiões estuarinas do Rio Grande do Sul ao Pará (Young, 1998; Farias et al., 2003; Marques-Silva et al., 2006; Silva et al., 2006), mas sua biologia reprodutiva e crescimento nunca foram estudados. É considerada mais eurialina e euritérmica que a espécie introduzida, *A. reticulatus*, possuindo maior plasticidade às variações ambientais (Veiga, 2009). Um estudo comparando variáveis ambientais e assentamento de *F. citerosum* no Pará

mostrou maior abundância em períodos com salinidades mais baixas (Farias et al., 2003), enquanto estudos em ambientes marinhos no Paraná não encontraram esta espécie (Silva, 2001; Bumbeer, 2010), sendo assim uma espécie preferencialmente estuarina.

Entender o crescimento inicial e o processo reprodutivo de ambas as espécies é essencial para compreender suas estratégias competitivas, sendo o espaço o principal recurso limitante para assentamento e crescimento.

A reprodução das cracas é influenciada por diversos fatores, tais como: salinidade (Sandison, 1966; Barnes, 1989); aglomeração dos indivíduos (Wu, 1981; Wethey, 1984; Leslie, 2005); temperatura (Bousfield, 1954; Patel & Crisp, 1960; Hines, 1978; Yan & Miao, 2004; Desai et al., 2006; Berger, 2009); produtividade primária (Bertness et al, 1991; Leslie et al, 2005; Desai et al., 2006); disponibilidade de alimento (Barnes & Barnes, 1967; Berger, 2009) e poluentes (Wu e Levings, 1980).

A partir da ideia de que a estação reprodutiva de uma espécie depende das condições favoráveis do meio, a sazonalidade das populações de uma mesma espécie pode variar de acordo com sua localização geográfica. Por outro lado, a diferença na tolerância à temperatura entre espécies simpátricas possibilita que cada espécie se reproduza em uma época do ano, diminuindo a competição entre elas. A temperatura impõe limites para a reprodução e é ecologicamente importante na distribuição latitudinal das cracas (Barnes, 1989). Por exemplo, *Amphibalanus amphitrite* se reproduz apenas nos meses mais quentes em regiões temperadas, sendo cerca duas a três vezes por estação reprodutiva na Suécia e de cinco a seis vezes nos Estados Unidos, enquanto que na Índia seu período reprodutivo se estende por todo o ano (Barnes, 1989).

As espécies de cracas podem ser agrupadas em cinco categorias, baseadas em seus padrões reprodutivos: 1) Padrão Bóreo-ártico - reprodução única e com grande número de ovos incubados durante o inverno; 2) Padrão de algumas espécies de águas frias - pequeno número de reproduções no inverno e primavera; 3) Padrão variável encontrado em muitas espécies de águas quentes e subtropicais - muitas reproduções pequenas durante o verão; 4) Padrão de verão modificado, com poucas reproduções; e 5) Padrão de reprodução contínua, durante todo o ano (Hines, 1978).

Na China, *A. reticulatus* possui sua estação reprodutiva começando em abril e terminando em dezembro, verão e primavera (Cai & Huang, 1986). Uma das perguntas deste trabalho foi avaliar se o período reprodutivo em Paranaguá, região onde a espécie

foi introduzida, se manteria nestas mesmas estações do ano, já que as variações de temperatura da água em Paranaguá não são tão acentuadas como na região de origem da espécie.

A cracas são hermafroditas e se reproduzem através de pseudo-cópula, assim chamada pelo fato do pênis do macho funcional transferir o sêmen para a cavidade do manto da fêmea, e não na parte final de seu aparelho reprodutivo (Barnes et al., 1977). Os grupos de acasalamento são formados pelos indivíduos próximos, em que uma fêmea funcional libera o sinal de que está com ovário maduro e os machos ao redor começam a cópula, sendo uma fêmea capaz de aceitar a inserção de até seis machos (Barnes et al., 1977; Kelly & Sanford, 2010).

Após a fertilização dos ovos, estes são incubados na cavidade, onde ficam expostos à corrente respiratória do adulto, a qual provê oxigênio para os embriões em desenvolvimento, no entanto, não há conexão metabólica entre adulto e embriões (Barnes et al., 1977; Barnes, 1989). Os ovos desenvolvem-se e eclodem na cavidade do manto, liberando a larva no estágio nauplius 1, a qual vai para o plâncton, onde passa por mais cinco estágios naupliares filtradores até metamorfosear-se no último estágio larval não mais filtrador e sim lecitotrófico de larva cipris (Bousfield, 1954).

Para o desenvolvimento larval de *A. reticulatus* são necessários em média cinco dias em laboratório (Thiyagarajan et al., 1997), o que varia muito conforme a temperatura, ou seja, quanto mais quente, mais rápido. Por exemplo, *Megabalanus coccopoma* leva 20 dias em 20° C e 6 dias em 25° C (Severino & Resgalla, 2005). Esta informação é inexistente para *F. citerosum*.

As larvas cipris não assentam ao acaso, exercendo escolha do habitat e atrasando a metamorfose até que condições favoráveis sejam encontradas (Crisp & Meadows, 1962). Este comportamento de assentamento inclui forte afinidade a membros de sua própria espécie (Knight-Jones, 1953), o que favorece o assentamento gregário.

A forma de crescimento da maioria das cracas é dependente da densidade (Darwin, 1854), sendo que indivíduos em baixas densidades ou solitários são cônicos e baixos, enquanto que em agregações de altas densidades predominam indivíduos altos e cilíndricos (Wethey, 1984). Indivíduos que ocorrem solitários mostram maiores taxas de crescimento quando comparados aos aglomerados (Desai, 2002).

A agregação de indivíduos levando à aglomerados aumenta a competição por espaço e contribui para maior mortalidade (Barnes & Powell, 1950; Connel, 1961). No aglomerado os indivíduos estão sujeitos a três tipos de competição por espaço por

interferência: deslocamento, em que a base de um indivíduo cresce por baixo da base do outro; esmagamento, em que dois ou mais indivíduos acabam esmagando um indivíduo no meio deles; e o terceiro, epibiose, em que os indivíduos crescem uns em cima dos outros, podendo dificultar a alimentação e crescimento do indivíduo abaixo (Connell, 1961).

Quando os indivíduos de cracas se fixam muito próximos uns dos outros, pode haver interferência na atividade dos cirros, assim como competição por alimento, prejudicando a alimentação diminuindo portanto, o consumo de energia (Wu, 1980; Crisp & Bourget, 1985) e como consequência, a taxa de crescimento.

Da mesma maneira que existe diferença no consumo de energia, há diferenças na alocação de energia entre indivíduos aglomerados e solitários, sendo que indivíduos solitários dispõem maior energia na produção de ovos (Wu et al., 1977), enquanto que os indivíduos aglomerados usam maior proporção da energia consumida na produção de tecido do corpo e na produção de uma carapaça mais alta para aumentar a área de filtração da população, permitindo que os indivíduos aumentem ingestão de alimento quando a competição intraespecífica por comida é maior (Wu et al., 1977). A seleção natural deve favorecer os indivíduos em agregações que investem mais em defesa contra esmagamento (carapaça grossa), pois sem defesa eles não devem sobreviver para reproduzir (Wetthey, 1984). O número absoluto de ovos, assim como a proporção de energia investida na produção de ovos, são reduzidos nos indivíduos aglomerados (Wu et al., 1977; Wu, 1980).

Por outro lado, o fenômeno de assentamento gregário em cracas indica que a aglomeração pode ser benéfica para os indivíduos em alguns casos (Wetthey, 1984). Afinal, quais vantagens as cracas podem obter do comportamento aglomerado que poderiam equilibrar um custo tão elevado de desvantagens e fazer o aglomerado uma característica digna de ser retida no curso da evolução destes organismos? Agregação em cracas pode permitir que indivíduos fertilizem mais indivíduos aumentando, portanto, o fluxo gênico em populações sésseis (Wu, 1980). Também pode ser vantajoso para uma espécie de craca agregar-se e monopolizar certa área, reduzindo a abundância de competidores interespecíficos por espaço (outras espécies de cracas, mexilhões), impedindo também que a presença de qualquer outro colonizador interespecífico atue como barreira física no processo de procura do pênis do macho ativo pela fêmea ativa, interferindo na fertilização cruzada da população (Wu, 1980). O assentamento gregário pode ser eficiente ao levar a larva a ambientes que já se revelaram adequados para a

sobrevivência da espécie (Knight-Jones, 1953). Agregação poderia também ajudar na mobilização de matéria particulada, facilitando a filtração da população sésil (Crisp, 1964 *apud* Wu, 1981) em ambientes com fraca correnteza.

Além disso, valor evolutivo da agregação depende da escala de observação, pois o que pode parecer maléfico no ponto de vista do indivíduo pode ser benéfico para a população em escala mais geral e, vice-versa. Um estudo comparando populações experimentais aglomeradas e solitárias mostrou que o fluxo energético e a produção de ovos e tecido do corpo da população aglomerada foi maior em unidade/área que a população solitária, pois a população aglomerada possuía cinco vezes mais indivíduos (Wu, 1980). Sendo assim, o comportamento gregário pode ser menos vantajoso para o indivíduo e mais vantajoso para a população.

Existe também a diferença no comportamento aglomerado entre as espécies, pois o fato da fecundidade aumentar em altas densidades em algumas espécies pode ter servido como força seletiva adicional para manutenção do comportamento de assentamento gregário no “pool” genético e pode ter sido responsável pela expansão deste traço primitivamente (Wethey, 1984). Já nas espécies em que a fecundidade diminui em altas densidades, existe maior tendência da seleção favorecer comportamento de assentamento territorial (Wethey, 1984). Esta linha de raciocínio nos leva à ideia de que, a partir da intensidade de aglomeração em cada espécie e das vantagens ou desvantagens deste comportamento, temos a resposta de como este traço evoluiu em cada uma delas.

A taxa de crescimento em cracas pode ser afetada negativamente por diversos fatores, tais como: agentes poluidores (Wu & Levings, 1980); presença de algas em sua carapaça (Barnes, 1955); atividade reprodutiva (Crisp & Bourget, 1985); descarga de rios (Moore & Frue, 1959); densidade populacional, organismos competidores e parasitas (Crisp & Bourget, 1985). Por outro lado, os fatores que estão relacionados positivamente com a taxa de crescimento são: altas temperaturas, o que estimula atividade dos cirros, consumo de alimento e assimilação de energia (Anderson, 1994), velocidade e força da corrente de água (Crisp & Bourget, 1985) e qualidade/quantidade de alimento (Barnes & Barnes, 1959a).

O crescimento varia de acordo com a estação do ano, sendo maior a taxa de crescimento entre primavera e verão e menor no outono e inverno (Moore, 1934a; Barnes & Barnes, 1954). As variações sazonais na taxa de crescimento envolvem uma gama complexa de fatores, incluindo o estado fisiológico do animal, assim como a

temperatura do ambiente, níveis de nutrientes e diferenças populacionais (Crisp & Bourget, 1985).

Como na maioria dos invertebrados, a taxa de crescimento dos cirripédios tende a ser exponencial quando os indivíduos são juvenis e com o aumento da idade e maturidade, esta taxa diminui até estabilizar-se (Moore, 1934a; Crisp & Bourget, 1985). A maioria dos trabalhos sobre taxas de crescimento em cracas utilizaram grandes intervalos de tempo entre as medidas, por exemplo: um a dois meses (Moore, 1934a; Barnes & Barnes, 1954), três meses (Shinen & Navarrete, 2010) e até um ano (Moore, 1934b). Para que o padrão inicial de ocupação de espaço seja melhor entendido, é interessante que intervalos menores entre as medidas sejam aplicados, entre três dias e uma semana (Iwaki & Hattori, 1987; Mayer-Pinto, 2004), embora trabalhos com esta escala temporal sejam escassos.

Deste modo, o presente estudo objetiva avaliar o crescimento inicial em situações de indivíduos aglomerados e solitários, tanto para *A. reticulatus* como *F. citerosum*. Assim como avaliar os seguintes parâmetros reprodutivos: período reprodutivo; relação entre classe etária e presença de ovos; esforço reprodutivo (número de ovos); e tamanho mínimo reprodutivo (diâmetro rostro carenal) de *A. reticulatus* e *F. citerosum* para entender o potencial de interação entre as duas espécies na região de estudo.

2 Materiais e Métodos

2.1 Área de Estudo

Os indivíduos foram coletados no do Iate Clube de Paranaguá (25°31'S, 48°30'W; Fig. 1), localizado no rio Itiberê, o qual banha a cidade de Paranaguá e a separa da Ilha dos Valadares. Nas margens do rio existem áreas de manguezais que foram fortemente impactadas devido à expansão da cidade (Caneparo, 2000). O Iate Clube de Paranaguá apresenta dois píeres, constituídos de uma passarela central, que é suportada por colunas de concreto, e de flutuadores de fibra de vidro recobertos de madeira, que são conectados à passarela por rampas, de cada lado da mesma. Próximo ao Iate Clube está o porto de Paranaguá (Fig.1), considerado o mais importante da região sul do Brasil (Neves et al., 2007). Ambos estão situados na Baía de Paranaguá, a qual faz parte de um grande sistema estuarino que se estende do sul do estado de São Paulo até o Paraná. A salinidade varia de 12 a 29 ppm no verão e de 20 a 34 ppm no

inverno e a temperatura da água varia de 23° a 30°C no verão e de 18° a 25°C no inverno (Lana et al., 2001). Este sistema apresenta vários habitats que poderiam fornecer substrato para o estabelecimento de *A. reticulatus*, como costões rochosos nas ilhas e as raízes dos manguezais.

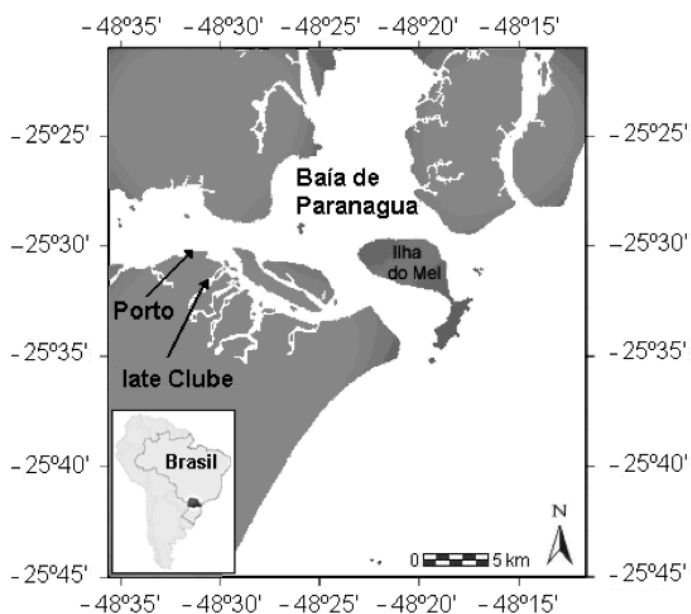


Fig. 1 Mapa da localização geográfica do Iate Clube de Paranaguá e do Porto de Paranaguá (PR).

2.2 Crescimento

Estudos ecológicos de crescimento em cracas utilizam-se de vários parâmetros determinados por medidas repetidas da carapaça (Barnes & Barnes, 1959b), como o volume da carapaça calculado através da altura e do diâmetro da base (Moore, 1934a), a área da base calculada pelo diâmetro lateral e rostro-carenal (Bookhout & Costlow, 1959), a área do opérculo (Shinen & Navarrete, 2010), comprimento do opérculo (Mayer-Pinto, 2004) e, mais frequentemente, o diâmetro da base medido no eixo rostro carenal (Barnes & Powell, 1953; Barnes & Barnes, 1954, 1959b; Barnes, 1955; Hurley, 1973).

Neste estudo foram usadas duas medidas de crescimento para *F. citerosum* e *A. reticulatus*: o comprimento do opérculo (abertura da carapaça) e o diâmetro rostro carenal (diâmetro basal) (Fig. 2) para comparação entre dois tratamentos: aglomerado, em que os organismos (intra e inter específicos) cresceram sem manipulação, a média de indivíduos por campo (densidade média) foi de 8 (mín = 7, máx = 11) para *A. reticulatus* e de 11 (mín = 7, máx = 17) para *F. citerosum*; e solitário, em que houve manipulação para retirada dos recrutas ao redor e o crescimento ocorreu sem limitação

de espaço.

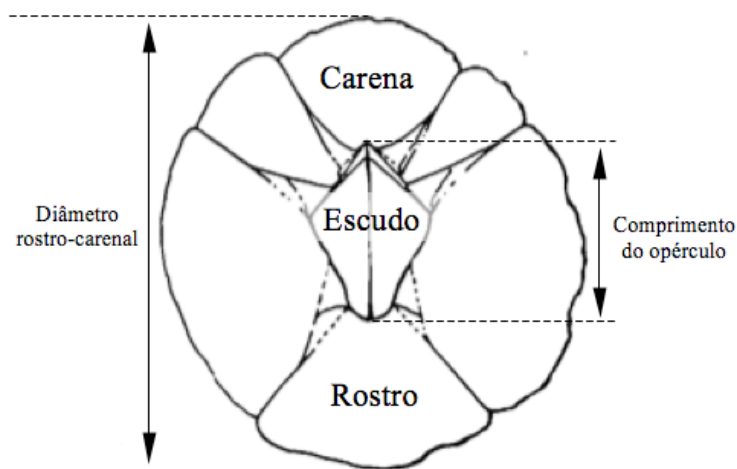


Fig. 2 Esquema da morfologia externa de uma craca, mostrando os parâmetros medidos: diâmetro rostro-carenal e comprimento do opérculo.

Para avaliação do crescimento inicial das duas espécies, foram colocadas cinco placas de polietileno fixas a um tubo de PVC junto ao píer principal do Iate Clube de Paranaguá no dia 12 de fevereiro/2010. Entre os dias 24 de fevereiro e 13 de abril foram escolhidos 46 campos circulares de aproximadamente 2 cm de diâmetro, distribuídos entre as cinco placas colocadas, os quais foram mapeados e fotografados com escala sob lupa em intervalos variáveis entre dois e cinco dias.

A partir das fotos foram medidos o diâmetro rostro-carenal e o comprimento do opérculo de 44 animais, sendo 11 aglomerados e 11 solitários para cada uma das duas espécies. Os organismos foram medidos com o programa Image J, sendo que cada indivíduo foi acompanhado por no mínimo 7 e no máximo 18 vezes. A maioria dos casos em que o total de medidas foi inferior a 18 foi devido à mortalidade dos mesmos.

Como as placas ficaram 12 dias imersas antes da primeira foto ser tirada, extrapolou-se a idade dos organismos maiores que 0,5 mm na primeira observação através de uma curva quadrática do comprimento do opérculo pela idade de pelo menos um organismo que recrutou antes do início das observações e que, portanto começou a ser medido com o tamanho da base de 0,5 mm (considerado como dia zero), tamanho aproximado do indivíduo recém metamorfoseado, em cada tratamento por espécie. As equações das curvas usadas para extrapolação foram: *A. reticulatus* solitário: opérculo = $-0.239941 + 0.0981661 \text{ idade} + 0.0054166 (\text{idade}-9.875)^2$ e aglomerado: opérculo =

$0.1385429 + 0.0974132 \text{ idade} + 0.0013662 (\text{idade}-9.06667)^2$ e *F. citerosum* solitário: opérculo = $-0.116738 + 0.0729828 \text{ idade} + 0.0047678 (\text{idade}-10.2)^2$ e aglomerado = opérculo = $-0.047131 + 0.0845379 \text{ idade} + 0.0037029 (\text{idade}-9.6)^2$.

Após plotar os tamanhos de todos os indivíduos em todas as observações em ambos tratamentos e ambas as espécies no decorrer do tempo, ajustou-se uma curva cúbica para diâmetro e outra para comprimento do opérculo, resultando no padrão geral de crescimento para as duas espécies nos dois tratamentos. Os resíduos da curva de crescimento geral foram analisados por ANOVA de duas vias, considerando duas fontes de variação: espécie (*A. reticulatus* e *F. citerosum*) e tratamento (solitário ou aglomerado). Testou-se a presença de interação entre espécie e tratamento, tanto para comprimento do opérculo quanto para diâmetro rostro carenal, e quando a interação não foi significativa, rodou-se novamente o modelo desconsiderando essa interação.

Para avaliar o potencial de crescimento das duas espécies foram utilizados apenas os dados do tratamento solitário, os quais foram plotados para ajustamento de uma curva cúbica e as médias dos resíduos dos indivíduos foram avaliadas através do Teste *t*-Student para comparação entre as espécies.

O valor máximo de crescimento (diâmetro e comprimento do opérculo) de indivíduos com idade igual ou maior a 45 dias foi comparado entre espécies e entre tratamentos pelo Teste *t*-Student.

Através de regressão linear avaliou-se a relação entre diâmetro e comprimento do opérculo nos dois tratamentos para cada espécie, usando as inclinações das retas para verificar diferença entre os tratamentos.

2.3 Reprodução

2.3.1 Período reprodutivo

Métodos tradicionais para avaliar o desenvolvimento de gônadas de cirripédios são geralmente baseados em observações macroscópicas e descrições das gônadas (tamanho, cor, textura) (Barnes, 1963; Hines, 1978; O'Riordan et al., 1995). Deste modo, para avaliar o período reprodutivo de *Amphibalanus reticulatus* e *Fistulobalanus citerosum* quinze indivíduos de cada espécie foram coletados aleatoriamente a intervalos de aproximadamente um mês, de junho de 2009 a setembro de 2010, com exceção do mês de janeiro, o qual teve uma coleta (29/jan) com apenas 12 indivíduos de *A. reticulatus*. Nestes indivíduos foi medido o diâmetro basal na direção rostro-carenal e

os mesmos foram classificados quanto ao estágio reprodutivo feminino mais avançado, como descrito a seguir.

A definição dos estágios femininos levou em consideração apenas a presença de massa de ovos ou larvas incubadas, sendo os estágios de maturação do ovário não considerados. Deste modo, o estágio 0 foi definido quando a craca não possuía massa de ovos nem larvas, podendo estar ou não com ovários em maturação, enquanto que no estágio 1 havia a presença de ovos ainda sem o olho naupliar, no estágio 2 ovos já com olho naupliar e no estágio 3, larvas náuplio 1 já eclodidas (modificado de Zabin et al., 2007).

2.3.2 Relação entre classe etária e presença de ovos/larvas

Do total de cracas analisadas para avaliar o período reprodutivo (252 de *A. reticulatus* e 255 de *F. citerosum*) foi verificada a relação entre tamanho da base e presença de ovos/larvas (em que juntaram-se os estágios 1, 2 e 3 citados na metodologia acima - item 2.3.1) ou ausência de ovos (estágio 0). Para isto, os indivíduos de cada espécie foram divididos em 4 classes de tamanho, sendo pertencentes à classe 1 os indivíduos menores que 15 mm, à classe 2 os indivíduos com tamanho igual ou maior a 15 mm e menores que 20 mm, à classe 3 aqueles iguais ou maiores a 20 mm e menores que 25 mm e à classe 4 os indivíduos iguais ou maiores a 25 mm. Através do teste de χ^2 testou-se a hipótese nula de que a presença de ovos independe da classe de tamanho, ou seja, todas as classes de tamanho possuem a mesma proporção de indivíduos com e sem ovos.

2.3.3 Esforço reprodutivo

O número de ovos (estágio 1) foi estimado para oito indivíduos de cada espécie. Para isto, a massa de ovos de cada craca foi diluída em 50 mL de água e posteriormente três alíquotas de 100 μ L foram observadas sob microscópio estereoscópico para contagem (adaptado de Dionísio et al., 2007). Nestes organismos foram também medidos o diâmetro rostro-carenal e o comprimento do escudo, o qual foi retirado da carapaça para medição mais precisa da estrutura. Usou-se o teste *t*-Student para verificar se o número de ovos era diferente entre as espécies e o modelo de regressão linear para averiguar a existência de relação entre número de ovos e tamanho do indivíduo (comprimento do escudo).

2.3.4 Primeira maturação

Para avaliar o tamanho mínimo reprodutivo feminino, foram coletados 41 indivíduos de cada espécie no mês de fevereiro/2010 com diâmetro rostro-carenal variando de 5 a 13 mm em *F. citerosum* e de 4 a 12 mm em *A. reticulatus*. Os tamanhos mínimos para coleta foram baseados no tamanho mínimo para identificação precisa dos indivíduos. O mês de fevereiro foi escolhido pelo fato das altas temperaturas (verão) favorecerem a maturação. Nestes organismos foram medidos o diâmetro rostro-carenal e avaliado o estágio da gônada feminina. Registrou-se então o tamanho mínimo em que um indivíduo apresentava cada estágio gonadal descrito a seguir.

A diferenciação dos estágios gonadais (0-IV) foi baseada na condição de coloração e desenvolvimento do ovário de acordo com Anil et al. (1995). No estágio 0, o ovário está ausente. No estágio I o ovário é granular e apresenta uma fina camada cor creme do tecido ovariano na membrana basal. No estágio II o ovário é amarelo cremoso e ocupa um terço da cavidade do manto. No estágio III (estágio maduro), ovos ocupam maior parte da cavidade (amarelo vivo) e no estágio IV ovos com olho naupliar visíveis ou larvas já eclodidas são presentes.

Através da curva cúbica de crescimento inicial no tratamento solitário (item 2.2) e do tamanho (diâmetro rostro carenal) mínimo reprodutivo, foi possível estimar quantos dias após assentamento são necessários para cada espécie tornar-se madura, ou seja, o tempo mínimo em que a espécie é capaz de produzir propágulos.

O nível de significância considerado para todas as análises estatísticas foi de $\alpha = 0,05$.

3 Resultados

3.1 Crescimento

Não houve interação entre espécie e tratamento no teste de variância das médias dos resíduos, tanto para comprimento do opérculo quanto para diâmetro, o que mostra que as duas espécies apresentaram a mesma tendência tanto no aglomerado quanto no solitário.

O crescimento da base dos indivíduos (diâmetro rostro-carenal) foi diferente entre as espécies ($P < 0,05$) e entre os tratamentos ($P < 0,05$) (Tabela 1). Tendo em vista que quando a média dos resíduos é positiva o crescimento é maior ou mais rápido que o geral e vice versa, temos que *A. reticulatus* possui crescimento levemente maior (média

dos resíduos = 0,06) que *F. citerosum* (média dos resíduos= -0,06), enquanto que entre tratamentos, o solitário possui maior taxa de crescimento (média dos resíduos = 0,1) que aglomerado (média dos resíduos = - 0,1).

O crescimento do opérculo ocorre de maneira equivalente independente do tratamento e da espécie, não sendo um parâmetro eficiente para medir diferenças na densidade populacional nestas espécies, já que o teste de variância entre as médias dos resíduos do comprimento do opérculo (Tabela 1) não demonstrou diferenças entre tratamentos e nem entre espécies.

Tabela 1 Análise de variância dos resíduos dos valores do diâmetro e do opérculo em relação à curva média de crescimento (ver texto).

Resíduos: diâmetro rostro-carenal					
Causas de variação	GL	SQ	QM	F	p
Modelo (tratamento/ espécie)	2	0,6579	0,3289	8,4478	<0,05
Resíduo	39	1,5186	0,0389		
Total	41	2,1765			
Resíduos: comprimento Opérculo					
Causas de variação	GL	SQ	QM	F	p
Modelo (tratamento/ espécie)	2	0,0402	0,0201	0,6963	>0,05
Resíduo	39	1,1255	0,0289		
Total	41	1,1657			

A partir das curvas de crescimento do diâmetro rostro carenal no tratamento solitário (Fig. 3), pode-se notar a semelhança nos padrões entre a espécie nativa e introduzida, de modo que as médias dos resíduos entre as duas espécies foram consideradas iguais ($t= 0,37$; $GL= 20$; $p>0,05$). Percebe-se uma leve tendência de *A. reticulatus* crescer mais rapidamente nos primeiros 30 dias, até que *F. citerosum* se iguala e passa a ser levemente mais rápida, chegando ao fim dos 60 dias com as duas espécies apresentando tamanhos aproximados.

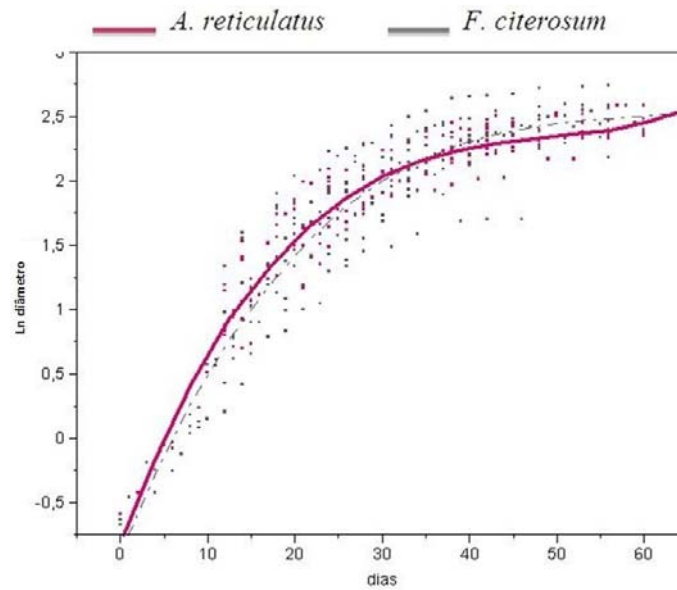


Fig. 3 Curva de crescimento do diâmetro rostro carenal no tratamento solitário para *A. reticulatus*: $r^2 = 0,90$; $[\ln \text{ diâmetro} = 1,0908992 + 0,0313873 \text{ dias} - 0,0012923 (\text{dias} - 30,6034)^2 + 2,3226e-5 (\text{dias} - 30,6034)^3]$ e *F. citerosum*: $r^2 = 0,89$; $[\ln \text{ diâmetro} = 0,7674631 + 0,040967 \text{ dias} - 0,0012835 (\text{dias} - 30,6034)^2 + 0,0000152 (\text{dias} - 30,6034)^3]$.

Assim como as curvas de crescimento do diâmetro rostro-carenal, as curvas do comprimento do opérculo no tratamento solitário são muito semelhantes entre as espécies, enquanto no tratamento aglomerado existe uma tendência de *F. citerosum* diminuir a taxa de crescimento tanto do diâmetro quanto do opérculo, tornando-se mais cilíndrica que *A. reticulatus* (Fig. 4).

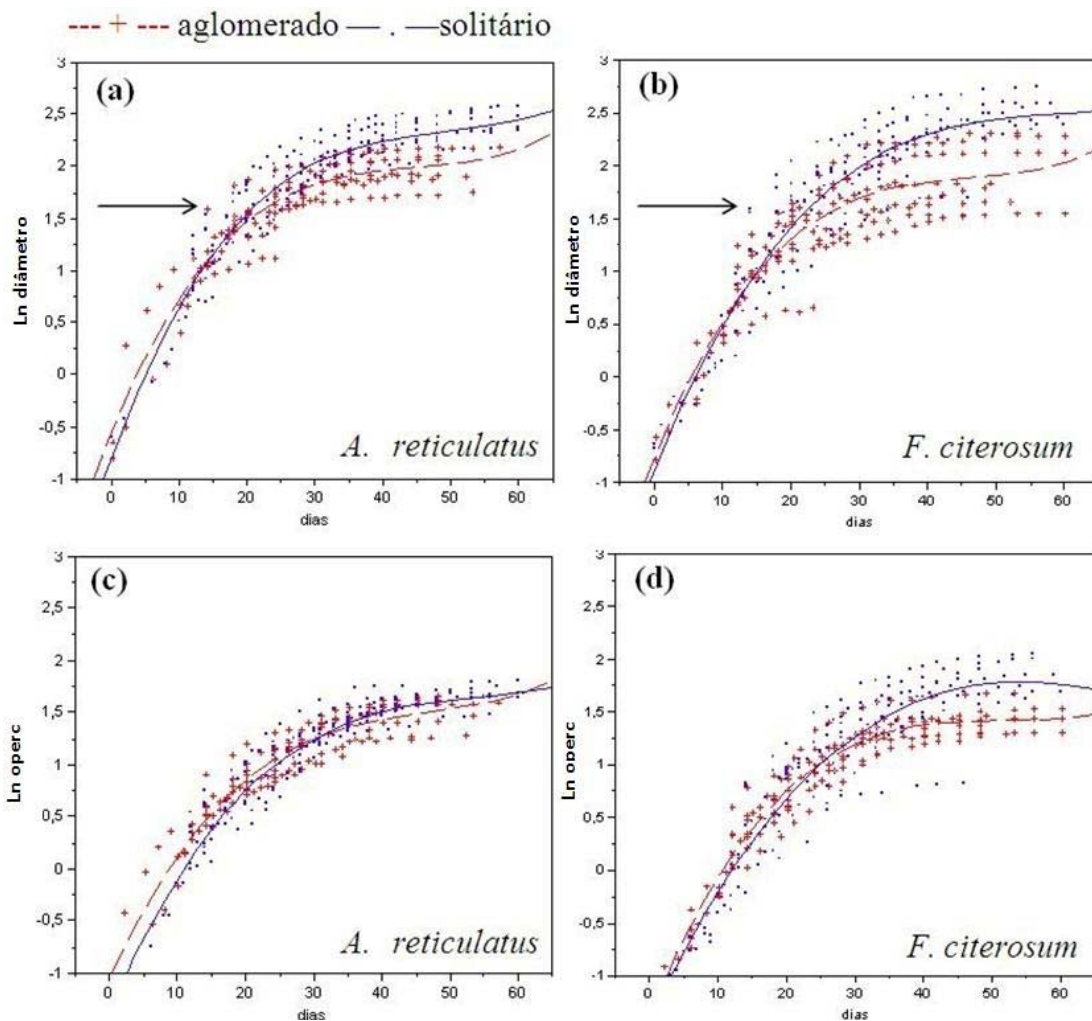


Fig. 4 Relação entre diâmetro da base (Ln) e idade em a) *A. reticulatus*, b) *F. citerosum* e relação entre comprimento do opérculo (Ln) e idade em c) *A. reticulatus* e d) *F. citerosum* nos dois tratamentos, sendo aglomerado em vermelho e solitário em azul. As flechas (em a e b) indicam o tamanho mínimo em que se inicia o investimento em gônadas para cada espécie (ver tabela 2).

Nos indivíduos que viveram 45 dias ou mais o tamanho máximo atingido foi comparado entre as espécies e entre os tratamentos, tanto para comprimento do opérculo quanto para diâmetro basal, com a finalidade de averiguar se existe diferença no potencial máximo de crescimento entre as espécies e entre os tratamentos. Para *A. reticulatus*, o diâmetro basal máximo ($t = 5,25$; $GL = 14$; $p < 0,05$) e o comprimento máximo do opérculo ($t = 2,27$; $GL = 14$; $p < 0,05$) foram maiores no tratamento solitário. O mesmo ocorreu em *F. citerosum*, tanto para diâmetro basal ($t = 4,67$; $GL = 13$; $p < 0,05$), como comprimento do opérculo ($t = 2,89$; $GL = 13$; $p < 0,05$). Desta forma, percebeu-se que os valores máximos de tamanho do opérculo foram diferentes entre os tratamentos para ambas as espécies, ao contrário do teste que analisou todas as medidas (Tabela 1) para o qual o crescimento do opérculo foi o mesmo independente do tratamento.

As espécies, por outro lado não diferiram entre si nem no comprimento máximo do opérculo ($t= 1,75$ GL= 13 $p>0,05$), nem no diâmetro máximo da base ($t= 0,74$ GL= 13 $p>0,05$) no tratamento aglomerado bem como no tratamento solitário, em que o máximo crescimento do opérculo ($t= 1,02$ GL= 16 $p>0,05$) e do diâmetro ($t= 0,47$ GL= 16 $p>0,05$) foram semelhantes.

A relação de crescimento entre comprimento do opérculo e diâmetro basal foi linear no tratamento solitário para ambas as espécies, enquanto que quando existe limitação de espaço, ou seja, no tratamento aglomerado, o diâmetro basal reduz crescimento, mas o opérculo não, mudando a relação entre as duas medidas e consequentemente o formato dos indivíduos, os quais se tornam mais cilíndricos (Fig. 5).

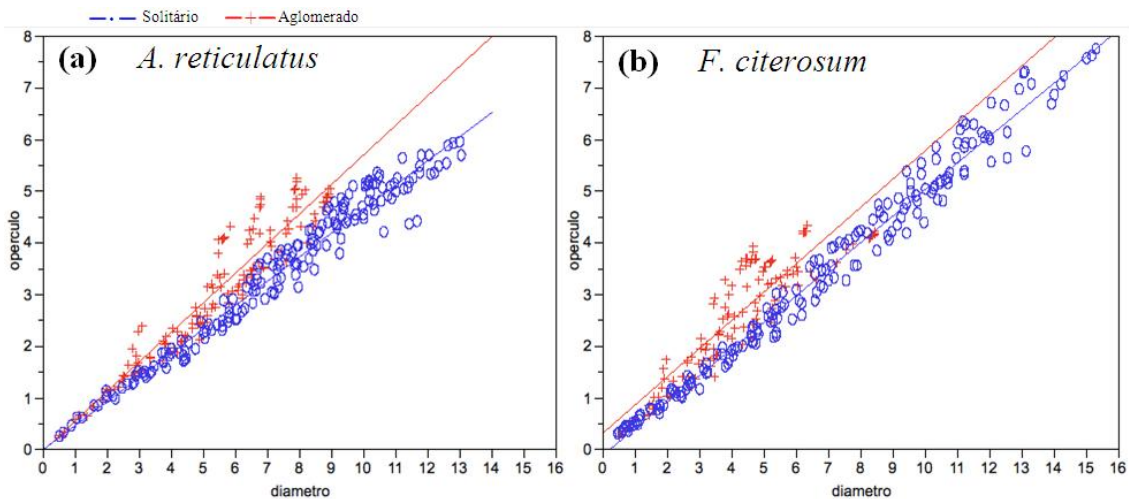


Fig. 5 Relação entre comprimento do opérculo (mm) e diâmetro rostro carenal (mm) em cada tratamento para a) *A. reticulatus* solitário: $r^2 = 0,97$; (opérculo = $-0,002 + 0,47$ diâmetro) e aglomerado: $r^2 = 0,91$; (opérculo = $-0,01 + 0,57$ diâmetro) e b) *F. citerosum* solitário: $r^2 = 0,98$; (opérculo = $-0,108193 + 0,52$ diâmetro) e aglomerado $r^2 = 0,82$; (opérculo = $0,321 + 0,55$ diâmetro).

As inclinações das retas de *F. citerosum* nos diferentes tratamentos são mais semelhantes entre si ($b=0,51$ solitário e $b=0,55$ aglomerado) que as inclinações encontradas para *A. reticulatus* ($b=0,47$ solitário e $b=0,57$ aglomerado) (Fig. 4), o que demonstra que *A. reticulatus* altera mais sua relação alométrica de crescimento, quando está sujeita a aglomerações.

3.2 Reprodução

3.2.1 Período reprodutivo

Pôde-se notar um padrão contínuo de reprodução nas duas espécies, com presença de ovos e/ou larvas em todos os meses avaliados. Apesar da atividade reprodutiva ser contínua, houve períodos de picos reprodutivos na população, com maior número de indivíduos produzindo larvas. Para *Amphibalanus reticulatus*, em todos os meses analisados houve presença de indivíduos incubando larva, sendo que a máxima proporção foi de 40% em setembro/09 e maio/10. Por outro lado, os meses que apresentaram proporções superiores a 40% de indivíduos sem ovos foram: julho, agosto e novembro/09 e abril e agosto/10 (Fig. 6a).

Para *F. citerosum* os meses com taxas acima de 40% de indivíduos com larva incubada foram setembro e outubro/09 e maio, junho e julho/10. Por outro lado, em julho/2009 e início de janeiro/2010 nenhum dos indivíduos analisados continha larvas. A máxima proporção de indivíduos de *Fistulobalanus citerosum* sem ovos foi de 54% nos meses de julho/09 e agosto/10, 47% em 29/janeiro e 41% em fevereiro, sendo os restantes dos meses com proporções inferiores a 33% de indivíduos sem ovos (Fig. 6b).

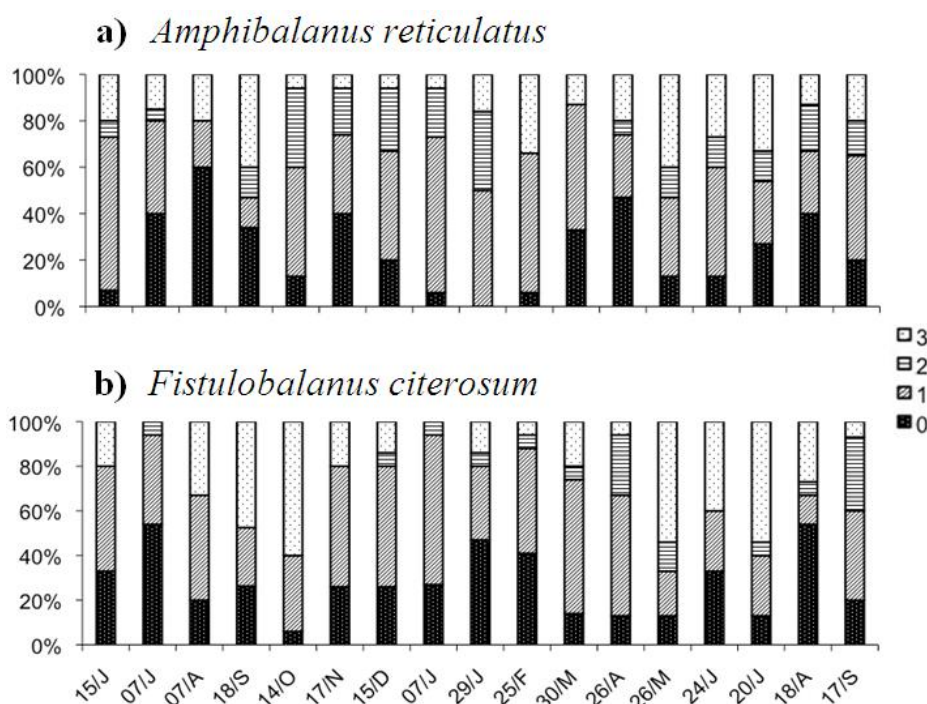


Fig. 6 Proporção mensal de junho/2009 a setembro/2010 dos indivíduos de a) *Amphibalanus reticulatus* e b) *Fistulobalanus citerosum* nos estágios reprodutivos: 0 = sem ovos, 1 = ovos sem olho naupliar, 2 = ovos com olho naupliar e 3 = larvas nauplius. N = 15 com exceção do dia 29/jan para *A. reticulatus*, com n = 12.

3.2.2 Relação entre classe etária e presença de ovos

Em *A. reticulatus* todas as faixas etárias tiveram proporções semelhantes de indivíduos com e sem ovos, $p > 0,05$, mas a figura mostra uma leve tendência, mesmo que não significativa, dos indivíduos mais velhos apresentarem maiores proporções de indivíduos sem ovos (Fig. 7a), indicando uma tendência de senilidade. Para *F. citerosum* a hipótese nula foi rejeitada, pois houve diferença entre as classes etárias quanto à proporção de indivíduos sem ovos ($p < 0,05$), sendo que os menores indivíduos (classe 1) apresentaram maior tendência de ausência de ovos (Fig. 7b).

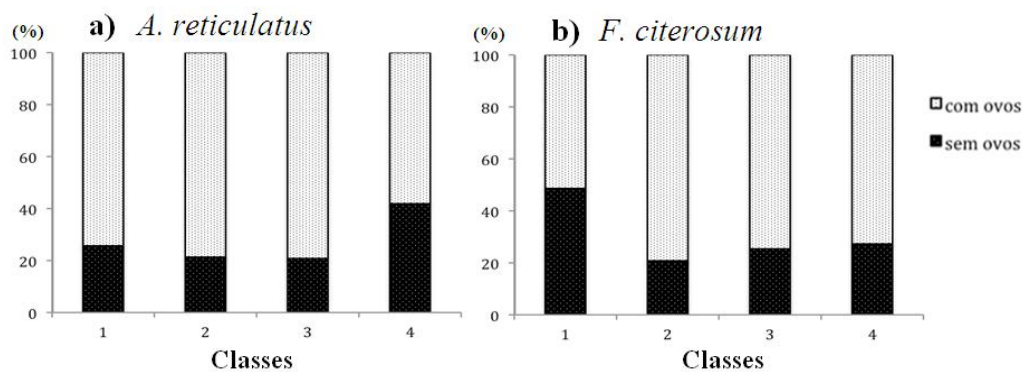


Fig. 7 Proporção de indivíduos com e sem ovos em quatro classes de tamanho: classe 1 = indivíduos <15 mm, classe 2 = 15 a < 20 mm, classe 3 = 20 a < 25 mm e classe 4 = 25 mm ou maior. a) *A. reticulatus* (n total= 252) e b) *F. citerosum* (n total = 255).

3.2.3 Esforço reprodutivo

A média da quantidade de ovos no estágio 1 em *F. citerosum* foi 30463 (mín: 9333 - máx: 49667) ovos/indivíduo, enquanto em *A. reticulatus* foi 40333 (mín: 17833 - máx: 56333) ovos/ indivíduo, não existindo diferença na quantidade de ovos entre as espécies ($t = 1,27$; $GL = 15$; $p > 0,05$).

O número de ovos varia diretamente com o tamanho do escudo tanto para *A. reticulatus* ($r^2 = 0,55$; $p < 0,05$) quanto para *F. citerosum* ($r^2 = 0,54$; $p < 0,05$) (Fig. 8). Nota-se que a reta é mais inclinada para *F. citerosum*, o que significa que animais maiores desta espécie produzem mais ovos que animais maiores de *A. reticulatus*.

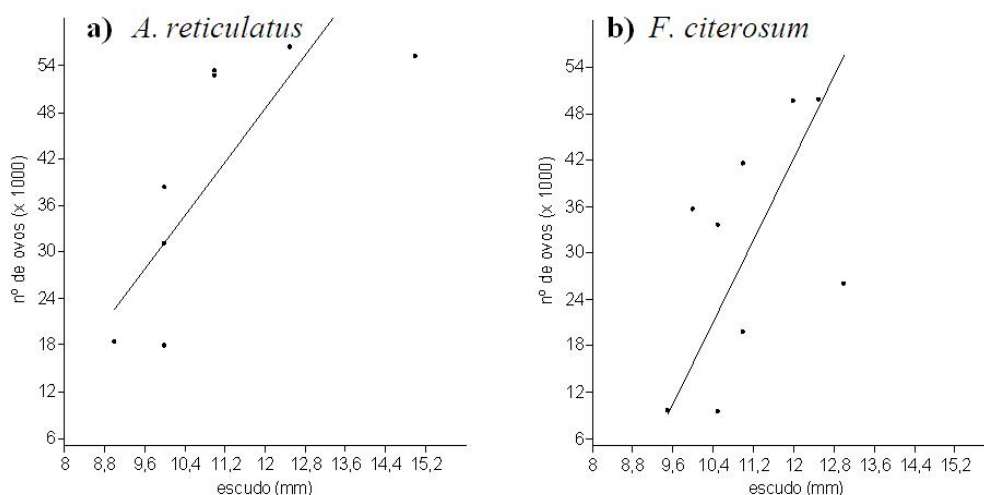


Fig. 8 Relação entre número de ovos e comprimento do escudo (mm) em a) *Amphibalanus reticulatus* (n° ovos = $-30438,18 + 6397,4176$ escudo); $r^2 = 0,55$; $n = 8$ e b) *Fistulobalanus citerosum* (n° ovos = $-101622,3 + 12197,073$ escudo); $r^2 = 0,54$; $n = 8$.

3.2.4 Primeira maturação

O início do investimento em reprodução, ou seja, o aparecimento dos ovários (estágio I) a partir dos tamanhos mínimos coletados (5 mm em *F. citerosum* e 4 mm em *A. reticulatus*), ocorre de maneira semelhante nas duas espécies (tanto no tamanho quanto em número de dias). Os menores indivíduos com ovos no estágio III foram praticamente iguais (6,42 mm para *F. citerosum* e 6,45 mm para *A. reticulatus*). A maior diferença encontrada entre as duas espécies foi no tamanho mínimo do indivíduo incubando larvas, o qual foi menor na espécie nativa (6,5 mm) que na introduzida (7,3 mm), embora o número de dias necessários para alcançar este estágio seja próximo, sendo 26 dias para *F. citerosum* e 28 para *A. reticulatus* (Tabela 2).

Tabela 2 Diâmetro rostro carenal mínimo (mm) e tempo (dias) para que cada estágio reprodutivo seja alcançado.

Estágio	Características	<i>Amphibalanus reticulatus</i>		<i>Fistulobalanus citerosum</i>	
		Diâmetro (mm)	Idade (dias)	Diâmetro (mm)	Idade (dias)
I	ovário granular creme, camada fina	4,76	19	5,05	21
II	ovário amarelo vivo, 1/3 do manto	4,87	20	6	25
III	ovos amarelos multicelulares	6,45	25	6,42	26
IV	ovos com olho naupliar ou larva	7,32	28	6,5	26

4 Discussão

Em relação ao crescimento inicial e potencial reprodutivo, *F. citerosum* e *A. reticulatus* são bastante semelhantes, o que pode ser uma semelhança evolutiva por pertencerem à mesma subfamília. Existem pequenas diferenças capazes de explicar o sucesso de *A. reticulatus* no novo ambiente e a capacidade de manutenção da espécie nativa mesmo com a presença de várias espécies criptogênicas e introduzidas na região, já que espécies muito semelhantes tendem a não co-ocorrer.

O crescimento do diâmetro basal foi diferente entre os tratamentos (Tabela 1), sendo o aglomerado com menor taxa de crescimento por ser limitado pelo espaço, assim como era esperado. Indivíduos que ocorrem solitários mostram maiores taxas de crescimento comparados àqueles aglomerados (Desai, 2002) e os maiores tamanhos atingidos permitem maior área de fixação ao substrato, o que aumenta as chances de defesa de competidores e de fatores ambientais como ondas e demais danos mecânicos (Barnes et al., 1970). O maior tamanho favorece também o esforço reprodutivo, já que existe uma relação positiva entre tamanho e número de ovos (ver fig. 7).

Através das medidas do comprimento do opérculo de *A. reticulatus* e *F. citerosum* no tratamento solitário e no aglomerado, pôde-se perceber que este parâmetro não é uma medida eficiente para avaliar diferenças na densidade populacional, tendo em vista que seus valores não diferiram entre os tratamentos para as duas espécies. Um estudo que usou a área opercular (comprimento x largura do opérculo) para avaliar crescimento de indivíduos aglomerados e solitários chegou à mesma conclusão de que o opérculo não varia conforme a densidade populacional (Shinen & Navarrete, 2010), o que é um resultado esperado, tendo em vista que indivíduos aglomerados tendem a parar o crescimento basal (por falta de espaço) e continuar crescendo no opérculo (enquanto houver espaço) e na altura, tornando-se cilíndricos.

Por outro lado, o comprimento do opérculo é um parâmetro confiável para a construção de curvas de crescimento inicial, justamente por não ser influenciado pela situação dos indivíduos e possuir menor variação. Deste modo, o tamanho do opérculo é o melhor parâmetro para medir crescimento e idade em indivíduos aglomerados (Crisp & Bourget, 1985; Shinen & Navarrete, 2010), pelo menos na fase inicial de crescimento. Apesar de que considerando toda a curva de crescimento (Tabela 1) observamos que o crescimento do opérculo não diferiu entre os tratamentos, a análise do tamanho final dos indivíduos com mais de 45 dias mostrou que tanto o comprimento opérculo como o diâmetro basal foram significativamente menores no tratamento

aglomerado para ambas as espécies, corroborando com os dados de crescimento obtidos para *A. reticulatus* na Baía de Angra dos Reis (RJ) (Mayer-Pinto, 2004) e para *A. amphitrite* na Índia (Desai, 2002). Este resultado pode ser explicado pelo fato do tratamento aglomerado permitir um crescimento inicial independente da densidade pela disponibilidade de espaço para expansão do opérculo, enquanto no tamanho final após 45 dias o espaço acaba restringindo também o crescimento do opérculo, modelando assim o formato cilíndrico dos indivíduos aglomerados.

Quando crescendo de maneira solitária ficou claro que não existe diferença entre o crescimento do diâmetro basal das duas espécies, embora haja uma tendência da espécie introduzida apresentar um crescimento inicial ligeiramente mais rápido (Fig. 3) que a nativa nos primeiros 30 dias, mas essa tendência inverte-se após 45 dias com as duas espécies chegando ao fim dos 60 dias com tamanhos semelhantes, como pôde ser observado também no teste com tamanho máximo atingido pelos indivíduos com mais de 45 dias, em que também não houve diferença entre as espécies. Sendo assim, a desvantagem de uma das espécies na competição por espaço e alimento causada por menores taxas de crescimento e menores tamanhos (Achituv, 1981; Paine, 1981) não pode ser considerada. Entretanto, a análise da curva geral de crescimento, incluindo todas as situações de densidade, apontou para um crescimento do diâmetro basal levemente superior em *A. reticulatus*, indicando uma ligeira vantagem quando os animais crescem em densidades maiores, o que na verdade é resultado do seu comportamento mais territorialista, já que mesmo no tratamento aglomerado (média de 8 indivíduos por campo) não chega às altas densidades encontradas em *F. citerosum* (média de 11 indivíduos por campo), tendo portanto mais espaço para crescer.

O diâmetro basal máximo medido em até 60 dias para *A. reticulatus* foi 13 mm e para *F. citerosum* foi 15 mm, enquanto que o tamanho máximo encontrado na região, foi 32 mm para *A. reticulatus* e 34 mm para *F. citerosum* (observação pessoal). Usando a taxa de crescimento calculada para o maior indivíduo avaliado para cada espécie no período de 60 dias, extrapolou-se o tempo mínimo necessário para atingir o tamanho máximo encontrado em indivíduos coletados no local. Para *A. reticulatus* este tempo foi igual a 149 dias e para *F. citerosum* 117 dias, porém, deve-se levar em consideração que esta taxa de crescimento engloba o crescimento inicial exponencial, sendo portanto, o número de dias recém citado uma sub estimativa do valor real.

Na curva de crescimento inicial apresentada por Iwaki e Hattori (1987) *Amphibalanus reticulatus* apresentou aproximadamente 2,5 mm de diâmetro basal após

12 dias, na época de verão no Japão, sendo a mesma medida encontrada para os organismos do presente estudo com a mesma idade (12 dias) na mesma estação, mostrando que a taxa de crescimento não variou entre a região de origem e de introdução da espécie.

A média do comprimento do opérculo dos maiores indivíduos de *A. reticulatus* no tratamento solitário após 60 dias foi de 5,5 mm, enquanto que em Angra dos Reis (RJ) foi de 7,0 mm (Mayer-Pinto, 2004). No tratamento aglomerado, após 50 dias, a média foi 4,9 mm, enquanto no Rio de Janeiro foi de 6,2 mm (Mayer-Pinto, 2004). Esta diferença pode ser relacionada aos fatores ambientais, como temperatura mais alta e aporte de nutrientes (região de ressurgência) no Rio de Janeiro, já que maiores temperaturas e disponibilidade de alimento aumentam a taxa de crescimento (Barnes & Barnes, 1959a; Anderson, 1995; Desai, 2002).

Alguns trabalhos avaliaram crescimento subtraindo o tamanho inicial do tamanho final e dividindo o resultado pelo número de dias avaliados, de modo a calcular uma taxa de crescimento média por dia (Zabin et al., 2007; Shinen & Navarrete 2010), o que obscurece o padrão de crescimento. No presente trabalho, em que as curvas de crescimento inicial foram calculadas, observou-se que podem existir pequenas diferenças de crescimento ao longo do desenvolvimento ontogenético (Fig. 3), além de permitir avaliar as idades em que ocorrem as inflexões da curva ao passar de uma taxa de crescimento exponencial quando os indivíduos são juvenis (recém assentados) para a estabilização com o aumento da idade e maturidade, padrão comum na maioria dos invertebrados (Crisp & Bourget, 1985).

Ao inserir o tamanho mínimo de maturação do ovário nos gráficos de crescimento de ambas espécies (Fig. 4), observou-se que o ponto de inflexão da curva pode estar relacionado ao início do investimento reprodutivo, de modo que a energia gasta com reprodução não estará disponível para o crescimento e vice versa (Crisp & Bourget, 1985; Iwaki e Hattori, 1987). É esperado que a taxa de crescimento seja mais lenta quando a craca usa energia na produção de ovos e espermatozóides (Hurley, 1973). Nos indivíduos aglomerados o ponto de inflexão pareceu ser antecipado, ou seja, diminuem crescimento antes do tamanho basal mínimo reprodutivo observado no presente estudo para organismos solitários. Indivíduos em aglomerados devem possuir o tamanho basal mínimo reprodutivo menor, por não crescerem em diâmetro e sim em altura.

As relações entre tamanho do opérculo e do diâmetro basal (Fig. 5) mostraram

que existe maior diferença no crescimento alométrico entre situações de isolamento e aglomeração na espécie *A. reticulatus*, ou seja, esta espécie altera mais sua relação alométrica de crescimento quando está sujeita a aglomerações. Por outro lado, esta espécie é geralmente encontrada em situações em que a densidade de indivíduos não é muito intensa e, portanto, dificilmente apresenta formato cilíndrico em campo.

Ao contrário, *F. citerosum* é mais encontrada na situação aglomerada que qualquer outra espécie de craca existente no local, conforme observado em campo. O que pode contribuir para maior número de indivíduos por área e aumentar a quantidade de propágulos no ambiente, podendo ser uma estratégia interessante para manter sua população em altas densidades mesmo com a introdução de várias espécies. Sendo assim, sugere-se investigar como a reprodução é afetada pela densidade em *F. citerosum* e *A. reticulatus*. Desta maneira, pode-se entender se a estratégia de manutenção das duas espécies é diferente quanto ao assentamento aglomerado ou territorial, afinal, as duas possuem reprodução e crescimento muito semelhantes e este ponto poderia estar distinguindo-as a ponto de diferenciar o nicho e permitir a co-ocorrência no local de estudo.

As duas espécies possuem padrão reprodutivo do tipo 5 (Hines, 1978), em que os indivíduos se reproduzem continuamente (Fig. 6), favorecendo a colonização de novos substratos, já que juvenis estarão sempre disponíveis (Hurley, 1973). Outras espécies possuem este mesmo padrão: *Paraconcaus pacificus* no Sul dos Estados Unidos (Califórnia), *A. amphitrite* na Índia, *C. bisinuatus* e *C. proteus* no Brasil (Rio de Janeiro) as quais se reproduzem várias vezes por ano sem um ciclo sazonal óbvio (Hurley, 1973; Linhares, 2007; Satheesh & Wesley, 2009).

O padrão contínuo de reprodução está relacionado à latitude, já que em regiões tropicais e subtropicais o período reprodutivo de cracas é maior e envolve liberação parcial dos gametas (Dionísio et al, 2007). O local de estudo deste trabalho é subtropical, como o de *P. pacificus*, enquanto *A. amphitrite*, *C. bisinuatus* e *C. proteus* são de regiões tropicais, onde a reprodução contínua encontrada foi atribuída às condições ambientais relativamente estáveis (Satheesh & Wesley, 2009), em que alimento está disponível o ano todo e temperaturas extremamente baixas são raras (Hurley, 1973).

Em Paranaguá, *A. reticulatus* apresentou ovos e larvas durante todos os meses avaliados com maiores proporções em janeiro e fevereiro (verão), maio (outono) e junho (início do inverno), mostrando assim, alto investimento reprodutivo na maior

parte do ano. No Japão, esta espécie possui ovos de maio a outubro (Iwaki & Hattori, 1987), período coincidente com os meses que não englobam o rigoroso inverno temperado. Esta diferença de padrão reprodutivo pode estar relacionada à temperatura da água, que em Paranaguá varia de 23 a 30°C no verão e de 18 a 25°C no inverno (Lana et al., 2001) e na costa do Japão varia de 27 a 29°C no verão e de 7 a 8°C no inverno (Zvyagintsev & Korn, 2003), já que a temperatura é considerada um fator ambiental importante na determinação da duração do período reprodutivo em cracas (Hines, 1978). Espécies como *A. reticulatus*, com ciclos reprodutivos variáveis entre suas localidades de ocorrência, necessitam de mais estudos, pois podem trazer informações importantes de como as variáveis ambientais regulam a reprodução em diferentes condições.

Devido ao padrão contínuo de investimento reprodutivo que as espécies apresentaram, esperar-se-ia que elas tivessem recrutamento durante todo o ano, o que foi encontrado para *F. citerosum*, mas não para *A. reticulatus* (recrutamento ausente em fevereiro, março e abril) em estudo realizado em 2007 no mesmo local (Cangussu, 2009). Entretanto, placas para realização do presente estudo foram colocadas em várias épocas durante 2009 e 2010, sendo que o recrutamento de *A. reticulatus* foi mais intenso nos meses de verão (fevereiro e março/2009 e 2010).

A variabilidade temporal no recrutamento de ano para ano pode ser explicada por fatores que regem a sobrevivência após a liberação da larva nauplius, tendo em vista que a larva está disponível em todas as épocas do ano. O comportamento larval é o que separa o suprimento de larvas da taxa de assentamento (Pineda et al., 2010) e um estudo mostrando o comportamento de larvas de *A. reticulatus* mostrou que o assentamento é influenciado pela quantidade de alimento, luz e idade da larva cipris, enquanto que salinidade e densidade de larvas cipris não tiveram efeito no assentamento (Thyagarajan, 2002). Os principais fatores regulando a mortalidade pós assentamento envolvem a maior vulnerabilidade do juvenil, dessecação (Gosselin & Qian, 1997), competição (Grosberg, 1981) e predação (Osman & Whitlatch, 1998). Um novo estudo avaliando recrutamento de *A. reticulatus* e sua relação com processos planctônicos é sugerido para avaliação mais completa desta informação.

Os meses com maiores proporções de indivíduos com larva incubada foram coincidentes entre as espécies (set/09 e mai/10 em *A. reticulatus* e set e out/09 e mai, jun e jul/10 em *F. citerosum*), o que confirma a semelhança na biologia das espécies e pode incitar uma maior competição por espaço no assentamento destas larvas, caso

ambas tenham mesma duração de vida planctônica. Os meses citados coincidem com temperaturas mais baixas e a maior proporção de larvas incubadas pode estar relacionada à retenção das mesmas devido ao maior tempo requerido para desenvolvimento embrionário em baixas temperaturas, assim como a espera de condições favoráveis para sua liberação (Crisp & Davies, 1955; Dionisio et al, 2007).

Ao comparar as classes de tamanho das espécies quanto à presença ou ausência de massa de ovos (Fig. 7), observou-se que para *F. citerosum* existe uma menor probabilidade de presença de ovos nos indivíduos menores que 15 mm, enquanto que para *A. reticulatus* a hipótese nula de que as classes de tamanho possuíam as mesmas chances de ausência/presença de ovos não foi rejeitada. No entanto, existe uma leve tendência dos indivíduos de *A. reticulatus* maiores de 25 mm possuírem menor probabilidade de presença de ovos, indicando uma tendência aos efeitos da senilidade, o que já foi descrito para algumas espécies de cracas (Moore, 1935; Iwaki & Hattori, 1987).

O número de ovos em cracas é influenciado por diversos fatores como: época reprodutiva, ação das ondas, tamanho do corpo e distribuição vertical na região entremarés (Cai & Huang, 1986). Como ambas as espécies possuem reprodução contínua, a época reprodutiva não parece ser um fator preponderante na quantidade dos ovos, assim como a ação das ondas na região de estudo, pois é um local estuarino abrigado. Por outro lado, o tamanho do animal mostrou uma relação positiva com o número de ovos tanto para *A. reticulatus* quanto para *F. citerosum* (Fig. 8). Esta tendência tem sido encontrada em várias espécies (Barnes & Barnes, 1954; Hurley, 1973; Cai & Huang, 1986; Leslie, 2005; Linhares, 2007; Litulo, 2007).

Houve uma tendência de que os maiores indivíduos de *F. citerosum* tivessem maior número de ovos em comparação aos de *A. reticulatus*, o que mostra que *F. citerosum* investe mais em reprodução quando está maior, tendo em vista que possui menor probabilidade de apresentar ovos em animais menores que 15 mm, enquanto que *A. reticulatus* possui tendência a senilidade, apresentando menos indivíduos com ovos e estes em menor quantidade em comparação à espécie nativa (Fig. 7 e 8).

Amphibalanus reticulatus apresentou uma média de 21.500 ovos na China em indivíduos com diâmetro basal variando de 5 a 15 mm (Cai & Huang, 1986), enquanto em Paranaguá a média foi de 40.333 ovos em indivíduos com 15 a 30 mm de diâmetro basal, esta diferença pode estar relacionada com a diferença no tamanho dos organismos utilizados entre os estudos, já que como dito anteriormente existe forte relação entre

tamanho e número de ovos.

O fato de organismos produzirem mais propágulos em um lugar que em outro pode estar relacionado à variação ambiental ou genética (Leslie et al., 2005). Tendo em vista que uma população introduzida estabelecida pode receber indivíduos de diferentes populações, principalmente em áreas próximas a portos e marinas (locais de intensa pressão de propágulos), o fluxo gênico e o sucesso de diferentes genótipos alteram a diversidade genética da população e entre populações (Ruiz et al., 1997), além de espécies introduzidas com reprodução cruzada aumentarem ainda mais a variação genética, permitindo evolução adaptativa mais rápida (Sakai et al., 2001).

As duas espécies avaliadas no presente trabalho co-ocorrem verticalmente, sendo a distribuição de *A. reticulatus* estendida para a região mais baixa do entremarés e de *F. citerosum* mais acima (obs. pessoal). Em *A. amphitrite* houve uma tendência de aumento de número de ovos nos indivíduos que ocupavam a zona mais baixa do entremarés na China, por propiciar maior tempo de imersão e, conseqüentemente maior disponibilidade de alimento (Cai & Huang, 1986). Esta relação não foi encontrada no presente estudo, já que as duas espécies possuem número de ovos equivalentes, demonstrando que suas capacidades competitivas em relação à produção de propágulos é a mesma.

Apesar do número máximo de ovos por indivíduo de cada espécie neste trabalho (49 mil para *F. citerosum* e 56 mil para *A. reticulatus*) ser aparentemente grande em comparação a outras espécies como *Chthamalus proteus* com 1.600, *C. bisinuatus* com 1.400 ovos (Linhares, 2007) e *Amphibalanus amphitrite* com máximo de 13 mil ovos (Litulo, 2007), existem espécies que alcançam números ainda maiores como *Balanus balanus* com 50 mil, *Paraconcausus pacificus* com 75 mil e *B. hameri* com 100 mil (Hurley, 1973), deste modo pode-se perceber uma grande variação no número de embriões entre as espécies de cracas.

Amphibalanus reticulatus apresentou massa de ovos com tamanho mínimo do adulto igual a 6,45 mm de diâmetro rostro carenal, enquanto que no Japão este tamanho foi 7,48 mm (Iwaki & Hattori, 1987) e na China 6,7 mm (Cai & Huang, 1986). Embora o valor do presente trabalho seja inferior aos da região de origem da espécie, o fato dos tamanhos serem próximos e a variação intraespecífica não ter sido apresentada nos trabalhos citados, sugere que a conclusão de que a maturação é mais precoce na região de introdução seria pouco fundamentada.

O tempo mínimo para produção de ovos após assentamento de *A. reticulatus* foi

de 25 dias (Tabela 2) no verão, enquanto que no Japão foi de 18 dias na mesma estação do ano (Cai & Huang, 1981 *apud* Cai & Huang, 1986). Existe uma relação entre primeira maturação e temperatura, quando em altas temperaturas os tamanhos na primeira maturação tendem a ser menores e maiores quando em baixas temperaturas (Cai & Huang, 1981 *apud* Cai & Huang, 1986), relação não encontrada neste caso, já que as médias de temperatura são parecidas no verão nas duas localidades. O maior tempo para alcançar a primeira maturação em Paranaguá poderia estar relacionado ao stress de variação de salinidade da região estuarina.

Como não existem trabalhos sobre biologia reprodutiva de *F. citerosum*, não é possível comparar o padrão aqui encontrado latitudinalmente ou geograficamente. Um fato interessante é a capacidade de maturação precoce, crescimento rápido e grande número de ovos desta espécie, o que pode estar assegurando sua permanência na região em altas densidades, mesmo na presença de *A. reticulatus* e das outras espécies introduzidas e criptogênicas.

Através do conhecimento de tamanho mínimo reprodutivo das duas espécies de cracas mais abundantes na faixa entre marés do Iate Clube de Paranaguá, seria ideal a limpeza das estruturas das marinas em intervalos de 25 dias, impedindo que as espécies consigam liberar propágulos, diminuindo o número de recrutas nos cascos das embarcações ali aportadas. O que beneficiaria os proprietários, ao diminuir gastos com limpeza contínua de suas embarcações, já que segundo o relato de um deles, a limpeza que era feita uma vez ao ano passou a ser necessária a cada três meses, devido ao aumento significativo de cracas incrustadas nos últimos anos.

O fato de *F. citerosum* ter sido encontrada em grande número fixa à cascos de embarcações na marina do Iate Clube e com larvas incubadas, nos mostra que é possível de ser introduzida em outros locais, mas somente se for um transporte por águas estuarinas, tendo em vista que esta espécie não é encontrada em ambientes estritamente marinhos, fato que pode explicar o porque desta espécie não ter se tornado invasora em outros locais do mundo.

Observa-se que *A. reticulatus* e *F. citerosum* apresentam características semelhantes às da espécie introduzida e bem sucedida *Elminius modestus* a qual possui padrão contínuo de reprodução, torna-se madura rapidamente, possui alta fecundidade e crescimento rápido (Crisp & Davies, 1955), características comuns a espécies oportunistas r-seletivas (Iwaki e Hattori, 1987) com boas habilidades de colonizar novos substratos (Hines, 1978). *Amphibalanus reticulatus* e *F. citerosum* ocorrem em

substratos artificiais da Marina do Iate Clube, em cascos de embarcações domésticas e em substratos naturais como raízes de mangue, ostras e mexilhões em áreas adjacentes à Marina (observação pessoal). Segundo os resultados apresentados neste estudo, as duas espécies podem co-ocorrer nestes ambientes desde que não haja limitação de recursos, já que suas estratégias de ocupação de espaço e de reprodução são semelhantes, até que algum distúrbio ambiental ou biótico chegue a desfavorecer uma delas.

Quando espécie nativa e introduzida possuem características biológicas similares espera-se uma forte competição por recursos (Bando, 2006). Embora as duas espécies aqui avaliadas possuam semelhanças no crescimento e reprodução, existem dois fatores que podem estar amenizando a competição em escalas mais amplas, os quais diminuem a área de co-ocorrência das espécies: 1) distribuição vertical, em que a espécie nativa é mais resistente à dessecação habitando a porção média e inferior do entremarés e a espécie introduzida, a porção inferior e sublitoral, com áreas de sobreposição (observação pessoal); e 2) Como já comentado anteriormente, *F. citerosum* é uma espécie estuarina, enquanto a espécie introduzida é mais marinha, sendo a região do Iate Clube um local de sobreposição das duas espécies.

Sugere-se um estudo de reprodução da espécie nativa em toda a área de ocorrência, para análise de locais ou condições preferenciais de reprodução.

5 Conclusão

Amphibalanus reticulatus e *Fistobalanus citerosum* possuem características biológicas muito semelhantes. Em termos de crescimento, *A. reticulatus* e *F. citerosum* foram muito semelhantes, mas existe uma leve tendência de *A. reticulatus* crescer mais rápido nos primeiros 30 dias. O tamanho final das espécies, no entanto é semelhante. *Fistulobalanus citerosum* parece ter um padrão mais aglomerado de crescimento, com menor diferenciação na razão alométrica entre tamanho do opérculo e da base em relação a indivíduos crescendo de maneira isolada.

Tanto a espécie introduzida quanto a nativa possuem grande esforço reprodutivo com liberação de larvas em todas as épocas do ano, esforço reprodutivo, tamanho e idade mínimos para maturação semelhantes. Existe uma pequena diferença no fato da espécie nativa possuir menor proporção de indivíduos com ovos na faixa de tamanho inferior a 15 mm e os maiores indivíduos apresentarem maior número ovos em comparação à *A. reticulatus*.

Amphibalanus reticulatus possui alto potencial invasor e já possui população

estabelecida na Baía de Paranaguá com forte pressão de propágulo. A espécie nativa ainda se mantém em densidades superiores e sua alta capacidade reprodutiva bem como a capacidade de também colonizar substratos artificiais pode estar mantendo sua população, mesmo com a grande quantidade de novas espécies introduzidas na região.

Observou-se que *A. reticulatus* ocorre em profundidades maiores e em regiões mais salinas que *F. citerosum*, o que também explica a simpatria regional das espécies. O fato da espécie nativa e da introduzida possuírem aspectos de história de vida semelhantes, como crescimento e reprodução indica grande potencial para competição, mas como a área de co-ocorrência das espécies é restrita, esta competição não parece prejudicar a existência da espécie nativa.

6 Referências

- Achituv, Y., 1981. Interspecific competition between *Tetrachthamalus oblitteratus* and *Tetraclita squamosa*. *Marine Ecology* 2 (3): 241–244.
- Anderson, D. T., 1994. *Barnacles: Structure, Function, Development and Evolution*. Chapman & Hall, London, 357 pp.
- Anil, A. C., K. Chiba, K. Okamoto & H. Kurokura, 1995. Influence of temperature and salinity on larval development of *Balanus amphitrite*: implications in fouling ecology. *Marine Ecology Progress Series* 118:159–166.
- Bando, K. J., 2006. The roles of competition and disturbance in a marine invasion. *Biological Invasions* 8: 755–763.
- Barnes, H., 1955. The growth rate of *Balanus balanoides* (L.). *Oikos* 6:109–113.
- Barnes, H., 1963. Light, temperature and the breeding of *Balanus balanoides*. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 43: 717–727.
- Barnes, H. & M. Barnes, 1954. The general biology of *Balanus balanoides* (L.) da costa. *Oikos*, 5:63–76
- Barnes, H. & M. Barnes, 1959a. A comparison of the annual growth patterns of *Balanus balanoides* (L.) with particular reference to the effect of food and temperature. *Oikos* 10:1–18.
- Barnes, H. & M. Barnes, 1959b. Some parameters of growth in the common intertidal barnacle, *Balanus balanoides* (L.). *Journal of Marine Biological Association of the United Kingdom* 38: 581–587.
- Barnes, H. & M. Barnes, 1967. The effect of starvation and feeding on the time of production of egg masses in the Boreo-Artic cirripede *Balanus balanoides* (L.). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 1:1–6.

- Barnes, H. & H. T. Powell, 1950. The development, general morphology, and subsequent elimination of barnacle populations, *Balanus crenatus* and *B. balanoides*, after a heavy initial settlement. *Journal of Animal Ecology* 19(2): 175–179.
- Barnes, H. & H. T. Powell, 1953. The growth of *Balanus balanoides* (L.) and *B. crenatus* Brug. under varying conditions of submersion. *Journal of Marine Biological Association of the United Kingdom* 32: 107–128.
- Barnes, H., M. Barnes & W. Klepal, 1977. Studies on the reproduction of cirripedes. I. Introduction: copulation, release of oocytes, and formation of the egg lamellae. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 27: 195–218.
- Barnes, H., R. Read & J. A. Topinka, 1970. The behaviour on impaction by solids of some common cirripedes and relation to their normal habitat. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 5:70–87.
- Barnes, M., 1989. Egg production in cirripedes. *Oceanography and Marine Biology: an Annual Review* 27: 91–166.
- Berger, M. S., 2009. Reproduction of the intertidal barnacle *Balanus glandula* along an estuarine gradient. *Marine Ecology* 30: 346–353.
- Bertness, M. D., S. D. Gaines, D. Bermudez & E. Sanford, 1991. Extreme spatial variation in the growth and reproductive output of the acorn barnacle *Semibalanus balanoides*. *Marine Ecology Progress Series* 75: 91–100.
- Bookhout, G. C. & J. D. Costlow, 1959. Feeding, molting, and growth in barnacles. In: *Marine boring and fouling organisms*, edited by D.L. Ray, University of Washington Press, Seattle, Washington, pp. 212–225.
- Boudreaux, M. L., L. J. Walters & D. Rittschof, 2009. Interactions between native barnacles, non-native barnacles, and the eastern oyster *Crassostrea virginica*. *Bulletin of Marine Science* 84 (1): 43–57.
- Bousfield, E. L., 1954. The distribution and spawning seasons of barnacles on the Atlantic Coast of Canada. *Annual Report of the National Museum for the Fiscal year 1952-1953* 132: 112–153.
- Bumbeer, J. A., 2010. Variabilidade sazonal na colonização de organismos epilíticos em relação à profundidade no infralitoral do Estado do Paraná. Dissertação de Mestrado, Programa de Pós Graduação em Ecologia e Conservação, Universidade Federal do Paraná, 58pp.
- Cai, R.X. & Z.G. Huang, 1986. Reproductive characteristics of some Cirripedia in Hong Kong waters, In: Morton, B. (ed.) *Proceedings of the Second International Marine Biological Workshop: The marine flora and fauna of Hong Kong and Southern China*, Hong Kong, 1986. Hong Kong University Press, pp 945–960.
- Caneparo, S.C., 2000. Análise da dinâmica espacial da ocupação antrópica em

Paranaguá/Pr (1952-1996), através do uso de sistemas de informações geográficas RA'EGA 4: 111–130.

Cangussu, L.C., 2009. Espécies incrustantes introduzidas na Baía de Paranaguá: capacidade de estabelecimento em comunidades naturais. Dissertação de Mestrado, Programa de Pós Graduação em Ecologia e Conservação, Universidade Federal do Paraná, 76pp.

Cangussu, L. C., L. Altvater, M. A. Haddad, A. C. Cabral, H. L. Heyse & R. M. Rocha, 2010. Substrate type as a selective tool against colonization by non-native sessile invertebrates. *Brazilian Journal of Oceanography* 58 (3): 219–231.

Carlton, J. T., 1989. Man's role in changing the face of the ocean biological invasions and implications for conservation of near-shore environments. *Conservation Biology* 3: 365–273.

Connell, J. H., 1961. The influence of interspecific competition and other factors on the distribution of the barnacle *Chthamalus stellatus*. *Ecology* 42: 710–723.

Correia, M. D. & J. L. Silva, 1990. Caracterização das comunidades incrustantes e a fauna associada em painéis experimentais na Baía de Paranaguá, Paraná, Brasil. In: Anais do II Simpósio de Ecossistemas da Costa Sul e Sudeste Brasileira. São Paulo, 3: 89–110.

Crisp, D. J. & E. Bourget, 1985. Growth in barnacles. *Advances in Marine Biology* 22: 199–246.

Crisp, D. J. & P. A. Davies, 1955. Observations *in vivo* on the breeding of *Elminius modestus* grown on glass slides. *Journal of Marine Biological Association of the United Kingdom* 34: 357–380.

Crisp, D. J. & P. S. Meadows, 1962. The chemical basis of gregariousness in cirripedes. *Proceedings of the Royal Society B(156)*: 500–520.

Darwin, C., 1854. A Monograph on the subclass Cirripedia. Ray Society, London. 684 pp.

Desai, D. V., 2002. Studies on some ecological aspects of *Balanus amphitrite* (Cirripedia: Thoracica). Tese de doutorado, Goa University, 176 pp.

Desai, D. V., A. C. Anil & K. Venkat, 2006. Reproduction in *Balanus amphitrite* Darwin (Cirripedia: Thoracica): influence of temperature and food concentration. *Marine Biology* 149: 1431–1441

Dionisio, M., A. Rodrigues & A. Costa, 2007. Reproductive biology of *Megabalanus azoricus* (Pilsbry), the Azorean Barnacle. *Invertebrate Reproduction and Development* 50(3): 155–162.

Farias, M. I. A., N. S. Marques-Silva, D. Araripe, C. L. Silva, G. P. Gomes, D. C. Gardunho & C. R. Beasley, 2003. Ocorrência de *Fistulobalanus citerosum* (Henry,

1974), no estuário do Rio Caeté, Bragança, Pará, Brasil. Em: Resumos do VI Congresso de Ecologia do Brasil, p: 374.

Farrapeira-Assunção, C. M. R., 1990. Ocorrência de *Chyirona (Striatobalanus) amaryllis* Darwin, 1854 e de *Balanus reticulatus* Utinomi, 1967 (Cirripedia, Balanomorpha) no Estado de Pernambuco. Em: Resumos do XVII Congresso Brasileiro de Zoologia, p: 7.

Farrapeira, C.M.R., 2009. Barnacles (Crustacea: Cirripedia) of the estuarine and marine areas of the port of Recife (Pernambuco, Brazil). Cahiers de Biologie Marine 50: 119–129.

Farrapeira, C. M. R., 2010. Shallow water Cirripedia of the northeastern coast of Brazil: The impact of life history and invasion on biogeography. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 392: 210–219.

Farrapeira, C. M. R., A. V. O. M. Melo, D. F. Barbosa & K. M. E. Silva, 2007. Ship hull fouling in the port of Recife, Pernambuco. Brazilian Journal of Oceanography 55 (3): 207–221.

Farrapeira, C. M. R., C. A. C. Ramos, D. F. Barbosa, A. V. O. M. Melo, S. L. Pinto, M. M. Verçosa, D. A. S. Oliveira & J. A. Francisco, 2009. Vertical zonation of the hard substrata macrofauna of the Massangana River estuary, Suape Bay (Pernambuco, Brazil). Biota Neotropica 9(1): 87–100.

Floerl, O. & G. J. Inglis, 2003. Boat harbour design can exacerbate hull fouling. Austral Ecology 28: 116–127.

Foster, B. A. 1980. Shallow water barnacles from Hong Kong In: Morton, B. S. and Tseng, C. K. (eds.) Proceedings of the First International Marine Biological Workshop: The marine flora and fauna of Hong Kong and Southern China, Hong Kong, 1980. Hong Kong University Press pp 207–232.

Glasby T. M., S. D. Connell, M. G. Holloway & C. L. Hewitt, 2007. Nonindigenous biota on artificial structures: could habitat creation facilitate biological invasions? Marine Biology 151: 887–895

Gosselin, L. A. & P. Y. Qian, 1997. Juvenile mortality in benthic marine invertebrates. Marine Ecology Progress Series 146: 265–282.

Grosberg, R. K., 1981. Competitive ability influences habitat choice in marine invertebrates. Nature 290: 700–702.

Hines, A. H., 1978. Reproduction in three species of intertidal barnacles from central California. The Biological Bulletin 154: 262–281.

Hurley, A. C., 1973. Fecundity of the acorn barnacle *Balanus pacificus* Pilsbry: a fugitive species. Limnology & Oceanography 18: 386–393.

Ignacio, B. L., L. M. Julio, A. O. R. Junqueira & M. A. G. Ferreira-Silva, 2010.

- Bioinvasion in a Brazilian Bay: filling gaps in the knowledge of southwestern Atlantic biota. *PLoS ONE* 5(9): 1–9.
- Iwaki, T. & H. Hattori, 1987. First maturity and initial growth of some common species of Barnacles in Japan. *Bulletin Faculty of Fisheries* 14: 10–19.
- Jones, D. S., M. A. Hewitt & A. Sampey, 2000. A checklist of the Cirripedia of the South China Sea. *The Raffles Bulletin of Zoology* 8: 233–307.
- Kelly, M. W. & E. Sanford, 2010. The evolution of mating systems in barnacles. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 392: 37–45.
- Knight-Jones, E. W., 1953. Laboratory experiments on gregariousness during setting in *Balanus balanoides* and other barnacles. *Journal of Experimental Biology* 30: 584–598.
- Lana, P. C., E. Marone, R. M. Lopes, & E. C. Machado, 2001. The subtropical estuarine complex of Paranaguá Bay, Brazil. *Ecological Studies* 144: 131–145.
- Leslie, H. M., 2005. Positive intra-specific effects trump negative effects in high-density barnacle aggregations. *Ecology* 86 (10): 2716–2725.
- Leslie, H. M., E. N. Breck, F. Chan, J. Lubchenco & B. A. Menge, 2005. Barnacle reproductive hotspots linked to nearshore ocean conditions. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 102 (30):10534–10539.
- Linhares, E. M., 2007. Aspectos reprodutivos de *Chthamalus proteus* Dando & Southward, 1980 e *Chthamalus bisinuatus* Pilsbry, 1916 (Cirripedia: Thoracica). Monografia do curso de Ciências Biológicas, Universidade Federal Fluminense, 30pp.
- Litulo, C., 2007. Distribution, abundance and reproduction of the Indo-Pacific acorn barnacle *Balanus amphitrite* (Crustacea: Cirripedia). *Journal of Marine Biological Association of the United Kingdom* 87: 723–727.
- Lopes, R. M., 2009. Informe sobre as espécies exóticas invasoras marinhas no Brasil. MMA - Ministério do Meio Ambiente - Secretaria de Biodiversidade e Florestas 439 p.
- Marques-Silva, N. S., C. R. Beasley, C. P. Gomes, D. C. L. Gardunho, C. H. Tagliaro, D. Schories & U. Mehlig, 2006. Settlement dynamics of the encrusting epibenthic macrofauna in two creeks of the Caeté mangrove estuary (North Brazil). *Wetlands Ecology and Management* 14: 67–78.
- Mayer-Pinto, M. Recrutamento e crescimento de cirripédios na Baía da Ilha Grande, RJ, Brasil. 2004. Dissertação de Mestrado, Museu Nacional, Universidade Federal do Rio de Janeiro, 87pp.
- Moore, H. B., 1934a. The biology of *Balanus balanoides*. I. Growth rate and its relation to size, season and tidal level. *Journal of Marine Biological Association of the United Kingdom* 19: 851–868.
- Moore, H. B., 1934b. The rate of growth of *Balanus*. *The Scottish Naturalist* 208: 101–

Moore, H. B., 1935. The biology of *Balanus balanoides*. III. The soft parts. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom 20: 263–277.

Moore, H. B. & Frue, A. C. 1959. The settlement and growth of *Balanus improvisus*, *B. eburneus* and *B. Amphitrite* in the Miami area. Bulletin of Marine Science of the Gulf and Caribbean 9(4):421–440.

Neves, C. S. & R. M. Rocha, 2008. Introduced and cryptogenic species and their management in Paranaguá Bay, Brazil. Brazilian Archives of Biology and Technology 51: 623–633.

Neves, C. S., R. M. Rocha, F. B. Pitombo & J. J. Roper, 2007. Use of artificial substrata by introduced and cryptogenic marine species in Paranaguá Bay, southern Brazil. Biofouling 23: 319–330.

O'Riordan, R. M., A. A. Myers & T. F. Cross, 1995. The reproductive cycles of *Chthamalus stellatus* (Poli) and *C. montagui* Southward in south-western Ireland. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 190 (1): 17–38.

Osman, R. W. & R. B. Whitlatch, 1995. The influence of resident adults on recruitment: a comparison to settlement. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 190: 169–198.

Osman, R. W. & R. B. Whitlatch, 1998. Local control of recruitment in an epifaunal community and the consequences to colonization processes. Hydrobiologia 375/376: 113–123.

Paine, R. T., 1981. Barnacle ecology: Is competition important? The forgotten roles of disturbance and predation. Paleobiology 7 (4): 553–560.

Patel, B. & D. J. Crisp, 1960. The influence of temperature on the breeding and the moulting activities of some warm-water species of operculate barnacles. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom 39: 667–680.

Pineda, J., F. Porri, V. Starczak, J. Blythe, 2010. Causes of decoupling between larval supply and settlement and consequences for understanding recruitment and population connectivity. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 392: 9–21.

Rocha, R. M., L. C. Cangussu & M. P. Braga, 2010. Stationary substrates facilitate bioinvasion in Paranaguá Bay in southern Brazil. Brazilian Journal of Oceanography 58: 23–28.

Ruiz, G. M., J. T. Carlton, E. D. Grosholz & A. H. Hines, 1997. Global invasions of marine and estuarine habitats by non-indigenous species: mechanisms, extent, and consequences. American Zoologist 37: 621–632.

Sakai, A. K.; Allendorf, F. W.; Holt, J. S.; Lodge, D. M.; Molofsky, J.; With, K. A.; Baughman, S.; Cabin, R. J.; Cohen, J. E.; Ellstrand, N. C.; McCauley, D. E.; O'Neil, P.;

- Parker, I. M.; Thompson, J. N. & Weller, S. G. 2001. The Population Biology of invasive species. *Annual Review of Ecology and Systematics* 32:305–32.
- Sandison, E. E., 1966. The effect of salinity fluctuations on the life cycle of *Balanus pallidus stutsburi* Darwin in Lagos Harbour, Nigeria. *Journal of Animal Ecology* 35(2): 363–378.
- Satheesh, S. & S. G. Wesley, 2009. Breeding biology of the barnacle *Amphibalanus amphitrite* (Crustacea: Cirripedia): influence of environmental factors in a tropical coast. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 89(6): 1203–1208.
- Severino, A. & C. Resgalla, 2005. Descrição dos estágios larvais de *Megabalanus coccopoma* (Darwin, 1854) e sua variação temporal na Enseada de Itapocoroy (Santa Catarina, Brasil). *Atlântica* 27 (1): 5–16.
- Shinen, J. L. & S. A. Navarrete, 2010. Coexistence and intertidal zonation of chthamalid barnacles along central Chile: Interference competition or a lottery for space? *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 392: 176–187.
- Silva, A. S., 2001. Estrutura e dinâmica de comunidades epilíticas de habitats artificiais e suas relações com os fatores ambientais na plataforma rasa do estado do Paraná. Tese de Doutorado, Programa de Pós Graduação em Zoologia, Universidade Federal do Paraná, 166 pp.
- Silva, C. A. R., B. D. Smith & P. S. Rainbow, 2006. Comparative biomonitoring of coastal trace metal contamination in tropical South America (N. Brazil). *Marine Environmental Research* 61: 439–455.
- Silva, T. A., 1998. Efeitos da eutrofização sobre as comunidades incrustantes em Angra dos Reis. Dissertação de Mestrado em Ecologia. Universidade Federal do Rio de Janeiro, 86 PP.
- Thiyagarajan, V., K. V. K. Nairb, T. Subramoniam & V. P. Venugopalanb, 2002. Larval settlement behaviour of the barnacle *Balanus reticulatus* in the laboratory. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 82: 579–582.
- Thiyagarajan, V., V. P. Venugopalanb, K. V. K. Nairb & T. Subramoniam, 1997. Larval description of *Balanus reticulatus* Utinomi (Cirripedia, Balanidae), reared in the laboratory. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 209: 215–231.
- Tyrrell, M. C. & J. E. Byers, 2007. Do artificial substrates favor nonindigenous fouling species over native species? *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 342: 54–60.
- Veiga, M., 2009. Avaliação da tolerância fisiológica entre o cirripédio introduzido *Amphibalanus reticulatus* e o nativo *Fistulobalanus citerosum* na Baía de Paranaguá. Dissertação de Mestrado, Programa de Pós Graduação em Zoologia, Universidade Federal do Paraná, 67 pp.

- Wethey, D. S., 1984. Effects of crowding on fecundity in barnacles: *Semibalanus (Balanus) balanoides*, *Balanus glandula*, and *Chthamalus dalli*. Canadian Journal of Zoology 62: 1788–1795.
- Wu, R. S. S., 1980. Effects of crowding on the energetics of the barnacle *Balanus glandula* Darwin. Canadian Journal of Zoology 58: 559–566.
- Wu, R. S. S., 1981. The effect of aggregation on breeding in the barnacle *Balanus glandula* Darwin. Canadian Journal of Zoology 59: 890–892.
- Wu, R. S. S. & C. D. Levings, 1980. Mortality, growth and fecundity of transplanted mussel and barnacle populations near a pulp mill outfall. Marine Pollution Bulletin 11: 11–15.
- Wu, R. S. S., C. D. Levings & D. J. Randall, 1977. Differences in energy partition between crowded and uncrowded individual barnacles (*Balanus glandula* Darwin). Canadian Journal of Zoology 55 (4): 643–647.
- Yan, Y. & S. Miao, 2004. The effect of temperature on the reproductive cycle of the tropical barnacle, *Chthamalus malayensis* Pilsbry (Cirripedia). Crustaceana 77 (2): 205–212.
- Young, P.S., 1998. Maxillopoda. Thecostraca. In: P.S. Young (Editor), Catalogue for Crustacea from Brazil. Museu Nacional (Série livros 7), Rio de Janeiro, RJ, 263–285pp.
- Zabin, C. J., E. J. Zardus, F. B. Pitombo, V. Fread & M. G. Hadfield, 2007. A tale of three seas: consistency of natural history traits in a Caribbean–Atlantic barnacle introduced to Hawaii. Biological Invasions 9:523–544.
- Zvyagintsev, A. Y., 2003. Introduction of species into the Northwestern Sea of Japan and the problem of marine fouling. Russian Journal of Marine Biology 29(1): 10–21.
- Zvyagintsev, A. Y. & O. M. Korn, 2003. Life history of the barnacle *Balanus Amphitrite* Darwin and its role in fouling communities of Peter the Great Bay, Sea of Japan. Russian Journal of Marine Biology 29 (1): 41–48.